

ISSN 0024-1148

Номер 2

Март — Апрель 2024



ЛЕСОВЕДЕНИЕ



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 2, 2024

Оригинальные статьи

Оценка пула углерода болот по субъектам Российской Федерации <i>С. Э. Вомперский, А. А. Сирин, Т. В. Глухова, О. П. Цыганова, Н. А. Валяева</i>	115
Прогнозные оценки стока углерода в лесах южного Подмосковья при разных сценариях лесопользования <i>В. Н. Шанин, И. В. Припутина, П. В. Фролов, Д. Н. Тебенькова, С. С. Быховец, С. И. Чумаченко</i>	126
Моделирование и сравнительный анализ толщины коры лесообразующих пород <i>В. А. Усольцев, И. С. Цепордей, А. Ф. Уразова, А. В. Борников, Н. И. Плюха</i>	141
Соотношение объемов стволовой древесины древостоев и валежа в коренных ельниках таежной зоны европейской части России <i>В. Г. Стороженко, Я. И. Гульбе</i>	154
Влияние недостатка водообеспечения на фотосинтез саженцев ели, сосны и дуба <i>А. Г. Молчанов, Е. А. Беляева</i>	163
Постпирогенные сукцессии в дубово-кедровых лимонниково-лещинных лесах Сихотэ-Алиня <i>Н. Б. Прохоренко, Т. А. Комарова, С. Г. Глушко</i>	173
Влияние периодичности низовых пожаров на запас лесных горючих материалов средневозрастных сосняков в лесостепи Красноярского края <i>Р. С. Собачкин, Н. М. Ковалева</i>	187
Рекреационный потенциал лесов зеленой зоны города Улан-Батора <i>Ю. А. Рупышев, С. Н. Бажа, А. В. Андреев, Е. А. Богданов, Е. В. Данжалова, Ю. И. Дробышев, И. А. Петухов, С. Хадбаатар</i>	197
Обнаружение фитоплазмы группы 16SrXXI в сосне обыкновенной и сосне горной <i>Н. В. Гирсова, Д. З. Богоутдинов, А. Г. Молчанов, Т. Б. Кастальева</i>	214

CONTENTS

No. 2, 2024

Original Articles

- Current Assessment of the Wetland Carbon Pool in Different Constituent Entities of the Russian Federation
S. E. Vompersky, A. A. Sirin, T. V. Glukhova, O. P. Tsyganova, N. A. Valyaeva 115
- Predictions of Carbon Stock in the Southern Moscow Region Forests Under Different Forest Use Scenarios
V. N. Shanin, I. V. Pripulina, P. V. Frolov, D. N. Tebenkova, S. S. Bykhovets, S. I. Chumachenko 126
- Bark Thickness of Forest-forming Species: Modeling and Comparative Analysis
V. A. Usoltsev, I. S. Tsepordey, A. F. Urazova, A. V. Bornikov, N. I. Plyukha 141
- Ratio of Stem Wood Volumes in Forest Stands and Dead Wood of the Taiga Spruce Forests in European Russia
V. G. Storozhenko, Ya. I. Gulbe 154
- Water Deficit Affecting Photosynthesis of Seedlings Growing in the Open
A. G. Molchanov, Ye. A. Belyaeva 163
- Post-Pyrogenic Successions in Oak-Korean Pine Forests with *Schisandra chinensis* and *Corylus mandshurica* in Sikhote-Alin
N. B. Prokhorenko, T. A. Komarova, S. G. Glushko 173
- Influence of the Periodicity of Ground Fires in Middle-Aged Pine Forests on the Combustible Materials Stocks
R. S. Sobachkin, N. M. Kovaleva 187
- Recreational Assessment of Green Belt Forests of the Ulaanbaatar City
Yu. A. Rupyshev, S. N. Bazha, A. V. Andreev, E. A. Bogdanov, E. V. Danzhalova, Yu. I. Drobyshev, I. A. Petukhov, S. Khadbaatar 197
- Detection of Phytoplasm Belonging to the 16SrXXI Group in Scott Pine and Mountain Pine
N. V. Girsova, D. Z. Bogoutdinov, A. G. Molchanov, T. B. Kastalyeva 214
-
-

УДК 631.445.12+631.417.1 (470)

ОЦЕНКА ПУЛА УГЛЕРОДА БОЛОТ ПО СУБЪЕКТАМ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ¹

© 2024 г. С. Э. Вомперский^а, *, А. А. Сиринов^а, Т. В. Глухова^а, О. П. Цыганова^а, Н. А. Валяева^а

^аИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21,
с. Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: nas57nas57@yandex.ru, root@ilan.ras.ru

Поступила в редакцию 30.11.2023 г.

После доработки 15.01.2024 г.

Принята к публикации 08.02.2024 г.

Проведена текущая более детальная оценка площадей болот и заболоченных земель Российской Федерации (РФ) и запаса углерода в их торфах. По сравнению с предыдущей оценкой (Вомперский и др., 1994) в связи с созданием геоинформационной системы (ГИС) “Болота России” в Институте лесоведения РАН (Вомперский и др., 2005), помимо картографической основы, стало возможным включать пополняемые слои тематического содержания и определять площади оторфованных земель и запаса углерода в их торфах не только в целом по стране, но и по субъектам РФ. Администрации каждого субъекта для рационального природопользования важно знать, каковы ресурсы торфа. Показано, что площадь болот и заболоченных земель составила 328 млн. га, запас торфа — 216.3 млрд. т (абс. сухой массы), а запас углерода в их торфах — 108.7 млрд. т. По сравнению с предыдущими оценками площадь уменьшилась на 11%, а запас углерода — на 4%. В Приложении к статье даны площади болот и заболоченных земель, углерода в их торфах и удельные запасы углерода на единицу площади болот и заболоченных земель в субъекте РФ. Получены также оценки запасов углерода отдельно для основных групп типов болот и заболоченных местообитаний.

Ключевые слова: запасы торфа и углерода, болота, заболоченные местообитания, ГИС, субъекты РФ.

DOI: 10.31857/S0024114824020019 EDN: RFDZRM

Болота занимают примерно 3% суши (Global Peatland..., 2022). На Россию приходится более трети болот мира и из-за разнообразия географических условий широкий спектр их природных вариантов. Благодаря уникальным свойствам, выраженным, прежде всего, в наличии торфяной залежи, болота и заболоченные земли играют важную роль в поддержании природных процессов на местном, региональном и глобальном уровнях в регулировании круговорота воды, углерода и других природных компонентов. Торфяная залежь является важнейшим резервуаром долговременного стока атмосферного углерода на суше, смягчая “парниковый эффект”. Болота, вклад которых в поддержание биоразнообразия и регулирования природных процессов очевиден, никогда не были объектом инвентаризации как экосистемы.

В литературе имеются разные оценки площадей болот бывшего СССР и современной России, которые анализировали ранее (Вомперский и др.,

1994; Vompersky et al., 1996). Низкая точность или неполнота исходных данных — главная причина этого. Особенно различаются экспертные (без достаточного объяснения методов подсчета) оценки: от 160 млн. га всех болот бывшего СССР (Botch et al., 1995) до 273 млн. га только в одной России (Efremov et al., 1998).

Почвенная карта РСФСР (Почвенная карта РСФСР, 1988) масштаба 1:2500000, на основе которой были получены оценки масштабов распространения заболоченных органометных почв и болот России, запасов в них углерода (Вомперский, 1994; Вомперский и др., 1994; Вомперский и др., 1999), является аргументированным источником сведений о распространении болот по территории РФ.

На основе оцифрованной Почвенной карты РСФСР (1988) в 2014 г. был опубликован Единый государственный реестр почвенных ресурсов России, где площади почв даны в процентах

¹Работа выполнена в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории

Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах” (рег. № 123030300031-6).

от территории субъекта Российской Федерации. (Единый государственный..., 2014).

Применение современных методов позволяет считать перспективным создание единой системы учета площадей болот и пулов углерода в их торфах на территории России.

Целью настоящей работы являлась оценка площадей торфопокровных земель России, запасов торфа и углерода в них.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Определение площадей заболоченных оторфованных земель и болот в 90-х годах производилось по их изображению на Почвенной карте РСФСР масштаба 1 : 2500000. (Почвенная карта РСФСР, 1988) с распределением по трапециям 1° широты на 2° долготы. Каждый учитываемый контур (выдел) в пределах трапеции измерялся палеткой, т.е. представлял собой большой объем ручной обработки картографического материала (Вомперский и др., 1994). Для перехода от пространственной привязки к трапециям географических координат к непрерывному картографическому изображению использовали цифровой вариант указанной выше карты, созданный в Институте почвоведения им. В.В. Докучаева. В ГИС “Болота России” ИЛАН РАН были созданы слои для оценки площадей болотных экосистем и заболоченных местообитаний (Вомперский и др., 2005).

ГИС “Болота России” создана исходно в среде MapViewer (Golden Software Inc.), совместимой для обработки и анализа информации с различными широко используемыми пакетами, такими как ArcGIS и MapInfo. ГИС рассчитана на картографическое представление данных в масштабе Российской Федерации и включает, помимо географической основы, различные, постоянно пополняемые слои тематического содержания, касающегося болот и заболоченных земель в стране. Для визуализации используется коническая проекция с параметрами, оптимизированными для компоновки картографического изображения. Для текущей оценки запасов углерода в болотных экосистемах и заболоченных мелкооторфованных местообитаниях были использованы данные об их распространении согласно ГИС “Болота России” ИЛАН РАН (Вомперский и др., 2011) и, как и в первоначальной оценке (Вомперский и др., 1994), — материалы разведки торфяных месторождений, литературные данные.

Учитывались только те почвы, в профиле которых имеется торфяной слой 0.1 м и более. Для мелкооторфованных (до 0.5 м) земель объем отложений определялся умножением площади картографических контуров разных заболоченных почв на свойственную им глубину торфа. Оценка запасов торфа болот глубиной более 0.5 м проводилась на основе учтенных торфяных месторождений

по состоянию на 01.01.1991 согласно “Балансу запасов полезных ископаемых России на 1 января 1991 года” (Баланс..., 1992). С тех пор новые изыскания практически остановлены, но оценки ресурсов торфа не устарели.

В объединении Торфгеология не учитываются торфяники мельче 0.5 м. Согласно легенде Почвенной карты РСФСР (1988), в состав комплексных болотных почв входят торфа мощностью от 0.3 до 0.5 м. Единую методику расчета запасов торфа мы применили для местообитаний с мощностью торфа от 0.1 м до 0.5 м. Расчет средней глубины и объемного веса (плотности) торфа базировался на данных серии “Торфяные месторождения” (1970–1990 гг.) по субъектам Федерации и информации, содержащейся в Атласе торфяных ресурсов СССР (Атлас..., 1968). Мы допустили, что все болота с глубиной более 0.5 м, отображаемые картой, являются ресурсными, т.е. “месторождениями торфа”. Для того, чтобы привести к единому “ключу” определение запаса торфа для всей страны, мы приняли, что тип залежи гидроморфных почв будет таким, каким является первое определение в названии почвы по легенде Почвенной карты, т.е. если название “торфяные болотные верховые и торфяные болотные переходные”, то расчет запаса торфа рассчитывали по параметрам для верхового типа залежи. Содержание углерода в абсолютно сухом торфе, по литературным данным, имеет большой разброс — от 48 до 65% (Лиштван, Король, 1975; Ефимов, 1986). Мы приняли содержание углерода в торфах 50% из-за разнообразия типов болот и заболоченных земель на обширных территориях РФ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Торфяные болота² — одни из наиболее представленных экосистем на территории Российской Федерации (Болота, 2017).

Как было нами установлено (Вомперский и др., 1994; Vompersky et al., 1996) на основе Почвенной карты РСФСР масштаба 1 : 2500000 (1988), в России имеется 139 млн. га болот со слоем торфа > 0.3 м. Большая часть их сосредоточена в Западно-Сибирской низменности (где они занимают до 70–90% площади), на севере страны, в таежной зоне европейской части России и на Дальнем Востоке. Громадной оказалась площадь заболоченных земель (со слоем торфа до 0.3 м) — 230 млн га. Таким образом, вместе болотные и заболоченные оторфованные земли составляют 369.1 млн га, т.е. 21.6% территории страны (Вомперский и др., 1994; Вомперский и др., 2005) (рис. 1).

Заболоченность районов Европейского Севера или Западной Сибири может достигать 40% и более (Торфяные болота..., 2001). В европейской части России болота покрывают около 6% территории (~23 млн га), а вместе с мелкооторфованными

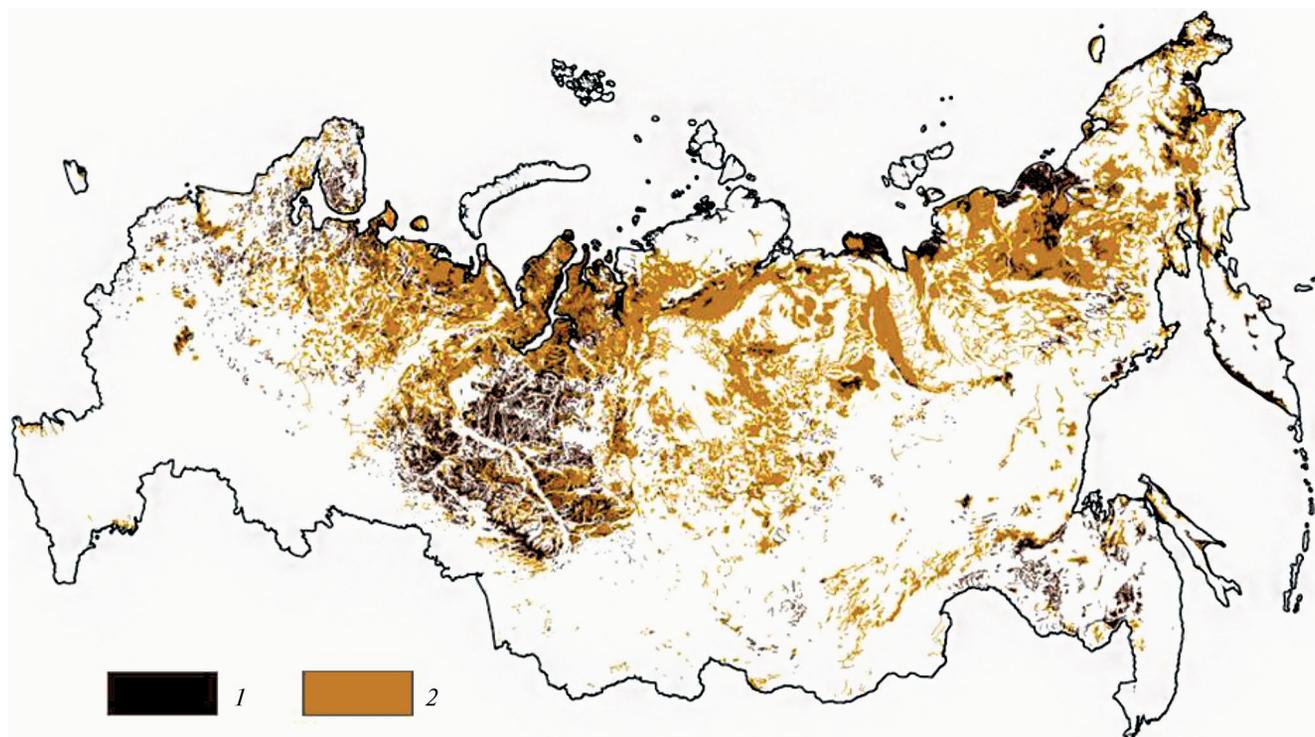


Рис. 1. Торфяные болота (торф > 0.3 м) (1) и заболоченные мелкоотторфованные земли (торф < 0.3 м) (2) в Российской Федерации. ГИС “Болота России” ИЛАН РАН (Сирин, 2022), по С.Э Вомперскому и др. (2011) с изменениями.

землями 17.5% (~68 млн. га) (Sirin et al., 2017). Заболоченность Российской Арктики, включая болота и мелкоотторфованные земли, превышает 30% (Болота, 2019).

Болота в России традиционно относятся к разным категориям земель (Торфяные болота..., 2001), что затрудняет их инвентаризацию и учет². В связи с этим используются данные ГИС “Болота России” ИЛАН РАН, где интегрирована различная информация на основе данных почвенного картографирования (Вомперский и др., 1994; Вомперский и др., 2005). Проблема инвентаризации болот существует повсеместно (Joosten, Clarke, 2002; Assessment..., 2008), включая страны Европы (Tanneberger et al., 2017). Необходимы наземные данные, трудоемкие в получении и не совпадающие для разных стран, регионов, типов земель, что затрудняет надежную интеграцию. Дистанционное зондирование Земли (ДЗЗ) не позволяет достоверно определить наличие

торфа, однако помогает при анализе растительного покрова, включая древесный (Вомперский и др., 2011), его состояния, привязке и уточнении наземных данных (Сирин и др., 2014). Особые сложности возникают при инвентаризации лесных болот (Вомперский и др., 2011), а также мест, где болотная растительность либо утратила характерные черты, например, при недостатке увлажнения и воздействии выпаса (Minaeva et al., 2005; Ильясов и др., 2018), либо сходна в тундре на участках с торфом и без него (Экологическая реставрация..., 2016).

Более 20% площади болот страны — мерзлые (полигональные и бугристые), переходные болота составляют около 30%, верховые и низинные — по 18%, остальные площади заняты грядово-мочажинными и грядово-озерковыми комплексами (Вомперский и др., 2005). 62% болот — открытые, 21% покрыты редколесной, а 17% — лесной растительностью (Вомперский и др., 2011).

²В научной и отраслевой литературе в большинстве случаев под термином “болота” понимают закрепленное ГОСТом (Гидрология суши, 1973) определение: “природное образование, занимающее часть земной поверхности и представляющее отложения торфа, насыщенное водой и покрытое специфической растительностью”. Среди ботаников есть мнение, что наличие торфа не является обязательным атрибутом болота (Ниценко, 1967), и для исключения

семантических разночтений все шире используется термин “торфяное болото”, отраженный еще в Декрете СНК РСФСР от 17 мая 1922 года “О торфяных болотах”.

³Водный кодекс РФ (Водный кодекс..., 2006) относит болота к особым водным объектам, однако одинаковые по типу болотные массивы (например, верховые) могут относиться к разным категориям земель и, как следствие, быть с отличным законодательно-нормативным регулированием.

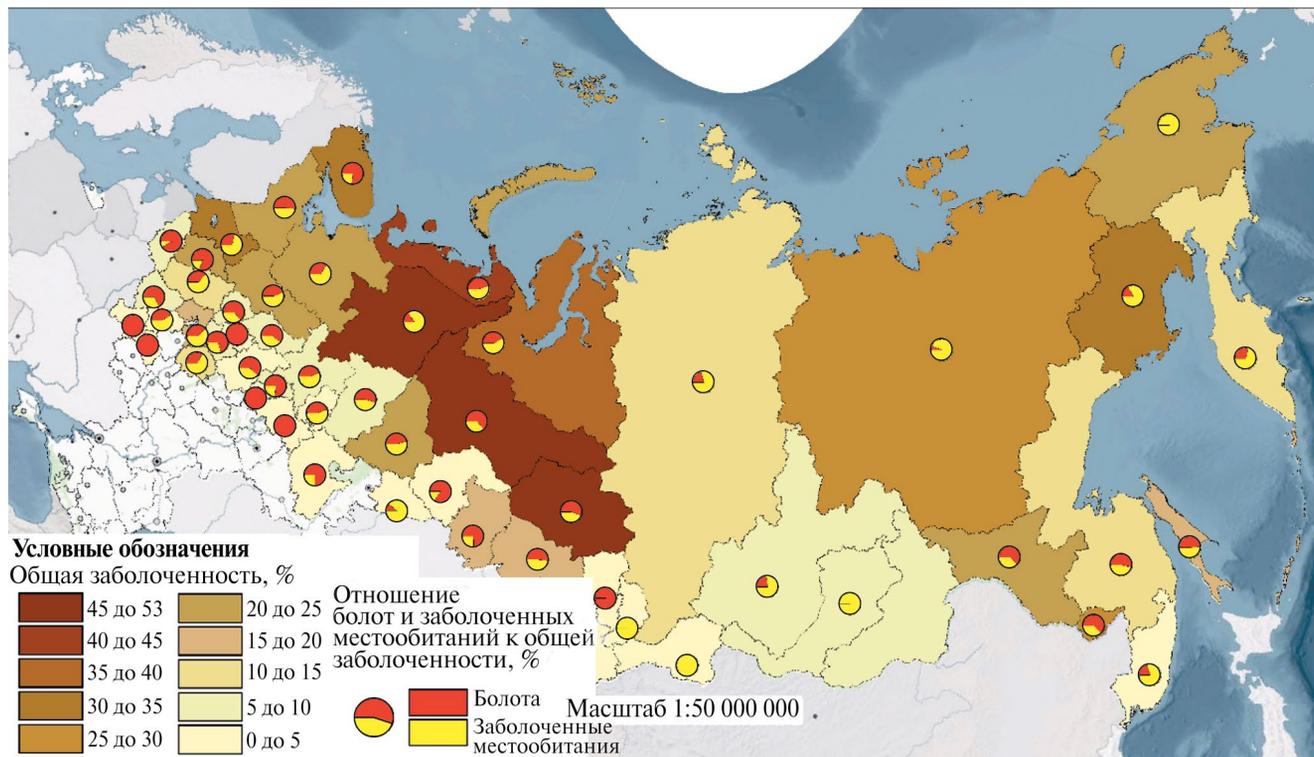


Рис. 2. Общая заболоченность (болота и мелкоотрфованные земли) субъектов Российской Федерации, %. Административное деление РФ дано на 01.01.2022 г.

Экологическая значимость мелкоотрфованных земель с учетом их площадей в стране явно недооценивается (Вомперский и др., 1994; 2005; 2011; Минаева и др., 2008; Сирин, 2022). Их площадь в стране в 1.65 раза превышает площадь болот и в большинстве субъектов Российской Федерации преобладает в общей заболоченности.

Ключевым отличием данной работы от прежних оценок является более точный учет площадей болот (99.5 млн. га). Для площади мелкоотрфованных земель мы провели, согласно легенде Почвенной карты РСФСР (1988), анализ структуры этих земель и получили 228.71 млн. га. Суммарная площадь составила 328.2 млн. га (рис. 2, Приложение).

Оценка пула углерода болот по субъектам РФ. Запас углерода болот мира оценивается в 500 ± 100 ГтС (Yu, 2012), однако эти оценки достаточно условны. Только для северных болот они могут варьировать в диапазоне 300–600 ГтС (Qiu et al., 2021). Во всех природных зонах болота многократно опережают зональные экосистемы по запасу углерода на единицу площади: в тундре — в 3.5 раза, а в таежной зоне — в 7 раз (Assessment..., 2008).

Запасы углерода болот и заболоченных земель России оцениваются от 113.5 (Вомперский и др., 1994) до 210 млрд. т (Botch et al., 1995). По нашему мнению, экспертная оценка М.С. Боч завышена. Однако и более обоснованные наши расчеты определения требуют в дальнейшем усовершенствования

по мере улучшения натурной информации об избыточно увлажненных землях страны. Были получены также предварительные оценки запасов углерода отдельно для основных групп типов болот страны (табл.). Запасы углерода в торфах болот и заболоченных земель по субъектам РФ представлены на рис. 3.

Запас торфа в болотах составил 171.3, а в заболоченных землях — 46.12 млрд т (табл.). Общий запас углерода в торфах болот и заболоченных мелкоотрфованных земель страны оценен в 108.7 млрд т: 85.7 млрд т приходится собственно на болота и 23 млрд т — на заболоченные земли, что несколько меньше полученных ранее данных — 113.5 млрд т (Вомперский и др., 1994), где точность определенных оценивалась в 15–20%. Основной вклад в запас углерода болот страны вносят верховые болота — 39% всего запаса углерода торфов, 20.5% — переходные болота и 7% — низинные (табл.). Более 12% запаса углерода в торфе болот содержится в мерзлых болотах — полигональных и бугристых. Среди заболоченных земель лидируют заболоченные таежные леса и редколесья (12%), тундра и лесотундра (8.6%) и заболоченные поймы (0.5%) (табл.).

Кроме оценки общих запасов углерода для страны (108.7 млрд т) и ее субъектов (Приложение), были рассчитаны удельные запасы углерода в торфах по субъектам РФ относительно суммарной площади болот и заболоченных земель в субъекте

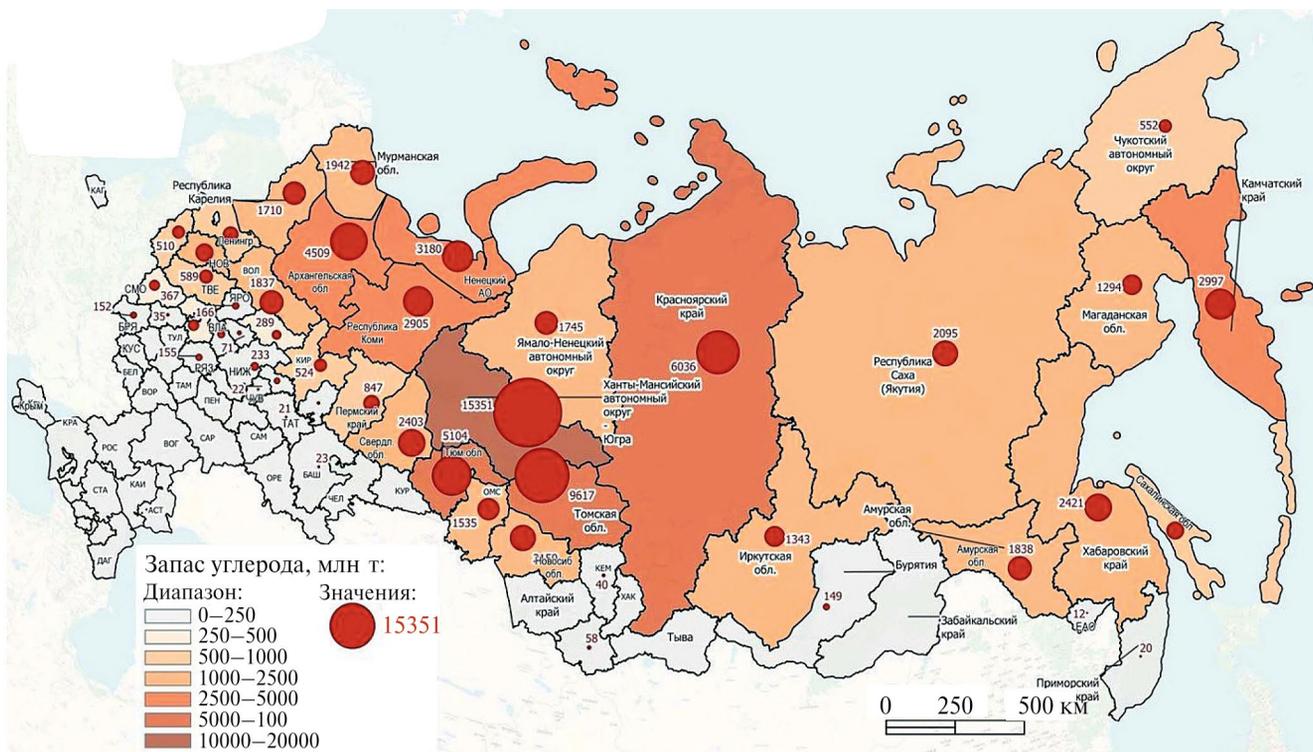


Рис. 3. Запас углерода торфов (болота и мелкоотрфованные земли) по субъектам Российской Федерации, млн т. Административное деление РФ дано на 01.01.2022 г.

(рис. 4, Приложение) и всей территории РФ, которые составили 311.22 т С/га.

По удельным запасам углерода можно косвенно судить о мощности торфа, степени увлажнения

территории в субъекте. Не всегда крупный субъект Российской Федерации вносит существенный вклад в удельный запас углерода в торфе.

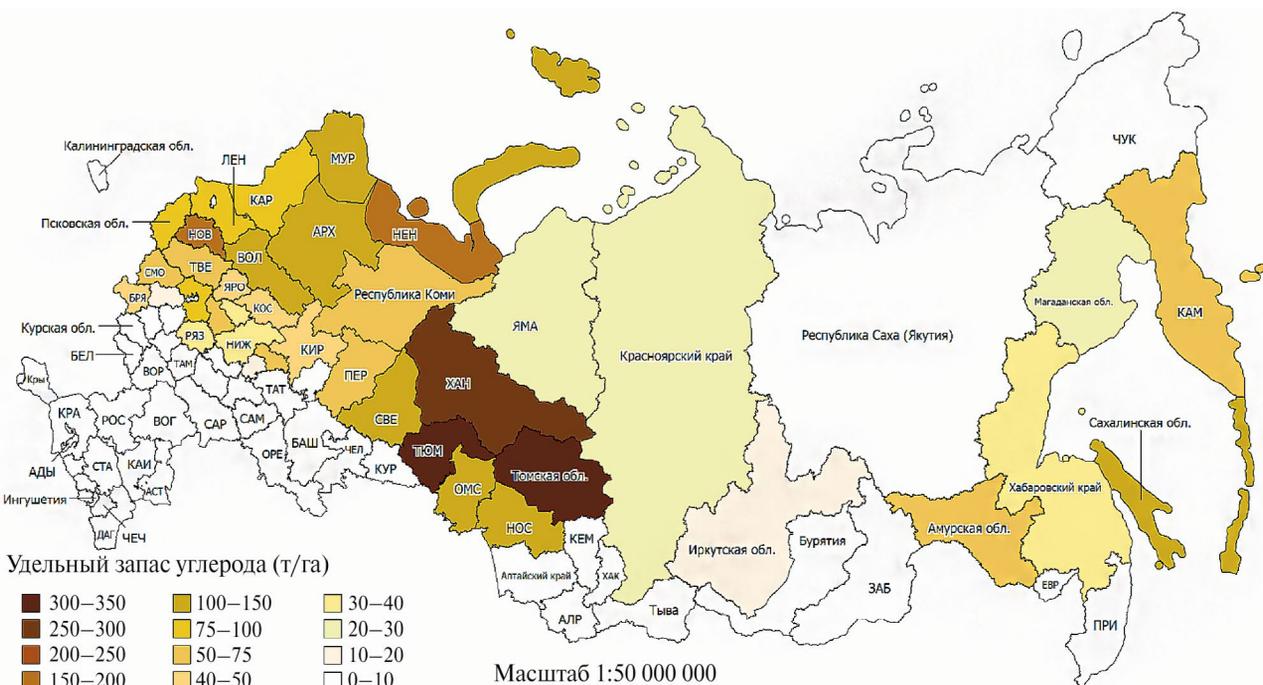


Рис. 4. Удельный запас углерода торфов (болота и мелкоотрфованные земли) по субъектам РФ, т С/га. Административное деление РФ дано на 01.01.2022 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе развиваемой в ИЛАН РАН ГИС “Болота России” с привлечением сведений о запасах торфа в торфяных месторождениях по регионам, их характеристикам по дистанционным, картографическим и другим данным, анализу характеристик торфяных залежей и торфов получены уточненные оценки запасов углерода в болотах и заболоченных мелкоотторфованных землях Российской Федерации. Общий запас углерода в торфах болот и заболоченных мелкоотторфованных землях страны составил 108.7 млрд т: 85.7 млрд т приходится собственно на болота и 23 млрд т – на заболоченные земли. Более точный расчет запасов углерода с привлечением современных методов составил разницу в 4,8 млрд т, т.е. в меньшую сторону по сравнению с определением в 90-е годы.

Основной вклад в запас углерода болот страны вносят верховые болота – 39% всего запаса углерода в торфах болот и заболоченных местообитаний, 20.5% – переходные болота и 7% – низинные. Более 12% запаса углерода в торфах болот содержится в мерзлых болотах – полигональных и бугристых. Среди заболоченных земель лидируют заболоченные таежные леса и редколесья (12%), тундра и лесотундра (8.6%) и заболоченные поймы (0.5%). Абсолютные значения запасов углерода в торфах на всю страну (108.7 млрд т) и по субъектам РФ (Приложение) и относительные (331 т С га⁻¹) на единицу суммарной площади болот и заболоченных местообитаний, визуализированных в виде серии соответствующих карт.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас торфяных ресурсов СССР / Под ред. Д.В. Сысоева. М.: М-во геологии РСФСР, 1968. 96 с.
- Баланс запасов полезных ископаемых России на 1.01.1991. М.: Роскомнедра. СГП по разведке торфа “Торфгеология”, 1992. 91 с.
- Болота // Российская Арктика: Пространство. Время. Ресурсы. Атлас / Под ред. И.И. Сечина. М.: Феория, 2019. С. 344–345.
- Болота // Экологический атлас России / Под ред. Н.С. Касимова, В.С. Тикунова. М.: Феория, 2017. С. 118–121.
- Водный кодекс Российской Федерации от 03.06.2006 № 74-ФЗ.
- Вомперский С.Э. Роль болот в круговороте углерода // Чтения памяти ак. В.Н. Сукачева. XI: Биогеоэкологические особенности болот и их рациональное использование. М.: Наука, 1994. С. 5–37
- Вомперский С.Э., Иванов А.И., Цыганова О.П., Валяева Н.А., Глухова Т.В., Дубинин А.И., Глухов А.И., Маркелова Л.Г. Заболоченные органомные почвы и болота России и запас углерода в их торфах // Почвоведение. 1994. № 12. С. 17–25.
- Вомперский С.Э., Сиринов А.А., Сальников А.А., Цыганова О.П., Валяева Н.А. Оценка площади болотных и заболоченных лесов России // Лесоведение. 2011. № 5. С. 3–11.
- Вомперский С.Э., Сиринов А.А., Цыганова О.П., Валяева Н.А., Майков Д.А. Болота и заболоченные земли России: попытка анализа пространственного распределения и разнообразия // Известия РАН. Серия географическая. 2005. № 5. С. 39–50.
- Вомперский С.Э., Цыганова О.П., Ковалев А.Г., Глухова Т.В., Валяева Н.А. Заболоченность территории России как фактор связывания атмосферного углерода // Избр. научн. труды по проблеме “Глобальная эволюция биосферы. Антропогенный вклад”. М.: Научный совет НТП “Глобальные изменения природной среды и климата”, 1999. С. 124–144.
- Гидрология суши. Термины и определения. ГОСТ 19179-73. М.: Государственный Комитет СССР по стандартам, 1973. 34 с.
- Декрет СНК РСФСР от 17.05.1922 “О торфяных болотах”
- Единый государственный реестр почвенных ресурсов России // Почвенный институт им. В.В. Докучаева. 2014. URL: <http://egrpr.soil.msu.ru> (дата обращения: 15.11.2022).
- Ефимов В.Н. Торфяные почвы и их плодородие. Л.: Агропромиздат, 1986. 264 с.
- Ильясов Д.В., Сиринов А.А., Суворов Г.Г., Метелева М.М., Маслов А.А., Мулдашев А.А., Широких П.С., Бикбаев И.Г., Мартыненко В.Б. Почвы и растительность антропогенно-измененного торфяника в степной зоне (на примере массива Берказан-Камыш, Башкирия) // Агрохимия. 2018. № 12. С. 46–59. DOI: 10.1134/S0002188118120062
- Лиштван И.И., Король Н.Т. Основные свойства торфа и методы их определения. Минск: Наука и техника, 1975. 318 с.
- Минаева Т.Ю., Трофимов С.Я., Чичагова О.А., Дорофеева Е.И., Сиринов А.А., Глушков И.В., Михайлов Н.Д., Кромер Б. Накопление углерода в почвах лесных и болотных экосистем южного Валдая в голоцене // Известия РАН. Серия биологическая. 2008. № 5. С. 607–616.
- Ниценко А.А. О терминологии основных понятий болотоведения // Ботанический журнал. 1967. Т. 52. № 11. С. 1692–1696.
- Почвенная карта РСФСР. М.: 1:2500000 / Под ред. В.М. Фридланда. М.: ГУГК СССР, 1988. 16 л.
- Сиринов А.А., Маслов А.А., Валяева Н.А., Цыганова О.П., Глухова Т.В. Картографирование торфяных болот Московской области по данным космической съемки высокого разрешения // Лесоведение. 2014. № 5. С. 65–71.
- Сиринов А.А. Болота и антропогенно-измененные торфяники: углерод, парниковые газы, изменение климата // Успехи современной биологии. 2022. Т. 142. № 6. С. 560–577. DOI: 10.31857/S0042132422060096

- Торфяные болота России: к анализу отраслевой информации / Под ред. А.А. Сирина, Т.Ю. Минаевой. М.: Геос, 2001. 190 с.
- Торфяные месторождения (по разным областям). М.: Мингео РСФСР, 1970–1990.
- Экологическая реставрация в Арктике: обзор международного и российского опыта / Под ред. Т.Ю. Минаевой. Сыктывкар; Нарьян-Мар: Триада, 2016. 288 с.
- Assessment on peatlands, biodiversity and climate change. Main report / Eds. F. Parish, A. Sirin, D. Charman et al. Global Environment Centre. Kuala Lumpur and Wetlands International. Wageningen. 2008. 179 p.
- Botch M.S., Kobak K.I., Vinson T.S., Kolchugina T.P.* Carbon pools and accumulation in peatlands of the former Soviet Union // *Global Biogeochemical Cycles*. 1995. V. 9. № 1. P. 37–46.
- Efremov S.P., Efremova T.T., Melentyeva N.V.* Carbon Storage in Peatland Ecosystems // *Carbon storage in Forests and Peatlands of Russia*. 1998.
- Global Peatland Database. Greifswald Mire Centre. 2022. URL: <https://greifswaldmoor.de/global-peatland-database-en.html> (дата обращения: 15.11.2022).
- Joosten H., Clarke D. Wise use of mires and peatlands – background and principles including a framework for decision-making. Saarijarvi. Finland: Saarijarven Offset Oy, 2002. 303 p.
- Minayeva T., Sirin A., Dorofeyuk N., Smagin V., Bayasgalan D., Gunin P., Dugardjav Ch., Bazha S., Tsedendash G., Zoyo D.* Mongolian Mires: from taiga to desert // *Mires – from Siberia to Tierra del Fuego*. Stapfia. V. 85. 2005. P. 335–352.
- Qiu C., Ciais P., Zhu D.* A strong mitigation scenario maintains climate neutrality of northern peatlands // *One Earth*. 2021.
DOI: 10.1016/j.oneear.2021.12.008
- Sirin A., Minayeva T., Yurkovskaya T.* Russian Federation (European Part) // *Mires and Peatlands of Europe: Status. Distribution and Conservation* / Eds. H. Joosten, F. Tanneberger, A. Moen. Stuttgart. Germany: Schweizerbart Science Publishers, 2017. P. 589–616.
DOI: 10.1127/mireseurope/2017/0001-0049
- Tanneberger F., Tegetmeyer C., Busse et al.* The peatland map of Europe // *Mires and Peat*. 2017. V. 19 Article 22. P. 1–17.
DOI: 10.19189/MaP.2016.OMB.264
- Vompersky S.E., Thyganova O.P., Valyaeva N.A., Glukhova T.V.* Peat-covered wetlands of Russia and carbon pool of their peat // *Peatlands Use – Present. Past and Future*. 10th Intern. Peat Cong. 27 May – 2 June 1996. Bremen. Germany. Proceeding: 381–390.
- Yu Z.C.* Northern peatland carbon stocks and dynamics: A review // *Biogeosciences*. 2012. V. 9. 4071–4085.
DOI: 10.5194/bg-9-4071-2012

ПРИЛОЖЕНИЕ

Распределение запаса углерода в болотах и заболоченных землях по субъектам Российской Федерации

Субъект РФ	Болота и заболоченные местообитания			Запас углерода в болотах, млн т С
	Общая площадь, тыс. км ²	Запас углерода, млн т С	Удельный запас углерода, т С/га	
1	2	3	4	5
Российская Федерация	3282.18	108712.66	331.22	85622.30
Алтайский край	0.00	0.00	0.00	0.00
Амурская область	72.66	2029.08	279.24	1861.71
Архангельская область	131.29	5383.13	410.01	4509.29
Астраханская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Белгородская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Брянская область	1.17	151.59	1298.72	151.59
Владимирская область	2.16	200.38	929.28	193.87
Волгоградская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Вологодская область	35.48	2036.47	574.04	1837.26
Воронежская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Еврейская АО	9.44	245.63	260.23	227.85
Забайкальский край	31.80	264.00	83.03	0.00
Ивановская область	0.71	70.64	989.7	70.64
Иркутская область	61.86	1642.89	265.58	1343.36
Кабардино-Балкарская республика	0.00	0.00	0.00	0.00
Калининградская область	0.02	0.00	0.00	0.00
Калужская область	0.84	40.00	474.6	35.08
Камчатский край	60.11	2211.62	367.93	1757.06
Карачаево-Черкесская республика	0.00	0.00	0.00	0.00
Кемеровская область	0.08	8.42	1039.54	8.42
Кировская область	10.25	572.21	558.14	523.79
Костромская область	4.32	306.31	709.01	288.94
Краснодарский край	0.00	0.00	0.00	0.00
Красноярский край	244.68	8567.77	350.16	6135.56
Курганская область	0.16	0.72	44.77	0.00
Курская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Ленинградская область	25.44	952.56	374.49	763.83
Липецкая область	0.00	0.00	0.00	0.00
Магаданская область	158.67	2067.90	130.33	1047.65
Московская область	7.20	437.19	606.83	392.16
Мурманская область	44.28	2193.61	495.41	2092.48
Ненецкий АО	75.24	2345.02	311.66	1842.80
Нижегородская область	3.49	246.03	704.31	232.66
Новгородская область	11.37	1041.26	915.80	1015.71
Новосибирская область	33.87	2013.11	594.36	1931.38
Омская область	24.26	1796.05	740.38	1733.88
Оренбургская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Орловская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Пензенская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Пермский край	10.04	889.10	885.34	846.59
Приморский край	1.79	27.30	152.29	20.11

Субъект РФ	Болота и заболоченные местообитания			Запас углерода в болотах, млн т С
	Общая площадь, тыс. км ²	Запас углерода, млн т С	Удельный запас углерода, т С/га	
1	2	3	4	5
Псковская область	4.72	515.28	1092.84	509.61
Республика Адыгея	0.00	0.00	0.00	0.00
Республика Алтай	0.71	59.09	834.12	58.36
Республика Башкортостан	0.27	23.80	874.68	23.46
Республика Бурятия	35.01	359.78	102.75	0.00
Республика Дагестан	0.00	0.00	0.00	0.00
Республика Ингушетия	0.00	0.00	0.00	0.00
Республика Калмыкия	0.00	0.00	0.00	0.00
Республика Карелия	39.54	1901.70	480.95	1709.84
Республика Коми	201.03	4159.31	206.90	2446.29
Республика Крым	0.00	0.00	0.00	0.00
Республика Марий Эл	1.48	134.36	909.17	130.85
Республика Мордовия	0.00	0.00	0.00	0.00
Республика Саха (Якутия)	789.70	9630.94	121.96	2083.15
Республика Северная Осетия	0.00	0.00	0.00	0.00
Республика Татарстан	0.18	21.17	1149.69	21.17
Республика Тыва	2.34	17.57	74.96	0.00
Республика Хакасия	0.04	0.19	50.00	0.00
Ростовская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Рязанская область	5.28	190.33	360.70	155.12
Самарская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Саратовская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Сахалинская область	13.77	765.67	555.90	686.54
Свердловская область	44.44	2391.25	538.10	2191.85
Смоленская область	3.92	279.33	968.54	366.69
Ставропольский край	0.00	0.00	0.00	0.00
Тамбовская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Тверская область	12.31	672.50	546.24	588.78
Томская область	162.83	10279.88	631.34	9617.32
Тульская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Тюменская область	63.60	7313.52	1149.89	7232.31
Удмуртская республика	0.76	38.87	511.31	36.74
Ульяновская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Хабаровский край	99.43	2688.03	270.33	2420.89
Ханты-Мансийский АО	278.70	18311.67	657.04	17335.79
Челябинская область	0.00	0.00	0.00	0.00
Чеченская республика	0.00	0.00	0.00	0.00
Чувашская республика	0.19	21.68	1155.15	21.68
Чукотский АО	179.80	2046.91	113.84	0.00
Ямало-Ненецкий АО	277.64	8877.43	319.74	6969.31
Ярославская область	1.81	172.42	951.90	165.90

Current Assessment of the Wetland Carbon Pool in Different Constituent Entities of the Russian Federation

S. E. Vompersky^{1, *}, A. A. Sirin¹, T. V. Glukhova¹, O. P. Tsyganova¹, N. A. Valyaeva¹

Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences. Sovetskaya str. 21. Moscow region.

Uspenskoye vlg. 143030 Russia

**E-mail: root@ilan.ras.ru*

A current more detailed assessment of the bog and wetland areas in the Russian Federation (RF) and the carbon stock in their peat layers has been conducted. Compared to the previous assessment (Vompersky et al., 1994), the creation of the geoinformation system (GIS) “Bogs of Russia” at the Institute of Forestry Science of the Russian Academy of Sciences (Vompersky et al. 2005), allowed to include, in addition to the cartographic basis, replenishable layers of thematic content and to determine the areas of peatlands and carbon stock in their peat layers not only for the whole country, but also for separate constituent entities of the Russian Federation country as a whole, but also for the constituent entities of the Russian Federation. It is important for the administration of each constituent territory to be aware of the peat reserve volumes in order for sustainable nature management to be maintained. It is shown that the area of bogs and marshlands amounted to 328 million hectares, peat stock — to 216.3 billion tons (abs. dry mass). The stock of carbon associated with the peat was 108.7 billion tons. Compared to previous estimates, the area decreased by 11% and carbon stock by 4%. The Annex to the article contains the data on the bogs and wetlands areas, overall carbon stock in their peat layers and specific carbon stocks per unit area of bogs and wetlands for different constituent entities of the Russian Federation. The carbon stocks estimates were also obtained separately for the main groups of bog and wetland habitat types.

Key words: peat and carbon stocks, bogs, wetland habitats, GIS, RF constituent entities.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the innovative federal project “Development of remote and surface-based monitoring systems for carbon pool and greenhouse gases’ fluxes in Russian Federation; ensuring the creation of a data recording system for the fluxes of climatically active substances and carbon budget in forests and other terrestrial ecosystems” (No. 123030300031–6).

REFERENCES

- Assessment on peatlands, biodiversity and climate change*, Main report, Global Environment Centre. Kuala Lumpur and Wetlands International: Wageningen, 2008, 179 p.
- Atlas torfyanykh resursov SSSR* (Atlas of peat resources of the USSR), Moscow: M-vo geologii RSFSR, 1968, 96 p.
- Balans zapasov poleznykh iskopaemykh Rossii na 1.01.1991*, (Balance of mineral reserves of Russia as of January 1, 1991), Moscow: Roskomnedra. SGP po razvedke torfa “Torfgeologiya”, 1992, 91 p.
- Bolota (Peatlands), In: *Rossiiskaya Arktika: Prostranstvo. Vremya. Resursy. Atlas* (Russian Arctic: Space. Time. Resources. Atlas), Moscow: Feoriya, 2019, pp. 344–345.
- Bolota, (Peatlands), In: *Ekologicheskii atlas Rossii* (Ecological Atlas of Russia), Moscow: Feoriya, 2017, pp. 118–121.
- Botch M.S., Kobak K.I., Vinson T.S., Kolchugina T.P., Carbon pools and accumulation in peatlands of the former Soviet Union, *Global Biogeochemical Cycles*, 1995, Vol. 9, No. 1, pp. 37–46.
- Dekret SNK RSFSR ot 17.05.1922 “O torfyanykh bolotakh”*, (Decree of the Council of People’s Commissars of the RSFSR dated May 17, 1922 “On peatlands”).
- Efimov V.N., *Torfyanye pochvy i ikh plodorodie* (Peat soils and their fertility), Leningrad: Agropromizdat, 1986, 264 p.
- Efremov S.P., Efremova T.T., Melentyeva N.V., Carbon Storage in Peatland Ecosystems, In: *Carbon storage in Forests and Peatlands of Russia*, 1998, pp. 69–76.
- Ekologicheskaya restavratsiya v Arktike: obzor mezhdunarodnogo i rossiiskogo opyta* (Ecological restoration in Arctic: review of the international and Russian practices), Syktyvkar; Naryan-Mar: Triada, 2016, 288 p.
- Global Peatland Database. Greifswald Mire Centre*, 2022, available at: <https://greifswaldmoor.de/global-peatland-database-en.html> (15 November, 2022).
- GOST 19179–73. Gidrologiya sushy. Terminy i opredeleniya*, (Land hydrology. Terms and Definitions), Moscow: Gosudarstvennyi Komitet SSSR po standartam, 1973, 34 p. <http://egrpr.soil.msu.ru>, (15 November, 2022).
- Il’yasov D.V., Sirin A.A., Suvorov G.G., Meteleva M.M., Maslov A.A., Muldashev A.A., Shirokikh P.S., Bikbaev I.G., Martynenko V.B., *Pochvy i rastitel’nost’ antropogennno-izmenennogo torfyanika v stepnoi zone (na primere massiva Berkazan-Kamysh, Bashkiriya)* (Soils and

- Vegetation of Anthropogenic Changed Steppe Peatland (Berkazan-Kamysh, Bashkiriya), *Agrokhimiya*, 2018, No. 12, pp. 46–59.
DOI: 10.1134/S0002188118120062
- Joosten H., Clarke D., *Wise use of mires and peatlands — background and principles including a framework for decision-making*, Saarijarvi. Finland: Saarijarven Offset Oy, 2002, 303 p.
- Lishtvan I.I., Korol' N.T., *Osnovnye svoistva torfa i metody ikh opredeleniya* (Basic properties of peat and methods for their determination), Minsk: Nauka i tekhnika, 1975, 318 p.
- Minaeva T.Y., Trofimov S.Y., Chichagova O.A., Dorofeeva E.I., Sirin A.A., Glushkov I.V., Mikhailov N.D., Kromer B., Nakoplenie ugleroda v pochvakh lesnykh i bolotnykh ekosistem yuzhnogo Valdaya v golotsene (Carbon Accumulation in Soils of Forest and Bog Ecosystems of Southern Valdai in the Holocene), *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*, 2008, No. 5, pp. 607–616.
- Minayeva T., Sirin A., Dorofeyuk N., Smagin V., Bayasgalan D., Gunin P., Dugardjav Ch., Bazha S., Tseden-dash G., Zoyo D., Mongolian Mires: from taiga to desert, In: *Mires — from Siberia to Tierra del Fuego*, Stapfia, Vol. 85, 2005, pp. 335–352.
- Nitsenko A.A., O terminologii osnovnykh ponyatii bolotovedeniya (About the main terms of peatland science), *Botanicheskii zhurnal*, 1967, Vol. 52, No. 11, pp. 1692–1696.
- Pochvennaya karta RSFSR. Masshtab 1:2500000* (Soil map of RSFSR. Scale 1:2500000), Moscow: Izd-vo GUGK SSSR, 1988, 16 p.
- Qiu C., Ciaisi P., Zhu D., A strong mitigation scenario maintains climate neutrality of northern peatlands, *One Earth*, 2021.
DOI: 10.1016/j.oneear.2021.12.008
- Sirin A., Maslov A., Valyaeva N., Tsyganova O., Glukhova T., Mapping of peatlands in the Moscow oblast based on high-resolution remote sensing data, *Contemporary Problems of Ecology*, 2014, Vol. 7, No. 7, pp. 808–814.
- Sirin A., Minayeva T., Yurkovskaya T., Russian Federation (European Part), In: *Mires and Peatlands of Europe: Status, Distribution and Conservation*, Stuttgart, Germany: Schweizerbart Science Publishers, 2017, pp. 589–616.
DOI: 10.1127/mireseurope/2017/0001-0049
- Sirin A.A., Bolota i antropogenno-izmenennyye torfyani-ki: uglerod, parnikovyye gazy, izmeneniye klimata (Peatbogs and anthropogenically modified peatlands: carbon, greenhouse gases and climate change), *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2022, Vol. 142, No. 6, pp. 560–577.
DOI: 10.31857/S0042132422060096.
- Sirin A.A., Minaeva T.Y., *Torfyanye bolota Rossii: k analizu otraslevoi informatsii* (Peatlands of Russia: supplementary information to the sectoral analysis), Moscow: GEOS, 2001, 190 p.
- SZ RF* (Code of Laws), 2006, No 23, art. 2381.
- Tanneberger F., Tegetmeyer C., Busse et al., The peatland map of Europe, *Mires and Peat*, 2017, Vol. 19, Article 22, pp. 1–17.
DOI: 10.19189/MaP.2016.OMB.264
- Torfyanye mestorozhdeniya (po raznym oblastyam)*, (Peat deposits (in different regions)), Moscow: Mingeo RSFSR, 1970–1990.
- Vomperskii S.E., Rol' bolot v krugovorote ugleroda (Peatlands role in carbon cycle), *XI: Biogeotsenoticheskie osobennosti bolot i ikh ratsional'noe ispol'zovanie* (XI: Biogeocenotic features of peatlands and their rational use), Moscow, Readings in memory of academician V.N. Sukachev, Moscow: Nauka, 1994, pp. 5–37.
- Vomperskii S.E., Sirin A.A., Sal'nikov A.A., Tsyganova O.P., Valyaeva N.A., Otsenka ploshchadi bolotnykh i zabolochennykh lesov Rossii (Assessment of the areas of forested bogs and boggy forests of Russia), *Lesovedenie*, 2011, No. 5, pp. 3–11.
- Vomperskii S.E., Sirin A.A., Tsyganova O.P., Valyaeva N.A., Maikov D.A., Bolota i zabolochennyye zemli Rossii: popytka analiza prostranstvennogo raspredeleniya i raznoobraziya (Peatlands and Paludified Lands of Russia: Attempt of Analyses of Spatial Distribution and Diversity), *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 2005, No. 5, pp. 39–50.
- Vomperskii S.E., Tsyganova O.P., Kovalev A.G., Glukhova T.V., Valyaeva N.A., Zabolochennost' territorii Rossii kak faktor svyazyvaniya atmosfernogo ugleroda (Bogginess of the territory of Russia — the factor of atmospheric carbon fixation), In: *Krugovorot ugleroda na territorii Rossii* (Carbon cycle on the territory of Russia), Moscow: Minnauki Rossii, 1999, pp. 124–144.
- Vomperskiy S.E., Ivanov A.I., Tsyganova O.P., Valyaeva N.A., Glukhova T.V., Dubinin A.I., Glukhov A.I., Markelova L.G., Zabolochennyye organogennyye pochvy i bolota Rossii i zapas ugleroda v ikh torfakh (Paludified soils and mires of Russia and carbon pool of their peat), *Pochvovedenie*, 1994, No. 12, pp. 17–25.
- Vomperskiy S.E., Thyganova O.P., Valyaeva N.A., Glukhova T.V., Peat-covered wetlands of Russia and carbon pool of their peat, *Peatlands Use — Present. Past and Future*, 10th Intern. Peat Cong., 27 May — 2 June 1996, Proc., Bremen, Germany, pp. 381–390.
- Yu Z.C., Northern peatland carbon stocks and dynamics: A review, *Biogeosciences*, 2012, Vol. 9, pp. 4071–4085.
DOI: 10.5194/bg-9-4071-2012

УДК 004.942:574.45:574.472:630.1:631.452

ПРОГНОЗНЫЕ ОЦЕНКИ СТОКА УГЛЕРОДА В ЛЕСАХ ЮЖНОГО ПОДМОСКОВЬЯ ПРИ РАЗНЫХ СЦЕНАРИЯХ ЛЕСОПОЛЬЗОВАНИЯ¹

© 2024 г. В. Н. Шанин^{а, б, *}, И. В. Припутина^а, П. В. Фролов^а, Д. Н. Тебенькова^б,
С. С. Быховец^а, С. И. Чумаченко^{б, в}

^аИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
ул. Институтская, д. 2, корп. 2, Пушкино, Московская обл., 142290 Россия

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

^вМытищинский филиал МГТУ им. Н.Э. Баумана,
ул. 1-я Институтская, д. 1, Мытищи, Московская обл., 141005 Россия

*E-mail: shaninvn@gmail.com

Поступила в редакцию 28.07.2023 г.

После доработки 07.10.2023 г.

Принята к публикации 08.02.2024 г.

На примере Данковского участкового лесничества (юг Московской обл., подзона хвойно-широколиственных лесов) рассмотрены результаты имитационного моделирования динамики пулов и потоков углерода в лесных экосистемах при разных сценариях ведения лесного хозяйства. Проанализировано влияние на баланс углерода таких изменений существующей практики лесопользования, как заповедный режим, сокращение доли лесных земель в результате жилой застройки, зонирование территории с акцентом на повышении рекреационной роли лесов. В вычислительных экспериментах использован комплекс отечественных моделей: динамическая модель древостоя FORRUS-S, модель динамики органического вещества почв Romul_Hum, модель гидротермического режима почв SCLISS. Расчеты выполнялись для временного отрезка 100 лет на поведельном уровне, а также были агрегированы на уровне всего лесничества. Разнообразие типов лесорастительных условий (ТЛУ), наряду с видовым разнообразием и начальной разновозрастностью насаждений, определило значительное варьирование рассчитанных показателей продукции древостоев, количества и качества поступающего в почву растительного опада. Для всех сценариев модельные оценки показали увеличение запасов углерода в древостоях в первые 40–60 лет с последующим снижением расчетных величин. В сценарии заповедания наблюдался рост запасов органического вещества в лесной подстилке и почве: для ТЛУ С2 и С3 увеличение за 100 лет составило примерно 5–10 кг м⁻², для остальных ТЛУ — на уровне 2–3 кг м⁻² в пересчете на углерод. В сценариях хозяйственного использования лесов показано относительное “выравнивание” территории лесничества по показателям почвенных запасов углерода в сторону более низких значений. Максимальный экосистемный сток углерода рассчитан для ТЛУ С2 и С3, минимальный — для А5 и С4. В зависимости от сценария за 100 лет суммарное нетто-поглощение углерода лесами Данковского лесничества (с общей площадью лесопокрытых земель 6836 га) оценивается в диапазоне 0.15–0.57 Тг.

Ключевые слова: лесные экосистемы, депонирование углерода, дыхание почв, структура древостоев, поддержание экосистемных функций.

DOI: 10.31857/S0024114824020028 EDN: REZGAG

Тема оценки экосистемных функций и услуг лесов, их синергии, конфликтов и компромиссов затрагивается во многих отечественных публикациях последних лет и связана с необходимостью разработки практических мер по сохранению и устойчивому управлению лесами (Основы устойчивого ...,

2014; Лукина и др., 2021; Тебенькова и др., 2022). Интенсивность ведения лесного хозяйства существенно влияет на баланс углерода и другие экосистемные функции и услуги лесов (Leppä et al., 2020; Mäkipää et al., 2023), что повышает практическое значение эколого-экономического обоснования

¹Работа выполнена в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории

Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах” (рег. № 123030300031-6).

хозяйственной деятельности на региональном и локальном уровнях. Актуальность подобных оценок возрастает в контексте наблюдаемых изменений климата и роли лесных экосистем в его регулировании за счет связывания CO₂ атмосферы и долговременного удержания (депонирования, сток) углерода в фитомассе древостоев и органическом веществе лесных почв (Johnson, Curtis, 2001; Замолодчиков и др., 2021; Иванов и др., 2021; Липка и др., 2021). Общеизвестным инструментом оценок бюджета углерода на разных пространственных масштабах являются математические модели (Швиденко, Щепашенко, 2014; Замолодчиков и др., 2018; Володин, 2021; Столбовой, 2022; Sukhoveeva et al., 2023).

Цель данной работы — сравнительный анализ и оценка методами имитационного моделирования изменений запасов углерода в основных пулах лесных экосистем при разных вариантах ведения лесного хозяйства на локальном уровне, соответствующем территории лесничества как субъекта ведения хозяйства.

Работа выполнена на примере Данковского участкового лесничества, расположенного на юге Московской области, на левобережье р. Оки. Для этой территории, имеющей длительную историю хозяйственного освоения, характерна сложная видовая и возрастная структура древостоев и высокое разнообразие почвенно-растительных условий. Как следствие, “отклик” разных выделов на схожие варианты ведения лесного хозяйства может проявляться по-разному или в разные временные сроки. Использование имитационных моделей позволило учесть вклад подобной пространственной неоднородности в суммарные оценки баланса углерода для данной лесной территории.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Краткая характеристика Данковского лесничества

Данковское участковое лесничество (филиал “Русский лес” ГКУ МО “Мособллес”) расположено примерно в 90 км южнее Москвы в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов. Протяженность территории лесничества с севера на юг составляет 13.4 км, с запада на восток — 14.2 км. Общая площадь лесного фонда — 7350 га, в том числе лесопокрытых земель — 6836 га. Общее количество выделов по данным таксационного учета 2015 года — 2302. В настоящее время в древостоях преобладают пионерные виды — береза (*Betula* spp.), осина обыкновенная (*Populus tremula* L.) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) (более 80% по запасу). На долю хвойных видов (сосна обыкновенная и ель европейская (*Picea abies* (L.) Н. Karst.)) приходится более половины от общего запаса древесины. В меньшей степени представлены

широколиственные виды: дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.), вяз шершавый (*Ulmus glabra* Huds.), вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.), ясень высокий (*Fraxinus excelsior* L.). Средний возраст насаждений — 63 года, средняя полнота — 0.73, средний класс бонитета — 1.4. Все леса отнесены к защитным. По площади преобладают средневозрастные насаждения (53%), спелые и перестойные занимают 18%, на долю приспевающих приходится 17% от общей площади, молодняки занимают 12%. Разнообразие типов лесорастительных условий (ТЛУ) соответствует 9 вариантам, среди которых по количеству таксационных выделов и занимаемой ими суммарной площади преобладают С2 и С3 (табл. 1).

Условия Южного Подмосковья характеризуются умеренно континентальным климатом, с теплым и часто дождливым летом и умеренно холодной зимой. Продолжительность вегетационного периода составляет 180–190 дней; начало вегетации приходится, как правило, на середину апреля, окончание — на последнюю декаду октября. В ботанико-географическом плане территория лесничества относится к широколиственно-еловым лесам Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской таежной провинции Евразийской таежной области (Растительность ..., 1980). Зональным типом растительности являются полидоминантные хвойно-широколиственные леса. По долинам малых рек распространены леса с преобладанием ольхи черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaerth.).

Согласно почвенному районированию, исследуемая территория принадлежит к Москворецко-Окскому почвенному региону дерново-подзолистых и серых лесных почв (Дмитраков, 1979). В условиях преобладания песчаных отложений наибольшее распространение имеют почвы, которые в новой классификации (Классификация ..., 2004) соответствуют дерново-подбурам,

Таблица 1. Соотношение количества таксационных выделов и площадей с разными типами лесорастительных условий (ТЛУ) на территории Данковского участкового лесничества

ТЛУ	Число выделов	Суммарная площадь, га	Доля от общей площади, %
A2	50	137.1	2.01
A4	3	15.5	0.23
A5	3	8.9	0.13
B2	470	1199.0	17.53
B3	284	835.7	12.22
B4	9	15.9	0.23
C2	489	1618.2	23.67
C3	904	2846.1	41.62
C4	90	161.4	2.36

дерново-подзолам, торфяно-подзолам иллювиально-гумусовым, а также варианты глееземов и глеевых почв.

Имитационные модели

Для прогнозных оценок использовался комплекс моделей. Динамическая модель многовидового разновозрастного древостоя FORRUS-S (Chumachenko et al., 2003) вычисляет прирост запаса древесины на основе детальной процедуры с использованием бонитетных таблиц хода роста основных лесообразующих пород Европейской России. Рост корректируется по условиям освещенности для отдельных когорт (однолетних групп) древесных пород на квадратных участках размером 300 м² по пространственной решетке. Подобная корректировка соответствует эмпирическим или процессным моделям экофизиологического отклика на условия дефицита ресурса. Модель FORRUS-S позволяет рассчитывать запас древесины и древесную биомассу по органам деревьев. Входными данными для модели являются таксационные описания, пространственная структура выделов, сценарии лесохозяйственных мероприятий, включая ограничения на лесохозяйственную деятельность, схема дорожной сети, данные о рынке древесных ресурсов. Шаг модели составляет 5 лет.

Модель динамики органического вещества (ОВ) почвы Romul_Hum (Komarov et al., 2017; Chertov et al., 2017a, 2017b) является новой версией всесторонне протестированной, откалиброванной и широко используемой как в России, так и в других странах модели ROMUL (Chertov et al., 2001; Peltoniemi et al., 2007; Laine-Kaulio et al., 2014). Новая версия модели, сохранив структуру и значения основных параметров, дополнительно вычисляет вклад почвенной фауны в процессы минерализации и гумификации, в т.ч. в формирование устойчивого органического вещества. В модели могут вычисляться скорости минерализации и гумификации неограниченного количества когорт наземного и подземного опада разного качества с оценкой пулов C и N в лесной подстилке и органо-минеральных горизонтах. Определяющими факторами динамики в модели служат гидротермические условия почвы и качество опада (отношение в нем C : N).

Модель Romul_Hum дополнена статистическим генератором данных о гидротермических условиях почвы SCLISS (Быховец, Комаров, 2002), который предназначен для оценки средних месячных значений температуры и влажности почвы (лесная подстилка, органо-минеральная почва) в разных типах леса по стандартным метеорологическим наблюдениям: температуре воздуха, осадкам и, при наличии данных, по температуре почвы под травяным покровом, измеряемой на метеорологических станциях. Расчет климатических параметров производится для лесной подстилки в целом (без

разделения на подгоризонты) и аналогично — в целом для органо-минеральной части профулия.

Ранее проведенная интеграция моделей (Грабарник и др., 2019) позволила реализовать обмен данными между ними. SCLISS передает в Romul_Hum данные о температуре подстилки и органо-минеральных (на глубине 20 см) горизонтов почвы, данные об объемной влажности тех же горизонтов, а также расчетные значения влажности завядания, наименьшей полевой влагоемкости и полной влагоемкости органо-минеральных горизонтов. Romul_Hum передает в SCLISS данные о запасе углерода в лесной подстилке. Комплекс Romul_Hum–SCLISS, в свою очередь, был интегрирован с динамической моделью древостоя FORRUS-S. Последняя передает в Romul_Hum данные о количестве растительного опада, отдельно по каждому древесному виду и фракции биомассы (стволы с корой, ветви, листва или хвоя, скелетные и тонкие корни), а в SCLISS — данные о составе древесного яруса (его видовой состав и общая сомкнутость крон). SCLISS использует данные о видовом составе и сомкнутости древостоя для конверсии метеорологических данных в показатели почвенного климата, которые влияют на коэффициенты скоростей трансформации растительного опада в модели Romul_Hum, что позволяет динамически оценивать влияние изменений в структуре древесной растительности вследствие естественного развития древостоев или лесохозяйственной деятельности на условия под пологом леса.

Использованные данные и имитационные сценарии

Климатический сценарий. Исходный сценарий метеорологических условий был получен на основе данных метеорологической станции Коломна, извлеченных из массивов (Булыгина и др., 2023а, 2023б; Шерстюков, 2023), подготовленных во Всероссийском НИИ гидрометеорологической информации — Мировом центре данных (ВНИИГМИ-МЦД) Росгидромета и доступных на сайте организации (www.meteo.ru). Использовались следующие параметры: средняя месячная температура воздуха (°C), месячная сумма осадков (мм), средняя месячная температура почвы на глубине 20 см под поверхностью — косимой травой на метеорологической станции (°C). В значения сумм осадков введена поправка на ветровой недоучет согласно Справочнику по климату ... (1967). Также в качестве входных данных использовалась географическая широта (54.9°). При создании климатического сценария для имитации стационарного климата в качестве базового был выбран период с 1981 по 2010 гг. По данным за этот период вычислили статистические параметры (табл. 2), на основе которых подмоделью SCLISS были сгенерированы стационарные климатические сценарии требуемой продолжительности — 100 лет. Величины

Таблица 2. Обобщенные характеристики климатического сценария: многолетние среднемесячные температуры воздуха (T_a , °C) и почвы (T_s , °C), а также месячные суммы осадков (P , мм); приведены значения (m) и их среднеквадратические отклонения (s)

Показатель		Месяц											
		январь	февр.	март	апр.	май	июнь	июль	авг.	сентяб.	окт.	нояб.	декаб.
T_a	m	-7.0	-7.7	-1.9	6.3	13.0	16.7	18.6	16.6	11.1	5.2	-1.6	-5.7
	s	4.0	4.7	2.8	2.3	3.1	3.8	4.0	3.5	2.6	1.8	3.1	3.5
T_s	m	-0.7	-0.7	-0.4	3.2	10.4	14.4	16.8	16.0	11.9	6.9	2.0	0.1
	s	1.2	0.9	1.0	2.4	3.1	3.8	4.3	4.1	3.0	2.0	1.2	1.0
P	m	51.5	44.7	33.8	36.2	42.0	67.8	74.3	59.6	54.0	59.6	51.0	56.0
	s	22.7	22.2	17.3	19.2	22.0	31.4	42.8	42.3	31.5	33.9	26.4	28.8

видоспецифичных коэффициентов модели SCLISS, описывающих влияние неоднородности лесного полога на гидротермические условия почвы, были оценены ранее (Грбарник и др., 2019). В имитационных сценариях также учитывалось поступление соединений азота с атмосферными осадками. Для всей территории лесничества использовано региональное фоновое значение — 6 кг га⁻¹ год⁻¹ (в пересчете на азот), рассчитанное по данным измерений состава атмосферных осадков на территории ПТЗ (Свистов и др., 2016; Громов и др., 2018).

Входные данные для модели Romul_Hum. Помимо получаемых среднемесячных значений температуры и влажности подстилки и органико-минеральной части почвы, модель Romul_Hum использует в качестве входных данных характеристики разных когорт опада. Каждая когорта представляет собой опад определенного органа (ствол, ветви, листва или хвоя, скелетные и тонкие корни) определенного вида дерева. К видоспецифичным свойствам

когорт опада относятся концентрации в них углерода, азота и зольных элементов (% от сухой массы). Химические свойства разных когорт опада, наряду с гидротермическими условиями почвы, влияют на скорость их трансформации в почве. Химические свойства разных когорт опада определены в предшествующих работах (Шанин и др., 2019).

Начальные характеристики пулов ОБ (в пересчете на $C_{орг}$) и азота были оценены по данным монографии (Моделирование динамики ..., 2007) с корректировкой по Единому государственному реестру почвенных ресурсов России (<http://egrpr.soil.msu.ru/index.php>), исходя из двух имеющихся параметров: ТЛУ и доминанта древостоя, а также на основе данных собственных полевых исследований (Надпорожская и др., 2018; Зубкова и др., 2024), которые сгруппировали по ТЛУ.

Для более точной калибровки начальных величин почвенных пулов углерода и азота в модели

Таблица 3. Характеристика лесохозяйственных сценариев

Сценарий	Варианты хозяйственной деятельности
1 (контроль)	Заповедание всей территории (отсутствует любая хозяйственная деятельность).
2	Проведение сплошных рубок в эксплуатационных лесах при достижении возраста спелости пород. Лесовосстановление искусственным саженцами хвойных пород с последующим комплексом лесоводственного ухода. Порубочные остатки убираются с лесосеки.
3	Рубки — в соответствии с действующими правилами: добровольно-выборочные рубки в два приема с уборкой порубочных остатков и сухостоя с лесосеки. Естественное зарращивание с полным циклом лесоводственного ухода с ориентированием на выращивание хвойной секции.
4	Зонирование территории с акцентом на природоохранной деятельности и повышении рекреационной роли лесов. В зоне активного отдыха — формирование устойчивых насаждений паркового характера, ландшафтные выборочные рубки низкой интенсивности, порубочные остатки и сухостой убираются с территории, естественное зарращивание с уходом за подростом с ориентированием на выращивание сосны и дуба. Проводится уход за подростом: вырубается 1/3 его часть по густоте каждые 5 лет. В прогулочной зоне — аналогичные мероприятия с формированием в большем масштабе полуоткрытых типов ландшафтов. Порядок выборки пород при рубках ухода: Ос—Е—Б—Лп—Кл. В охранной зоне — создание режима заповедания (аналогично сценарию 1). В лесохозяйственной зоне — добровольно-выборочные рубки в два приема с уборкой порубочных остатков и сухостоя с последующим естественным зарращиванием и рубками ухода.

Romul_Num использовался способ инициализации модели “spin-up”. Это предварительный запуск Romul_Num, который проводится до стабилизации запасов углерода и азота в почве. Период “spin-up” в Romul_Num (время корректировки, необходимое модели для достижения равновесных значений) составляет около 10 лет (или 120 шагов модели), а отклонения полученных после этой процедуры значений запасов углерода и азота в почвенных пулах для всех выделов не превышают 15% от начальных показателей. После этого рассчитанные таким образом значения запасов ОВ и азота были использованы в качестве начальных параметров в имитационных экспериментах.

Лесохозяйственные сценарии. Для моделирования динамики почвенных пулов и потоков углерода использовали набор лесохозяйственных сценариев (табл. 3). Сценарий 1 — заповедание в отсутствие любой хозяйственной деятельности — позволяет оценить закономерности естественного развития древостоев с учетом возможной смены их видового состава. Сценарий 2, имитирующий сплошные рубки спелых и перестойных лесных насаждений с последующим созданием посадок хвойных пород, отражает практику ведения хозяйства в эксплуатационных лесах. Сценарии 3 и 4 сформированы с ориентацией на экосистемные услуги лесов в соответствии с исследованиями Д.Н. Тебеньковой с соавторами (2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика основных экосистемных пулов углерода и почвенная эмиссия CO_2

Разнообразие лесорастительных условий, наряду с видовым разнообразием и разновозрастностью насаждений Данковского лесничества, определяет значительное варьирование показателей продукции древостоев, количества и качества поступающего в почву растительного опада, что влияет на внутриэкосистемный баланс пулов и потоков углерода.

В сценарии 1 для большинства таксационных выделов характерно возрастание запасов углерода в древостоях (рис. 1), связанное со значительной долей в структуре лесов на начальных этапах моделирования молодых и средневозрастных насаждений. На уровне медианных значений максимальные оценки запаса древесины получены для относительно немногочисленных по занимаемой площади ТЛУ А2 и В2, которым соответствуют чистые сосновые древостои без примеси мелколиственных пород, сохраняющие высокую продуктивность на протяжении всего модельного периода. Для более богатых ТЛУ В3, С2 и С3 медианные оценки запасов углерода в древостоях чуть ниже, но на уровне отдельных таксационных выделов именно для них характерны максимальные величины депонирования углерода в биомассе. В условиях естественного развития значительное

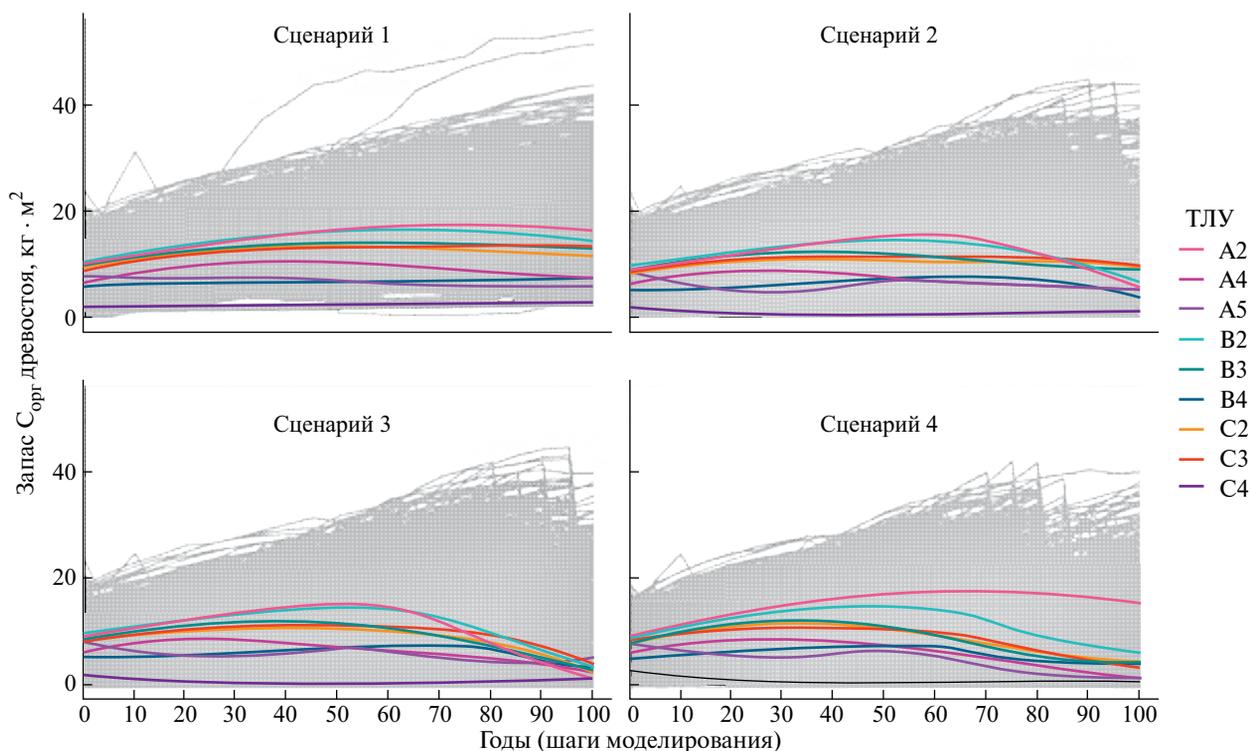


Рис. 1. Динамика запаса углерода древостоя Данковского лесничества (серые линии соответствуют отдельным таксационным выделам; цветные линии — медианные значения для разных ТЛУ; описание сценариев дано в табл. 3).

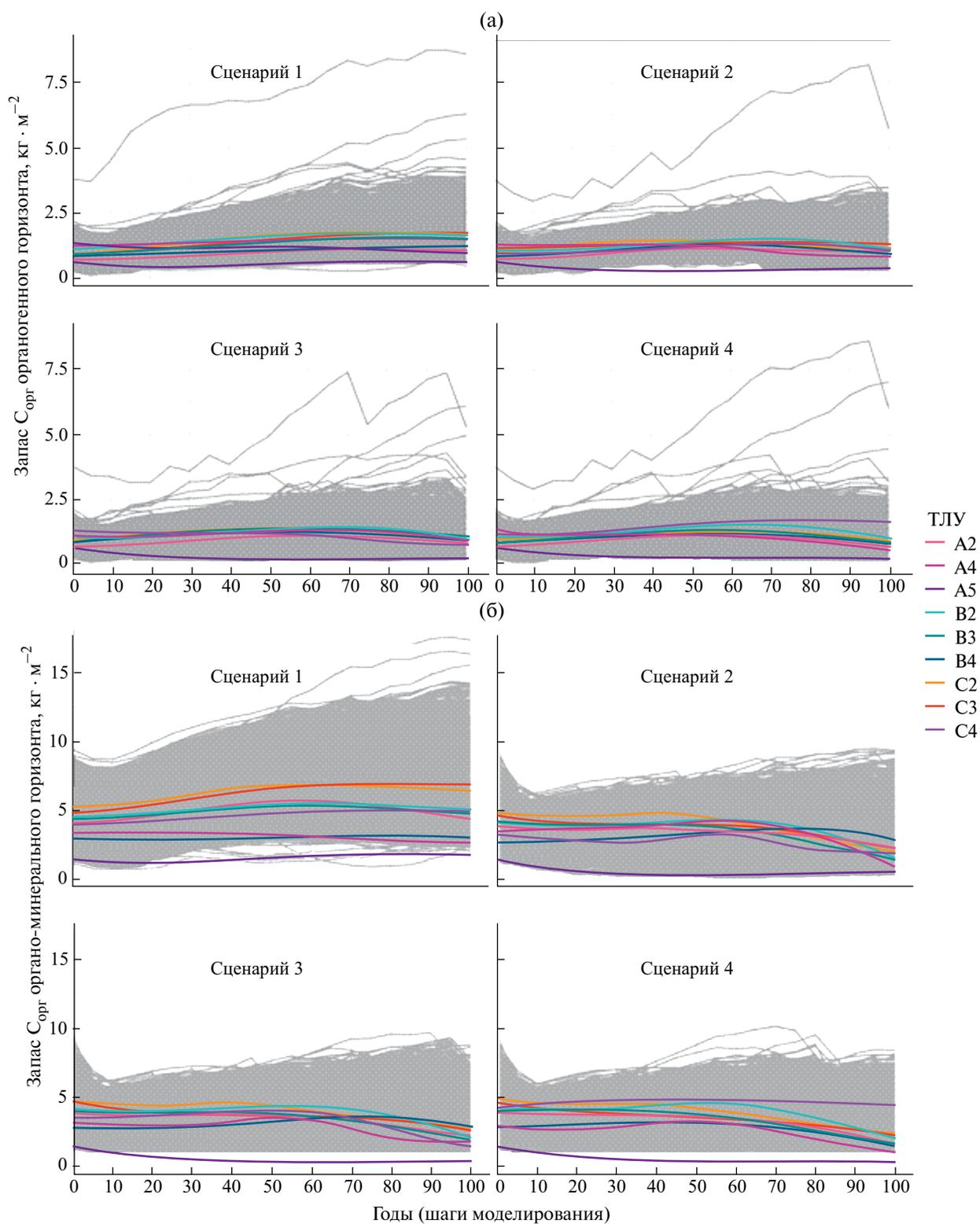


Рис. 2. Динамика запасов углерода в лесной подстилке (а) и органо-минеральных горизонтах почв (б) Данковского лесничества (серые линии соответствуют отдельным таксационным выделам; цветные линии — медианные значения для разных ТЛУ; описание сценариев дано в табл. 3).

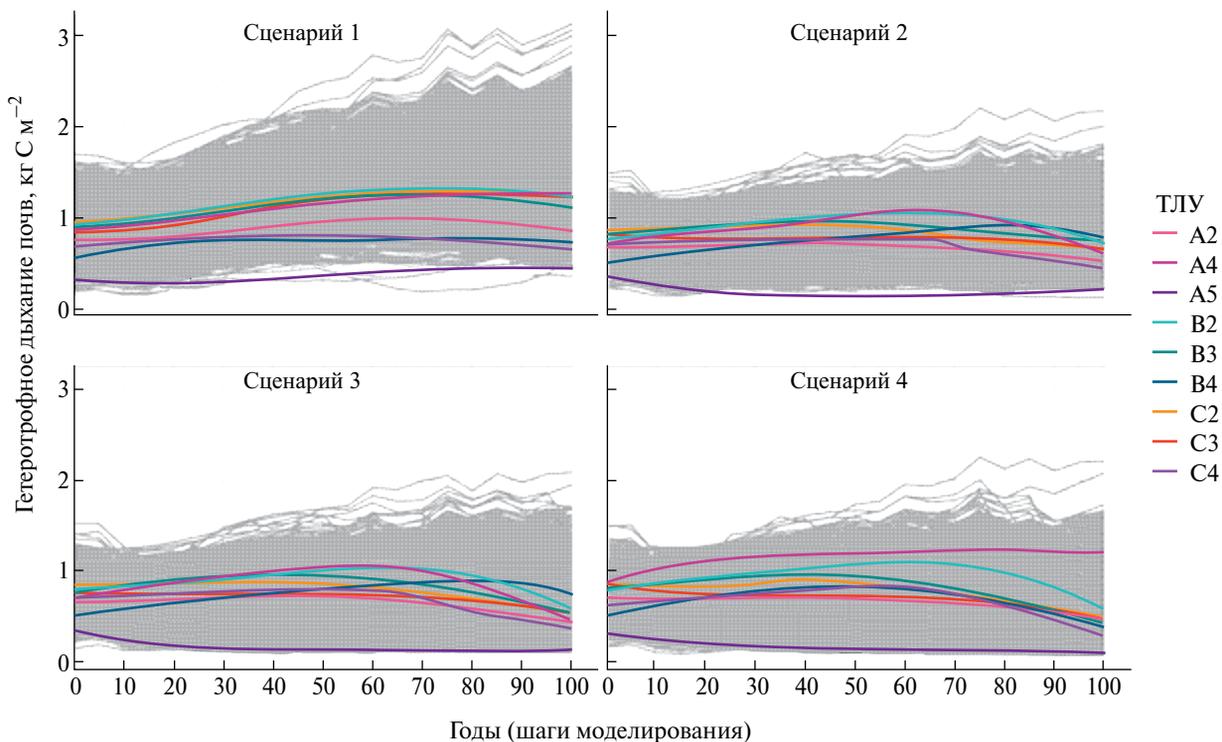


Рис. 3. Динамика гетеротрофного дыхания почв Данковского лесничества (серые линии соответствуют отдельным таксационным выделам; цветные линии — медианные значения для разных ТЛУ; описание сценариев дано в табл. 3).

варьирование получено для показателей, отражающих поступление в почву опада древесного яруса. Большое количество растительного опада производится древостоями в местообитаниях, соответствующих ТЛУ A4, B2, C2 и C3 и имеющих, как правило, полидоминантный состав (данные не приводятся). В целом для сценария 1 модельные оценки показывают рост запасов органического вещества как в лесной подстилке, так и в органо-минеральной части почвенного профиля (рис. 2). Для относительно богатых элементами питания почв ТЛУ C2 и C3 общее увеличение углеродного пула почв за 100 лет составило 1.5–2.0 раза от начальных значений, что в пересчете на углерод соответствует примерно 5–10 кг м⁻². Для более бедных вариантов почв ТЛУ A2 и B2 динамика роста запасов выражена слабее и в среднем составляет около 2–3 кг м⁻² в пересчете на углерод. Некоторая часть выделов демонстрирует снижение почвенных запасов органического вещества в те или иные временные отрезки, что может объясняться изменениями в структуре древесного яруса, связанными, например, с самоизреживанием молодых или распадом старовозрастных древостоев. Гетеротрофное дыхание почв при заповедании оценивается моделью в диапазоне от 0.2–0.5 до 2.0–2.5 кг м⁻² год⁻¹ в пересчете на углерод (рис. 3). Эмиссионная составляющая в углеродном балансе почв для всей территории лесничества не превышает 22.5%.

Сценарий 2 предусматривает проведение сплошных рубок с последующим искусственным лесовосстановлением с полным циклом ухода за древостоями. Согласно полученным оценкам, запас углерода в древостое после начального увеличения за счет интенсивного роста молодняков к концу периода моделирования демонстрирует тенденцию к снижению вследствие вовлечения в сплошные рубки все больших площадей древостоев, достигших возраста спелости. Сценарий 2 показывает меньший, по сравнению со сценарием 1, рост почвенных запасов углерода в лесной подстилке и снижение запаса углерода в органо-минеральной части профиля для большинства таксационных выделов (рис. 2). В среднем для лесничества потери почвенного пула оцениваются примерно в 2.5 кг м⁻² в пересчете на углерод, что составляет около 50% от первоначальных запасов. Такое снижение может объясняться неполным возвратом в почву поверхностных фракций опада вследствие рубок и удаления порубочных остатков и сухостоя. Следует отметить, что отрицательная динамика средних для лесничества запасов углерода в почвах наблюдается на фоне более низких показателей гетеротрофного дыхания (рис. 3), тогда как вклад эмиссии CO₂ в углеродный баланс отдельных выделов на заключительных стадиях моделирования превышает 30%.

Сценарий 3 предусматривает добровольно-выборочные рубки в два приема с уборкой

порубочных остатков и сухостоя с лесосеки, естественное зарастание с проведением рубок ухода. По характеру динамики и абсолютным значениям средних для лесничества показателей этот сценарий близок к оценкам, полученным в сценарии 2. Динамика пула углерода в древостое в сценарии 3 показывает более заметное снижение запасов к концу имитационного периода. Заметные различия между сценариями 2 и 3 связаны с меньшим (в сценарии 3) накоплением углерода в лесной подстилке и чуть более высоким — в органо-минеральной части профиля (рис. 2). Это может зависеть от качества лесовосстановления. Естественное зарастание, особенно на низкопродуктивных почвах, не всегда может обеспечить быстрое лесовосстановление.

Сценарий 4 предусматривает зонирование территории лесничества на рекреационную и лесохозяйственную зоны. В рекреационной зоне предполагается формирование устойчивых насаждений паркового характера с уходом за подлеском. В эксплуатационной зоне — добровольно-выборочные рубки. Согласно этому сценарию, запас углерода в древостоях начинает снижаться раньше, чем в других сценариях (уже в середине имитационного периода). Использование территории, согласно сценарию 4, способствует формированию почвенных условий с минимальным диапазоном варьирования запасов органического вещества в лесной подстилке и примерно 2-кратным снижением почвенного пула углерода в органо-минеральных горизонтах в среднем для территории лесничества (аналогичные потери запасов показаны для сценариев 2 и 3). Особенности сценария 4 проявились в повышенных показателях гетеротрофного дыхания в бедных почвах ТЛУ А2 и В2 (рис. 3). Аналогично сценариям 2 и 3 сценарий 4 ведет к “выравниванию” почвенных условий Данковского лесничества в отношении показателей углеродного цикла на фоне общего снижения запасов органического вещества.

Зависимость показателей углеродного баланса от лесорастительных условий

Анализ данных вычислительных экспериментов с позиций различий в оценках показателей углеродного баланса для разных ТЛУ показывает, что наиболее ярко влияние условий богатства и влажности почв проявляется при естественном развитии древостоев. В сценарии 1 (заповедание) повышенные показатели формирования фракций опавов, запасов органического вещества в лесной подстилке и органо-минеральных горизонтах почв и почвенного гетеротрофного дыхания характерны для богатых местообитаний, соответствующих ТЛУ С2 и С3, которые преобладают на территории лесничества. Для таксационных выделов с ТЛУ В2 и В3 рассчитанные величины углеродных пулов и потоков, как правило, ниже. Минимальные

оценки рассматриваемых показателей получены в сценарии 1 для ТЛУ А2, А4 и А5, соответствующих местообитаниям с бедными почвами, а также для таксационных выделов с богатыми элементами питания, но переувлажненными почвами — ТЛУ С4. При этом запасы углерода в фитомассе древостоев в ТЛУ А2 и В2, согласно полученным оценкам, характеризуются значительными величинами, что связано с моновидовым составом формирующихся в этих условиях сосновых древостоев.

Для сценариев 2–4, рассматривающих разные варианты активного использования лесов на территории Данковского лесничества, характерны схожие закономерности, которые проявляются на фоне общего снижения показателей углеродного цикла почв, особенно заметного в наиболее продуктивных ТЛУ С2 и С3. Следует обратить внимание на заметный рост соотношения показателей гетеротрофного дыхания и почвенных запасов органического вещества для ТЛУ А2, А4, А5, В2–В4, свидетельствующий об увеличении эмиссионной составляющей в общем балансе углерода соответствующих таксационных выделов.

Оценки экосистемного стока углерода

Рассчитанные с детализацией на уровне таксационных выделов величины суммарных запасов углерода на экосистемном уровне (рис. 4) являются результирующей накопления органического вещества в биомассе древостоев, мортмассе (сухой и валеж, органогенные горизонты подстилки) и органическом веществе почвы. Полученные экосистемные оценки отражают влияние лесорастительных условий на сток углерода, особенно ярко проявляющееся в сценарии 1 (заповедание). Для условий Данковского лесничества максимальные запасы органического вещества формируются в ТЛУ А2, В2, С2 и С3, минимальные — в С4 и А5. В сценариях 2–4 динамика экосистемных запасов С более сложная за счет влияния фактора рубок, а также последующего искусственного лесовосстановления (сценарии 2 и 4), что в долгосрочной перспективе снижает потенциал стока углерода в наиболее продуктивных ТЛУ С2 и С3.

При суммировании рассмотренных выше результатов расчетов пулов и потоков углерода с учетом площадей выделов были получены итоговые балансовые оценки стока С для всей территории Данковского лесничества (рис. 5). В зависимости от сценария за 100 лет суммарное нетто-поглощение С в лесных экосистемах Данковского участкового лесничества (с общей площадью лесопокрытой земель 6836 га) оценивается в диапазоне от 0.15 Тг (сценарий 3) до 0.57 Тг (сценарий 1). Сценарий 3, помимо добровольно-выборочных рубок с уборкой порубочных остатков и сухостоя на лесосеке, предусматривает естественное лесовосстановление; сценарий 1 — режим заповедания для

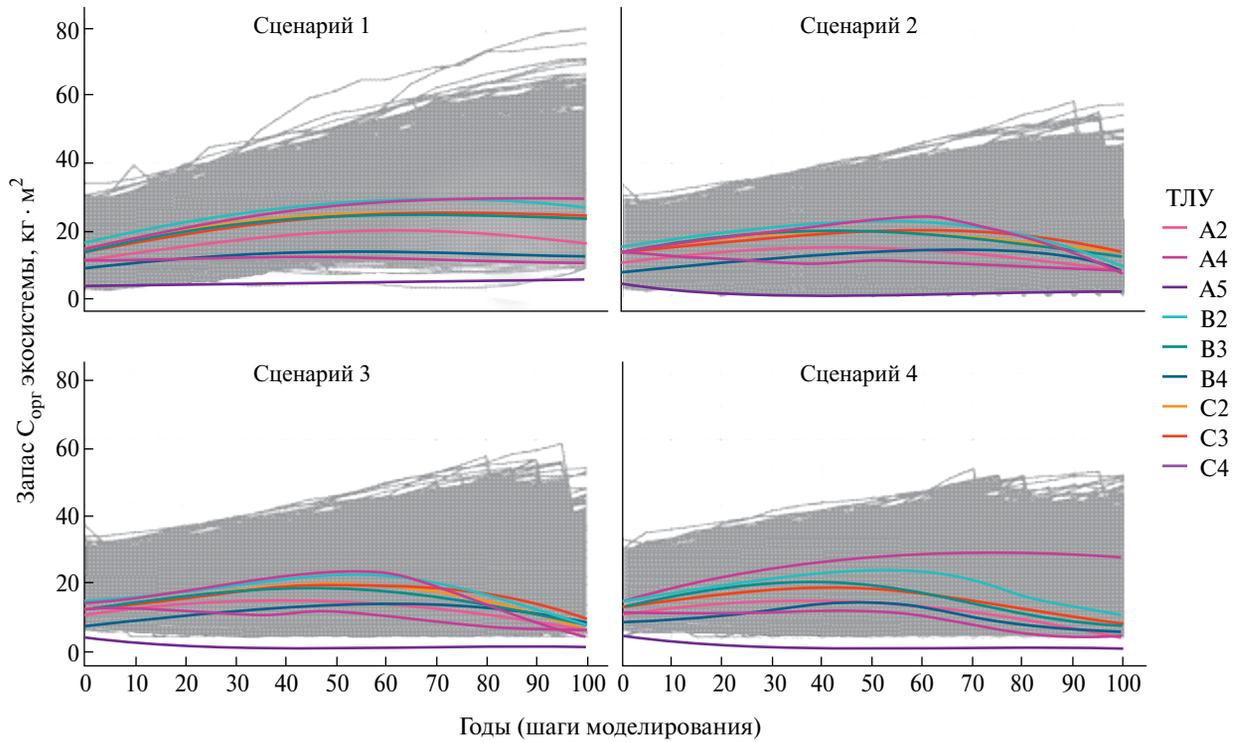


Рис. 4. Динамика экосистемных запасов С на территории Данковского лесничества (серые линии соответствуют отдельным таксационным выделам; цветные линии — медианные значения для разных ТЛУ; описание сценариев дано в табл. 3).

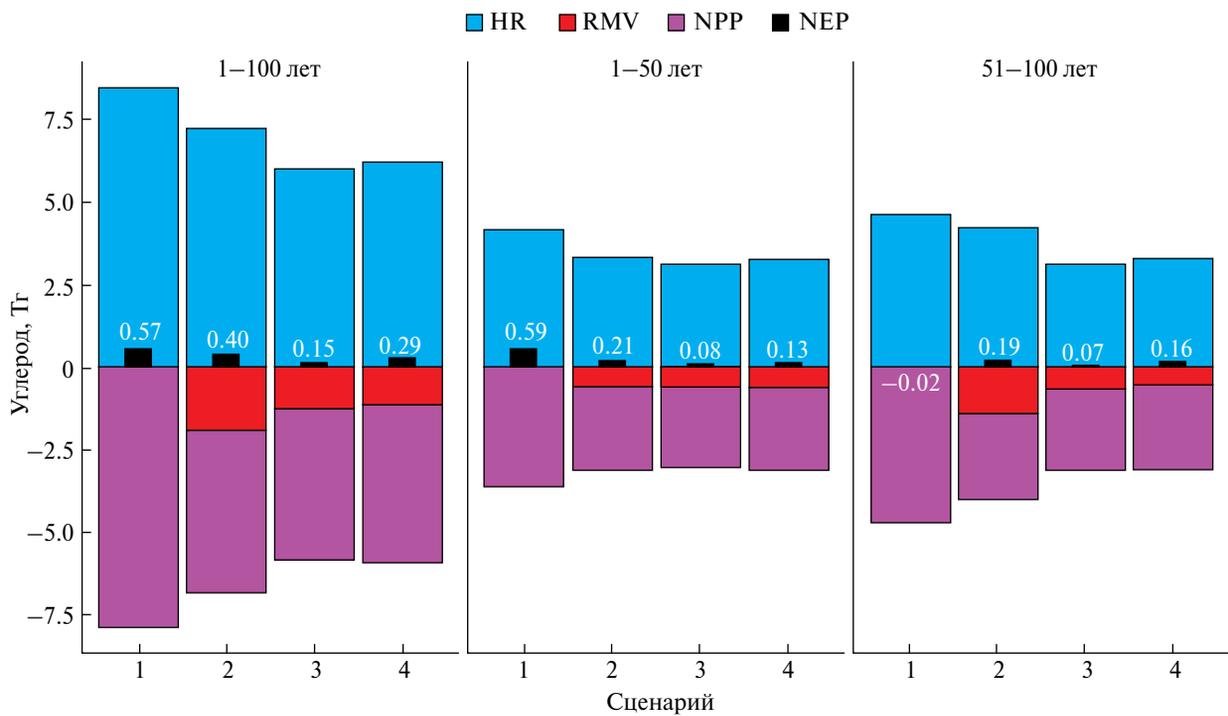


Рис. 5. Основные элементы и результирующие баланса углерода для всей территории Данковского лесничества на разных временных отрезках и при разных сценариях лесопользования (HR — гетеротрофное дыхание почв, RMV — вынос C_{орг} с фитомассой древостоя при рубках, NPP — чистая первичная продукция древостоя, NEP — нетто-поглощение С в экосистемах как результирующая трех указанных выше потоков с учетом их знака).

всех лесных земель. При этом основной экосистемный сток C в сценарии 1 наблюдается в первые 50 лет, что, если учитывать начальный возраст древостоев, соответствует переходу от средневозрастных насаждений к приспевающим и спелым. В последующие 50 лет модельные оценки в сценарии 1 показывают для территории Данковского лесничества близкий к нейтральному слабоотрицательный углеродный баланс, несмотря на продолжающийся сток $C_{\text{орг}}$ в почвах, что может объясняться снижением продукции старовозрастных древостоев, повышенным накоплением в них сухостоя и валежа в условиях заповедного режима и дополнительным вкладом крупных древесных остатков в эмиссию CO_2 . Достаточно высокое накопление углерода — до 0.40 Тг — показано для сценария 2 за счет искусственного лесовосстановления. Этот же сценарий показывает максимальные объемы полученной в ходе рубок древесины, обеспечивая, таким образом, синергию разных экосистемных услуг.

Факторы, определяющие динамику запасов углерода

Модельные оценки наглядно показывают зависимость динамики пулов и потоков углерода от почвенно-растительных условий, характерных для различных таксационных выделов Данковского лесничества и определяемых разными вариантами ТЛУ. Повышенные значения составляющих углеродного баланса получены для наиболее богатых местообитаний, которым на рассматриваемой территории соответствуют ТЛУ С2 и С3. Аналогичные тенденции зависимости запасов и экосистемного стока углерода от продуктивности лесов отмечаются во многих исследованиях (Шевченко и др., 2019; Cook-Patton et al., 2020; Lindeskog et al., 2021; Erkan et al., 2023; Strîmbu et al., 2023).

Фактором, определяющим особенности долговременной динамики основных пулов углерода в лесах со схожими почвенно-растительными условиями, являются начальные характеристики древостоев (их возраст и породный состав). Результаты расчетов в сценарии 1 (заповедание) хорошо согласуются с данными работы Кузнецовой с соавторами (2019), где на примере лесных почв Московско-Окской ландшафтной провинции показана связь почвенных запасов углерода с разными стадиями сукцессии, проявляющаяся как тенденция повышения запасов углерода в почвах от ранней к промежуточной и поздней стадиям.

Для значительного числа таксационных выделов Данковского лесничества результаты оценок в сценарии 1 показывают рост запасов углерода в фитомассе древостоев, средний возраст которых на конец имитационного эксперимента при их естественном развитии должен составлять более 150 лет. Этот результат несколько противоречит мнению о снижении продуктивности в старовозрастных

лесах и близком к нулевому стоку углерода в наземной продукции их фитомассы из-за активного отпада деревьев старших возрастных классов (Strîmbu et al., 2023). Однако исследования накопления углерода в старовозрастных лесах умеренного пояса свидетельствуют о значительной продолжительности жизни некоторых видов деревьев, продолжающих аккумулировать большое количество углерода в живых деревьях возрастом 150 и более лет (Lindenmayer et al., 2016; Cook-Patton et al., 2020; Leverett et al., 2021). Отражением этого являются полученные в настоящей работе данные о высоких показателях накопления углерода в фитомассе чистых сосновых насаждений в ТЛУ А2 и В2. Для территории Московской области этот факт подтверждается экспериментальными данными для сосняков Серебряноборского лесничества (Рысин и др., 2010) и культур сосны на территории Никольской лесной дачи (Мерзленко и др., 2023).

Результаты вычислительных экспериментов для сценариев 2–4 отражают влияние хозяйственного использования лесов на углеродный баланс лесных территорий, ведущее к снижению запасов органического вещества в древостоях, органо-минеральном профиле почв. В этой связи следует отметить, что наиболее заметное снижение экосистемных запасов углерода, по сравнению со сценарием заповедания, модель показывает для наиболее продуктивных ТЛУ С2 и С3, таким образом, минимизируя их природный потенциал секвестрации углерода в значительно большей степени, чем лесов бедных местообитаний. Ранее схожий эффект был показан в работе Кузнецовой с соавторами (2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Имитационное моделирование как эффективный инструмент управления экосистемными услугами лесов позволяет оценить риски и последствия принятия управленческих решений в области лесного хозяйства и природопользования за счет анализа и обоснования альтернативных сценариев развития лесных территорий. Используемая в данной работе система моделей ориентирована на прогнозирование долговременной динамики пулов углерода в лесах сложной видовой структуры, преобладающих в европейской части России. Прогнозные оценки изменений стока углерода для территории Данковского лесничества показали адекватность воспроизведения в имитационных экспериментах динамики роста древостоев, почвенных запасов углерода и гетеротрофного дыхания почв для широкого спектра лесорастительных условий (от А2 и А5 до В4 и С3) при разных сценариях лесопользования.

Оценивая рассмотренные сценарии хозяйственного и рекреационного использования лесов с позиций их влияния на углеродный баланс

территории Данковского лесничества, необходимо ответить, что его положение вблизи густонаселенной Московской агломерации и непосредственно в черте муниципального образования Серпухов предполагает важность таких экосистемных услуг лесов, как “рекреация”, “рынок лесного туризма”, “строительство на землях лесного фонда”, обеспечивающих поддержание благоприятной экологической обстановки в городах и создание мест отдыха для городского населения. В этой связи возможные компромиссы могут быть обеспечены за счет разработки более детальных сценариев использования данной лесной территории, предполагающих дифференцированный подход к ее различным участкам (соответствующим конкретным таксационным выделам) с учетом результатов модельных оценок, полученных в данной работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булдыгина О.Н., Разуваев В.Н., Трофименко Л.Т., Швец Н.В.* Описание массива данных среднемесячной температуры воздуха на станциях России [Электронный ресурс]. URL: <http://meteo.ru/data/156-temperature> (дата обращения: 29.05.2023).
- Булдыгина О.Н., Разуваев В.Н., Коришнова Н.Н., Швец Н.В.* Описание массива данных месячных сумм осадков на станциях России [Электронный ресурс]. URL: <http://meteo.ru/data/158-total-precipitation> (дата обращения: 29.05.2023).
- Быховец С.С., Комаров А.С.* Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом // Почвоведение. 2002. № 4. С. 443–452.
- Володин Е.М.* Углеродный цикл в модели климата ИВМ РАН. Тезисы доклада в ИГКЭ 26.05.2021 [Электронный ресурс]. URL: http://www.igce.ru/wp-content/uploads/2021/05/Volodin_IGKE_210526-1.pdf (дата обращения: 14.06.2023).
- Грбарник П.Я., Чертов О.Г., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Быховец С.С., Фролов П.В.* Интеграция имитационных моделей для комплексной оценки экосистемных услуг лесов: методические подходы // Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. № 2. С. 488–499. <https://doi.org/10.17537/2019.14.488>
- Громов С.А., Жигачева Е.С., Покровский Д.Д.* Оценка сухих выпадений соединений серы и азота из атмосферы в Приокско-Террасном биосферном заповеднике по данным наблюдений станции ЕМЕП // Экологические системы и приборы. 2018. № 2. С. 10–17.
- Дмитраков Л.М.* Почвенный покров биосферных пикетов Пушкинского биосферного стационара // Экосистемы Южного Подмосковья. М.: Наука, 1979. С. 70–77.
- Единый государственный реестр почвенных ресурсов России / Под ред. В.С. Столбового. М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2014. 760 с.
- Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Каганов В.В.* Экосистемные услуги и пространственное распределение защитных лесов Российской Федерации // Лесоведение. 2021. № 6. С. 581–592. <https://doi.org/10.31857/S0024114821060115>
- Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Честных О.В.* Динамика баланса углерода в лесах федеральных округов Российской Федерации // Вопросы лесной науки. 2018. Т. 1. № 1. С. 1–24. <https://doi.org/10.31509/2658-607X-2018-1-1-1-24>
- Зубкова Е.В., Стаменов М.Н., Припутина И.В., Грабовский В.И.* Фитоиндикация богатства почв в лесах и содержание азота в почве и растениях в сосняках и липняках Московской области // Ботанический журнал. 2024 (принято в печать).
- Иванов А.Л., Савин И.Ю., Столбовой В.С., Духанин Ю.А., Козлов Д.Н., Баматов И.М.* Глобальный климат и почвенный покров — последствия для землепользования России // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2021. Вып. 107. С. 5–32. <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2021-107-5-32>
- Классификация и диагностика почв России / Под ред. Г.В. Добровольского. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Кузнецова А.И., Лукина Н.В., Тихонова Е.В., Горнов А.В., Горнова М.В., Смирнов В.Э., Гераськина А.П., Шевченко Н.Е., Тебенькова Д.Н., Чумаченко С.И.* Аккумуляция углерода в песчаных и суглинистых почвах равнинных хвойно-широколиственных лесов в ходе послерубочных восстановительных сукцессий // Почвоведение. 2019. № 7. С. 803–816. <https://doi.org/10.1134/S0032180X19070086>
- Липка О.Н., Корзухин М.Д., Замолодчиков Д.Г., Добролюбов Н.Ю., Крыленко С.В., Богданович А.Ю., Семенов С.М.* Роль лесов в адаптации природных систем к изменениям климата // Лесоведение. 2021. № 5. С. 531–546. <https://doi.org/10.31857/S0024114821050077>
- Лукина Н.В., Гераськина А.П., Кузнецова А.И., Смирнов В.Э., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Тихонова Е.В., Тебенькова Д.Н., Басов Е.В.* Функциональная классификация лесов: актуальность и подходы к разработке // Лесоведение. 2021. № 6. С. 566–580. <https://doi.org/10.31857/S0024114821060085>
- Мерзленко М.Д., Мельник П.Г., Мельник Л.П.* Депонирование углерода стволовой фракцией в 100-летних лесных культурах хвойных пород // Лесной вестник. 2023. Т. 27. № 2. С. 5–10. <https://doi.org/10.18698/2542-1468-2023-2-5-10>
- Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах / Под ред. В.Н. Кудеярова. М.: Наука, 2007. 380 с.
- Надпорожская М.А., Зубкова Е.В., Фролов П.В., Быховец С.С., Чертов О.Г.* Соподчиненность почвенных условий и растительных сообществ в сосняках как следствие действия комплекса факторов // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 2. С. 122–138.
- Основы устойчивого лесопользования / Под ред. А.В. Беляковой, Н.М. Шматкова. М.: WWF России, 2014. 266 с.
- Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 431 с.
- Рысин Л.П., Алексахина Т.И., Быков А.В., Колесников А.В., Лысиков А.Б., Маслов А.А., Меланхолин П.Н., Молчанов А.Г., Полякова Г.А., Цельникер Ю.Л.* Серебряноборское опытное лесничество: 65 лет лесного мониторинга. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 260 с.
- Свистов П.Ф., Першина Н.А., Полищук А.И., Павлова М.Т., Семенец Е.С.* Ежегодные данные по химическому составу и кислотности атмосферных осадков за

- 2011–2015 гг. (Обзор данных). СПб: Главная геофизическая обсерватория им. А.И. Воейкова, 2016. 116 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 8. Часть 4. Л.: Гидрометеиздат, 1967. 360 с.
- Столбовой В.С. Влияние потепления климата на баланс углерода в лесных почвах России // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2022. Вып. 111. С. 5–29. <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2022-111-5-29>
- Тебенькова Д.Н., Лукина Н.В., Катаев А.Д., Чумаченко С.И., Киселева В.В., Кольчева А.А., Шанин В.Н., Гагарин Ю.Н., Кузнецова А.И. Разработка сценариев для имитационного моделирования экосистемных услуг лесов // Вопросы лесной науки. 2022. Т. 5. № 2. С. 1–87. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-104>
- Шанин В.Н., Грабарник П.Я., Быховец С.С., Чертов О.Г., Припутина И.В., Шашков М.П., Ивановна Н.В., Стаменов М.Н., Фролов П.В., Зубкова Е.В., Ручинская Е.В. Параметризация модели продукционного процесса для доминирующих видов деревьев европейской части РФ в задачах моделирования динамики лесных экосистем // Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. № 1. С. 54–76. <https://doi.org/10.17537/2019.14.54>
- Швиденко А.З., Шенаценок Д.Г. Углеродный бюджет лесов России // Сибирский лесной журнал. 2014. № 1. С. 69–92.
- Шевченко Н.Е., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Смирнов В.Э., Гераськина А.П., Горнов А.В., Тихонова Е.В., Лукина Н.В. Сукцессионная динамика запасов почвенного углерода и растительности хвойно-широколиственных лесов северо-западного Кавказа // Лесоведение. 2019. № 3. С. 163–176. <https://doi.org/10.1134/S0024114819030082>
- Шерстюков А.Б. Описание массива суточных данных о температуре почвы на глубинах до 320 см по метеорологическим станциям Российской Федерации (версия 2) [Электронный ресурс]. URL: <http://meteo.ru/data/164-soil-temperature> (дата обращения: 29.05.2023).
- Chertov O.G., Komarov A.S., Nadporozhskaya M.A., Bykhovets S.S., Zudin S.L. ROMUL — a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modeling // Ecological Modelling. 2001. V. 138. № 1–3. P. 289–308. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00409-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00409-9)
- Chertov O., Komarov A., Shaw C., Bykhovets S., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zhubkova E., Shashkov M. Romul_Hum — a model of soil organic matter formation coupling with soil biota activity. II. Parameterisation of the soil food web biota activity // Ecological Modelling. 2017a. V. 345. P. 125–139. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.10.024>
- Chertov O., Shaw C., Shashkov M., Komarov A., Bykhovets S., Shanin V., Grabarnik P., Frolov P., Kalinina O., Pripulina I., Zhubkova E. Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. III. Parameterisation of earthworm activity // Ecological Modelling. 2017b. V. 345. P. 140–149. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.06.013>
- Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Polotov D.V. Simulation modeling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous-broad-leaved forests // Ecological Modelling. 2003. V. 170. № 2–3. P. 345–362. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00238-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00238-2)
- Cook-Patton S.C., Leavitt S.M., Gibbs D., Harris N.L., Lister K., Anderson-Teixeira K.J., Briggs R.D., Chazdon R.L., Crowther T.W., Ellis P.W., Griscom H.P., Herrmann V., Holl K.D., Houghton R.A., Larrosa C., Lomax G., Lucas R., Madsen P., Malhi Y., Paquette A., Parker J.D., Paul K., Routh D., Roxburgh S., Saatchi S., van den Hoogen J., Walker W.S., Wheeler C.E., Wood S.A., Xu L., Griscom B.W. Mapping carbon accumulation potential from global natural forest regrowth // Nature. 2020. V. 585. P. 545–550. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2686-x>
- Erkan N., Güner Ş.T., Aydın A.C. Thinning effects on stand growth, carbon stocks, and soil properties in Brutia pine plantations // Carbon Balance and Management. 2023. V. 18. P. 1–10. <https://doi.org/10.1186/s13021-023-00226-0>
- Johnson D.W., Curtis P.S. Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis // Forest Ecology and Management. 2001. V. 140. № 2–3. P. 227–238. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00282-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00282-6)
- Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., Shashkov M., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zhubkova E. Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing // Ecological Modelling. 2017. V. 345. P. 113–124. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.08.007>
- Laine-Kaulio H., Koivusalo H., Komarov A.S., Lappalainen M., Launianen S., Laurén A. Extending the ROMUL model to simulate the dynamics of dissolved and sorbed C and N compounds in decomposing boreal mor // Ecological Modelling. 2014. V. 272. P. 277–292. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.09.026>
- Leppä K., Hökkä H., Laiho R., Launiainen S., Lehtonen A., Mäkipää R., Peltoniemi M., Saarinen M., Sarkkola S., Nieminen M. Selection cuttings as a tool to control water table level in boreal drained peatland forests // Frontiers in Earth Science. 2020. V. 8. Article 576510. <https://doi.org/10.3389/feart.2020.576510>
- Leverett R.T., Masino S.A., Moomaw W.R. Older Eastern White pine trees and stands accumulate carbon for many decades and maximize cumulative carbon // Frontiers in Forests and Global Change. 2021. V. 4. Article 620450. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.620450>
- Lindenmayer D.B., Laurance W.F. The unique challenges of conserving large old trees // Trends in Ecology and Evolution. 2016. V. 31. № 6. P. 416–418. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.03.003>
- Lindeskog M., Smith B., Lagergren F., Sycheva E., Ficko A., Pretzsch H., Rammig A. Accounting for forest management in the estimation of forest carbon balance using the dynamic vegetation model LPJ-GUESS (v4.0, r9710): implementation and evaluation of simulations for Europe // Geoscientific Model Development. 2021. V. 14. № 10. P. 6071–6112. <https://doi.org/10.5194/gmd-14-6071-2021>
- Mäkipää R., Abramoff R., Adamczyk B., Baldy V., Biryol C., Bosela M., Casals P., Curiel Yuste J., Dondini M., Filipek S., Garcia-Pausas J., Gros R., Gómoryová E., Hashimoto S., Hassegawa M., Immonen P., Laiho R., Li H., Li Q., Luysaert S., Menival C., Mori T., Naudts K., Santonja M., Smolander A., Toriyama J., Tupek B., Ubeda X., Verkerk P.J., Lehtonen A. How does management affect soil C sequestration and greenhouse gas fluxes in boreal and temperate forests? — A review // Forest Ecology and Management. 2023. V. 529. Article 120637. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120637>

- Peltoniemi M., Mäkipää R., Thürig E., Palosuo T., Schrumpf M., Buttrbach-Bahl K., Chertov O., Komarov A., Mikhailov A., Gärdenäs A., Perry C., Liski J., Smith P.* Models in country scale carbon accounting of forest soils // *Silva Fennica*. 2007. V. 41. № 3. P. 575–602. <https://doi.org/10.14214/sf.290>
- Strimbu V.F., Næsset E., Ørka H.O., Liski J., Petersson H., Gobakken T.* Estimating biomass and soil carbon change at the level of forest stands using repeated forest surveys assisted by airborne laser scanner data // *Carbon Balance and Management*. 2023. V. 18. Article 10. <https://doi.org/10.1186/s13021-023-00222-4>
- Sukhoveeva O., Karelin D., Lebedeva T., Pochikalov A., Ryzhkov O., Suvorov G., Zolotukhin A.* Greenhouse gases fluxes and carbon cycle in agroecosystems under humid continental climate conditions // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2023. V. 352. Article 108502. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108502>

Predictions of Carbon Stock in the Southern Moscow Region Forests Under Different Forest Use Scenarios

V. N. Shanin^{a, b, *}, I. V. Pripulina^a, P. V. Frolov^a, D. N. Tebenkova^b,
S. S. Bykhovets^a, S. I. Chumachenko^{b, c}

^a*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science of the RAS, Institutskaya st. 2, Pushchino, Moscow Oblast, 142290, Russia*

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

^c*Mytishchi branch of the Moscow State University of Technology, 1st Institutskaya st, 1, Mytishchi, Moscow region, 141005 Russia*

*E-mail: shaninvn@gmail.com

The results of forest simulation modelling of the dynamics of carbon pools and fluxes in forest ecosystems under different forest management scenarios were considered on the example of the Dankovsky forest enterprise (south of the Moscow region, subzone of coniferous-broadleaved mixed forests). The impact of such changes in forest management practices, as the reserve regime, the reduction in the proportion of forest lands as a result of residential development, and zoning of the territory with an emphasis on increasing the recreational use of forests on the carbon balance was analysed. In computational experiments, a set of Russian models was used: the dynamic model of a forest stand FORRUS-S, the model of soil organic matter dynamics Romul_Hum, the model of the hydrothermal regime of soils SCLISS. Calculations were performed for a time period of 100 years at the forestry unit level, and were also aggregated at the level of the entire forestry district. The diversity of types of forest growth conditions (FGC), together with the species diversity and the initial different ages of stands, determined significant variations of the calculated indicators of forest stands' production, the quantity and quality of plant litter entering the soil. For all cases, model estimates of changes in carbon reserves occurred in the forest stands within the initial 40–60 years with a subsequent decrease in the calculated values. Under the conservation scenario, an increase in the organic substances reserves in forest litter and soil was observed: for FGCs C2 and C3, an increase over 100 years was approximately 5–10 kg m⁻², for the remaining FGCs — at the level of 2–3 kg m⁻² in terms of carbon. Under the economic use scenarios, a relative “levelling” of forest enterprise area towards the lower end of the spectrum was shown in terms of soil carbon reserves. The maximum ecosystem carbon stock was calculated for FGC C2 and C3, the minimum — for A5 and C4. Depending on the scenario, over 100 years, the total net sequestration of carbon by the forests of the Dankovsky forest enterprise (with a total area of forested land of 6836 ha) was estimated within the range of 0.15–0.57 Tg.

Key words: forest ecosystems, carbon depositing, soil respiration, forest stand's structure, support of ecosystem functions.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the innovative state-level project of utmost importance “Development of terrestrial and remote monitoring of carbon pools and greenhouse gases fluxes within the boundaries of the Russian Federation, creation of a registration system of climatically active substances fluxes and carbon budget data from forests and other terrestrial ecosystems” (No. 123030300031–6).

REFERENCES

- Bykhovets S.S., Komarov A.S., A simple statistical model of soil climate with a monthly step, *Eurasian Soil Science*, 2002, Vol. 35, No. 4, pp. 392–400.
- Chertov O., Komarov A., Shaw C., Bykhovets S., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P., Pripitina I., Zubkova E., Shashkov M., Romul_Hum — a model of soil organic matter formation coupling with soil biota activity. II. Parameterisation of the soil food web biota activity, *Ecological Modelling*, 2017a, Vol. 345, pp. 125–139.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.10.024>.
- Chertov O., Shaw C., Shashkov M., Komarov A., Bykhovets S., Shanin V., Grabarnik P., Frolov P., Kalinina O., Pripitina I., Zubkova E., Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. III. Parameterisation of earthworm activity, *Ecological Modelling*, 2017b, Vol. 345, pp. 140–149.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.06.013>.
- Chertov O.G., Komarov A.S., Nadporozhskaya M.A., Bykhovets S.S., Zudin S.L., ROMUL — a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modeling, *Ecological Modelling*, 2001, Vol. 138, No. 1–3, pp. 289–308.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00409-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00409-9).
- Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Polotov D.V., Simulation modeling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous-broad-leaved forests, *Ecological Modelling*, 2003, Vol. 170, No. 2–3, pp. 345–362.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00238-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00238-2)
- Cook-Patton S.C., Leavitt S.M., Gibbs D., Harris N.L., Lister K., Anderson-Teixeira K.J., Briggs R.D., Chazdon R.L., Crowther T.W., Ellis P.W., Griscom H.P., Herrmann V., Holl K.D., Houghton R.A., Larrosa C., Lomax G., Lucas R., Madsen P., Malhi Y., Paquette A., Parker J.D., Paul K., Routh D., Roxburgh S., Saatchi S., van den Hoogen J., Walker W.S., Wheeler C.E., Wood S.A., Xu L., Griscom B.W., Mapping carbon accumulation potential from global natural forest regrowth, *Nature*, 2020, Vol. 585, pp. 545–550.
<https://doi.org/10.1038/s41586-020-2686-x>.
- Dmitrakov L.M., Pochvennyi pokrov biosfernykh piketov Pushchinskogo biosferного stationsara (Soil cover of biosphere pickets of the Pushchino biosphere station), In: *Ekosistemy Yuzhnogo Podmoskov'ya* (Ecosystems of the Southern Moscow Region), Moscow: Nauka, 1979, pp. 70–77.
- Edinyi gosudarstvennyi reestr pochvennykh resursov Rossii*, (Unified State register of soil resources of Russia), Moscow: Pochvennyi in-t im. V.V. Dokuchaeva, 2014, 768 p.
- Erkan N., Güner Ş.T., Aydın A.C., Thinning effects on stand growth, carbon stocks, and soil properties in Brutia pine plantations, *Carbon Balance and Management*, 2023, Vol. 18, pp. 1–10.
<https://doi.org/10.1186/s13021-023-00226-0>.
- Grabarnik P.Y., Chertov O.G., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Khanina L.G., Bobrovskii M.V., Bykhovets S.S., Frolov P.V., Integratsiya imitatsionnykh modelei dlya kompleksnoi otsenki ekosistemnykh uslug lesov: metodicheskie podkhody (The Integration of Simulation Models for Complex Evaluation of Different Forest Ecosystem Services: Methodological Approaches), *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2019, Vol. 14, No. 2, pp. 488–499.
<https://doi.org/10.17537/2019.14.488>
- Gromov S.A., Zhigacheva E.S., Pokrovskii D.D., Otsenka sukhikh vypadenii soedinenii sery i azota iz atmosfery v Prioksko-Terrasnom biosferном zapovednike po dannym nablyudenii stantsii EMEP (Evaluation of atmospheric dry deposition of sulphur and nitrogen compounds in the Prioksko-Terrasny Nature Biosphere Reserve with the measurements at the EMEP station), *Ekologicheskie sistemy i pribory*, 2018, No. 2, pp. 10–17.
<http://meteo.ru/data/156-temperature>, (May 29, 2023).
<http://meteo.ru/data/158-total-precipitation>, (May 29, 2023).
<http://meteo.ru/data/164-soil-temperature>, (May 29, 2023).
- Ivanov A.L., Savin I.Y., Stolbovoi V.S., Dukhanin Y.A., Kozlov D.N., Bamatov I.M., Global'nyi klimat i pochvennyi pokrov — posledstviya dlya zemlepol'zovaniya Rossii (Global climate and soil cover — implications for land use in Russia), *Byulleten' Pochvennogo instituta imeni V.V. Dokuchaeva*, 2021, Issue 107, pp. 5–32.
<https://doi.org/10.19047/0136-1694-2021-107-5-32>
- Johnson D.W., Curtis P.S., Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis, *Forest Ecology and Management*, 2001, Vol. 140, No. 2–3, pp. 227–238.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00282-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00282-6)
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumena, 2004, 342 p.
- Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., Shashkov M., Shanin V., Grabarnik P., Pripitina I., Zubkova E., Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing, *Ecological Modelling*, 2017, Vol. 345, pp. 113–124.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.08.007>
- Kuznetsova A.I., Lukina N.V., Tikhonova E.V., Gornov A.V., Gornova M.V., Smirnov V.E., Geraskina A.P., Shevchenko N.E., Tebenkova D.N., Chumachenko S.I., Carbon stock in sandy and loamy soils of coniferous-broadleaved forests at different succession stages, *Eurasian Soil Science*, 2019, Vol. 52, No. 7, pp. 756–768.
- Laine-Kaulio H., Koivusalo H., Komarov A.S., Lappalainen M., Launianen S., Laurén A., Extending the ROMUL model to simulate the dynamics of dissolved and sorbed C and N compounds in decomposing boreal mor, *Ecological Modelling*, 2014, Vol. 272, pp. 277–292.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.09.026>.
- Leppä K., Hökkä H., Laiho R., Launianen S., Lehtonen A., Mäkipää R., Peltoniemi M., Saarinen M., Sarkkola S., Nieminen M., Selection cuttings as a tool to control water table level in boreal drained peatland forests, *Frontiers in Earth Science*, 2020, Vol. 8, Article 576510.
<https://doi.org/10.3389/feart.2020.576510>
- Leverett R.T., Masino S.A., Moomaw W.R., Older Eastern White pine trees and stands accumulate carbon for many decades and maximize cumulative carbon, *Frontiers in Forests and Global Change*, 2021, Vol. 4, Article 620450.
<https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.620450>
- Lindenmayer D.B., Laurance W.F., The unique challenges of conserving large old trees, *Trends in Ecology and Evolution*, 2016, Vol. 31, No. 6, pp. 416–418.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.03.003>
- Lindeskog M., Smith B., Lagergren F., Sycheva E., Ficko A., Pretzsch H., Rammig A., Accounting for forest management in the estimation of forest carbon balance using the dynamic vegetation model LPJ-GUESS (v4.0, r9710): implementation and evaluation of simulations for Europe, *Geoscientific Model Development*, 2021, Vol. 14, No. 10, pp. 6071–6112.
<https://doi.org/10.5194/gmd-14-6071-2021>

- Lipka O.N., Korzukhin M.D., Zamolodchikov D.G., Dobrolyubov N.Y., Krylenko S.V., Bogdanovich A.Y., Semenov S.M., Rol' lesov v adaptatsii prirodnykh sistem k izmeneniyam klimata (A role of forests in natural systems' adaptation to climate change), *Lesovedenie*, 2021, No. 5, pp. 531–546.
- Lukina N.V., Geras'kina A.P., Kuznetsova A.I., Smirnov V.E., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Tikhonova E.V., Teben'kova D.N., Basova E.V., Funktsional'naya klassifikatsiya lesov: aktual'nost' i podkhody k razrabotke (Forests' functional classification: relevance and approaches to development), *Lesovedenie*, 2021, No. 6, pp. 566–580.
<https://doi.org/10.31857/S0024114821060085>
- Mäkipää R., Abramoff R., Adamczyk B., Baldy V., Biryol C., Bosela M., Casals P., Curiel Yuste J., Dondini M., Filipek S., Garcia-Pausas J., Gros R., Gömöryová E., Hashimoto S., Hassegawa M., Immonen P., Laiho R., Li H., Li Q., Luysaert S., Menival C., Mori T., Naudts K., Santonja M., Smolander A., Toriyama J., Tupek B., Ubeda X., Verkerk P.J., Lehtonen A., How does management affect soil C sequestration and greenhouse gas fluxes in boreal and temperate forests? — A review, *Forest Ecology and Management*, 2023, Vol. 529, Article 120637.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120637>
- Merzlenko M.D., Mel'nik P.G., Mel'nik L.P., Deponirovanie ugleroda stvolovoi fraktsiei v 100-letnikh lesnykh kul'turakh khvoinykh porod (Carbon deposit by stem fraction in 100-year-old coniferous species), *Lesnoi vestnik*, 2023, Vol. 27, No. 2, pp. 5–10.
- Modelirovanie dinamiki organicheskogo veshchestva v lesnykh ekosistemakh* (Modeling of organic matter dynamics in forest ecosystems), Moscow: Nauka, 2007, 380 p.
- Nadporozhskaya M.A., Zubkova E.V., Frolov P.V., Bykhovets S.S., Chertov O.G., Sopodchinennost' pochvennykh uslovii i rastitel'nykh soobshchestv v sosnyakakh kak sledstvie deystviya kompleksa faktorov (Factors of soil and ground vegetation formation in pine forests), *Vestnik TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya*, 2018, No. 2, pp. 122–138.
- Osnovy ustoichivogo lesoupravleniya* (Basics of Sustainable Forest Management), Moscow: WWF Rossii, 2014, 266 p.
- Peltoniemi M., Mäkipää R., Thürig E., Palosuo T., Schrupf M., Buttrbach-Bahl K., Chertov O., Komarov A., Mikhailov A., Gärdenäs A., Perry C., Liski J., Smith P., Models in country scale carbon accounting of forest soils, *Silva Fennica*, 2007, Vol. 41, No. 3, pp. 575–602.
<https://doi.org/10.14214/sf.290>
- Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR* (The vegetation of the European part of the USSR), Leningrad: Nauka, 1980, 429 p.
- Rysin L.P., Striganova B.R., Sirin A.A., *Serebryanoborskoe opytное lesnichestvo: 65 let lesnogo monitoringa* (Serebryanyi Bor trial forestry: 65 years of monitoring), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, 260 p.
- Shanin V.N., Grabarnik P.Y., Bykhovets S.S., Chertov O.G., Pripulina I.V., Shashkov M.P., Ivanova N.V., Stamenov M.N., Frolov P.V., Zubkova E.V., Ruchinskaya E.V., Parametrizatsiya modeli produktsionnogo protsessa dlya dominiruyushchikh vidov derev'ev evropeiskoi chasti RF v zadachakh modelirovaniya dinamiki lesnykh ekosistem (Parameterization of Productivity Model for the Most Common Trees Species in European Part of Russia for Simulation of Forest Ecosystem Dynamics), *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2019, Vol. 14, No. 1, pp. 54–76.
<https://doi.org/10.17537/2019.14.54>
- Shevchenko N.E., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Smirnov V.E., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Grabenko E.A., Tikhonova E.V., Lukina N.V., Suktsessionnaya dinamika rastitel'nosti i zapasy pochvennogo ugleroda v khvoino-shirokolistvennykh lesakh Severo-Zapadnogo Kavkaza (Succession dynamics of vegetation and storages of soil carbon in mixed forests of Northwestern Caucasus), *Lesovedenie*, 2019, No. 3, pp. 163–176.
- Shvidenko A.Z., Schepaschenko D.G., Uglerodnyi byudzhnet lesov Rossii (Carbon budget of Russian forests), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2014, No. 1, pp. 69–92.
- Spravochnik po klimatu SSSR* (USSR climate data), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1967, Vol. 8, Part 4, 359 p.
- Stolbovoi V.S., Vliyaniye potepleniya klimata na balans ugleroda v lesnykh pochvakh Rossii (Climate warming impact on the carbon balance in forest soils in Russia), *Byulleten' Pochvennogo instituta imeni V.V. Dokuchaeva*, 2022, Vol. 111, pp. 5–29.
- Strîmbu V.F., Næsset E., Ørka H.O., Liski J., Petersson H., Gobakken T., Estimating biomass and soil carbon change at the level of forest stands using repeated forest surveys assisted by airborne laser scanner data, *Carbon Balance and Management*, 2023, Vol. 18, Article 10.
<https://doi.org/10.1186/s13021-023-00222-4>
- Sukhoveeva O., Karelin D., Lebedeva T., Pochikalov A., Ryzhkov O., Suvorov G., Zolotukhin A., Greenhouse gases fluxes and carbon cycle in agroecosystems under humid continental climate conditions, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2023, Vol. 352, Article 108502.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108502>
- Svistov P.F., Pershina N.A., Polishchuk A.I., Pavlova M.T., Semenets E.S., *Ezhгодnye dannye po khimicheskomu sostavu i kislotnosti atmosferynykh osadkov za 2011–2015 gg. (Obzor dannyykh)* (Annual data on the chemical composition and acidity of atmospheric precipitation for 2011–2015 (Data Review)), Saint Petersburg: Glavnaya geofizicheskaya observatoriya im. A.I. Voeikova, 2016, 116 p.
- Teben'kova D.N., Lukina N.V., Kataev A.D., Chumachenko S.I., Kiseleva V.V., Kolycheva A.A., Shanin V.N., Gagarin Y.N., Kuznetsova A.I., Razrabotka stsensariyev dlya imitatsionnogo modelirovaniya ekosistemnykh uslug lesov (Scenario development for the forests ecosystem services imitation modelling), *Voprosy lesnoi nauki*, 2022, Vol. 5, No. 2, pp. 1–87.
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-202252-104>
- Volodin E.M., available at: http://www.igce.ru/wp-content/uploads/2021/05/Volodin_IGKE_210526-1.pdf (June 14, 2023).
- Zamolodchikov D.G., Grabovskii V.I., Chestnykh O.V., Dinamika balansa ugleroda v lesakh federal'nykh okrugov Rossiiskoi Federatsii (Dynamic pattern of carbon balance in the forests of federal districts of the Russian Federation), *Voprosy lesnoi nauki*, 2018, Vol. 1, No. 1, pp. 1–24.
<https://doi.org/10.31509/2658-607X-2018-1-1-1-24>
- Zamolodchikov D.G., Grabovskii V.I., Kaganov V.V., Ekosistemnye uslugi i prostranstvennoye raspredeleniye zashchitnykh lesov Rossiiskoi Federatsii (The ecosystem services and spatial distribution of protective forests in Russian Federation), *Lesovedenie*, 2021, No. 6, pp. 581–592.
- Zubkova E.V., Stamenov M.N., Pripulina I.V., Grabovskii V.I., Fitoindikatsiya bogatstva pochv v lesakh i sodержание azota v pochve i rasteniyakh v sosnyakakh i lipnyakakh Moskovskoi oblasti (Phytoindication of soil richness in forests and nitrogen content in soil and plants in pine and linden forests of the Moscow region), *Botanicheskii zhurnal*, 2024. (In print).

УДК 630*182.5

МОДЕЛИРОВАНИЕ И СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТОЛЩИНЫ КОРЫ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД¹

© 2024 г. В. А. Усольцев^{а, б, *}, И. С. Цепордей^а, А. Ф. Уразова^б, А. В. Борников^б, Н. И. Плюха^б

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

^бУральский государственный лесотехнический университет,
ул. Сибирский тракт, д. 37, Екатеринбург, 620100 Россия

^сОренбургский государственный аграрный университет,
ул. Челюскинцев, д. 8, Оренбург, 460014 Россия

*E-mail: Usoltsev50@mail.ru

Поступила в редакцию 13.04.2023 г.

После доработки 22.11.2023 г.

Принята к публикации 08.02.2024 г.

Необходимость оценки углерододепонирующей способности древостоя, отдельного дерева и его компонентов постоянно подчеркивается в мировой литературе, так как смягчение последствий изменения климата стало наивысшим приоритетом. Поскольку концентрация углерода различается у разных древесных видов и в разных компонентах дерева, в том числе в стволовой древесине и коре, необходима разработка математических видоспецифичных моделей для расчета доли коры в стволах с целью повышения точности оценок углеродного баланса лесов. Известна связь толщины коры как с возрастом, так и с диаметром ствола дерева, но в отношении ее региональной изменчивости данные противоречивы. По фактическим данным 1100 модельных деревьев пяти лесообразующих видов разработаны аллометрические модели смешанного типа, включающие в качестве независимых переменных возраст и диаметр ствола, а также бинарную переменную, характеризующую влияние района произрастания на толщину коры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), березы повислой (*Betula pendula* Roth), лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* N. Dyl.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* L.), а также различие толщины коры у ели сибирской (*Picea obovata* L.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* L.) при их совместном произрастании в спелых древостоях таежной зоны. На статистически значимом уровне установлено, что толщина коры у сосны обыкновенной и березы повислой в зоне степи существенно больше по сравнению с таежной зоной, а толщина коры лиственницы сибирской в лесотундре значительно больше по сравнению с лиственницей Сукачева в зоне степи. Толщина коры у ели сибирской меньше, чем у пихты сибирской. Показано ранжирование видов по толщине коры.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, береза повислая, лиственница Сукачева, лиственница сибирская, пихта сибирская, ель сибирская, толщина коры, аллометрические модели, региональные различия, ранжирование видов.

DOI: 10.31857/S0024114824020039 EDN: RETJAJ

В течение последних десятилетий необходимость оценки фитомассы древостоя, отдельного дерева и его компонентов постоянно подчеркивается на международном уровне, поскольку смягчение последствий изменения климата стало наивысшим мировым приоритетом. В действительности концентрация углерода различна у разных древесных видов и в разных компонентах дерева, особенно в стволовой древесине и коре (Chauhan et al., 2009). Разработка математических моделей для расчета доли коры в стволовой древесине дает возможность повышения точности оценок углеродного баланса лесов (Lierpiņš J., Lierpiņš K., 2015).

Глобальную изменчивость общей толщины коры традиционно приписывают влиянию лесных пожаров (Дыренков, 1973; Catry et al., 2012; Pausas, 2015; Rosell, 2016). Однако кора многофункциональна, о чем свидетельствует наличие ее внутренних живых и внешних мертвых участков. Основной функцией внутренней коры является транспортировка и хранение ассимилятов и вторичных соединений. Основные функции наружной коры включают снижение потерь воды, защиту от патогенов, механических повреждений и неблагоприятных климатических условий (Evert, Eichhorn, 2006; Pausas, 2015). Многофункциональность коры означает, что, помимо огневой адаптации, на изменение ее толщины влияют и другие факторы. Несмотря на важную биологическую функцию коры,

¹Работа выполнена по государственному заданию Ботанического сада УрО РАН.

она мало изучена с биоэкологической точки зрения по сравнению с другими компонентами дерева, в частности с листвой и хвоей. В большинстве опубликованных работ по экологии коры подчеркивается ее защитная роль (Vines, 1968; Harmon, 1984; Фуряев В., Фуряев Е., 2008; Рой, Левковская, 2011; Домрачева и др., 2019), и лишь недавно параметры коры стали рассматриваться как ключевые функциональные признаки в структурировании сообществ и биомов (Pausas, 2015). Изучение различных факторов, вызывающих изменение толщины коры, имеет решающее значение для понимания биологии и экологии коры (Rosell, 2016).

Сведения об относительной толщине коры дерева необходимы для отдельной оценки объема древесины и коры. Примечательно, что огромные объемы информации о фитомассе древесных видов Японии получены без разделения ее на древесину и кору (Kagizumi, 1974), поскольку японские технологии переработки древесины этого не предусматривают. Тем не менее, данные о запасе стволовой древесины без коры часто необходимы при отводе древостоев в рубку по условиям маркетинга (Воропанов, 1982; Marshall et al., 2006). Доля коры у разных древесных видов варьирует в диапазоне от 5 до 31% от объема ствола (Kunze, 1912; Дитрих, 1970; Sonmez et al., 2007; Lawes et al., 2013; Murphy, Cown, 2015; Шевелев, 2023). Поскольку толщина коры является видоспецифичной, необходимы нормативы для ее оценки по всем древесным видам (Marshall et al., 2006; Williams et al., 2007; Rosell, 2016; Stangle et al., 2017).

Известно, что у большинства видов относительная толщина коры коррелирует с диаметром на высоте груди, возрастом дерева, высотой над уровнем моря, условиями местопроизрастания и сбегом ствола (Захаров, 1956; Гусев, 1981; Пчелинцев, 1987; Philip, 1994; Dr̄ska et al., 2003; Laasasena et al., 2005; Евстафьев, 2007; Вайс, 2010; Lawes et al., 2013; Richardson et al., 2015; Rosell, 2016; Грязькин и др., 2019). Положительная связь толщины коры с диаметром ствола у ряда древесных видов была показана А.С. Васильевым (2012) с их ранжированием по степени снижения толщины коры в последовательности: береза, осина, ель и сосна. Связь толщины коры с диаметром ствола у шести видов на юге Африки характеризовалась коэффициентами детерминации от 0.005 до 0.882. Столь большое различие коэффициентов детерминации объясняли особенностями “макроскопической морфологии” коры, в частности анатомией ритидама (корки) (Williams et al., 2005, 2007). Связь толщины коры с диаметром ствола у бука (*Fagus*) в Иране характеризовалась коэффициентом детерминации 0.84 (Mirabdollahi et al., 2011) и у дуба (*Quercus*) в Турции — от 0.69 до 0.73 (Yilmaz, 2021).

В древостоях березы повислой лесостепной зоны в возрастном диапазоне от 30 до 90 лет при

аппроксимации связи толщины коры с возрастом дерева степенной функцией был получен коэффициент детерминации 0.60 при стандартной ошибке 0.74 (Ефремова, Шевелев, 2017). По данным 284 модельных деревьев кедра сибирского, полученным на 17 пробных площадях, выведена линейная зависимость толщины коры от диаметра на высоте груди, объясняющая 64% варьирования толщины коры (Шевелев и др., 2015).

При исследовании сосняков Сибири в возрасте от 25 до 370 лет в диапазоне диаметров ствола на высоте груди от 10 до 87 см были получены положительные парные (однофакторные) зависимости толщины коры от возраста и от диаметра ствола, характеризующиеся низкими коэффициентами детерминации, соответственно 0.139 и 0.357 (Вайс, 2009). Положительные связи толщины коры как с возрастом дерева, так и с диаметром ствола были выявлены в лиственничниках Хакасии, при этом коэффициенты детерминации оказались выше: соответственно 0.268 и 0.585. Двухфакторная степенная модель, включающая оба названных выше фактора в качестве независимых переменных, оказалась статистически значимой на уровне вероятности $p < 0.999$ с ошибкой ± 0.03 (Шевелев, Кучеренко, 1989).

При осреднении данных толщины коры сосны калабрийской (*Pinus brutia* Ten.) по семи группам возраста (по 50 деревьев в каждой группе) было получено нелинейное уравнение связи толщины коры с возрастом, характеризующее коэффициентом детерминации 0.96. При аналогичном осреднении значений толщины коры по каждой из семи групп диаметра ствола (по 50 деревьев разного возраста в каждой группе) получено линейное уравнение связи толщины коры с диаметром ствола на высоте груди, характеризующее коэффициентом детерминации 0.97. Когда же в расчет были включены все данные без осреднения, коэффициент детерминации в зависимости толщины коры от диаметра ствола снизился до 0.80 (Kurt et al., 2021).

Из вышеизложенного следует, что при моделировании толщины коры необходимо включать в качестве независимых переменных и возраст дерева, и диаметр ствола. У некоторых видов (пихта, ель) поверхность коры остается относительно гладкой в течение многих лет, однако у многих видов нижняя часть ствола со временем покрывается коркой, изборожденной глубокими трещинами (сосна, лиственница, береза) (Перельгин, Уголев, 1971). В таких случаях определение истинной толщины коры становится проблематичным.

При исследовании изменчивости толщины коры была показана ее географическая обусловленность (Valipour et al., 2009; Bonyad et al., 2012; Stangle et al., 2017), не подтвержденная в других исследованиях (Нахабцев, 1990). Анализ зависимости толщины коры от диаметра ствола не выявил существенных ее различий между лесорастительными районами

(Шевелев, 2016). Не удалось обнаружить также влияния климатических факторов на толщину коры ели европейской в Германии (Stangle et al., 2017).

В задачи настоящего исследования входило:

(а) на примере нескольких лесообразующих видов Евразии выявить возможность построения адекватных двухфакторных моделей зависимости толщины коры от возраста дерева и диаметра ствола с оценкой вклада каждой переменной в объяснение изменчивости толщины коры;

(б) проверить достоверность различия названных моделей:

– для сосны обыкновенной и березы между сухой степью и тайгой;

– для лиственницы между сухой степью и лесотундрой;

– для ели и пихты Среднего Урала при их совместном произрастании;

(в) при отсутствии названных различий разработать для каждого вида обобщенные модели зависимости толщины коры от возраста дерева и диаметра ствола, а при наличии различий выполнить ранжирование видов по толщине коры с учетом ее географической обусловленности.

Объекты и методика

Исходными данными для исследования послужили материалы замера диаметров в коре и без коры модельных деревьев лесообразующих видов на пробных площадях в процессе получения нами данных о структуре фитомассы деревьев в течение последних десятилетий, с 1983 по 2007 годы (Usoltsev, 2020). У спиленного модельного дерева отмеряли мерной лентой расстояние 1.3 м от шейки корня и выпиливали диск толщиной от 2 до 3 см. В двух взаимно перпендикулярных направлениях измеряли

штангенциркулем диаметр ствола в коре и без коры с точностью 0.1 мм и в дальнейший расчет включали среднее значение односторонней (по радиусу) коры. У толстых деревьев с наличием корки использовали линейку с ценой деления 1 мм, при этом диаметр коры измеряли по внешнему контуру корки, включая в толщину коры пустоты между выступами корки. Это создавало неопределенность в отношении точности измерения толщины коры при наличии трещиноватой корки (Усольцев, 1985). У некоторых древесных видов, например у можжевельника западного (*Juniperus occidentalis* Hook.), продольные трещины пронизывают не только кору, но и древесину. В подобных случаях выпиленный диск покрывали листом оргстекла и сверху папиросной бумагой, на которой рисовали очертания коры и древесины. Затем рисунок вырезали, а площади коры и древесины измеряли с помощью измерителя площади поверхности Lambda Instruments LiCor (Gholz, 1980). Метод позволяет довольно точно определять объем и процент коры, но неопределенность с оценкой ее толщины в некоторой степени сохраняется.

Характеристика модельных деревьев включает диапазоны изменения основных показателей, имеющие первостепенное значение в регрессионном анализе (табл. 1).

Сосна обыкновенная в обоих регионах представлена как естественными древостоями, так и культурами, береза в степи имеет порослевое происхождение (сплошная рубка 102 деревьев) и в южной тайге — семенное, лиственница в степи представлена культурами и в лесотундре — естественными древостоями. Пихта и ель произрастают совместно в спелых древостоях Среднего Урала.

Поскольку одной из задач исследования были региональные сопоставления толщины коры сосны, березы и лиственницы, а также сравнение

Таблица 1. Характеристика данных о 1100 модельных деревьях, использованных в последующем регрессионном анализе

Диапазоны изменения показателей					n	Диапазоны изменения показателей					n
A	D	N	ТК	ОТК		A	D	N	ТК	ОТК	
Сосна обыкновенная											
Сухая степь (код 0)						Средняя и южная тайга (код 1)					
9–110	0.3–48	0.4–82	0.04–4	1.4–24	595	10–126	2.6–34	0.4–6	0.1–2	1–8	152
Береза повислая											
Сухая степь (код 0)						Южная тайга (код 1)					
32–53	5.5–30	0.65	0.2–3	2–10	102	31–86	7–26	0.4–0.8	0.2–1.7	2–7	56
Лиственница Сукачева						Лиственница сибирская					
Сухая степь (код 0)						Лесотундра (код 1)					
26–42	6–27	0.8–1.6	0.2–1.3	2.3–8	28	23–380	2–38	0.4–11	0.1–3.2	3–15	102
Пихта сибирская, средняя тайга (код 0)						Ель сибирская, средняя тайга (код 1)					
49–164	6–34	1.1–2	0.2–1	2–6.3	32	37–134	6–38	1.1–2	0.2–1	1.3–5.6	33

Примечание. A — возраст дерева, лет; D — диаметр ствола в коре на высоте груди, см; N — густота деревьев, тыс. экз./га; ТК — толщина коры на высоте груди по радиусу ствола, или односторонняя толщина, см; ОТК — отношение односторонней толщины коры к диаметру ствола в коре, %; n — число наблюдений.

пихты и ели по толщине коры, в основу анализа мы положили модель смешанного типа (Zeng, 2017), включающую в качестве независимых переменных как таксационные характеристики деревьев, так и бинарную переменную (Freese, 1964; Бубыр и др., 2014), кодирующую принадлежность данных одного древесного вида к двум разным регионам или данным двух видов одного региона. В предположении, что относительная толщина коры (ОТК) может быть менее изменчива, чем собственно толщина коры (ТК), выполнен анализ того и другого показателя. Как было отмечено выше, в литературных источниках выведены зависимости толщины коры от возраста или диаметра ствола как нелинейные, так и линейные. Поскольку в природных системах преобладают нелинейные связи, а линейность является лишь частным случаем (Леонтьев, 1966), нами применена степенная зависимость в логарифмической линеаризации с поправкой на ее ретрансформацию (Mascaro et al., 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассчитаны модели, имеющие общий вид:

$$\ln(\text{ТК}) \text{ или } \ln(\text{ОТК}) = a + b_1(\ln A) + b_2(\ln D) + b_3(\ln A) \times (\ln D) + b_4(X), \quad (1)$$

где комбинированная переменная $(\ln A) \times (\ln D)$ характеризует совместное действие возраста дерева и диаметра ствола. Кодирование регионов и древесных видов бинарной переменной ($X = 0$ или $X = 1$) показано в табл. 1. Константа “а” здесь и далее скорректирована на логарифмическую трансформацию (Baskerville, 1972). Результаты расчета представлены в табл. 2.

Несмотря на то, что сосна, береза и лиственница представлены в сравниваемых регионах древостоями разных диапазонов густоты, а сосна к тому же

как естественными древостоями, так и культурами в обоих регионах, густота, введенная в модель (1) в качестве дополнительной независимой переменной, оказалась во всех случаях статистически незначимой на уровне вероятности $p < 0.95$. На этом основании густота древостоя была исключена из структуры модели (1). В модели (1) для пихты и ели возраст дерева оказался статистически незначим на уровне вероятности $p < 0.95$ и тоже был исключен из расчета. Возможная причина отсутствия значимости возраста у пихты и ели кроется в наличии корреляции возраста дерева и диаметра ствола ($r = 0.46$).

Все регрессионные коэффициенты в модели (1) значимы на уровнях вероятности в диапазоне от $p < 0.98$ до $p < 0.999$. Несмотря на существенно более низкие коэффициенты детерминации модели для ОТК по отношению к модели для ТК, каких-либо различий по уровню значимости регрессионных коэффициентов тех и других не выявлено. Более того, на обозначенных уровнях вероятности в моделях для ТК и ОТК оказались статистически значимыми одни и те же независимые переменные, и предположение о меньшей изменчивости ОТК по отношению к ТК не подтвердилось. Напротив, на статистически значимом уровне были подтверждены региональные различия как ТК, так и ОТК для сосны, березы и лиственницы, а также соответствующие различия между пихтой и елью.

Вклады независимых переменных в объяснение изменчивости зависимых переменных показаны в табл. 3. Оказалось, что у сосны и лиственницы вклады возраста, диаметра ствола и бинарной переменной в объяснение изменчивости зависимой переменной примерно одинаковы. У березы преобладает вклад диаметра ствола по отношению к возрасту дерева и происхождению (опосредованному бинарной переменной), возможно потому, что данные о деревьях в условиях степной зоны получены

Таблица 2. Характеристика моделей (1)

Зависимая переменная	a	$b_1(\ln A)$	$b_2(\ln D)$	$b_3(\ln A) \times (\ln D)$	$b_4(X)$	adjR ²	SE
Сосна обыкновенная							
ln (ТК)	-2.1158	-0.1238	0.6658	0.0522	-0.2828	0.848	0.30
ln (ОТК)	2.4899	-0.1238	-0.3342	0.0522	-0.2828	0.312	0.30
Береза повислая							
ln (ТК)	-2.7326	-0.3505	1.4231	—	-0.1474	0.815	0.24
ln (ОТК)	1.6388	-0.2908	0.4245	—	-0.1563	0.298	0.24
Лиственница							
ln (ТК)	-4.5850	0.4721	1.5041	-0.1471	0.3990	0.847	0.26
ln (ОТК)	-0.3536	0.5499	0.6893	-0.1861	0.3921	0.377	0.23
Пихта и ель							
ln (ТК)	-2.8079	—	0.7699	—	-0.2604	0.815	0.19
ln (ОТК)	1.7973	—	-0.2301	—	-0.2605	0.449	0.19

Примечание. adjR²— коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; SE — стандартная ошибка уравнения.

Таблица 3. Вклады (%) независимых переменных моделей (1) в объяснение изменчивости зависимых переменных

Зависимая переменная	Независимые переменные		
	Возраст дерева	Диаметр ствола	Бинарная переменная
Сосна обыкновенная			
ТК	15.7	45.3	39.0
ОТК	19.5	31.5	49.0
Береза повислая			
ТК	8.7	80.5	10.8
ОТК	20.0	55.2	24.8
Лиственница			
ТК	24.4	44.8	30.8
ОТК	34.2	30.7	35.1
Пихта и ель			
ТК	—	73.6	26.4
ОТК	—	45.9	54.1

путем сплошной рубки спелого порослевого древостоя. При объяснении изменчивости ТК у пихты и ели преобладает диаметр ствола (74% против 26%), а при объяснении изменчивости ОТК — наоборот (46% против 54%).

Регрессионные модели (1), представленные в табл. 2, могут быть использованы при перечетах деревьев по ступеням толщины в древостоях известного возраста с целью раздельной таксации древесины и коры. В общем случае, когда возраст древостоя неизвестен или учет его влияния на толщину коры у сосны, березы и лиственницы по какой-то причине неактуален, для практического использования и межвидовых сопоставлений могут быть востребованы зависимости ТК и ОТК только от диаметра ствола. Для построения подобных зависимостей нами рассчитаны вспомогательные уравнения:

— для сосны:

$$\ln A = 2.6032 + 0.5372 \ln D - 0.3218 X; \quad (2)$$

$$\text{adj}R^2 = 0.449; SE = 0.50;$$

— для березы:

$$\ln A = 3.2483 + 0.2182 \lg D + 0.1732 X; \quad (3)$$

$$\text{adj}R^2 = 0.406; SE = 0.14;$$

— для лиственницы:

$$\ln A = 1.6989 + 0.7758 \lg D + 0.8940 X; \quad (4)$$

$$\text{adj}R^2 = 0.517; SE = 0.50.$$

Все регрессионные коэффициенты моделей (2)–(4) значимы на уровне вероятности $p < 0.9999$. Модели (2)–(4), с одной стороны, и модель (1), с другой — представляют систему связанных (рекурсивных) уравнений, основным достоинством

которой является внутренняя согласованность оценок (Waggen, 1971). В названной системе зависимая переменная уравнений (2)–(4) выступает в качестве одной из независимых переменных в (1) (Маленко, 1975). Путем табулирования моделей (2)–(4) по значениям бинарной переменной и задаваемым ступеням толщины в диапазоне фактических значений диаметров ствола (см. табл. 1) получены расчетные значения возраста. На втором этапе табулируются модели (1) по значениям бинарной переменной, задаваемым значениям диаметра и расчетным значениям возраста. Результаты сведены в табл. 4.

По данным табл. 4 рассчитаны различия толщины коры по сравниваемым вариантам в процентном выражении, и они оказались во всех случаях одинаковы как для ТК, так и для ОТК. Оказалось, что ТК и ОТК сосны в зоне сухих степей выше, чем в таежной зоне, на 33%. Это согласуется с известными ранее опубликованными результатами. Сосна обыкновенная, произрастающая в островных борах Тургайского прогиба в зоне сухих степей, представляет интразональное явление. “Нынешние оренбургские степи, — пишет Ф.Т. Кеппен (1885), — в глубокой древности изобиловали хорошими лесами, истребленными в последствии времени полудикими азиатскими народами, кочевавшими здесь до начала 18-го столетия” (с. 109). Здесь в плейстоцене в процессе длительного приспособления к исключительно жестким условиям произрастания сформировался особый подвид — сосна кулундинская (*Pinus sylvestris* L. ssp. *kulundensis* Sukacz.). К этому подвиду Л.Ф. Правдин (1964) относит все климатические экотипы сосны обыкновенной, расположенные южнее 52° с.ш. от восточных склонов Южного Урала до южного Забайкалья и Монголии. Было обнаружено наличие более толстой коры у этого подвида в сравнении с сосной обыкновенной в таежной зоне, что объясняли влиянием жестких климатических условий, и особенно лесных пожаров, наносивших большой урон сосновым лесам на юге их ареала (Кеппен, 1885; Правдин, 1964; Грибанов и др., 1970).

Согласно табл. 4, толщина коры березы в сухих степных условиях больше, чем в условиях южной тайги, на 23%. Наличие более толстой коры у березы в сухих условиях Казахского мелкосопочника (53°00' с.ш.) по сравнению с березой, произрастающей в южной тайге Урала (55°30' с.ш.), возможно, определяется различиями регионов по преобладающим формам коры (Погиба, Казанцева, 2014). В частности, преобладание гладкокорых форм на Урале (Махнев, 1965) и грубокорых форм в казахстанских степях (Данченко, 1982) можно объяснить влиянием засушливого климата и, как следствие, лесных пожаров в степных условиях.

Согласно табл. 4, толщина коры лиственницы в лесотундре больше, чем в условиях сухой степи, на 63%. К западу от Урала лиственница Сукачева имеет регрессирующий “продырявленный” ареал

Таблица 4. Зависимость толщины коры (ТК) и относительной толщины коры (ОТК) от диаметра ствола на высоте груди в коре (D) согласно моделям (1)–(4). Кодирование бинарных переменных здесь и далее соответствует показанному в табл. 1

D , см	A , лет		Сосна обыкновенная			
			Сухая степь (код 0)		Средняя и южная тайга (код 1)	
	код 0	код 1	ТК, см	ОТК, %	ТК, см	ОТК, %
2	20	14	0.15	7.37	0.11	5.71
4	28	21	0.26	6.39	0.20	4.89
8	41	30	0.45	5.69	0.34	4.31
12	51	37	0.65	5.38	0.49	4.05
16	60	43	0.83	5.20	0.62	3.89
20	68	49	1.02	5.08	0.76	3.79
24	74	54	1.20	5.00	0.89	3.72
28	81	59	1.38	4.94	1.02	3.66
32	87	63	1.56	4.89	1.16	3.62
D , см	A , лет		Береза повислая			
			Сухая степь (код 0)		Южная тайга (код 1)	
	код 0	код 1	ТК	ОТК	ТК	ОТК
6	38	45	0.23	3.82	0.19	3.11
8	41	48	0.34	4.24	0.28	3.45
12	44	53	0.59	4.91	0.48	3.99
16	47	56	0.87	5.45	0.71	4.43
20	49	59	1.18	5.90	0.96	4.80
24	52	61	1.50	6.31	1.22	5.13
28	53	63	1.85	6.67	1.50	5.42
32	55	65	2.22	7.00	1.80	5.69
D , см	A , лет		Лиственница Сукачева		Лиственница сибирская	
			Сухая степь (код 0)		Лесотундра (код 1)	
	код 0	код 1	ТК	ОТК	ТК	ОТК
6	22	54	0.29	4.71	0.52	8.46
8	27	67	0.40	5.05	0.70	8.65
12	38	92	0.63	5.35	1.03	8.56
16	47	115	0.85	5.41	1.34	8.25
20	56	137	1.05	5.37	1.61	7.89
24	64	157	1.24	5.28	1.85	7.53
28	73	177	1.42	5.17	2.08	7.18
32	80	197	1.59	5.04	2.29	6.86
D , см	Пихта сибирская, средняя тайга (код 0)		Ель сибирская, средняя тайга (код 1)			
	ТК	ОТК	ТК	ОТК	ТК	ОТК
	ТК	ОТК	ТК	ОТК	ТК	ОТК
6	0.24	3.99	0.18	3.08		
8	0.30	3.74	0.23	2.88		
12	0.41	3.41	0.32	2.62		
16	0.51	3.19	0.39	2.46		
20	0.61	3.03	0.47	2.33		
24	0.70	2.90	0.54	2.24		
28	0.78	2.80	0.60	2.16		
32	0.87	2.72	0.67	2.09		
36	0.95	2.65	0.73	2.04		

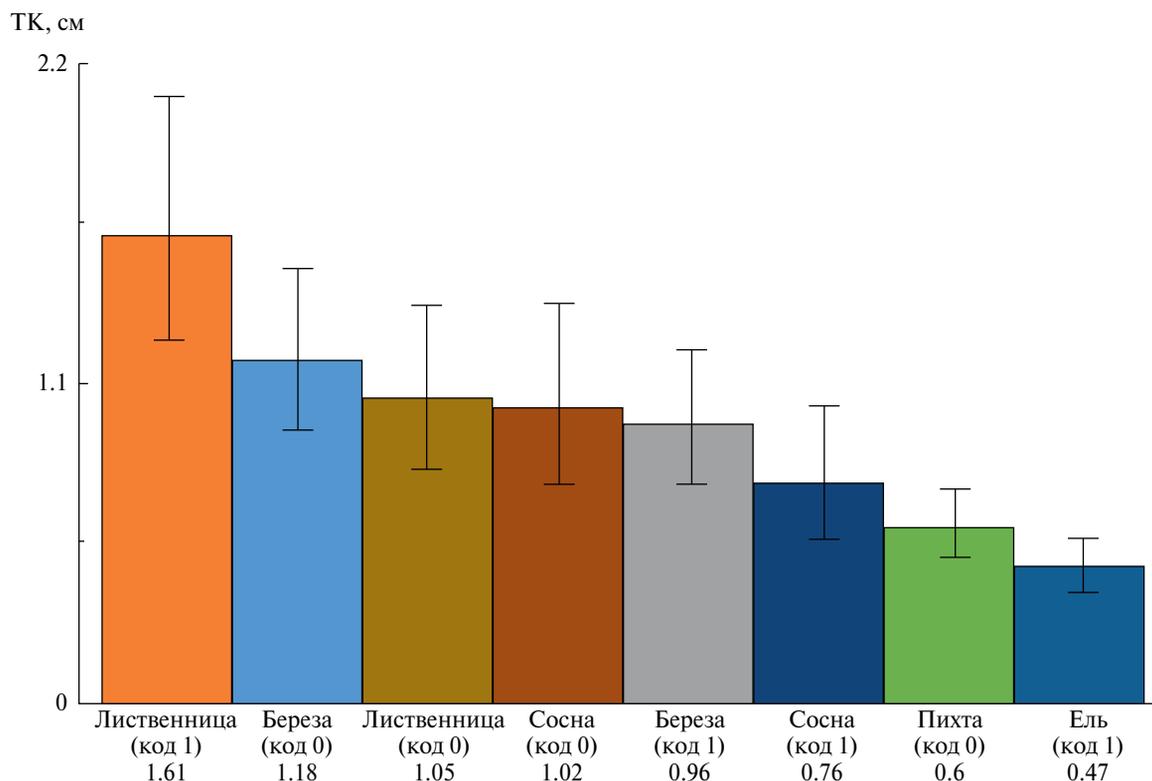


Рис. Ранжирование видов по толщине коры в убывающей последовательности при среднем диаметре на высоте груди 20 см. Показаны средние значения и их стандартные отклонения. Цифры вдоль оси абсцисс обозначают толщину коры, см.

(Ильинский, 1937) и часто приурочена к песчаным эоловым наносам (Бутаков, 1986). Она распространяется далеко в южном направлении и в смеси с сосной и березой растет в естественном состоянии в условиях сохранившейся “плейстоценовой лесостепи” (Крашенинников, 1937) как в естественном состоянии (Пугачев, 1973), так и в культурах (Верзунов, 1986), достигая 52°32' с.ш. в сухой степи Тургайского прогиба. Именно в этих условиях в 40-летних культурах были взяты наши модельные деревья. Вторым объектом была лиственница сибирская, произрастающая в естественном состоянии в лесотундре низовий р. Пур на многолетней мерзлоте (66°30' с.ш.). Формирование лиственницы сибирской в условиях физиологической сухости на мерзлотных грунтах и экстремально низких температур (Тюлина, 1929; Софронов, Волокитина, 1998) и формирование лиственницы Сукачева в менее жестких условиях произрастания на песчаных эоловых наносах и южных черноземах (Пугачев, 1973; Бутаков, 1986), по-видимому, обусловили наличие более толстой коры у лиственницы сибирской. Наличие более толстой коры у лиственницы в лесотундре объясняется и большим возрастом: если в степи возраст ее не превышает 42 лет, то в лесотундре лиственница представлена большим количеством перестойных деревьев (вплоть до 380 лет), обладающих толстой коркой.

Согласно табл. 4, толщина коры у пихты больше, чем у ели, на 30%. Это различие статистически значимо на уровне $p < 0.05$ ($t_{\text{факт}} = 2.6 > t_{05} = 1.96$), и его нельзя отнести к влиянию возраста, поскольку возрастной диапазон елей и пихт примерно одинаков (табл. 1). Полученное различие елей и пихт на Урале противоречит данным (статистически не подтвержденным) сортиментных таблиц еловых и пихтовых древостоев Казахстана (Макаренко, 1987), согласно которым процент коры пихты составляет 9% против 14% у ели. Названное несоответствие объясняется какими-то неучтенными факторами, возможно, различиями “макроскопической морфологии” коры (анатомии ритидома, например, соотношения в нем первичной коры и вторичной флоэмы) у ели и пихты в регионах (Dickison, 2000; Williams et al., 2005). Опубликованные данные о толщине коры пихты и ели в условиях Сибири представлены в разных форматах (Вайс, 2010; Шевелев и др., 2017), по которым невозможно судить о наличии или отсутствии различия двух видов по толщине коры. Насколько нам известно, других возможностей сопоставления толщины коры пихты и ели в бореальной зоне литературные источники не предоставляют.

Ранжирование видов по толщине коры выполнено с учетом ее различий по сравниваемым вариантам при диаметре ствола, среднем для всех видов и равном 20 см (рис.). Поскольку различие видов

по сравниваемым вариантам в процентном выражении было одинаковым для ТК и ОТК, на рисунке представлена последовательность только для ТК, так как для ОТК она в точности повторяется.

Согласно приведенному рисунку, последовательность ранжирования начинается с лиственницы сибирской и заканчивается елью сибирской, соответственно при более чем трехкратном различии толщины коры у двух видов. В целом последовательность видов в порядке снижения толщины коры следующая: лиственница сибирская лесотундры, береза степной зоны, лиственница степной зоны, сосна степной зоны, береза южной тайги, сосна таежной зоны, пихта и ель таежной зоны. Ранжирование видов, предложенное выше А.С. Васильевым (2012), отличается от нашего результата. Оно было выполнено А.С. Васильевым в отношении сортиментов, заготовленных из разных частей стволов соответственно с разной долей коры, тогда как наше ранжирование видов выполнено по толщине коры на фиксированной высоте ствола (1.3 м от его основания). Поскольку с возрастом диаметр на высоте груди смещается вверх по стволу, приведенное на рисунке ранжирование видов применимо лишь к средним значениям возраста и диаметра ствола на высоте груди, которыми характеризуются наши исходные данные (см. табл. 1).

ВЫВОДЫ

1. На примере пяти лесообразующих видов построены регрессионные модели толщины коры, включающие в качестве независимых переменных возраст и диаметр ствола, а также бинарную переменную, кодирующую принадлежность исходных данных к тому или иному региону (или виду). Модели для относительной толщины коры (процентного отношения толщины коры к диаметру ствола в коре) по сравнению с моделями для собственно толщины коры характеризуются коэффициентами детерминации, существенно более низкими. Тем не менее, регрессионные коэффициенты моделей для тех и других значимы на уровнях вероятности в диапазоне от $p < 0.98$ до $p < 0.999$.

2. Вклады возраста, диаметра ствола и бинарной переменной в объяснение изменчивости зависимой переменной у сосны и лиственницы примерно одинаковы. У березы вклад диаметра ствола в объяснение изменчивости толщины коры превалирует над вкладом возраста дерева и происхождения древостоя. При объяснении изменчивости толщины коры у пихты и ели преобладает диаметр ствола, а при объяснении изменчивости относительной толщины коры названных видов, напротив, доминирует происхождение древостоя.

3. На статистически значимом уровне установлено, что толщина коры у сосны обыкновенной и березы повислой в зоне степи существенно больше по

сравнению с тайгой, а толщина коры лиственницы сибирской в лесотундре значительно больше по сравнению с лиственницей Сукачева в зоне степи. При совместном произрастании в спелых древостоях таежной зоны Урала толщина коры у ели сибирской существенно меньше (на уровне $p < 0.05$), чем у пихты сибирской. Противоположное соотношение толщин коры, а именно наличие меньшей толщины коры у пихты по сравнению с елью в условиях Казахстана, пока не подлежит объяснению.

4. Последовательность видов по толщине коры в порядке ее снижения при среднем значении диаметра ствола 20 см начинается с лиственницы сибирской и заканчивается елью сибирской, соответственно при более чем трехкратном различии толщины коры названных видов.

Авторы выражают благодарность И.Е. Бергману за активное участие в получении первичного материала на пробных площадях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бубырь Д.С., Клячкин В.Н., Карпунина И.Н.* Использование бинарных переменных при регрессионном моделировании состояния технического объекта // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 6 (2). С. 371–373.
- Бутаков Г.П.* Плейстоценовый перигляциал на востоке Русской равнины. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. 144 с.
- Вайс А.А.* Толщина коры нижней части деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях Средней Сибири // Вестник КрасГАУ. 2009. № 7. С. 44–47.
- Вайс А.А.* Толщина коры нижней части деревьев ели сибирской (*Picea sibirica*) в условиях Средней Сибири // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Серия Естественные и технические науки. 2010. № 8 (113). С. 60–63.
<https://elibrary.karelia.ru/book.shtml?id=23121#t20c>
- Васильев А.С.* Круглые лесоматериалы как предмет труда при групповой окорке [Электронный ресурс] // Инженерный вестник Дона. Вып. 4. Ростов-на-Дону, 2012. URL: <http://www.ivdon.ru/magazine/archive/n4p2y2012/1398> (дата обращения: 10.04.2023).
- Верзунов А.И.* Влияние почвенно-грунтовых условий на формирование корневых систем сосны и лиственницы в степных борах Казахстана // Экология. 1986. № 5. С. 69–71.
- Воропанов П.В.* Определение объема ствола без коры у растущего дерева // Известия вузов. Лесной журнал. 1982. № 5. С. 20–23.
- Грибанов Л.Н., Лагов И.А., Чабан П.С.* Леса Казахстана // Леса СССР. Т. 5. М.: Наука, 1970. С. 5–77.
- Грязькин А.В., Беляева Н.В., Данилов Д.А., Ванджурак Г.В., Хунг Ву Ван.* Изменчивость толщины и массы коры березы по длине ствола // Известия вузов. Лесной журнал. 2019. № 2. С. 32–39.

- Гусев И.И. Толщина и объем коры древесных стволов ели // Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск, 1981. С. 24–30.
- Данченко А.М. Береза. Алма-Ата: Кайнар, 1982. 72 с.
- Дитрих В.И. Линейные и объемные показатели коры лиственницы сибирской // Труды ЛТА. 1970. С. 95–101.
- Домрачева З.Н., Кириллова К.В., Денисов С.А. Роль коры сосны обыкновенной в защите от низовых пожаров // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2019. № 55. С. 90–93.
- Дыренков С.А. Толщина коры и ее доля в объеме ствольной части деревьев разновозрастных ельников Пермской области // Растительные ресурсы. 1973. Т. 9. Вып. 1. С. 107–112.
- Евстафьев В.Н. Закономерности формирования коры лиственницы сибирской в условиях Приангарского района: автореф. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02. Красноярск: СибГТУ, 2007. 23 с.
- Ефремова М.Н., Шевелев С.Л. Особенности формирования коры у стволов березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в лесостепной зоне Средней Сибири // Лесохозяйственная информация. 2017. № 2. С. 26–35.
- Захаров В.К. Таблицы объема и сбег маломерных стволов сосны и методика их составления // Сборник научных трудов / Белорусский лесотехнический институт имени С.М. Кирова. Вып. VIII. Минск: Изд-во БГУ, 1956. С. 40–55.
- Ильинский А.П. Растительность земного шара. М.-Л.: АН СССР, 1937. 458 с.
- Кеппен Ф.Т. Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе // Записки Императорской Академии наук. Т. 50. № 4 (приложение). СПб, 1885. 634 с.
- Крашенинников И.М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Советская ботаника. 1937. № 4. С. 16–45.
- Леонтьев Н.Л. Техника статистических вычислений. М.: Лесная промышленность, 1966. 250 с.
- Макаренко А.А. Сортиментные и товарные таблицы для лесов Казахстана. Часть 2. Алма-Ата: Кайнар, 1987. 227 с.
- Маленко Э. Статистические методы эконометрии. Вып. 1. М.: Статистика, 1975. 422 с. (пер. с франц.).
- Махнев А.К. Формы березы в лесах Припышминского Зауралья и их таксационно-морфологическая характеристика // Труды Института биологии. Уральский филиал АН СССР. 1965. Вып. 47. С. 55–61.
- Нахабцев И.А. Таксация древесной коры. Л.: ЛЛТА, 1990. 36 с.
- Перельгин А.М., Уголев Б.Н. Древесиноведение. М.: Лесная промышленность, 1971. 318 с.
- Погиба С.П., Казанцева Е.В. Гибридологический анализ сибос березы повислой по коре // Лесной вестник. 2014. № 4. С. 6–12.
- Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 192 с.
- Пугачев П.Г. Некоторые эколого-морфологические особенности лиственницы Сукачева в степном Зауралье // Экология. 1973. № 3. С. 31–35.
- Пчелинцев В.И. Таксация коры лиственницы // Лиственница: проблемы комплексной переработки. Красноярск: СибТИ, 1987. С. 9–14.
- Рой Ю.Ф., Левковская М.В. Типы трещиноватости и защитные свойства корки сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях юго-запада Беларуси // Веснік Мазырскага ДПУ імя Шамякіна. 2011. № 3. С. 55–60.
- Софронов М.А., Волокитина А.В. Об экологических особенностях зоны северных редколесий в Средней Сибири // Сибирский экологический журн. 1998. № 3–4. С. 245–250.
- Толина Л.Н. К эволюции растительного покрова предгорий Южного Урала // Записки Златоустовского общества краеведения. 1929. Вып. 1. 18 с.
- Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1985. 191 с.
(<http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3353>).
- Фуряев В.В., Фуряев Е.А. Пирозкологические свойства сосны обыкновенной в Средней Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. XXV. № 1–2. С. 103–108.
- Шевелев С.Л. Таксация леса. Таксация коры лесообразующих пород Сибири. Красноярск: СибГУ им. М.Ф. Решетнева, 2023. 44 с.
- Шевелев С.Л. Формирование коры у деревьев лиственницы сибирской // Сибирский лесной журнал. 2016. № 4. С. 134–138.
- Шевелев С.Л., Кучеренко А.Н. Некоторые закономерные связи размерных характеристик коры лиственницы сибирской в Хакасии // Лиственница: проблемы комплексной переработки. Красноярск: СибТИ, 1989. С. 12–17.
- Шевелев С.Л., Смольянов А.С., Красиков И.И., Батвенкина Т.В. Закономерности формирования коры у стволов сосны кедровой сибирской // Хвойные бореальной зоны. 2015. Т. XXXIII. № 3–4. С. 135–138.
- Шевелев С.Л., Смольянов А.С., Красиков И.И., Братилова Н.П. Формирование коры у стволов пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в центральной части Средней Сибири // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2017. № 3 (149). С. 72–78.
- Baskerville G.L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Canadian Journal of Forest Research. 1972. V. 2 (1). P. 49–53.
- Bonyad A.E., Sima A., Bakhshandeh A., Dadras H. Evaluation of non-destructive Meyer method for determination of bark volume of beech (*Fagus orientalis* Lipsky) in different geographical aspects // Caspian Journal of Environmental Sciences. 2012. V. 10. № 1. P. 67–73.
- Catry F.X., Moreira F., Pausas J.G., Fernandes P.M., Rego F., Cardillo E., Curt T. Cork oak vulnerability to fire: The role of bark harvesting, tree characteristics and abiotic factors // PLoS ONE. 2012. V. 7 (6). Article ID: e39810.
- Chauhan S.K., Gupta N., Yadav R.S., Chauhan R. Biomass and carbon allocation in different parts of agroforestry tree species // Indian Forester. 2009. V. 135. P. 981–993.
- Drēška A., Līpiņš L., Sarmulis Z. Priedes un eglis stumbrumizas biežums (The bark thickness of pine and spruce stems) // Mežzinātne. 2003. V. 45. P. 131–137 (in Latvian with English resume).
- Dickison W.C. Integrative Plant Anatomy. San Diego: Academic Press, 2000. 533 p.

- Evert R.F., Eichhorn S.E. Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. New Jersey: John Wiley & Sons Inc, 2006. 601p.
- Freese F. Linear regression methods for forest research. USDA Forest Service. Res. Paper FPL 17. Madison, 1964. 136 p.
- Gholz H.L. Structure and productivity of *Juniperus occidentalis* in Central Oregon // American Midland Naturalist. 1980. V. 103 (2). P. 251–261.
- Harmon M.E. Survival of trees after low-intensity surface fires in Great Smoky Mountains National Park // Ecology. 1984. V. 65. P. 796–802.
- Karizumi N. The mechanism and function of tree root in the process of forest production. (I). Methods of investigation and estimation of the root biomass // Bulletin of the Government Forest Experiment Station. 1974. V. 259. P. 1–99.
- Kunze M.F. Untersuchungen über die Genauigkeit der Inhaltsberechnung der Stämme aus Mittenstärke und Länge. Berlin: Verlagsbuchhandlung Paul Parey, 1912. 54 p.
- Kurt Y., Calikoglu M., Isik K. Relationships between bark thickness, tree age and tree diameter in *Pinus brutia* Ten. plantations // Fresenius Environmental Bulletin. 2021. V. 30. № 4. P. 3122–3129.
- Laasasenaho J., Melkas T., Alden S. Modelling bark thickness of *Picea Abies* with taper curves // Forest Ecology and Management. 2005. V. 206. P. 35–47.
- Lawes M.J., Midgley J.J., Clarke P.J. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: A savanna/forest contrast // Journal of Ecology. 2013. V. 101. P. 517–524.
- Liepiņš J., Liepiņš K. Evaluation of bark volume of four tree species in Latvia // Research for Rural Development. 2015. V. 2. P. 22–28.
- Marshall H.D., Murphy G.E., Lachenbruch B. Effects of bark thickness estimates on optimal log merchandising // Forest Products Journal. 2006. V. 56. P. 87–92.
- Mascaro J., Litton C.M., Hughes R.F., Uowolo A., Schnitzer S.A. Is logarithmic transformation necessary in allometry? Ten, one-hundred, one-thousand-times yes // Biological Journal of the Linnean Society. 2014. V. 111. P. 230–233.
- Mirabdollahi S.M., Bonyad A.E., Torkaman J., Bakhshandeh N.B. Modeling of effective variables on bark thickness of *Fagus orientalis* Lipsky in the Asalem forest area // Journal of Wood & Forest Science and Technology. 2011. V. 18 (3). P. 79–90 (in Persian with English resume).
- Murphy G., Cown D. Within-tree, between-tree, and geo-spatial variation in estimated *Pinus radiata* bark volume and weight in New Zealand // New Zealand Journal of Forestry Science. 2015. V. 45. Article ID: 18.
- Pausas J.G. Bark thickness and fire regime // Functional Ecology. 2015. V. 29. P. 315–327.
- Philip M.S. Measuring trees and forest. CAB International, Walling Ford, UK, 1994. 310 p.
- Richardson S.J., Laughlin D.C., Lawes M.J., Holdaway R.J., Wilmshurst J.M., Wright M., Curran T.J., Bellingham P.J., McGlone M.S. Functional and environmental determinants of bark thickness in fire-free temperate rain forest communities // American Journal of Botany. 2015. V. 102. № 10. P. 1590–1598.
- Rosell J.A. Bark thickness across the angiosperms: More than just fire // New Phytologist. 2016. V. 211. P. 90–102.
- Sonmez T., Keles S., Tilki F. Effect of aspect, tree age and tree diameter on bark thickness of *Picea orientalis* // Scandinavian Journal of Forest Research. 2007. V. 22. P. 193–197.
- Stängle S.M., Sauter U.H., Dormann C.F. Comparison of models for estimating bark thickness of *Picea abies* in South-west Germany: The role of tree, stand, and environmental factors // Annals of Forest Science. 2017. V. 74. Article 16.
- Usoltsev V.A. Stem taper, density and dry matter content in biomass of trees growing in Central Eurasia: monograph. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020. (CD-ROM). (<https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9649>).
- Valipour A., Namiranian M., Etemad V., Ghazanfari H. Relationships between diameter, height and geographical aspects with bark thickness of Lebanon oak tree (*Quercus libani* Olive.) in Armardeh, Baneh (Northern Zagros of Iran) // Research Journal of Forestry. 2009. V. 3 (1). P. 1–7.
- Vines R.G. Heat transfer through bark and the resistance of trees to fire // Australian Journal of Botany. 1968. V. 16. P. 499–514.
- Warren W.G. Record of preplanned and spontaneous discussions concerning the paper by Furnival G.M. and Wilson R.W. "Systems of equations for predicting forest growth and yield" // Statistical Ecology. 1971. V. 3. P. 56–57.
- Williams V.L., Witkowski E.T.F., Balkwill K. Height, branch-free bole length and bark thickness for six tree species used medicinally in South Africa // Koedoe. 2005. V. 48. P. 57–65.
- Williams V.L., Witkowski E.T.F., Balkwill K. Relationship between bark thickness and diameter at breast height for six tree species used medicinally in South Africa // South African Journal of Botany. 2007. V. 73. P. 449–465.
- Yilmaz E., Ozdemir E., Makineci E. Bark thickness models for oak forests being converted from coppice to high forests in Northwestern Turkey // Environmental Monitoring and Assessment. 2021. V. 193. Article 728.
- Zeng W.S. Developing tree biomass models for eight major tree species in China // Biomass volume estimation and valorization for energy. Chapter 1. Intech Publ., 2017. P. 3–21.

Bark Thickness of Forest-forming Species: Modeling and Comparative Analysis*V.A. Usoltsev^{a, b, *}, I.S. Tsepordey^a, A.F. Urazova^b, A.V. Bornikov^c, N.I. Plyukha^b^a Botanical Garden, Ural Branch of RAS, 8 Marta Str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russia^b Ural State Forest Engineering University, Sibirskiy Trakt, 37, Yekaterinburg, 620100 Russia^c Orenburg State Agrarian University, Chelyuskintsev str., 18, Orenburg, 460024 Russia

*E-mail: Usoltsev50@mail.ru

The need to assess the carbon-depositing capacity of a stand, an individual tree and its components is constantly emphasized in the world literature, since mitigation of the effects of climate change has become the highest priority. Since the carbon concentration differs in different tree species and in different components of the tree, including in the stem wood and bark, it is necessary to develop species-specific mathematical models for estimating the proportion of bark in trunks to improve the accuracy of knowledge about the carbon balance of forests. The relationship of bark thickness with both age and diameter of the tree trunk is known, but with respect to its regional variability, the data are contradictory. According to the actual data from 1100 model trees of five forest-forming species, allometric models of a mixed type have been developed. They include as independent variables the age and diameter of the trunk, as well as a binary variable characterising the influence of the growing area itself on the bark thickness of Scots pine, silver birch and Siberian larch, as well as the difference in the thickness of the bark between Siberian spruce and Siberian fir in case of joint growth in mature stands of the taiga zone. At a statistically significant level, it was found that the bark thickness of Scots pine and silver birch trees in the steppe zone is significantly greater compared to the taiga zone, and the bark thickness of Siberian larch trees in the forest-tundra is significantly greater compared to the steppe zone. The bark thickness of Siberian spruce trees is significantly less than that of Siberian fir trees. The ranking of species by bark thickness is included in the paper.

Key words: Scots pine, silver birch, Siberian larch, Siberian fir, Siberian spruce, bark thickness, allometric models, regional differences, species ranking.

Acknowledgements: The work was carried out according to the state task of the Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. The authors express their gratitude to I.E. Bergman for his active participation in obtaining primary material on sample plots.

REFERENCES

- Baskerville G.L., Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass, *Canadian Journal of Forest Research*, 1972, Vol. 2, No. 1, pp. 49–53.
- Bonyad A.E., Sima A., Bakhshandeh A., Dadras H., Evaluation of non-destructive Meyer method for determination of bark volume of beech (*Fagus orientalis* Lipsky) in different geographical aspects, *Caspian Journal of Environmental Sciences*, 2012, Vol. 10, No.1, pp. 67–73.
- Bubyr' D.S., Klyachkin V.N., Karpunina I.N., Ispol'zovanie binarnykh peremennykh pri regressionnom modelirovanii sostoyaniya tekhnicheskogo ob'ekta (Use of binary variables in regression modeling of the state of a technical object), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2014, Vol. 16, No. 6 (2), pp. 371–373.
- Butakov G.P., *Pleistotsenovyy periglyatsial na vostoke Russkoi ravniny* (Pleistocene periglacial in the east of the Russian Plain), Kazan: Izdatel'stvo Kazanskogo universiteta, 1986, 144 p.
- Catry F.X., Moreira F., Pausas J.G., Fernandes P.M., Rego F., Cardillo E., Curt T., Cork oak vulnerability to fire: The role of bark harvesting, tree characteristics and abiotic factors, *PLoS ONE*, 2012, Vol. 7, No 6, Article ID: e39810.
- Chauhan S.K., Gupta N., Yadav R.S., Chauhan R., Biomass and carbon allocation in different parts of agroforestry tree species, *Indian Forester*, 2009, Vol. 135, pp. 981–993.
- Danchenko A.M., *Bereza* (Birch), Alma-Ata: Kainar, 1982, 72 p.
- Dickison W.C., *Integrative Plant Anatomy*, San Diego: Academic Press, 2000, 533 p.
- Ditrikh V.I., Lineinye i ob'emnye pokazateli kory listvennitsy sibirskoi (Linear and volumetric indicators of Siberian larch bark), In: *Trudy LTA* (Scientific works of the Leningrad Forestry Academy), 1970, pp. 95–101.
- Domracheva Z.N., Kirillova K.V., Denisov S.A., Rol' kory sosny obyknovЕННОЙ v zashchite ot nizovykh pozharov (The role of the bark of the Scots pine in protection from grass-roots fires), *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2019, No. 55, pp. 90–93.
- Drēska A., Lipiņš L., Sarmulis Z., Priedes un egles stumbru mizas biezums (The bark thickness of pine and spruce stems), *Mežzinātne*, 2003, Vol. 45, pp. 131–137 (in Latvian with English resume).
- Dyrenkov S.A., Tolshchina kory i ee dolya v ob'eme stvolovoi chasti derev'ev raznovozrastnykh el'nikov Permskoi oblasti (Bark thickness and its share in the volume of the stem part of trees in spruce forests of different ages of the Perm region), *Rastitel'nye resursy*, 1973, Vol. 9, No. 1, pp. 107–112.
- Efremova M.N., Shevelev S.L., Osobennosti formirovaniya kory u stvolov berezy povisloi (*Betula pendula* Roth.) v lesostepnoi zone Srednei Sibiri (Features of bark formation

- in the trunks of the silver birch (*Betula pendula* Roth.) in the forest-steppe zone of Central Siberia), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2017, No. 2, pp. 26–35.
- Evert R.F., Eichhorn S.E., *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*, New Jersey: John Wiley & Sons Inc., 2006, 601 p.
- Evstaf'ev V.N., Zakonomernosti formirovaniya kory listvennitsy sibirskoi v usloviyakh Priangarskogo raiona: avtoref. kand. s.-kh. nauk (Regularities of formation of Siberian larch bark in the conditions of the Angara region. Extended abstract of agric. sci. thesis), Krasnoyarsk, SibGTU, 2007, 23 p.
- Freese F., *Linear regression methods for forest research*, USDA Forest Service, Research Paper FPL 17, Madison, 1964, 136 p.
- Furyaev V.V., Furyaev E.A., Piroekologicheskie svoystva sosny obyknovnoy v Srednei Sibiri (Pyroecological properties of Scots pine in Central Siberia), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2008, Vol. 25, No. 1–2, pp. 103–108.
- Gholz H.L., Structure and productivity of *Juniperus occidentalis* in Central Oregon, *American Midland Naturalist*, 1980, Vol. 103(2), pp. 251–261.
- Gribanov L.N., Lagov I.A., Chaban P.S., Lesa Kazakhstana (Forests of Kazakhstan). In: *Lesa SSSR* (Forests of the USSR), Moscow, Nauka, Vol. 5, 1970, pp. 5–77.
- Gryaz'kin A.V., Belyaeva N.V., Danilov D.A., Vandzhurak G.V., Khung Vu Van, Izmenchivost' tolshchiny i massy kory berezy po dlina stvola (Variability of thickness and weight of birch bark along the length of the trunk), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal*, 2019, No. 2, pp. 32–39.
- Gusev I.I., Tolshchina i ob'em kory drevesnykh stvolov eli (Thickness and volume of bark of tree trunks of spruce). In: *Lesnaya taksatsiya i lesoustroistvo*, Krasnoyarsk, 1981, pp. 24–30.
- Harmon M.E., Survival of trees after low-intensity surface fires in Great Smoky Mountains National Park, *Ecology*, 1984, Vol. 65, pp. 796–802.
- Il'inskii A.P., *Rastitel'nost' zemnogo shara* (Vegetation of the Globe), Moscow, Leningrad: AN SSSR, 1937, 458 p.
- Karizumi N., The mechanism and function of tree root in the process of forest production. (I). Methods of investigation and estimation of the root biomass, *Bulletin of the Government Forest Experiment Station*, 1974, Vol. 259, pp. 1–99.
- Keppen F.T., Geograficheskoe rasprostranenie khvoynykh derev'ev v Evropeiskoi Rossii i na Kavkaze (Geographical distribution of coniferous trees in European Russia and the Caucasus). *Zapiski Imperatorskoi Akademii nauk*, Vol. 50, No. 4 (supplement), St.-Petersburg, 1885, 634 p.
- Krashennnikov I.M., Analiz reliktovoi flory Yuzhnogo Urala v svyazi s istoriei rastitel'nosti i paleogeografiei pleistotsena (Analysis of relict flora of the Southern Urals in relation to the history of vegetation and paleogeography of the Pleistocene), *Sovetskaya botanika*, 1937, No. 4, pp. 16–45.
- Kunze M.F., *Untersuchungen über die Genauigkeit der Inhaltsberechnung der Stämme aus Mittenstärke und Länge*. Berlin: Verlagsbuchhandlung Paul Parey, 1912, 54 p.
- Kurt Y., Calikoglu M., Isik K., Relationships between bark thickness, tree age and tree diameter in *Pinus brutia* Ten. plantations, *Fresenius Environmental Bulletin*, 2021, Vol. 30, No. 4, pp. 3122–3129.
- Laasasenaho J., Melkas T., Alden S., Modelling bark thickness of *Picea Abies* with taper curves, *Forest Ecology and Management*, 2005, Vol. 206, pp. 35–47.
- Lawes M.J., Midgley J.J., Clarke P.J., Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: A savanna/forest contrast, *Journal of Ecology*, 2013, Vol. 101, pp. 517–524.
- Leont'ev N.L., *Tekhnika statisticheskikh vychislenii* (Technique of statistical computation), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1966, 250 p.
- Liepiņš J., Liepiņš K., Evaluation of bark volume of four tree species in Latvia, *Research for Rural Development*, 2015, Vol. 2, pp. 22–28.
- Makarenko A.A., *Sortimentnye i tovarnye tablitsy dlya lesov Kazakhstana* (Wood assortment and commodity tables for forests of Kazakhstan), Alma-Ata: Kainar, 1987, Part 2, 227 p.
- Makhnev A.K., Formy berezy v lesakh Pripyshminskogo Zaural'ya i ikh taksatsionno-morfologicheskaya kharakteristika (Birch forms in the forests of the Pripyshminsky Trans-Urals and their taxation and morphological characteristics), *Trudy Instituta biologii. Ural'skii filial AN SSSR*, 1965, Vol. 47, pp. 55–61.
- Malenkov E., *Statisticheskie metody ekonometrii* (Statistical methods of econometrics), Issue 1, Moscow: Statistics, 1975, 422 p. (translated from French).
- Marshall H.D., Murphy G.E., Lachenbruch B., Effects of bark thickness estimates on optimal log merchandising, *Forest Products Journal*, 2006, Vol. 56, pp. 87–92.
- Mascaro J., Litton C.M., Hughes R.F., Uowolo A., Schnitzer S.A., Is logarithmic transformation necessary in allometry? Ten, one-hundred, one-thousand-times yes, *Biological Journal of the Linnean Society*, 2014, Vol. 111, pp. 230–233.
- Mirabdollahi S.M., Bonyad A.E., Torkaman J., Bakhshandeh N.B., Modeling of effective variables on bark thickness of *Fagus orientalis* Lipsky in the Asalem forest area, *Journal of Wood & Forest Science and Technology*, 2011, Vol. 18, No. 3, pp. 79–90 (in Persian with English resume).
- Murphy G., Cown D., Within-tree, between-tree, and geospatial variation in estimated *Pinus radiata* bark volume and weight in New Zealand, *New Zealand Journal of Forest Science*, 2015, Vol. 45, Article ID: 18.
- Nakhabtsev I.A., *Taksatsiya drevesnoi kory* (Taxation of tree bark), Leningrad: LLTA, 1990, 36 p.
- Pausas J.G., Bark thickness and fire regime, *Functional Ecology*, 2015, Vol. 29, pp. 315–327.
- Pchelintsev V.I., Taksatsiya kory listvennitsy (Taxation of larch bark). In: *Listvennitsa: problemy kompleksnoi pererabotki* (Larch: problems of complex processing), Krasnoyarsk: SibTI, 1987, pp. 9–14.
- Perelygin A.M., Ugolev B.N., *Drevesinovedenie* (Wood science), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1971, 318 p.
- Philip M.S., *Measuring trees and forest*. CAB International, Walling Ford, UK, 1994, 310 p.
- Pogiba S.P., Kazantseva E.V., Gibrilologicheskii analiz sibsov berezy povislou po kore (Hybridological analysis of silver birch sibs by bark), *Lesnoi vestnik*, 2014, No. 4, pp. 6–12.
- Pravdin L.F., *Sosna obyknovennaya* (Common pine), Moscow: Nauka, 1964, 192 p.
- Pugachev P.G., Nekotorye ekologo-morfologicheskie osobennosti listvennitsy Sukacheva v stepnom Zaural'e (Some ecological and morphological features of Sukachev larch in the Trans-Ural steppe), *Ekologiya*, 1973, No. 3, pp. 31–35.
- Richardson S.J., Laughlin D.C., Lawes M.J., Holdaway R.J., Wilmshurst J.M., Wright M., Curran T.J., Bellingham P.J., McGlone M.S., Functional and environmental determinants

- of bark thickness in fire-free temperate rain forest communities, *American Journal of Botany*, 2015, Vol. 102, pp. 1590–1598.
- Roi Yu.F., Levkovskaya M.V., Tipy treshchinovatosti i zashchitnye svoystva korki sosny obyknovЕННОй (*Pinus sylvestris* L.) v usloviyakh yugo-zapada Belarusi (Types of fracturing and protective properties of the bark of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the conditions of the south-west of Belarus'), *Vestnik Mazyrskaya DPU imya Shamyakina*, 2011, No. 3, pp. 55–60.
- Rosell J.A., Bark thickness across the angiosperms: More than just fire, *New Phytologist*, 2016, Vol. 211, pp. 90–102.
- Shevelev S.L., Formirovaniye kory u derev'ev listvennitsy sibirskoi (Bark formation in Siberian larch trees), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2016, No. 4, pp. 134–138.
- Shevelev S.L., Kucherenko A.N., Nekotorye zakonomernyye svyazi razmernykh kharakteristik kory listvennitsy sibirskoi v Khakasii (Some natural relations of the dimensional characteristics of the bark of Siberian larch in Khakassia). In: *Listvennitsa: problemy kompleksnoi pererabotki* (Larch: problems of complex processing), Krasnoyarsk: SibTI, 1989, pp. 12–17.
- Shevelev S.L., Smol'yanov A.S., Krasikov I.I., Batvenkina T.V., Zakonomernosti formirovaniya kory u stvolov sosny kedrovoy sibirskoi (Regularity of bark formation in stems of Siberian cedar pine), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2015, Vol. 33, No. 3–4, pp. 135–138.
- Shevelev S.L., Smol'yanov A.S., Krasikov I.I., Bratilova N.P., Formirovaniye kory u stvolov pikhty sibirskoi (*Abies sibirica* Ledeb.) v tsentral'noi chasti Srednei Sibiri (Formation of stem bark of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in the central part of Central Siberia), *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2017, Vol. 149, No. 3, pp. 72–78.
- Shevelev S.L., *Taksatsiya lesa. Taksatsiya kory lesoobrazuyushchikh porod Sibiri* (Forest taxation. Taxation of the bark of forest-forming species of Siberia), Krasnoyarsk: SibGU im. M.F. Reshetneva, 2023, 44 p.
- Sofronov M.A., Volokitina A.V., Ob ekologicheskikh osobennostyakh zony severnykh redkolesii v Srednei Sibiri (On the ecological features of the zone of northern woodlands in Central Siberia), *Sibirskii ekologicheskii zhurn.*, 1998, No. 3–4, pp. 245–250.
- Sonmez T., Keles S., Tilki F., Effect of aspect, tree age and tree diameter on bark thickness of *Picea orientalis*, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2007, Vol. 22, pp. 193–197.
- Stangle S.M., Sauter U.H., Dormann C.F., Comparison of models for estimating bark thickness of *Picea abies* in South-west Germany: The role of tree, stand, and environmental factors, *Annals of Forest Science*, 2017, Vol. 74, Article 16.
- Tyulina L.N., K evolyutsii rastitel'nogo pokrova predgorii Yuzhnogo Urala (On the evolution of the vegetation cover of the foothills of the Southern Urals), *Zapiski Zlatoustovskogo obshchestva kraevedeniya*, 1929, No. 1, pp. 1–18.
- Usoltsev V.A., *Modelirovaniye struktury i dinamiki fitomassy drevostoev* (Modeling of the structure and dynamics of phytomass of stands). Krasnoyarsk: Izd-vo Krasnoyarskogo un-ta, 1985, 191 p., available at: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/3353>
- Usoltsev V.A., *Stem taper, density and dry matter content in biomass of trees growing in Central Eurasia*, Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020, available at: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9649>
- Vais A.A., Tolshchina kory nizhnei chasti derev'ev eli sibirskoi (*Picea sibirica*) v usloviyakh Srednei Sibiri (The thickness of the bark of the lower part of Siberian spruce trees (*Picea sibirica*) in the conditions of Central Siberia), *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo un-ta. Seriya Estestvennyye i tekhnicheskie nauki*, 2010, No. 8 (113), pp. 60–63, available at: <https://elibrary.karelia.ru/book.shtml?id=23121#t20c>
- Vais A.A., Tolshchina kory nizhnei chasti derev'ev sosny obyknovЕННОй (*Pinus sylvestris* L.) v usloviyakh Srednei Sibiri (The thickness of the bark of the lower part of the trees of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the conditions of Central Siberia), *Vestnik KrasGAU*, 2009, No. 7, pp. 44–47.
- Valipour A., Namiranian M., Etemad V., Ghazanfari H., Relationships between diameter, height and geographical aspects with bark thickness of Lebanon oak tree (*Quercus libani* Olive.) in Armardeh, Baneh (Northern Zagros of Iran), *Research Journal of Forestry*, 2009, Vol. 3, No. 1, pp. 1–7.
- Vasil'ev A.S., Kruglye lesomaterialy kak predmet truda pri grup-povoi okorke (Round timber as an object of labor in group debarking), *Inzheneryi vestnik Dona*, Issue 5, Rostov-On-Don, 2012, available at: <http://www.ivdon.ru/magazine/archive/n4p2y2012/1398> (April 10, 2023).
- Verzunov A.I., Vliyaniye pochvenno-gruntovykh uslovii na formirovaniye kornevykh sistem sosny i listvennitsy v stepnykh borakh Kazakhstana (Influence of soil and ground conditions on the formation of root systems of pine and larch in the steppe forests of Kazakhstan), *Ekologiya*, 1986, No. 5, pp. 69–71.
- Vines R.G., Heat transfer through bark and the resistance of trees to fire, *Australian Journal of Botany*, 1968, Vol. 16, pp. 499–514.
- Voropanov P.V., Opredeleniye ob'ema stvola bez kory u rastushchego dereva (Determining the volume of a trunk without bark in a growing tree), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal*, 1982, No. 5, pp. 20–23.
- Warren W.G., Record of preplanned and spontaneous discussions concerning the paper by Furnival G.M. and Wilson R.W. "Systems of equations for predicting forest growth and yield", *Statistical Ecology*, 1971, Vol. 3, pp. 56–57.
- Williams V.L., Witkowski E.T.F., Balkwill K., Relationship between bark thickness and diameter at breast height for six tree species used medicinally in South Africa, *South African Journal of Botany*, 2007, Vol. 73, pp. 449–465.
- Williams V.L., Witkowski E.T.F., Balkwill K., Height, branch-free bole length and bark thickness for six tree species used medicinally in South Africa, *Koedoe*, 2005, Vol. 48, pp. 57–65.
- Yilmaz E., Ozdemir E., Makineci E., Bark thickness models for oak forests being converted from coppice to high forests in Northwestern Turkey, *Environmental Monitoring and Assessment*, 2021, Vol. 193, Article 728.
- Zakharov V.K., Tablitsy ob'ema i sbega malomernykh stvolov sosny i metodika ikh sostavleniya (Tables of volume and taper of small-sized pine trunks and methods of their designing). In: *Sbornik nauchnykh trudov, Belorusskii lesotekhnicheskii institut imeni S.M. Kirova*, Minsk: Izd-vo BGU, 1956, No. 8, pp. 40–55.
- Zeng W.S., Developing tree biomass models for eight major tree species in China. In: *Biomass volume estimation and valorization for energy*. Chapter 1. Intech Publ., 2017, pp. 3–21.

УДК630*181.21

СООТНОШЕНИЕ ОБЪЕМОВ СТВОЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ ДРЕВОСТОЕВ И ВАЛЕЖА В КОРЕННЫХ ЕЛЬНИКАХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2024 г. В. Г. Стороженко^а, *, Я. И. Гульбе

^аИнститут лесоведения РАН,

ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Одинцовский р-он, Московская обл., Россия 143030

*E-mail: lesoved@mail.ru

Поступила в редакцию 05.03.2023 г.

После доработки 11.07.2023 г.

Принята к публикации 08.02.2024 г.

В статье обсуждаются вопросы формирования коренным лесным сообществом соотношения объемов стволовой древесины древостоев и древесного отпада (валежа) при участии дереворазрушающих грибов на примере лесов еловых формаций таежной зоны европейской части России. Для анализа взяты 30 еловых биогеоценозов, по 10 в подзонах северной, средней и южной тайги различных динамических характеристик — климаксных, демутиационных и дигрессивных. Использован метод пробных площадей (ПП), описаны лесоводственные характеристики биогеоценозов, морфометрические показатели деревьев, произведены подсчеты объемов стволов древостоев, формирующих фитоценозы, и стволового валежа, разлагаемого дереворазрушающими грибами. Вычислены показатели соотношений объемов древостоя и валежа в еловых насаждениях различных фаз динамики, для которых рассчитаны баллы фазового положения. Определены показатели связи объемов древесины древостоев и валежа в программе Excel (R^2) и линейные коэффициенты корреляции (r) для древостоев различного сукцессионного положения. Проведенные расчеты подтвердили присутствие связи между запасами древесины стволов древостоев и объемами стволов валежа для изучаемых ельников с применением балловой оценки фазового положения биогеоценозов: в обеих программах (R^2 и r) показатели связи характеризовались от сильных до весьма сильных (Chaddock, 1925).

Ключевые слова: коренные еловые леса, древостой, валеж, запасы древесины древостоев и валежа, фазы динамики биогеоценозов, показатели связи объемов стволов древостоев и валежа.

DOI: 10.31857/S0024114824020042 EDN: REPGOW

Коренные леса естественного происхождения признаются саморегулирующимися биосистемами, в которых вектор саморегуляции направлен на достижение лесным сообществом наиболее устойчивого состояния. Можно цитировать многих авторов, определявших понятие устойчивости лесных сообществ с разных позиций, приводивших дефиниции этого термина (Стороженко, 2007). Наиболее приближено к сути этого понятия определение Б.А. Быкова (1983), в котором он в числе других приводит такие характеристики, как “выровненное отношение вводимой и теряемой энергии, константное отношение биомассы к мортмассе ...”. Мы разделяем эту позицию. Вместе с тем приходится признать, что в этой проблеме на протяжении длительного периода остается не до конца определенным важнейший вопрос о том, каким образом коренному лесному сообществу, развивающемуся естественным путем, удается формировать в процессе онтогенеза это качество и удерживать

его тысячелетиями, несмотря на постоянные экзогенные воздействия.

Если рассматривать не весь биогеоценоз, достигший устойчивого состояния, а его отдельные компоненты, то можно допустить, что они должны соответствовать определенным параметрам в числовых и функциональных характеристиках как часть общего устойчивого организма. В этом контексте представляет интерес позиция, объясняющая, в каком соотношении объемные характеристики древесного отпада (валежа) соответствуют объемам стволов древостоев в коренных лесных сообществах и в какой связи эти объемные показатели находятся с динамическими показателями биогеоценозов — климаксовыми, демутиационными, дигрессивными.

Сделана попытка рассмотреть в определенных показателях соотношение объемов стволовой древесины древостоя как структуры, формирующей биомассу, и древесного отпада как структуры,

разлагаемой дереворазрушающими грибами. Можно упомянуть, что в работе Е.А. Капицы с соавторами (2021) была поставлена эта же цель, но получен отрицательный результат из-за принятия для сравнительных оценок лесов, не отвечающих условиям функционирования устойчивых сообществ.

В наших прошлых работах этот вопрос освещался с позиций изучения объемных показателей стволовой древесины древостоев и древесного отпада (валежа) коренных девственных разновозрастных лесов, структурных особенностей формирования возрастных структур устойчивых лесных сообществ таежной зоны различного динамического состояния (Стороженко, 2011, 2021, 2022; и др.).

Цель настоящей работы — определить наличие связи между запасами стволовой древесины древостоев и объемами стволовой древесины отпада (валежа) в процессах формирования коренных разновозрастных ельников различных фаз динамики таежной зоны Европейской России.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В качестве объектов исследований приняты коренные разновозрастные девственные ельники, не затронутые антропогенными воздействиями, эволюционно развивающиеся лесные сообщества. Еловые леса по воспроизводительной способности в естественных условиях произрастания можно отнести к сообществам, отвечающим условиям сохранения и восстановления структур. Для анализа из общей базы данных ПП отобраны насаждения на ПП различных лесоводственных характеристик и динамического положения. В регионах южной тайги — ельники Центрально-Лесного биосферного заповедника Тверской обл. (1–4) (56°45'88''40; 32°96'71''30) и заповедника “Кологривский лес” Костромской обл. (5–10) (58°86'02''40; 43°84'07''90); в регионах средней тайги — ельники резервата “Вепский лес” Ленинградской обл. (11–15) (60°64'70''25; 34°72'10''37) и ельники урочища “Атлека” Андомского лесничества Вологодской обл. (16–20) (61°30'45''82; 36°80'83''53); в регионах северной тайги — ельники Национального парка “Паанаярви” Республики Карелии (21–25) (66°39'45"; 30°32'37"), Северодвинского лесничества Архангельской обл. (26–28) (64°49'91''66; 39°83'82''41) и Национального Парка “Югд-Ва” Республики Коми (29 - 30) (63.940461; 57.585186). На ПП были собраны следующие экспериментальные данные: краткое лесоводственное описание отобранных для анализа ельников, сплошная нумерация деревьев, измерение их диаметров на высоте груди, бурение у шейки корня кернов для определения возрастов и присутствия гнилевых фаутов, описание типа гнили, ее диаметра и стадии разложения древесины. На площади участков проводился сплошной учет валежа, начиная

с диаметра 6 см, определялась порода валежа, его причина (бурелом, ветровал), диаметр ствола на высоте 1.3 м, стадия разложения по разработанной ранее 5-балльной шкале (Стороженко, 1990), верифицированной позднее другими авторами (Шорохова, Шорохов, 1999; и др.). В камеральный период определялись объемы стволов деревьев по массовым таблицам (Третьяков и др., 1952) и запасы древесины древостоев, строились возрастные ряды и определялись динамические показатели биогеоценозов (Дыренков, 1984; Стороженко, 2007; и др.). Отнесение биогеоценозов к определенной фазе динамики осуществлялось по методике С.А. Дыренкова (1984). К климаксовым ельникам относились биогеоценозы “с равномерным (подеревным) смещением поколений” (Дыренков, 1984, стр. 69). Для разновозрастных ельников с таким распределением объемов деревьев в возрастных поколениях средний возраст древостоев соответствует середине возрастного ряда. В этом случае, если сумма объемов деревьев возрастных поколений смещена в область более молодых поколений, биогеоценоз относили к фазе демуляции, если в область более старших поколений — к фазе дигрессии. При относительно равномерном распределении деревьев в возрастных поколениях или распределении их в поколении середины возрастного ряда биогеоценоз относился к фазе климакса (Гусев, 1964). Рассчитывались объемы деревьев валежа с учетом стадии разложения (Стороженко, 2022). В настоящей статье не рассматривался процесс разложения древесного отпада с потерей массы древесины валежа, объемы валежа рассчитаны по факту присутствия стволов в разной стадии разложения. Для выделения стадий разложения валежа использован разработанный ранее метод анализа морфометрических показателей состояния стволов (Стороженко, 1990; Стороженко, Шорохова, 2012; Стороженко, Засадная, 2019), которые показали близкие временные периоды к выводам других авторов, изучавших этот процесс с разделением его на стадии по потере плотности древесины (Harmon, Chen, 1991; Морозов, 1994; Шорохова, Шорохов, 1999; Тарасов, 2000; Tarasov, Birdsey, 2001; Shorohova, Kapitsa, 2016; Капица и др., 2021; и др.). Соотношение объемов древесины древостоев и валежа — одну из основных структур древесного отпада — вычисляли как частное от деления запаса древесины древостоя на объем древесины валежа для каждого биогеоценоза и трактовали как “балл фазового положения биогеоценоза” БФП. В градацию каждой фазы динамики (климакс, демуляция, дигрессия) входили биогеоценозы, соответствующие ей по структуре возрастных рядов, из состава которых формировался ряд наблюдений для определения показателей связи в программе Exel (уравнение связи и корреляционное отношение — R^2) и для вычисления коэффициентов корреляции — r . Величину

Таблица 1. Показатели связи предикторов (по Chaddock, 1925)

Значение	Характер связи
$R^2 = 0$	Отсутствует
$0 < R^2 < 0.2$	Очень слабая
$0.2 \leq R^2 < 0.3$	Слабая
$0.3 \leq R^2 < 0.5$	Умеренная
$0.5 \leq R^2 < 0.7$	Заметная
$0.7 \leq R^2 < 0.9$	Сильная
$0.9 \leq R^2 < 1$	Весьма сильная
$R^2 = 1$	Функциональная

связи с применением R^2 определяли по таблице R.E. Chaddock (1925) (табл. 1).

Показатели связи с применением коэффициента корреляции вычисляли по М.Л. Дворецкому (1971), шкала которого практически аналогична шкале R.E. Chaddock (1925).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 2 приведена лесоводственная характеристика коренных ельников таежной зоны европейской части России, включающая величины запасов древесных фракций древостоев в целом и по возрастным поколениям возрастных рядов и объемов стволов валежа по факту их присутствия в градиентах стадий разложения без учета потери веса в процессе ксилонизации.

Понятие “соотношение” чего-либо к чему-либо в элементарной математике трактуется как “количественная характеристика взаимосвязи между двумя однородными числовыми величинами” (Энциклопедический ..., 1890–1907). В нашем случае — это соотношение между однородными числовыми величинами запасов древесины древостоев и объемов древесины валежа в биогеоценозах различных динамических процессов. Данное соотношение определяется как частное от деления запаса древостоя на объем валежа, которое трактуется как балл фазового положения биогеоценоза. При наличии биогеоценозов различных динамических показателей представляется возможным группирование их в ряды наблюдений по фазам динамики из 30 выбранных биогеоценозов — ряд наблюдений климаксовых, демутационных и дигрессивных сообществ (табл. 3).

Из данных табл. 3 можно видеть, что соотношение объемов стволовой древесины древостоя и стволовой древесины валежа из выборки в 30 еловых биогеоценозах по отношению к их динамическому положению имеет различные баллы фазового положения. Выделение определенного балла фазового развития биогеоценоза имеет следуюшую логику процесса формирования возрастной структуры, напрямую связанную с сукцессионной динамикой лесного сообщества. В древостоях демутационных фаз динамики объемы стволов

деревьев сосредоточены в последних, более молодых, возрастных поколениях и объемы валежа в них, как правило, незначительные по сравнению с запасами древостоев, что определяет высокие показатели баллов фазового положения лесного сообщества (табл. 3 №№ 5, 9, 11, 16, 19, 30). В древостоях дигрессивных фаз динамики дерева крупных диаметров, напротив, сосредоточены в первых, самых старших по возрасту, поколениях с большими объемами стволовой древесины, что определяет относительно невысокие показатели баллов фазового положения лесного сообщества (табл. 3 №№ 3, 7, 14, 14, 18, 21, 23, 26, 28 баллов). Биогеоценозы климаксовых фаз динамики обладают наибольшим рассредоточением объемов деревьев по возрастному ряду древостоя и, соответственно, более равномерным отпадом деревьев из разных возрастных поколений, что определяет среднее значение балла фазового положения лесного сообщества (табл. 3 №№ 1, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 15, 17, 20, 22, 24, 25, 27, 29 баллов).

В каждой из этих выборок присутствуют древостои с показателями граничных значений между фазами динамики биогеоценозов.

В свою очередь, этот факт свидетельствует о том, что между искомыми предикторами в градиентах фазового состояния биогеоценозов существует связь. Используя программу Excel, можно определить в графическом и числовом выражении величину этой связи (рисунок). Содержание табл. 3 и графиков на рисунке показывает, что связь между запасами стволовой фракции древостоя и объемами стволовой древесины валежа в биогеоценозах различных динамических показателей действительно существует и характеризуется как весьма сильная (Chaddock, 1925).

Понятно, что оптимального сбалансированного состояния лесное сообщество может достичь в очень редких случаях или вовсе его не достигает за весь период онтогенеза. Тем не менее эволюционное стремление коренного лесного сообщества заключительных стадий сукцессионного развития постоянно сохраняет его в демутационных, дигрессивных или промежуточных стадиях динамики. Поэтому анализ структур естественно развивающихся лесов может не полностью раскрыть тенденции или закономерности формирования баланса стволовой древесины древостоев и древесного отпада, в нашем случае валежа. Тем более до настоящего времени не существует методик абсолютно точного определения основных показателей, фиксирующих измеряемые величины соотношений биомасс объемов древесины в натуральных условиях. К ним можно отнести слишком общие таблицы определения объемов стволовой древесины для анализируемых условий роста биогеоценозов, не разработаны методики точных учетов объемов древесного отпада (валежа) на

Таблица 2. Распределение запасов древесины древостоев по возрастным поколениям и объемам стволов древесины древостоев по разложению

№ ПП	Запас древесины древостоя*, м³га⁻¹	Тип леса, состав древостоя, полнота, бонитет древостоя	Объемы деревьев в возрастных поколениях древостоев, м³га⁻¹										Валеж по стадиям разложения, м³га⁻¹					Показатели валежа		Фаза динамики	Соотношение объемов древесины древостоя и валежа
			До 40		41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321–360	1	2	3	4	5	Запас	% от запаса		
			40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321–360	1	2	3	4	5					
Южная подзона тайги																					
1	408.8	Чер-мш, 8Е2Ос+Б; 0.8; I	3.8	120.7	117.0	65.0	75.3	27.0	–	–	–	5.2	24.9	56.5	33.8	19.6	140.0	34.2	Кл	2.9	
2	443.4	Кис-чер, 10Е+Б; 0.7; I	52.1	58.8	82.0	104.6	108.7	37.2	–	–	–	0.1	15.4	39.3	38.9	21.5	115.2	26.0	Кл	3.8	
3	634.8	Кис-чер, 9Е1Б+Ос; 0.8; I	4.5	7.7	193.2	247.5	181.9	29.6	–	–	–	19.2	27.8	46.1	60.1	34.2	187.4	29.5	Дг	3.4	
4	581.6	Кис-чер, 9Е1Ос+Б; 0.8; I	7.1	100.3	187.8	135.7	100.0	50.7	–	–	–	33.7	28.8	14.4	6.8	10.4	94.1	16.2	Кл	6.1	
5	461.2	Чер-кис, 8Е1Б1П+Пх; 0.8; I	123.8	255.9	40.7	2.7	38.1	–	–	–	–	6.8	32.7	30.2	19.2	15.2	104.1	22.6	Дм	4.4	
6	613.4	Чер-кис; 9Е1Пх+Б; 0.8; I	12.5	19.8	257.0	218.6	56.4	49.4	–	–	–	2.1	36.6	15.8	17.6	22.1	109.3	15.3	Кл	5.6	
7	438.8	Кис-пап, 10Е+Пх, Б; 0.8; I	16.7	40.3	89.9	38.4	114.3	113.7	25.6	–	–	5.0	41.4	27.5	41.9	104.7	220.5	50.3	Дг	2.0	
8	396.6	Кис-щит, 8Е1Б1П; 0.8; I	9.0	31.9	90.0	83.8	73.4	72.2	36.3	–	–	2.9	36.3	23.1	11.8	17.5	91.6	23.1	Кл	4.3	
9	278.6	Сф-чер-баг, 8Е1Ос1Б; 0.7; III	108.5	86.1	28.6	10.5	4.8	15.3	24.8	–	–	5.8	32.8	18.4	6.6	6.3	69.9	25.1	Дм	4.0	
10	161.8	Сф-чер-мор; 10Е; 0.8; III	0.3	7.0	36.0	23.6	46.0	17.6	5.3	26.0	–	7.2	18.7	16.6	8.2	10.3	61.0	37.7	Кл	2.6	
ПДР																					

Таблица 2. Продолжение

№ ПП	Запас древесины м ³ га ⁻¹	Тип леса, состав древостоя, полнота, бонитет древостоя	Объемы деревьев в возрастных поколениях древостоев, м ³ га ⁻¹								Валеж по стадиям разложения, м ³ га ⁻¹					Показатели валежа		Фаза динамики	Соотношение объемов древесины востоя и валежа
			До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321–360	1	2	3	4	5	Запас		
Средняя подзона тайги																			
11	306.3	Майн-чер-кис, 10Е+Ос; 0.8; II	18.1	150.0	33.1	1.1	17.1	37.7	49.2	–	9.8	25.7	17.6	17.2	–	70.2	22.9	Дм	4.3
12	263.4	Майн-чер-кис, 10Е 0.7; III	0.6	13.8	92.5	79.7	38.7	27.6	10.5	–	24.5	14.8	22.4	2.9	7.8	72.4	27.5	Кл	3.6
13	348.2	Кис-чер-пал, 8Е1Б1Ос; 0.7; II	1.0	9.0	11.6	6.8	42.6	160.6	87.3	24.8	6.6	39.0	15.1	26.2	28.2	115.1	33.0	Дг	3.0
14	263.1	Чер-кис-пал, 9Е1Ос+Б; 0.6; III	1.9	24.5	4.0	8.9	63.3	105.7	34.2	20.6	11.7	21.5	20.3	16.9	12.6	83.0	31.7	Дг	3.1
15	308.9	Чер-мш-сф, 10Е1С+Б; 0.8; III	0.1	6.6	20.9	128.9	63.7	27.7	16.8	44.2	6.2	23.2	5.9	8.3	19.7	63.3	20.5	Кл	4.8
16	363.6	Чер-сф, 10Е+Б; 0.8; III	0.6	22.5	189.2	68.7	39.6	35.8	7.2	–	7.3	23.6	12.3	8.7	20.3	75.5	20.7	Дм	4.8
17	84.7	Сф-чер-бр, 8Е2Б+С; 0.6; III	0.1	7.9	9.7	18.9	3.2	19.3	13.3	12.4	0.5	9.7	18.6	7.1	17.8	53.7	63.4	Кл	1.6
18	275.4	Чер-бр-мш, 8Е1Б+Ос; 0.7; II–III	3.5	3.2	4.2	9.7	39.8	62.0	153.0	–	7.4	22.5	4.8	44.1	33.7	112.5	40.8	Дг	2.4
19	320.8	Чер-бр-мш, 8Е1Ос1Б; 0.8; III	10.8	38.9	145.4	60.1	12.9	30.4	22.3	–	18.5	15.6	20.8	11.2	12.4	78.5	24.4	Дм	4.1
20	336.2	Чер-мш-бр-сф; 8Е1Б1Ос; 0.8; II	2.2	14.9	68.3	156.5	51.8	18.6	23.9	–	12.3	8.5	37.7	21.2	11.1	90.8	27.0	Кл	3.7

Таблица 2. Окончание

№ ПП	Запас древесины дростоя*, м³га⁻¹	Тип леса, состав дростоя, полнота, бонитер дростоя	Объемы деревьев в возрастных поколениях дростоев, м³га⁻¹										Валеж по стадиям разложения, м³га⁻¹					Показатели валежа		Соотношение объемов древесины дростоя и валежа
			До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321–360	1	2	3	4	5	Запас	% от запаса		
Северная подзона тайги																				
21	143.6	Чер-сф-бр, 8Е2Б+С; 0.7; IV	0.2	3.4	20.9	8.6	28.8	22.4	25.2	34.1	8.7	34.7	13.2	–	17.7	74.3	51.7	Дг	1.93	
22	235.0	Чер-бр-баг-сф, 9Е1Б; 0.7; IV	ПДР	7.5	17.7	89.3	30.5	46.2	31.5	12.3	24.6	19.8	–	6.0	12.3	62.7	26.7	Кл	3.7	
23	122.7	Бр-чер-мш, 10Е+С, Б; 0.6; IV	0.8	5.3	3.8	15.5	7.6	30.3	22.4	37.0	2.2	10.1	7.8	6.6	9.4	36.1	29.4	Дг	3.4	
24	60.8	Баг-чер-баг, 10Е+С, Б; 0.6; V	0.3	1.8	7.3	20.1	16.0	12.6	2.7	–	0.2	8.5	10.2	5.3	5.1	29.3	48.2	Кл	2.1	
25	149.4	Чер-зм-бр, 8Е2Б+Кл, Пх; 0.6; V	ПДР	29.3	24.6	84.2	11.3	–	–	–	1.7	20.0	17.1	2.1	4.2	45.1	30.2	Кл	3.3	
26	108.8	Чер-бр-мш, 9Е1Пх+Б; 0.6; V	ПДР	6.3	15.3	7.5	17.3	20.6	41.8	–	5.4	22.8	5.2	4.1	15.2	52.7	48.4	Дг	2.0	
27	155.6	Мш-чер-бр, 7Е2С1Б; 0.6; IV	ПДР	8.5	12.6	68.1	45.6	20.8	–	–	0.3	17.5	14.6	18.5	5.6	56.4	36.3	Кл	2.7	
28	111.3	Чер-мш-вод, 8Е1Б1С; 0.6; V	ПДР	2.0	8.3	44.0	57.0	–	–	–	0.8	16.1	16.8	8.5	5.6	47.8	42.9	Дг	2.3	
29	119.3	Чер-бр-мш, 9Е1Б+С; 0.6; V	ПДР	6.5	18.5	36.8	30.7	21.2	5.6	–	0.9	11.7	6.9	3.8	7.2	30.5	25.6	Кл	3.9	
30	82.5	Сф-чер-бр, 8Е2С+Б; 0.6; V	ПДР	20.5	30.8	15.8	12.2	3.2	–	–	0.2	10.0	3.9	1.6	4.4	20.1	24.3	Дм	4.1	

Примечание. Запас* — запас стволковой древесины, включая текущий древесный отпад. Фазы динамики биогеоценозов: Кл — климакс, Дг — дигрессия, Дм — демутация, ПДР — подрост. Типы леса: Чер-мш — чернично-мшистый; Чер-кис — чернично-кисличный; Чер-пап — чернично-папоротниковый; Кис-пап — кислично-папоротниковый; Кис-шит — кислично-шиповниковый; Сф-чер-баг — сфагново-чернично-багульниковый; Сф-чер-мор — сфагново-чернично-моршкочный; Майн-чер-кис — майничково-чернично-кисличный; Кис-чер-пап — кислично-чернично-папоротниковый; Чер-кис-пап — чернично-кислично-папоротниковый; Чер-мш-сф — чернично-мшисто-сфагновый; Чер-сф — чернично-сфагновый; Сф-чер-бр — сфагново-чернично-брусничный; Чер-бр-мш — чернично-бруснично-мшистый; Мш-чер-бр — мшисто-чернично-брусничный; Чер-мш-вод — чернично-мшисто-водяничный.

Таблица 3. Ряды наблюдений баллов фазового положения биогеоценозов по данным древесных стволовой фракций дростоев и стволковой фракций валежа

Фаза динамики биогеоценоза	Показатель фазового положения биогеоценоза, балл															Среднее значение
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Климакс	2.9	3.8	6.1	5.6	4.3	2.6	3.6	4.8	1.6	3.7	3.7	2.1	3.3	2.7	3.9	3.6
Демутация	4.4	4.0	4.3	4.8	4.1	4.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4.2
Дигрессия	3.4	2.0	3.0	3.1	2.4	1.9	1.9	2.0	2.3	–	–	–	–	–	–	2.4

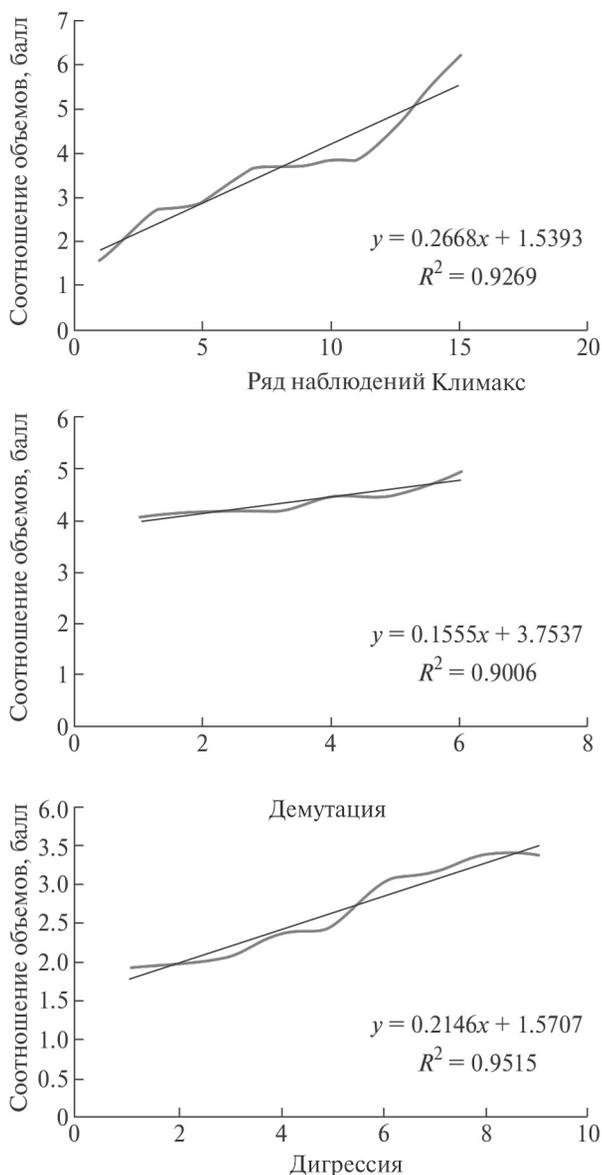


Рис. Связь объема стволовой древесины древостоев с объемом стволовой древесины валежа с использованием баллов фазового положения биогееоценозов в ряду наблюдений по динамическому положению сообществ.

Примечание. R^2 — корреляционное отношение.

ПП, методики точного определения сукцессионного фазового положения конкретных биогееоценозов. Вероятно, бóльшая выборка лесных сообществ даст более точные результаты. Даже представленная выборка из 30 коренных девственных ельников определяет тенденцию, объясняющую наличие связи запасов древостоев и объемов стволов валежа. В свою очередь, этот факт показывает, что в коренных сообществах существует механизм формирования соотношения объемов стволовой древесины, одним из предикторов которого является древесный отпад.

Содержание рисунка и табл. 3 демонстрирует величину этих связей при разных динамических положениях лесных сообществ, включающих показатели корреляционных отношений — R^2 (рис.). На базе этих же рядов наблюдений вычислены коэффициенты линейных корреляций для малых выборок (Дворецкий, 1971). Получены следующие результаты: для выборки еловых биогееоценозов дигрессивных фаз динамики связь искомым предикторов имеет показатели: $r = 0.9$ при $m_r = 0.06$ и $t = 15.0$; демутационных фаз динамики — $r = 0.98$ при $m_r = 0.016$ и $t = 6.12$; климаксовых — $r = 0.84$ при $m_r = 0.08$ и $t = 10.5$.

Таким образом, линейные корреляционные зависимости и показатели корреляционных отношений показывают высокие значения связи обсуждаемых предикторов, приближающиеся к функциональным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Принятые для анализа коренные леса еловых формаций относятся к абсолютно разновозрастным девственным сообществам климаксовых, дигрессивных и демутационных фаз динамики с различными соотношениями объемов стволовой древесины древостоев и валежа.

Соотношение между однородными числовыми показателями запасов древесины древостоев и объемов деревьев валежа лесных сообществ различных динамических характеристик определяется как частное от деления запаса древостоя на объем древесины валежа, которое трактуется как *балл фазового положения биогееоценоза*. При наличии набора лесных сообществ различных динамических показателей представляется возможность их группировки в ряды наблюдений по фазам динамики — ряд наблюдений климаксовых, демутационных и дигрессивных фаз развития сообществ.

Соотношения между запасами стволовой древесины древостоя и объемами стволовой древесины валежа из выборки в 30 ельниках таежной зоны европейской части России по отношению к их динамическому положению имеют различные баллы фазового положения. В свою очередь, этот факт подтверждает закономерность, что между искомыми предикторами в градациях фазового состояния биогееоценозов существует тесная связь. Анализ экспериментальных данных с помощью программы Exel (R^2) и линейной корреляции (r) показывает, что связь между запасами стволовой древесины древостоя и объемами стволовой древесины валежа в биогееоценозах различных динамических показателей существует и характеризуется как весьма сильная связь (Chaddock, 1925; Дворецкий, 1971).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быков Б.А. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1983. 247 с.
- Гусев И.И. Строение и особенности таксации ельников Севера. М.: Лесная пр-сть, 1964. 76 с.
- Дворецкий М.Л. Пособие по вариационной статистике. М.: Лесная пр-сть, 1971. 104 с.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
- Капица Е.А., Антонов О.И., Малышева О.Н., Шорохова Е.В. Насколько связаны характеристики крупных древесных остатков и древостоя? Пример Лисинского учебно-опытного лесничества // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: Материалы VI Всероссийской научно-технической конференции. СПб, 2021. С. 190–192.
- Морозов Е.Е. Экологические условия и скорость микогенного ксилотлиза в биогеоценозах южной подзоны тайги: дисс...канд. биол. наук: 03.00.16. СПб., 1994. 22 с.
- Стороженко В.Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. № 6. 1990. С. 66–69.
- Стороженко В.Г. Формирование возрастных структур коренных таежных ельников Европейской России // Лесоведение. 2022. № 1. С. 3–12. DOI: 10.31857/S0024114821060097
- Стороженко В.Г. Сукцессионная динамика коренных разновозрастных ельников Европейской России // Вопросы лесной науки. Т. 4. № 3. 2021. С. 1–20. DOI: 10.31563/1684-7628-2020-56-4-67-72
- Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К, 2007. 190 с.
- Стороженко В.Г. Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 122 с.
- Стороженко В.Г., Шорохова Е.В. Биогеоэценологические и ксилотлитические параметры устойчивых таежных ельников // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. Петрозаводск, 2012. С. 22–41.
- Стороженко В.Г., Засадная В.А. Структура древесного отпада девственных ельников северной и южной тайги европейской части России // Сибирский лесной журнал. 2019. № 2. С. 64–73.
- Тарасов М.Е. Оценка скорости разложения детрита в лесах Ленинградской области // Труды СПбНИИЛХ, 2000. В. 1. С. 31–45.
- Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 853 с.
- Шорохова Е.В., Шорохов А.А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // СПб.: Труды СПбНИИЛХ, 1999. В. 1. С. 17–23.
- Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона: в 86 т. (82 т. и 4 доп.). СПб., 1890–1907.
- Chaddock R.E. Principles and Methods of Statistics. Boston, New York, 1925. 471 p.
- Clements F.E. Nature and structure of the climax // Ecology. V. 21. № 1. 462 p.
- Harmon M.E., Chen H Course Woody Debris Dynamics in Two Old-Growth Ecosystems. BioScience. 1991. № 41 (9). P. 604–610.
- Tarasov M.E., Birdsey R.A. Decay rate and potential storage of coarse woody debris in the Leningrad region. Ecological Bulletins. 2001. № 49. P. 137–147.
- Shorohova E., Kapitsa E. The decomposition rate of non-stem components of coarse woody debris (CWD) in European boreal forests mainly depends on site moisture and tree species // European Journal of Forest Research. 2016. № 135. P. 593–606. DOI 10.1007/s10342-016-095-8

Ratio of Stem Wood Volumes in Forest Stands and Dead Wood of the Taiga Spruce Forests in European Russia

V.G. Storozhenko¹, *, Ya.I. Gulbe

¹Institute of Forest Science of the RAS,
Sovetskaya st. 21, Uspenskoe, Moscow Oblast, 143030 Russian Federation
*E-mail: lesoved@mail.ru

The article discusses the formation of the stem wood volumes ratio between the forest stands and the deadwood in an indigenous forest community with a contribution from wood-decaying fungi, using the spruce formations of the European Russia's taiga zone as an example. For the analysis, 30 spruce ecosystems were taken, 10 in each of the taiga subzones (northern, middle and southern) with different dynamic characteristics — climax, demutational and digressional ecosystems. Using the method of study plots (SP), the silvicultural characteristics of ecosystems and the morphometric indicators of trees were described, and the volumes of stem wood of the forest stands forming phytocenoses and the deadwood decomposed by wood-destroying fungi were calculated. Indicators of the stem wood volumes ratio between the forest stands and the dead wood in spruce plantations of various dynamic phases were calculated, for which phase position scores were calculated. Indicators of the relationship between the

volumes of stem wood in forest stands and in dead wood (R^2) and linear correlation coefficients (r) for forest stands of different successional positions were determined in Microsoft Excel. The calculations confirmed the presence of a relationship between the stem wood volumes of tree stands and deadwood for the studied spruce forests using a point estimate of the phase position of ecosystems: in both programs (R^2 and r) the relationship indicators were characterized as strong to very strong (Chaddock, 1925).

Key words: indigenous spruce forests, forest stand, dead wood, stem volume of forest stands and deadwood, ecosystems phases' dynamics, indicators of relationship between the stem volumes of forest stands and deadwood.

REFERENCES

- Bykov B.A., *Ekologicheskii slovar'* (Dictionary of ecology), Alma-Ata: Nauka, 1983, 247 p.
- Chaddock R.E., *Principles and Methods of Statistics*, Boston, New York, 1925, 471 p.
- Clements F.E., Nature and structure of the climax, *Ecology*, Vol. 21, No. 1, 462 p.
- Dvoret'skii M.L., *Posobie po variatsionnoi statistike (dlya lesok-hozyaistvennikov)* (Manual on analysis of variance for foresters), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1971, 104 p.
- Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.
- Entsiklopedicheskii slovar' Brokgauza i Efrona: v 86 t* (Brockhaus and Efron Encyclopedic Dictionary: in 86 volumes), Saint Petersburg, 1890–1907.
- Gusev I.I., *Stroenie i osobennosti taksatsii el'nikov Severa* (Structure and features of taxation of spruce forests of the North), Moscow: Lesnaya pr-st', 1964, 76 p.
- Harmon M.E. Chen H., Course Woody Debris Dynamics in Two Old-Growth Ecosystems, *BioScience*, 1991, No. 41 (9), pp. 604–610.
- Kapitsa E.A., Antonov O.I., Malysheva O.N., Shorokhova E.V., Naskol'ko svyazany kharakteristiki krupnykh drevesnykh ostatkov i drevostoya? Primer Lisinskogo uchebno-opyt'nogo lesnichestva (To what extent are the characteristics of large woody debris and the forest stand related? An example of the Lisinsky educational and experimental forestry), *Les Rossii: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie (Forests of Russia: politics, industry, science, education)*, Saint Petersburg, Proc. of 6th of All-Russian sci.-tech. Conf., Saint Petersburg: 2021, pp. 190–192.
- Morozov E.E., *Ekologicheskie usloviya i skorost' mikogennogo ksiloliza v biogeotsenozakh yuzhnoi podzony taigi. Diss. kand. biol. nauk* (Ecological conditions and the rate of mycogenic xylolysis in the biogeocenoses of the southern taiga subzone. Candidate's biol. sci. thesis), Saint Petersburg: 1994, 22 p.
- Shorohova E., Kapitsa E., The decomposition rate of non-stem components of coarse woody debris (CWD) in European boreal forests mainly depends on site moisture and tree species, *European Journal of Forest Research*, 2016, No. 135, pp. 593–606.
DOI 10.1007/s10342-016-0957-8.
- Shorokhova E.V., Shorokhov A.A., Kharakteristika klassov razlozheniya drevesnogo detrita eli, berezy i osiny v el'nikakh podzony srednei taigi (Features of the woody debris decomposition classes of spruce, birch and aspen in spruce forests of subdomain of middle taiga), *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaistva*, 1999, No. 1, pp. 17–23.
- Storozhenko V.G., Datirovka razlozheniya valezha eli (Dating of spruce brushwood decay), *Ekologiya*, 1990, No. 6, pp. 66–69.
- Storozhenko V.G., *Drevesnyi otpad v korennykh lesakh Russkoi ravniny* (Woody debris in primary forests of the East European plain), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2011, 122 p.
- Storozhenko V.G., Formirovanie vozrastnykh struktur korennykh taezhnykh el'nikov Evropeiskoi Rossii (Formation of age structures of indigenous taiga spruce forests in European Russia), *Lesovedenie*, 2022, No. 1, pp. 3–12.
DOI: 10.31857/S0024114821060097
- Storozhenko V.G., Suktsessionnaya dinamika korennykh raznovozrastnykh el'nikov Evropeiskoi Rossii (Succession dynamics of native spruce forests of different ages in European Russia), *Voprosy lesnoi nauki*, 2021, Vol. 4, No. 3, pp. 1–20.
DOI: 10.31563/1684-7628-2020-56-4-67-72
- Storozhenko V.G., *Ustoichivye lesnye soobshchestva: teoriya i eksperiment* (Sustainable forest communities: theory and experiment), Moscow: Grif i K, 2007, 190 p.
- Storozhenko V.G., Zasadnaya V.A., Struktura drevesnogo otpada devstvennykh el'nikov severnoi i yuzhnoi taigi evropeiskoi chasti Rossii (Structure of woody debris of virgin spruce forests of the Northern and Southern taiga in the European part of Russia), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2019, No. 2, pp. 64–73.
- Storozhenko V.G., Shorokhova E.V., Biogeotsenoticheskie i ksiloliticheskie parametry ustoychivykh taezhnykh el'nikov (Biogeocoenosis and xylolytic parameters of steady-state boreal spruce forests), In: *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem (Fungal communities in forest ecosystems)* Petrozavodsk: 2012, Vol. 3, pp. 22–41.
- Tarasov M.E., Birdsey R.A., Decay rate and potential storage of coarse woody debris in the Leningrad region, *Ecological Bulletins*, 2001, No. 49, pp. 137–147.
- Tarasov M.E., Otsenka skorosti razlozheniya detrita v lesakh Leningradskoi oblasti (Estimate of the rate of decomposition of detritus in forests of Leningrad Oblast), *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaistva*, 2000, No. 1, pp. 31–45.
- Tret'yakov N.V., Gorskii P.V., Samoilovich G.G., *Spravochnik taksatora* (Handbook for taxators), Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1952, 854 p.

УДК 581.1;581.5.325

ВЛИЯНИЕ НЕДОСТАТКА ВОДООБЕСПЕЧЕНИЯ НА ФОТОСИНТЕЗ САЖЕНЦЕВ ЕЛИ, СОСНЫ И ДУБА

© 2024 г. А. Г. Молчанов^а, *, Е. А. Беляева^а

^аИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: a.georgievich@gmail.com

Поступила в редакцию 10.12.2023 г.

После доработки 18.01.2024 г.

Принята к публикации 08.02.2024 г.

Исследования для оценки снижения интенсивности фотосинтеза из-за недостатка влаги проводились на 6-летних саженцах дуба, сосны и ели, выращенных в сосудах на открытом воздухе в Серебряноборском лесничестве Института лесоведения РАН (Московская обл.). Определяли, при каких значениях предрассветного водного потенциала (ПВП) саженцы, произрастающие на открытом месте, устойчивы к недостатку влаги. Практически все саженцы этих пород при недостаточном водообеспечении имеют депрессию фотосинтеза, которая быстрее наступает по мере увеличения недостатка влаги в и при более низкой солнечной радиации. У дуба при достижении ПВП -1.1 МПа интенсивность фотосинтеза снижается в два раза, а у сосны и ели — при ПВП -0.8 МПа. У дуба интенсивность фотосинтеза падает до нуля при ПВП, равном -3.0 МПа, у сосны — при $-1.6 \div -1.8$ МПа, у ели — при -1.5 МПа. Таким образом, наиболее устойчивым к недостатку влаги является дуб, затем сосна, а наиболее требовательной к водообеспечению является ель.

Ключевые слова: фотосинтез, предрассветный водный потенциал, саженцы дуба, ели, сосны.

DOI: 10.31857/S0024114824020056 EDN: REMIJZ

Изменения климата, наблюдаемые за последние 25 лет (IPCC2001), приводят к увеличению частоты и продолжительности почвенных и атмосферных засух, что оказывает сильное отрицательное воздействие на молодые древесные растения.

На интенсивность фотосинтеза в первую очередь положительно влияет солнечная радиация: чем она выше, тем и интенсивность фотосинтеза выше. Однако такое увеличение происходит только при благоприятном водообеспечении. При недостаточном водообеспечении солнечная радиация подавляет фотосинтез. Известно, что полный солнечный свет подавляет фотосинтез у ели Энгельмана (*Picea engelmannii* Parry) (Ronco 1970, Kaufmann 1976). Более того, повышенная освещенность лесной подстилки увеличит температуру воздуха в подлеске, а температура около 30°C является супероптимальной для фотосинтеза некоторых хвойных пород умеренного пояса, включая ель ситкинскую (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) (Neilson et al., 1972).

Дневной ход фотосинтеза не всегда следует интенсивности солнечной радиации, поступающей к листу. Еще в прошлом веке было известно (Nutman, 1937; Polster, 1950; Оканенко, Починок, 1959; Stoker, 1960; Bosian, 1968, Слемнев, 1969; и др.), что полуденная депрессия фотосинтеза в основном обусловлена нарушением водного режима растений. По нашим данным (Молчанов, 1983, 1996, 2007), с увеличением недостатка влаги снижение

интенсивности фотосинтеза происходило через меньший промежуток времени при меньшей интенсивности солнечной радиации, а максимальная интенсивность фотосинтеза снижалась по мере увеличения недостатка водообеспечения. Поэтому мы решили оценить влияние недостаточного водообеспечения по среднедневным значениям интенсивности фотосинтеза. Кроме того, в естественных условиях у таких пород, как сосна, ель и дуб, очень сложно определить влажность завядания и определить, в какой степени растение начинает страдать от недостатка влаги.

Для оценки влияния водообеспеченности на растения принято использовать предрассветный водный потенциал листа растений (ПВП), так как водный потенциал почвы, как и относительная влажность почвы, практически всегда изменяется с глубиной слоя почвы, особенно во время засухи, и сильно зависит от механического состава почвы. По этой причине очень сложно определить, начиная с какой глубины почвы ее влажность становится определяющей. Согласно литературным данным, ПВП — наиболее показательный параметр для оценки водообеспеченности растений. Поскольку ночью при замедленной транспирации происходит постепенное восстановление потерянной за день влаги в растении до уровня, который определяет доступность или недоступность воды в почве (Слейчер, 1970; Молчанов, 2018).

Для определения недостатка водообеспеченности на интенсивность фотосинтеза мы, как и многие исследователи (Castell, Terradas, 1995; Jiang, Macdonald, Zwiazek, 1995; Kellomäki, Wang, 1996; Bauerle et al., 2003; Xu, Baldocchi, 2003), использовали зависимость газообмена фотосинтетических органов от предрассветного водного потенциала листьев или хвои (ПВП). В последнее время исследователи Карелии широко использовали в своих исследованиях водный потенциал растений (Придача и др., 2014, 2018, 2019; Сазонова, Придача, 2015; Сазонова и др., 2016, 2017; Тихова и др., 2017; Придача и др., 2018a, 2018b; Сазонова, Придача, 2020).

Результаты исследований показывают, что недостаток воды оказывает существенное негативное влияние на процесс фотосинтеза у различных видов древесных растений в естественных лесных экосистемах. Как отмечают L. Xu и D.D. Baldocchi (2003), это связано с тем, что недостаток воды может ограничивать доступность углекислого газа для растения, что в свою очередь может снижать скорость фотосинтеза.

В настоящей работе представлены результаты исследований зависимости интенсивности фотосинтеза от солнечной радиации предрассветного водного потенциала трех древесных пород: дуба, сосны и ели. Определяли, при каких условиях водообеспеченности, ПВП, саженцы древесных пород, произрастающие на открытом месте, устойчивы к недостатку влаги, при каком недостатке водообеспечения (при каких значениях ПВП) у этих пород *интенсивность фотосинтеза падает до отрицательных значений*.

МЕТОДИКА И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования газообмена 6-летних саженцев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели обыкновенной (*Picea abies* L.) и дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) проводились в Серебряноборском опытном лесничестве — филиале Института лесоведения РАН (55°45'N, 37°20'E, Московская обл., зона смешанных лесов), в условиях постепенного искусственного иссушения почвы. За несколько лет до начала эксперимента 2-летние сеянцы были посажены в 15-литровые деревянные ящики 30×30×30 см, которые в год исследования (2020) стояли на открытом месте под навесом из прозрачного поликарбоната. Высота саженцев во время исследования была 0.8–1.2 м. В течение всего вегетационного периода исследования выполняли на одном и том же растении каждой древесной породы. По мере иссушения почвы саженцы поливались, когда интенсивность фотосинтеза приближалась к нулю. Оценку водообеспеченности оценивали на основе ПВП листьев или хвои, определяемого перед рассветом в камере давления (Scholander et al., 1965; Рахи, 1973; Молчанов, 2007).

Измерение интенсивности фотосинтеза проводили на побеге текущего года в южной части кроны с помощью камер по открытой схеме. Измерения

концентрации CO₂ определяли с помощью портативного инфракрасного газоанализатора LI-840 (Li-Cor, США). На всех саженцах интенсивность фотосинтеза определяли круглосуточно поочередно, через каждые полчаса.

Показания газоанализатора регистрировали логгером (EMS Mini 32, Чехия). Одновременно регистрировали температуру воздуха и приходящую суммарную солнечную радиацию, которую определяли термоэлектрическим пиранометром Янишевского (СССР), установленным в непосредственной близости от растений. Расход воздуха через камеры с листом или охвоенным побегом регулировался и контролировался поплавковым расходомером с игольчатым вентиляем типа РС-3А. Интенсивность фотосинтеза пересчитывалась на единицу площади проекции хвои или односторонней поверхности листа, находящегося в экспозиционной камере.

Регистрация значений газообмена CO₂, температуры и солнечной радиации проводилась непрерывно с помощью оригинального прибора, изготовленного в нашей лаборатории, который позволяет поочередно записывать данные газообмена с экспозиционных камер в течение нескольких суток. Опрос камер проводился каждые полчаса. В течение 2.5 мин определялась концентрация CO₂ во входящем в камеру воздухе и в течение 2.5 мин в воздухе, выходящем из экспозиционной камеры. Автоматическое устройство, изготовленное на основе трехходовых пневмопереключателей, обеспечивало непрерывный поток воздуха через каждую экспозиционную камеру независимо от того, поступал ли воздух в газоанализатор. Интенсивность фотосинтеза облиственного или охвоенного побега в камере рассчитывался как функция разности концентраций CO₂ между выходящим и входящим в камеру воздухом, скорости воздушного потока и площади листы или хвои, находящейся в камере (Молчанов, 2010, 2014). Полученные данные сохранялись в логгер, из которого в дальнейшем переписывались в компьютер для дальнейшей обработки.

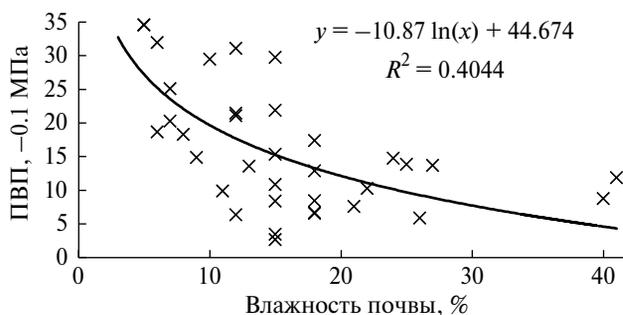


Рис. 1. Взаимосвязь предрассветного водного потенциала и относительной влажности почвы в вегетационных сосудах с саженцами древесных пород.

Почва в вегетационных сосудах дерново-слабоподзолистая супесчаная, была взята в сосняке разнотравном на территории Серебряноборского лесничества. При определении ПВП в это же время определяли влажность почвы термостатическим методом. Взаимосвязь ПВП и влажности почвы в сосудах с саженцами показана на рис. 1. При построении графиков зависимости фотосинтеза от водообеспеченности использовали ПВП листа (хвои) конкретного саженца.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На фотосинтез растений на открытом месте наиболее сильное влияние оказывают солнечная радиация и недостаток водообеспечения. Как показали результаты многих исследований (Bosian, 1968; Слемнев, 1969; и др.), включая наши предыдущие (Молчанов, 1983, 1996, 2007), в течение дня зависимость фотосинтеза от солнечной радиации изменяется, что хорошо видно по суточному ходу фотосинтеза.

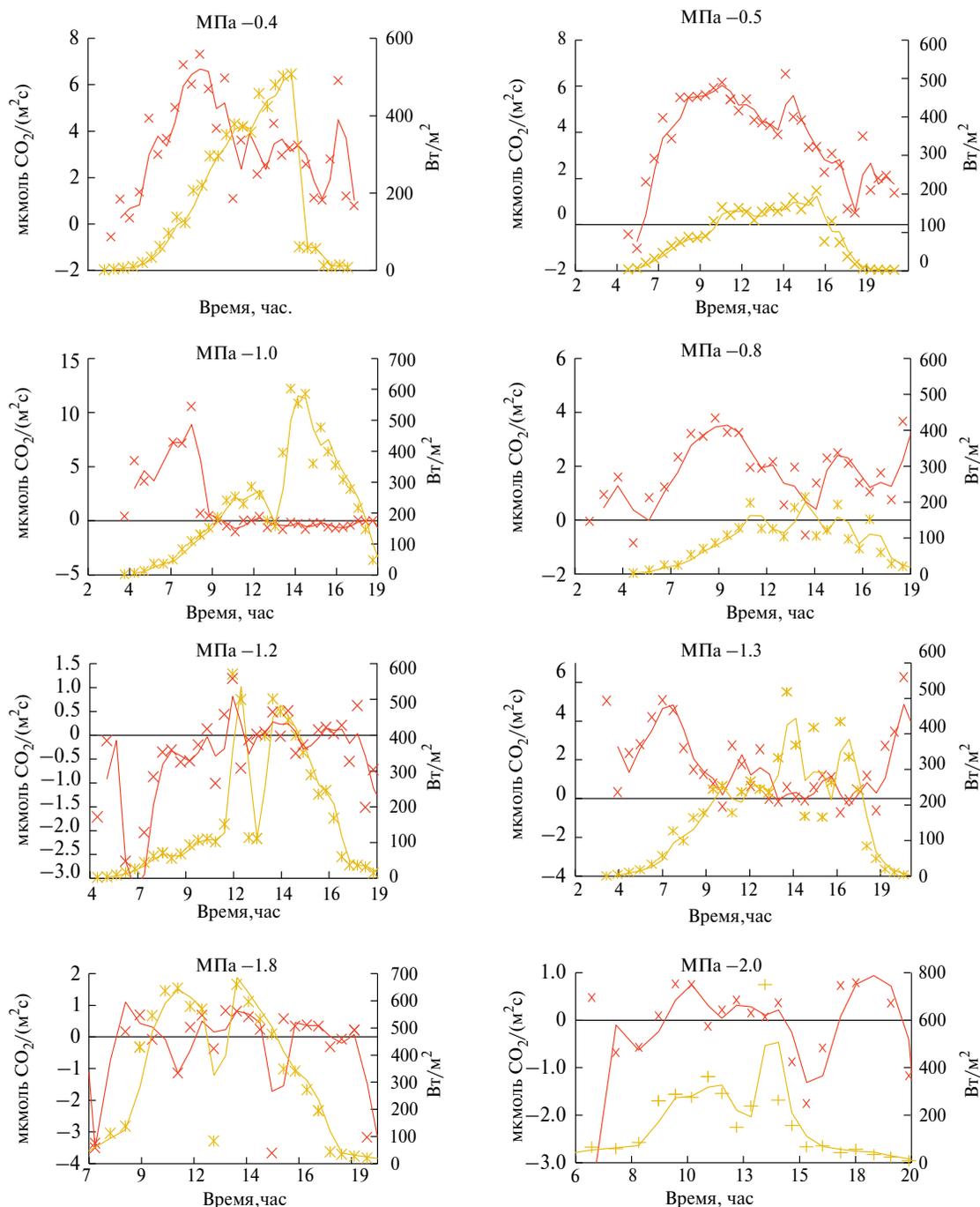


Рис. 2. Дневной ход интенсивности фотосинтеза саженца ели в дни с переменной (слева) и сплошной облачностью (справа) при различной водообеспеченности, — МПа: — интенсивность фотосинтеза, — интенсивность солнечной радиации.

Рассмотрим, как изменяется интенсивность фотосинтеза ели в течение дня при разном недостатке водообеспечения, выражаемом величинами ПВП, в дни с переменной облачностью и в дни практически со сплошной облачностью (рис. 2). Видно, что при относительно достаточном водообеспечении (ПВП = -0.4 МПа), ель в малооблачный день имеет классический двугорбый ход фотосинтеза

с провалом в полуденные часы, когда солнечная радиация становится выше 200 Вт м^{-2} . В день со сплошной облачностью полуденного провала не наблюдается, но несмотря на то, что интенсивность солнечной радиации была ниже 200 Вт м^{-2} , фотосинтез постепенно снижался.

Когда водообеспеченность стала недостаточной при переменной облачности (ПВП = $-0.8 \div$

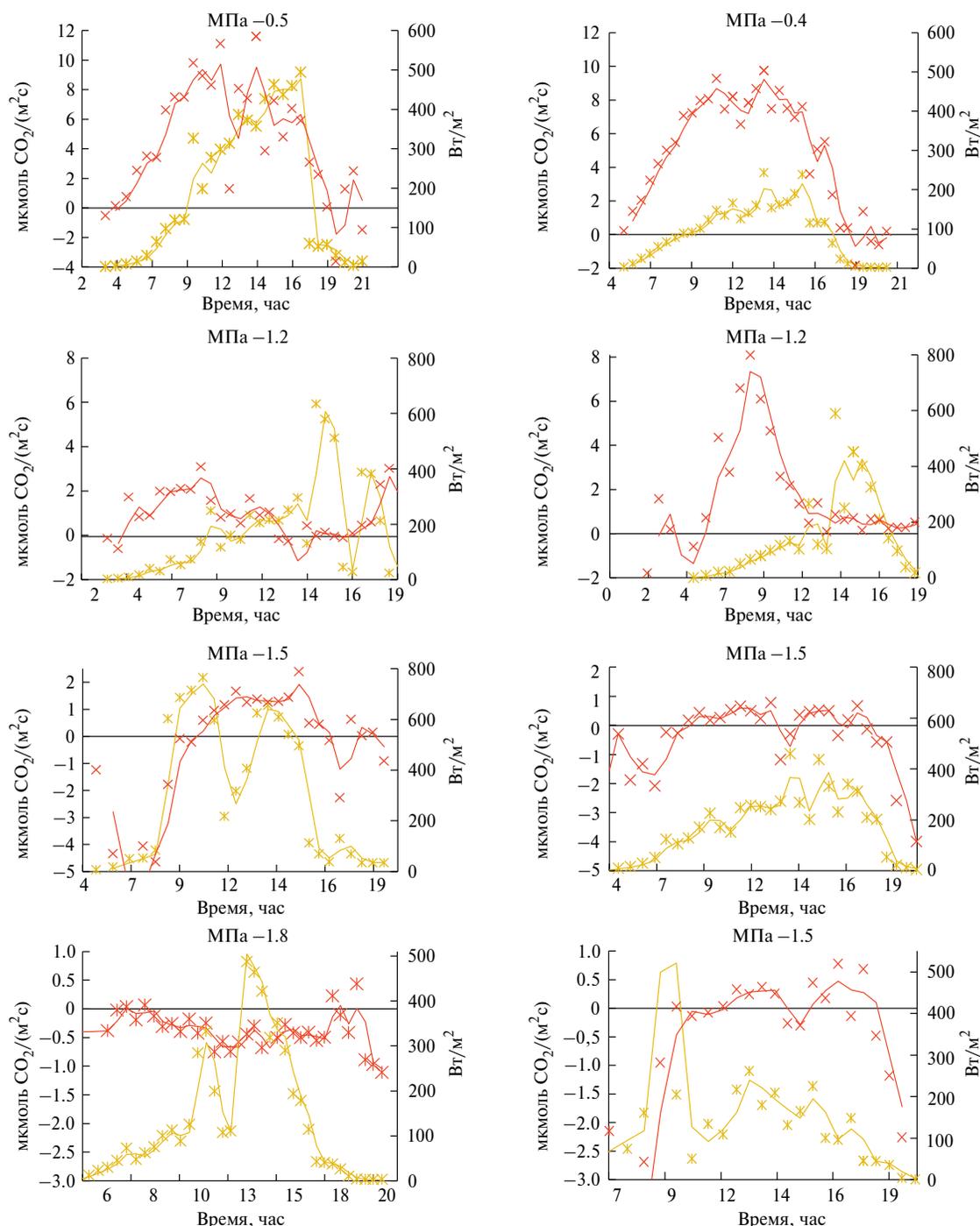


Рис. 3. Дневной ход интенсивности фотосинтеза саженца сосны в дни с различной водообеспеченностью ($-$ МПа) при переменной (слева) и сплошной облачности (справа): 1 — интенсивность фотосинтеза, 2 — интенсивность солнечной радиации.

÷ -1.0 МПа), интенсивность фотосинтеза в полуденные часы снизилась практически до нуля. В облачный день при таком же недостатке влаги в полуденные часы, несмотря на то что солнечная радиация была ниже 200 Вт м^{-2} , все равно наблюдалось постепенное снижение интенсивности фотосинтеза. И в утренние, и в вечерние часы она была ниже, чем в дни с оптимальным водообеспечением. При ПВП = $-1.3 \div -1.8$ МПа в дни с переменной облачностью интенсивность фотосинтеза ели в течение всего дня стала практически нулевой. В дни со сплошной облачностью интенсивность фотосинтеза наблюдалась только при ПВП -1.3 МПа (рис. 2).

У сосны дневные изменения фотосинтеза при изменении водообеспеченности в дни с переменной и сплошной облачностью показаны на рис. 3. Так же, как и у ели, при оптимальной водообеспеченности (ПВП = $-0.4 \div -0.5$ МПа), интенсивность фотосинтеза достигает максимальных значений в утренние часы, после полудня, как и у ели, незначительно снижается, полуденной депрессии фотосинтеза не наблюдается. При снижении водообеспечения до ПВП = -1.2 МПа дневной ход фотосинтеза сосны становится двугорбым, в полуденные часы интенсивность фотосинтеза снижается почти до нуля. В день с переменной облачностью интенсивность в утренние часы снизилась по сравнению с условиями оптимальной водообеспеченности более чем в два раза, а при сплошной облачности несколько меньше. С дальнейшим увеличением недостатка влаги интенсивность фотосинтеза снижается в еще большей степени. При ПВП = -1.5 МПа интенсивность фотосинтеза еще имела незначительные положительные значения ($0.5 \div 1.5 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$), а при достижении ПВП -1.8 МПа интенсивность фотосинтеза снижается до нуля или даже до отрицательных значений.

Дневные изменения фотосинтеза саженца дуба при изменении водообеспеченности в дни с переменной и сплошной облачностью представлены на рис. 4. Как у ели и сосны, при оптимальной водообеспеченности (ПВП = $-0.4 \div -0.5$ МПа) интенсивность фотосинтеза достигает максимальных значений, полуденной депрессии фотосинтеза не наблюдается, интенсивность фотосинтеза следует изменениям солнечной радиации. Но уже с дальнейшим увеличением недостатка водообеспечения интенсивность фотосинтеза начинает снижаться. При ПВП = -1.0 МПа в малооблачный день интенсивность фотосинтеза снижается в три раза, а при сплошной облачности — в два раза. Увеличение недостатка водообеспеченности до ПВП = $-1.5 \div -1.8$ МПа приводит к снижению интенсивности фотосинтеза до минимальных значений, однако еще большее увеличение недостатка влаги до ПВП = $-2.5, -3.5$ МПа и даже до -4 МПа не приводит в дневное время к отрицательным значениям интенсивности фотосинтеза.

Таким образом, фотосинтез у всех древесных пород одинаково реагировал на изменения недостатка влаги (ПВП). При водообеспечении -0.4 МПа все саженцы имеют интенсивность фотосинтеза с максимальными значениями, в полуденные часы не обнаруживается снижения интенсивности фотосинтеза. Но когда водообеспечение снижается до -1.0 МПа, интенсивность фотосинтеза снижается в два-три раза. В дни со сплошной облачностью снижение происходит несколько меньше, так как отсутствуют прямые солнечные лучи и подавления интенсивности фотосинтеза не происходит. Дальнейшее увеличение недостатка водообеспечения до ПВП = $-1.5 \div -1.8$ МПа у всех пород приводит к снижению интенсивности фотосинтеза до минимальных значений, особенно в малооблачные дни.

На примере сосны рассмотрим, как изменяется среднедневная интенсивность фотосинтеза от солнечной радиации при оптимальной и при недостаточной водообеспеченности. При построении среднедневной зависимости интенсивности фотосинтеза от среднедневной солнечной радиации оказалось, что с увеличением интенсивности солнечной радиации за день интенсивность фотосинтеза при оптимальном водообеспечении (-0.5 МПа) увеличивается (рис. 5, А), тогда как при недостаточном водообеспечении ($-1.4 \div -1.7$ МПа) среднедневная интенсивность фотосинтеза снижается (рис. 5, Б). Если при недостаточном водообеспечении при среднедневной солнечной радиации $150 \div 200 \text{ Вт м}^{-2}$ интенсивность фотосинтеза была около 0, то при оптимальном водообеспечении она была около $6 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. При среднедневной солнечной радиации 100 Вт м^{-2} при недостаточном водообеспечении среднесуточная интенсивность фотосинтеза была около $2 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, а при оптимальной водообеспеченности — около $5 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$.

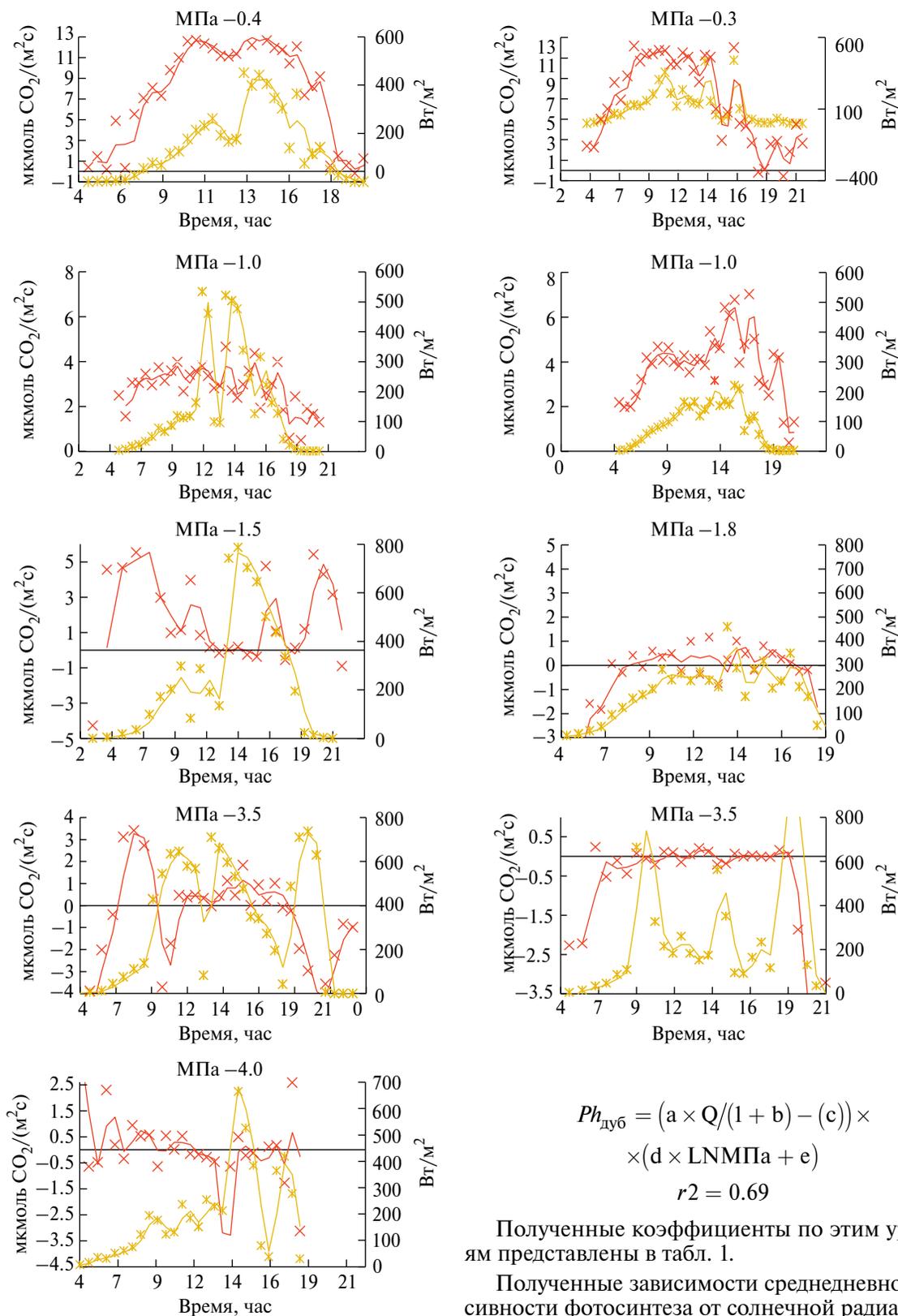
Следовательно, зависимость фотосинтеза от солнечной радиации значительно различается в разных условиях водообеспеченности. Поэтому мы вывели уравнение зависимости фотосинтеза от солнечной радиации и от водообеспеченности (ПВП). Зависимость интенсивности фотосинтеза CO_2 (Ph) от интенсивности солнечной радиации (Q) и предрассветного водного потенциала (ПВП) рассчитывали с помощью нелинейной регрессии по формулам (1), (2) и (3):

$$Ph_{\text{ель}} = (a \times Q / (1 + b \times Q) - (c)) \times (d \times \text{МПа}^2 + (e) \text{МПа} + h) \quad (1)$$

$$r^2 = 0.50$$

$$Ph_{\text{сосна}} = (a \times Q / (1 + b \times Q) - (c)) + (d + \text{МПа}^2 + (e) \times \text{МПа} + h) \quad (2)$$

$$r^2 = 0.60$$



$$Ph_{\text{дуб}} = (a \times Q / (1 + b) - (c)) \times (d \times \text{LNMPa} + e) \quad (3)$$

$$r^2 = 0.69$$

Полученные коэффициенты по этим уравнениям представлены в табл. 1.

Полученные зависимости средней интенсивности фотосинтеза от солнечной радиации и от водообеспеченности (ПВП) (рис. 6) показали, что:

Рис. 4. Дневной ход интенсивности фотосинтеза саженца дуба в дни с переменной (слева) и сплошной облачностью (справа) при разной водообеспеченности (МПа): 1 — интенсивность фотосинтеза, 2 — интенсивность солнечной радиации.

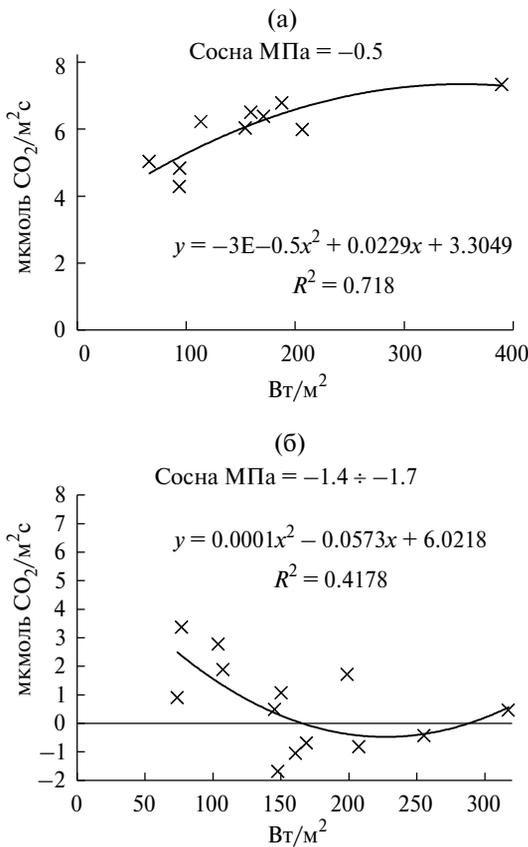


Рис. 5. Зависимость средней интенсивности фотосинтеза сосны от средней интенсивности солнечной радиации: (а) — при оптимальном водообеспечении (-0.5 МПа), (б) — при недостаточном водообеспечении (-1.4 ÷ -1.7 МПа).

1) Ель из трех исследуемых пород наиболее требовательна к водообеспеченности и при ПВП около -1.0 МПа снижает интенсивность фотосинтеза в два раза, при ПВП, равной -1.5 МПа, среднесуточная интенсивность фотосинтеза падает до нуля.

2) Сосна занимает промежуточное положение по требовательности к водообеспечению, при ПВП около -1.0 МПа интенсивность фотосинтеза у нее снижается на 40%, при -1.5 МПа — на 80%, а при ПВП = -1.8 МПа среднесуточная интенсивность фотосинтеза становится около нуля.

3) Дуб наиболее устойчив к недостатку водообеспеченности: при ПВП = -1.0 МПа его интенсивность фотосинтеза снижается на 40%, а при -1.5 МПа —

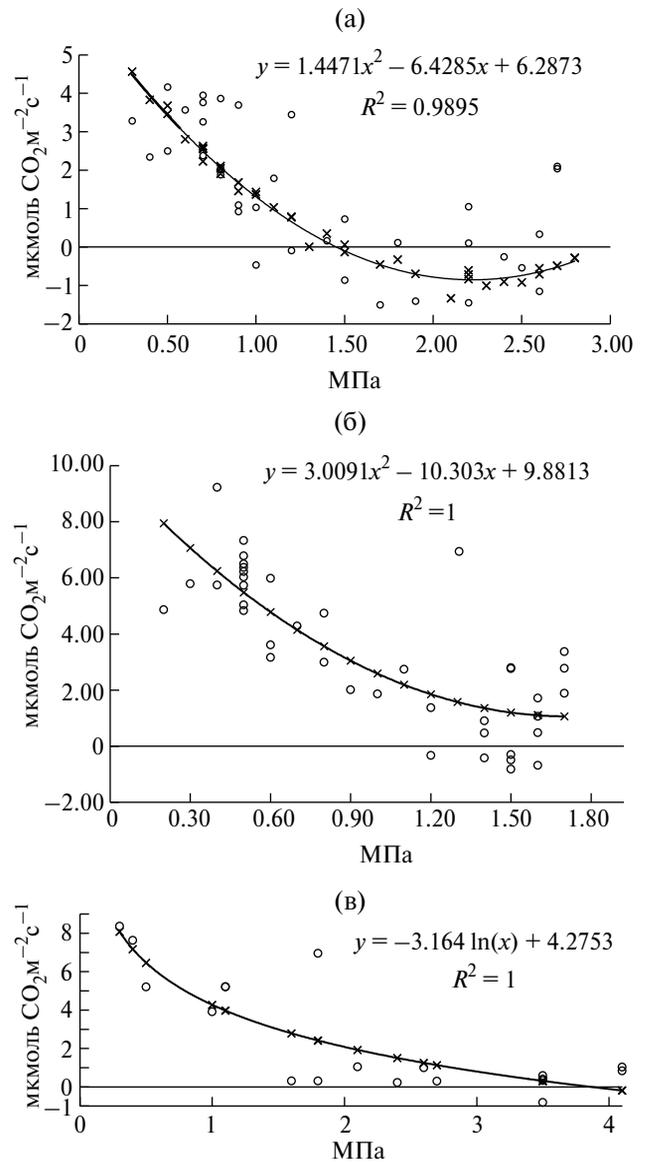


Рис. 6. Зависимость средней интенсивности фотосинтеза от водообеспеченности (-МПа) и солнечной радиации (Q) для саженцев ели (а), сосны (б), дуба (в).

на 60%, при -2.5 МПа — на 85%, а при -3.5 ÷ -4.0 МПа его среднесуточная интенсивность фотосинтеза становится близкой к нулю.

Таблица 1. Коэффициенты в уравнениях зависимости средней интенсивности фотосинтеза от средней дневной солнечной радиации и водообеспеченности (ПВП) и коэффициент корреляции экспериментальных и расчетных данных

Порода	a	b	c	d	E	h	Коэффициент корреляции
Ель	0.077209	0.033971	-1.67729	1.425175	-6.346974	2.695723	0.6158
Сосна	-12.8466	26.52787	-5.66254	3.009116	-10.3026	4.70293	0.788
Дуб	-0.5807	3.802388	-0.3558	-9.29164	12.55391	—	0.851

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследования показали, что суточный ход интенсивности фотосинтеза изменяется в разной степени при оптимальной и недостаточной водообеспеченности у саженцев всех исследуемых пород. Наиболее устойчивыми к недостатку влаги были саженцы дуба, затем сосны. Наиболее требовательными к водообеспеченности были саженцы ели. При ПВП, равной -0.5 МПа, саженцы всех трех пород имеют максимальную интенсивность фотосинтеза. У дуба интенсивность фотосинтеза снижается в два раза при достижении -1.1 МПа, а у сосны и ели — при -0.8 МПа. Интенсивность фотосинтеза падает до нуля у дуба при ПВП, равном -3.0 МПа, у сосны — при $-1.6 \div -1.8$ МПа, у ели — при -1.5 МПа. Однако гибнуть сеянцы при таких показателях будут не сразу, а через какое-то время, в зависимости от расхода ассимилятов, накопленных за предыдущий период. В. Лархер (1978) приводит близкие к нашим результаты исследований, в которых у пихты бальзамической *Abies balsamea* после недельного пребывания при влажности почвы ниже уровня устойчивого завядания интенсивность фотосинтеза после полива восстановилась лишь на 20%.

* * *

Авторы выражают благодарность к. б. н. А.И. Гурцеву за техническую помощь и организацию в проведении полевых исследований и обсуждение результатов, к. б. н. И.А. Уткиной за предательное редактирование текста статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вотчал Е.Ф., Толмачев И.М. Исследования по ассимиляции CO_2 сельскохозяйственными растениями в природных условиях // Дневник Всесоюзного Съезда ботаников. М.: Изд-во МГУ, 1926. С. 47–49.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
- Молчанов А.Г. Баланс CO_2 в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и К, 2007. 284 с.
- Молчанов А.Г. Мониторинг эколого-физиологических показателей в экосистемах // Серебряноборское опытное лесничество: 65 лет лесного мониторинга. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 112–129.
- Молчанов А.Г. CO_2 древостоев в естественных условиях // Фотосинтетическая деятельность и продукционные процессы фитоценозов. Выпуск 1. Орел: Изд-во Орловского ГАУ, 2014. С. 63–88.
- Молчанов А.Г., Молчанова Т.Г., Мамаев В.В. Физиологические процессы у сеянцев дуба черешчатого при недостатке влаги // Лесоведение. 1996. № 1. С. 54–64.
- Оканенко Ф.С., Починков Х.Н. Влияние различного водного режима на интенсивность фотосинтеза // Проблемы фотосинтеза. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 566–577.
- Придача В.Б., Новичонок Е.В., Николаева Н.Н., Иванова Д.С., Сазонова Т.А. Влияние аммонийного азота на морфофизиологические показатели двух форм *Betula pendula* (Betulaceae) // Растительные ресурсы. 2018. Т. 54. № 2. С. 213–235.
- Придача В.Б., Новичонок Е.В., Сазонова Т.А. Влияние азота на водный и углеродный обмен листа *Betula pendula* и *B. pubescens* (Betulaceae) // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. № 2. С. 194–204.
- Придача В.Б., Тихова Г.П., Сазонова Т.А. Влияние абиотических факторов на водообмен хвойного и лиственного древесных растений. // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2018. № 12. С. 76–86.
- Придача В.Б., Ольчев А.В., Сазонова Т.А., Тихова Г.П. Параметры $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена древесных растений как инструмент мониторинга и оценки состояния природной среды // Успехи современного естествознания. 2019. № 11. С. 25–30.
- Рахи М.О. Аппаратура для исследований компонентов водного потенциала листьев. // Физиология растений. 1973. Т. 20. С. 215–221.
- Слемнев Н.Н. Прирост фитомассы и фотосинтез хвои в сосновых древостоях различных полнот и типов леса. Автореф. дис... канд. биол. наук. Л.: ЛТА, 1969. 18 с.
- Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б. Влияние водного дефицита хвои сосны обыкновенной на фотосинтез в условиях достаточного почвенного увлажнения // Лесоведение. 2017. № 4. С. 311–318.
- Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б. Сопротивление движению влаги в проводящей системе сосны обыкновенной // Лесоведение. 2019. № 6. С. 556–566.
- Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б., Новичонок Е.В. Влияние водного дефицита листа на фотосинтез березы повислой // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2016. № 10–4. С. 595–597.
- Сазонова Т.А., Придача В.Б. Влияние влагообеспеченности песчаных почв на параметры водообмена сосны обыкновенной в южной Карелии сосны обыкновенной в Южной Карелии // Лесоведение. 2015. № 6. С. 470–477.
- Сазонова Т.А., Придача В.Б. Влияние почвенных условий среднетаежного сосняка лишайникового на рост и показатели минерального и водного режима сосны обыкновенной // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2020. № 11. С. 113–123.
- Тихова Г.П., Придача В.Б., Сазонова Т.А. Влияние температуры и относительной влажности воздуха на динамику водного потенциала деревьев *Betula pendula* (Betulaceae) // Сибирский лесной журнал. 2017. № 1. С. 56–64.
- Abrams M.D., Mostoller S.A. Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought // Tree Physiology. 1995. V. 15. P. 361–370.
- Bauerle W.L., Whitlow T.H., Setter T.L., Bauerle T.L., Vermeulen F.M. Ecophysiology of *Acer rubrum* seedlings from contrasting hydrologic habitats: growth, gas exchange, tissue water relations, abscisic acid and carbon isotope discrimination // Tree Physiology. 2003. V. 23. P. 841–850.
- Bosian G. Relationship between stomatal aperture, temperature, illumination, relative humidity and assimilation determined in the field by means of controlled environment plant chambers // Functioning of Terrestrial Ecosystems at the

- Primary Production Level: UNESCO Natural Resources Research Series. Copenhagen, 1968. V. 5. P. 321–328.
- Castel C., Terradas J. Water relations, gas exchange and growth of dominant and suppressed shoots of *Arbutus unedo* L. // *Tree Physiology*. 1995. V. 15. P. 405–409.
- Jiang Y., Macdonald S.E., Zwiazek J.J. Effects of cold storage and water stress on water relations and gas exchange of white spruce (*Picea glauca*) seedlings // *Tree Physiology*. 1995. V. 15. P. 267–273.
- Kaufmann M.R. Stomatal response of Engelmann spruce to humidity, light, and water stress // *Plant Physiology*. 1976. V. 57. P. 898–901.
- Kellomäki S., Wang K.Y. Photosynthetic responses to needle water potentials in Scots pine after a four-year exposure to elevated CO₂ and temperature // *Tree Physiology*. 1996. V. 16. P. 765–772.
- Monsi M., Saeki T. Über den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion // *Japanese Journal of Botany*. 1953. V. 14. № 1. P. 22–55.
- Nutman P.S. Studies of the physiology of *Coffea arabica*. II. Stomatal movements in relation to photosynthesis under natural conditions // *Annales of Botany*. (Gr. Brit.). 1937. V. 1. P. 681–694.
- Polster H. Die physiologischen Grundlagen der Stoffherzeugung im Walde. München: Bayer Landwirtschaftsverlag, 1950. 96 s.
- Ronco F. Influence of high light intensity on survival of planted Engelmann spruce // *Forest Science*. 1970. V. 16. P. 331–339.
- Stoker O. Die photosynthetischen Leistungen der Steppen und Wüstenpflanzen // *Handbuch für der Pflanzen-physiologie*. Ser. B. Springer. 1960. Bd 5. H. 2. S. 460–491.
- Scholander P.F., Hammel H.N., Bradstreet E.D., Hemmingen E.H. Sap pressure in vascular plants // *Science*. 1965. V. 148. P. 339–346.
- Xu L., Baldocchi D.D. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature // *Tree Physiology*. 2003. V. 23. P. 865–877.

Water Affecting Photosynthesis of Seedlings Growing in the Open

A.G. Molchanov^a, *, Ye.A. Belyaeva^a

^a Institute of Forest Science of the RAS
Sovetskaya st. 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030, Russia
*E-mail: a.georgievich@gmail.com

An assessment of the decrease in the photosynthesis intensity due to the lack of moisture were carried out on 6-year-old oak, pine and spruce seedlings grown in containers in the open air within the Serebryanoborsky forestry district by the Institute of Forest Science of the RAS (Moscow region). We determined at which values of pre-dawn water potential (PWP) seedlings growing in the open are resistant to the lack of moisture. Almost all seedlings of these species with insufficient water supply have a depression of photosynthesis, which occurs more rapidly as the moisture deficit increases and at lower solar radiation. In case of an oak, when the PWP reaches –1.1 MPa, the intensity of photosynthesis decreases by half, and in case of pine and spruce — at a PWP equal to –0.8 MPa. For the oak, the intensity of photosynthesis drops to zero at –3.0 MPa, in pine — at –1.6 ÷ –1.8 MPa, in spruce — at –1.5 MPa. Thus, the most resistant to the lack of moisture is oak, then pine, and the most demanding in terms of water supply is spruce.

Key words: photosynthesis, pre-dawn water potential, oak seedlings, spruce seedlings, pine seedlings.

REFERENCES

- Abrams M.D., Mostoller S.A., Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought, *Tree Physiology*, 1995, Vol. 15, pp. 361–370.
- Bauerle W.L., Whitlow T.H., Setter T.L., Bauerle T.L., Vermeulen F.M., Ecophysiology of *Acer rubrum* seedlings from contrasting hydrologic habitats: growth, gas exchange, tissue water relations, abscisic acid and carbon isotope discrimination, *Tree Physiology*, 2003, Vol. 23, pp. 841–850.
- Bosian G., Relationship between stomatal aperture, temperature, illumination, relative humidity and assimilation determined in the field by means of controlled environment plant chambers, In: *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level*, UNESCO Natural Resources Research Series, Copenhagen, 1968, Vol. 5, pp. 321–328.
- Castel C., Terradas J., Water relations, gas exchange and growth of dominant and suppressed shoots of *Arbutus unedo* L., *Tree Physiology*, 1995, Vol. 15, pp. 405–409.
- Jiang Y., Macdonald S.E., Zwiazek J.J., Effects of cold storage and water stress on water relations and gas exchange of white spruce (*Picea glauca*) seedlings, *Tree Physiology*, 1995, Vol. 15, pp. 267–273.
- Kaufmann M.R., Stomatal response of Engelmann spruce to humidity, light, and water stress, *Plant Physiology*, 1976, Vol. 57, pp. 898–901.
- Kellomäki S., Wang K.Y., Photosynthetic responses to needle water potentials in Scots pine after a four-year exposure to elevated CO₂ and temperature, *Tree Physiology*, 1996, Vol. 16, pp. 765–772.
- Larkher V., *Ekologiya rastenii* (Plant ecology), Moscow: Progress, 1978, 185 p.

- Molchanov A.G., *Balans CO₂ v ekosistemakh sosnyakov i dubrav v raznykh lesorastitel'nykh zonakh* (CO₂ balance in ecosystems of pine forests and oak forests in various zones of forest sites), Tula: Grif i K, 2007, 284 p.
- Molchanov A.G., CO₂ drevostoev v estestvennykh usloviyakh (CO₂ of forests stands in vivo), In: *Fotosinteticheskaya deyatel'nost' i produktsionnye protsessy fitotsenozov* (Photosynthetic activity and production processes of phytocenoses), Orel: Izd-vo Orel GAU, 2014, Vol. 1, pp. 63–88.
- Molchanov A.G., Molchanova T.G., Mamaev V.V., Fiziologicheskie protsessy u seyantsev duba chereschatogo pri nedostatke vlagi (Physiological processes in *Quercus robur* seedlings under water deficit), *Lesovedenie*, 1996, No. 1, pp. 54–64.
- Molchanov A.G., Monitoring ekologo-fiziologicheskikh pokazatelei v ekosistemakh (Monitoring of ecological and physiological indicators in ecosystems), In: *Serebryanoborskoe opytnoe lesnichestvo: 65 let lesnogo monitoringa* (Serebryanyi Bor trial forestry: 65 years of monitoring), Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, pp. 112–129
- Monsi M., Saeki T., Über den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduction, *Japanese Journal of Botany*, 1953, Vol. 14, No. 1, pp. 22–55.
- Nutman P.S., Studies of the physiology of *Coffea arabica*. II. Stomatal movements in relation to photosynthesis under natural conditions, *Annales of Botany*, (Gr. Brit.), 1937, Vol. 1, pp. 681–694.
- Okanenko F.S., Pochinok K.N., Vliyanie razlichnogo vodnogo rezhima na intensivnost' fotosinteza (The influence of different water regimes on the intensity of photosynthesis), In: *Problemy fotosinteza (Issues of photosynthesis)* Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1959, pp. 566–577.
- Polster H., *Die physiologischen Grundlagen der Stoffzeugung im Walde*, München: Bayer Landwirtschaftsverlag, 1950, 96 p.
- Pridacha V.B., Novichonok E.V., Nikolaeva N.N., Ivanova D.S., Sazonova T.A., Vliyanie ammoniynogo azota na morfofiziologicheskie pokazateli dvukh form *Betula pendula* (Betulaceae) (Effects of ammonium nitrogen on morphophysiological parameters of two *Betula pendula* (Betulaceae) forms), *Rastitel'nye resursy*, 2018, Vol. 54, No. 2, pp. 213–235.
- Pridacha V.B., Novichonok E.V., Sazonova T.A., Vliyanie azota na vodnyi i uglerodnyi obmen lista *Betula pendula* i *B. pubescens* (Betulaceae) (Effects of nitrogen on water and carbon exchange in the *Betula pendula* and *B. pubescens* (Betulaceae) leaf), *Rastitel'nye resursy*, 2014, Vol. 50, No. 2, pp. 194–204.
- Pridacha V.B., Ol'chev A.V., Sazonova T.A., Tikhova G.P., Parametry CO₂/N₂O-obmena drevesnykh rastenii kak instrument monitoringa i otsenki sostoyaniya prirodnoi sredy (Parameters of CO₂/H₂O-exchange in woody plants as an instrument to monitor and evaluate environmental conditions), *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2019, No. 11, pp. 25–30.
- Pridacha V.B., Tikhova G.P., Sazonova T.A., Vliyanie abioticheskikh faktorov na vodoobmen khvoynogo i listvennogo drevesnykh rastenii (The effect of abiotic factors on water exchange in coniferous and deciduous plants), *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk*, 2018, No. 12, pp. 76–86.
- Rakhi M.O., Apparatura dlya issledovaniy komponentov vodnogo potentsiala list'ev (Equipment for studying leaf water potential components), *Fiziologiya rastenii*, 1973, Vol. 20, pp. 215–221.
- Ronco F., Influence of high light intensity on survival of planted Engelmann spruce, *Forest Science*, 1970, Vol. 16, pp. 331–339.
- Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B., Novichonok E.V., Vliyanie vodnogo defitsita lista na fotosintez berezy povisloi (The effect of water deficit in leaves on photosynthesis in Silver birch), *Mezhdunarodnyi zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy*, 2016, No. 10–4, pp. 595–597.
- Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B., Soprotivlenie dvizheniyu vlagi v provodyashchei sisteme sosny obyknovnoy (Resistance to moisture transport in the conductive system of Scots pine), *Lesovedenie*, 2019, No. 6, pp. 556–566.
- Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B., Vliyanie vodnogo defitsita khvoi sosny obyknovnoy na fotosintez v usloviyakh dostatochnogo pochvennogo uvlazhneniya (The effect of water deficit in needles on photosynthesis of the Scots pine under normal soil moistening), *Lesovedenie*, 2017, No. 4, pp. 311–318.
- Sazonova T.A., Pridacha V.B., Vliyanie pochvennykh uslovii srednetaezhnogo sosnyaka lishainikovogo na rost i pokazateli mineral'nogo i vodnogo rezhima sosny obyknovnoy (The effect of soil conditions on growth and parameters of the mineral and water metabolism in Scots pine in a middle-taiga lichen-type pine forest), *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk*, 2020, No. 11, pp. 113–123.
- Sazonova T.A., Pridacha V.B., Vliyanie vlogoobespechennosti peschanykh pochv na parametry vodoobmena sosny obyknovnoy v Yuzhnoy Karelii (The effect of moisture availability of sandy soils on water exchange of Scots pine in Southern Karelia), *Lesovedenie*, 2015, No. 6, pp. 470–477.
- Scholander P.F., Hammel H.N., Bradstreet E.D., Hemmingen E.H., Sap pressure in vascular plants, *Science*, 1965, Vol. 148, pp. 339–346.
- Slemnev N.N., *Prirost fitomassy i fotosintez khvoi v sosnyakh drevostoyakh razlichnykh polnot i tipov lesa*. Avtoref. dis. kand. biol. nauk (Growth of phytomass and photosynthesis of needles in pine forest stands of various thicknesses and forest types. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Leningrad: LTA, 1969, 18 p.
- Stoker O., Die photosynthetischen Leistungen der Steppen und Wüstenpflanzen, In: *Handbuch für der Pflanzen-physiologie*. Ser. B., Berlin, Heidelberg: Springer. 1960, Vol. 5, H. 2, pp. 460–491.
- Tikhova G.P., Pridacha V.B., Sazonova T.A., Vliyanie temperatury i otnositel'noi vlazhnosti vozdukha na dinamiku vodnogo potentsiala derev'ev *Betula pendula* (Betulaceae) (The influence of air temperature and relative humidity on dynamics of water potential in *Betula pendula* (Betulaceae) trees), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2017, No. 1, pp. 56–64.
- Votchala E.F., Tolmachev I.M., Issledovaniya po assimilyatsii CO₂ sel'skokhozyaistvennyimi rasteniyami v prirodnykh usloviyakh (Research on CO₂ assimilation by agricultural plants in natural conditions), In: *Dnevnik Vsesoyuznogo S'ezda botanikov* (Diary of the All-Union Congress of Botanists), Moscow: Izd-vo MGU, 1926, pp. 47–49.
- Xu L., Baldocchi D.D., Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature, *Tree Physiology*, 2003, Vol. 23, pp. 865–877.

УДК 630*182.42:630*43(571.63)

ПОСТПИРОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ В ДУБОВО-КЕДРОВЫХ ЛИМОННИКОВО-ЛЕЩИННЫХ ЛЕСАХ СИХОТЭ-АЛИНЯ

© 2024 г. Н. Б. Прохоренко^{а, *}, Т. А. Комарова^б, С. Г. Глушко^в

^аКазанский (Приволжский) федеральный университет, ул. Кремлевская, д. 18, Казань, 420008 Россия

^бФедеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
пр-кт 100-летия Владивостоку, д. 159, Владивосток, Приморский край, 690022 Россия

^вКазанский государственный аграрный университет, ул. К. Маркса, д. 65, Казань, 420015 Россия

*E-mail: nbprokhorenko@mail.ru

Поступила в редакцию 10.12.2023 г.

После доработки 18.01.2024 г.

Принята к публикации 08.02.2024 г.

Обсуждаются результаты многолетних стационарных исследований формирования и развития дубово-кедровых лимонниково-лещинных лесов Южного и Среднего Сихотэ-Алиня. Рассмотрены особенности распада древостоев, семенного возобновления, а также хода роста и развития древесных пород в процессе лесовосстановительных сукцессий на участках с разной интенсивностью воздействия огня. После устойчивых низовых пожаров распад древостоев наиболее интенсивно происходит в первые пять лет, при этом темпы распада и количество сохранившихся деревьев варьируют на горях разного типа. Наиболее активное семенное возобновление древесных растений происходит на послепожарных участках преимущественно в течение первых двух лет, преобладают всходы берез, осины и других временных видов. Темп годового прироста молодого поколения деревьев наиболее интенсивный на участках, значительно поврежденных огнем, у серийных видов (березы, осина, черемуха Маака и др.) они на порядок выше, чем у климаксовых широколиственных и хвойных пород. Установление индексов доминирования, в одинаковой степени зависящих от численности подроста, тонкомера и крупных деревьев, показало, что в ходе лесовосстановительных сукцессий после беглых и устойчивых низовых пожаров динамика фитоценотической значимости у сосны корейской, дуба монгольского и других лесообразующих пород имеет свои особенности.

Ключевые слова: послепожарные сукцессии, распад древостоя, семенное возобновление, скорость роста, фитоценотическая значимость, серийные и климаксовые виды.

DOI: 10.31857/S0024114824020062 EDN: RELOGQ

Лесообразовательный процесс в горных районах Дальнего Востока протекает под воздействием периодически возникающих лесных пожаров и все возрастающих рубок главного пользования. Это привело к значительному сокращению площади кедрово-широколиственных и темнохвойно-кедровых лесов Сихотэ-Алиня. В связи с часто возникающими пожарами и интенсивным процессом лесозаготовок вопросы формирования и развития сообществ после пожаров, рубок и других внешних воздействий на лесную растительность становятся все более актуальными (Современное состояние лесов..., 2009; Ковалев, Алексеев, 2018; Ковалев и др., 2019; и др.).

Влияние пожаров на лесную растительность и естественный ход восстановления дальневосточных хвойно-широколиственных лесов анализировали многие исследователи (Солодунин, 1952; Стародумов, 1957; Комарова и др., 2017; и др.). Несмотря на общую разработанность естественного хода восстановления

хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока, остаются слабоизученными особенности формирования и последовательного хода лесовосстановительного процесса в конкретных типах леса.

В настоящей работе обсуждаются результаты многолетних стационарных исследований характера формирования и развития древесных пород в ходе послепожарных лесовосстановительных сукцессий в одном из наиболее характерных для Южного и Среднего Сихотэ-Алиня широколиственно-кедровом лимонниково-лещинном типе леса. Сравнительно быстрый лесовосстановительный процесс без смены коренных пород осуществляется после беглых весенних пожаров на незначительной площади. После устойчивых низовых пожаров в периоды летних и осенних засух на более крупных площадях восстановление коренных лесов идет более длительное время и через смену на быстрорастущие лиственные породы.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Насаждения дубово-кедрового лимонниково-лещинного типа леса до конца 20 века были распространены по всему Сихотэ-Алиню, а также в Амурской области и на северо-востоке Китая. К настоящему времени все лесные ресурсы кедрово-широколиственных и темнохвойно-кедровых лесов Сихотэ-Алиня сильно истощены, а сохранившиеся их лесные массивы приурочены к крутым склонам или находятся в заповедниках, заказниках и на других охраняемых территориях. Своеобразным эталоном и охраняемым объектом приморской тайги с господством широколиственно-кедровых и темнохвойно-кедровых лесов может служить территория Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара, созданного в 1973 г. сотрудниками отдела леса Биолого-почвенного института ДВО РАН. Стационар расположен в бассейне р. Правая Соколовка (приток IV порядка р. Уссури) и занимает площадь около 4,5 тыс. га⁻¹. Наши исследования проводились в течение 36 лет (1975–2011 гг.) на территории Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара и прилегающих к нему территориях, расположенных на западном макросклоне Южного и Среднего Сихотэ-Алиня (43°09' — 44°01' с.ш. и 133°09' — 134°03' в.д.). Район исследований охватывает верхние части бассейнов рек Соколовка, Извилинка, Павловка и Антоновка (правые притоки р. Уссури) в пределах 450–750 м выс. над ур. моря.

В исследуемом районе сообщества рассматриваемого типа леса произрастают на хорошо дренированных свежих, периодически сухих бурых горно-лесных почвах средних и верхних частей крутых и среднекрутых склонов южных румбов. Лесные сообщества характеризуются четко выраженными древесным, кустарниковым и менее развитым кустарничково-травяным ярусами. Моховой покров не развит. Господствующая роль в коренных древостоях принадлежит сосне корейской, или кедру корейскому (*Pinus koraiensis*), дубу монгольскому (*Quercus mongolica*), липе Таке (*Tilia taquetii*) и клену мелколистному (*Acer mono*). В качестве сопутствующих видов выступают темнохвойные породы (ель аянская (*Picea ajanensis*) и пихта белокорая (*Abies nephrolepis*)). В производных лесных сообществах характерно значительное участие берез — плосколистной (*Betula platyphylla*) и желтой, или ребристой (*B. costata*), разделяющих иногда господство с осинкой (*Populus tremula*). В качестве примеси присутствуют черемуха Маака (*Padus maackii*), ивы козья и тарайкинская (*Salix caprea*, *S. taraiakensis*) и другие временные породы.

Кустарниковый ярус хорошо развит и разнообразен по видовому составу. В нем отмечено 13 видов кустарников и три вида деревянистых лиан. По высоте выделяются три подъяруса кустарников. В первом подъярусе преобладают

лещина маньчжурская и клен бородчатый (*Corylus mandshurica* и *Acer barbinerve*), достигающие 6–7 м высоты. Во втором подъярусе (1,5–2,0 м высотой) широко представлены чубушник тонколиственный (*Philadelphus tenuifolius*) и свободнаягодник колючий (*Eleutherococcus senticosus*). В третьем подъярусе доминирует смородина Максимовича (*Ribes maximoviczii*) и основная часть скелетных осей лиан. Среди лиан наиболее широко представлен лимонник китайский (*Schisandra chinensis*), многочисленные скелетные оси которого редко превышают 50 см длины.

Кустарничково-травяной ярус резко мозаичный. Под сомкнутым пологом древостоя и густыми зарослями кустарников обычно редкий, а под разреженным пологом древостоя формируются сомкнутые синузии с преобладанием невысоких ксеромезофитных осок (осока уссурийская (*Carex ussuriensis*), осока возвратившаяся (*Carex reverta*), осока ложносабинская (*Carex pseudosabynensis*) и др.) и разнотравья (чина приземистая (*Lathyrus humilis*), ландыш Кейске (*Convallaria keiskei*) и др.).

При закладке пробных площадей и характеристике биогеоценозов были использованы общепринятые лесоводственные и геоботанические методики (Колесников, 1956; Сукачев, Зонн, 1961; Корчагин, 1976; Мелехов, 1980; и др.). В ходе полевых исследований заложено 7 постоянных и 16 временных пробных площадей (пр. пл.) размером в среднем 50 × 50 м на участках, подвергавшихся пожарам от 1 до 220 лет назад и характеризующих ранние, средние и поздние стадии послепожарных сукцессий в исследуемом типе леса.

На пробных площадях проводили детальное геоботаническое описание, устанавливали видовой состав и количественное участие древесных видов. Все стволы деревьев были занумерованы, и у каждого дерева определяли высоту нагара на стволах и степень повреждения корневой системы. Перечет древостоя по толщине проводили на всей пр. пл. у растущих и сухостойных деревьев по 2-сантиметровым ступеням толщины для деревьев менее 12 см в диаметре и по 4-сантиметровым ступеням для более крупных экземпляров. Учет подроста проводили по трем грациям высоты (до 50 см; 51–150 см и 150–200 см) на двух учетных лентах 50 × 4 м, расположенных по диагоналям пр. пл.

Для установления характера повреждения древостоев и изучения послепожарного распада древостоев были проведены исследования на двух участках, пройденных пожарами в период летней засухи в 1973 г., а также осенью 1982 г., на которых были выделены секции с разной степенью повреждения растительного покрова огнем. На этих секциях через разные временные интервалы проводили сплошной перебор жизнеспособных и сухих деревьев.

Для изучения семенного возобновления древесных растений в первый год после осеннего пожара 1982 г. проводили еженедельные наблюдения в течение всего вегетационного периода за появлением всходов на 50 постоянных учетных площадках 1×1 м, а также на двух постоянных лентах (100×2 м). На этих же участках определяли численность всходов древесных растений в первые 8 лет после пожара.

Для оценки фитоценотической значимости древесных видов за основу нами был взят индекс доминирования Симпсона (Simpson, 1949):

$$D = \frac{N_i}{N},$$

где N_i — численность i -го вида, N — общая численность всех видов.

Следуя модификации Саксена и Сингха (Saxena, Singh, 1982), отношения численности i -го вида к общему количеству экземпляров у всех видов, взятые в квадрате, устанавливали отдельно для подростов, тонкомера и деревьев более 12 см диаметром. Затем полученные результаты суммировались и определялся корень квадратный из этой общей суммы, или соответственно

$$D = \sqrt{\sum \left(\frac{N_i}{N} \right)^2}.$$

Величина модифицированного индекса доминирования в одинаковой степени зависит от численности подростов, тонкомера и крупных деревьев, что позволяет оценить фитоценотическую значимость у каждого древесного вида независимо от возрастного состава их ценопопуляций, значительно меняющегося в ходе сукцессий.

Латинские названия растений приведены по сводке “Сосудистые растения советского Дальнего Востока” (1985–1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Постпирогенный лесовосстановительный процесс определяется интенсивностью пожара и величиной выгоревшей площади, а также зависит от характера сохранившегося древостоя и близости обсеменителей. Соотношение древесных пород в составе древостоев в ходе сукцессий изменяется в зависимости от возраста послепожарного сообщества и общих лесорастительных условий.

По степени опасности воздействия огня дубово-кедровые лимонниково-лещинные леса, согласно А.М. Стародумову (1966), отличаются высокой пожароопасностью. Наиболее крупный осенний пожар, относящийся согласно классификации М.А. Шешукова (1967) по величине выгоревшей площади к типу значительных гарей, возник в сентябре — октябре 1982 г. на территории Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара

и охватил разные типы леса на площади более 10 га. При этом в наибольшей степени пострадали дубово-кедровые леса на площади около 4 га.

Для изучения лесовосстановительного процесса после этого пожара нами была заложена весной следующего года постоянная пр. пл. 36–1983 в верхней части крутого южного склона на высоте около 680–720 м над ур. м. в бассейне ручья Пунктирный. В результате беглого низового пожара с отдельными очагами устойчивого низового пожара здесь были значительно повреждены подлесок, подрост и тонкомерная часть древостоя, сильно выгорели травы и кустарники. Вместе с тем два верхних подъяруса древостоя лишь частично пострадали от огня. В первый год после пожара таксационная характеристика верхнего подъяруса древостоя фактически не изменилась, а во втором подъярусе произошли незначительные изменения по сравнению с допозарным древостоем (табл. 1).

Наблюдения за лесовосстановительным процессом на пр. пл. 36–1983 проводились в течение 25 лет. Длительные стационарные исследования лесовосстановительного процесса после пожаров были проведены еще на пяти участках, подвергшихся пожарам различной интенсивности в период летних засух 1971 и 1973 гг. на территории Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара.

Летний пожар 1971 г. в районе Верхнеуссурийского стационара охватил площадь около 2 га на крутых южном и юго-западном склонах на высоте 450–500 м над ур. м. В неё вошла территория дубово-кедрового лимонниково-лещинного леса на юго-западном склоне в 500 м к юго-востоку от въезда на стационар. Этот лес ранее, около 120 лет назад, был пройден пожаром. В 1978 г. в нем заложили постоянную пр. пл. 51–1978 с двумя экспериментальными участками (секциями), отличавшимися различной степенью повреждения древостоев и подчиненных ярусов. Послепожарный участок (пр. пл. 51–1978, секция 1), подвергшийся устойчивому низовому пожару с отдельными очагами верхового пожара, соответствовал типу гарей с уничтоженными нижними ярусами и сильной степенью повреждения древесного яруса (Соловьев, Солодухин, 1953). На этом участке гари сохранили жизнедеятельность лишь единичные деревья дуба и клена мелколистного с общей сомкнутостью крон менее 0.1.

Послепожарное сообщество (пр. пл. 51–1978, секция 2), нарушенное беглым низовым пожаром, по степени повреждения огнем относилось к типу гарей с частичным отмиранием подчиненных ярусов и слабой степенью повреждения верхних ярусов (полноста оставшейся части древостоя 0.7). На 7-й год после пожара в составе древостоя с плотностью 0.9 и сомкнутостью крон 0.8 преобладали деревья сосны корейской, дуба, липы и клена мелколистного (см. табл. 1).

Таблица 1. Характеристика древостоев на разных стадиях послепожарного восстановления дубово-кедровых лимонниково-лещинных лесов

А. После беглых низовых пожаров

№ пр. пл. – год закладки	Давность пожара, лет	Подъярус (высотные пределы, м)	Состав (по запасу)	Число живых стволов, экз./га	Полнота относительная	Площадь сечения, м ² /га ⁻¹	Запас древесины, м ³ /га ⁻¹	Средние для преобладающей породы	
								Высота, м	Диаметр, см
36–1983, до пожара	190	I (19.1–27.0)	8К1Лт1Бж + Ос, Еа	216	0.77	24.8	237.9	23.1	39.2
		II (6.0–19.0)	3К2П2Д1Лт1Еа1Клм + Ос, Рс	540		9.8	68.5	14.8	17.4
36–1983	8	I (18.1–25.0)	5К3Лт1Д1Клм + П, Еа	168	0.51	12.4	112.6	20.6	29.6
		II (6.0–18.0)	4К2Лт2П1Клм1Еа + Ос, Рс	180		2.5	8.5	10.4	10.7
36–1983	22	I (14.6–23.0)	4К4Лт2Д + П	144	0.55	13.5	123.1	21.0	31.9
		II (6.1–14.5)	2П2Ивк2Бж1Клм1Лт1Ос1Еа + Ивт, Д, К	546		4.1	21.5	12.0	12.2
		III (2.0–6.0)	3Бп3Бж1Ивк1П1Д1Ос + Клм, К, Бх, Лт	4216		1.9	7.7	3.0	3.1
51–1978, секц. 2	7	I (19.1–27.0)	4 К3Д1Лт1Клм1Бж + Еа	433	0.9	21.3	175.2	17.3	23.8
		II (6.0–14.5)	3К3Клм1Лт1Д1Еа1Ек	293		3.8	22.1	12.1	13.6
		III (2.1–6.0)	6Лт3Д1Клм + Бп, Ил	284		0.07	0.03	3.5	2.4
13–1986	60	I (17.1–19.0)	3К3Д3Лт1Бп + Ек, Клм, Ос	196	0.61	12.8	129.5	16.6	24.2
		II (5.0–16.0)	3Лт3Бп2Клм1К+Ос, Д, Рс	356		1.4	4.24	13.5	8.4
6–1975, секц.4	130	I (18.1–24.0)	8К1Д1Бп + Бж, Лт, Ил	420	1.16	28.7	274.6	19.5	32.2
		II (6.0–18.0)	4Клм3Д2К1Лт+Еа, П	950		32.2	247.3	14.1	21.4
63–1991	190	I (19.1–26.0)	7К2Лт1Д + Еа	184	1.02	28.3	298.0	24.4	45.3
		II (12.1–19.0)	5Лт2Клм1Д1К1П + Клз, Ил, Ек, Бж	220		9.17	71.5	16.3	26.3
		III (4.0–12.0)	4П3К1Ек1Лт1Клм + Клз, Еа, Рс, Клж	742		2.84	12.4	6.0	6.4

Б. После устойчивых низовых пожаров

№ пр. пл. – год закладки	Давность пожара, лет	Подъярус (высотные пределы, м)	Состав (по запасу)	Число живых стволов, экз./га	Полнота относительная	Площадь сечения, м ² /га ⁻¹	Запас древесины, м ³ /га ⁻¹	Средние для преобладающей породы	
								Высота, м	Диаметр, см
6–1975, секц. 1 до пожара	130	I (19.1–25.0)	4К3Д2Лт1Еа	78	0.62	7.68	68.3	24.0	35.6
		II (12.1–19.0)	4Лт2Клм2Д1К1Еа + П	216		8.0	67.3	17.0	23.2
		III (3.0–12.0)	4К4Клм1Лт1П + Еа	284		0.96	77.5	7.0	6.8
6–1975, секц. 1	5	I (17.1–24.0)	6Д4Лт	40	0.29	3.6	32.7	18.5	33.8
		II (12.1–17.0)	4Д4Клм2Лт	104		4.43	36.8	15.5	24.8
		III (3.0–12.0)	5Бп3ОсКлм1Ивк1Ивт + Чм	452		0.2	0.1	3.0	2.4
6–1975, секц. 3	5	I (19.1–25.0)	6Д3Лт1Ос	88	0.59	10.38	97.4	21.0	41.1
		II (12.1–19.0)	4Д4Клм2Лт	188		7.69	66.1	15.0	23.4
		III (3.0–12.0)	3Бп2Клм1Лт1Чм1Ос1Ивк1Ивт + Д	718		0.33	0.1	4.5	2.4
6–1975, секц. 3	12	I (19.1–25.0)	8Д2Лт + Ос	32	0.4	4.81	46.1	20.5	37.8
		II (12.1–19.0)	3Д4Клм3Лт	62		3.47	29.1	15.5	24.1
		III (3.1–12.0)	4Ос3Бп2Д1Чм + Лт, Ивк	4468		3.62	5.5	6.5	4.3
6–1975, секц. 3	20	I (19.1–25.0)	8Д2Лт + Ос	24	0.48	4.48	43.5	21.5	53.3
		II (12.1–19.0)	4Д4Бп1Клм1Бж + Ос	780		7.51	48.7	16.0	27.3
		III (3.1–12.0)	6Лт2Чм1Клм1Бж + Бп	3396		3.20	5.8	4.5	3.7
6–1975, секц. 3	30	I (14.1–20.0)	5Д3Бп2Ос	137	0.9	3.7	82.8	18.2	18.8
		II (2.0–12.0)	5Бп3Ос1Бж1Клм+Лт, Чм, Ивт, Ивк, Са, К, Ил	3795		9.5	52.1	7.3	6.5
		III (3.0–12.0)	3Лт2Чм2Ивт1Бп1Д1К + Бж, Ос, Еа	3064		2.86	7.15	6.0	4.4
51–1978, секц. 1	7	I (18.1–25.0)	8Лт2Д	20	0.19	1.8	16.6	20.0	33.4
		II (11.1–18.0)	6Клм2Лт1Бп1Д + Ос	200		2.24	15.6	16.5	20.9
		III (3.0–11.0)	4Ивт2Бп1Ос1Ивк1Бж 1Км + Чм	2245		1.65	3.1	9.0	7.1
51–1978, секц. 1	17	I (13.0–22.0)	7Бп3Лт + Ос, Бж, Ивк, Ивт	175	1.1	2.2	16.2	15.0	12.7
		II (3.0–12.0)	4Бп3Клм1Лт1Д1Бж + Са, Ивк, Ивт, Ил	2957		5.86	18.9	7.5	5.6
4–1982	45	I (12.1–21.0)	4Бп4Д1Лт1К + Клм, Ос, Еа	761	1.1	26.94	229.8	17.8	16.0
		II (3.0–12.0)	3Д2Ил1Лт1Клм1К1Ос1Еа + Чм	1785		4.91	22.3	7.0	7.8
15–1986	60	I (14.1–24.0)	6Бп4Ос	1056	1.16	24.49	254.9	20.1	20.3
		II (3.0–14.0)	3Бп2Д2Клм1К1Лт1П + Бж	772		2.76	17.9	8.3	8.7
16–1986	130	I (15.1–24.0)	6Д2Ос2Бп + К	343	1.09	17.75	151.7	18.6	40.1
		II (6.0–15.0)	5Д2К2Клм1Лт	1237		9.03	159.1	9.5	11.8
48–1990	180	I (19.1–25.0)	8Д1Лт1К + Клм	155	1.3	25.6	244.2	22.6	48.2
		II (13.1–19.0)	3Д3Клм3Лт1К + П	315		1.1	110.4	17.1	28.0
		III (3.0–13.0)	5Клм3К1Лт1Вм + П, Д	375		1.78	14.5	8.1	9.4

Примечание. Для обозначения древесных пород использованы следующие сокращенные обозначения: Бж — береза желтая (ребристая); Бп — б. плосколистная; Бх — бархат амурский; Вм — вишня Максимовича; Д — дуб монгольский; Еа — ель аянская; Ек — ель корейская; Ивк — ива козья; Ивт — ива тарайкинская; Ил — ильм лопастный; К — сосна корейская (кедр); Кз — клен зеленокорый; Клм — клен мелколистный; Лт — липа Таке; Ос — осина; П — пихта белокорая; Рс — рябина сибирская; Са — сирень амурская; Чм — черемуха Маака; Я — ясень маньчжурская. В формулах породного состава участие пород от 5% и менее отмечено знаком “+”.

В период летней засухи 1973 г. на вытянутом носке водораздела между р. Правая Соколовка и ручьем Медвежий по территории Верхнеуэсурского стационара прошел устойчивый низовой пожар на площади около 3 га. Он охватил два типа леса: широколиственно-кедровый лианово-разнородный лес на северо-западном склоне средней крутизны и дубово-кедровый лимонниково-лещинный лес на юго-западном и южном крутых склонах. Для изучения последующего лесовосстановительного процесса в 1975 г. здесь была заложена пр. пл. 6–1975, на которой было выделено 4 секции (1 и 4 — по 0.25 га, 2 и 3 — по 0.2 га). В дубово-кедровом лимонниково-лещинном лесу заложены в виде трансекты три секции характеризуют различную степень повреждения древостоев и нижних ярусов. Секция 1 соответствует типу гарей с уничтоженными нижними ярусами и сильной степенью повреждения древесного яруса, здесь полностью был уничтожен подрост и тонкомер всех хвойных пород, на стволах почти всех деревьев были видны подпалы. Секция 3 соответствует гари с уничтоженными нижними ярусами и частично сохранившимся древостоем, древостой здесь имел полноту 0.65, в наибольшей степени пострадали от воздействия огня подрост и тонкомер всех хвойных пород. Секция 4 — не поврежденный огнем эталонный участок, она была отграничена на ненарушенном участке рассматриваемого типа леса, однако и это лесное сообщество находилось в ходе лесовосстановительного процесса после пожара, возникшего примерно 130 лет назад. Секция 2 относится к другому типу леса.

Распад древостоев после пожаров

Начальные стадии послепожарных сукцессий тесно сопряжены с процессом распада исходных

древостоев. Непосредственно от огня погибают не все деревья. Часть деревьев, ослабленных во время пожара, подвергается грибным заболеваниям и воздействию энтомофитов и впоследствии также отмирает. Скорость и величина отпада зависят главным образом от интенсивности пожара, а также от видового состава и возраста пород исходных древостоев. Косвенное влияние оказывают также крутизна склонов и полнота насаждений.

Для установления характера повреждения разных древесных пород нами был проведен сплошной перебор деревьев в первый год после бежлого с отдельными очагами устойчивого низового пожара на пр. пл. 36–1983. Большинство деревьев здесь имело огневые повреждения. Около 50% деревьев от общего числа имело огневые повреждения корней, у 20% деревьев были повреждены стволы и корни, у 15% деревьев — только стволы, полностью неповрежденными остались стволы у дуба и липы. Усохли от воздействия огня 15% деревьев и преимущественно тонкомер (менее 12 см в диаметре) хвойных пород и осины (табл. 2).

Высота нагара у тонкомерных деревьев пихты и ели достигала 5–6 м, а у сосны корейской не превышала 1 м. Усыхание крупных деревьев чаще всего связано с тепловым повреждением камбия у шейки корня и корневой системы. Наиболее сильно пострадал мелкий подрост хвойных пород, который почти полностью сгорел, так как он находился в зоне сильного теплового воздействия и был наиболее уязвим из-за тонкой коры.

В начале первого вегетационного сезона после пожара остались полностью жизнеспособными деревья клена мелколистного, березы желтой и дуба, сохранили жизнеспособность 90.5% деревьев липы, 89% деревьев сосны корейской, 79% — ели и 45% — пихты. Отпад деревьев у всех пород произошел

Таблица 2. Состояние древесных пород в первый год после устойчивого низового пожара в дубово-кедровом лимонниково-лещинном лесу (пр. пл. 36–1982)

Виды растений	Количество деревьев, экз.·га ⁻¹									
	не поврежденные				поврежденные				усохшие	
	стволы		корни		стволы		корни			
Диаметр ствола, см	<12	>12	<12	>12	<12	>12	<12	>12	<12	>12
Сосна корейская	—	—	4	8	4	168	12	68	8	8
Дуб монгольский	—	4	—	4	—	8	—	—	—	—
Липа Таке	4	—	8	24	8	28	4	4	4	—
Клен мелколистный	—	—	—	4	—	28	—	8	—	—
Пихта белокорая	—	—	28	8	40	20	12	20	52	28
Ель аянская	—	—	8	8	28	36	—	12	12	—
Осина	—	—	12	—	4	4	4	12	8	—
Береза желтая	—	—	—	4	12	—	—	4	—	—
Итого	4	4	60	60	96	292	32	128	84	36

в нижних ступенях толщины (4–12 см). В середине лета началось интенсивное осыпание хвои у крупного подроста, тонкомера и с нижних веток крон крупных деревьев. В результате образовался слой свежего хвойного опада мощностью 0.5–1.0 см. К концу первого вегетационного сезона у подроста всех хвойных пород и тонкомерных деревьев пихты и ели полностью осыпалась хвоя.

На 8-й год после пожара на пр. пл. 36–1983 остались жизнеспособными 37.3% деревьев от допожарного количества деревьев всех пород. Полностью исчезли из состава древостоя деревья ели аянской и березы желтой, что иллюстрируют показатели рис. 1. Через 22 года после пожара на этом

участке остались жизнеспособными 19.8% деревьев. При этом лучше всего сохранились деревья верхнего подъяруса (19.1–25 м высотой) — сосны корейской, липы и дуба (см. табл. 1). На 25-й год после пожара наибольшее число жизнеспособных деревьев (64 экз. га⁻¹) было у сосны корейской, в меньшем количестве — у липы (58 экз. га⁻¹), клена мелколистного (28 экз. га⁻¹) и дуба (20 экз. га⁻¹). Большая часть оставшихся жизнеспособными деревьев была приурочена к верхним частям склонов, примыкающим к плоской вершине со слабо нарушенным растительным покровом.

Наблюдения за распадом древостоев на участках с разной степенью воздействия летнего пожара

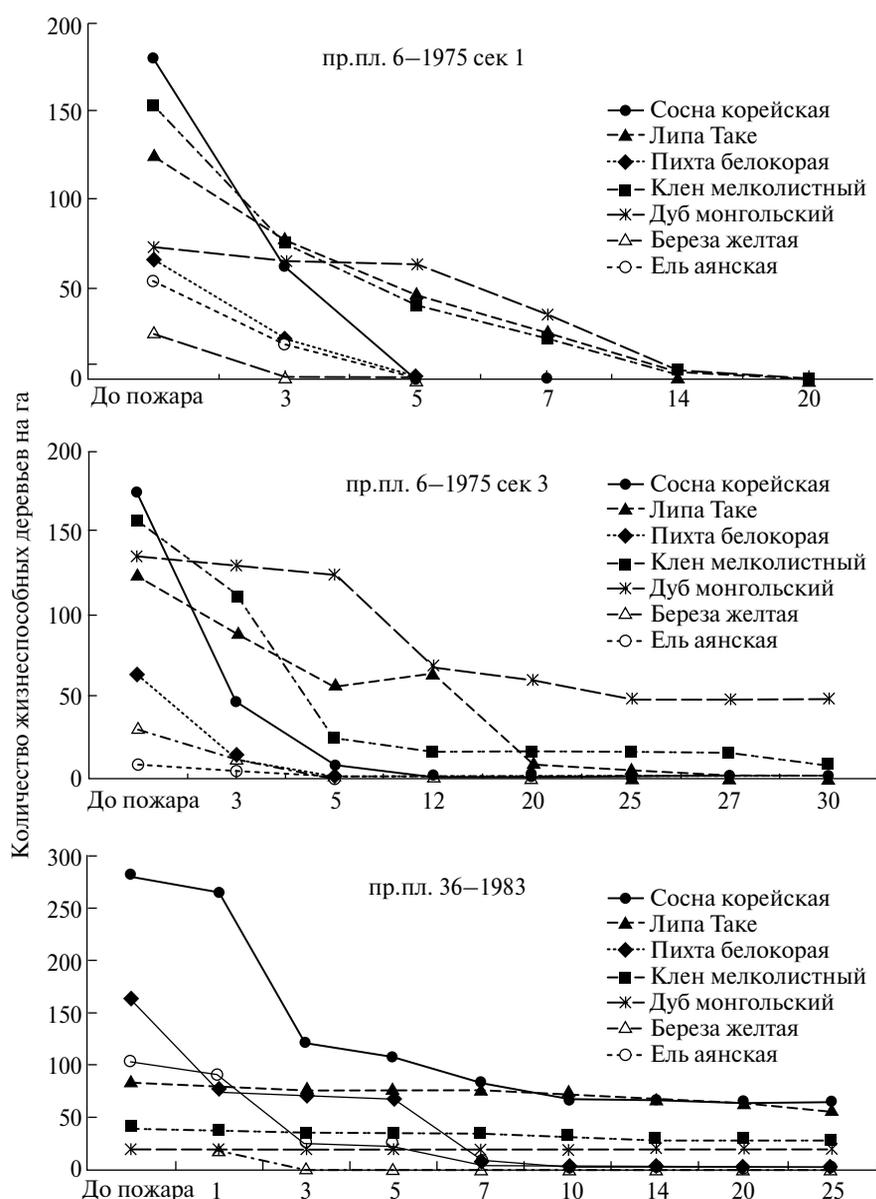


Рис. 1. Динамика распада древесных пород после устойчивых низовых пожаров в лимонниково-лещинных дубово-кедровых лесах на трех пробных площадях в течение 20 – 30 лет (по оси абсцисс).

1973 г. (пр. пл. 6—1975, секции 1, 3) показали, что наиболее быстрый и активный отпад деревьев происходил на участке с сильной степенью воздействия пожара (секция 1). На следующий год после пожара на этом участке был проведен сплошной пересчет сухих и живых деревьев для изучения процесса восстановления состава и структуры допозарного древостоя (см. табл. 1). У всех хвойных пород на этом участке пожелтела хвоя и началось осыпание, но деревья еще сохраняли слабую жизнеспособность. Полностью усохло около 9% деревьев.

На третий год после пожара усохло уже 46.7% деревьев, среди которых полностью усохли деревья березы желтой, и на усохших деревьях осыпались листья и хвоя, на большей части стволов осыпалась кора. На пятый год после пожара не осталось жизнеспособных деревьев хвойных пород. У сухостойных деревьев ели и пихты отвалились вершины и крупные ветви, а часть деревьев упала. У деревьев сосны корейской отпали ветви 2-го порядка, кора легко отставала от ствола, а под корой в древесине появились многочисленные личинки энтомофагов. Остались жизнеспособными деревья только трех широколиственных пород (дуб, липа и клен). При этом более всего (86%) сохранили жизнеспособность деревья дуба, имеющие по сравнению с другими породами более толстую кору, способную защитить камбиальный слой от перегрева. На 14-й год после пожара здесь сохранили слабую жизнеспособность с отдельными живыми ветвями только единичные деревья дуба, а к 20-му году и они полностью усохли.

На послепожарном участке с частично сохранившимся древостоем (секция 3) процесс распада проходил более продолжительное время (рис. 1). На многих деревьях всех пород были следы воздействия огня. Учетные работы, выполненные в следующем году после пожара, показали, что в древостое от 6.0 до 25.0 м жизнеспособными были 694 дерева разных пород, а усохло около 5% деревьев преимущественно пихты, ели и сосны корейской. На второй год после пожара усохло 42% деревьев по сравнению с предыдущим годом и в наибольшей степени выпали деревья сосны корейской (74%), пихты (60%) и ели (50%). На пятый год после пожара полностью усохли деревья пихты, ели и березы желтой, а число жизнеспособных деревьев сосны корейской не превышало 5%. К 12-му году после пожара полностью отпали деревья сосны корейской и остались жизнеспособными только широколиственные породы (дуб, клен и липа). На 20-й год после пожара на этом участке общая сомкнутость крон допозарного древостоя составляла 0.2. Единичными экземплярами был представлен клен мелколистный, господствовавший до пожара во втором подъярусе. В последующие 10 лет, несмотря на достаточно высокие показатели

относительной полноты на пятый год после пожара (0.57), произошел почти полный распад древостоя. Этому способствовали небольшие размеры секции (0.2 га), окруженной со всех сторон сухостоем — источником грибных заболеваний и воздействия энтомофагов. В верхнем подъярусе древостоя преобладали быстрорастущие серийные виды (березы плосколистная и желтая, осина и др.), а из допозарных видов сохранились только единичные деревья дуба, но все были с сухими вершинами. Второй подъярус представлен послепожарным поколением, за исключением единичных сохранившихся деревьев клена мелколистного.

Распад исходных древостоев, полнота которого после беглых низовых пожаров составляла 0.9, могут охарактеризовать таксационные показатели на 7-й год после пожара на пр. пл. 51—1978, секция 2 (табл. 1). В составе первого подъяруса древостоя доминировали сосна корейская и дуб, во втором подъярусе преобладали деревья сосны корейской и клена мелколистного. В последующие 12 лет наблюдений состав и структура древостоя изменялась лишь незначительно и была связана с увеличением основных таксационных показателей (возраста и размеров деревьев, полноты и запасов древесины).

Семенное возобновление древесных растений

Среди первых поселенцев на гари обычно преобладают растения, семена которых легко заносятся разными агентами. Одними из первых заселяют гари анемохорные виды (осина, ивы козья и тарайкинская и др.), мелкие семена которых, снабженные волосовидными придатками, легко разносятся на расстояние 1—2 км и более. При наличии благоприятных погодных условий их семена могут прорасти на обнаженной минерализованной поверхности почвы уже на второй день. Колонизационные возможности осины усиливаются благодаря длительному сохранению в почве подземных органов, обеспечивающих обильное воспроизведение молодого поколения с помощью корневых отпрысков.

Семенное возобновление древесных растений в первые годы после пожара изучали на пр. пл. 36—1983 (табл. 3).

Согласно результатам исследований, в первый год после пожара появилось около 8.5 тыс. экз. га⁻¹ всходов 10 видов древесных растений. При этом численность всходов у большинства видов в течение вегетационного периода была нестабильна. Максимальное число всходов было отмечено в сентябре, и наибольшее их количество образовалось у берез желтой и плосколистной. Большинство всходов берез образуется из жизнеспособных семян, хранящихся в почвенных банках в течение нескольких десятков лет, что показали наши исследования почвенных банков семян (Комарова, 1986,

Таблица 3. Численность всходов древесных растений на однолетней гари дубово-кедрового лимонниково-лещинного леса в разные сроки вегетационного периода

Виды растений	на 50 м ²			на 400 м ²
	25.VI	20.VII	9.IX	15. IX
Береза желтая	24	26	25	220
Береза плосколистная	14	18	8	78
Черемуха Маака	7	8	6	24
Бархат амурский	3	4	3	16
Осина	102	77	60	188
Тополь корейский	—	1	2	4
Ива козья	14	20	42	112
Ива тарайкинская	—	6	9	34
Липа Таке	1	4	3	5

Таблица 4. Динамика численности всходов древесных видов (экз./400 м²) в первые 8 лет после пожара в дубово-кедровом лимонниково-лещинном лесу

Виды растений	Годы после пожара, лет				
	1	2	3	4	8
Бархат амурский	7	12	2	1	1
Береза желтая	4	456	4	3	9
Береза плосколистная	15	245	2	—	—
Вишня Максимовича	4	2	—	1	5
Груша уссурийская	1	1	—	—	—
Дуб монгольский	2	6	13	4	10
Ель аянская	—	—	1	—	—
Ива козья	84	25	—	—	—
Ива тарайкинская	25	—	—	—	—
Ива Шверина	4	—	—	—	—
Клен желтый	11	—	—	1	—
Ильм лопастный	1	1	—	—	—
Клен зеленокорый	2	—	—	1	3
Клен мелколистный	4	9	2	4	38
Липа Таке	15	46	10	12	59
Осина	13	15	2	—	—
Пихта белокорая	—	6	1	—	1
Сосна корейская	37	2	2	5	—
Тополь корейский	25	7	—	—	—
Черемуха Маака	6	2	1	—	—
Ясень маньчжурский	—	—	—	2	—

1992; Комарова и др., 2021; и др.). На второй год зарастания гари увеличилась численность всходов и возросло их видовое разнообразие. В частности, значительно возросло количество проростков березы и увеличилась численность всходов всех хвойных пород. На третий год после пожара произошло резкое снижение семенного возобновления растений. В последующие 6 лет исследований успешно

осуществлялось семенное возобновление только у трех широколиственных пород (липа, дуб и клен мелколистный) (табл. 4).

Таким образом, результаты наших исследований служат подтверждением выводов ряда исследователей (Булыгин, 1981; Санников, 1973; и др.) о том, что семенное возобновление растений на освободившихся после пожаров участках активно происходит только в первые 2 года после пожара. Общее количество подроста древесных пород существенно изменяется в зависимости от этапов послепожарных сукцессий, достигая максимальных значений (21–26 тыс. экз. га⁻¹) в первые три года после пожара в рассматриваемом типе леса. Под пологом осиново-березового древостоя количество жизнеспособного подроста снижается до 5–10 тыс. экз. га⁻¹. На поздних этапах сукцессий и в коренных лесах количество подроста изменяется от 7.0 до 15.0 тыс. экз. га⁻¹ в зависимости от видового состава и структуры древесного яруса (Комарова и др., 2017).

Развитие и ход роста у древесных растений

Ценопопуляции инициальных, серийных и климаксовых видов разных биоморф, выделенных Т.А. Комаровой (1992), отличаются по характеру жизненных стратегий, фитоценотической роли, темпам роста и динамике численности растений на разных стадиях послепожарных сукцессий.

Инициальные виды, к которым принадлежат травы и кустарники, имеют простые и короткие жизненные циклы и активно развиваются только на первых этапах сукцессий. Растения серийных видов (осина, ива козья, тополь корейский, береза желтая и др.), представленные разными биоморфами, характеризуются отсутствием сбалансированного воспроизведения молодых поколений и отмиранием старых, они имеют сравнительно более длительные жизненные циклы и присутствуют на разных этапах сукцессий. Наиболее успешно у них развивается первое поколение в условиях ослабленной конкуренции и хорошей освещенности. Для климаксовых видов (все лесообразующие породы коренных сообществ — сосна корейская, ель, дуб и др.) характерны длительное и устойчивое воспроизведение молодых поколений и доминирование на поздних этапах сукцессий и в климаксовых сообществах. Хвойные породы восстанавливаются только с помощью семян, поэтому успешность их воспроизведения после пожаров определяется близостью сохранившихся деревьев.

Для сравнительного анализа темпов и хода роста у молодого поколения серийных и климаксовых древесных видов на первых этапах их жизненного цикла были определены их годичные приросты по высоте на трех участках пр. пл. 6–1975, секции 1, 3 и 4, в различной степени подвергавшихся воздействию огня (рис. 2).

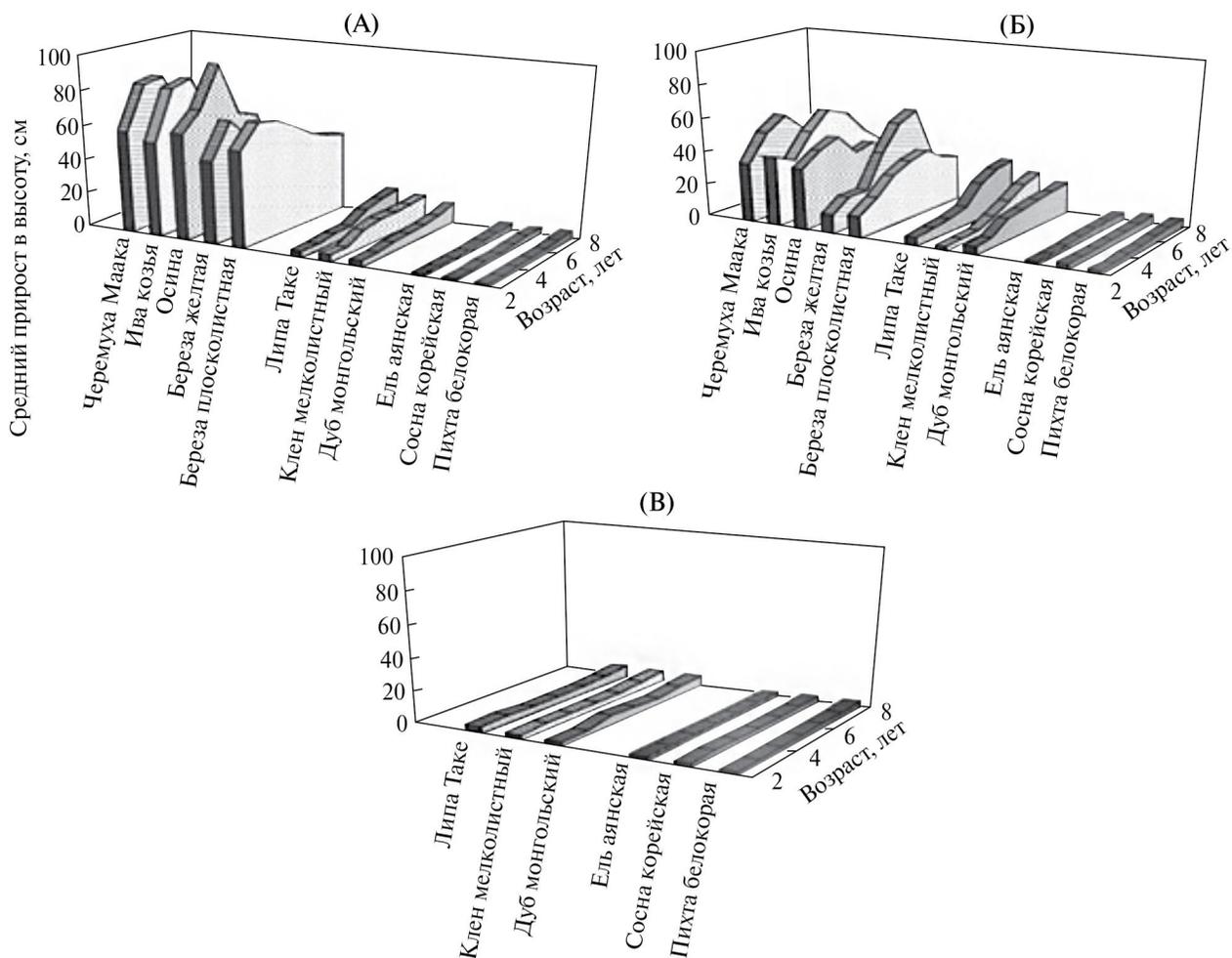


Рис. 2. Скорость роста молодых древесных растений в первые 8 лет их развития на участке гари с сильно поврежденным древостоем (пр. пл. 6–1975, секция 1; А), на участке гари с частично сохранившимся древостоем (пр. пл. 6–1975, секция 3; Б), на ненарушенном эталонном участке дубово-кедрового лимонниково-лещинного леса (пр. пл. 6–1975, секция 4; В).

На сильно выгоревшем участке (рис. 2, А) наиболее высокие темпы роста отмечались у растений серийных видов (от 40 до 90 см). В то же время у климаксовых широколиственных видов (липа, клен и дуб) этот показатель составил от 4 до 14 см, а у климаксовых хвойных пород (сосна корейская, ель и пихта) — всего от 1 до 4 см.

На гари с частично сохранившимся древостоем (секция 3), который препятствовал пышному разрастанию травянистых растений и кустарников, развитие молодых растений хвойных пород происходило без задержки и более интенсивно, чем на сильно выгоревших участках гари. В первые 8 лет развития средний годичный прирост по высоте у хвойных растений здесь составил от 3 до 10 см, а у широколиственных пород — от 4 до 25 см. У серийных видов, наоборот, отмечалось снижение темпов роста в этих условиях и средний годичный прирост составлял от 12 до 56 см (рис. 2, Б). Только молодые растения березы желтой, отличающиеся более высокой теневыносливостью среди серийных видов, на 7

и 8 годы развития на гари с частично сохранившимся древостоем начали превосходить по высоте даже самые быстрорастущие растения осины.

В условиях ненарушенного сомкнутого леса (секция 4) средние показатели годичного прироста снизились у всех растений и составили в первые 8 лет развития у растений ели, пихты и сосны корейской от 2.1 до 3.8 см, у широколиственных пород — от 3.0 до 7.5 см, а молодые представители серийных видов вообще не встречались (рис. 2, В).

Изменение фитоценотической роли у древесных растений в ходе послепожарных сукцессий

На основе вычисленных индексов доминирования с учетом давности пожаров построены кривые фитоценотической значимости у 7 ведущих древесных видов (рис. 3).

Кривые фитоценотической изменчивости древесных видов по градиенту сукцессионного

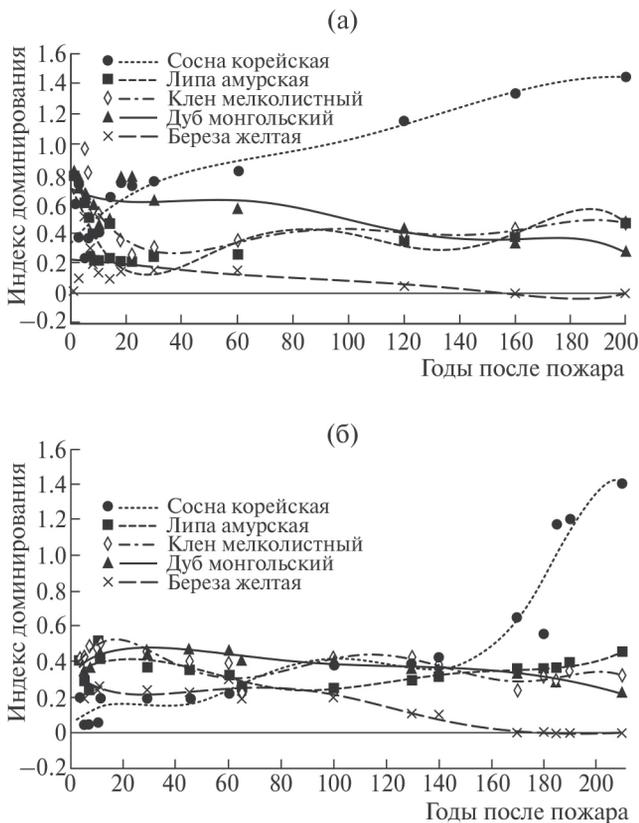


Рис. 3. Изменение индексов доминирования и полиномиальные линии тренда у пяти древесных видов в ходе лесовосстановительных сукцессий после беглых низовых пожаров с частично сохранившимся древостоем (А) и после устойчивых низовых пожаров с сильно нарушенным древостоем (Б).

процесса соответствуют ценоклинам градиентного анализа Уиттекера (Whittaker, 1960). После беглых низовых пожаров на отдельных этапах лесовосстановительного процесса высокая фитоценологическая значимость (0.5 и более) отмечается у климаксовых видов (сосна корейская, дуб, липа и клен мелколистный). Среди серийных видов только береза желтая достигала этого порога в 5-летнем послепожарном сообществе, у остальных отмечались низкие показатели индексов доминирования, несмотря на господство их растений в составе производных древостоев. Это связано с низкой численностью их молодого поколения, неспособного возобновляться под пологом сомкнутого древостоя.

У сосны корейской индексы доминирования до 15–20 лет после беглых низовых пожаров обычно низкие, а на всех последующих стадиях становятся стабильно высокими, достигая своего максимального значения (1.5) в коренных лесах. Индексы доминирования у дуба до 80–100 лет довольно высокие (0.6–0.8), а на последующих стадиях постепенно снижаются и в коренных лесах обычно не

превышают показателя 0.3. У липы и клена мелколистного довольно высокие значения индексов доминирования (0.7–0.9) характерны только в первые 10 лет после беглого пожара, а затем не превышают значения 0.5.

После устойчивых низовых пожаров с сильной степенью нарушения древостоя характерны совсем иные кривые фитоценологической изменчивости у всех древесных видов. Так, у сосны корейской до 100 лет индексы доминирования не превышают значений 0.1–0.3, а затем постепенно возрастают и достигают максимального значения (1.4) в коренных лесах. Все климаксовые широколиственные породы достигают максимального значения 0.5 только в 10–11-летних послепожарных сообществах, а серийный вид (береза желтая) нигде не превышает значений более 0.4.

Как после беглых, так и после устойчивых низовых пожаров с сильно нарушенным древостоем на завершающих стадиях лесовосстановительных сукцессий и в коренных лесах характерны сравнительно близкие значения индексов доминирования. В первые 60–80 лет как после беглых, так и устойчивых низовых пожаров усиливается роль дуба в результате наибольшей его огнестойкости и способности давать обильную поросль от обожженных стволов.

После беглых низовых пожаров лесовосстановительный процесс осуществляется в сравнительно короткие сроки и без смены коренных пород на быстрорастущие временные породы. На всех этапах восстановительных сукцессий в составе господствующего подъяруса древостоя доминирует сосна корейская. После устойчивых низовых пожаров в ходе лесовосстановительного процесса происходит смена коренных пород на временные быстрорастущие породы (березы плосколистная и желтая, осина и др. серийные виды). После 120–130 лет после пожара в первом подъярусе древостоя чаще всего доминирует дуб монгольский, в то время как сосна корейская начинает господствовать в древостое на завершающей стадии сукцессии и в коренных сообществах благодаря более длительному жизненному циклу, достигающему в исследуемом районе 350 лет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ лесовосстановительных сукцессий после пожаров в дубово-кедровых лимонниково-лещинных лесах Сихотэ-Алиня показал, что естественный ход возобновления и развития молодого поколения древесных пород в значительной степени зависит от интенсивности пожара, величины выгоревшей площади, близости обсеменителей, а также определяется составом и строением допожарных сообществ.

После устойчивых низовых пожаров распад древостоев наиболее интенсивно происходит в первые

5 лет. На участках с сильной степенью воздействия пожара и значительно поврежденным древостоем уже на 5-й год не остается жизнеспособных деревьев хвойных пород, а спустя 20 лет исходный древостой полностью распадается. На участках с частично сохранившимся древостоем процесс распада происходит более продолжительное время, а хвойные породы полностью отмирают на 12-й год после пожара. При слабом повреждении огнем спустя 25 лет сохраняются деревья сосны корейской, липы и дуба.

Наиболее быстрый и успешный лесовосстановительный процесс без смены коренных пород осуществляется после беглых низовых пожаров на незначительной площади с полнотой сохранившегося древостоя более 0.7. После низовых пожаров с полнотой сохранившегося древостоя менее 0.4 и отсутствием прилегающих к гари массивов коренных лесов восстановление идет через смену климаксовых хвойных пород на быстрорастущие серийные виды берез, осины и другие виды.

Согласно результатам наших исследований семенное возобновление древесных растений на освободившихся после пожаров участках активно происходит только в первые 2 года. Наибольшее количество всходов в первый год образуется у берез желтой и плосколистной. Разная степень воздействия огня влияет на темпы роста молодого поколения деревьев по высоте. На сильно выгоревших участках в первые 8 лет развития наиболее высокие значения годичного прироста отмечались у серийных видов (березы, осина, черемуха Маака и др.), в то время как у климаксовых широколиственных (дуб, липа и др.) и хвойных пород они были на порядок ниже. На гари с частично сохранившимся древостоем у растений серийных видов отмечается снижение темпов роста, а развитие молодых растений климаксовых видов происходит без задержки и, наоборот, более интенсивно по сравнению с сильно поврежденными огнем участками.

На основании использования модифицированного индекса доминирования установлено, что в зависимости от степени интенсивности низовых пожаров кривые фитоценотической изменчивости у видов в сукцессионных ценоклинах существенно отличаются. После беглых низовых пожаров у сосны корейской индекс доминирования имеет низкое значение в первые 15–20 лет, а после устойчивых низовых пожаров — в течение первых 100 лет, после чего этот показатель увеличивается и достигает своего максимума в коренных лесах. У дуба при различной степени воздействия огня сохраняются высокие позиции в древостое до 80–120 лет благодаря его огнестойкости, а в коренных лесах начинают снижаться. Индекс доминирования у других широколиственных пород достигает максимального значения только в 10–11-летних послепожарных сообществах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булыгин П.К.* Естественное возобновление в сосняках среднего Приангарья, пройденных низовыми пожарами // Лесоводство, лесные культуры почвоведение. Вып. 10. Л.: Изд-во ЛТА, 1981. С. 75–79.
- Ковалев А.П., Орлов А.М., Лашина Е.В., Грищенко Ю.А.* Состояние и перспективы использования лесных ресурсов Приморского края // Сибирский лесной журнал. 2019. № 5. С. 15–21.
- Ковалев А.П., Алексеенко А.Ю.* Лесные ресурсы ДВ и перспективы неистощительного пользования // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: Мат. 3-й Междунар. науч.-техн. конф. СПб.: СПбГЛТУ, 2018. С. 150–152.
- Колесников Б.П.* Кедровые леса Дальнего Востока // Труды Дальневосточного филиала им. В.Л. Комарова. Серия ботаники. Т. 2 (4). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 262 с.
- Комарова Т.А.* Роль лесных пожаров в прорастании семян, покоящихся в почве // Экология. 1985. № 6. С. 3–8.
- Комарова Т.А.* Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1986. 222 с.
- Комарова Т.А.* Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1992. 223 с.
- Комарова Т.А., Прохоренко Н.Б., Глушко С.Г., Терехина Н.В.* Послепожарные сукцессии в лесах Сихотэ-Алиня с участием *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. СПб.: Свое издательство, 2017. 402 с.
- Комарова Т.А., Терехина Н.В., Орехова Т.П.* Покой жизнеспособных семян в почве и их прорастание после пожаров в широколиственно-кедровых лесах Южного Сихотэ-Алиня // Ботанический журнал. 2021. Т. 106. № 3. С. 66–82.
- Корчагин А.А.* Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1976. 313 с.
- Мелехов И.С.* Лесоведение. М.: Лесная промышленность, 1980. 408 с.
- Санников С.Н.* Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяции сосны в Зауралье // Горение и пожары в лесу. Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1973. С. 236–277.
- Соловьев К.П., Солодухин Е.Д.* Классификация гарей на Дальнем Востоке // Лесное хозяйство. 1953. № 2. С. 45–48.
- Соловьев, К.П., Солодухин Е.Д.* Возобновление древесных пород в лесах Дальнего Востока // Возобновление леса. М.: Колос, 1975. С. 283–303.
- Современное состояние лесов российского Дальнего Востока и перспективы их использования / Под ред. А.П. Ковалева. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2009. 470 с.
- Солодухин Е.Д.* Лесовозобновление на гарях в некоторых типах леса Приморского края // Сообщ. Дальневосточного фил. АН СССР. Владивосток, 1952. Вып. 5. С. 43–53.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
- Стародумов А.М.* К вопросу о лесных пожарах в кедрово-широколиственных лесах Дальнего Востока // Бюл. науч.-техн. информации ДальНИИЛХ. Вып. 2. Хабаровск, 1957. С. 3–8.

- Стародумов А.М. Природа лесных пожаров на Дальнем Востоке. М.: Лесная промышленность, 1966. 58 с.
- Сукачев В.Н., Зонн С.Н. Методические указания к изучению типов леса. М.: АН СССР, 1961. 144с.
- Шешуков М.А. О классификации лесных пожаров по величине выгоревшей площади // Лесное хозяйство. 1967. Вып. 1. С. 53–57.
- Saxena A.K., Singht J.S. A phytosociological analysis of woody species in forest communities of a part of Kumaun Himalaya // Vegetatio. 1982. V. 50. № 1. P. 3–22.
- Simpson E.H. Measurement of diversity // Nature. 1949. V. 163. P. 163–188.
- Whittaker R.H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecological Monographs. 1960. V. 30. № 4. P. 407–407.

Post-Pyrogenic Successions in Oak-Korean Pine Forests with *Schisandra chinensis* and *Corylus mandshurica* in Sikhote-Alin

N. B. Prokhorenko^{a, *}, T. A. Komarova^b, S. G. Glushko^c

^aKazan Federal University, Kremliovskaya st. 18, Kazan, 420008 Russian Federation

^bFederal research centre of land biodiversity of Eastern Asia, Far-Eastern branch of the RAS, 100-letiya Vladivostoka ave. 159, Vladivostok, 690022 Russian Federation

^cKazan State Agrarian University, Karl Marx st. 65, Kazan, 420008 Russian Federation

*E-mail: nbprokhorenko@mail.ru

This article discusses the results of long-term stationary studies of the formation and development of oak-cedar pine forests with magnolia berry and hazel growing in the Southern and Middle Sikhote-Alin. Considered here are the peculiarities of stands decline, seed-based reforestation, as well as the tree species growth and development courses during the process of reforestation successions in areas with different intensity of fire exposure. Following persistent ground fires, the stands decline is most intensive in the first 5 years, with decay rates and the number of surviving trees varying in different types of burnt areas. The most active seed-based reforestation occurs on post-fire sites mainly during the first 2 years, with birch, aspen and other early stage species predominating. The rate of annual growth of the young generation of trees is the most intensive on plots significantly damaged by fire, in serial species (birch, aspen, Maak's bird cherry, etc.) they are an order of magnitude higher than in climax broadleaved and coniferous species. Determination of dominance indices, equally dependent on the numbers of undergrowth, thin and large trees, showed that during reforestation successions after both rapid and persistent lowland fires, the phytocenotic importance dynamics in Korean pine, Mongolian oak and other forest forming species has its own peculiarities.

Key words: post-fire successions, forest stand decline, seed-based regrowth, growth rate, phytocenotic significance, serial and climax species.

REFERENCES

- Bulygin P.K., Estestvennoe vozobnovlenie v sosnyakakh srednego Priangar'ya, proidennykh nizovymi pozharami (Natural regeneration in pine forests of the middle Angara region affected by ground fires), *Lesovodstvo, lesnye kul'tury pochvovedenie*, 1981, Issue 10, pp. 75–79.
- Kolesnikov B.P., *Kedrovye lesa Dal'nego Vostoka* (Stone pine forests in the Far East), Moscow–Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1956, 262 p.
- Komarova T.A., *Poslepozharnye suksessii v lesakh Yuzhnogo Sikhote-Alinya* (Post-fire succession pathways in woodlands of southern Sikhote-Alin), Vladivostok: Dal'nauka, 1992, 223 p.
- Komarova T.A., Prokhorenko N.B., Glushko S.G., Terekhina N.V., *Poslepozharnye suksessii v lesakh Sikhote-Alinya s uchastiem Pinus koraiensis Siebold et Zucc* (Post-fire successions in the Sikhote-Alin forests with the participation of *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc), Saint Petersburg: OOO "Svoe izdatel'stvo", 2017, 402 p.
- Komarova T.A., Rol' lesnykh pozharov v prorastanii semyan, pokoyashchikhsya v pochve (The role of forest fires in the germination of seeds resting in the soil), *Ekologiya*, 1985, No. 6, pp. 3–8.
- Komarova T.A., *Semennoe vozobnovlenie rastenii na svezhikh garyakh (lesa Yuzhnogo Sikhote-Alinya)* (Seed renewal of plants on fresh burned-out areas (forests of South Sikhote-Alin)), Vladivostok: Izd-vo DVNTs AN SSSR, 1986, 222 p.
- Komarova T.A., Terekhina N.V., Orekhova T.P., Pokoi zhiznesposobnykh semyan v pochve i ikh prorastanie posle pozharov v shirokolistvenno-kedrovyykh lesakh Yuzhnogo Sikhote-Alinya (Dormancy of viable seeds in soil and their germination after fires in broadleaved-Korean-pine forests of Southern Sikhote-Alin), *Botanicheskii zhurnal*, 2021, Vol. 106, No. 3, pp. 66–82.

- Korchagin A.A., Stroenie rastitel'nykh soobshchestv (Structure of plant communities), In: *Polevaya geobotanika* (Field geobotany), Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1976, Vol. 5, pp. 5–319.
- Kovalev A.P., Alekseenko A.Y., Lesnye resursy Dal'nego Vostoka i perspektivy neistoshchitel'nogo pol'zovaniya (Forest resources of the Far East and prospects for sustainable use), *Lesnaya promyshlennost'*, nauka, obrazovanie (Forests of Russia: politics, industry, science, education), Proc. of III International Sci.-Tech. Conf., Saint Petersburg, pp. 150–152.
- Kovalev A.P., Orlov A.M., Lashina E.V., Grishchenova Y.A., Sostoyanie i perspektivy ispol'zovaniya lesnykh resursov Primorskogo kraia (The prospects of using forest resources in Primorsky Krai), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2019, No. 5, pp. 15–21.
- Melekhov I.S., *Lesovedenie* (Forest science), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1980, 408 p.
- Sannikov S.N., Lesnye pozhary kak evolyutsionno-ekologicheskii faktor vozobnovleniya sosny v Zaural'e (Forest fires as an evolutionary-ecological factor of pine renewal in the Trans-Urals), In: *Gorenie i pozhary v lesu* (Burning and fires in the forest), Krasnoyarsk: Institut lesa i drevesiny SO AN SSSR, 1973, pp. 236–277
- Saxena A.K., Singht J.S., A phytosociological analysis of woody species in forest communities of a part of Kumaun Himalaya, *Vegetatio*, 1982, Vol. 50, No. 1, pp. 3–22.
- Sheshukov M.A., O klassifikatsii lesnykh pozharov po velichine vygorevshei ploshchadi (On the classification of forest fires by the size of the burnt area), *Lesnoe khozyaistvo*, 1967, Vol. 1, pp. 53–57.
- Simpson E.H., Measurement of diversity, *Nature*, 1949, Vol. 163, pp. 163–188.
- Solodukhin E.D., Lesovozobnovlenie na garyakh v nekotorykh tipakh lesa Primorskogo kraia (Reforestation of burnt areas in some forest types in Primorsky Krai), *Soobshch. Dal'nevostochnogo fil. AN SSSR*, 1952, Issue 5, pp. 43–53.
- Solov'ev K.P., Solodukhin E.D., Klassifikatsiya garei na Dal'nem Vostoke (Classification of burnt areas in the Far East), *Lesnoe khozyaistvo*, 1953, No. 2, pp. 45–48.
- Solov'ev K.P., Solodukhin E.D., Vozobnovlenie drevesnykh porod v lesakh Dal'nego Vostoka (Renewal of tree species in the forests of the Far East), In: *Vozobnovlenie lesa* (Forest renewal), Moscow: Izd-vo Kolos, 1975, pp. 283–303.
- Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka* (Vascular plants of the Soviet Far East), Saint Petersburg: Nauka, 1985–1996, Vol. 1–8.
- Sovremennoe sostoyanie lesov rossiiskogo Dal'nego Vostoka i perspektivy ikh ispol'zovaniya*, (The current state of the forests of the Russian Far East and the prospects for their use), Khabarovsk: Dal'NIILKh, 2009, 470 p.
- Starodumov A.M., K voprosu o lesnykh pozharakh v kedrovo-shirokolistvennykh lesakh Dal'nego Vostoka (On the issue of forest fires in cedar-broadleaf forests of the Far East), *Byul. nauchn. -tekhn. informatsii Dal'NIILKh*, 1957, Vol. 2, pp. 3–8.
- Starodumov A.M., *Priroda lesnykh pozharov na Dal'nem Vostoke* (The nature of forest fires in the Far East), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1966, 58 p.
- Sukachev V.N., Zonn S.V., *Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa* (Guidelines for the forest types study), Moscow: Izd. AN SSSR, 1961, 144 p.
- Whittaker R.H., Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California, *Ecological Monographs*, 1960, Vol. 30, No. 4, pp. 407–407.

УДК 630.431:614.841.2

ВЛИЯНИЕ ПЕРИОДИЧНОСТИ НИЗОВЫХ ПОЖАРОВ НА ЗАПАС ЛЕСНЫХ ГОРЮЧИХ МАТЕРИАЛОВ СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ СОСНЯКОВ В ЛЕСОСТЕПИ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ¹

© 2024 г. Р. С. Собачкин^а, *, Н. М. Ковалева^а

^аИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
Академгородок, д. 50, стр. 28, Красноярск, 660036 Россия

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

Поступила в редакцию 18.09.2023 г.

После доработки 16.01.2024 г.

Принята к публикации 08.02.2024 г.

Значительные лесные площади на территории Красноярского края ежегодно подвергаются пожарам, которые приводят к трансформации лесных фитоценозов, а также изменению запасов и структуры лесных горючих материалов. Информация о динамике накопления лесных горючих материалов может служить основой для управления пирогенной устойчивостью лесных насаждений. С целью оценки влияния ранневесенних низовых пожаров разной периодичности на динамику, структуру и запасы лесных горючих материалов проведены экспериментальные выжигания в средневозрастных сосняках разнотравно-зеленомошных в лесостепной зоне Красноярского края. Смоделированы экспериментальные пожары разной периодичности (ежегодные, с интервалом в 2–3 года и однократное выжигание). Независимо от периодичности выжиганий в первые 2–3 года наблюдается увеличение общего запаса лесных горючих материалов, при последующих выжиганиях данный показатель снижается до значений, близких к допожарным. Изменяется структура лесных горючих материалов, в результате чего снижается потенциальная горимость сосняков. Уменьшается доля хвои и коры в опаде, доля шишек увеличивается. Отмечено перераспределение представленности классов упавших древесных горючих материалов в сторону более крупных классов диаметров. За исследуемый период (2014–2018 гг.) наибольшее накопление запаса лесных горючих материалов отмечено при выжиганиях с периодичностью в 3 года (68.2 т га⁻¹).

Ключевые слова: экспериментальные выжигания, периодичность, лесные пожары, лесные горючие материалы, проводники горения, подстилка, опад.

DOI: 10.31857/S0024114824020078 EDN: REKCVQ

Пожары являются одним из основных природных факторов бореальной лесной зоны, определяющим облик современной растительности (Goldammer, Furgayev, 1996). В среднем площадь пожаров в бореальных лесах составляет от 5 до 20 млн. га в год (Conard, Ivanova, 1999; French et al., 2000; Kasischke, Bruhwiler, 2003; Stocks et al., 2003; Zhang et al., 2003; Sukhinin et al., 2004; Бондур и др., 2016; Лупян и др., 2017; Пономарев и др., 2017). Пожары воздействуют на все компоненты лесной экосистемы, изменяя ее структуру и видовой состав (Franklin et al., 2002; Angelstam, Kuuluvainen, 2004; Marozas et al., 2007; Parro et al., 2009; Berglund, Kuuluvainen, 2021), свойства почвы (Дымов и др., 2014; Думов et al., 2021), почвенную биоту (Moretti et al.,

2006; Malmström et al., 2009; Pressler et al., 2019; Silva et al., 2020; Certini et al., 2021).

Для возникновения природных пожаров необходимо наличие растительных горючих материалов, благоприятных метеорологических условий и источника возгорания (Курбатский, 1970; Pausas, Keeley, 2009; Ryan et al., 2013). Скорость накопления горючих материалов зависит от лесорастительных условий и типа растительности (Иванова, Иванов, 2020). Распространение и интенсивность пожаров в разных ландшафтах связано с физическими и химическими характеристиками горючих материалов, влажность горючих материалов и их целостность являются важными показателями (Ryan et al., 2013). Структура и фракционный состав лесных горючих материалов определяют условия возникновения и распространения пожаров (Курбатский, 1970; Цветков, 2001; Валендик и др.,

¹Работа выполнена в рамках государственного задания (№ FWES-2021-0010).

2011; Иванова и др., 2014; Kukavskay et al., 2014; Фуряев и др., 2015; Ivanova et al., 2020).

Применение контролируемого огня широко используется за рубежом для различных целей лесного хозяйства (Brown et al., 1991; Payette, 1992; Pietikäinen, Fritze, 1995; Neary et al., 1999; Ferreira et al., 2005; Bird et al., 2008; Knapp et al., 2011). Исследования, проведенные в сосновых и смешанных лесах, подтверждают эффективность применения контролируемого огня для снижения силы пожаров и природной пожарной опасности (Kauffman, Martin, 1989; Van Wagendonk, 1996; Burrows et al., 2000; Miller, Urban, 2000; Finney et al., 2005; Knapp et al., 2005). Использование контролируемых выжиганий приводит к снижению интенсивности лесных пожаров за счет снижения запасов горючих материалов, в частности проводников горения, которые определяют распространение огня (Rothermel, 1972). Для некоторых типов растительности использование контролируемых выжиганий может быть недейственным методом, так как восстановление запасов горючих материалов происходит за короткий срок (Fensham, 1992). Динамика накопления горючих материалов после контролируемых выжиганий зависит от ряда факторов: от количества несгоревшего горючего материала, свежего опада (превращение живой растительности в мертвое вещество), состава растительного покрова (инвазия травянистых видов), снижения скорости разложения после пожара.

Работы по проведению контролируемых выжиганий в России немногочисленны (Фуряев, 1966; Матвеев, 1995; Валендик и др., 2011; Иванова и др., 2022; McRae et al., 2006; Prescribed burning..., 2013). Основными целями контролируемых выжиганий являлись снижение пожарной опасности, содействие естественному возобновлению, уничтожение порубочных остатков, борьба с энтомоветителями и т.д. Динамика запасов лесных горючих материалов в зависимости от периодичности лесных пожаров в данных работах не рассматривалась. Знания о динамике горючих материалов необходимы для определения интервала повторного возгорания, а также прогнозирования силы пожара. Цель исследований — оценка влияния периодичности выжиганий на изменение структуры и динамику накопления лесных горючих материалов (ЛГМ) в средневозрастных сосняках Красноярской лесостепи.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в средневозрастных сосняках разнотравно-зеленомошных (56°22' с.ш., 92°57' в.д.) в лесостепной зоне Красноярского края. Климат района резко континентальный, средняя годовая температура воздуха — 0.5°C. Продолжительность вегетационного периода — 150 дней.

Среднегодовое количество осадков — 400 мм. Абсолютные высоты района исследований колеблются в пределах 250–300 м (Агроклиматический справочник ..., 1961; Справочник по климату СССР, 1967).

В 2014–2018 гг. в ранневесенний период проведены контролируемые выжигания разной периодичности на 4 пробных площадях (ПП) (по 0.03 га каждая). Сосняки разнотравно-зеленомошные длительного периода времени (>60 лет) не подвергались воздействию пожаров. На ПП 1 проведено однократное выжигание (2014 г.), на ПП 2 — два выжигания с периодичностью в три года (2014 и 2017 гг.), на ПП 3 — три выжигания с периодичностью в два года (2014, 2016, 2018 гг.), на ПП 4 — пять ежегодных выжиганий (2014, 2015, 2016, 2017 и 2018 гг.).

Выжигания проводили весной при благоприятных погодных условиях (низкая влажность, высокая положительная температура воздуха более 5 дней и отсутствие осадков в этот период времени) (табл.). Для успешного распространения горения по площади зажигание проводили от минерализованной полосы по направлению преобладающего ветра. При выжиганиях в течение 5 лет вся площадь на ПП 1–3 подвергалась огневому воздействию. В 2015 и 2017 гг. на ПП 4 отмечено мозаичное выгорание площади из-за недостаточного запаса лесных горючих материалов и неравномерного их распределения на площади.

Пробные площади друг от друга были разделены минерализованными полосами. Средние таксационные показатели сосновых ценозов на каждой ПП до выжиганий имели близкие характеристики: средняя высота деревьев изменялась от 19.6 до 20.1 м, средний диаметр составлял 16.7–19.2 см, запас стволовой древесины — 470.0–506.7 м³/га. Класс бонитета — I, полнота — 1.1–1.3.

Напочвенные лесные горючие материалы (ЛГМ) отбирали на 15 учетных площадках размером 20 × 25 см по методике Н.П. Курбатского (1970). Хвоя, шишки и древесная кора составляли опад. У травяно-кустарничкового и мохового покрова срезали зеленую часть. Подстилку отбирали до минерального горизонта. Запасы опада, мхов и подстилки составляли запасы проводников горения. Подrost на ПП был представлен единичными особями сосны, поэтому в отдельную группу ЛГМ не выделялся. Запасы упавших древесных горючих материалов диаметром до 7.0 см (УДГМ) определяли методом пересеченных линий до и после проведения выжиганий (Van Wagner, 1968; McRae et al., 1979). Валеж (крупные древесные остатки диаметром более 7.0 см) на ПП отсутствовал. В лабораторных условиях образцы ЛГМ высушивали до абсолютно-сухого состояния при температуре 100°–105°C.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На ПП 1 в 2014 г. проведено однократное выжигание. В результате смоделирован низовой пожар средней силы (табл.). Допожарный запас ЛГМ насчитывал 28.2 т га^{-1} , доля подстилки составила 85% ($24.0 \pm 2.71 \text{ т га}^{-1}$) (рис. 1). Запас опада был равен $2.6 \pm 0.43 \text{ т га}^{-1}$, запас живого напочвенного покрова (ЖНП) и УДГМ составил 0.9 ± 0.14 и $0.7 \pm 0.05 \text{ т га}^{-1}$ соответственно. В структуре опада преобладала хвоя (45%), на шишки и кору приходилось 24 и 26% соответственно. В общем запасе УДГМ преобладал 1 класс диаметров веточек размером 0.1–0.49 см (62%), на 2-й класс (0.5–0.99 см) приходилось 33%. Наиболее крупные УДГМ (1.0–2.99 см) равны 4.7% (3-й класс). УДГМ 4-го (3.0–4.99 см) и 5-го (5.0–6.99 см) классов диаметров отсутствовали. На запас проводников горения (подстилка, мхи и опад) приходилось 27.3 т га^{-1} .

После однократного выжигания средней силы на ПП 1 (через 5 лет) общий запас ЛГМ увеличился на 13.4% и составил 32.5 т га^{-1} . Основная доля в общем запасе ЛГМ приходилась на подстилку (84.1% или $27.4 \pm 2.05 \text{ т га}^{-1}$). Запас опада составил $3.0 \pm 0.64 \text{ т га}^{-1}$, изменилась его структура. Наибольшие значения приходились на хвою (45%) и шишки (35%). Доля УДГМ в общем запасе ЛГМ существенно не изменилась (5.7%), но увеличилась в абсолютном выражении в 2.7 раза ($1.9 \pm 0.18 \text{ т га}^{-1}$) за счет представленности 3-го класса диаметра УДГМ (63% от запаса УДГМ) и уменьшения вклада 1-го и 2-го классов диаметров до 17 и 21% соответственно. Запас проводников горения увеличился на 10% и составил 30.4 т га^{-1} . Таким образом, через 5 лет после однократного выжигания на ПП 1 наблюдалось незначительное увеличение общего запаса ЛГМ.

В течение 5 лет на ПП 2 проведено 2 контролируемых выжигания (2014 и 2017 гг.) с периодичностью в 3 года. Допожарный общий запас ЛГМ был равен 32.3 т га^{-1} (рис. 2). На лесную подстилку приходилось $27.4 \pm 5.86 \text{ т га}^{-1}$ (85% от общего запаса). Запас опада насчитывал $2.9 \pm 0.72 \text{ т га}^{-1}$, где основной вклад принадлежал хвое (38%) и шишкам (45%). Травяная ветошь и древесная кора составляли 3 и 14% соответственно. Запас ЖНП был равен 3.9% ($1.3 \pm 0.34 \text{ т га}^{-1}$). На запас УДГМ

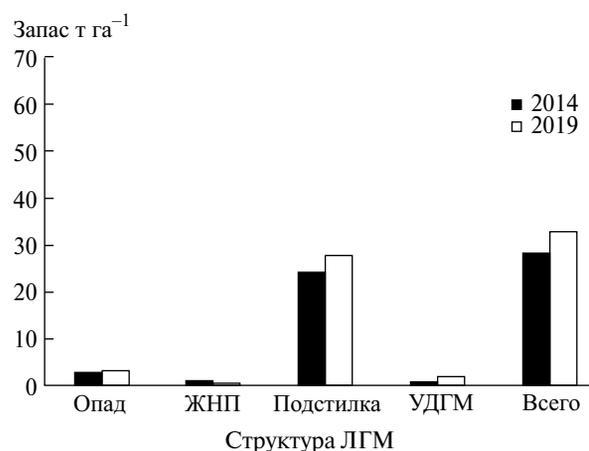


Рис. 1. Динамика ЛГМ при однократном выжигании (ПП 1).

приходилось $0.7 \pm 0.09 \text{ т га}^{-1}$ с наибольшей долей 1-го (56%) и 2-го классов диаметров (25%). УДГМ 3-го класса составили 19%. На запас проводников горения приходилось 31.5 т га^{-1} .

В результате выжигания в 2014 г. на ПП 2 развился пожар средней силы, огнем было пройдено 100% пробной площади. Через 3 года после выжигания общий запас ЛГМ увеличился в 2.1 раза, по сравнению с исходным показателем, и составил 68.2 т га^{-1} за счет увеличения запаса подстилки до $60.0 \pm 8.25 \text{ т га}^{-1}$ (88% от общего запаса ЛГМ). Запас опада увеличился с 2.9 ± 0.72 до $4.7 \pm 0.58 \text{ т га}^{-1}$. Так же, как и до пожара, основная доля в структуре опада приходилась на шишки (53%) и хвою (28%). Запас коры и травяной ветоши устанулен 16 и 3% соответственно. По сравнению с допожарным значением запас ЖНП снизился в 22.2 раза и стал равен $0.06 \pm 0.01 \text{ т га}^{-1}$. Запас УДГМ составил $3.5 \pm 0.28 \text{ т га}^{-1}$, что превысило допожарное значение в 4.9 раза. При пожаре средней силы УДГМ 1-го и 2-го классов диаметров полностью сгорели. Основной вклад в запас УДГМ принадлежал 3 классу диаметров (57%). Запас проводников горения составил 64.8 т га^{-1} . Высокий запас проводников горения может привести к возникновению естественного пожара с устойчивым и интенсивным горением, что послужит причиной гибели

Таблица. Характеристики экспериментальных выжиганий и погодные условия

Характеристики экспериментальных пожаров	Год проведения выжиганий				
	2014	2015	2016	2017	2018
Высота пламени, м	1.3	0.2	0.5	0.5–1.0	0.5
Скорость распространения, м/мин.	1.8	0.4	0.3	0.9	0.2
Влажность воздуха, %	22.0	35.5	28.1	24.2	40.0
Температура воздуха, °С	28.0	23.5	19.2	26.8	23.0
Скорость ветра, м/сек.	2.9	1.0	1.0	1.0	2.0
Глубина прогорания подстилки, см	3.0 ± 0.20	0.1 ± 0.02	0.2 ± 0.03	0.9 ± 0.86	0.7 ± 0.12

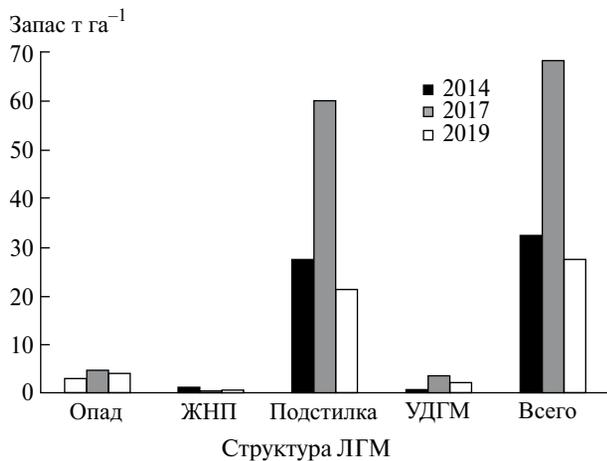


Рис. 2. Динамика ЛГМ после двукратного выжигания (ПП 2).

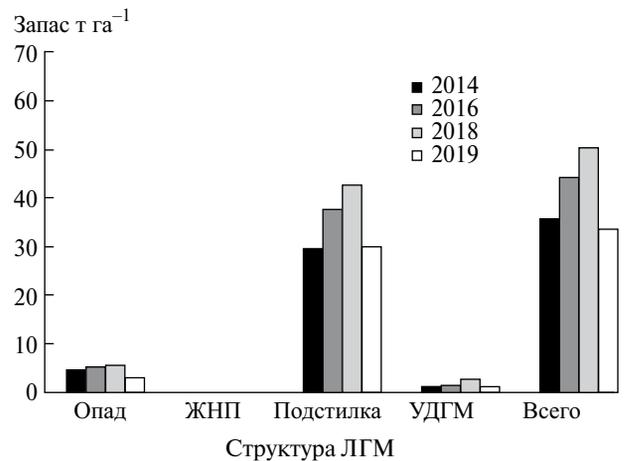


Рис. 3. Динамика ЛГМ после трехкратного выжигания (ПП 3).

древостоя. Следовательно, необходимо применение повторных выжиганий, которые будут способствовать снижению общего запаса ЛГМ.

В результате экспериментального выжигания в 2017 г. на ПП 2 развился пожар слабой силы. Запас ЛГМ через 2 года после проведения выжигания снизился до 27.5 т га^{-1} , что на 15% меньше допожарного показателя и в 2.6 раза ниже, чем после выжигания в 2014 г. Запас подстилки снизился ($21.2 \pm 8.91 \text{ т га}^{-1}$) и составил 77% от общего запаса. Лесной опад насчитывал $4.0 \pm 0.50 \text{ т га}^{-1}$. Структура опада изменилась: увеличилась доля хвои до 46% (в 2 раза), доля шишек уменьшилась до 39%. На долю травяной ветоши и коры приходилось 1.5 и 13% соответственно. Запас ЖНП составил $0.2 \pm 0.04 \text{ т га}^{-1}$. Запас УДГМ уменьшился до $2.1 \pm 0.26 \text{ т га}^{-1}$, где основной вклад приходился на 3 класс (70%). Это объясняется тем, что более мелкие классы диаметров УДГМ сгорают полностью, а обугленные фракции переходят в лесную подстилку. Вклад 1-го и 2-го классов УДГМ уменьшился до 12 и 18% соответственно. Таким образом, запас проводников горения после второго выжигания снизился на 20% от допожарного значения и составил 25.2 т га^{-1} . Двукратное выжигание с периодичностью в 3 года привело к уменьшению общего запаса ЛГМ и проводников горения по сравнению с допожарными показателями.

За 5 лет на ПП 3 проведено 3 выжигания (2014, 2016 и 2018 гг.) с периодичностью в 2 года. Допожарный общий запас ЛГМ был равен 35.7 т га^{-1} (рис. 3). Доля лесной подстилки составила 83% от общего запаса ЛГМ (или $29.6 \pm 3.73 \text{ т га}^{-1}$). На опад приходилось $4.6 \pm 1.01 \text{ т га}^{-1}$, где основной вклад принадлежал коре (24%) и хвое (66%). Доля травяной ветоши и шишек незначительна — 3 и 7%. Запас ЖНП составил $0.5 \pm 0.02 \text{ т га}^{-1}$, запас УДГМ — $1.1 \pm 0.21 \text{ т га}^{-1}$ с близкими значениями между классами: 1-й класс — 36, 2-й класс — 28 и 3-й

класс — 36%. На проводники горения приходилось 34.5 т га^{-1} .

Общий запас ЛГМ через 2 года после проведения экспериментального выжигания 2014 г. средней силы увеличился на 19% и стал равен 44.0 т га^{-1} . Доля запаса подстилки составила 85% (или 37.6 т га^{-1}), что превысило допожарный показатель. Запас опада увеличился на 11% и достиг $5.2 \pm 0.79 \text{ т га}^{-1}$. В структуре опада изменилось соотношение фракций. Снизилась доля хвои до 41%, увеличилась в 6 раз доля шишек (41%). На ветошь и кору приходилось 0.6 и 17% соответственно. Фитомасса ЖНП составила $0.09 \pm 0.01 \text{ т га}^{-1}$. Запас УДГМ увеличился незначительно, до $1.3 \pm 0.16 \text{ т га}^{-1}$. После пожара уменьшилась доля первых двух классов диаметров (18 и 20% соответственно) и увеличилась доля УДГМ 3-го класса (1.0–2.99 см) до 63%. Запас проводников горения превысил допожарное значение и составил 42.7 т га^{-1} , главным образом за счет увеличения запаса подстилки и опада.

Наибольший запас ЛГМ (50.3 т га^{-1}) на ПП 3 установлен через 2 года после второго выжигания слабой силы. Фитомасса подстилки достигла своего максимального значения $42.5 \pm 2.93 \text{ т га}^{-1}$ (84%) от общего запаса ЛГМ. Фитомасса опада составила $5.3 \pm 1.03 \text{ т га}^{-1}$. В его структуре наибольшая доля (48%) приходилась на хвою. Доля шишек в опаде снизилась до 30%. Запас ветоши и коры существенно не изменился (0.3 и 21.7% соответственно). Фитомасса ЖНП составила $0.04 \pm 0.01 \text{ т га}^{-1}$. Запас УДГМ после 2-го выжигания увеличился на 48% и достиг $2.5 \pm 0.35 \text{ т га}^{-1}$. В структуре УДГМ наибольшая доля принадлежала 3-му классу диаметров (67%), доля ветвей 1-го (16%) и 2-го классов (18%) снизилась. Запас проводников горения увеличился на 11% и составил 47.7 т га^{-1} . Таким образом, через 2 года после 2-го выжигания отмечено наибольшее значение запаса ЛГМ (50.3 т га^{-1}). Это объясняется тем, что после первых 2-х выжиганий наблюдалось увеличение запасов опада и УДГМ в межпозарные

интервалы, которые не сгорали полностью при выжиганиях, а недогоревшая часть (обуглившаяся) переходила в лесную подстилку.

На следующий год после 3-го выжигания слабой силы (2018 г.) на ПП 3 общий запас ЛГМ уменьшился на 33% (33.6 т га^{-1}). Доля подстилки составила 89% ($29.9 \pm 1.88 \text{ т га}^{-1}$). Запас опада снизился и стал равен $2.8 \pm 0.77 \text{ т га}^{-1}$. Наибольший вклад в опад внесли хвоя (39%) и шишки (44%). На долю травяной ветоши и коры приходилось 0.4 и 16% соответственно. Запас ЖНП составил $0.16 \pm 0.05 \text{ т га}^{-1}$. Отмечены наименьшие значения УДГМ ($0.8 \pm 0.15 \text{ т га}^{-1}$) за исследуемый период. Основная доля УДГМ (55%) приходилась на 3-й класс диаметров. Доля запаса первых двух классов диаметров составила 19 и 26% соответственно. В результате 3 выжиганий запас проводников горения уменьшился на 1.8 т га^{-1} , по сравнению с допожарным значением, и стал равен 32.7 т га^{-1} . Таким образом, общий запас ЛГМ и проводников горения снизился до первоначального состояния после трех пожаров (при периодичности выжиганий в 2 года).

За 5 лет (2014–2018 гг.) на ПП 4 проведено пять ежегодных выжиганий, при которых в 2015 и 2017 гг. пожары характеризовались беглым, низкоинтенсивным горением, с мозаичным выгоранием (60–70%) травяно-кустарничкового яруса и лесной подстилки. Это связано с недостаточным запасом проводников горения, которые накапливаются в течение года, и неравномерным их размещением по площади. Допожарный запас ЛГМ на ПП 4 насчитывал 21.5 т га^{-1} (рис. 4) с долей участия подстилки 80% ($17.2 \pm 0.50 \text{ т га}^{-1}$). Запас опада был равен $2.9 \pm 0.77 \text{ т га}^{-1}$ с преобладанием хвои (51%). Запасы шишек и коры имели близкие значения (22 и 23% соответственно). Доля травяной ветоши составляла 4.7% от запаса опада. Запас ЖНП характеризовался низкими значениями $0.6 \pm 0.15 \text{ т га}^{-1}$. Запас УДГМ достигал $0.8 \pm 0.07 \text{ т га}^{-1}$ с преобладанием 1 класса (48%). Доля 2-го класса составляла

28%, доля 3-го — 24% соответственно. На запас проводников горения приходилось 20.5 т га^{-1} .

На следующий год после первого выжигания (пожар средней силы) запас ЛГМ на ПП 4 увеличился на 45% (39.2 т га^{-1}). Доля подстилки составила 88% ($34.4 \pm 3.61 \text{ т га}^{-1}$) от общего запаса. Запас опада увеличился и стал равен $3.5 \pm 0.20 \text{ т га}^{-1}$. Основную часть опада составляли шишки (52%). Доля хвои уменьшилась до 31%. Запас ветоши и коры установлен 1 и 16% соответственно. На запас ЖНП приходилось $0.13 \pm 0.04 \text{ т га}^{-1}$. Запас УДГМ увеличился до $1.2 \pm 0.15 \text{ т га}^{-1}$ с преобладанием 3-го класса (67%). Вклад 1-го (19%) и 2-го (15%) классов значительно сократился. Запас проводников горения достиг 37.9 т га^{-1} (увеличился в 1.9 раза).

Общий запас ЛГМ после 2-го выжигания (пожар слабой силы) на ПП 4 достиг 55.8 т га^{-1} , что значительно превысило его предыдущие значения. Доля запаса подстилки составила 90% ($50.5 \pm 6.97 \text{ т га}^{-1}$). На опад приходилось $4.2 \pm 1.36 \text{ т га}^{-1}$ с наибольшей долей шишек (39%) и хвои (42%). Доля травяной ветоши и коры составляла 0.9 и 18%. Фитомасса ЖНП имела низкие значения $0.05 \pm 0.01 \text{ т га}^{-1}$. Запас УДГМ сократился до $1.09 \pm 0.20 \text{ т га}^{-1}$. На 3-й класс диаметров ветвей пришлось 58%. Доля 1-го и 2-го классов диаметров ветвей установлена 20 и 23% соответственно. Запас проводников горения после второго выжигания равен 54.7 т га^{-1} .

После проведения 3-го выжигания слабой силы отмечено наибольшее значение общего запаса ЛГМ (65.4 т га^{-1}). Доля подстилки в общем запасе увеличилась до 92%. На опад пришлось $3.0 \pm 0.92 \text{ т га}^{-1}$, где наибольший вклад принадлежал запасу шишек (35%) и хвои (40%). Запас коры (25%) и ветоши (0.5%) существенно не изменился. Установлено минимальное значение фитомассы ЖНП за исследуемый период — $0.01 \pm 0.01 \text{ т га}^{-1}$, что связано с деградацией живого напочвенного покрова в результате ежегодного влияния пирогенного фактора. Запас УДГМ составил $2.2 \pm 0.24 \text{ т га}^{-1}$. Половина запаса УДГМ (50%) приходилась на 3-й класс диаметров (1.0–2.99 см). Первые два класса диаметров имели близкие значения (1 класс — 24 и 2–26%). Запас проводников горения превысил допожарное значение в 3.1 раза и достиг 63.2 т га^{-1} . После трех ежегодных пожаров общий запас ЛГМ имел тенденцию к накоплению, в связи с чем потенциальная горимость соснового фитоценоза возросла.

После 4-го выжигания средней силы на ПП 4 общий запас ЛГМ снизился на 31% и составил 44.8 т га^{-1} . Запас подстилки был равен 88% от общего запаса ЛГМ. Запас опада сократился по сравнению с предыдущим показателем до $2.8 \pm 0.71 \text{ т га}^{-1}$. В структуре опада отмечено перераспределение фракций. Доля хвои увеличилась в 1.5 раза (60%), доля шишек уменьшилась до 28%. Запас ветоши и коры стал равен 0.3 и 12% соответственно. Запас ЖНП составил $0.3 \pm 0.04 \text{ т га}^{-1}$.

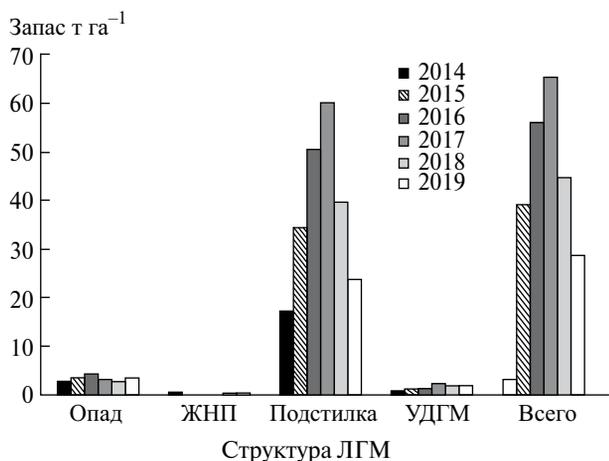


Рис. 4. Динамика ЛГМ после пятикратного ежегодного выжигания (ПП 4).

Запас УДГМ уменьшился до 1.7 ± 0.29 т га⁻¹ за счет сгорания УДГМ 1-го и 2-го классов, где их доля составила 14 и 13.5% соответственно. В структуре запаса УДГМ увеличилась доля 3 класса диаметров (72%). Запас проводников горения на ПП 4 после четвертого выжигания уменьшился на 33% и стал равен 42.4 т га⁻¹, что превысило допожарное значение более чем в 2 раза.

После 5-го выжигания слабой силы общий запас ЛГМ составил 29.0 т га⁻¹. Запас подстилки насчитывал 23.7 ± 1.32 т га⁻¹ (82% от общего запаса ЛГМ). Запас опада увеличился до 3.5 ± 0.98 т га⁻¹, где основная доля приходится на шишки (27%) и хвою (57%). Запас травяной ветоши и коры составил 0.2 и 16% соответственно. Фитомасса ЖНП имела низкие значения (0.08 ± 0.01 т га⁻¹). На запас УДГМ приходилось 1.8 ± 0.17 т га⁻¹, где основная доля (70%) соответствовала УДГМ 3-го класса диаметров. На УДГМ 1-го и 2-го классов приходилось 10 и 19% соответственно. После пятого выжигания запас проводников горения уменьшается до 27.2 т га⁻¹.

Таким образом, после проведения трех ежегодных выжиганий отмечено наибольшее значение запаса проводников горения (63.2 т га⁻¹) за весь период наблюдений, в результате двух последующих выжиганий данный показатель снизился до исходного (допожарного) значения.

ВЫВОДЫ

1. При проведении однократного выжигания на 5-й год исследований общий запас лесных горючих материалов увеличился на 13.4%. Запас проводников горения увеличился на 10.3%, по сравнению с допожарным значением, и составил 30.4 т га⁻¹.

2. При периодичности выжиганий в 3 года наблюдалось увеличение общего запаса лесных горючих материалов в 2.1 раза (68.2 т га⁻¹) на третий год наблюдений после первого выжигания. После 2-го выжигания общий запас лесных горючих материалов снизился до 27.5 т га⁻¹. Запас проводников горения составил 25.2 т га⁻¹.

3. После выжиганий с периодичностью в 2 года общий запас лесных горючих материалов увеличился после 2-го выжигания и достиг 50.3 т га⁻¹, что на 29% больше допожарного значения. После третьего огневого воздействия общий запас лесных горючих материалов снизился до 32.7 т га⁻¹, что ниже допожарного показателя.

4. При ежегодных выжиганиях на третий год отмечен наибольший запас лесных горючих материалов (65.4 т га⁻¹), запас проводников горения достиг критического показателя и составил 63.2 т га⁻¹. После последующих выжиганий (на 5-й год) отмечено снижение общего запаса лесных горючих материалов до 29.0 т га⁻¹.

5. Периодичность пожаров оказала существенное влияние на динамику запаса лесных горючих материалов и его структуру. Применение выжиганий с разной периодичностью позволяет регулировать запасы лесных горючих материалов, а также снизить возросшую потенциальную горимость насаждений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской АО. Л.: Гидрометеоздат, 1961. 268 с.
- Бондур В.Г., Гордо К.А., Кладов В.Л. Пространственно-временные распределения площадей природных пожаров и эмиссий углеродсодержащих газов и аэрозолей на территории Северной Евразии по данным космического мониторинга // Исследование Земли из космоса. 2016. № 6. С. 3–20.
- Валендик Э.Н., Верховец С.В., Кисляхов Е.К., Иванова Г.А., Брюханов А.В., Косов И.В., Голдаммер Й. Технологии контролируемых выжиганий в лесах Сибири. Красноярск: Сибирский фед. университет, 2011. 160 с.
- Дымов А.А., Дубровский Ю.А., Габов Д.Н. Пирогенные изменения подзолов иллювиально-железистых (средняя тайга, Республика Коми) // Почвоведение. 2014. № 2. С. 144–154.
- Иванова Г.А., Иванов В.А. Зональность лесных горючих материалов и их пирогенная трансформация в сосняках Средней Сибири // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2020. № 4 (376). С. 9–26.
- Иванова Г.А., Конрад С.Г., Макрае Д.Д., Безкоровайная И.Н., Богородская А.В., Жила С.В., Иванов В.А., Иванов А.В., Ковалева Н.М., Краснощекова Е.Н., Кукавская Е.А., Орешков Д.Н., Перевозникова В.Д., Самсонов Ю.Н., Сорокин Н.Д., Тарасов П.А., Цветков П.А., Шишкин А.С. Воздействие пожаров на компоненты экосистемы среднетаежных сосняков Сибири. Новосибирск: Наука, 2014. 232 с.
- Иванова Г.А., Кукавская Е.А., Безкоровайная И.Н., Богородская А.В., Жила С.В., Иванов В.А., Ковалева Н.М., Краснощекова Е.Н., Тарасов П.А. Воздействие пожаров на светлехвойные леса Нижнего Приангарья. Новосибирск: Наука, 2022. 204 с.
- Курбатский Н.П. Исследование количества и свойств горючих материалов // Вопросы лесной пирологии. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1970. С. 5–58.
- Лулян Е.А., Барталев С.А., Балашов И.Б., Егоров Б.А., Еришов Д.Б., Кобец Д.А., Сенько К.С., Стыценко Ф.Б., Сычугов И.Г. Спутниковый мониторинг лесных пожаров в 21 веке на территории российской федерации (цифры и факты по данным детектирования активного горения) // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2017. Т. 14. № 6. С. 158–175.
- Матвеев П.М. Влияние лесовозобновительных выжиганий на средоформирующие функции северотаежных лиственничников Восточной Сибири // Информационный листок. М.: ВНИЦлесресурс, 1995. С. 60–61.
- Пономарев Е.И., Швецов Е.Г., Усатая Ю.О. Регистрация энергетических характеристик пожаров в лесах Сибири дистанционными средствами // Исследование Земли из космоса. 2017. № 4. С. 3–11.

- Справочник по климату СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1967. Вып. 21. Ч. II. 504 с.
- Фуряев В.В. Шелкопрядники тайги и их выжигание. М.: Наука, 1966. 92 с.
- Фуряев В.В., Самсоненко С.Д., Фуряев И.В. Пирологическая характеристика комплексов напочвенных горючих материалов в доминирующих типах леса Верхне-Обско-го массива (юго-восток Западной Сибири) // Лесное хозяйство. 2015. № 1. С. 36–37.
- Цветков П.А. Запасы горючих материалов в лесах северо-востока Эвенкии // Лесное хозяйство. 2001. № 4. С. 33–35.
- Angelstam P., Kuuluvainen T. Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: A European perspective // Ecological Bulletins. 2004. V. 51. P. 117–136.
- Berglund H., Kuuluvainen T. Representative boreal forest habitats in northern Europe, and a revised model for ecosystem management and biodiversity conservation // Ambio. 2021. V. 50. P. 1003–1017.
- Bird R.B., Bird W.D., Codding B.F., Parker C.H., Jones J.H. The 'fire stick farming' hypothesis: Australian Aboriginal foraging strategies, biodiversity, and anthropogenic fire mosaics // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2008. V. 105. P. 796–801.
- Brown J.K., Reinhardt E.D., Fischer W.C. Predicting duff and woody fuel consumption in Northern Idaho prescribed fires // Forest Science. 1991. V. 37. № 6. P. 1550–1566.
- Burrows N.D., Ward B., Robinson A.D. Behaviour and some impacts of a large wildfire in the Gngangara maritime pine (*Pinus pinaster*) plantation, Western Australia // CALM Science. 2000. V. 3. P. 251–260.
- Certini G., Moya D., Lucas-Borja M., Mastrodonato G. The impact of fire on soil-dwelling biota: A review // Forest Ecology and Management. 2021. V. 488. P. 118989.
- Conard S.G., Ivanova G.A. Wildfire in Russian boreal forests — potential impacts of fire regime characteristics on emissions and global carbon balance estimates // Environmental Pollution. 1999. V. 98. № 3. P. 305–313.
- Dymov A.A., Startsev V.V., Milanovsky E.Y., Valdes-Korovkin I.A., Farkhodov Y.R., Yudina A.V., Donnerhack O., Guggenberger G. Soils and soil organic matter transformations during the two years after a low-intensity surface fire (subpolar Ural, Russia) // Geoderma. 2021. V. 404. P. 115278.
- Fensham R.J. The management implications of fine fuel dynamics in bushlands surrounding Hobart, Tasmania // Journal of Environmental Management. 1992. V. 36. P. 301–320.
- Ferreira A.J.D., Coelho C.O. A., Boulet A.K., Leighton-Boyce G., Keizer J.J., Ritsema C.J. Influence of burning intensity on water repellency and hydrological processes at forest and shrub sites in Portugal // Australian Journal of Soil Research. 2005. V. 43. P. 327–336.
- Finney M.A., McHugh C.W., Genfell I.C. Stand- and landscape-level effects of prescribed burning on two Arizona wildfires // Canadian Journal of Forest Research. 2005. V. 35. P. 1714–1722.
- Franklin J.F., Spies T.A., Pelt R.V., Carey A.B., Thornburgh D.A., Berg D.R., Lindenmayer D.B., Harmon M.E., Keeton W.S., Shaw D.C., Bible K., Chen J. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example // Forest Ecology and Management. 2002. V. 155. № 1–3. P. 399–423.
- French N.F.H., Kasischke E.S., Stocks B.J., Mudd J.P., Martell D.L., Lee B.S. Carbon release from fires in North American boreal forests // Fire, Climate Change, and Carbon Cycling in the Boreal Forest. Springer-Verlag, New York, 2000. P. 377–388.
- Goldammer J.G., Furyaev, V.V. Fire in ecosystems of boreal Eurasia. Dordrecht: Springer, Netherlands, 1996. 528 p.
- Ivanova G.A., Kukavskaya E.A., Ivanov V.A., Conard S.G., McRae D.J. Fuel characteristics, loads and consumption in Scots pine forests of central Siberia // Journal of Forestry Research. 2020. V. 31. № 6. P. 2507–2524.
- Kasischke E.S., Bruhwiler L.M. Emissions of carbon dioxide, carbon monoxide and methane from boreal forest fires in 1998 // Journal of Geophysical Research. 2003. V. 108. P. 2–16.
- Kauffman J.B., Martin R.E. Fire behavior, fuel consumption, and forest-floor changes following prescribed understory fires in Sierra Nevada mixed conifer forests // Canadian Journal of Forest Research. 1989. V. 19. P. 455–462.
- Knapp E.E., Keeley J.E., Ballenger E.A., Brennan T.J. Fuel reduction and coarse woody debris dynamics with early and late season prescribed fire in a Sierra Nevada mixed conifer forest // Forest Ecology and Management. 2005. V. 208. № 1–3. P. 383–397.
- Knapp E.E., Varner J.M., Busse M.D., Skinner C.N., Shestak C.A. Behaviour and effects of prescribed fire in masticated fuelbeds // International Journal of Wildland Fire. 2011. V. 20. № 8. P. 932–945.
- Kukavskaya E.A., Ivanova G.A., Conard S.G., McRae D.J., Ivanov V.A. Biomass dynamics of central Siberian Scots pine forests following surface fires of varying severity // International Journal of Wildland Fire. 2014. V. 23. № 6. P. 872–886.
- Malmström A., Persson T., Ahlström K., Gongalsky K.B., Bengtsson J. Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest // Applied Soil Ecology. 2009. V. 43. № 1. P. 61–74.
- Marozas V., Racinskas J., Bartkevicius E. Dynamics of ground vegetation after surface fires in hemiboreal *Pinus sylvestris* forests // Forest Ecology and Management. 2007. V. 250. № 1–2. P. 47–55.
- McRae D.J., Conard S.G., Ivanova G.A., Sukhinin A.I., Baker S.P., Samsonov Y.N., Blake T.W., Ivanov V.A., Ivanov A.V., Churkina T.V., Hao W.M., Koutzenogij K.P., Kovaleva N.M. Variability of fire behavior, fire effects, and emissions in Scotch pine forests of Central Siberia // Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change. 2006. V. 11. № 1. P. 45–74.
- McRae D.J., Alexander M.E., Stocks B.J. Measurement of fuels and fire behavior on prescribed burns // Canadian Forestry Service, Great Lakes Forest Research Centre, Sault Ste. Marie, ON. Information Report O-X-287. 1979. 44 p.
- Miller C., Urban D.L. Modeling the effects of fire management alternatives on Sierra Nevada mixed-conifer forests // Ecological Applications. 2000. V. 10. № 1. P. 85–94.
- Moretti M., Duelli P., Obrist M.K. Biodiversity and resilience of arthropod communities after fire disturbance in temperate forests // Oecologia. 2006. V. 149. P. 312–327.
- Neary D.G., Klopatek C.C., DeBano L.F., Ffolliott P.F. Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis // Forest Ecology and Management. 1999. V. 122. P. 51–71.

- Parro K., Köster K., Jögiste K., Vodde F.* Vegetation dynamics in a fire damaged forest area: the response of major ground vegetation species // *Baltic Forestry*. 2009. V. 15. № 2. P. 206–215.
- Pausas J.G., Keeley J.E.* A burning story: the role of fire in the history of life // *Bioscience*. 2009. № 59. P. 593–601.
- Payette S.* Fire as a controlling process in the North American boreal forest // *A Systems Analysis of the Global Boreal Forest*. Cambridge University Press, 1992. P. 144–169.
- Pietikäinen J., Fritze H.* Clear-cutting and prescribed burning in coniferous forest: comparison of effects on soil fungal and total microbial biomass, respiration activity and nitrification // *Soil Biology and Biochemistry*. 1995. V. 27. № 1. P. 101–109.
- Prescribed burning in Russia and neighbouring temperate-boreal Eurasia. A publication of the Global Fire Monitoring Center (GFMC) / J.G. Goldammer (Ed.). Dordrecht: Kessel Publ. House, 2013. 326 p.
- Pressler Y., Moore J.C., Cotrufo M.F.* Belowground community responses to fire: meta-analysis reveals contrasting responses of soil microorganisms and mesofauna // *Oikos*. 2019. V. 128. № 3. P. 309–327.
- Rothermel R.C.* A mathematical model for fire spread predictions in wildland fires. Research Paper INT-115. Ogden, UT: US Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station, 1972. P. 40.
- Ryan K.C., Knapp E.E., Varner J.M.* Prescribed fire in North American forests and woodlands: history, current practice, and challenges // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2013. V. 11. P. 15–24.
- Silva F.D., Portella A.C.F., Giongo M.* Meta-analysis of studies on the effect of fire on forest biomes in relation to fungal microorganisms // *Advances in Forestry Science*. 2020. V. 7. № 1. P. 931–938.
- Stocks B.J., Mason J.A., Todd J.B., Bosch E.M., Wotton B.M., Amiro B.D., Flannigan, M.D., Hirsch K.G., Logan K.A., Martell D.L., Skinner W.R.* Large forest fires in Canada, 1959–1997 // *Journal of Geophysical Research*. 2003. V. 108. P. 1–12.
- Sukhinin A.I., French N.H.F., Kasischke E.S., Hewson J.H., Soja A.J., Csiszar I.A., Hyer E.J., Loboda T., Conrad S.G., Romasko V.I., Pavlichenko E.A., Miskiv S.I., Slinkina O.A.* AVHRR-based mapping of fires in Russia: new products for fire management and carbon cycle studies // *Remote Sensing of Environment*. 2004. V. 93. № 4. P. 546–564.
- Van Wagner C.E.* The line intersect method in forest fuel sampling // *Forest Science*. 1968. V. 14. № 1. P. 20–26.
- Van Wagtenonk J.W.* Use of a deterministic fire growth model to test fuel treatments // *Sierra Nevada Ecosystem Project: Final report to Congress, Assessments and scientific basis for management options*. Davis: University of California, Centers for Water and Wildland Resources, 1996. V. 2. P. 1155–1165.
- Zhang Y.-H., Wooster M.J., Tutubalina O., Perry G.L.W.* Monthly burned area and forest fire carbon emission estimates for the Russian Federation from SPOT VGT // *Remote Sensing of Environment*. 2003. V. 87. № 1. P. 1–15.

Influence of the Periodicity of Ground Fires in Middle-Aged Pine Forests on the Combustible Materials Stocks

R. S. Sobachkin^{1*}, N. M. Kovaleva¹

¹Forest Institute, Siberian Branch of the RAS, Akademgorodok, 50 bldg. 28, Krasnoyarsk, 660036 Russia

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

Significant areas of forest are annually exposed to fires in the Krasnoyarsk Territory. Fires transform forest areas and change the stocks and structure of combustible materials. Information on the dynamics of forest fuel accumulation can serve as a basis for managing the pyrogenic resistance of forest areas. The purpose of the research is to assess the impact of early spring ground fires of different frequencies on the structure and stocks of combustible materials in forests. Experimental fires were carried out in middle-aged mixed-grass-green-moss pine forests in the forest-steppe zone of the Krasnoyarsk Territory. Experimental fires were simulated with different periodicities (annual, with an interval of 2–3 years and a singular one). Regardless of periodicity, the experimental fires led to an increase of combustible materials stocks in 2–3 years after fires. Repeated burnings reduced the stocks of combustible materials close to pre-fire values. The structure of combustible materials has changed, which has led to a decrease in potential flammability of pine forests. The proportion of needles and bark in litter has decreased, and the proportion of cones has increased. Fires led to a redistribution of deadwood classes towards larger diameters. During the research period (2014–2018), the largest reserve of forest fuel loads was noted on the plot with triennial fires (68.2 t ha⁻¹).

Key words: experimental fires, frequency, forest fires, combustible materials in forests, combustion conductors, forest floor, litter.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the state contract № FWES-2021-0010.

REFERENCES

- Agroklimaticheskii spravochnik po Krasnoyarskomu krayu i Tuvinskoi avtonomnoi oblasti* (Handbook of agroclimatic features in Krasnoyarsk krai and Tuva autonomous oblast), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1961, 268 p.
- Angelstam P., Kuuluvainen T., Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: A European perspective, *Ecological Bulletins*, 2004, Vol. 51, pp. 117–136.
- Berglund H., Kuuluvainen T., Representative boreal forest habitats in northern Europe, and a revised model for ecosystem management and biodiversity conservation, *Ambio*, 2021, Vol. 50, pp. 1003–1017.
- Bird R.B., Bird W.D., Codding B.F., Parker C.H., Jones J.H., The ‘fire stick farming’ hypothesis: Australian Aboriginal foraging strategies, biodiversity, and anthropogenic fire mosaics, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, Vol. 105, pp. 796–801.
- Bondur V.G., Gordo K.A., Klavov V.L., Prostranstvenno-vremennye raspredeleniya ploshchadei prirodnykh pozharov i emissii uglerodsoderzhashchikh gazov i aerorozolei na territorii Severnoi Evrazii po dannym kosmicheskogo monitoringa (Spatiotemporal distributions of areas of natural fires and emissions of carbon-containing gases and aerosols on the territory of Northern Eurasia according to space monitoring data), *Issledovanie Zemli iz kosmosa*, 2016, No. 6, pp. 3–20.
- Brown J.K., Reinhardt E.D., Fischer W.C., Predicting duff and woody fuel consumption in Northern Idaho prescribed fires, *Forest Science*, 1991, Vol. 37, No. 6, pp. 1550–1566.
- Burrows N.D., Ward B., Robinson A.D., Behaviour and some impacts of a large wildfire in the Gngangara maritime pine (*Pinus pinaster*) plantation, Western Australia, *CALM Science*, 2000, Vol. 3, pp. 251–260.
- Certini G., Moya D., Lucas-Borja M., Mastrodonato G., The impact of fire on soil-dwelling biota: A review, *Forest Ecology and Management*, 2021, Vol. 488, pp. 118989.
- Conard S.G., Ivanova G.A., Wildfire in Russian boreal forests — potential impacts of fire regime characteristics on emissions and global carbon balance estimates, *Environmental Pollution*, 1999, Vol. 98, pp. 305–313.
- Dymov A.A., Startsev V.V., Milanovsky E.Y., Valdes-Korovkin I. A., Farkhodov Y.R., Yudina A.V., Donnerhack O., Guggenberger G., Soils and soil organic matter transformations during the two years after a low-intensity surface fire (subpolar Ural, Russia), *Geoderma*, 2021, Vol. 404, pp. 115278.
- Dymov A.A., Dubrovskii Yu.A., Gabov D.N., Pirogennye izmeneniya podzolov illuvial’no-zhelezistykh (srednyaya taiga, Respublika Komi) (Pyrogenic changes in illuvial-feruginous podzols (Middle taiga, Komi Republic)), *Pochvovedenie*, 2014, No. 2, pp. 144–154.
- Fensham R.J., The management implications of fine fuel dynamics in bushlands surrounding Hobart, Tasmania, *Journal of Environmental Management*, 1992, Vol. 36, pp. 301–320.
- Ferreira A.J. D., Coelho C.O. A., Boulet A.K., Leighton-Boyce G., Keizer J.J., Ritsema C.J., Influence of burning intensity on water repellency and hydrological processes at forest and shrub sites in Portugal, *Australian Journal of Soil Research*, 2005, Vol. 43, pp. 327–336.
- Finney M.A., McHugh C. W., Genfell I.C., Stand- and landscape-level effects of prescribed burning on two Arizona wildfires, *Canadian Journal of Forest Research*, 2005, Vol. 35, pp. 1714–1722.
- Franklin J.F., Spies T.A., Pelt R.V., Carey A.B., Thornburgh D. A., Berg D.R., Lindenmayer D.B., Harmon M.E., Keeton W.S., Shaw D.C., Bible K., Chen J., Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example, *Forest Ecology and Management*, 2002, Vol. 155, pp. 399–423.
- French N.F. H., Kasischke E.S., Stocks B.J., Mudd J.P., Martell D.L., Lee B.S., *Carbon release from fires in North American boreal forests*. In: Kasischke, E. S., Stocks, B. J. (Eds.), *Fire, Climate Change, and Carbon Cycling in the Boreal Forest*. Springer-Verlag, New York, 2000, pp. 377–388.
- Furyaev V.V., *Shelkopryadniki tajgi i ix vyzhiganie* (Silkworms of the taiga and their burning), Moscow: Nauka, 1966, 92 p.
- Furyaev V.V., Samsonenko S.D., Furyaev I.V., Pirologicheskaya kharakteristika kompleksov napochvennykh goryuchikh materialov v dominiruyushchikh tipakh lesa Verkhne-Obsskogo massiva (yugo-vostok Zapadnoi Sibiri) (Pyrological characteristics of complexes of ground combustible materials in the dominant forest types of the Upper Ob massif (southeast of Western Siberia)), *Lesnoe khozyaistvo*, 2015, No. 1, pp. 36–37.
- Goldammer J.G., Furyaev, V. V., *Fire in ecosystems of boreal Eurasia*, Dordrecht: Springer, Netherlands, 1996, 528 p.
- Ivanova G.A., Ivanov V.A., Zonal’nost’ lesnykh goryuchikh materialov i ikh pirogennaya transformatsiya v sosnyakakh Srednei Sibiri (Zoning of forest combustible materials and their pyrogenic transformation in pine forests of Central Siberia), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2020, No. 4, (376). pp. 9–26.
- Ivanova G.A., Konard S.G., Makrae D.D., Bezkorovainaya I.N., Bogorodskaya A.V., Zhila S.V., Ivanov V.A., Ivanov A.V., Kovaleva N.M., Krasnoshchekova E.N., Kukavskaya E.A., Oreshkov D.N., Perevoznikova V.D., Samsonov Yu.N., Sorokin N.D., Tarasov P.A., Tsvetkov P.A., Shishkin A.S., *Vozdeistvie pozharov na komponenty ekosistemy srednetaezhnykh sosnyakov Sibiri* (The effect of fires on ecosystem components in pine forests of the middle taiga in Siberia), Novosibirsk: Nauka, 2014, 232 p.
- Ivanova G.A., Kukavskaya E.A., Bezkorovainaya I.N., Bogorodskaya A.V., Zhila S.V., Ivanov V.A., Kovaleva N.M., Krasnoshchekova E.N., Tarasov P.A. *Vozdeistvie pozharov na svetlokhvoinnye lesa Nizhnego Priangar’ya* (Impact of fires on light coniferous forests of the Lower Angara region), Novosibirsk: Nauka, 2022, 204 p.
- Ivanova G.A., Kukavskaya E.A., Ivanov V.A., Conard S.G., McRae D.J., Fuel characteristics, loads and consumption in Scots pine forests of central Siberia, *Journal of Forestry Research*, 2020, Vol. 31, No. 6, pp. 2507–2524.
- Kasischke E.S., Bruhwiler L.M., Emissions of carbon dioxide, carbon monoxide and methane from boreal forest fires in 1998, *Journal of Geophysical Research*, 2003, Vol. 108, pp. 2–16.
- Kauffman J.B., Martin R.E., Fire behavior, fuel consumption, and forest-floor changes following prescribed understory fires in Sierra Nevada mixed conifer forests, *Canadian Journal of Forest Research*, 1989, Vol. 19, pp. 455–462.
- Knapp E.E., Keeley J.E., Ballenger E.A., Brennan T.J., Fuel reduction and coarse woody debris dynamics with early and late season prescribed fire in a Sierra Nevada mixed conifer forest, *Forest Ecology and Management*, 2005, Vol. 208, pp. 383–397.
- Knapp E.E., Varner J.M., Busse M.D., Skinner C.N., Shestak C.A., Behaviour and effects of prescribed fire in

- masticated fuelbeds, *International Journal of Wildland Fire*, 2011, Vol. 20, No 8, pp. 932–945.
- Kukavskay E.A., Ivanova G.A., Conard S.G., McRae D.J., Ivanov V.A., Biomass dynamics of central Siberian Scots pine forests following surface fires of varying severity, *International Journal of Wildland Fire*, 2014, No. 23(6), pp. 872–886.
- Kurbatskii N.P., Issledovanie kolichestva i svoystv goryuchikh materialov (Studying amounts and properties of forest fuel), In: *Voprosy lesnoi pirologii* (Challenges of the forest pyrology), Krasnoyarsk: Izd-vo ILiD SO AN SSSR, 1970, pp. 5–58.
- Lupyan E.A., Bartalev S.A., Balashov I.B., Egorov B.A., Ershov D.B., Kobets D.A., Sen'ko K.S., Stytsenko F.B., Sychugov I.G., Sputnikovyi monitoring lesnykh pozharov v 21 veke na territorii rossiiskoi federatsii (tsifry i fakty po dannym detektirovaniya aktivnogo goreniya) (Satellite monitoring of forest fires in the 21st century on the territory of the Russian Federation (figures and facts based on active burning detection data)), *Sovremennyye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2017, Vol. 14, No. 6, pp. 158–175.
- Malmström A., Persson T., Ahlström K., Gongalsky K.B., Bengtsson J., Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest, *Applied Soil Ecology*, 2009, Vol. 43, pp. 61–74.
- Marozas V., Racinskas J., Bartkevicius E., Dynamics of ground vegetation after surface fires in hemiboreal *Pinus sylvestris* forests, *Forest Ecology and Management*, 2007, Vol. 250, pp. 47–55.
- Matveev P.M., Vliyaniye lesovozobnovitel'nykh vyzhiganiy na srediformiruyushchie funktsii severotaezhnykh listvennichnikov Vostochnoi Sibiri (The influence of reforestation burning on the environment-forming functions of northern taiga larch trees in Eastern Siberia), In: *Informatsionnyi listok* (Fact sheet), Moscow: VNIITslesresurs, 1995, pp. 60–61.
- McRae D.J., Conard S.G., Ivanova G.A., Sukhinin A.I., Baker S.P., Samsonov Y.N., Blake T.W., Ivanov V.A., Ivanov A.V., Churkina T.V., Hao W.M., Koutzenogij K.P., Kovaleva N.M., Variability of fire behavior, fire effects, and emissions in Scotch pine forests of Central Siberia, *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 2006, Vol. 11, Iss. 1, pp. 45–74.
- McRae D.J., Alexander M.E., Stocks B.J., Measurement of fuels and fire behavior on prescribed burns, *Canadian forestry service department of the environment report*, 1979, No. 0-X-287, 44 p.
- Miller C., Urban D.L. Modeling the effects of fire management alternatives on Sierra Nevada mixed-conifer forests, *Ecological Applications*, 2000, Vol. 10, pp. 85–94.
- Moretti M., Duelli P., Obrist M.K., Biodiversity and resilience of arthropod communities after fire disturbance in temperate forests, *Oecologia*, 2006, Vol. 149, pp. 312–327.
- Neary D.G., Klopatek C.C., DeBano L. F., Ffolliott P.F., Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis, *Forest Ecology and Management*, 1999, Vol. 122, pp. 51–71.
- Parro K., Köster K., Jögiste K., Vodde F., Vegetation dynamics in a fire damaged forest area: the response of major ground vegetation species, *Baltic Forestry*, 2009, Vol. 15, pp. 206–215.
- Pausas J.G., Keeley J.E., A burning story: the role of fire in the history of life, *Bioscience*, 2009, No. 59, pp. 593–601.
- Payette S., Fire as a controlling process in the North American boreal forest / A Systems Analysis of the Global Boreal Forest, Cambridge University Press, 1992, P. 144–169.
- Pietikäinen J., Fritze H., Clear-cutting and prescribed burning in coniferous forest: comparison of effects on soil fungal and total microbial biomass, respiration activity and nitrification, *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, Vol. 27, Iss. 1, pp. 101–109.
- Ponomarev E.I., Shvetsov E.G., Usataya Yu.O., Registratsiya energeticheskikh kharakteristik pozharov v lesakh Sibiri distantsionnymi sredstvami (Registration of energy characteristics of fires in Siberian forests by remote means), *Issledovanie Zemli iz kosmosa*, 2017, No. 4, pp. 3–11.
- Prescribed burning in Russia and neighbouring temperate-boreal Eurasia*, A publication of the Global Fire Monitoring Center (GFMC), Dordrecht: Kessel Publ. House, 2013, 326 p.
- Pressler Y., Moore J.C., Cotrufo M.F., Belowground community responses to fire: meta-analysis reveals contrasting responses of soil microorganisms and mesofauna, *Oikos*, 2019, Vol. 128, No. 3, pp. 309–327.
- Rothermel R.C., A mathematical model for fire spread predictions in wildland fires, *Research Paper INT-115*, Ogden, UT: US Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station, 1972, pp. 40.
- Ryan K.C., Knapp E.E., Varner J.M., Prescribed fire in North American forests and woodlands: history, current practice, and challenges, *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2013, Vol. 11, pp. 15–24.
- Silva F. D., Portella A.C. F., Giongo M., Meta-analysis of studies on the effect of fire on forest biomes in relation to fungal microorganisms, *Advances in Forestry Science*, 2020, Vol. 7, No. 1, pp. 931–938.
- Spravochnik po klimatu SSSR* (USSR climate data), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1967, Vol. 21, Part 2, 504 p.
- Stocks B.J., Mason J.A., Todd J.B., Bosch E.M., Wotton B.M., Amiro B.D., Flannigan, M. D., Hirsch K.G., Logan K.A., Martell D.L., Skinner W.R., Large forest fires in Canada, 1959–1997, *Journal of Geophysical Research*, 2003, Vol. 108, pp. 1–12.
- Sukhinin A.I., French N.H. F., Kasischke E.S., Hewson J.H., Soja A.J., Csiszar I.A., Hyer E.J., Loboda T., Conrad S.G., Romasko V.I., Pavlichenko E.A., Miskiv S.I., Slinkina O.A., AVHRR-based mapping of fires in Russia: new products for fire management and carbon cycle studies, *Remote Sensing of Environment*, 2004, Vol. 93, pp. 546–564.
- Tsvetkov P.A., Zapasy goryuchikh materialov v lesakh severovostoka Evenkii (Pool of fuels in forests of northeastern Evenkia), *Lesnoe khozyaistvo*, 2001, No. 4, pp. 33–35.
- Valendik E.N., Verkhovets S.V., Kisilyakhov E.K., Ivanova G.A., Bryukhanov A.V., Kosov I.V., Goldammer I., *Tekhnologii kontroliruemyykh vyzhiganiy v lesakh Sibiri* (Technologies of controlled burning in the forests of Siberia), Krasnoyarsk: Sibirskii fed. universitet, 2011, 160 p.
- Van Wagner C.E., The line intersect method in forest fuel sampling, *Forest Science*, 1968, Vol. 14, No. 1, pp. 20–26.
- Van Wagtendonk J.W., Use of a deterministic fire growth model to test fuel treatments, *Sierra Nevada Ecosystem Project: Final report to Congress, Assessments and scientific basis for management options*, Davis: University of California, Centers for Water and Wildland Resources, 1996, Vol. II, Chapter. 43, pp. 1155–1165.
- Zhang Y.-H., Wooster M.J., Tutubalina O., Perry G.L. W., Monthly burned area and forest fire carbon emission estimates for the Russian Federation from SPOT VGT, *Remote Sensing of Environment*, 2003, Vol. 87, pp. 1–15.

УДК 630.187

РЕКРЕАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ЛЕСОВ ЗЕЛЕННОЙ ЗОНЫ ГОРОДА УЛАН-БАТОРА¹

© 2024 г. Ю. А. Рупышев^{а, б, *}, С. Н. Бажа^а, А. В. Андреев^а, Е. А. Богданов^а, Е. В. Данжалова^а,
Ю. И. Дробышев^а, И. А. Петухов^а, С. Хадбаатар^с

^аИнститут общей и экспериментальной биологии СО РАН, ул. Сахьяновой, д. 6, Улан-Удэ, 670047 Россия

^бБурятская государственная сельскохозяйственная академия им. В.Р. Филиппова,
ул. Пушкина, д. 8, Улан-Удэ, 670000 Россия

^сИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр-кт, д. 33, 119071 Россия

^сМонгольский государственный университет образования, ул. Бага Тойруу, д. 14, 2106489 Монголия

*E-mail: rupyshev@mail.ru

Поступила в редакцию 16.03.2023 г.

После доработки 09.09.2023 г.

Принята к публикации 10.10.2023 г.

Проведена классификация лесной растительности бассейна р. Туул в пределах зеленой зоны г. Улан-Батора. Описаны две ассоциации (*Linnaeo borealis*–*Pinetum sibiricae* и *Vaccinio vitis-idaeae*–*Laricetum sibiricae*), отнесенные к классу *Vaccinio*–*Piceetea*. Представлены диагностические признаки и характеристики эколого-географических особенностей единиц, оценена антропогенная трансформация. Для определения моделей сукцессионных процессов заложена серия постоянных пробных площадей (ППП) в сообществах ассоциации *Linnaeo borealis*–*Pinetum sibiricae*, располагающихся на различном удалении от города, в таксационных выделах с неодинаковой интенсивностью рекреационной нагрузки. Рекреационная оценка лесов рассчитана по методике В.С. Романова и Л.Н. Рожкова (1974). В ассоциации *Linnaeo borealis*–*Pinetum sibiricae* значительные площади занимают умеренно-трансформированные сообщества. Ассоциация *Vaccinio vitis-idaeae*–*Laricetum sibiricae* отличается слабо трансформированными лесами. Различная степень антропогенной нагрузки приводит к формированию неодинаковых по структуре и видовому разнообразию серийных сообществ. Серийные сообщества аллогенной сукцессии, вызванной рекреацией и пожарами, развиваются по двум моделям гейтогенеза — толерантности (*Linnaeo borealis*–*Pinetum sibiricae* ↔ *Rhytidium rugosum*; *Linnaeo borealis*–*Pinetum sibiricae* ↔ *Chamaenerion angustifolium*) и ингибирования (*Linnaeo borealis*–*Pinetum sibiricae* ↔ *Betula rotundifolia*). Комплексная оценка рекреационного потенциала была основана на трех показателях: природных условиях, гигиене воздушной среды и благоустройстве территории. Поэтому все мероприятия, направленные на повышение рекреационного потенциала, должны способствовать улучшению этих показателей. Обязательным условием повышения рекреационного потенциала лесов является функциональное зонирование территории с выделением инфраструктурной, прогулочной, санитарно-защитной зон. Большое значение в повышении рекреационного потенциала лесов имеет лесоустройство. Лесоустроительный проект организации рекреационных лесов должен быть направлен на формирование устойчивых и эстетически привлекательных лесных насаждений.

Ключевые слова: зеленая зона, классификация, метод Браун-Бланке, Монголия, рекреационные леса, рекреационный потенциал, трансформация, Улан-Батор, Хэнтэй.

DOI: 10.31857/S0024114824020088 EDN: RECDTZ

Леса Монголии характеризуются уникальными особенностями как по местоположению на южной границе распространения главных лесобразующих пород Евразии, так и по широчайшему спектру экологических режимов в горах с резко континентальным криоаридным климатом (Огуреева, Бочарников, 2014; Слемнев и др., 2017).

Они определяют сочетание различных природных условий, формируют многообразие экосистем, представляющих собой не только вековые смены, сукцессионные серии (Коротков, 1976; Леса..., 1988; Цэдэндаш, 1993; Дугаржав, 1996), но и трансформации, вызванные техногенными, антропогенными воздействиями (Савин, 1985; Ecosystems...,

¹Работа выполнена в рамках Научной программы деятельности Совместной российско-монгольской комплексной

биологической экспедиции РАН и АНМ и проекта № 0271-2021-0001, рег. номер 121030900138-8 (FWSM-2021-0001).

2005; Доржсүрэн, 2006, 2009; Ярмишко и др., 2008; Евдокименко, 2009; Тушигмаа, 2009), в том числе рекреацией (Цэндсүрэн, 2009).

В России уже несколько десятилетий изучением вопросов влияния рекреации на леса городов занимаются многие ученые. Разработаны научные основы рекреационного использования городских лесов (Казанская, Ланина, 1977; Таран, 1980; Тарасов, 1986). Исследовано влияние рекреации на отдельные компоненты лесных экосистем (Кузьмина, 1982; Дробышев, 2000; Перевозникова, Зубарева, 2002; Попова и др., 2007; Исяньюлова, Ишбирдина, 2013; Шевелина и др., 2016; Пашина, Корсунова, 2020; Коновалова и др., 2022). Установлены подходы к оценке лесопирологических условий рекреационных лесов (Цветков, Сементин, 1999, 2000; Цветков, Горбунов, 2007; Горбунов, 2007; Тархова, 2011). Определено влияние рекреации на естественное возобновление (Кузьмина, 1982; Барышников, Спиридонов, 1990; Цветков, Киришева, 2004; Горбунов, Цветков, 2009; Казанцева, 2015). Выявлены рекреационный потенциал и рекреационная емкость городских лесов (Lepeshkin, 2007; Кабанов и др., 2010; Данилин, Иванов, 2011; Рысин, Лепешкин, 2011; Юдин, 2019).

Опубликованные работы, посвященные оценке состояния древесной растительности урбанизированных территорий (Касимов и др., 2011; Сорокина, 2011, 2012), рекреационных лесов в условиях городов Монголии (Доржсүрэн, 2001; Цэндсүрэн, 2009) практически отсутствуют, хотя такие исследования представляют большой практический и научно-теоретический интерес.

Цель настоящего исследования — провести комплексную оценку рекреационных лесов модельного полигона в пределах зеленой зоны г. Улан-Батора.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Леса зеленой зоны г. Улан-Батора по происхождению являются естественными. Они занимают территорию бассейна р. Туул, хребта Восточный Хэнтэй, которая по геоморфологическому районированию Монголии относится к Центрально-Хэнтэйской подпровинции Хэнтэйской провинции.

Хэнтэй — это типичное невысокое, сильно размытое и сложенное в большей своей части сводообразное мелко-блоковое нагорье, с характерным гольцовым рельефом в вершинах свода. В геологическом отношении Хэнтэйское нагорье сложено преимущественно протерозойскими и палеозойскими метаморфическими породами с прорывными интрузиями гранитов (Геология..., 1973).

Согласно лесорастительному районированию Монголии, леса исследованной территории относятся к Восточно-Хэнтэйской лесорастительной провинции Южно-Забайкальской растительной области (Леса..., 1988).

Специфику лесов Восточного Хэнтэя во многом определяет тип высотной поясности бореального класса, который выражен лесостепным, подтаежным, таежным и подгольцово-редколесными поясами, граничащими с лугами и тундрами. Такой ряд характерен для других хребтов Прихубсугуля, Северного Хангая и Центрального Хэнтэя, где горные леса представлены поясом светлохвойной тайги, местами с участием сибирского кедра (*Pinus sibirica* Du Tour) (Огуреева, Бочарников, 2014).

В основу работы положены материалы авторов, собранные во время полевых работ в 2022 г.

ППП закладывались на мониторинговом полигоне в северной части зеленой зоны г. Улан-Батора, в которой рекреационное лесопользование наиболее интенсивно (Tsagaantsooj, Tsendsuren, 2005). При выборе сообществ для исследования предусматривали сопоставимость их по основным таксационным и типологическим показателям.

При анализе были использованы полные геоботанические описания лесной растительности, выполненные стандартными геоботаническими методами (Полевая геоботаника, 1964).

Из всех геоботанических описаний сформирована база данных на основе Turboveg (Hennekens, 1996). Классификация сообществ выполнена методом Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1973). Сортировка геоботанических описаний проведена методом автоматической классификации Twinspan (Hill, 1979) в пакете программы IBIS6.1 (Зверев, 2007). Номенклатура синтаксономических единиц приведена в соответствии с Кодексом фитосоциологической номенклатуры (Weber et al., 2000). Для отражения “весового” участия видов в описаниях использована семибалльная шкала Браун-Бланке (г, +, 1, 2, 3, 4, 5). Видовой состав приводится в соответствии с С.К. Черепановым (1995), М.С. Ignatov (1992), М. Andreev et al. (1996).

На всех ППП также была оценена антропогенная трансформация (Прокопьев и др., 2006).

Для определения моделей сукцессионных процессов (Миркин и др., 2007) нами заложены серии ППП в сообществах ассоциации *Linnaeo borealis-Pinetum sibiricae* Ермаков et Polyakova 2022, располагающихся на различном удалении от города в таксационных выделах с неодинаковой интенсивностью рекреационной нагрузки.

Рекреационная оценка лесов рассчитана по методике В.С. Романова и Л.Н. Рожкова (1974).

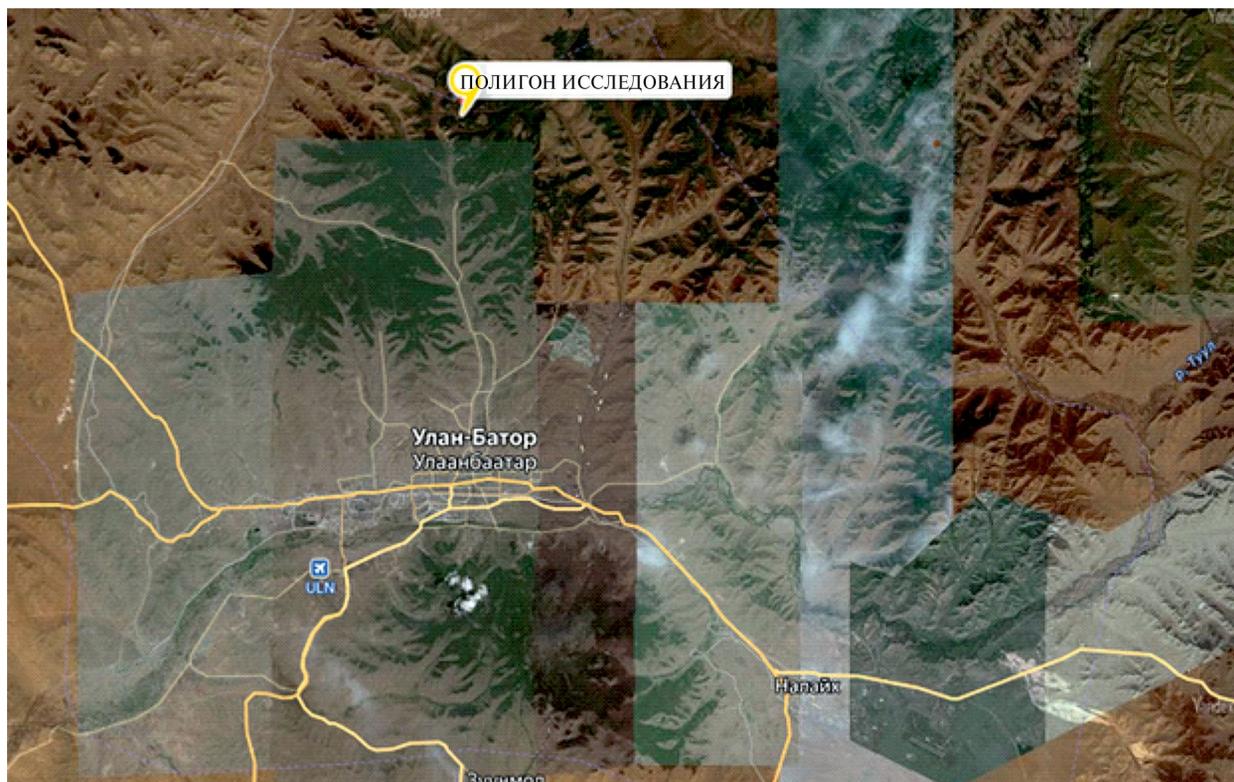


Рис. Географическое положение полигона исследования.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Классификация лесной растительности. В результате классификации лесной растительности на мониторинговом полигоне в пределах северной части зеленой зоны г. Улан-Батора сравнительно-синтаксономическим анализом выявлены две ассоциации, которые включены в разные союзы и порядки таежного класса *Vaccinio–Piceetea*. Иерархическая классификация (Cl: класс; Ord: порядок; All: союз; Ass: ассоциация) и описания растительных сообществ представлены следующим образом:

Cl. *Vaccinio–Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939;

Ord. *Ledo palustris–Laricetalia gmelinii* Ermakov in Ermakov et Alsynbayev 2004;

All. *Pino sibiricae–Laricion sibiricae* Ermakov in Ermakov et Alsynbayev 2004;

Ass. *Linnaeo borealis–Pinetum sibiricae* Ermakov et Polyakova 2022;

Ord. *Lathyro humilis–Laricetalia cajanderi* Ermakov, Cherosov et Gogoleva 2002;

All. *Rhododendro daurici–Laricion gmelinii* Ermakov in Krestov et al. 2009;

Ass. *Vaccinio vitis-idaeae–Laricetum sibiricae* Makunina 2020.

Association Vaccinio vitis-idaeae–Laricetum sibiricae

Диагностические виды: борец северный (*Aconitum septentrionale*), сныть альпийская (*Aegopodium alpestre*), змеевик живородящий (*Bistorta vivipara* (L.) Delarbre), овсяница овечья (*Festuca ovina* L.).

Встречается в горно-таежном поясе в пределах высот 1600–1800 метров на относительно крутых 10°–20° склонах южной и юго-западной экспозиций. Положение в экологическом ряду транзитно-аккумулятивное.

Древостой смешанный, сложен кедром сибирским и лиственницей сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.). Сомкнутость составляет 0.5–0.7, высота — 20–22 м. Кустарниковый ярус (5–40%) образуют кизильник черноплодный (*Cotoneastrer melanocarpus*), шиповник иглистый (*Rosa acicularis*), ива копьевидная (*Salix hastata* L.), спирея средняя (*Spiraea media*), можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 40 до 60%. В верхнем подъярусе (60–70 см) расположены отдельные экземпляры — кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.), борец северный, иванчай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), купальница азиатская (*Trollius asiaticus* L.), в среднем (30 см) — змеевик живородящий, колокольчик Турчанинова (*Campanula turczaninovi*),

Таблица 1. Эколого-фитоценологические условия местообитаний

№ описания в табл. 1	Полевой № описания	Абс. высота, м	Экспозиция, °	Крутизна склона, °	Координаты	
					с.ш.	в.д.
1	12–8	1824	180	12	48°09'25.3"	106°55'58.1"
2	12–5	1619	225	9	48°09'21.8"	106°53'49.7"
3	12–4	1665	225	12	48°09'32.0"	106°54'08.4"
4	12–6	1666	225	22	48°09'26.2"	106°54'15.4"
5	12–7	1812	225	10	48°09'27.1"	106°55'42.3"
6	12–8А	1820	180	10	48°09'25.2"	106°55'58.0"
7	12–5В	1617	225	10	48°09'21.9"	106°53'49.6"
8	12–4С	1664	225	10	48°09'32.0"	106°54'08.3"
9	12–6D	1665	225	20	48°09'26.1"	106°54'15.5"
10	12–7Е	1810	225	10	48°09'27.0"	106°55'42.2"
11	1–250722	1628	360	5	48°05'55.8"	106°32'40.4"
12	2–250722	1630	360	5	48°05'56.0"	106°32'41.5"
13	3–250722	1619	360	7	48°05'55.8"	106°32'39.0"
14	12–1А	1643	315	22	48°09'51.8"	106°54'28.2"
15	12–2	1654	315	9	48°09'49.7"	106°54'33.5"
16	12–11	1760	360	7	48°09'42.6"	106°55'53.2"
17	12–9	1854	315	5	48°09'40.2"	106°56'11.7"
18	12–10	1793	360	27	48°09'41.9"	106°56'00.4"
19	12–1	1664	315	23	48°09'48.8"	106°54'19.0"
20	1–250722А	1627	360	5	48°05'55.7"	106°32'40.4"
21	2–250722В	1628	360	5	48°05'5.0"	106°32'41.4"
22	3–250722С	1617	360	8	48°05'55.7"	106°32'38.0"
23	12–1АА	1642	315	20	48°09'51.7"	106°54'28.1"
24	12–2В	1652	315	10	48°09'49.6"	106°54'33.4"
25	12–11С	1759	360	10	48°09'42.5"	106°55'53.1"
26	12–9D	1853	315	5	48°09'40.1"	106°56'11.6"
27	12–10Е	1792	360	20	48°09'41.8"	106°56'00.3"
28	12–1В	1663	315	20	48°09'48.7"	106°54'19.0"
29	12–10ЕА	1790	360	20	48°09'41.6"	106°56'00.2"
30	12–1ВА	1660	315	20	48°09'48.5"	106°54'19.0"

горошек жилковый (*Vicia venosa*), герань плоскоцветковая (*Geranium eriostemon*); основная масса сосредоточена в нижнем подъярусе (10–15 см), сложенном майником двулистным (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), осокой амгунской (*Carex amgunensis*), овсяницей овечьей, ирисом русским (*Iris ruthenica*), земляникой восточной (*Fragaria orientalis*). Мхи покрывают от 10 до 30% поверхности почвы, преобладают виды Дикранума (*Dicranum*), ритидиум морщинистый (*Rhytidium rugosum*), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi*) и птилиум гребенчатый (*Ptilium crista-castrensis*). Среди лишайников отмечается присутствие родов Кладония (*Cladonia*), Пельтигера (*Peltigera*) (табл. 2).

*Association Linnaeo
borealis–Pinetum sibiricae*

Диагностические виды — гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*), линнея северная (*Linnaea borealis* L.), мятлик сибирский (*Poa sibirica*), грушанка мясо-красная (*Pyrola incarnate*), голубика обыкновенная (*Vaccinium uliginosum* L.).

Ассоциация представляет кедровые леса горно-таежного пояса. Типичные ее сообщества господствуют по склонам северной и северо-западной экспозиций в диапазоне высот 1600–1850, иногда опускаются и по локальным холодным местообитаниям — в понижениях по северным склонам и депрессиям, на выровненных местоположениях.

Номер описания	b																														Кп							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	a	b						
Cl. Vaccinio myrtiliiti-Piceetea abietis																																						
<i>Pyrola asarifolia</i>	hl	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	I	V				
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	hl	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	V	V				
<i>Pleurozium schreberi</i>	m	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	V	V				
<i>Ptilium</i>	m	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	V	V					
<i>crisia-castrensis</i>	hl	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	V	V				
<i>Peltigera aphthosa</i> L.	hl	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Linnaea borealis</i> L.	hl	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Orthilia secunda</i> L.	hl	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
Прочие виды																																						
<i>Aconitum septentrionale</i>	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	I		
<i>Anemonastrum crinitum</i>	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I		
<i>Anemones reflexa</i>	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I		
<i>Allium victorialis</i> L.	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I	
<i>Aquilegia sibirica</i>	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	I	
<i>Atragene sibirica</i> L.	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	I	
<i>Chamaenerion angustifolium</i> L.	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	II	
<i>Dendranthema zawadskii</i>	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I	
<i>Dracocephalum grandiflorum</i> L.	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I	
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	IV	
<i>Iris ruthenica</i>	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I	
<i>Patrinia rupestris</i>	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I	
<i>Poa sp.</i>	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III	I	
<i>Polemonium pulchellum</i>	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I	
<i>Ranunculus borealis</i>	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I	
<i>Rubus humilifolius</i>	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	I	
<i>Rubus arcticus</i> L.	hl	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	I	I	
<i>Thalictrum foetidum</i> L.	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	I
<i>Trollius asiaticus</i> L.	hl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III	I

Таблица 3. Синтаксономическая характеристика и оценка антропогенной трансформации лесов зеленой зоны г. Улан-Батора

Класс	Порядок	Союз	Ассоциация	Номер описания	Коэффициент антропогенной трансформации	Стадии антропогенной трансформации
<i>Vaccinio-Piceetea</i> Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939	<i>Lathyro humilis-Laricetalia</i> <i>cajanderi</i> Ermakov, Cherosov et Gogoleva 2002	<i>Rhododendro daurici-Laricion gmelinii</i> Ermakov in Krestov et al. 2009	<i>Vaccinio vitis-idaea-Laricetum sibiricae</i> Makunina 2020	2; 3; 5; 8–10 1; 4; 6 7	2.4–7.3 24.3–39 41.4	слабая умеренная средняя
	<i>Ledo palustris-Laricetalia</i> <i>gmelinii</i> Ermakov in Ermakov et Alsynbayev 2004	<i>Pino sibiricae-Laricion sibiricae</i> Ermakov in Ermakov et Alsynbayev 2004	<i>Linnaeo borealis-Pinetum sibiricae</i> Ermakov et Polyakova 2022	17; 26; 27; 28 11; 13–16; 18–20; 22–25; 29; 30 12 21	3.2–16 22.9–39 44.7 60.9	слабая умеренная средняя сильная

Различная степень антропогенной нагрузки приводит к формированию неодинаковых по структуре и видовому разнообразию серийных сообществ.

Серийные сообщества аллогенной сукцессии, вызванной рекреацией и пожарами, развиваются по нескольким моделям гейтогенеза.

Из модели толерантности (*Linnaeo borealis-Pinetum sibiricae* + *Rhytidium rugosum*) при слабом воздействии исчезает вейник притупленный (*Calamagrostis obtusata*). Средние нагрузки приводят к выпадению из состава сообществ более устойчивых лесных видов — *линеи северной*, майника двулистного, **можжевельника сибирского** (*Juniperus sibirica*) с внедрением лесостепных и луговых кустарников — курильского чая кустарникового (*Pentaphylloides fruticose* (L.) Rydb.), *шиповника иглестого*, спреи даурской (*Spiraea dahurica*), **спреи** средней. Сильные стадии трансформации выражаются в исчезновении из подлеска *голубики обыкновенной*, сокращении покрытия мхов с заменой **птилиума** гребенчатого на ритидиум морщинистый. По мере увеличения нагрузки видовое разнообразие в растительном сообществе снижается, так как исчезают характерные лесные виды. Кроме того, наблюдается снижение проективного покрытия видов живого напочвенного покрова (Цэндсүрэн, 2009). В результате вытаптывания идет процесс ксерофитизации.

Модель толерантности (*Linnaeo borealis-Pinetum sibiricae* + *Chamaenerion angustifolium*) образуется после пожаров, наблюдается рост видового разнообразия, особенно сорных растений (Зоёо, 2000; Undraa et al., 2015).

Модель ингибирования (*Linnaeo borealis-Pinetum sibiricae* + *Betula rotundifolia*) развивается в лесных сообществах на многолетнемерзлых грунтах с интенсивной нагрузкой. На крайних стадиях антропогенных изменений формируются фитоценозы березы круглолистной (*Betuletum rotundifoliae*) с заболачиванием территории.

Таким образом, по мере усиления интенсивности влияния факторов, вызванных рекреацией и пожарами, формируются несколько моделей организации лесных сообществ в соответствии с разными жизненными стратегиями видов, адаптированных к определенным экологическим условиям территорий.

Рекреационная оценка лесов. Рекреационная оценка северной части лесной зоны г. Улан-Батора в границах бассейна р. Туул и хр. Хэнтэй рассчитана по методике В.С. Романова и Л.Н. Рожкова (1974). Территория рассматривается по балльной оценке групп факторов (природные условия, гигиена воздушной среды, благоустройство территории), которые определяются следующим образом: местности с рекреационной оценкой ниже 100–125

Таблица 4. Сводная таблица рекреационной оценки территории северной части лесной зоны г. Улан-Батора в границах бассейна р. Туул и хр. Хэнтэй

Наименования факторов оценки	Оценка в баллах	
	существующая (Еа)	потенциальная (Ер)
Группа факторов А — природные условия		
Аа — фактор многообразия типов ландшафтов	94	94
Аб — фактор многообразия древесных пород	115	115
Ас — фактор разнообразия типов растительности	127	127
Ад — фактор рельефа	121	121
Ае — климатический фактор	1	1
$A = \frac{Aa + Ab + Ac + Ad}{5} \times Ae$	91.4	91.4
Группа факторов В — гигиена воздушной среды		
Ва — фактор чистоты воздуха	1	1
Вб — фактор шума	0.5	0.5
Вс — фактор наличия насекомых	0.3	1
Вд — фактор снижения эстетической ценности	0.7	0.9
$B = \frac{Ba + Bb + Bc + Bd}{4}$	0.6	0.9
Группа факторов С — благоустройство территории		
Са — наличие и состояние дорог	0.5	1.5
Сб — наличие укрытий и навесов	0	1.5
Сс — оснащённость местности скамьями	0	2
Сд — наличие автостоянок	1.1	2
Се — наличие пунктов питания	0	2
Сф — наличие специальных маршрутов	1	2.5
Сг — наличие санитарно-гигиенических сооружений	1.1	2
$C = \frac{Ca + Cb + Cc + Cd + Ce + Cf + Cg}{7}$	0.5	1.9
Абсолютная рекреационная пригодность $Ea = A \times B \times C$	27.4	156.2

баллов считаются малопригодными; 125–250 баллов — перспективными, свыше 250 баллов — исключительно пригодными для организации отдыха.

Из табл. 4 видно, что территория северной части лесной зоны г. Улан-Батора имеет перспективный рекреационный потенциал (156.2 балла) для организации загородного отдыха населения. В то же время существующая пригодность (27.4 балла) в 5.7 раза ниже потенциальной, в связи с чем исследованные леса мало пригодны для рекреационных целей.

Ассоциация *Vaccinio vitis-idaeae–Laricetum sibiricae* относится к союзу *Rhododendro daurici–Laricion gmelinii* порядка *Lathyro humilis–Laricetalia cajanderi*, который объединяет лиственничные и кедрово-лиственничные таежные леса (Миркин и др., 2012). Характерной чертой флористического состава травяного яруса сообществ является

сочетание бореальных мезофитов и гемибореальных ксерофитов, снижение участия в моховом ярусе типичных бореальных видов. Эти контрастные особенности флористического состава обусловлены низкими значениями количества осадков при достаточно высокой испаряемости, большими различиями сезонных условий тепло-, влагообеспеченности (Ермаков, 2019).

Ассоциация *Linnaeo borealis–Pinetum sibiricae* является частью союза *Pino sibiricae–Laricion sibiricae* порядка *Ledo palustris–Laricetalia cajanderi*, который представлен кедрово-лиственничными лесами (Ермаков, 2019).

Эти ассоциации являются сложными саморегулирующимися системами, развивающимися по определенным моделям. Нарушение в них носит разнонаправленный характер и ведет к изменениям внутреннего состояния посредством

раскоординированных реакций, направленных на поддержание динамического равновесия. Природными причинами этой динамики могут быть сингенез, экзоэкогенез, филоценогенез и антропогенез (Рысин и др., 2004).

В результате возрастает число экологических ниш, которые создают возможность существовать видам с разными эколого-биологическими особенностями.

Составляющие экологические ниши растения обладают высокой чувствительностью на изменение условий среды и могут служить индикаторами, определяющими степень нарушенности и устойчивости сообществ (Василевич, 1993; Невский, 2001).

Так, например, трансформируемые наименее антропоотолерантные компоненты лесных экосистем — лишайники, мхи и травы — уменьшают проективное покрытие, биоморфологические параметры и фитомассу (Ефимова, Ильминских, 1985; Игошин, Мозговая, 1989; Голуб, Синякина, 1992).

Другой реакцией лесных сообществ является активное внедрение видов, формирующих рудеральные комплексы с новыми, ранее не свойственными естественной флоре адвентивными и синантропными растениями, имеющими неприхотливость к изменившимся условиям и повышенную конкурентоспособность (Ширин, 2011; Турубанова и др., 2013).

Трансформации подвержены не только виды мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов, она прослеживается в изменениях состава и структуры древостоя, ухудшении его жизненного состояния (Иванов, 1983; Вишневская, 1985; Эмсис, 1990).

Следствием этих процессов является постепенное ухудшение защитных функций леса, упрощение структуры, уменьшение продуктивности, потеря устойчивости и деградация растительных сообществ, снижение эстетической ценности (Рысин и др., 2004).

Рекреационные леса, сформированные ассоциациями *Linnaeo borealis–Pinetum sibiricae* и *Vaccinio vitis-idaeae–Laricetum sibiricae*, мало пригодны для рекреации. Это объясняется тем, что территория для загородного отдыха жителей Улан-Батора организована в естественных лесах. Выполняя рекреационные функции, по своим внутренним и межкомпонентным связям леса продолжают оставаться обычными, не в полной мере отвечающими своей новой роли.

Понижение существующей рекреационной пригодности лесов обусловлено малым удельным весом открытых и полукрытых ландшафтов (Аа), однообразием породного состава деревьев, бедностью ассортимента кустарников (Аб-фактор). Существенно понижена рекреационная оценка за счет низкого благоустройства территории (группа факторов С),

в частности, неудовлетворительного состояния дорог, отсутствия автостоянок и пунктов питания, информационных аншлагов, оборудованных мест стоянок со скамейками, беседками, организованными кострищами, контейнерами для мусора и туалетами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведена классификация лесов мониторингового полигона с использованием метода Браун-Бланке. Разнообразие сообществ включено в состав класса *Vaccinio–Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939, относящего к зональной категории лесов Северной Азии. Таежные смешанные хвойные (кедр сибирский, лиственница сибирская) леса представлены преимущественно двумя порядками восточносибирско-монгольского типа — *Ledo palustris–Laricetalia gmelinii* Ermakov et Alsynbayev 2004 и *Lathyro–Laricetalia* Ermakov et al. 2002. Первый порядок включает союз *Pino sibiricae–Laricion* Ermakov et Alsynbayev 2004 и ассоциацию *Linnaeo–Pinetum sibiricae* Ermakov et Polyakova 2022, распространяемую на длительно-мерзлотных почвах с разным режимом увлажнения. Второй порядок состоит из сообществ “сухой континентальной тайги”: ассоциации *Vaccinio vitis-idaeae–Laricetum sibiricae* Makunina 2020 и союза *Rhododendro–Laricion* Ermakov in Krestov et al. 2009.

Леса северной части зеленой зоны г. Улан-Батора, где рекреационное лесопользование наиболее интенсивно, испытывают различную степень антропогенных воздействий. В ассоциации *Linnaeo borealis–Pinetum sibiricae* значительные площади занимают умеренно-трансформированные сообщества. Ассоциация *Vaccinio vitis-idaeae–Laricetum sibiricae* отличается слабо трансформированными лесами.

По мере усиления интенсивности влияния факторов, вызванных рекреацией и пожарами, формируются несколько моделей организации лесных сообществ в соответствии с разными жизненными стратегиями видов, адаптированных к определенным экологическим условиям территорий.

Комплексная оценка рекреационного потенциала была основана на трех показателях: природных условиях, гигиене воздушной среды и благоустройстве территории. Поэтому мероприятия, направленные на повышение рекреационного потенциала, должны способствовать улучшению этих показателей. Обязательным условием повышения рекреационного потенциала лесов является функциональное зонирование территории с выделением инфраструктурной, прогулочной, санитарно-защитной зон. Большое значение в повышении рекреационного потенциала лесов имеет лесостроительство. Лесостроительный проект организации рекреационных лесов должен быть направлен на формирование устойчивых и эстетически привлекательных лесных насаждений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышников Ю.И., Спиридонов В.Н.* О влиянии рекреационной нагрузки на естественное возобновление в ленточных борах Алтайского края // Биоценозы Алтайского края. Барнаул, 1990. С. 5–7.
- Василевич В.И.* Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Ботанический журнал. 1993. Т. 78. № 10. С. 1–15.
- Вишневская И.Г.* Влияние рекреации на состояние ельников в Московской области // Тез. докл. Всесоюз. совещ. "Современные проблемы рекреационного лесопользования". М., 1985. С. 78–79.
- Голуб В.Б., Синякина В.В.* Изменения во флоре сосудистых растений горы Большая Богдо // Ботанический журнал. 1992. Т. 77. № 12. С. 98–102.
- Геология Монгольской Народной Республики. Т. 1: Стратиграфия. М.: Недра, 1973. 584 с.
- Горбунов А.С.* Природная пожарная опасность рекреационных сосняков зеленой зоны г. Красноярск: Мат-лы конф. молодых ученых, посвященной 50-летию Сибирского отделения РАН. Красноярск, 2007. С. 22–24.
- Горбунов А.С., Цветков П.А.* Естественное возобновление в рекреационных сосняках зеленой зоны г. Красноярск // Хвойные бореальные зоны. 2009. Т. 26. № 2. С. 244–248.
- Данилин И.М., Иванов С.С.* Проблемы рекреационного лесопользования в городе Красноярске // Вестник БГАУ. 2011. № 4. С. 80–85.
- Доржсүрэн Ч.* Рекомендации по установлению границ между зонами регионов и зелеными зонами городов и населенных пунктов // Рекомендации по охране и восстановлению лесов Монголии. Улан-Батор, 2001. С. 133–134.
- Доржсүрэн Ч.* Структура и антропогенная динамика растительных сообществ лиственных лесов Монголии: дис. ... д-ра биол. наук: 06.03.03. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2006. 40 с.
- Доржсүрэн Ч.* Антропогенные сукцессии в лиственных лесах Монголии. М.: Россельхозакадемия, 2009. 260 с.
- Дробышев Ю.И.* Устойчивость рекреационных лесных фитоценозов в связи с их структурными особенностями: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. М., 2000. 20 с.
- Дугаржав Ч.* Лиственные леса Монголии (современное состояние и воспроизводство): дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.03; 03.00.16. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 1996. 59 с.
- Евдокименко М.Д.* Пирогенная дигрессия лиственных лесов Забайкалья и Северной Монголии // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2009. № 4. С. 12–18.
- Ермаков Н.Б.* Классификация таежных лиственных лесов континентального сектора Северной Евразии (конспект синтаксонов) // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. 2019. Т. 149. С. 78–95.
<https://doi.org/10.36305/0201-7997-2019-149-78-95>
- Ефимова Т.П., Ильминских Н.Г.* Причины исчезновения некоторых видов растений во флоре Удмуртии // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1985. 50 с.
- Закон о лесах* от 17 мая 2012 г. // Государственный Великий Хурал. Улан-Батор, 2012.
- Зверев А.А.* Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
- Зоёо Д.* Изменение травяно-кустарничковых ярусов в лиственных и сосновых лесах под воздействием рубок и пожаров (на примере Хантайского и Селенгинского лесорастительных округов): дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Улан-Батор: Институт Ботаники АН Монголии, 2000. 26 с.
- Игошин Г.П., Мозговая О.А.* Фрагменты естественной растительности на территории г. Куйбышева и их охрана // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев, 1989. С. 44–53.
- Иванов В.С.* Влияния рекреационных нагрузок на радиальный прирост сосны // Лесное хозяйство. 1983. № 8. С. 45–47.
- Исянгулова Р.Р., Ишбирдина Л.М.* Оценка фитоценологических показателей растительных сообществ лесопарка им. Лесоводов Башкортостана и парка им. Мажита Гафури г. Уфа // Вестник БГАУ. 2013. № 4. С. 121–125.
- Кабанов С.В., Терешкин А.В., Азарова О.В.* Нормативно — справочные материалы рекреационного использования лесов и зеленых насаждений // Справочник. Саратов, 2010. 163 с.
- Казанская Н.С., Ланина В.В.* Научные основы охраны природы в рекреационных лесах Подмосковья // Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов Московской области. 1977. С. 31–35.
- Казанцева М.Н.* Естественное возобновление древесных растений в рекреационных сосняках зеленой зоны г. Тюмени // Вестник Тюменского государственного университета. Экология и природопользование. 2015. Т. 1. № 2. С. 111–118.
- Касимов Н.С., Кошелева Н.Е., Сорокина О.И., Гунин П.Д., Бажа С.Н., Энх-Амгалан С.* Эколого-геохимическая оценка состояния древесной растительности в г. Улан-Батор // Аридные экосистемы. 2011. Т. 17. № 4 (49). С. 14–31.
- Коновалова Е.В., Гладинов А.Н., Сдобоева С.Ч.* Оценка рекреационного использования пригородных лесов на территории Улан-Удэнского лесничества Республики Бурятия // Географическое образование, наука и практика в Азиатской России: Мат. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Улан-Удэ, 2022. С. 148–152.
- Коротков И.А.* Географические закономерности распределения лесов в Монгольской Народной Республике // Ботанический журнал. 1976. Т. 61. № 2. С. 145–153.
- Кузьмина Г.П.* Влияние рекреации на сосновые леса зеленой зоны г. Красноярск: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03. Красноярск, 1982. 25 с.
- Леса Монгольской Народной Республики: Лиственные леса Восточного Хэнтэя.* М.: Наука, 1988. 176 с.
- Миркин Б.М., Ямалов С.М., Наумова Л.Г.* Синантропные растительные сообщества: модели организации и особенности классификации // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68. № 6. С. 435–443.
- Миркин Б.М., Ямалов С.М., Наумова Л.Г., Баянов А.В., Сайфуллина Н.М.* Вклад синтаксономии в изучение динамики растительности // Журнал общей биологии. 2012. Т. 73. № 4. С. 271–283.
- Невский С.А.* Антропогенная динамика нагорных лесов Саратовского Правобережья: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Тольятти, 2001. 23 с.
- Огуреева Г.Н., Бочарников М.В.* География разнообразия бореальных лесов у южной границы распространения и их картографирование (горы Южной Сибири

- и Монголии) // Вестник Московского университета. Серия 5: География. М.: МГУ, 2014. № 5. С. 53–61.
- Пашина М.Н., Корсунова Т.М. К проблеме влияния эдафотопы на состояние зеленых зон урботерриторий (на примере г. Улан-Удэ) // Актуальные вопросы развития аграрного сектора экономики Байкальского региона: Мат. Всерос. (нац.) науч.-практ. конф., посвященной Дню российской науки. Улан-Удэ: БГСХА, 2020. С. 59–63.
- Полевая геоботаника. Т. III. М.-Л., 1964. 386 с.
- Перевозникова В.Д., Зубарева О.Н. Геоботаническая индикация состояния пригородных лесов (на примере березовой рощи Академгородка г. Красноярск) // Экология. 2002. № 1. С. 3–9.
- Попова Э.П., Зубарева О.Н., Перевозникова В.Д. Почвенной покров парков г. Красноярск и обеспеченность элементами минерального питания древесных растений // Вестник Московского государственного университета леса. Лесной вестник. 2007. № 1. С. 32–38.
- Прокопьев Е.П., Зверев А.А., Мерзлякова Н.Е., Кудрявцев В.В., Минеева Т.А. Опыт оценки антропогенной трансформации растительности зеленой зоны г. Томска // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Мат-лы Четвертой Российской конференции “Чтения памяти Л.М. Черепнина”. Красноярск, 2006. С. 79–83.
- Романов В.С., Рожков Л.Н. Организация загородного отдыха населения в лесах СССР и за рубежом. М.: ЦВНТИлесхоз, 1974.
- Рысин С.Л., Лепешкин Е.А. Рекреационный потенциал лесов на урбанизированных территориях. // Научные ведомости. Серия Естественные науки. 2011. № 9 (104). Выпуск 15/1. С. 283–291.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И., Рысин С.Л. Мониторинг лесов на урбанизированных территориях // Экология. 2004. № 4. С. 243–248.
- Савин Е.Н. Лесовосстановление светлохвойных лесов МНР (природа лесовосновления, лесоводственные мероприятия): дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.03.03. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1985. 50 с.
- Слемнев Н.Н., Катютин П.Н., Шереметьев С.Н., Ярмишко В.Т. Динамика лиственных лесов Центрального Хангая (Монголия) // Ботанический журнал. 2017. Т. 102. № 10. С. 1379–1401. <https://doi.org/10.1134/S0006813617100027>
- Сорокина О.И. Антропогенная трансформация микроэлементного состава древесных растений г. Улан-Батора // Актуальные проблемы биологии и экологии: Мат. XVIII Всерос. молодежной науч. конф. Сыктывкар, 2011. С. 204–207.
- Сорокина О.И. Адаптация древесных растений к городским условиям (на примере г. Улан-Батора) // Стратегия взаимодействия микроорганизмов и растений с окружающей средой: Мат. VI Всерос. конф. молодых ученых. Саратов: Наука, 2012. С. 92.
- Таран И.В. Эколого-биологические основы рекреационного использования лесов Западной Сибири: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16. Красноярск, 1980. 48 с.
- Тарасов А.И. Рекреационное лесопользование [Электронный ресурс] // М.: Агропромиздат, 1986. 176 с.
URL: <https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/taraso/text.pdf> (дата обращения: 16.01.2023).
- Тархова Л.А. Подходы к оценке лесопирологических условий рекреационных лесов в целях организации отдыха (на примере территории природного парка “Кумысная поляна” г. Саратова // Известия Саратовского университета. Науки о Земле. 2011. Т. 11. № 1. С. 12–18.
- Турубанова Л.П., Лиханова И.А., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н. Сукцессионные изменения растительности на посттехногенных территориях крайнесеверной тайги при посеве разных видов многолетних трав // Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностика живых систем: Мат-лы XI Всероссийской научно-практической конференции-выставки инновационных экологических проектов с международным участием. 2013. С. 338–332.
- Тушигмаа Ж. Изменение растительного покрова на вырубке в таежном мохово-разнотравно-брусничном сосняке в Монголии // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. Вып. 188. Санкт-Петербург: СПбЛТА, 2009. С. 86–92.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Шевелина И.В., Метелев Д.В., Нагимов З.Я. Динамика лесоводственно-таксационных показателей насаждений лесопарков города Екатеринбурга // Успехи современного естествознания. 2016. № 6. С. 125–131.
- Ширин Ю.А. Антропогенная динамика растительности лугов предгорий Южного Урала // Мониторинг биоразнообразия экосистем степной и лесостепной зон: Мат. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Балашов, 2011. С. 129–131.
- Цветков П.А., Сементин В.Л. Влияние рекреации на запасы лесных горючих материалов в сосняках и их пожарное созревание // Сибирский вестник пожарной безопасности. 1999. № 3–4. С. 64–68.
- Цветков П.А., Сементин В.Л. Особенности природы пожаров в рекреационных лесах // Лесное хозяйство. 2000. № 5. С. 52–53.
- Цветков П.А., Киришева Д.А. Влияние рекреации на естественное возобновление сосны обыкновенной // Хвойные бореальной зоны. 2004. Т. 22. № 1–2. С. 61–65.
- Цветков П.А., Горбунов А.С. Влияние рекреации на природную пожарную опасность сосновых лесов заповедника “Столбы” // Хвойные бореальной зоны. 2007. № 1. С. 72–79.
- Цэдэндаш Г. Лесная растительность Хэнтэйского нагорья: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Улан-Батор: Ин-т ботаники Монгольской Академии наук, 1993. 23 с.
- Цэндсүрэн Д. Состояние лиственных насаждений (*Larix sibirica* Ledeb.) зеленой зоны г. Улан-Батор и перспективы их рекреационного использования: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02. СПб, 2009. 26 с.
- Эмис И.В. Опыт прикладного изучения лесов рекреационного значения в Латвии // Оптимизация рекреационного лесопользования. М.: Наука, 1990. С. 15–23.
- Юдин И.М. К вопросу оценки рекреационного потенциала и рекреационной емкости городских лесов г. Тольятти // Аграрные конференции. 2019. № 6 (18). С. 57–61.
- Ярмишко В.Т., Слемнев Н.Н., Потокин А.Ф., Ярмишко М.А., Доржсүрэн Ч., Зоо Д., Цогт З. Анализ структуры и продуктивности подтаежных пойменно-долинных нарушенных лесных сообществ в Северо-Восточном Хангае (Монголия) // Растительные ресурсы. 2008. Т. 44. № 4. С. 66–78.

- Andreev M., Kotlov Yu., Makarova I.* Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // *Bryologist*. 1996. V. 99. № 2. P. 137–169.
<https://doi.org/10.2307/3244545>
- Ecosystems of Mongolia. Atlas. Moscow: Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 2005. 48 p.
- Hennekens S.M.* TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. User's guide IBN-DLO. University of Lancaster, 1996. 59 p.
- Hill M.O.* DECORANA and TWINSpan, for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN77. Huntingdon, 1979. 58 p.
- Ignatov M.S.* Checklist of mosses of the former USSR1 [Электронный ресурс] // *Arctoa*. 1992. № 1. P. 1–86.
 URL: https://kmkjournals.com/upload/PDF/Arctoa/01/Arctoa_01_001_086.pdf (дата обращения: 13.01.2023).
- Lepeshkin E.* Estimation of Recreational Potential of Urban Forests [Электронный ресурс] // Stockholm: Southern Swedish Forest Research Centre, 2007. 48 p.
 URL: https://stud.epsilon.slu.se/11447/1/lepeshkin_e_171005.pdf (дата обращения: 13.01.2023).
- Tsagaantsooj N., Tsendsuren N.* Urban forest deterioration and Forest pests // *Geocological issues in Mongolia / Institute of Geocology*. № 5. Ulaanbaatar: Songoon nuur, 2005. P. 25–31.
- Undraa M., Kawada K., Dorjsuren Ch., Kamijo T.* After Fire Regenerative Successions in Larch (*Larix sibirica* Ledeb.) Forests of Khangai in Mongolia // *Siberian Journal of Forest Science*. 2015. № 4. P. 40–50.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20150404>
- Weber H.E. Moravec J., Theurillat J.-P.* International Code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. // *J. Veg. Sci*. 2000. V. 11. P. 739–768.
<https://doi.org/10.3111/vegrus/2005.07.3>
- Westhoff V., van der Maarel E.* The Braun-Blanquet approach // *Handbook of Vegetation Science*. 1973. V. 5. P. 617–726.

Recreational Assessment of Green Belt Forests of the Ulaanbaatar City

Yu. A. Rupyshev^{1, 2, *}, S. N. Bazha³, A. V. Andreev³, E. A. Bogdanov³, E. V. Danzhalova³,
 Yu. I. Drobyshev³, I. A. Petukhov³, S. Khadbaatar⁴

¹*Institute of General and Experimental Biology of the Russian Academy of Science 6, Sakhyanovoy Str., Ulan-Ude, 670047, Russia.*

²*V.R. Philippov, Buryat State Academy of Agriculture 8, Pushkina Str., Ulan-Ude, 670000, Russia.*

³*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences 33, Leninsky Prospect, Moscow, 119071, Russia.*

⁴*Mongolian State University of Education, Ulan Bator, 2106489 Mongolia
 E-mail: rupyshev@mail.ru

The classification of forest vegetation of the Tuul river basin within the green belt of the Ulaanbaatar city. Two associations (*Linnaeo borealis–Pinetum sibiricae* and *Vaccinio vitis-idaeae–Laricetum sibiricae*) were classified Vaccinio–Piceetea. Diagnostic signs and characteristics of the ecological and geographical peculiarities of the units were presented, anthropogenic transformation was assessed. To determine the models of succession processes, the series of permanent sample plots were established in the communities of the *Linnaeo borealis–Pinetum sibiricae* association, located at different distances from the city, in taxation units with unequal intensity of recreational load. Recreational forest assessment was calculated according to the approach by V.S. Romanov and L.N. Rozhkov (1974). In the *Linnaeo borealis–Pinetum sibiricae* association, large areas were occupied by moderately transformed communities. The *Vaccinio vitis-idaeae–Laricetum sibiricae* association is characterized by being weakly transformed forests. Different stages of anthropogenic pressure were formed serial communities, unequal in structure and species diversity. Serial plant communities of allogenic succession were developed according to 2 models of geitogenesis — tolerance (*Linnaeo borealis–Pinetum sibiricae* ↔ *Rhytidium rugosum*; *Linnaeo borealis–Pinetum sibiricae* ↔ *Chamaenerion angustifolium*) and inhibition (*Linnaeo borealis–Pinetum sibiricae* ↔ *Betula rotundifolia*). A comprehensive assessment of the recreational potential was based on three indicators: natural conditions, air hygiene and landscaping. All activities aimed at increasing the recreational potential should contribute to the improvement of these indicators. A prerequisite for increasing the recreational forest assessment should be functional zoning of the territory with the allocation of infrastructure, walking and sanitary protective zones. Forest management is of great importance in increasing the recreational potential of forests. The forest management project for the organization of recreational forests should be aimed at the formation of sustainable and aesthetically attractive forest plantations.

Key words: Brown-Blanquet method, classification, green belt, Khentei, Mongolia, recreational forests, recreational assessment, Ulaanbaatar.

Acknowledgements: The study has been conducted within the Scientific Program of the Joint Russian-Mongolian complex biological expedition of RAS and MAS and the framework of the State Contract № 0271-2021-0001, 121030900138-8 (FWSM-2021-0001)

REFERENCES

- Andreev M., Kotlov Yu., Makarova I., Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic, *Bryologist*, 1996, Vol. 99, No. 2, pp. 137–169.
<https://doi.org/10.2307/3244545>
- Baryshnikov Y.I., Spiridonov V.N., O vliyaniy rekreatsionnoi nagruzki na estestvennoe vozobnovlenie v lentochnykh borakh Altaiskogo kraya (On the influence of recreational load on natural regeneration in the belt forests of the Altai Krai), In: *Biotsenozy Altaiskogo kraya* (Biocenoses of the Altai Krai), Barnaul, 1990, pp. 5–7.
- Cherepanov S.K., *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv* (Vascular plants of Russia and neighboring states), Saint Petersburg, 1995, 990 p.
- Czerepanov S.K., *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*, Cambridge: Cambridge university press, 1995, 516 p.
- Danilin I.M., Ivanov S.S., Problemy rekreatsionnogo lesopol'zovaniya v gorode Krasnoyarske (Issues of recreational forest use in Krasnoyarsk city), *Vestnik KrasGAU*, 2011, No. 4, pp. 80–85.
- Dorzhsuren C., *Antropogennye suksessii v listvennichnykh lesakh Mongolii* (Anthropogenic successions in the larch forests of Mongolia), Moscow: Rossel'khozakademiya, 2009, 260 p.
- Dorzhsuren C., Rekomendatsii po ustanovleniyu granits mezdu zonami regionov i zelenymi zonami gorodov i naselennykh punktov (Recommendations for the establishment of boundaries between the zones of regions and green zones of cities and towns), In: *Rekomendatsii po okhrane i vosstanovleniyu lesov Mongolii* (Recommendations for the protection and restoration of forests in Mongolia), Ulaanbaatar, 2001, pp. 133–134.
- Dorzhsuren C., *Struktura i antropogennaya dinamika rastitel'nykh soobshchestv listvennichnykh lesov Mongolii. Avtoref. dis. d-ra biol. nauk* (Structure and anthropogenic dynamics of plant communities of larch forests in Mongolia. Extended abstract of Doctor's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: In-t lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN, 2006, 40 p.
- Drobyshev Y.I., *Ustoichivost' rekreatsionnykh lesnykh fitocenozov v svyazi s ikh strukturnymi osobennostyami. Avtoref. dis. kand. biol. nauk* (The stability of recreational forest phytocenoses in connection with their structural features. Extended abstract of Candidat's biol. sci. thesis), Moscow, 2000, 20 p.
- Dugarzhav C., *Listvennichnye lesa Mongolii (sovremennoe sostoyanie i vosproizvodstvo). Avtoref. dis. d-ra s.-kh. nauk* (Larch forests of Mongolia (current state and reproduction). Extended abstract of Doctor's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: In-t lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN, 1996, 59 p.
- Ecosystems of Mongolia*, Atlas, Moscow: Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 2005, 48 p.
- Efimova T.P., Il'minskikh N.G., Prichiny ischeznoveniya nekotorykh vidov rasteniy vo flore Udmurtii (Reasons for the disappearance of some plant species in the flora of Udmurtia), In: *Botanicheskie issledovaniya na Urale* (Botanical research in the Urals), Sverdlovsk, 1985, 50 p.
- Emsis I.V., Opyt prikladnogo izucheniya lesov rekreatsionnogo znacheniya v Latvii (Experience of applied study of forests of recreational value in Latvia), In: *Optimizatsiya rekreatsionnogo lesopol'zovaniya* (Optimization of recreational forest management), Moscow: Nauka, 1990, pp. 15–23.
- Ermakov N.B., Klassifikatsiya taezhnykh listvennichnykh lesov kontinental'nogo sektora Severnoi Evrazii (konspekt sintaksonov) (Classification of boreal larch forests of continental sector of Northern Eurasia (Conspectus of Syntaxa)), *Sbornik nauchnykh trudov Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*, 2019, Vol. 149, pp. 78–95.
<https://doi.org/10.36305/0201-7997-2019-149-78-95>
- Evdokimenko M.D., Pirogennaya digressiya listvennichnikov Zabaikal'ya i Severnoi Mongolii (Pyrogenic digression of larch forests in Transbaikalia and Northern Mongolia), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2009, No. 4, pp. 12–18.
- Geologiya Mongol'skoi Narodnoi Respubliki* (Geology of the Mongolian People's Republic), Moscow: Nedra, 1973, Vol. 1: Stratigraphy, 584 p.
- Golub V.B., Sinyakina V.V., Izmeneniya vo flore sosudistyykh rasteniy gory Bol'shaya Bogdo (Changes in the flora of vascular plants from the mountain Bolshaya Bogdo), *Botanicheskii zhurnal*, 1992, Vol. 77, No. 12, pp. 98–102.
- Gorbunov A.S., Prirodnaya pozharnaya opasnost' rekreatsionnykh sosnyakov zelenoi zony g. Krasnoyarska (Natural fire hazard of recreational pine forests of the green zone), Proc. of young scientists Conference dedicated to the 50th anniversary of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, pp. 22–24.
- Gorbunov A.S., Tsvetkov P.A., Estestvennoe vozobnovlenie v rekreatsionnykh sosnyakakh zelenoi zony g. Krasnoyarska (Natural regeneration in the recreational pine forests of the green zone of Krasnoyarsk), *Khvoinye boreal'nye zony*, 2009., Vol. 26, No. 2, pp. 244–248.
- Hennekens S.M., *TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data*, User's guide IBN-DLO, University of Lancaster, 1996, 59 p.
- Hill M.O., *DECORANA and TWINSpan, for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN77*, Huntingdon, 1979. 58 p.
- Ignatov M.S., Checklist of mosses of the former USSR1, *Arctoa*, 1992, No. 1, pp. 1–86, available at: https://kmkjournals.com/upload/PDF/Arctoa/01/Arctoa_01_001_086.pdf (January 13, 2023).
- Igoshin G.P., Mozgovaya O.A., Fragmety estestvennoi rastitel'nosti na territorii g. Kuibysheva i ikh okhrana (A fragment of natural vegetation on the territory of the city of Kuibyshev and their protection), In: *Voprosy lesnoi biogeotsenologii, ekologii i okhrany prirody v stepnoi zone* (Questions of forest biogeocenology, ecology and nature protection in the steppe zone), Kuibyshev, 1989, pp. 44–53.
- Isyan'yulova R.R., Ishbirdina L.M., Otsenka fitosenoticheskikh pokazatelei rastitel'nykh soobshchestv lesoparka im. Lesovodov Bashkortostana i parka im. Mazhita Gafuri g. Ufa (Assessment of phytocenotic indicators of plant communities in M. Gafuri and Foresters of Bashkortostan park in Ufa), *Vestnik BGAU*, 2013, No. 4, pp. 121–125.

- Ivanov V.S., Vliyaniya rekreatsionnykh nagruzok na radial'nyi prirost sosny (The influence of recreational loads on the radial growth of pine), *Lesnoe khozyaistvo*, 1983, No. 8, pp. 45–47.
- Kabanov S.V., Tereshkin A.V., Azarova O.V., *Normativno – spravochnye materialy rekreatsionnogo ispol'zovaniya lesov i zelenykh nasazhdenii* (Regulatory and reference materials for the recreational use of forests and green spaces), Saratov, 2010, 163 p.
- Kasimov N.S., Kosheleva N.E., Sorokina O.I., Gunin P.D., Bazha S.N., Enkh-Amgalan S., An ecological-geochemical assessment of the state of woody vegetation in Ulaanbaatar City (Mongolia), *Arid Ecosystems*, 2011, Vol. 1, No. 4, pp. 201–213.
- Kazanskaya N.S., Lanina V.V., Nauchnye osnovy okhrany prirody v rekreatsionnykh lesakh Podmoskov'ya (Scientific foundations of nature conservation in the recreational forests of the Moscow region), In: *Okhrana prirody i ratsional'noe ispol'zovanie prirodnykh resursov Moskovskoi oblasti* (Nature Protection and Rational Use of Natural Resources in the Moscow Region), 1977, pp. 31–35.
- Konovalova E.V., Gladinov A.N., Sodboeva S.C., Otsenka rekreatsionnogo ispol'zovaniya prigorodnykh lesov na territorii Ulan-Udenskogo lesnichestva Respubliki Buryatiya (Assessment of the recreational use of suburban forests on the territory of the Ulan-Ude forestry of the Republic of Buryatia), *Geograficheskoe obrazovanie, nauka i praktika v Aziatskoi Rossii* (Geographical education, science and practice in Asian Russia), Ulan-Ude, Proc. of All-Russian Sci.-Pract. Conf. with International participation, Ulan-Ude, 2022, pp. 148–152.
- Korotkov I.A., Geograficheskie zakonomernosti raspredeleniya lesov v Mongol'skoi Narodnoi Respublike (Geographical regularities of distribution of forests in the Mongolian People's Republic), *Botanicheskii zhurnal*, 1976, Vol. 61, No. 2, pp. 145–153.
- Kuz'mina G.P., *Vliyanie rekreatsii na osnovnye lesa zelenoi zony g. Krasnoyarska. Dis. kand. s.-kh. nauk* (Influence of recreation on pine forests of the green zone of Krasnoyarsk. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: 1982, 25 p.
- Lepeshkin E., *Estimation of Recreational Potential of Urban Forests*, Stockholm: Southern Swedish Forest Research Centre, 2007, 48 p., available at: https://stud.epsilon.slu.se/11447/1/lepeshkin_e_171005.pdf (January 13, 2023).
- Lesa Mongol'skoi Narodnoi Respubliki: Listvennichnye lesa Vostochnogo Khenteya*. (Forests of the Mongolian People's Republic: Larch forests of Eastern Khentei), Moscow: Nauka, 1988, 176 p.
- Mirkin B.M., Yamalov S.M., Naumova L.G., Bayanov A.V., Saifullina N.M., Vklad sintaksonomii v izuchenie dinamiki rastitel'nosti (The contribution of syntaxonomy to the study of vegetation dynamic), *Zhurnal obshchei biologii*, 2012, Vol. 73, No. 4, pp. 271–283.
- Mirkin B.M., Yamalov S.M., Naumova L.G., Sinantropnye rastitel'nye soobshchestva: modeli organizatsii i osobennosti klassifikatsii (Synanthropic plant communities: models of organization and features of classification), *Zhurnal obshchei biologii*, 2007, Vol. 68, No. 6, pp. 435–443.
- Nevskii S.A., *Antropogennaya dinamika nagornyykh lesov Saratovskogo Pravoberezh'ya. Dis. kand. biol. nauk* (Anthropogenic dynamics of upland forests of the Saratov Right Bank. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), 2001, 23 p.
- Ogureeva G.N., Bocharnikov M.V., Geografiya raznoobraziya boreal'nykh lesov u yuzhnoi granitsy rasprostraneniya i ikh kartografirovanie (gory Yuzhnoi Sibiri i Mongolii) (Diversity of boreal forests in the mountains of Southern Siberia and Mongolia), *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5: Geografiya*, 2014, No. 5, pp. 53–61.
- Pashina M.N., Korsunova T.M., K probleme vliyaniya edafotopa na sostoyanie zelenykh zon urboterritorii (na primere g. Ulan-Ude) (On the problem of the influence of edaphotope on the state of green zones of urban areas (on the example of Ulan-Ude), *Aktual'nye voprosy razvitiya agrarnogo sektora ekonomiki Baikalskogo regiona* (Current issues in the development of the agricultural sector of the economy of the Baikal region), Ulan-Ude, Proc. of All-Russian (national) Sci.-Pract. Conf., dedicated to the Day of Russian Science, Ulan-Ude: BGSKhA, pp. 59–63.
- Perevoznikova V.D., Zubareva O.N., Geobotanicheskaya indikatsiya sostoyaniya prigorodnykh lesov (na primere berezovoi roshchi Akademgorodka g. Krasnoyarska) (Geobotanical indication of the state of suburban forests (on the example of a birch grove of Akademgorodok Krasnoyarsk)), *Ekologiya*, 2002, No. 1, pp. 3–9.
- Polevaya geobotanika* (Field geobotany), Moscow, Leningrad: Nauka, 1964, Vol. 3, 527 p.
- Popova E.P., Zubareva O.N., Pochvennoi pokrov parkov g. Krasnoyarska i obespechennost' elementami mineral'nogo pitaniya drevesnykh rastenii (Soil cover of parks in Krasnoyarsk with elements of mineral nutrition of woody plants), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa. Lesnoi vestnik*, 2007, No. 1, pp. 32–38.
- Prokop'ev E.P., Zverev A.A., Merzlyakova N.E., Kudryavtsev V.V., Mineeva T.A., Opyt otsenki antropogennoi transformatsii rastitel'nosti zelenoi zony g. Tomsk (Experience in assessing the anthropogenic transformation of vegetation in the green zone of Tomsk), *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka* (Flora and vegetation of Siberia and the Far East), Krasnoyarsk, Proc. of 4th Russian Conf. Readings in Memory of L.M. Cherepnin, Krasnoyarsk: 2006, pp. 79–83.
- Romanov V.S., Rozhkov L.N., *Organizatsiya zagorodnogo otdykh naseleniya v lesakh SSSR i za rubezhom* (Organization of out-of-town recreation of the population in the forests of the USSR and abroad), Moscow: TsVNTIleskhoz, 1974.
- Rysin L.P., Savel'eva L.I., Rysin S.L., Forest monitoring in urbanized areas, *Russian Journal of Ecology*, 2004, Vol. 35, No. 4, pp. 209–213.
- Rysin S.L., Lepeshkin E.A., Rekreatsionnyi potentsial lesov na urbanizirovannykh territoriyakh (Recreational potential of forest in urban areas), *Nauchnye vedomosti. Seriya Estestvennye nauki*, 2011, No. 9 (104), Issue 15/1, pp. 283–291.
- Savin E.N., *Lesovosstanovlenie svetlokhvoynyykh lesov MNR (priroda lesovozobnovleniya, lesovodstvennyye meropriyatiya. Avto-ref. dis. d-ra s.-kh. nauk* (Reforestation of light coniferous forests of the Mongolian People's Republic (nature of reforestation, silvicultural activities). Extended abstract

- of Doctor's agricultural sci. thesis), Krasnoyarsk: In-t lesa i drevesiny SO AN SSSR, 1985, 50 p.
- Shevelina I.V., Metelev D.V., Nagimov Z.Y., Dinamika lesovodstvenno-taksatsionnykh pokazatelei nasazhdenii lesoparkov goroda Ekaterinburga (Dynamics of silvicultural and taxation parameters of the stands in woodland park in the city Yekaterinburg), *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2016, No. 6, pp. 125–131.
- Shirin Y.A., Antropogennaya dinamika rastitel'nosti lugov predgorij Yuzhnogo Urala (Antropogennaya dinamika rastitel'nosti lugov predgorij Yuzhnogo Urala), *Monitoring bioraznoobraziya ekosistem stepnoi i lesostepnoi zon* (Monitoring of the biodiversity of steppe and forest-steppe ecosystems), Balashov, Proc. of All-Russian sci.-pract. Conf. with international participation, September 29–30, 2011, Balashov, pp. 129–131.
- Slemnev N.N., Katyutin P.N., Sheremet'ev S.N., Yarmishko V.T., Dinamika listvennichnykh lesov Tsentral'nogo Khangaya (Mongoliya) (Dynamics of larch forests in the Central Khangai (Mongolia)), *Botanicheskii zhurnal*, 2017, Vol. 102, No. 10, pp. 1379–1401.
- Sorokina O.I., Adaptatsiya drevesnykh rastenii k gorodskim usloviyam (na primere g. Ulan-Batora) (Adaptation of plants to urban conditions (on the example of Ulaanbaatar)), *Strategiya vzaimodeistviya mikroorganizmov i rastenii s okruzhayushchei sredoi* (The strategy of interaction of microorganisms and plants with the environment), Saratov, Proc. of 6th All-Russian conf. of young scientists Saratov: Nauka, p. 92.
- Sorokina O.I., Antropogennaya transformatsiya mikroelementnogo sostava drevesnykh rastenii g. Ulan-Batora (Anthropogenic transformation of the microelement composition of woody plants in Ulaanbaatar), *Aktual'nye problemy biologii i ekologii* (Current problems of biology and ecology), Syktyvkar, Proc. of 18th All-Russian Youth Sci. Conf., Syktyvkar, pp. 204–207.
- Taran I.V., *Ekologo-biologicheskie osnovy rekreatsionnogo ispol'zovaniya lesov Zapadnoi Sibiri. Avtoref. dis. d-ra biol. nauk* (Ecological and biological bases of recreational use of forests in Western Siberia. Extended abstract of Doctor's biol. sci. thesis.), Krasnoyarsk, 1980, 48 p.
- Tarasov A.I., *Rekreatsionnoe lesopol'zovanie* (Recreational forest management), Moscow: Agropromizdat, 1986, 176 p., available at: <https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/taraso/text.pdf> (January 16, 2023).
- Tarkhova L.A., Podkhody k otsenke lesopirologicheskikh uslovii rekreatsionnykh lesov v tselyakh organizatsii otdykh (na primere territorii prirodnogo parka "Kumysnaya polyana" g. Saratova) (Valuation Methods of the Forest Pyrology Conditions in Recreational Forests for Recreational and Rest Purposes (on Example of the nature Park "Kumysnaya Polyana" near Saratov-City)), *Izvestiya Saratovskogo universiteta. Nauki o Zemle*, 2011, Vol. 11, No. 1, pp. 12–18.
- Tsagaantsooj N., Tsendsuren N., Urban forest deterioration and Forest pests, *Geocological issues in Mongolia*, Institute of Geocology, No. 5. Ulaanbaatar: Songoon nuur, 2005, pp. 25–31.
- Tsedendash G., *Lesnaya rastitel'nost' Khenteiskogo nagor'ya. Avtoref. dis. kand. biol. nauk* (Forest vegetation of the Khentei Highlands. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Ulaanbaatar: In-t botaniki Mongol'skoi Akademii nauk, 1993, 23 p.
- Tsendsuren D., *Sostoyanie listvennichnykh nasazhdenii (Larix sibirica Ledeb.) zelenoi zony g. Ulan-Bator i perspektivy ikh rekreatsionnogo ispol'zovaniya. Avtoref. dis. kand. s.-kh. nauk* (The state of larch plantations (*Larix sibirica* Ledeb.) of the green zone of Ulaanbaatar and the prospects for their recreational use. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Saint Petersburg, 2009, 26 p.
- Tsvetkov P.A., Gorbunov A.S., Vliyanie rekreatsii na prirodnyuyu pozharnuyu opasnost' sosnovykh lesov zapovednika "Stolby" (The influence of recreation on the natural fire danger of pine forests of the Stolby Nature Reserve), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2007, No. 1, pp. 72–79.
- Tsvetkov P.A., Kirisheva D.A., Vliyanie rekreatsii na estestvennoe vozobnovlenie sosny obyknovЕННОI (Influence of Recreation on Natural Regeneration of Scots Pine), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2004, Vol. 22, No. 1–2, pp. 61–65.
- Tsvetkov P.A., Sementin V.L., Osobennosti prirody pozharov v rekreatsionnykh lesakh (Features of the nature of fires in recreational forests), *Lesnoe khozyaistvo*, 2000, No. 5, pp. 52–53.
- Tsvetkov P.A., Sementin V.L., Vliyanie rekreatsii na zapasy lesnykh goryuchikh materialov v sosnyakh i ikh pozharnoe sozrevanie (Influence of recreation on stocks of forest combustible materials in pine forests and their fire maturation), *Sibirskii vestnik pozharnoi bezopasnosti*, 1999, No. 3–4, pp. 64–68.
- Turubanova L.P., Likhanova I.A., Zheleznova G.V., Pystina T.N., Suktsessionnye izmeneniya rastitel'nosti na post-tekhnogennykh territoriyakh krainesevernoi taigi pri poseve raznykh vidov mnogoletnikh trav (Successional changes in vegetation in post-technogenic territories of the extreme northern taiga during the sowing of different types of perennial grasses), *Aktual'nye problemy regional'noi ekologii i biodiagnostika zhivykh sistem* (Actual problems of regional ecology and biodiagnostics of living systems), Proc. of 11 All-Russian Sci.-Pract. Conf.-Exposition of Ecological Projects with international participation, pp. 338–332.
- Tushigmaa Z., Izmenenie rastitel'nogo pokrova na vyрубke v taezhnom mokhovo-raznotravno-brusnichnom sosnyake v Mongolii (Change of the plant cover on the felling area in the taiga forest moss-herb-cowberry in Mogolia), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2009, Issue 188, pp. 86–92.
- Undraa M., Kawada K., Dorjsuren Ch., Kamijo T., After Fire Regenerative Successions in Larch (*Larix sibirica* Ledeb.) Forests of Khangai in Mongolia, *Siberian Journal of Forest Science*, 2015, No. 4, pp. 40–50. <https://doi.org/10.15372/SJFS20150404>.
- Vasilevich V.I., Nekotorye novye napravleniya v izuchenii dinamiki rastitel'nosti (Some new trends in the vegetation dynamics study), *Botanicheskii zhurnal*, 1993, Vol. 78, No. 10, pp. 1–15.
- Vishnevskaya I.G., Vliyanie rekreatsii na sostoyanie el'nikov v Moskovskoi oblasti (The Influence of recreation on the condition of spruce forests in the Moscow region), *Sovremennye problemy rekreatsionnogo lesopol'zovaniya* (Modern issues of recreational forest management), Moscow, Proc. of All-Union Meeting, Moscow, 1985, pp. 78–79.
- Weber H.E. Moravec J., Theurillat J.-P., International Code of phytosociological nomenclature. 3rd ed., *J. Veg. Sci.*, 2000, Vol. 11, pp. 739–768. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2005.07.3>.

- Westhoff V., van der Maarel E., The Braun-Blanquet approach, In: *Handbook of Vegetation Science*, 1973, Vol. 5, pp. 617–726.
- Yarmishko V.T., Slemnev N.N., Potokin A.F., Yarmishko M.A., Dorzhsuren C., Zoeo D., Tsogt Z., Analiz struktury i produktivnosti podtaezhnykh poimenno-dolinykh narushennykh lesnykh soobshchestv v Severo-Vostochnom Khangae (Mongoliya (Analysis of the structure and productivity of subtaiga floodplain-valley disturbed forest communities in the North-Eastern Khangai (Mongolia)), *Rastitel'nye resursy*, 2008, Vol. 44, No. 4, pp. 66–78.
- Yudin I.M., K voprosu otsenki rekreatsionnogo potentsiala i rekreatsionnoi emkosti gorodskikh lesov g. Tol'yatti (On the issue of assessing the recreational potential and recreational capacity of urban forests in Togliatti), *Agrarnye konferentsii*, 2019, No. 6 (18), pp. 57–61.
- Zakon o lesakh ot 17 maya 2012 g. (Law on Forests of May 17, 2012), In: *Gosudarstvennyi Velikii Khural*, Ulaanbaatar, 2012.
- Zoeo D., *Izmenenie travyano-kustarnichkovykh yarusov v listvennichnykh i sosnovykh lesakh pod vozdeistviem rubok i pozharov (na primere Khantaiskogo i Selenginskogo lesorastitel'nykh okrugov)*. Avtoref. dis. kand. biol. nauk (Changes in grass-shrub layers in larch and pine forests under the influence of logging and fires). Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Ulaanbaatar Institut Botaniki AN Mongolii, 2000, 26 p.
- Zverev A.A., *Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova* (Information Technology in Vegetation Research), Tomsk: TML-Press, 2007, 304 p.

УДК 632.92*579.8

ОБНАРУЖЕНИЕ ФИТОПЛАЗМЫ ГРУППЫ 16SrXXI В СОСНЕ ОБЫКНОВЕННОЙ И СОСНЕ ГОРНОЙ¹

© 2024 г. Н. В. Гирсова^а, Д. З. Богоутдинов^а, А. Г. Молчанов^б, Т. Б. Кастальева^{а, *}

^аВсероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, ул. Институт, влд. 5, р.п. Большие Вяземы, Одинцовский р-он, Московская область, 143050 Россия

^бИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, г. Одинцово, 143030 Россия

*E-mail: kastalyeva@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.09.2022 г.

После доработки 28.08.2023 г.

Принята к публикации 10.10.2023 г.

Одна из причин ухудшения состояния древостоя хвойных в ряде стран Европы связана с инфицированностью их фитоплазмами — облигатными внутриклеточными патогенами — бактериями, лишенными клеточной стенки. Цель работы — выявить наличие фитоплазменной инфекции в образцах хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и сосны горной (*Pinus mugo* Turra), собранных в Московской и Самарской областях и имевших характерные симптомы заболевания, а также определить таксономическую принадлежность фитоплазмы. Для обнаружения фитоплазмы использовали прямую и вложенную ПЦР с парами праймеров P1/16S-Sr и R16F2n/R16R2 соответственно. ДНК фитоплазмы была обнаружена в шести из семи экземпляров сосны, включая бессимптомную. Анализ полиморфизма длины рестрикционных фрагментов после обработки ампликонов ДНК эндонуклеазами рестрикции AluI, MseI, NhaI, HpaII, HaeIII, RsaI и TaqI свидетельствовал о сходстве российских штаммов фитоплазмы сосны обыкновенной и сосны горной с литовскими штаммами PineLRN и PineBLD фитоплазмы сосны горной (GenBank Accession Number MK089821 и MK089819 соответственно), идентифицированной как '*Candidatus Phytoplasma pini*' (подгруппа 16SrXXI-A). Фитоплазма, родственная этому виду, зарегистрирована на территории Российской Федерации впервые.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, сосна горная, фитоплазмы, '*Candidatus Phytoplasma pini*'.

DOI: 10.31857/S0024114824020096 EDN: REVCBA

Фитоплазмы — это бактерии, лишенные клеточной стенки, облигатные внутриклеточные паразиты, обитающие в ситовидных трубках покрытосеменных и ситовидных клетках флоэмы папоротникообразных и голосеменных растений и передающиеся от растения к растению насекомыми из отряда Hemiptera. Из-за неспособности этих патогенов расти на искусственных питательных средах наиболее надежное доказательство фитоплазменной этиологии заболевания растения может быть получено с использованием молекулярных методов исследования: анализа первичной структуры ДНК консервативного гена 16S рРНК посредством разрезания ДНК, амплифицированной с помощью ПЦР, набором эндонуклеаз рестрикции (метод полиморфизма длины рестрикционных фрагментов — ПДРФ), либо непосредственно определяя ее нуклеотидную последовательность

путем секвенирования. На этом же основана и таксономия фитоплазм. Фитоплазмы инфицируют более 1000 видов растений по всему миру, что может привести к серьезному экономическому ущербу (Marcose, 2014).

Фитоплазмы вызывают широкий спектр уникальных симптомов, включая филлодию, пожелтение, карликовость, ведьмины метлы, покраснение верхних листьев (пурпурность вершины), некроз флоэмы (Namba, 2019). Для болезней хвойных, вызванных фитоплазменной инфекцией, характерными симптомами являются аномально мелкая желтая или красноватая хвоя, усыхание отдельных ветвей или всего дерева, а также развитие ведьминых метел — шаровидных или бесформенных структур, образовавшихся в результате пролиферации коротких ветвей (Trujillo-Toro, Navarro-Cerrillo, 2019; Valiunas et al., 2019).

Помимо закупорки элементов флоэмы и их некроза, вызывающих невозможность перераспределения продуктов фотосинтеза и эндогормонов, фитоплазмы также способны формировать

¹ Исследование выполнено в рамках темы государственного задания РАН 0598-2019-0002.

комплекс эффекторных белков. Эффектор — это белок, секретлируемый микробным патогеном или насекомым в клетку хозяина для усиления его способности к размножению. Эффекторами называют также элиситоры, токсины, аналоги фитогормонов, ферменты деградации клеточной стенки и другие молекулы, которые изменяют растение-хозяина (Hogenhout et al., 2009).

Фитоплазменные эффекторы (SAP11, SAP54, SAP09, TENGU и др.) могут вызывать снижение экспрессии генов синтеза регуляторов роста и защитных веществ, что проявляется в пороках развития вегетативных органов, таких как карликовость, повышенная кустистость, деформация отдельных органов. Они также снижают иммунитет растений, что приводит к более интенсивному заражению другими патогенами и вредителями. В частности, пептид TENGU, подавляющий факторы синтеза жасмоновой и салициловой кислот и, как следствие, снижающий защитные реакции растений, усиливает рост бактериальных патогенов и плодовитость насекомых-переносчиков (Uzma Rashid et al., 2018; Oshima et al., 2023). В 2020 г. появилось сообщение об открытии нового семейства эффекторов фитоплазмы, названных филлогенами, которые могут вызывать пороки развития репродуктивных органов, в том числе филлодию цветков (Iwabuchi et al., 2020).

Наличие фитоплазмы у представителя голосеменных растений — кипариса (*Cupressus*) с симптомами ведьминой метлы, низкорослости и фациацией впервые показано в 1998 году в Италии с использованием метода вложенной ПЦР с праймерами, специфичными к фитоплазме группы 16SrIII (Paltrinieri et al., 1998). Впервые фитоплазма вида '*Candidatus* Phytoplasma pini', отнесенная к отдельной новой группе 16SrXXI, идентифицирована в 2005 г. в сосне обыкновенной из Германии (AJ632155)² и в сосне алеппской (*Pinus halepensis* Miller) из Испании (Барселона) (Schneider et al., 2005). В последующем, в 2007–2016 гг., фитоплазмы выявлены в единичных экземплярах десяти видов хвойных растений из Польши, Чехии, Китая, Хорватии, Литвы и США (Śliwa et al., 2008; Kaminska et al., 2011; Kaminska, Berniak, 2011; Huang et al., 2011; Ježić et al., 2013; Valiunas et al., 2015; Costanzo et al., 2016). Все они принадлежали к группе 16SrXXI, подгруппе 16SrXXI-A. В США в сосне колючей (*Pinus pungens* Lamb) с симптомами ведьминой метлы была выявлена фитоплазма (штамм MDPP) той же группы, имевшая, однако, отличия в последовательности гена 16S рРНК, что позволило отнести ее к новой подгруппе 16SrXXI-B. Позднее опубликована предварительная версия последовательности генома

этого штамма, состоящая из 474136 оснований (Cai et al., 2020). В Литве при анализе 300 растений сосны с характерными симптомами фитоплазма выявлена в 80% сосны обыкновенной и горной. Главные признаки инфицирования — укорочение игл, имеющих желтый или красноватый цвет, отсутствие игл на ветвях, усыхание ветвей и гибель деревьев. Иногда встречались шаровидные ведьмины метлы (Valiunas et al., 2015).

Широкое распространение фитоплазменных болезней в Европе и большой урон, наносимый ими лесам, свидетельствуют о серьезной угрозе для лесной промышленности и экологии (Valiunas et al., 2015, 2019). Учитывая это, исследователи из Литвы и США разработали новые протоколы и пары праймеров для обнаружения '*Candidatus* Phytoplasma pini' путем амплификации фрагмента 16S рДНК размером 484 п.н. и фрагмента гена *tuf* размером 513 п.н., которые содержат участки, уникальные для этой фитоплазмы, что позволяет, не прибегая к вложенной, а используя лишь прямую ПЦР, быстро идентифицировать '*Candidatus* Phytoplasma pini' (Valiunas et al., 2019).

До недавнего времени не было никаких сведений о возможных переносчиках фитоплазм хвойных. В Литве исследовали различные виды насекомых, населяющих сосну, фитоплазму выявили в трех видах тли рода *Cinara*: *C. pini* L., *C. piniphila* Ratzeburg и *Cinara pineti* Fabricius. Предполагается, что они могут быть переносчиками фитоплазмы (Ivanauskas et al., 2021).

Обнаружение фитоплазмы у хвойных видов деревьев позволило по-новому рассмотреть причины массового усыхания природных массивов в Средиземноморском и Балтийском регионах Европы, причиной которых ранее считалось потепление климата. В качестве потенциально опасного вредителя разных видов сосны, включая сосну алеппскую, стали рассматривать патоген '*Candidatus* Phytoplasma pini'. На основании наблюдаемых типичных симптомов на сосне алеппской — пролиферации пазушных почек, образования ведьминых метел, аномального удлинения междоузлий, отставания в росте, относительно быстрой дефолиации — исследователи пришли к выводу, что инфицирование фитоплазмой сосны в Испании достигает высокого уровня, оно приводит к гибели кроны все большего количества деревьев, а впоследствии — и лесов (Trujillo-Toro, Navarro-Cerrillo, 2019).

Цель настоящей работы — выявить наличие фитоплазменной инфекции в образцах хвои сосны обыкновенной и сосны горной, имевших характерные симптомы заболевания, и определить таксономическую принадлежность фитоплазмы.

² Здесь и далее — номер доступа в базе данных GenBank (Accession number).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Образцы побегов сосны обыкновенной с симптомами измельчения хвои, низкорослости, повышенной кустистости, с образованиями типа ведьминых метел были собраны в Самарской области в конце мая 2013 г., образцы побегов сосны горной — на территории Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина (Москва) в конце апреля 2019 года. В апреле 2022 г. образцы сосны обыкновенной были взяты в Серебряноборском лесничестве Института лесоведения РАН с двух рядом росших деревьев, одно из них имело внешние признаки инфицированности неизвестным патогеном: иглы хвои в 2 и более раз короче, чем у второго дерева, которое выглядело здоровым. Характеристика всех образцов представлена в табл. и на рис. 1. Из хвои больного дерева из Серебряного Бора приготовили 3 образца, из хвои внешне здорового — 1. Ранее, в 2017 г., у обоих деревьев с использованием инструментальных методов (инфракрасные газоанализаторы) были исследованы морфологические характеристики (дыхание ствола, фотосинтез хвои и водный потенциал хвои) (Молчанов, 2022).

Тотальную ДНК выделяли из 0.5 г хвои каждого образца, которую нарезали ножницами до размера 1 мм или меньше и помещали в морозильную камеру на 16 часов, после чего растирали в фарфоровой ступке с 2.5 мл лизирующего буферного раствора, содержащего 2.5% СТАВ (подробное русскоязычное описание общепринятой методики (Кастальева и др., 2016)).

Аmplификация ДНК и ПДРФ-анализ. ДНК фитоплазмы размером 1.8 Кб амплифицировали с помощью пары праймеров P1/16S-Sr. Полученный ПЦР-продукт использовали в качестве матрицы во



Рис. 1. А — образец хвои сосны обыкновенной: слева — больного дерева с оголенным основанием, укороченной хвоей и образованием бокового ветвления на верхушке, справа — внешне здорового растения. Образцы предоставлены А.Г. Молчановым. Фото Т.Б. Кастальевой, 2022 г. Б — образец хвои больного дерева сосны горной с укороченной хвоей, покраснением концов игл и повышенным ветвлением. Фото Д.З. Богоутдинова, 2018 г.

вложенной (nested) ПЦР с другой парой праймеров — R16F2n/R16R2n. В результате получали специфичный для фитоплазм ампликон размером 1.2 Кб, наличие которого выявляли электрофорезом в 1% агарозном геле. Принадлежность фитоплазмы к подгруппе определяли с помощью анализа полиморфизма длины рестриционных фрагментов. С этой целью нарабатывали необходимое количество ампликона, который подвергали действию эндонуклеаз рестрикции *AluI*, *MseI*, *TaqI*, *HaeIII*, *HhaI*, *HpaII*, *RsaI*, *Sau3AI*, каждой в отдельности. Продукты рестрикции разделяли электрофорезом в 5%-ном полиакриламидном геле и сравнивали с эталоном (Duduk et al., 2013).

Таблица. Образцы сосны, проанализированные на наличие фитоплазмы в 2013, 2019 и 2022 гг.

№ образца	Вид сосны	Дата и место сбора образца	Симптомы	Наличие фитоплазмы
1	Сосна обыкновенная	30.05.2013, пгт Кинель Самарской области	Хлороз	–
2	Сосна обыкновенная	То же	Мелкая хвоя с синеватым оттенком	+
3	Сосна обыкновенная	То же	Низкорослость, ведьмина метла	+
4	Сосна горная	22.04.2019, Москва, лес на территории ГБС	Укороченная хвоя	+
5	Сосна горная	22.04.2019, Москва, ГБС, перед лабораторным корпусом	Хлороз и покраснение концов хвои, образование боковых ветвей на верхушках побегов	+
6	Сосна обыкновенная	21.04.2022, Москва, Серебряный Бор	Слабо развитая хвоя на 1/3 части кроны.	+
7	Сосна обыкновенная		То же	+
8	Сосна обыкновенная		То же	+
9	Сосна обыкновенная	21.04.2022, Москва, Серебряный Бор	Ветвь с нормально развитой хвоей от бессимптомного дерева	+

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Тотальная ДНК была выделена из всех описанных выше образцов в год сбора образца. Тогда же было проверено наличие в ней фитоплазменной ДНК и предпринята попытка определения принадлежности фитоплазмы к группе и подгруппе, что не всегда удавалось сделать сразу. Из семи проверенных образцов фитоплазма была обнаружена в шести. Образцы № 6, 7 и 8 были взяты с одного дерева. В 2013 г. не удалось установить принадлежность фитоплазмы к группе. Однако благодаря тому, что ДНК фитоплазмы, как правило, хорошо сохраняется при низкой температуре, в 2019 году с использованием более широкого набора эндонуклеаз рестрикции (кроме *AluI* и *MseI*, также *HpaII*, *RsaI*, *TaqI* и *Sau3AI*) было показано, что эта фитоплазма принадлежит к группе 16SrXXI, подгруппе 16SrXXI-A. Тогда же установили наличие фитоплазмы и в образцах сосны горной, принадлежность ее к той же группе и подгруппе (рис. 2).

В апреле 2022 г. на конференции, посвященной обсуждению достижений в области мониторинга состояния древесных растений, одним из авторов этой работы, А.Г. Молчановым, был сделан доклад по результатам морфологического и физиологического исследования состояния “спелых деревьев сосны” (Молчанов, 2022). Эксперимент проводился на двух деревьях примерно одного возраста, одно из которых выглядело больным: примерно на 1/2 части кроны не развивалась хвоя текущего года. В последующие годы здесь наблюдались только годичные лишённые хвои побеги (свечки). Второе дерево выглядело здоровым. Исследования проводили в год появления симптомов заболевания, в 2017 году. Дерево без внешних симптомов использовали в качестве контрольного. У обоих деревьев была определена эмиссия CO₂ с поверхности стволов (дыхание ствола), измерена интенсивность фотосинтеза на хвое второго года и водный потенциал хвои в предрассветные часы. Результаты показали, что интенсивность фотосинтеза больного дерева была несколько ниже, чем у того, которое выглядело здоровым, то же наблюдалось в отношении дыхания ствола. Однако эти различия не были значимыми. Более существенной оказалась разница при определении показателя водосостояния дерева — предрассветного водного потенциала хвои.

Вопрос о том, какая болезнь поразила сосну обыкновенную в эксперименте А.Г. Молчанова, оставался открытым. Автор предполагал, что это могла быть корневая гниль. В то же время картина поражения хвои, наблюдаемая на части кроны больного дерева, — образование мелких боковых побегов с короткой хвоей (рис. 1А) — вполне соответствовала симптоматике, характерной для фитоплазменной инфекции.

В 2019 г. была опубликована работа Morcillo et al., выполненная также в 2017 г. в центральной

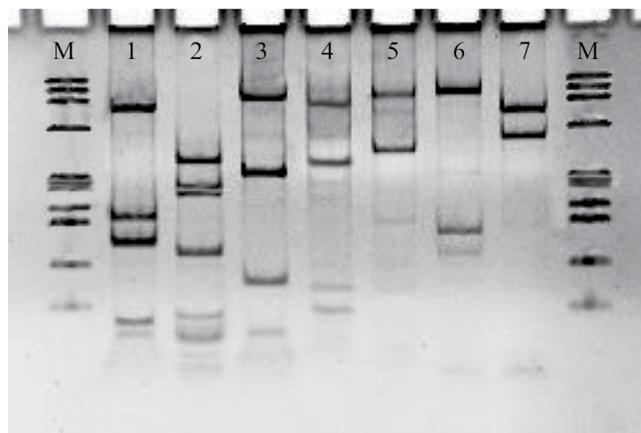


Рис. 2. Электрофоретические профили фрагментов ампликона ДНК 16Sr гена фитоплазмы, выделенной из хвои сосны горной, полученные после обработки эндонуклеазами рестрикции: 1 – *AluI*, 2 – *MseI*, 3 – *HhaI*, 4 – *TaqI*, 5 – *HpaII*, 6 – *HaeIII*, 7 – *RsaI* в 5%-ном ПААГ. М – маркер молекулярного веса Φ X174 DNA/*BsuRI* (*HaeIII*) (Fermentas, Lithuania), размер фрагментов сверху вниз (bp): 1353, 1078, 872, 603, 310, 281, 271, 234, 194, 118, 72. Фото Н.В. Гирсовой, 2019 г.

Испании. В ней оценивались различные морфологические и физиологические показатели, сходные с теми, что измерял А.Г. Молчанов (только на более обширном материале), в том числе и водосостояние деревьев сосны алеппской в непораженных и усыхающих насаждениях деревьев. Для эксперимента было выбрано 48 деревьев, каждое из которых было проверено на наличие фитоплазмы, принадлежащей к группе ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’. Фитоплазма была обнаружена во всех образцах, независимо от наличия симптомов заболевания. Деревья в непораженных насаждениях показали более высокие значения водного потенциала, измеренного в предрассветный период, чем бессимптомные деревья в усыхающих насаждениях, т.е. имели лучшие условия водного режима (Morcillo et al., 2019).

Вложенная ПЦР показала, что все 4 образца из Серебрянборского лесничества, включая образец хвои внешне здорового дерева, содержали целевой продукт — ДНК фитоплазмы. Профили электрограмм фрагментов ДНК после рестрикции ампликона эндонуклеазами *AluI* и *TaqI* в 5%-ном ПААГ соответствовали виртуальному ПДРФ-профилю эталонного (референсного) штамма ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’ Pin127S (AJ632155) из Германии, принадлежащего к группе 16SrXXI, виду ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’. ПДРФ-профили, полученные с помощью эндонуклеаз рестрикции *MseI* и *HaeIII* серебрянборского штамма сосны обыкновенной, отличались от эталонного германского штамма Pin127S, но совпадали с профилями литовских штаммов PineLRN и PineBLD (МК089821 и МК089819 соответственно) сосны горной,

идентифицированной как ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’ (подгруппа 16SrXXI-A) (рис. 2), что свидетельствовало о более близком родстве российских изолятов фитоплазмы с литовскими.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Это первое сообщение об обнаружении в России случаев инфицирования фитоплазмой группы 16SrXXI видов, родственных ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’, сосны обыкновенной и сосны горной. Несмотря на то, что представлены результаты исследования единичных образцов сосны только из Самарской и Московской областей, предполагается, что фитоплазмы на хвойных видах, в том числе на сосне, как и в Европейских странах, могут иметь значительное распространение в Российской Федерации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кастальева Т.Б., Богоутдинов Д.З., Боттнер-Паркер К.Д., Гирцова Н.В., Лу. И.-М. О разнообразии фитоплазмозов сельскохозяйственных культур в России: патогены и их переносчики // Сельскохозяйственная биология. 2016. Т. 51. № 3. С. 367–375. DOI: 10.15389/agrobiology.2016.3.367
- Молчанов А.Г. Мониторинг состояния спелых деревьев сосны — морфофизиологические и инструментальные подходы (фотосинтез хвои, дыхание стволов, предсветный водный потенциал) // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике: Мат. 3-й Всерос. конф. с междунар. участием. М.; Красноярск: ИЛ СО РАН, 2022. С. 101–102.
- Cai W., Shao J., Zhao Y., Davis R.E., Costanzo S. Draft genome sequence of ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’-related strain MDPP: A resource for comparative genomics of gymnosperm-infecting phytoplasmas // Plant Disease. 2020. V. 104. P. 1009–10.
- Costanzo S., Rascoe J., Zhao Y., Davis R., Nakhla M.K. First report of a new ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’-related strain associated with witches’-broom of *Pinus* spp. in Maryland // Plant Disease. 2016. V. 100. № 8. <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-01-16-0097-PDN>
- Duduk B., Paltrinieri S., Lee I.-M., Bertaccini A. Nested PCR and RFLP Analysis Based on the 16S rRNA Gene // Methods and Protocols Methods in Molecular Biology. Humana Press, 2013. 938: 159–170.
- Hogenhout S.A., Van der Hoorn R.A., Terauchi R., Kaimoun S. Emerging concepts in effector biology of plant-associated organisms // Molecular Plant-Microbe Interaction. 2009. V. 22. P. 115–22.
- Huang S., Tiwari A.K., Rao G.P. ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’ affecting *Taxodium distichum* var. *imbricarium* in China [Abstract]. Phytopathogenic Mollicutes. 2011. V. 1. № 2. P. 91–94.
- Ivanauskas A., Rimsaite J., Danilov J., Soderman G., Sneideris D., Zizyte-Eidetiene M., Wei W., Valiunas D. A Survey of Potential Insect Vectors of Mountain Pine Proliferation Decline Phytoplasma in Curonian Spit, Lithuania // Environmental Sciences Proceedings. 2021. V. 3. № 1. P. 81. <https://doi.org/10.3390/IECF2020-07977>
- Iwabuchi N., Kitazawa Y., Maejima K., Koinuma H., Miyazaki A., Matsumoto O., Suzuki T., Nijo T., Oshima K., Namba S., Yamaji Y. Functional variation in phylogen, a phylloidy-inducing phytoplasma effector family, attributable to a single amino acid polymorphism // Molecular Plant Pathology. 2020. V. 21. P. 1322–1336. <https://doi.org/10.1111/mpp.12981>
- Ježić M., Poljak I., Šafarić B., Idžojić M., Ćurković-Perica M. 2013. ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’ in pine species in Croatia // Journal of Plant Diseases and Protection. V. 120 P. 160–163. <https://doi.org/10.1007/BF03356469>
- Kaminska M., Berniak H. Detection and identification of three ‘*Candidatus Phytoplasma*’ species in *Picea* spp. trees in Poland // Journal of Phytopathology. 2011. V. 159. P. 796–798.
- Kamińska M., Bernia K.H., Obdrzalek J. 2011. New natural host plants of ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’ in Poland and the Czech Republic // Plant Pathology. 2011. V. 60. P. 1023–1029. DOI: 10.1111/j.1365–3059.2011.02480.x
- Marcone C. Molecular biology and pathogenicity of phytoplasmas // Annals of Applied Biology. 2014. V. 165. P. 199–221. DOI: 10.1111/aab.12151
- Morcillo L., Gallego D., González E., Vilagrosa A. Forest Decline Triggered by Phloem Parasitism-Related Biotic Factors in Aleppo Pine (*Pinus halepensis*) // Forests. 2019. V. 10. № 8. P. 608. <https://doi.org/10.3390/f10080608>—24 Jul 2019.
- Namba S. Molecular and biological properties of phytoplasmas // Proceedings of the Japan Academy. Series B: Physical and Biological Sciences. 2019. V. 95. P. 401–418. <https://doi.org/10.2183/pjab.95.028>
- Oshima K., Maejima K., Isobe Y., Endo A., Namba S., Yamaji Y. Molecular mechanisms of plant manipulation by secreting effectors of phytoplasmas // Physiological and Molecular Plant Pathology. 2023. V. 125. № 3: 102009. DOI: 10.1016/j.pmp.2023.102009
- Paltrinieri S., Pondrelli M., Bertaccini A. X-disease-related phytoplasmas in ornamental trees and shrubs with witches’ broom and malformation symptoms // Journal of Plant Pathology. 1998. V. 80. P. 261.
- Rashid U., Bilal S., Bhat K.A., Shah T.A., Wani T.A., Bhat F.A., Mughal M.N., Nargis Nazir. Phytoplasma Effectors and their Role in Plant-Insect Interaction // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences. 2018. V. 7. № 2. P. 1136–1148. DOI: <https://doi.org/10.20546/ijcm.2018.702.141>
- Schneider B., Torres E., Martin M.P., Schröder M., Behnke H.-D., Seemüller E. ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’, a novel taxon from *Pinus silvestris* and *Pinus halepensis* // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2005. V. 55. P. 303–307. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.63285-0>
- Śliwa H., Kaminska M., Korszun S, Adler P. Detection of ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’ in *Pinus sylvestris* trees in Poland // Journal of Phytopathology. 2008. V. 156. № 2. P. 88–92. DOI: 10.1111/j.1439–0434.2007.01335.x
- Trujillo-Toro J., Navarro-Cerrillo R.M. Analysis of Site-dependent *Pinus halepensis* Mill. Defoliation Caused by ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’ through Shape Selection in Landsat Time // Series Remote Sensing. 2019. V. 11. № 16. P. 1868. <https://doi.org/10.3390/rs11161868>

Valiunas D., Jomantiene R., Ivanauskas A., Urbonaite I., Sneideris D. and Davis R. E. Molecular identification of phytoplasmas infecting diseased pine trees in the UNESCO-protected Curonian Spit of Lithuania // Forests. 2015. V. 6. № 7. P. 246–2483.
<http://www.mdpi.com/1999-4907/6/7/2469/htm>
 doi: 10.3390/f6072469

Valiunas D., Jomantiene R., Ivanauskas A., Sneideris D., Zizyte-Eidetiene M., Shao J., Zhao Yan, Costanzo S., Davis R.E. Rapid detection and identification of ‘Candidatus Phytoplasma pini’-related strains based on genomic markers present in 16S rRNA and tuf genes // Forest Pathology. 2019. V. 49. № 6. e12553.
<https://doi.org/10.1111/efp.12553>

Detection of Phytoplasma belonging to the 16SrXXI group in Scott pine and mountain pine

N.V. Girsova^a, D.Z. Bogoutdinov^a, A.G. Molchanov^b, T.B. Kastalyeva^a, *

^aAll-Russian Research Institute of Phytopathology. Ul. Institute, building 5, Bolshiye Vyazemy, Odintsovo, Moscow region, 143050 Russia

^bInstitute of Forest Science, Russian Academy of Sciences, ul. Sovietskaya 21, Uspenskoe, Odintsovo, Moscow region, 143030 Russia

*E-mail: kastalyeva@yandex.ru

One of the reasons for the deterioration of coniferous stands condition in a number of European countries is associated with their infection with phytoplasmas (obligate intracellular pathogens) — bacteria lacking a cell wall. The aim of the work is to identify the presence of phytoplasma infection in samples of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and mountain pine (*Pinus mugo* Turra) collected in the Moscow and Samara regions, which had characteristic symptoms of the disease, and to determine the taxonomic affiliation of the phytoplasma. Phytoplasma was detected using direct and nested PCR with primer pairs P1/16S-Sr and R16F2n/R16R2 respectively. Phytoplasma DNA was found in six of the seven pine specimens, including an asymptomatic one. Analysis of restriction fragment length’s polymorphism after digestion of DNA amplicons with restriction endonucleases *AluI*, *MseI*, *HhaI*, *HpaII*, *HaeIII*, *RsaI*, and *TaqI* indicated the similarity of Russian strains of Scotch pine and mountain pine phytoplasmas to Lithuanian strains of PineLRN and PineBLD of mountain pine phytoplasma (GenBank Accession Number MK089821 and MK089819, respectively) identified as ‘Candidatus Phytoplasma pini’ (subgroup 16SrXXI-A). A phytoplasma related to this species has been registered on the territory of the Russian Federation for the first time.

Key words: Scots pine (*Pinus sylvestris*), mountain pine (*P. mugo*), phytoplasma, ‘Candidatus Phytoplasma pini’.

Acknowledgements: The research was carried out within the framework of the theme of the RAS state assignment 0598-2019-0002.

REFERENCES

- Cai W., Shao J., Zhao Y., Davis R.E., Costanzo S., Draft genome sequence of ‘Candidatus Phytoplasma pini’-related strain MDPP: A resource for comparative genomics of gymnosperm-infecting phytoplasmas, *Plant Disease*, 2020, Vol. 104, pp. 1009–1010.
- Costanzo S., Rascoe J., Zhao Y., Davis R., Nakhla M.K., First report of a new ‘Candidatus Phytoplasma pini’-related strain associated with witches’-broom of *Pinus* spp. in Maryland. *Plant Disease*, 2016, Vol. 100, No. 8.
<http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-01-16-0097-PDN>
- Duduk B., Paltrinieri S., Lee I.-M., Bertaccini A., Nested PCR and RFLP Analysis Based on the 16S rRNA Gene, In: *Methods and Protocols Methods in Molecular Biology*, Humana Press, 2013, 938, pp. 159–170.
- Hogenhout S.A., Van der Hoorn R.A., Terauchi R., Kaimoun S., Emerging concepts in effector biology of plant-associated organisms, *Molecular Plant-Microbe Interaction*, 2009, Vol. 22, pp. 115–222.
- Huang S., Tiwari A.K., Rao G.P., ‘Candidatus Phytoplasma pini’ affecting *Taxodium distichum* var. *imbricarium* in China [Abstract], *Phytopathogenic Mollicutes*, 2011, Vol. 1, No. 2, pp. 91–94.
- Ivanauskas A., Rimsaite J., Danilov J., Soderman G., Sneideris D., Zizyte-Eidetiene M., Wei W., Valiunas D., A Survey of Potential Insect Vectors of Mountain Pine Proliferation Decline Phytoplasma in Curonian Spit, Lithuania, *Environmental Sciences Proceedings*, 2021, Vol. 3, No. 1, p. 81.
<https://doi.org/10.3390/IECF2020-07977>
- Iwabuchi N., Kitazawa Y., Maejima K., Koinuma H., Miyazaki A., Matsumoto O., Suzuki T., Nijo T., Oshima K., Namba S., Yamaji Y., Functional variation in phyllogen, a phylloidy-inducing phytoplasma effector family, attributable to a single amino acid polymorphism, *Molecular Plant Pathology*, 2020, Vol. 21, pp. 1322–1336.
<https://doi.org/10.1111/mpp.12981>
- Ježić M., Poljak I., Šafarić B., Idžojtić M., Čurković-Perica M., ‘Candidatus Phytoplasma pini’ in pine species in Croatia, *Journal of Plant Diseases and Protection*, 2013, Vol. 120, pp. 160–163.
<https://doi.org/10.1007/BF03356469>

- Kamińska M., Bernia K.H., Obdrzalek J., New natural host plants of ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’ in Poland and the Czech Republic, *Plant Pathology*, 2011, Vol. 60, pp. 1023–1029. DOI: 10.1111/j.1365–3059.2011.02480.x
- Kaminska M., Berniak H., Detection and identification of three ‘*Candidatus Phytoplasma*’ species in *Picea* spp. trees in Poland, *Journal of Phytopathology*, 2011, Vol. 159, pp. 796–798.
- Kastal’eva T.B., Bogoutdinov D.Z., Bottner-Parker K.D., Girsova N.V., Li I.-M., O raznoobrazii fitoplazmozov sel’skohozyaistvennykh kul’tur v Rossii: patogeny i ih perenoschiki (Diverse phytoplasmas associated with diseases in various crops in Russia — pathogens and vectors), *Sel’skohozyaistvennaya biologiya*, 2016, Vol. 51, No. 3, pp. 367–375.
- Marcone C., Molecular biology and pathogenicity of phytoplasmas, *Annals of Applied Biology*, 2014, Vol. 165, pp. 199–221. DOI: 10.1111/aab.12151
- Molchanov A.G., Monitoring sostoyaniya spelyh derev’ev sosny — morfofiziologicheskie i instrumental’nye podhody (fotosintez hvoi, dyhanie stvolov, predrassvetnyi vodnyi potencial (Monitoring the condition of mature pine trees — morphophysiological and instrumental approaches (photosynthesis of needles, trunk respiration, pre-dawn water potential)), *Monitoring i biologicheskie metody kontrolya vreditelei i patogenov drevesnykh rastenii: ot teorii k praktike* (Monitoring and biological methods for controlling pests and pathogens of woody plants: from theory to practice), Proc. of 3rd All-Russian Conf. with international participation, Moscow-Krasnoyarsk: IL SO RAN, pp. 101–102.
- Morcillo L., Gallego D., González E., Vilagrosa A., Forest Decline Triggered by Phloem Parasitism-Related Biotic Factors in Aleppo Pine (*Pinus halepensis*), *Forests*, 2019, Vol. 10, No. 8, p. 608. <https://doi.org/10.3390/f10080608>—24 Jul 2019.
- Namba S., Molecular and biological properties of phytoplasmas, *Proceedings of the Japan Academy*, Series B: Physical and Biological Sciences, 2019, Vol. 95, pp. 401–418. <https://doi.org/10.2183/pjab.95.028>
- Oshima K., Maejima K., Isobe Y., Endo A., Namba S., Yamaji Y., Molecular mechanisms of plant manipulation by secreting effectors of phytoplasmas, *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2023, Vol. 125, No. 3: 102009. DOI: 10.1016/j.pmpp.2023.102009
- Paltrinieri S., Pondrelli M., Bertaccini A., X-disease-related phytoplasmas in ornamental trees and shrubs with witches’ broom and malformation symptoms, *Journal of Plant Pathology*, 1998, Vol. 80, p. 261.
- Rashid U., Bilal S., Bhat K.A., Shah T.A., Wani T.A., Bhat F.A., Mughal M.N., Nargis Nazir, Phytoplasma Effectors and their Role in Plant-Insect Interaction, *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2018, Vol. 7, No. 2, pp. 1136–1148. DOI: <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.702.141>
- Schneider B., Torres E., Martin M.P., Schröder M., Behnke H.-D., Seemüller E., ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’, a novel taxon from *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*, *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2005, Vol. 55, pp. 303–307. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.63285-0>
- Śliwa H., Kaminska M., Korszun S, Adler P., Detection of ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’ in *Pinus sylvestris* trees in Poland, *Journal of Phytopathology*, 2008, Vol. 156, No. 2, pp. 88–92. DOI: 10.1111/j.1439–0434.2007.01335.x
- Trujillo-Toro J., Navarro-Cerrillo R.M., Analysis of Site-dependent *Pinus halepensis* Mill. Defoliation Caused by ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’ through Shape Selection in Landsat Time, *Series Remote Sensing*, 2019, Vol. 11, No. 16, p. 1868. <https://doi.org/10.3390/rs11161868>.
- Valiunas D., Jomantiene R., Ivanauskas A., Urbonaite I., Sneideris D. and Davis R.E., Molecular identification of phytoplasmas infecting diseased pine trees in the UNESCO-protected Curonian Spit of Lithuania, *Forests*, 2015, Vol. 6, No. 7, pp. 2469–2483, available at: <http://www.mdpi.com/1999-4907/6/7/2469/htm>. DOI: 10.3390/f6072469.
- Valiunas D., Jomantiene R., Ivanauskas A., Sneideris D., Zizyte-Eidetiene M., Shao J., Zhao Yan, Costanzo S., Davis R.E., Rapid detection and identification of ‘*Candidatus Phytoplasma pini*’-related strains based on genomic markers present in 16S rRNA and tuf genes, *Forest Pathology*, 2019, Vol. 49, No. 6, e12553. <https://doi.org/10.1111/efp.12553>