

Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»
Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

ISSN 2311-1410

Сибирский лесной журнал

Номер 1
Январь–Февраль 2024



ФГБУ «Сибирское отделение
Российской академии наук»
Новосибирск

FEDERAL RESEARCH CENTER KRASNOYARSK SCIENTIFIC CENTER
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES, SIBERIAN BRANCH
V. N. SUKACHEV INSTITUTE OF FOREST
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES, SIBERIAN BRANCH

SIBERIAN JOURNAL OF FOREST SCIENCE

Number 1 January–February 2024

Peer-reviewed Scientific Journal. Established January 2014

Founder: Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch

Published bimonthly, 6 times per year
ISSN 2311-1410 (Print), ISSN 2312-2099 (Online)

Editor-in-Chief

Alexander A. Onuchin
onuchin@ksc.krasn.ru

Associate Editors-in-Chief

Igor M. Danilin, Tamara S. Sedel'nikova
danilin@ksc.krasn.ru, tss@ksc.krasn.ru

Managing Editor

Larisa N. Skripal'schikova
lara@ksc.krasn.ru

Associate Editors

Galina F. Antonova (RF), Natalia E. Antonova (RF), Stanislav P. Arefyev (RF), Sezgin Ayan (Turkey), Vladimir F. Baginskiy (Belarus), Eugene V. Banaev (RF), Yuri N. Baranchikov (RF), Kirsten Barrett (UK), Sergei A. Bartalev (RF), Sergei M. Bebiya (Abkhazia), Alexander I. Belyaev (RF), Vera E. Benkova (RF), Kapitolina S. Bobkova (RF), Jiquan Chen (USA), Tumen N. Chimitdorziev (RF), Chimidnyam Dorjsuren (Mongolia), Chultem Dugarjav (Mongolia), Alexey A. Dymov (RF), Steve Eubanks (USA), Svetlana Yu. Evgrafova (RF), Sergey N. Goroshkevich (RF), Irina D. Grodnitskaya (RF), Andrei N. Gromtsev (RF), Georg Guggenberger (Germany), Alexander P. Isaev (RF), Galina A. Ivanova (RF), Vladislav N. Kalaev (RF), Olga V. Kalugina (RF), Vyacheslav I. Kharuk (RF), Alexander V. Kirdeyanov (RF), Natal'ya I. Kirichenko (RF), Alexander P. Kovalev (RF), Yuri N. Krasnoshchekov (RF), Konstantin V. Krutovsky (RF, Germany), Alexander M. Kryshen (RF), Konstantin N. Kulik (RF), Andrei N. Kupriyanov (RF), Qinglin Li (Canada), Sune Linder (Sweden), Sergei R. Loskutov (RF), Tatyana A. Moskalyuk (RF), Elena N. Muratova (RF), Sergei V. Osipov (RF), Igor N. Pavlov (RF), Heli Peltola (Finland), Viliam Pichler (Slovakia), Alexander V. Pimenov (RF), Anatoly S. Prokushkin (RF), Olga A. Shapchenkova (RF), Dmitriy G. Schepaschenko (RF, Austria), Christiane Schmuilius (Germany), Olga V. Shergina (RF), Alexander S. Shishikin (RF), Svetlana D. Shlotgauer (RF), Anatoly Z. Shvidenko (RF, Austria), Vladimir A. Sokolov (RF), Vladimir V. Soldatov (RF), Vladislav G. Soukhovolsky (RF), Ge Sun (USA), Vyacheslav V. Tarakanov (RF), Alexander N. Tashev (Bulgaria), Elena E. Timoshok (RF), Josef Urban (Czechia), Vladimir V. Usenya (Belarus), Vladimir A. Usoltsev (RF), Eugene A. Vaganov (RF), Viktor I. Voronin (RF), Chuankuan Wang (China), Adam X. Wei (Canada), Yulay A. Yanbaev (RF), Vasily T. Yarmishko (RF)

Leading Editor

Tatyana A. Nikitina

Scientific Editor

Kseniya A. Kryukova

Technical Editor

Tatyana R. Pantyukhina

Address for journal office:

Russian Federation, 660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Editorial office for the Siberian Journal of Forest Science
Phones: +7 (391) 249-4639; +7 (391) 290-5516; E-mail: lara@ksc.krasn.ru
Web: sibjforsci.com; сибирскийлеснойжурнал.рф

Novosibirsk

Siberian Branch of the Russian Academy of Science

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
«КРАСНОЯРСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»
ИНСТИТУТ ЛЕСА ИМ. В. Н. СУКАЧЕВА СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК –
ОБОСОБЛЕННОЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН)

СИБИРСКИЙ ЛЕСНОЙ ЖУРНАЛ

№ 1 2024 Январь – Февраль

Научный журнал. Издается с января 2014 г.

Учредитель: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»

Периодичность – 6 номеров в год
ISSN 2311-1410 (печатное издание), ISSN 2312-2099 (сетевое издание)

Главный редактор
А. А. Онучин

Редакционная коллегия:

Г. Ф. Антонова (РФ), Н. Е. Антонова (РФ), С. П. Арефьев (РФ), С. Аян (Турция), В. Ф. Багинский (Беларусь),
Е. В. Банаев (РФ), Ю. Н. Баранчиков (РФ), К. Баррет (Великобритания), С. А. Барталев (РФ), С. М. Бебня (Абхазия),
А. И. Беляев (РФ), В. Е. Бенькова (РФ), К. С. Бобкова (РФ), Е. А. Ваганов (РФ), Ч. Ван (Китай), А. Х. Вен (Канада),
В. И. Воронин (РФ), С. Н. Горошкевич (РФ), И. Д. Гродницкая (РФ), А. Н. Громцев (РФ), Г. Гутгенбергер (Германия),
И. М. Данилин (*зам. главного редактора*, РФ), Ч. Доржсурэн (Монголия), Ч. Дутаржав (Монголия), А. А. Дьмов (РФ),
С. Ю. Евграфова (РФ), Г. А. Иванова (РФ), А. П. Исаев (РФ), В. Н. Калаев (РФ), О. В. Калугина (РФ), А. В. Кирдянов (РФ),
Н. И. Кириченко (РФ), А. П. Ковалев (РФ), Ю. Н. Краснощеков (РФ), К. В. Крутовский (РФ, Германия), А. М. Крышень (РФ),
К. А. Крюкова (*научный редактор*, РФ), К. Н. Кулик (РФ), А. Н. Куприянов (РФ), Ж. Ли (Канада), С. Линдер (Швеция),
С. Р. Лоскутов (РФ), Т. А. Москалок (РФ), Е. Н. Муратова (РФ), С. В. Осипов (РФ), Т. А. Никитина (*ведущий редактор*, РФ),
И. Н. Павлов (РФ), Х. Пелтола (Финляндия), А. В. Пименов (РФ), В. Пихлер (Словакия), А. С. Прокушкин (РФ),
Т. С. Седельникова (*зам. главного редактора*, РФ), Л. Н. Скрипальщикова (*отв. секретарь*, РФ), В. А. Соколов (РФ),
В. В. Солдатов (РФ), Г. Сун (США), В. Г. Суховольский (РФ), В. В. Тараканов (РФ), А. Н. Ташев (Болгария),
Е. Е. Тимошок (РФ), Й. Урбан (Чехия), В. В. Усень (Беларусь), В. А. Усольцев (РФ), В. И. Харук (РФ), Д. Чен (США),
Т. Н. Чимитдоржиев (РФ), О. А. Шапченко (РФ), А. З. Швиденко (РФ, Австрия), О. В. Шергина (РФ),
А. С. Шишкин (РФ), С. Д. Шлотгауэр (РФ), К. Шмудлиус (Германия), Д. Г. Щепашенко (РФ, Австрия),
С. Юбанкс (США), Ю. А. Янбаев (РФ), В. Т. Ярмишко (РФ)

Адрес редакции: 660036, Красноярск, Академгородок, 50/28, ИЛ СО РАН
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»
Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН)

Редакция «Сибирского лесного журнала»
Телефоны: (391) 249-4639; (391) 290-5516
E-mail: lara@ksc.krasn.ru
Интернет-сайт: сибирскийлеснойжурнал.рф, sibjforsci.com

Новосибирск
Федеральное государственное бюджетное учреждение «Сибирское отделение Российской академии наук»

© Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Федеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук», 2024
© Институт леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН), 2024



Основная тематика журнала:

лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация
структура, динамика и функционирование лесных экосистем
биосферные функции леса, их изменения под влиянием глобальных и региональных
климатических процессов и антропогенных воздействий
география, экология и типология лесов
лесная генетика, селекция и интродукция, дендрология
лесное ресурсоведение, ботаника, этноботаника
лесные культуры
физиология и биохимия лесных растений
биотехнология, древесиноведение, химическая переработка древесины и недревесных продуктов леса
дендрохронологические исследования
лесная гидрология
лесная пирология
лесные зоокомплексы
лесная фитоценология
лесное почвоведение
лесная микробиология
лесная фитопатология и защита леса
лесомелиорация и лесная рекультивация
лесная политика, экономика, управление лесами, лесное законодательство
дистанционные и геоинформационные методы в оценке биосферных функций леса

Журнал представляет собой мультидисциплинарное рецензируемое научное издание, освещающее широкий спектр вопросов лесоведения, лесоводства, лесоустройства, лесной таксации, генетики и селекции, лесной экологии и экономики – наук о сложнейших закономерностях структуры, формирования и развития лесных экосистем и использования лесных ресурсов человеком.

«Сибирский лесной журнал. Siberian Journal of Forest Science» (ISSN 2311-1410 (печатное издание), ISSN 2312-2099 (сетевое издание)) публикуется Федеральным государственным бюджетным учреждением «Сибирское отделение Российской академии наук» на русском и английском языках.

«Сибирский лесной журнал» включен в российскую систему научного цитирования eLibrary.ru (РИНЦ), международные реферативные базы данных: Ulrichweb: Global Serials Directory, Directory of Open Access Journals (DOAJ), AGRIS, CABI Forest Science Database, Перечень периодических научных изданий ВАК при Министерстве науки и высшего образования РФ (категория K1), готовится к включению в международные реферативные базы данных научной периодики и цитирования: Springer, Scopus, Web of Science. Полнотекстовые статьи размещаются на сайте журнала в сети: сибирскийлеснойжурнал.рф, sibjforsci.com.

«Сибирский лесной журнал» предполагает следующие разделы: «Обзорные статьи», «Исследовательские статьи», «Краткие сообщения», «Рецензии», «Хроника», «Международное сотрудничество». В нем освещаются самые разные вопросы, касающиеся проблем биологического разнообразия лесов на всех уровнях его организации (генетическом, видовом, экосистемном). Публикуются статьи по антропогенной и техногенной трансформации лесных экосистем. Журнал не ограничивается лесными проблемами Сибири, принимает и публикует материалы из различных регионов мира, представляющие общенаучный интерес.

Подготовлено к печати Федеральным государственным бюджетным учреждением
«Сибирское отделение Российской академии наук»

Ведущий редактор Т. А. Никитина

Научный редактор К. А. Крюкова

Дизайн обложки С. Р. Лоскутов

Техническое редактирование и верстка Т. Р. Пантюхина

Журнал зарегистрирован Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий
и массовых коммуникаций (Роскомнадзор). Свидетельство о регистрации средства массовой информации:

Периодическое печатное издание, журнал – ПИ № ФС 77-68699 от 09 февраля 2017 г.

Сетевое издание – ЭЛ № ФС 77-70737 от 15 августа 2017 г.

Учредитель: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение

Федеральный исследовательский центр

«Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»

Сдано в набор 22.01.2024. Выход в свет 29.02.2024. Бумага типографская. Формат 60 × 84 1/8

Усл. печ. л. 13.5. Уч.-изд. л. 11.65. Тираж 100 экз. Заказ № 40. Цена свободная.

Федеральное государственное бюджетное учреждение «Сибирское отделение Российской академии наук»

630090, г. Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 17

Отпечатано в Федеральном государственном бюджетном учреждении «Сибирское отделение Российской академии наук»

630090, г. Новосибирск, Морской просп., 2

Тел.: 8 (383) 330-8466; электронная почта: e.lyannaya@sb-ras.ru; http://www.sibran.ru

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

УДК 581.526.427(571.52)

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ И ЦЕНОГЕНЕЗА РЕЛИКТОВЫХ ЛИСТВЕННИЧНИКОВ ГОРНОЙ ЛЕСОСТЕПИ ЮЖНОЙ СИБИРИ

Б.-Ц. Б. Намзалов^{1,2}, А. М. Самдан³, Л. В. Будажапов², М. Б.-Ц. Намзалов¹

¹ Бурятский государственный университет им. Доржи Банзарова
670000, Республика Бурятия, Улан-Удэ, ул. Смолина, 24а

² Бурятский научно-исследовательский институт сельского хозяйства
670045, Республика Бурятия, Улан-Удэ, ул. Третьякова, 25з

³ Тувинский государственный университет
667000, Республика Тыва, Кызыл, ул. Ленина, 36

E-mail: namzalov@rambler.ru, andrejsamdan@yandex.ru, nitrolu@mail.ru, namzmax@gmail.com

Поступила в редакцию 02.05.2023 г.

Приведены оригинальные сведения о реликтовых явлениях в структуре лесного компонента горной лесостепи Южной Сибири (ЮС). Лиственничные (лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.)) кустарниково-травяные леса – характерный элемент растительности лесостепи ЮС, из них древнейшими считаются плиоценовые, наиболее термофильные, аналоги современной лесостепи, отмеченные в предгорьях хр. Западный Танну-Ола (урочище Хорлеты) – лиственничник мелколистножимолостно-гмелинопопынный с участием в составе сообщества нагорно-азиатских элементов Древнего Средиземья. Важно отметить, что в видовом составе реликтового лиственничника роль характерных бореальных видов, таких как спирея средняя (*Spiraea media* Schmidt), шиповник иглистый (*Rosa acicularis* Lindl.), незначительна в сравнении с типичными элементами семиаридных флороцено типов Древнего Средиземья. Среди них особенно значимо в филогенетическом отношении участие в составе кустарникового яруса сообщества жимолости мелколистной – элемента алтае-джунгаро-тянь-шанского реликтового флороцено типа нагорно-азитских кустарников. В условиях Западного Забайкалья, в отрогах хр. Малый Хамар-Дабан (урочище Инзагатуй), описан реликтовый лиственничник стоповидноосоково-сибирскочиевый с участием характерных видов перигляциального комплекса плейстоцена. В четвертичном периоде, особенно в ксеротермические фазы голоцена, по мере дегляциации горных ледников и становления относительно теплого и умеренного климата создаются условия для формирования современной горной лесостепи в условиях семигумидного климатического режима ЮС. Эталонным является лиственничник разнотравно-присово-осоковый, отличающийся богатством видового состава травянистых растений наряду с хорошо развитым подлеском. Это выражается в процессах мезоксерофитизации растительности с развитием флористических комплексов луговых степей и гемибореальных лесов в структуре фитоценокомплексов горной экспозиционной лесостепи от Алтая до Забайкалья.

Ключевые слова: виды растений, фитоценокомплексы, гемибореальные леса, горная лесостепь, Алтай, Забайкалье

DOI: 10.15372/SJFS20240101

ВВЕДЕНИЕ

В соответствии с современной концепцией биоразнообразия понятие «реликт» необходимо рассматривать широко, выделяя реликтовые

фитосистемы не только видового, но и цено- тического и ландшафтного уровня (Камелин, 2005; Эбель, 2011; Намзалов, 2012). При этом особое внимания заслуживают последние два, поскольку реликтовых сообществ и тем более

ландшафтов геоботаниками выявлено немного. Классическими являются сообщества неморальных липняков, или «липовый остров» Алтая (Куминава, 1957), и реликтовый ландшафт тундростепи на сухих высокогорьях Тувы и Юго-Восточного Алтая (Красноборов, 1986).

Необходимо отметить, что понятие реликтов на уровне сообществ имеет свои особенности. В методическом плане важнейшим становится выявление тех структурных элементов растительного сообщества или тех компонентов во внутриценотической архитектонике сообществ, которые определяют их реликтовую природу. В качестве таковых выступает не только реликтовый вид – доминант или эдификатор сообщества, но и сочетания реликтовых видов и их ценопопуляций внутри отдельных ярусов, синузлиях растительного сообщества.

Лиственничные (лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.)) кустарниково-травяные леса являются характерным элементом пояса горной лесостепи Южной Сибири (ЮС). Как известно, одним из новейших центров формирования рода лиственницы (*Larix* Miller) является Северо-Восточная Азия; в ее пределах на начальных этапах кайнозоя в палеоген-неогене, позднее – в эпохе плейстоценовых оледенений сформировалась лиственница сибирская (Бобров, 1972; Маскаев, 1984). В структуре горной лесостепи сообщества травяных лиственничников имеют ряд особенностей, подтверждающих их реликтовость. Рассмотрению именно этого феномена в структуре реликтового лесостепного ландшафта ЮС в исторической ретроспективе посвящена данная работа.

Цель исследования – выявление, раскрытие и описание реликтовых сообществ в структуре растительности горной лесостепи ЮС

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе реализован вероятностный сценарий формирования реликтовой лесостепи Южной Сибири. Это показано на эталонах филоценогеоза, включающих эцезис реликтовых кустарниковых группировок в сочетании с процессами инкубации и декубации древесных (саванноидно-лесных) сообществ до аналогов древней лесостепи в современной архитектуре лесостепных ландшафтов Сибири. Особенно четко данный феномен удалось проследить в последовательной реконструкции пралесостепных комплексов от тувинского шибляка – реликтовых кустарниковых (спирейно-мелколистножи-

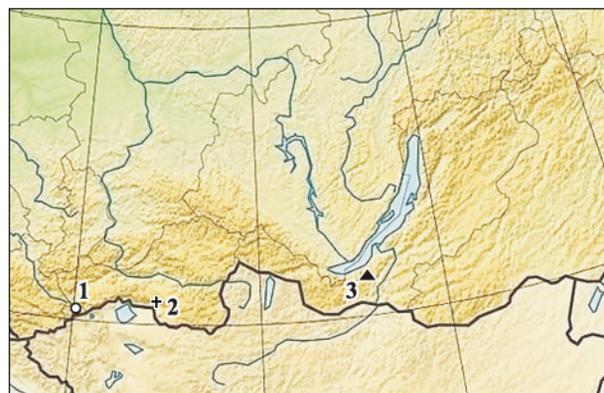


Рис. 1. Местонахождения реликтовых травяных, травяно-кустарниковых лиственничников горной лесостепи Южной Сибири.

Лиственничник: 1 – разнотравно-ирисово-осоковый, 2 – мелколистножимолостно-гмелинопопынный, 3 – стоповидноосоково-сибирскокочиевый.

молостных) зарослей до редкостойных лесостепных комплексов хр. Танну-Ола. Реликтовые комплексы горной экспозиционной лиственничной лесостепи были исследованы в предгорьях хребтов Северо-Чуйский на Алтае, Восточный Танну-Ола в Туве и Малый Хамар-Дабан в Забайкалье (рис. 1).

Исследования растительности лесостепных ландшафтов основывались на общепринятых методах (Полевая геоботаника, 1964). Описания растительных сообществ степей, лугов и кустарниковых группировок проводились на пробных площадях размером 10 × 10 м; если площади фитоценозов были менее 100 м², то они описывались в границах своих контуров. При характеристике лесных фитоценозов использовались площадки размером 20 × 20 м, в некоторых случаях при протяженных контурах на трансектах – 20 × 10 м. Обилие видов дано по шкале Друде. Латинские названия растений приводятся по «Флоре Сибири» (1987–1997).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе многолетних исследований растительности лесостепного пояса в горах ЮС, от Алтая до Селенгинской Даурии в Забайкалье (Намзалов и др., 2012; Namzalov et al., 2012; Намзалов, 2015; Namzalov, Dubrovsky, 2020) описаны оригинальные сообщества лиственничников в составе горной лесостепи, которые, по нашим представлениям, указывают на разновременное проявление реликтовости в структуре лесостепного ландшафта (Сукачев, 1972). Рассмотрим

Таблица 1. Сложение сообществ реликтовых лиственничников в ландшафтах горной лесостепи Южной Сибири на различных временных стадиях кайнозоя

Плиоцен, 3.5–0.8 млн лет Тува, хр. Западный Танну-Ола		Плейстоцен, 250–120 до 50 тыс. лет Забайкалье, хр. Хамар-Дабан		Голоцен (ксеротермические фазы), 7–5 тыс. лет и до современности Алтай, хр. Северо-Чуйский	
Условия теплообеспеченности					
термофильные		криофильные		микротермные	
Схема горной экспозиционной лесостепи					
Ассоциация	Индикаторные виды	Ассоциация	Индикаторные виды	Ассоциация	Индикаторные виды
Лиственничник мелколистно-жимолостно-гмелино-попынный	Жимолость мелколистная, кизильник крупноплодный, спирея зверобоелистная, полынь Гмелина (<i>Artemisia gmelinii</i> Weber ex Stechm.)	Лиственничник разнотравно-стоповидно-осоково-сибирско-чичевый	Чий сибирский (<i>Achnatherum sibiricum</i> (L.) Keng ex Tzvelev), осока стоповидная (<i>Carex pediformis</i> С. А. Mey.), овсяница сибирская (<i>Festuca sibirica</i> Hack. ex Boiss.), полынь замещающая (<i>A. commutata</i> Besser), овсец алтайский (<i>Helictotrichon altaicum</i> Tzvelev)	Лиственничник разнотравно-ирисово-большехвостосококовый	Спирея средняя (<i>Spiraea media</i> Schmidt), кизильник черноплодный (<i>Cotoneaster melanocarpus</i> Fisch. ex Blytt), ирис русский (<i>Iris ruthenica</i> Ker Gawl.), осока большехвостая (<i>C. macroura</i> Meinsh.), истод гибридный (<i>Polygala hybrida</i> DC.)

Примечание. Фитоценозы в схемах экспозиционной лесостепи: 1 – попынно-типчаковые степи; 2 – петрофитные разнотравные степи; 3 – заросли кустарников; 4 – лиственничник жимолостно-гмелинопопынный; 5 – тонкогово-мятликовые степи; 6 – каменистые низкотравные степи; 7 – лиственничник стоповидноосоково-сибирско-чичевый с овсецом алтайским; 8 – разнотравно-дерновиннозлаковые степи; 9 – петрофитные кустарники приопущенные; 10 – лиственничник ирисово-большехвостосококовый; 11 – богаторазнотравные луговые степи.

особенности их видового состава и внутривидовой организации (табл. 1, 2). Древнейшим фитоценозом в структуре растительного покрова горной лесостепи ЮОС является лиственничник кустарниково-травяной с оригинальной синузией мезотермных кустарников – жимолости мелколистной (*Lonicera microphylla* Willd. ex Schult.), кизильника крупноплодного (*Cotoneaster megalocarpus* Popov), спиреи зверобоелистной (*Spiraea hypericifolia* L.). Именно участие этих самобытных реликтовых видов флоры нагорных ксерофитов Средней Азии (Памира, Тянь-Шаня, Джунгарского Алатау) дает нам основание относить данное сообщество к реликтам плиоценового этапа формирования пралесостепи в горах ЮОС (рис. 2, табл. 1).

В конце третичного периода, в термофильных условиях плиоцена формируются прале-

степные комплексы – древнейшие аналоги современной лесостепи. Они сформировались в условиях термически благоприятных и достаточного увлажнения, имели саванноидный облик (Синицин, 1962). Внутривидовая дифференциация растительности шла по пути развития полидоминантных кустарниковых зарослей в мезоложбинах и на более увлажненных экспозициях склонов. Причем, в этих комплексах, сложенных различными кустарниками и травянистыми растениями, участие древесных форм было фрагментарным. Эту компоненту слагали светлохвойные и лиственные породы (виды из родов сосна (*Pinus* L.), лиственница, вяз (*Ulmus* L.), береза (*Betula* L.)). Однако в структуре ценозов роль бореальных видов была незначительной в сравнении с теплолюбивыми нагорно-азиатскими элементами (Соболевская,

Таблица 2. Фитоценотическая характеристика реликтовых лиственничников Тувы, Алтая и Забайкалья

Вид растений	Лиственничник		
	мелколистно- жимолостно- гмелинопопынный	стоповидноосоково- сибирскочичевый	разнотравно- ирисово-осоковый
	Хр. Восточный Танну-Ола, предгорья южного макросклона, долина Хорлеты. Склон северо-восточ- ной экспозиции (1500.0 м н. у. м.), 50°24'37" с. ш., 94°42'19" в. д.	Хр. Малый Хамар- Дабан, выступ краевой гряды по правобережью долины р. Инзагатуй. Склон северной экспозиции гряды (1036.0 м н. у. м.), 50°88'12" с. ш., 105°70'13" в. д.	Хр. Северо-Чуйский. Склон северо- западной экспозиции, предгорья Курайской котловинны, долина Тютө (1570.0 м н. у. м.), 50°12'40" с. ш., 87°54'18" в. д.
	Сомкнутость		
	0.4	0.5	0.6
	Номер описания, дата		
	1, 09.08.2008 г.	20, 15.07.2009 г.	35, 21.07.1982 г.
1	2	3	4
Деревья			
Лиственница сибирская	cop2	cop2	cop2–3
Береза повислая (<i>Betula pendula</i> Roth.)	–	–	sp–sol
Кустарники			
Жимолость мелколистная	cop1	–	–
Кизильник крупноплодный	sp–sol	–	–
К. черноплодный	–	sol	sp
Спирея зверобоелистная	sol	–	–
С. средняя	sp	–	sp
Барбарис сибирский (<i>Berberis sibirica</i> Pall.)	sol	–	–
Шиповник иглистый (<i>Rosa acicularis</i> Lindl.)	sp	sol	sp
Полкустарнички			
Польнь Гмелина	sp–cop	sol	–
П. холодная (<i>A. frigida</i> Willd.)	sol	–	–
Злаки и осоки			
Лук торчащий (<i>Allium strictum</i> Schrad.)	–	sol	–
Чий сибирский	–	sp–cop	sp
Овсец Шелля (<i>Avenula hookeri</i> (Scribner) J. Holub)	sp–cop	sp	sp
О. алтайский	–	sp	sp–sol
Мятлик дубравный (<i>Poa nemoralis</i> L.)	sp	sp	sp
М. сибирский (<i>P. sibirica</i> Roshev.)	sol	sp–sol	sp
М. сизый (<i>P. glauca</i> Schkuhr)	–	sp	sol–sp
Тонконог крупноцветковый (<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.)	sp	–	sp
Овсяница сибирская	–	sp–cop	–
О. овечья (<i>F. ovina</i> L.)	–	sp	sp
О. валлиская (<i>F. valesiaca</i> Gaudin)	sol	–	–
Пырейник собачий (<i>Elymus caninus</i> L.)	sol	–	sp
Осока стоповидная	cop1	sp–cop	sol
О. большехвостая	–	–	cop1

Окончание табл. 2

1	2	3	4
Разнотравье			
Ветреница лесная (<i>Anemone sylvestris</i> L.)	–	sol	sp
Прострел восточно-сибирский (<i>Pulsatilla flavescens</i> (Zucc.) Juz.)	–	sol	sp
П. Турчанинова (<i>P. turczaninowii</i> Krylov & Serg.)	–	un	–
Княжик сибирский (<i>Atragene sibirica</i> L.)	sp	–	sp
Лилия саранка (<i>Lilium pilosiusculum</i> (Freyn) Misch.)	sol	–	sp
Ирис русский	–	sol	sp–cop
Борец бородатый (<i>Aconitum barbatum</i> Pers.)	–	–	sp
Земляника восточная (<i>Fragaria orientalis</i> Losinsk.)	–	sol	–
З. зеленая (<i>F. viridis</i> Weston)	–	–	sp
Горошек многостебельный (<i>Vicia multicaulis</i> Ledeb.)	–	sp	sp
Остролодочник шишковидный (<i>Oxytropis strobilacea</i> Bunge)	sol	–	–
Астрагал приподнимающийся (<i>Astragalus adsurgens</i> Pall.)	sp	sp	sp
Василисник малый (<i>Thalictrum minus</i> L.)	sol	–	sp
В. вонючий (<i>T. foetidum</i> L.)	–	sol	–
Володушка многожилковая (<i>Bupleurum multinerve</i> DC.)	sp–sol	–	sp
Ясколка полевая (<i>Cerastium arvense</i> L.)	sol	sp	sp
Схизонепета многонадрезанная (<i>Schizonepeta multifida</i> (L.) Briq.)	–	sol	sp
Сныть альпийская (<i>Aegopodium alpestre</i> Ledeb.)	sol	–	sp
Молочай острый (<i>Euphorbia discolor</i> Ledeb.)	sol	sp	sp
Подмаренник настоящий (<i>Galium verum</i> L.)	–	sol	sp
П. северный (<i>G. boreale</i> L.)	sp	sp	sp
Лапчатка шелковая (<i>Potentilla sericea</i> L.)	sol	–	sol
Полынь шелковистая (<i>Artemisia sericea</i> Weber ex Stechm.)	sp	–	sp
П. широколистная (<i>A. latifolia</i> Ledeb.)	sol	sol	sp
П. рассеченная (<i>A. laciniata</i> Willd.)	–	sol	sp
П. замещающая	–	sp	sp
Хризантема Завадского (<i>Chrysanthemum zawadskii</i> Herbach)	–	sol	–
Патриния сибирская (<i>Patrinia sibirica</i> (L.) Juss.)	–	sol	–
Эдельвейс бледно-желтый (<i>Leontopodium ochroleucum</i> Beauverd)	sol	sol	–
Астра альпийская (<i>Aster alpinus</i> L.)	sp	sol	sp

1958). Особенно была значима их роль в составе кустарникового яруса лесных сообществ (Зари-пов, 2006). В целом становление лесов древней лесостепи, очевидно, происходило в результате инвазии (или преобладания противоположно-го процесса – внедрения кустарников в лесные

ценозы) древесных растений в петролитогенные группировки древних средиземноморских семи-аридных типов – кустарниковых, кустарниково-травяных (Камелин, 1995).

В результате процессов инкубации – де-кубации древесного яруса в кустарниковых

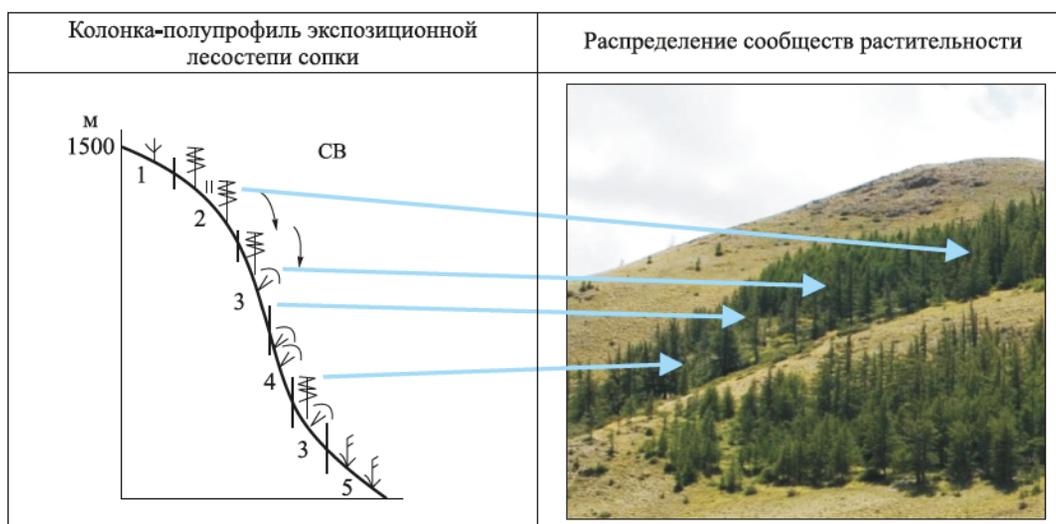


Рис. 2. Формирование реликтового лиственничника жимолостно-гмелинопопынного в горной лесостепи хр. Восточный Танну-Ола. Инвазия (эцезис, по F. Clements) лиственницы сибирской в сообщество зарослей ксероморфных листопадных кустарников – шибляка тувинского.

Фитоценозы: 1 – кустарниково-разнотравная опушечная степь, 2 – лиственничник разнотравно-злаковый, 3 – лиственничник жимолостно-гмелинопопынный, 4 – заросли петрофитного шибляка тувинского в понижениях мезорельефа с выходами коренных пород, 5 – разнотравно-мятликовая дерновинно-злаковая степь.

группировках складывались лесные сообщества древней лесостепи (Сочава, 1930). Подобные филоценогенетические процессы при формирования реликтовых комплексов в растительности отмечал В. Б. Сочава (1964, с. 12): «Сообщества, ярусы и синузии в рамках типа растительности тесно связаны друг с другом. Эта связь проявляется в смене во времени (спонтанно и под влиянием человека) одного типа сообщества другим (лесного – кустарниковым, лугово-болотным и пр.), в явлениях инкубации и декубации ярусов, смежного развития синузий, в развитии одних и тех же или очень близких по структуре синузий в различных ассоциациях и формациях, в наличии специфичных для типа растительности преобладающих видов и в других подобных проявлениях».

Современный аналог реликтового лиственничника нами отмечен в долине Хорлеты в предгорьях южного макросклона хр. Восточный Танну-Ола (см. табл. 2). Это лиственничник жимолостно-гмелинопопынный, сообщество было описано на склоне северо-восточной экспозиции каменистой гряды (см. табл. 1). Видовой состав лесного фитоценоза характеризуется оригинальным комплексом, сложным из видов кустарников нагорно-азиатского флористического комплекса древнего средиземноморья – жимолость мелколистная, кизильник крупноплодный, спирея зверобоелистная, можжевельник казачий

(*Juniperus sabina* L.), чий сибирский, полынь Гмелина и др. (Голоскоков, 1984).

В ходе полевых исследований нам удалось выявить этапы ценогенеза реликтового лиственничника, представляющего собой определенные стадии в развитии сообщества в структуре лесостепного комплекса. Формирование реликтового ценокомплекса (от первичных группировок до развитого ценоза) *Lariceta sibirica* начинается с процесса инвазии-эцезиса диаспор лиственницы в сообщество реликтового кустарникового петрофитона – зарослей ксероморфных листопадных кустарников (шибляка тувинского), сложенных сочетанием нагорно-азиатских элементов древнего средиземья с доминированием жимолости мелколистной.

Процессы инвазии имели и противоположные тенденции – внедрение кустарников в лесные ценозы, однако их роль была значительно слабее выражена. Это связано с тем, что плотный травяно-кустарничковый ярус сомкнутых лиственничников давало мало шансов для внедрения кустарников под полог лесного сообщества (см. табл. 1, рис. 2).

В отличие от этого явления инкубации, внедрение видов древесного яруса в кустарниковые группировки складывалось более интенсивно, способствуя формированию самобытных лесных сообществ древней лесостепи. Современный аналог реликтового лиственничника нами

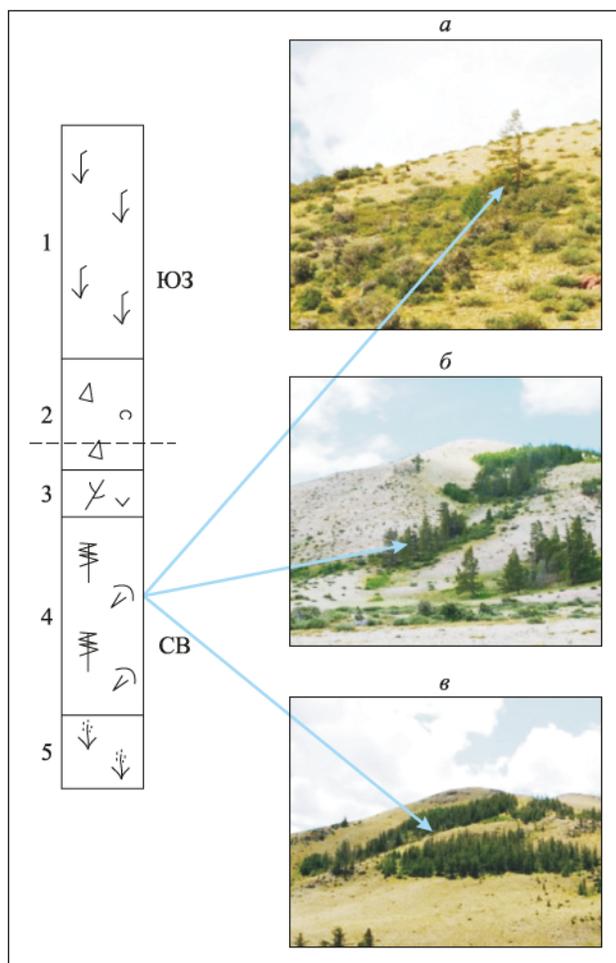


Рис. 3. Пространственная организация горной лесостепи и стадии формирования сообществ реликтового лиственничника (хр. Восточный Танну-Ола, южный макросклон, урочище Хорлеты).

Фитоценозы на трансекте: 1 – полынно-типчаковые степи, 2 – петрофитные разнотравные степи, 3 – заросли кустарников, 4 – лиственничник мелколистножимолостно-гмелинополюнный, 5 – разнотравно-мятликовые степи. Стадии формирования реликтового лиственничника: а – единичные инвазии лиственниц (эцезис, по F. Clements) по периферии зарослей кустарников, б – инкубация древесного яруса из лиственницы сибирской на сообщества шибляка (заросли петрофитных ксероморфных кустарников), в – лиственничник мелколистножимолостно-гмелинополюнный – результат инкубации.

отмечен в долине р. Хорлеты в предгорьях хр. Восточный Танну-Ола (Намзалов и др., 2016). Процесс становления пралесостепных комплексов в результате инкубации (наложения) яруса лиственницы на кустарниковые заросли шибляка тувинского с образованием лиственничника кустарникового показан на рис. 3.

Важно отметить, что в видовом составе лиственничника мелколистножимолостно-гмелинополюнного, в особенности его кустарникового яруса, роль типично бореальных видов, таких как спирея средняя, шиповник иглистый,

а также монтанный южно-сибирский барбарис сибирский и др., была незначительной в сравнении с характерными элементами семиаридных флороценотивов (шибляка, фриганоидов) Древнего Средиземья (Хакимов, 1977; Камелин, 1995, 2005; Зарипов, 2006).

Видовой состав лесного фитоценоза характеризуется оригинальным сочетанием элементов, сложенных видами кустарников флористического комплекса горной Средней Азии – жимолостью мелколистной, кизильником крупноплодным, спиреей зверобоелистной, можжевельником казацким, а также чием сибирским, полынью Гмелина и др. (Голоскоков, 1984). Среди них особенно значимо в филогенетическом отношении участие в составе кустарникового яруса сообщества жимолости мелколистной – элемента алтае-джунгаро-тянь-шанского реликтового флороценотива нагорно-азитских кустарников (Камелин, 2005). Жимолость мелколистная относится к особой и наиболее древней подсекции *Purpurascens* Rehd. прямостоячих жимолостей секции *Isaka* Rehd., сформировавшейся в палеогене, к которой также относится самобытный вид жимолость тангутская (*Lonicera tangutica* Maxim.), распространенный в Западном Китае – провинция Ганьсу (Рябова, 1980).

Остальные сопутствующие виды кустарников реликтового лиственничника слагают кизильник крупноплодный, таволга зверобоелистная и можжевельник ложноказацкий, составляющие характерный флороценокомплекс растительности нагорных ксерофитов Памира, а также джунгаро-тянь-шанского шибляка (Агаханянц, 1966; Зарипов, 2006).

В четвертичном периоде события развивались при преобладающем воздействии ледовых покровов как на равнинах, так и в горах, что выразилось в криофилизации природных условий в плейстоцене (Величко, 1973). Плейстоценовая криофилизация внесла существенные коррективы в структуру сообществ лиственничников, выпали многие виды, генетически связанные с термофильной флорой горной Средней Азии. В результате криоаридизации преимущество в экосистемах получают травянистые поликарпики и при этом особенно дерновинные злаки и короткокорневищные розеточные биоморфы. По сути, виды из этих групп составили основу господствующих синузид как в степях, так и в травяных лиственничниках.

В отличие от тувинской, горная лесостепь Забайкалья в составе своей лесной компоненты имеет оригинальные сообщества, диагности-

рующие криоаридные этапы ее становления, в частности в плейстоцене. Это способствовало процессам криоморфогенеза видов растений и сообществ в перигляциальных условиях как горных ледников и фирновых полей, так и в результате воздействия охлаждающего влияния Байкальского ледоёма. Адаптивный морфогенез в условиях холодного и умеренно-увлажненного климата начальных этапов плейстоцена на протяжении более 200 тыс. лет способствовал выработке особых типов экобиоморф – короткостебельных, розеточных и дерновинных травянистых поликарпиков (Борисова, 1961). Именно с этими этапами филогенеза связано формирование холодной перигляциальной лесостепи Забайкалья с преобладанием гемибореальных травянистых лиственничников с чьим сибирским, овсецом алтайским, осокой стоповидной – индикаторов криофитной лесостепи плейстоцена (Крашенинников, 1958).

Перигляциальная лесостепь в понимании И. М. Крашенинникова (1937) – это ландшафт с чередованием степей, сосновых и лиственничных лесов. В составе этих степей, а также под пологом лесных сообществ основную роль играли не ковыли, а овсец и «многочисленные выходы из Восточной Сибири и Северной Монголии». Основным очагом развития холодных континентальных степей и светлохвойных лесов плейстоценовой лесостепи он рассматривал территорию между Вилюем на севере и Хангаем (Северная Монголия) на юге. Именно на юге Восточной Сибири, в области Байкало-Хангайского горного сооружения, до настоящего времени сохранились ландшафтные аналоги плейстоценовой лесостепи.

А. В. Куминова (1963) овсец пустынный (в горах – овсец алтайский) относил к числу наиболее характерных видов лесостепной генетической группы, связанной по происхождению с плейстоценом. Входящий в состав лесного сообщества – лиственничника разнотравно-стоповидноосоково-сибирскохвоевого – в экспозиционной лесостепи Селенгинской Даурии в урочище Инзагатуй в предгорьях хр. Малый Хамар-Дабан овсец алтайский является реликтовым (Намзалов и др., 2009). Таким образом, на данном примере оригинального ценофлористического комплекса травяного лиственничного леса с участием овсеца алтайского, чья сибирского и полыни замещающей подтверждают самобытность растительности Забайкалья в глубине «древнего темени Азии», куда относятся горы и долины Забайкалья как части древней Ангариды (см. табл. 2, рис. 4).



Рис. 4. Холодная лиственничная лесостепь на очаговых мерзлотных ландшафтах в предгорьях хр. Хамар-Дабан.

В голоцене, по мере дегляциации горных ледников и становления относительно теплого и умеренного климата голоцена (от ксеротермических эпох до современности) проходит этап исторического становления современной горной лесостепи в условиях полугумидного климатического режима ЮС (Огуреева, 1980; Назимова и др., 1981). В качестве эталона типичной лесостепи взят участок экспозиционной лиственничной лесостепи в Центральном Алтае (см. рис. 1). Модельный фитоценоз – лиственничник разнотравно-ирисово-осоковый – отличается богатством видового состава травянистых растений наряду с хорошо развитым подлеском из характерных кустарников – спиреи средней, кизильника черноплодного, шиповника иглистого, жимолости алтайской (*Lonicera altaica* Pall.), караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.), курильского чая кустарникового (*Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz) и др. (Шоба, 1985).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Характерная особенность типичной лесостепи – формирование опушки, состоящей как из кустарников лесного сообщества, так и с включением ряда специфических видов-мезоксерофитов и ксерофитов степного флористического комплекса, таких как карагана карликовая (*Caragana pygmaea* (L.) DC.), тонконог крупноцветковый, лук торчащий, вероника седая (*Veronica incana* L.), лапчатка пижмолистная (*Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schltld.), схизонепета многонадрезанная, козелец лучистый (*Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb.) и др., которые постепенно, через ряд переходных группировок, контактируют со степными сообществами более инсолируемых склонов лесостепи.

Таковы важнейшие этапы формирования лиственничной лесостепи в горах ЮС и особенности лесных сообществ в ее структуре (см. табл. 2).

В целом в лиственничных лесах лесостепного пояса Центрального Алтая очень слабы позиции типично таежных видов (Ермаков, 2003). Их формирование началось в условиях ксеротермического голоцена и продолжается в настоящее время, это процессы крио- и мезоксерофитизации травяных и лесных сообществ, развитие флористических комплексов луговых степей и гемибореальных лесов горной лесостепи от Алтая до Забайкалья.

Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (№ 15-44-04112р_Сибирь_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаханянц О. Е. Основные проблемы физической географии Памира. Ч. II. Душанбе: Дониш, 1966. 245 с.
- Бобров Е. Г. История и систематика лиственниц. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 96 с.
- Борисова И. В. Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 13. С. 54–132.
- Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 248 с.
- Голоскоков В. П. Флора Джунгарского Алатау: (конспект и анализ). Алма-Ата: Наука, 1984. 224 с.
- Ермаков Н. Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.
- Зартов Р. Г. Саванноидные сообщества редколесий *Grataegus pontica* и *Pistacia vera* на фоне злаков *Hordeum bulbosum* и *Elytrigia trichophora* как уникальный и ценный объект природы гор Западного Тянь-Шаня // Проблемы биологии растений: Материалы Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. В. В. Письякуовой, Санкт-Петербург, 22–24 ноября 2006 г. СПб: ТЕССА, 2006. С. 63–68.
- Камелин Р. В. Восточно-древнесредиземноморские мезоксерофильные и ксерофильные листопадные леса, редколесья и кустарники (шибляк) // Листопадные ксерофильные леса, редколесья и кустарники. СПб., 1995. С. 26–45. – (Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова РАН; Вып. 17).
- Камелин Р. В. Краткий очерк природных условий и растительного покрова Алтайской горной страны // Флора Алтая. Барнаул: АзБука, 2005. Т. 1. С. 22–97.
- Красноборов И. М. О «тундростепях» на юге Сибири // Растительный покров высокогорий. Л. Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. С. 131–137.
- Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. бот. 1937. № 4. С. 16–45.
- Крашенинников И. М. Роль и значение ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразийских групп полыней подрода *Euartemisia* // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 3. С. 62–138.
- Кузмина А. В. Телецкий рефугиум третичной растительности // Изв. Вост.-Сиб. филиала АН СССР. Иркутск: Вост.-Сиб. фил. АН СССР, 1957. Т. 2. С. 104–108.
- Кузмина А. В. Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 4. С. 438–464.
- Маскаев Ю. М. Западные лиственницы в кайнозойе // История растительного покрова Северной Азии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. С. 56–82.
- Назимова Д. И., Молокова Н. И., Джансеитов К. К. Высотная поясность и климат в горах Южной Сибири // Геогр. и природ. Ресурсы. 1981. № 2. С. 68–78.
- Намзалов Б. Б. Концепция «реликтов» в геоботанике: история вопроса и современные подходы // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14. № 1 (7). С. 1799–1804.
- Намзалов Б. Б. Степи Тувы и Юго-Восточного Алтая. Новосибирск: Акад. изд-во «ГЕО», 2015. 294 с.
- Намзалов Б. Б., Холбоева С. А., Королюк А. Ю., Басхаева Т. Г., Цыренова М. Г., Монгуш А. М. Особенности структуры лесостепи в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии // Арид. экосист. 2012. Т. 18. № 2 (51). С. 17–27.
- Намзалов Б. Б., Алымбаева Ж. Б., Чимитов Д. Г., Балжинова С. Ч., Намзалов М. Б.-Ц. Об исходной лесной ценогенетической природе овсеца алтайского (*Helictotrichon altaicum* Tszvelev): факты и размышления (на примере сообществ Байкальской Сибири) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы VIII Междунар. науч.-практ. конф., Барнаул, 19–22 октября 2009 г. Барнаул: АРТИКА, 2009. С. 227–232.
- Намзалов Б. Б., Банаева С. Ч., Намзалов М. Б.-Ц., Алымбаева Ж. Б. О реликтовых лиственничниках горной лесостепи Южной Сибири // Экосистемы Центральной Азии: исследование, сохранение, рациональное использование: Материалы XIII Убсунурского Междунар. симпозиума, Кызыл, 4–7 июля 2016 г. Кызыл: Тув. гос. ун-т, 2016. С. 51–56.
- Огуреева Г. Н. Ботаническая география Алтая. М.: Наука, 1980. 186 с.
- Полевая геоботаника / Под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964. 530 с.
- Рябова Н. В. Жимолость. Итоги интродукции в Москве. М.: Наука, 1980. 160 с.
- Синицин В. М. Палеогеография Азии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 267 с.
- Соболевская К. А. Основные моменты истории формирования флоры и растительности Тувы с третичного времени // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 3. С. 249–315.
- Сочава В. Б. К фитоценологии темнохвойного леса // Журн. Рус. бот. об-ва. 1930. Т. 15. № 1–2. С. 7–41.
- Сочава В. Б. Макет новой карты растительности мира // Геоботаническое картографирование. М.; Л.: Наука, 1964. С. 3–16.

- Сукачев В. Н. Основы лесной геоботаники. Вид и ареал в их взаимоотношении // Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. Т. 1. С. 146–154.
- Флора Сибири / под. ред. Л. И. Мальшева. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1987–1997. Т. 1–13.
- Хакимов О. *Physochlaina altaica* E. Korot. в бассейне рек Шинимардан и Сох // Дикорастущие лекарственные растения Узбекистана и их ресурсы. Ташкент: ФАН, 1977. С. 59–64.
- Шоба В. А. Растительность горной лесостепи Центрального Алтая // Геогр. и природ. ресурсы. 1985. № 1. С. 76–82.
- Эбель А. Л. Флора северо-западной части Алтае-Саянской провинции: состав, структура, происхождение, антропогенная трансформация: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.01. Томск: Нац. иссл. Том. гос. ун-т, 2011. 39 с.
- Namzalov B., Dubrovsky N. About relict larches of mountain forest steppe of South Siberia // BIO Web Conf. Int. Conf. "Plant Diversity: Status, Trends, Conservation Concept". 2020. V. 24. Article Number 00060. 6 p.
- Namzalov B. B., Kholboeva S. A., Korolyuk A. Yu., Baskhaeva T. G., Tsurenova M. G., Mongush A. M. Features of structure in zonal forest-steppe ecotone of South Siberia and Central Asia // Arid ecosyst. 2012. V. 2. Iss. 2. P. 78–85 (Original Rus. text © B. B. Namzalov, S. A. Kholboeva, A. Yu. Korolyuk, T. G. Baskhaeva, M. G. Tsurenova, A. M. Mongush, 2012, publ. in Aridnye ekosistemy. 2012. V. 18. N. 2 (51). P. 18–28).

FEATURES OF SPATIAL STRUCTURE AND CENOGENESIS RELICT LARCH FORESTS OF THE MOUNTAIN FOREST-STEPPE OF SOUTHERN SIBERIA

B.-Ts. B. Namzalov^{1,2}, A. M. Samdan³, L. V. Budazhapov², M. B.-Ts. Namzalov¹

¹ Banzarov Buryat State University

Smolin str., 24a, Ulan-Ude, Republic of Buryatia, 670045 Russian Federation

² Buryat Scientific Research Institute of Agriculture

Tret'yakov str., 25z, Ulan-Ude, Republic of Buryatia, 670045 Russian Federation

³ Tuva State University

Lenin str., 36, Kyzyl, Republic of Tyva, 667000 Russian Federation

E-mail: namzalov@rambler.ru, andrejsamdan@yandex.ru, nitrolu@mail.ru, namzmax@gmail.com

The article provides original information about relict phenomena in the structure of the forest component of the mountain forest-steppe of Southern Siberia (SS). Larch (Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.)) shrub-grass forests are characteristic element of vegetation in the forest-steppe of the SS. The oldest are the Pliocene, the most thermophilic analogues of the modern forest-steppe, noted in the foothills of the Western Tannu-Ola ridge (Horlety) is a small-leaved larch, dwarf-gmelin wormwood with participation in the community of mountain-Asian elements of ancient Middle-earth. It is important to note that in the species composition of the relict larch forest, the role of characteristic boreal species such as spirea (*Spiraea media* Schmidt), prickly wild rose (*Rosa acicularis* Lindl.) is insignificant in comparison with typical elements of semiarid florocenotypes of the Ancient Middle Earth. Among them, participation in the shrub layer of the small-leaved honeysuckle community, an element of the Altai-Dzhungar-Tien Shan relict florocenotype of highland Asian shrubs, is especially significant in phylogenetic terms. In the conditions of Western Transbaikalia, in the spurs of the ridge Malyi Khamar-Daban (Inzagatuy tract) describes the relict larch forest with the participation of characteristic species of the periglacial Pleistocene complex. In the Quaternary period – especially the xerothermic phases of the Holocene, as mountains deglaciate and a relatively warm and temperate climate develops, conditions are created for the formation of a modern mountain forest-steppe in the conditions of the semi-humid climatic regime of the SS. For example, forb-iris-sedge larch, characterized by a rich species composition of herbaceous plants, along with a well-developed undergrowth. This is expressed in the processes of mesoxerophytization of vegetation with the development of floristic complexes of meadow steppes and hemiboreal forests in the structure of phytocenocomplexes of mountain exposure forest-steppe from Altai to Transbaikalia.

Keywords: *plant species, phytocenocomplexes, hemiboreal forests, mountain forest steppe, Altai, Transbaikalia.*

How to cite: Namzalov B.-Ts. B., Samdan A. M., Budazhapov L. V., Namzalov M. B.-Ts. Features of spatial structure and cenogenesis relict larch forests of the mountain forest-steppe of Southern Siberia // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 3–12 (in Russian with English abstract and references).

УДК 581.48+582.475.2

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ШИШЕК ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ НА ЮГЕ СИБИРИ

А. С. Аверьянов, А. П. Барченков, А. В. Пименов, Т. С. Седельникова

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

E-mail: alexey.averyanov.92@mail.ru, alexbarchenkov@mail.ru, pimenov@ksc.krasn.ru, tss@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 07.06.2023 г.

Представлены результаты изучения внутривидовой изменчивости морфологических признаков шишек лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) на юге Сибири (Томская область, Республика Алтай и Республика Хакасия). Рассмотрены экотипы (болотный, суходольный, лесостепной, степной) и внутривидовые формы, дифференцируемые по окраске молодых женских шишек – красношишечная (f. *rubriflora* Szaf.), зеленошишечная (f. *viridiflora* Szaf.) и розовошишечная (f. *rosea* Szaf.). В результате исследования установлена значительная экотопическая изменчивость метрических и качественных признаков шишек лиственницы сибирской, вызванная неоднородностью эколого-географических условий произрастания деревьев и вероятной межвидовой гибридизацией. В южно-таежной подзоне в процессе гибридизации с лиственницей Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyllis) сформировались насаждения лиственницы сибирской (болотный и суходольный экотипы) с преобладанием (до 95 %) крупношишечных и крупночешуйных деревьев, перспективных для лесного семеноводства. В лесостепных и остепненных экотопах Алтая и Хакасии возрастает доля деревьев (до 37 %) с мелкими шишками, увеличивается поливариантность ценопопуляций лиственницы сибирской по качественным признакам шишек. При оценке формовой изменчивости лиственницы сибирской показано, что деревья красношишечной формы продуцируют более крупные шишки (длина – 30.1 ± 0.7 мм, ширина – 23.7 ± 0.7 мм) с большим количеством чешуй меньшего размера. Зеленошишечная форма характеризуется меньшими размерами шишек (длина – 28.8 ± 0.8 мм, ширина – 22.3 ± 0.8 мм) с меньшим количеством чешуй большего размера. Розовошишечная форма имеет промежуточные значения рассматриваемых признаков. Преобладание крупных шишек у красношишечных форм может иметь адаптивный характер, связанный с образованием большего количества шишек с крупными семенами. Выявленные особенности экотопической и формовой дифференциации лиственницы сибирской целесообразно учитывать при проведении лесоводственных, селекционных и лесокультурных мероприятий на юге Сибири.

Ключевые слова: лиственница сибирская, полиморфизм, экотипы, внутривидовые формы, гибридизация.

DOI: 10.15372/SJFS20240102

ВВЕДЕНИЕ

Морфологические признаки шишек лиственницы (*Larix* sp.) традиционно используются в качестве индикаторов внутривидовой и межвидовой дифференциации, а также репродуктивного потенциала популяций. Большое внимание уделяется изучению географической изменчивости основных диагностических признаков шишек – их линейных параметров (длины и ширины), числа, размеров и формы семенных чешуй, определяемых не только генетической спе-

цифкой, но и условиями произрастания видов лиственницы. Проведенные исследования показали, что в популяциях лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), л. Сукачева (*L. sukaczewii* Dyllis) и л. Гмелина (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.) прослеживается клинальная изменчивость линейных параметров шишек: они постепенно уменьшаются в направлении с юга на север и с запада на восток (Дылис, 1961, 1981; Ирошников, 1970; Бобров, 1972; Круклис, Милютин, 1977; Авров, 1990; Милютин, 2003; Путенихин и др., 2004; Барченков, 2010; Биоразнообразие

лиственниц..., 2010; Барченков и др., 2015; Ветрова и др., 2018; Брынцев, Лавренов, 2019). Значительно меньшее внимание уделялось изучению изменчивости шишек лиственницы у экотипов, диагностируемых на уровне ценопопуляций и внутривидовых форм (Ефремов и др., 2006; Ковылина и др., 2008, 2016; Князева, 2011; Барченков, 2016). Вместе с тем исследования экотопической и формовой изменчивости имеют большое значение при селекционно-генетической оценке биоразнообразия лиственницы, планировании лесохозяйственных мероприятий.

Целью настоящей работы стало изучение изменчивости морфологических признаков шишек экотипов и внутривидовых форм лиственницы сибирской в различных условиях произрастания юга Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования послужили четыре ценопопуляции лиственницы сибирской, представляющие экологически контрастные местопроизрастания вида на юге Сибири (выборки 1–4):

1. Южно-таежный суходольный лиственничник разнотравно-зеленомошный с кустарниками (состав древостоя 4Л2П2Е1С1Б ед. К), произрастающий на супесчаной межболотной гриве в Томском районе Томской области (54°24' с. ш., 89°58' в. д.). Диаметр деревьев составляет 50–86 см, высота – 36–48 м, возраст – 190–320 лет.

2. Южно-таежная согра кедрово-елово-пихтовая травяно-болотная кочкарная (состав древостоя 4К3Е1П1Л1Б) на торфяном евтрофном болоте Большое Жуковское в Томском районе Томской области (56°20' с. ш., 84°35' в. д.). Диаметр деревьев составляет 34–68 см, высота – 26–40 м, возраст – 186–368 лет.

3. Лиственничное редколесье паркового типа (8–9 экз./га, состав древостоя 10Л) на остепненных лугах южной оконечности долины оз. Фыр-кал в Ширинском районе Республики Хакасия (54°30' с. ш., 89°46' в. д.). Диаметр деревьев составляет 50–60 см, высота – 12–14 м, возраст – 160–200 лет.

4. Лиственничник разнотравный нижней части лесистых гор в районе с. Черга Чемальского района Республики Алтай (51°29' с. ш., 85°32' в. д.). Диаметр деревьев составляет 35–50 см, высота – 25–28 м, возраст – 110–120 лет.

Возраст деревьев в выборках 1, 3, 4 определялся экспертно-выборочным, а в выборке 2 –

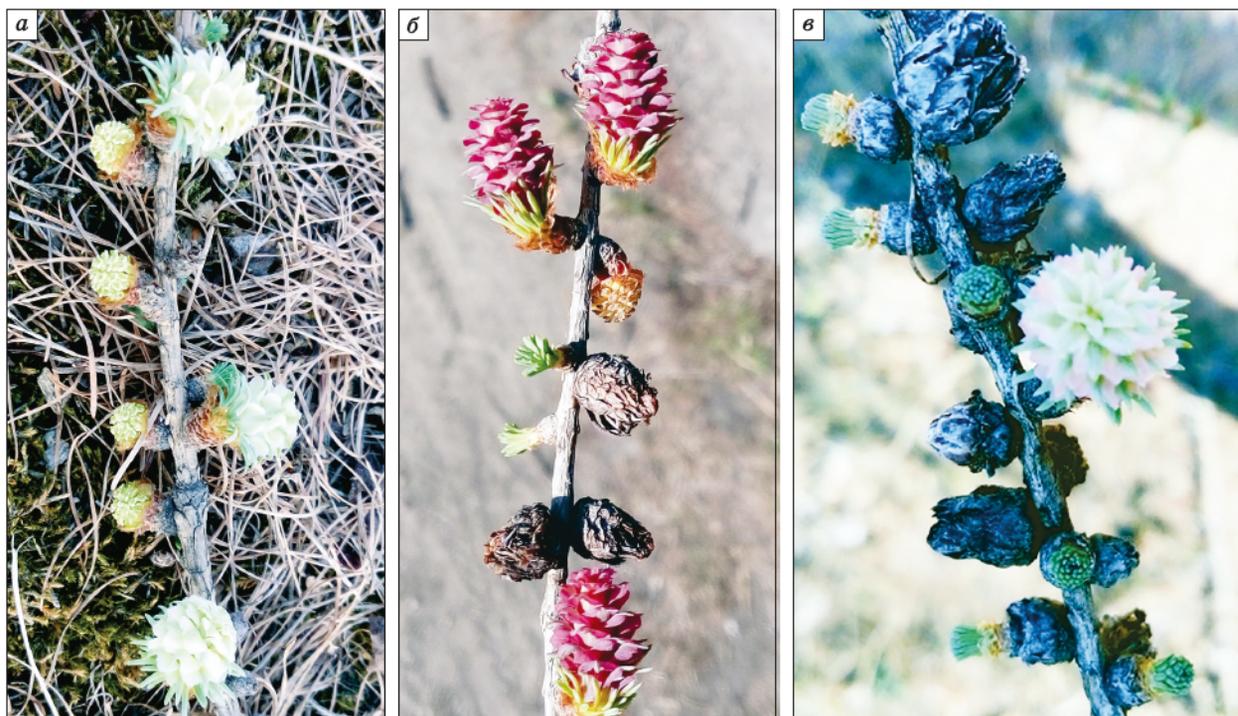
общепопуляционным кернением стволов (Ефремов и др., 2006).

Объектом исследования изменчивости внутривидовых форм лиственницы сибирской (выборки 5–7), дифференцируемых по окраске молодых женских шишек – красношишечная (*f. rubriflora* Szaf.), зеленошишечная (*f. viridiflora* Szaf.) и розовошишечная (*f. rosea* Szaf.), являясь дендроценоз искусственного происхождения (состав древостоя 10Л), сформированный в экологически благополучной части г. Красноярска – микрорайоне Академгородок (55°59' с. ш., 92°45' в. д.) (см. рисунок).

Данное насаждение территориально приурочено к биоклиматическим условиям подтаежного пояса Приенисейской части Восточного Саяна. Диаметр деревьев составляет 35–44 см, высота – 10–13 м, возраст – 50 лет.

Морфологические признаки шишек лиственницы сибирской изучались в соответствии с методикой М. В. Круклис, Л. И. Милюткина (1977). Измерения проводились на сухих раскрывшихся шишках, собранных в сентябре 2019 г. (экотопические выборки 1–4) и в октябре 2021 г. (формовые выборки 5–7). При формировании экотопических выборок 3 и 4 шишки отбирали с нижней части южной стороны кроны деревьев: в ценопопуляции из Республики Хакасия – по 30 шишек с каждого из 19 деревьев (570 шишек); в ценопопуляции из Республики Алтай – по 30 шишек с каждого из 29 деревьев (870 шишек). При формировании экотопических выборок 1 и 2 в ценопопуляциях болотной согры и суходола (Томская область) вследствие того, что деревья лиственницы произрастают на значительном расстоянии друг от друга и относятся к старшим возрастным группам (крона начинается на высоте ≈ 20 м), сбор шишек был возможен и проводился в ветровом опаде подкоронового пространства – по 10 шишек под 10 деревьями в каждой из ценопопуляций (таким образом, выборки 1 и 2 включали по 100 шишек). Для формовых выборок 5–7 собирали 30 шишек с нижней части южной стороны кроны у каждого из 4 деревьев зеленошишечной формы (120 шишек в выборке), 6 деревьев красношишечной (180 шишек в выборке) и 4 деревьев розовошишечной (120 шишек в выборке).

Собранные и сгруппированные по 7 выборкам шишки были высушены до полного раскрытия семенных чешуй с последующим морфометрическим анализом следующих признаков: длина, ширина и форма шишки; число семенных чешуек в шишке; длина, ширина и форма края



Внутривидовые формы лиственницы сибирской, дифференцируемые по окраске молодых женских шишек (фото А. С. Аверьянова).

Форма: а – зеленошишечная; б – красношишечная; в – розовошишечная.

семенной чешуи. Линейные размеры определялись с помощью штангенциркуля и металлической линейки. Градация размера шишек на крупношишечные (< 31 мм), переходношишечные (от 23 до 30 мм) и мелкошишечные (> 22 мм) формы проводилась с использованием методики, разработанной А. П. Барченковым (2016). Форма шишек определялась как отношение их ширины к длине. При этом среднее значение отношения, близкое к 1.03, характеризует широкие шишки, 0.66 – узкие, 0.81 – переходные (Круклис, Милютин, 1977). При определении линейных размеров семенных чешуек использовали по 5 чешуек в средней части шишки с 5 шишек каждого дерева. Определяли индекс конфигурации плоскости семенной чешуи как отношение ее ширины к длине. В соответствии с индексом конфигурации плоскости семенной чешуйки использовали следующую классификацию: от 0.6 до 0.8 – узкая форма, от 0.8 до 0.97 – переходная, от 0.98 до 1.2 – широкая (Барченков, 2016). Форму края семенной чешуи (округлая, выемчатая и прямая) определяли визуально по степени ее выраженности в конкретной шишке.

Статистическую обработку данных осуществляли на уровне ценопопуляционных выборок, при котором расчетной единицей средних значений была шишка. Вариацию признаков анали-

зировали методами математической статистики и оценивали по шкале С. А. Мамаева (1972). Для оценки достоверности различий применяли *t*-критерий Стьюдента, значения которого на 5%-м уровне точности служили основанием для оценочных суждений при обсуждении результатов исследования (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Экологическая изменчивость. Установлено, что изменчивость всех изученных морфологических признаков шишек лиственницы сибирской в пределах каждой из исследуемых ценопопуляций соответствует низкому уровню ($CV = 9-12\%$), что позволяет объективно интерпретировать межпопуляционные различия по средним арифметическим значениям признаков (табл. 1).

Максимальные значения размеров шишек и числа семенных чешуек в шишке отмечены в ценопопуляциях из южно-таежной подзоны Томской области у суходольного и болотного экотипов, минимальные – у деревьев из остепненной ценопопуляции Республики Хакасия (степной экотип), промежуточные – в лесостепном экотипе лиственницы из предгорий Алтая (табл. 1).

Таблица 1. Экотипическая изменчивость морфологических признаков шишек лиственницы сибирской

Ценопопуляционная выборка	Размер шишки, мм		Число семенных чешуй в шишке, шт.	Ширина семенной чешуи, мм
	длина	ширина		
Болотная согра	35.8 ± 0.50	19.5 ± 0.20	33.2 ± 0.40	14.7 ± 0.15
Супесчаный суходол	36.8 ± 0.40	21.0 ± 0.20	36.5 ± 0.40	15.2 ± 0.14
Лесостепное предгорье	29.0 ± 0.62	26.2 ± 0.46	28.8 ± 0.75	10.7 ± 0.13
Остепненная долина	24.4 ± 0.62	23.0 ± 0.65	24.6 ± 0.62	10.8 ± 0.18

Характерно, что с изменением метрических показателей шишек изменяется и их морфоструктура, что отражает увеличение или уменьшение числа семенных чешуй в шишке. Скоррелированная изменчивость морфометрических показателей свидетельствует о том, что морфогенез шишек у исследованных экотипов лиственницы сибирской в Южной Сибири протекает без каких-либо заметных нарушений.

Использование методического приема группировки шишек лиственницы по размеру (Барченков, 2016) показало, что в структуре болотной и суходольной ценопопуляций лиственницы сибирской из Томской области наблюдается абсолютное преобладание (93–95 %) крупношишечных форм деревьев (табл. 2).

В остепненной ценопопуляции лиственницы из Хакасии и лесостепной ценопопуляции из предгорий Алтая, напротив, преобладают деревья с переходными значениями признаков, соответственно 58 и 65 %. Кроме того, в насаждении из Хакасии отмечено значительное присутствие особей с мелкими шишками (37 %).

Увеличение размеров шишек у деревьев, произрастающих в южно-таежной подзоне Томской области в нижнем междуречье Томи и Оби,

с большей долей вероятности объясняется возможными гибридизационными процессами лиственниц сибирской и Сукачева, происходящими в этом районе ареала. Большинство авторов сходятся во мнении, что именно по р. Обь проходит восточная граница расселения лиственницы Сукачева, западнее которой распространена лиственница сибирская (Абаимов и др., 1980; Милютин, 2003; Путенихин и др., 2004). Гибридизация, вероятно, является ведущим фактором увеличения изменчивости линейных размеров шишек, так как шишки лиственницы Сукачева имеют наиболее высокие метрические показатели среди всех видов рода лиственница. Подтверждением гибридизации может быть обнаружение в данном регионе промежуточных фенотипов (Путенихин, 2003) и тот факт, что кариотип западно-сибирских популяций лиственницы по идентифицируемому морфологическим типам хромосом является переходным между кариотипами лиственниц сибирской и Сукачева (Седельникова, Пименов, 2005).

Более крупные размеры шишек лиственницы сибирской в изученных нами южно-таежных ценопопуляциях также могут быть обусловлены фитоценотической конкуренцией. Впервые

Таблица 2. Структура ценопопуляций лиственницы сибирской по качественным морфологическим признакам шишек, %

Признак	Ценопопуляционная выборка			
	болотная согра	супесчаный суходол	лесостепное предгорье	остепненная долина
Размер шишек:				
крупные	93	95	35	5
переходные	7	5	65	58
мелкие	0	0	0	37
Форма шишек:				
узкая	100	100	10	0
переходная	0	0	83	84
широкая	0	0	7	16
Форма края семенных чешуй:				
выемчатая	5	6	4	35
прямая	24	26	0	0
округлая	71	68	96	65

такую интерпретацию экотопической изменчивости шишек лиственниц предложил Н. В. Дылис (1961). Он указывал на значительное увеличение размеров шишек и семян лиственницы в смешанных таежных древостоях при одновременном уменьшении количества формируемых деревьями шишек. Данная адаптация, по мнению автора (Дылис, 1961), обеспечивает эффективное возобновление лиственницы и конкурентное преимущество по отношению к другим древесным породам смешанного дендроценоза, поскольку в более крупных шишках формируются крупные семена, имеющие больший потенциал всхожести.

По второму относительному признаку – форме шишек – также выявлены различия в структуре изученных ценопопуляций лиственницы сибирской (табл. 2). Так, в южно-таежных ценопопуляциях Томской области (болотный и суходольный экотипы) все деревья имеют шишки узкой формы, отношение их ширины к длине варьирует соответственно от 0.42 до 0.7 и от 0.55 до 0.59. В лесостепной ценопопуляции предгорий Алтая отношение ширины шишек к их длине варьирует от 0.77 до 1.05, при этом преобладают деревья с шишками переходной формы, но присутствуют деревья с узкими и широкими шишками. В остепненной ценопопуляции Хакасии отношения ширины шишек к длине варьирует от 0.8 до 1.1, также доминируют особи с переходной формой шишек, но с большей частотой встречаются деревья с широкими шишками, шишки узкой формы отсутствуют. Диагностированная нами структура ценопопуляций контрастных экотипов лиственницы сибирской по форме шишек согласуется с точкой зрения М. В. Круклис и Л. И. Милютин (1977) о зависимости данного признака главным образом от географического фактора и возможности его использования во внутривидовой систематике лиственниц.

Еще одним значимым диагностическим признаком лиственницы является форма края семенной чешуи, дифференцируемая на три категории – округлая, прямая и выемчатая. У лиственницы сибирской на большей части ареала преобладают деревья с округлой формой края семенной чешуи, за исключением краевых ценопопуляций, где наблюдаются значительная изменчивость этого признака и увеличение доли деревьев с прямой и выемчатой формой семенной чешуи (Милютин, 2003; Барченков, 2016).

Действительно, во всех исследованных нами ценопопуляциях преобладают деревья с округлой формой края семенной чешуи (65–96 %), доля деревьев с прямой и выемчатой ее формами значительно меньше (табл. 2). Так, в остепненной ценопопуляции Хакасии отсутствуют деревья с выемчатым краем семенной чешуи, при этом встречаемость деревьев с прямым краем семенной чешуи превышает 30 %. В предгорной алтайской ценопопуляции около 4 % деревьев имеют выемчатые чешуи, но деревья с прямыми чешуями отсутствуют. В южно-таежных ценопопуляциях (болотный и суходольный экотипы) Томской области выявлено 20–30 % деревьев с прямыми и выемчатыми чешуями. Увеличение ширины семенных чешуй и разнообразие формы края семенной чешуи в южно-таежных ценопопуляциях Томской области может быть следствием гибридизации с лиственницей Сукачева. Ранее аналогичные тенденции по увеличению встречаемости деревьев с прямой и выемчатой формой края семенной чешуи до 48 % были диагностированы на восточной границе ареала лиственницы сибирской в зоне ее интрогрессивной гибридизации с лиственницей Гмелина (Милютин, 2003; Барченков, 2010).

Формовая изменчивость. Средние значения морфологических признаков шишек у различных форм деревьев, выделенных по окраске молодых шишек, представлены в табл. 3.

Наибольшие значения длины шишек и числа семенных чешуй в шишке, достоверно отличающиеся от двух других форм, отмечены у деревьев красношишечной формы деревьев, промежуточные – у розовошишечной, наименьшие – у зеленошишечной. Иное соотношение получено по размерам (длина и ширина) семенных чешуй: наибольшие значения – у зеленошишечной

Таблица 3. Формовая изменчивость морфологических признаков шишек лиственницы сибирской

Внутривидовая форма	Размер шишки, мм		Число семенных чешуй в шишке, шт.	Размер семенной чешуи, мм	
	длина	ширина		длина	ширина
Зеленошишечная	28.8 ± 0.8	22.3 ± 0.8	27.7 ± 0.9	14.9 ± 0.3	12.1 ± 0.2
Красношишечная	30.1 ± 0.7	23.7 ± 0.7	31.4 ± 0.8	12.2 ± 0.3	10.4 ± 0.2
Розовошишечная	29.1 ± 0.7	24.0 ± 0.8	28.0 ± 0.8	13.7 ± 0.3	11.9 ± 0.2

формы деревьев, промежуточные – у розовошишечной, наименьшие – у красношишечной. Зеленошишечная и розовошишечная формы достоверно различаются между собой по длине семенных чешуй. Внутриформовая группировка шишек по их размеру показала, что максимальная доля деревьев с крупными шишками (50 %) характерна для красношишечной формы, у зеленошишечной их доля значительно меньше – 17 %, а у розовошишечной деревья с крупными шишками отсутствуют. При этом у всех трех форм остальная доля приходится на деревья с шишками переходного размера. Очевидно, что выявленные межформовые различия в размерах признаков шишек отражают более высокую семенную продуктивность красношишечной формы лиственницы сибирской.

Значительная изменчивость диагностирована также по форме шишек и форме поверхности семенных чешуй. По первому из этих признаков выявлены следующие особенности: зеленошишечная форма представлена деревьями только с узкой формой шишек (отношение ширины к длине у них варьирует от 0.68 до 0.81); у розовошишечной и красношишечной форм доля деревьев с шишками узкой и переходной формы одинакова (отношение ширины к длине шишек у деревьев этих форм варьирует соответственно от 0.77 до 0.88 и от 0.73 до 0.83). По признаку поверхности семенных чешуй получено такое распределение: у розовошишечной формы все деревья формируют шишки с чешуями переходной формы; у красношишечной и зеленошишечной форм также преобладают деревья с чешуями переходной формы и значительно меньшей долей узкочешуйной формы (соответственно 75/25 и 67/33 %). По признаку формы края семенных чешуй вариабельность у всех рассмотренных внутривидовых форм отсутствует: включенные в обследование деревья формируют шишки с округлой формой края семенной чешуи.

Полученные результаты по изменчивости лиственницы сибирской на уровне внутривидовых форм, дифференцируемых по окраске семенных чешуй, свидетельствуют о диагностической значимости этого признака. Вместе с тем в систематике лиственницы окраске семенных чешуй не придают большого значения (Дылис, 1961), фокусируя внимание на преобладающих в популяциях большей части ареала особях с шишками красного цвета (Круклис, Милютин, 1977; Милютин, 2003; Сизых и др., 2009). В литературе неоднократно отмечались различия в морфологии деревьев, скорости роста и качеству

древесины красно- и зеленошишечной форм лиственниц, однако выводы разных авторов противоречивы (Бирюков, 1964; Ирошников, 1970; Ковылина и др., 2008). Особенности изучения структуры болотной и суходольной популяций по окраске шишек свидетельствуют о наличии экологической составляющей в изменчивости данного показателя (Ефремов и др., 2006). Характер окраски шишек в западносибирских болотной и суходольной популяциях позволяет говорить об их значительной близости по этому показателю к лиственнице Сукачева, в популяциях которой, по данным В. П. Путенихина и др. (2004), в отличие от лиственницы сибирской, наблюдается значительное варьирование оттенков окраски шишек.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования установлена значительная экотопическая изменчивость метрических и качественных признаков шишек лиственницы сибирской, вызванная неоднородностью эколого-географических условий произрастания деревьев и вероятной межвидовой гибридизацией. В южно-таежной подзоне в процессе гибридизации с лиственницей Сукачева сформировались насаждения лиственницы сибирской (болотный и суходольный экотипы) с преобладанием крупношишечных и крупночешуйных деревьев, перспективных для лесного семеноводства. В лесостепных и остепненных экотопах Алтая и Хакасии возрастает доля деревьев с мелкими шишками, увеличивается поливариантность ценопопуляций лиственницы сибирской по качественным признакам шишек. При оценке формовой изменчивости лиственницы сибирской показано, что деревья красношишечной формы продуцируют более крупные шишки с большим количеством чешуй меньшего размера. Зеленошишечная форма характеризуется мелкими шишками с меньшим количеством чешуй большего размера. Розовошишечная форма имеет промежуточные значения рассматриваемых признаков. Преобладание крупных шишек у красношишечных форм может иметь адаптивный характер, связанный с образованием большего количества шишек с крупными семенами. Выявленные особенности экотопической и формовой дифференциации лиственницы сибирской целесообразно учитывать при проведении лесоводственных, селекционных и лесокультурных мероприятий на юге Сибири.

Исследования проведены в рамках базового проекта ФИЦ КНЦ СО РАН FWES-2024-0028 «Биоразнообразие лесов Сибири: эколого-динамический, генетико-селекционный, физико-химический и ресурсно-технологический аспекты».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А. П., Карпель Б. А., Коропачинский И. Ю. О границах ареалов сибирских видов лиственницы // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 1. С. 118–120.
- Авров Ф. Д. Полиморфизм и наследуемость признаков лиственницы // Генетика. 1990. Т. 26. № 12. С. 2191–2199.
- Барченков А. П. Изменчивость морфологических признаков генеративных органов лиственницы сибирской в бассейне реки Енисей // Хвойные бореал. зоны. 2010. Т. 27. № 1–2. С. 36–42.
- Барченков А. П. Внутривидовая изменчивость семенных чешуек лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. // Сиб. лесн. журн. 2016. № 6. С. 126–132.
- Барченков А. П., Милютин Л. Н., Жамъянсүрэн С. Изменчивость макростробилов лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в горных ценопопуляциях Монголии и прилегающих районов России // Сиб. лесн. журн. 2015. № 4. С. 58–64.
- Биоразнообразие лиственниц Азиатской России / Отв. ред. С. П. Ефремов, Л. И. Милютин. Новосибирск: Акад. изд-во «ГЕО», 2010. 159 с.
- Бирюков В. И. К вопросам о биологических формах лиственницы сибирской и их лесосеменном значении // Лиственница. Тр. Сиб. технол. ин-та. 1964. Сб. 39. С. 71–74.
- Бобров Е. Г. История и систематика лиственницы. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 96 с.
- Брынцев В. А., Лавренов М. А. Селекционно-генетический анализ лиственниц сибирской и Сукачева, интродуцированных в Москву и Подмоскowie // ИВУЗ. Лесн. журн. 2019. № 4 (370). С. 9–21.
- Ветрова В. П., Синельникова Н. В., Барченков А. П. Изменчивость и дифференциация *Larix cajanderi*, *L. dahurica* и *L. sibirica* по форме семенных чешуй шишек // Turczaninowia. 2018. № 21 (2). С. 86–100.
- Дылис Н. В. Лиственница восточной Сибири и Дальнего Востока: изменчивость и природное разнообразие. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 209 с.
- Дылис Н. В. Лиственница. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 96 с.
- Ефремов С. П., Седельникова Т. С., Пименов А. В. Морфологические особенности шишек лиственницы сибирской в условиях болотной согры и суходола // Хвойные бореал. зоны. 2006. Т. 23. № 2. С. 223–227.
- Ирошников А. И. Структура популяций и селекция древесных растений // Вопросы лесоведения. Красноярск, 1970. Т. 1. С. 283–302.
- Князева С. Г. Внутривидовой полиморфизм шишек лиственницы сибирской // Лесоведение. 2011. № 1. С. 38–44.
- Ковылина О. П., Ковылин Н. В., Познахирко П. Ш. Семеновое лиственницы сибирской в защитных насаждениях Хакасии // Вестн. КрасГАУ. 2008. № 4. С. 115–119.
- Ковылина О. П., Сергиякова Ю. Т., Кеня Е. С. Биометрические и весовые показатели шишек и семян лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) в озеленительных насаждениях г. Красноярска // Актуальные проблемы лесного комплекса: Сб. науч. тр. 2016. Брянск: БГИТУ, 2016. Вып. 44. С. 111–115.
- Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 211 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. вузов. Изд. 4-е, перераб. и доп. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 283 с.
- Милютин Л. И. Биоразнообразие лиственниц России // Хвойные бореал. зоны. 2003. Т. 21. Вып. 1. С. 6–9.
- Путенихин В. П. Микроэволюционные аспекты внутривидовой дифференциации лиственницы Сукачева на Урале // Хвойные бореал. зоны. 2003. Т. 21. Вып. 1. С. 21–27.
- Путенихин В. П., Фарукишина Г. Г., Шигапов З. Х. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура. М.: Наука, 2004. 276 с.
- Седельникова Т. С., Пименов А. В. Кариологическое изучение болотной и суходольной популяции *Larix sibirica* (Pinaceae) из Западной Сибири // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 4. С. 582–593.
- Сизых О. А., Тихонова И. В., Муратова Е. Н. Формовое разнообразие лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в природных популяциях юга Сибири // Вестн. Сев.-Вост. науч. центра ДВО РАН. 2009. № 1. С. 88–92.

VARIABILITY OF CONES MORPHOLOGICAL FEATURES OF *Larix sibirica* Ledeb. IN THE SOUTH OF SIBERIA

A. S. Aver'yanov, A. P. Barchenkov, A. V. Pimenov, T. S. Sedel'nikova

V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch,
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

E-mail: alexey.averyanov.92@mail.ru, alexbarchenkov@mail.ru, pimenov@ksc.krasn.ru, tss@ksc.krasn.ru

The results of the study of the intraspecific variability of the morphological traits of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) cones in the south of Siberia (Tomsk Region, the Republics of Altai and Khakassia) are presented. Ecotypes (marsh, upland, forest-steppe, and steppe) and intraspecific forms, differentiated by the color of young female cones – red cone (f. *rubriflora* Szaf.), green cone (f. *viridiflora* Szaf.) and pink cone (f. *rosea* Szaf.) are considered. As a result of the study, a significant ecotopic variability of metric and qualitative traits of Siberian larch cones was established, caused by the heterogeneity of the ecological and geographical conditions of tree growth and probable interspecific hybridization. In the southern taiga subzone, in the process of hybridization with Sukachev's larch (*Larix sukaczewii* Dylis), plantations of Siberian larch (marsh and upland ecotypes) were formed with a predominance (up to 95 %) of large-cone and large-scale trees promising for forest seed production. In the forest-steppe and steppe ecotopes of Altai and Khakassia, the proportion of trees with small cones increases (up to 37 %), and the polyvariance of Siberian larch cenopopulations in terms of the quality of cones increases. When evaluating the shape variability of Siberian larch, it was shown that trees of the red cone form produce larger cones (length, 30.1 ± 0.7 mm; width, 23.7 ± 0.7 mm) with a large number of smaller scales. The green cone form is characterized by smaller cones (length 28.8 ± 0.8 mm, width 22.3 ± 0.8 mm) with fewer larger scales. The pink cone form has intermediate values of the traits under consideration. The predominance of large cones in red cones may have an adaptive character, associated with the formation of a larger number of cones with large seeds. The identified features of the ecotopic and form differentiation of Siberian larch should be taken into account when carrying out silvicultural, breeding and silvicultural activities in the south of Siberia.

Keywords: *Siberian larch, polymorphism, ecotypes, intraspecific forms, hybridization.*

How to cite: Aver'yanov A. S., Barchenkov A. P., Pimenov A. V., Sedel'nikova T. S. Variability of cones morphological features of *Larix sibirica* Ledeb. in the south of Siberia // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 13–20 (in Russian with English abstract and references).

УДК 630*232:585.475:551.345(571.56-191.2)

РОСТ ЛИСТВЕННИЧНЫХ КУЛЬТУР В УСЛОВИЯХ КРИОЛИТОЗОНЫ ЯКУТИИ

Л. П. Габышева, А. П. Исаев

*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
Федеральный исследовательский центр «Якутский научный центр» СО РАН
677980, Якутск, просп. Ленина, 41*

E-mail: llp77@yandex.ru, alex_isaev@mail.ru

Поступила в редакцию 28.06.2023 г.

В статье рассмотрены вопросы искусственного лесовосстановления на гарях в условиях криолитозоны Якутии. Научно обоснованных работ по лесным культурам в Якутии до настоящего времени не было. Подведены итоги многолетних наблюдений за лиственничными культурами, заложенными на территории Мегино-Кангаласского лесничества Республики Саха (Якутия). Искусственное лесовосстановление проведено саженцами лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) с открытой корневой системой. Проанализированы зафиксированные в разных источниках опыт создания, а также рост и развитие лесных культур лиственницы, дана оценка приживаемости за 20 лет. Выявлено, что в первые годы после посадки, в период адаптации к новым условиям среды, темпы роста саженцев низкие, а через 3–4 года они увеличиваются, и в 15–20 лет отмечается их максимальный рост. Приведена характеристика живого напочвенного покрова на участке искусственного лесовосстановления и на контроле. Прослежены существенные изменения в растительности: ее трансформация с преимущественно лугово-разнотравной в лесную. Материалы статьи могут стать основой для разработки перспективных технологий лесовосстановления в условиях криолитозоны и позволят добиться качественного восстановления лесов при проведении работ по искусственному и комбинированному лесовосстановлению в свете последних изменений в лесном законодательстве.

Ключевые слова: *искусственное лесовосстановление, лиственница Каяндера, саженцы, многолетняя мерзлота, Центральная Якутия.*

DOI: 10.15372/SJFS20240103

ВВЕДЕНИЕ

До настоящего времени искусственное лесовосстановление и проведение лесокультурных мероприятий в условиях Якутии считались нецелесообразными. После выхода постановлений Правительства Российской Федерации от 07.05.2019 № 566 «Об утверждении Правил выполнения работ по лесовосстановлению ...» (2019) и от 18.05.2022 № 897 «Об утверждении Правил осуществления лесовосстановления или лесоразведения ...» (2022) вопрос об искусственном лесовосстановлении, в частности саженцами с закрытой корневой системой, приобрел особую актуальность. Поскольку регион

богат природными минеральными ресурсами, на лесных участках осуществляются геологическое изучение недр, разведка и добыча полезных ископаемых, проложены крупные линейные объекты и проводятся другие работы, связанные с использованием лесов.

Как известно, в многолесных районах (таежной зоне Европейского Севера, Сибири и Дальнего Востока) к основным способам лесовозобновления относятся меры содействия естественному возобновлению. Здесь работы по искусственному лесоразведению проводятся в малых объемах (менее 34 %). В малолесных районах (в зоне смешанных лесов) основным приемом лесовосстановления является искус-

ственное лесоразведение, на лесные культуры в данной зоне приходится 71 % от объема лесовосстановления (Писаренко и др., 1992).

По сравнению с культурами сосны (*Pinus L.*) и ели (*Picea A. Dietr.*), культуры лиственницы (*Larix Mill.*) в России занимают меньшую площадь, тем не менее в лесоводственной практике имеется довольно большой опыт выращивания лиственничных культур (Огиевский, 1964; Проккопьев, 1974; Ушаков, 1976; Тимофеев, 1977; Бобринев, 1985, 1987; Редько, Трещевский, 1986; Писаренко и др., 1990, 1992; и др.).

В то же время известно, что искусственные леса создаются в результате кропотливого многолетнего труда человека и больших экономических затрат, начиная от подготовки участка, почвы, кончая уходом леса. А. В. Побединский (1986), сравнивая естественные и искусственные леса, отмечал: «...В таежных лесах в большинстве групп типов леса возобновление можно обеспечить естественным путем. Однако на вырубках высокопроизводительных типов, на гарях без источников семян, при осушении заболоченных пространств целесообразно прибегать к искусственному лесовозобновлению» (Побединский, 1986, с. 32).

По данным учета лесного фонда Республики Саха (Якутия) на 1 января 2018 г., на непокрытые лесом земли, представляющие фонд лесовосстановления, приходится 11147.60 тыс. га. Основная причина формирования фонда лесовосстановления – значительное приращение площади гарей и погибших насаждений в эксплуатационных и резервных лесах за счет пожаров 2011–2014 гг. Катастрофическая ситуация с лесными пожарами на территории Якутии сложилась в 2020 и 2021 гг., когда их число составило 2039 и 1694, а общая площадь достигла 5.9 и 8.8 млн га соответственно. Основные очаги пожаров в 2020 г. были сосредоточены в северных районах, в 2021 г. – в центральных улусах Якутии. Гари и погибшие насаждения занимают 10715.5 тыс. га (96.1 %) от фонда лесовосстановления, вырубки – 432.1 тыс. га (3.9 %). Большая часть нарушенных земель оставляется под естественное возобновление, только в некоторых из них проводятся меры содействия естественному возобновлению.

По мнению А. М. Бойченко (2000), искусственное лесовосстановление можно провести на обезлесенных площадях по всей республике: в Южной Якутии, на обширных гарях, нарушенных горными разработками землях, участках с погибшими древостоями от нашествия энтомо-

вредителей, на территориях вокруг поселений и т.д. По данному вопросу им были представлены некоторые рекомендации (Бойченко и др., 1999; Бойченко, 2000).

Опыт выращивания лесных культур в республике появился во второй половине XX столетия (Вершняк и др., 1972; Галактионов и др., 1972; Рекомендации..., 1977, 1983). В конце 50-х – начале 60-х годов ограниченно проводились опытные работы по посеву и посадке древесных пород. На окраине г. Томмота Алданского района помощником лесничего О. Фесько и школьниками были посажены саженцы кедра (*Pinus sibirica Du Tour*), сосны на площади 2 га, которые очень хорошо прижились и росли. В пос. Депутатский Усть-Янского района по инициативе В. Н. Михайлова проведены посадки из крупномерных деревьев и кустарников. В Среднеколымском лесхозе выращена роща из тополя душистого (*Populus suaveolens Fisch.*). К востоку от Верхоянского хребта под руководством И. П. Щербакова за пределами своего ареала были посажены сосна и ель. В Жиганском лесхозе Северной Якутии Г. М. Степановым (1981) проведены эксперименты по искусственному лесовосстановлению посевом семян на 1-, 4-, 12-летних гарях при разных способах подготовки почвы. В Усть-Майском улусе и в окрестностях г. Якутска в 1988–1991 гг. А. П. Исаев (1993) посеял семена лиственницы на вырубках лиственничника разнотравно-брусничного, брусничного и багульниково-мохового.

С 1967 по 1985 г. в лесхозах были заложены лесные культуры сосны на площади 6.2 тыс. га, из них 39 % культур погибло в результате ожога корневой шейки, лесных пожаров, погрывы скотом, неумелой агротехники возделывания. Лишь 61 % земель переведены в покрытые лесной растительностью (Проблемы..., 1997).

Лесная рекультивация, считающаяся наиболее удобным и дешевым видом освоения нарушенных техногенных территорий, в Якутии практически не проводилась. Имеются несколько примеров опытных работ на техногенно нарушенных территориях: в 1976 г. осенью – в Кангаласском угольном разрезе (Отчет..., 1980, 1990); в 1992, 1994 гг. – на отвалах прииска «Тенкели» Депутатского ГОК по добыче олова и в 1994 г. – на отвалах прииска «Ольчан» АО «Индибирзолото» (Отчет..., 1995). Были посеяны семена лиственницы сибирской (*Larix sibirica Ledeb.*) (500 тыс. шт.), л. Каяндера (*L. cajanderi Mayr*) (100 тыс. шт.), ели сибирской (*Picea obovata Ledeb.*) (100 тыс. шт.) и кедро-

вого стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel), посажены черенки ивы Шверина (*Salix schwerinii* E. L. Wolf) длиной 30–35 см и более на глубину 20 см, кустики смородины печальной (*Ribes triste* Pall.), шиповника иглистого (*Rosa acicularis* Lindl.) (делением кустов). Впоследствии появившиеся всходы лиственниц и ели почти все погибли из-за недостатка влаги. Шиповник иглистый, смородина печальная (приживаемость обоих видов 90–95 %), ива Шверина показали высокую способность к выживанию в крайне неблагоприятных условиях в засушливый год. В 1994 г. на отвалах прииска «Ольчан» посеяны семена лиственницы Каяндера и л. сибирской, ели сибирской, сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), а также охты (син. смородины дикуши) (*Ribes dikuscha* Fisch. ex Turcz.). На юго-западной окраине пос. Усть-Нера на надпойменной террасе с большим содержанием крупных валунов и гальки, извлеченных из грунта, были высажены кусты смородины черной (*Ribes nigrum* L.) культурных сортов и охты.

По результатам опытов на отвалах прииска «Тенкели» и «Ольчан» пришли к выводу: на горные отвалы из промытых песков или галечного материала необходимо нанесение плодородного слоя из вскрышной горной породы «торфа». Наилучшая выживаемость культур наблюдается в микропонижениях. На техногенно нарушенных землях целесообразно создание плантаций из ягодных кустарников. Наиболее надежный способ лесоразведения хвойных пород в условиях горных разработок в северотаежной подзоне Якутии – не посев семян, а посадка саженцев. При проведении лесной рекультивации необходимо обеспечение растений мерами ухода.

В 2000-е годы на территории Мирнинского района сотрудниками НИИ прикладной экологии Севера проведены опытные работы по рекультивации техногенных ландшафтов. На отвалах были высажены саженцы древесно-кустарниковых растений, опробованы различные агротехнические меры (Миронова, 2012). По результатам этих исследований опубликован ряд статей и монографий (Никифоров, Миронова, 2016; Миронова, 2018, 2021; Миронова и др., 2021; и др.).

Успешным на территории Центральной Якутии считается опыт искусственного лесовосстановления на гари в окрестностях с. Матта Мегино-Кангаласского улуса. Под руководством П. Е. Габышевой в 2000–2001 гг. (Лыткина, Габышева, 2005; Лыткина, 2010; Габышева, 2012)

на площади 2 га были высажены молодые лиственницы, взятые с лесных просек.

В последние 2 года после вступления в силу Постановления Правительства РФ от 07.05.2019 № 566 (2019) в республике проводятся работы по компенсационному лесовосстановлению с применением саженцев как с открытой, так и закрытой корневой системой. Из-за отсутствия лесных питомников посадочный материал приобретается в других регионах. Работы ориентированы в основном на саженцы сосны, так как саженцев лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.) и л. Каяндера с закрытой корневой системой на рынке практически нет. В Республике Саха (Якутия) опыт создания лесных питомников весьма ограничен. Имеется небольшой учебно-опытный питомник Арктического государственного аграрно-технологического университета (Олекминский район) с производственной мощностью 0.145 млн шт. саженцев. Теплица саженцев с закрытой корневой системой создана в Намском улусе. Пока опыт небольшой, нет опубликованных работ.

Цель данных исследований – подведение итогов многолетних наблюдений за культурами лиственницы Каяндера в Центральной Якутии. Основная задача – определение перспективности проведения исследований и разработка рекомендаций по искусственному лесовосстановлению в условиях мерзлотного региона.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В 2000–2001 гг. на не восстановившейся гари в лесах зеленой зоны с. Матта Мегино-Кангаласского улуса по инициативе и под руководством школьного учителя биологии Маттинской школы П. Е. Габышевой были проведены работы по искусственному лесовосстановлению на площади 2 га (Габышева, 2012; Лыткина, Габышева, 2005; Лыткина, 2010). В осенний период были высажены саженцы высотой 50–60 см, в последующие годы проводился уход и наблюдения за посадками.

Гарь окружена средневозрастным лиственничным древостоем. В течение 8 лет после лесного пожара она не возобновилась, подвергалась сильному вытаптыванию крупным рогатым скотом, из-за чего естественный лесовозобновительный процесс был замедлен. До момента лесокультурных работ на участке не было подроста, лишь изредка встречались всходы лиственницы, которые впоследствии по-

гибали. Живой напочвенный покров был представлен рудеральными видами. Еще до лесовосстановительных работ наблюдались локальные ландшафтные трансформации в виде мелких единичных термокарстовых просадок, которому способствовало близлежащее от гари термокарстовое озеро – «дюдя».

Лесокультурные работы выполнялись согласно общепринятой методике (Писаренко и др., 1990), а также дополнений, предложенных А. М. Бойченко с соавт. (1999) для Якутии и состояли из нескольких этапов: подготовительный – с подготовкой площади (расчистка, уборка, частичная раскорчевка участка от сгоревшего сухостоя, валежа, пней) для проведения лесокультурных работ; этап основных работ с подготовкой почвы, посадочного материала и посадкой саженцев и заключительный, включающий уход и наблюдения за саженцами, проведение научно-исследовательских работ с целью выявления особенностей роста и развития растений. Посадка саженцев проводилась двукратно – осенью 2000 и 2001 гг. Всего посажено 600 саженцев лиственницы и березы, в том числе в 2000 г. – 400 шт., в 2001 г. – 200 шт. За саженцами велся уход (полив, удаление травы и т. д.): в первый год – трехкратный, во 2–3-й годы – двукратный, в последующие годы – по мере необходимости.

Учет прироста саженцев проводился в 2001, 2004–2008 и 2011–2012, 2014–2015, 2019–2020 гг. Из саженцев посадки 2000 и 2001 гг. было отобрано по 25 выборки, всего 50 моделей.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Опытные работы начаты в 2000 г. на территории Центральной Якутии, где широко представлены многолетнемерзлые грунты. На протяжении этих лет периодически проводились наблюдения за приживаемостью саженцев в первые 8 лет, динамикой роста и развития культур лиственницы, а также живого напочвенного покрова.

Приживаемость и динамика роста культур лиственницы. В питомнике проводились наблюдения за приживаемостью саженцев, что является самым важным показателем успешности создания лесных культур и зависит от условий выращивания, способа подготовки их к посадке, возраста и биометрических показателей, подготовки почвы, условий местопроизрастания. Анализ данных за приживаемостью сажен-

Таблица 1. Приживаемость саженцев лиственницы в условиях культуры

Год	Число, шт.		Приживаемость сохранных культур, % от количества посаженных саженцев
	посаженных деревьев	погибших саженцев	
2000	400	0	100.0
2001	200	7	98.3
2002	0	23	96.2
2004	0	62	89.7
2006	0	4	84.0
2008	0	3	83.5

цев показал, что в первый год после посадки она была довольно высокой (98.3 %) и немного снизилась к 8-му году (83.5 %) (табл. 1).

С 2001 г. проводится учет роста и развития лесных культур лиственницы Каяндера на участке искусственного восстановления (рис. 1).

Средняя высота саженцев поступательно увеличивалась: в 2001 г. она была 133.9 см, в 2008 г. – 324, в 2015 г. – 523, в 2020 г. – 676 см. Очевидно, что в первые годы после посадки идет адаптация саженцев к новым условиям среды.

Исследования показали незначительный прирост саженцев в первые годы после посадки (в 2001 г. прирост в высоту составил 5.6 см), с 3–4-го года скорость роста увеличилась в 2–4 раза (прирост в высоту составил в 2004 г. – 10.5 см, в 2008 и 2012 г. – 35 и 32 см, в 2020 г. – 75 см). Линия тренда по среднему приросту деревьев в высоту показывает постепенное нарастание и усиление роста культур к 15–20-му году жизни деревьев в новых условиях. Похожую тенденцию адаптации предварительного подростка лиственницы наблюдал А. П. Исаев (1993, 2011) на вырубках в лиственничных лесах. Прирост за 3 года после рубки у подростка такого же возраста (высотой 100 см и более) под пологом леса был в 1.5 раза меньше. У подростка старших возрастных групп проявлялся ярко выраженный период после изменения условий произрастания, во время которого резко снижались приросты. В дальнейшем они вполне успешно адаптировались к изменившимся условиям.

Через 10–12 лет после посадки скорость роста саженцев стабилизировалась. Анализ связи ростовых процессов от основных погодных факторов выявил наличие определенной зависимости показателей прироста от условий года (рис. 2).

Сопоставление показателей прироста осевых побегов с метеоданными с ближайшей метеорологической станции (пос. Борогонцы

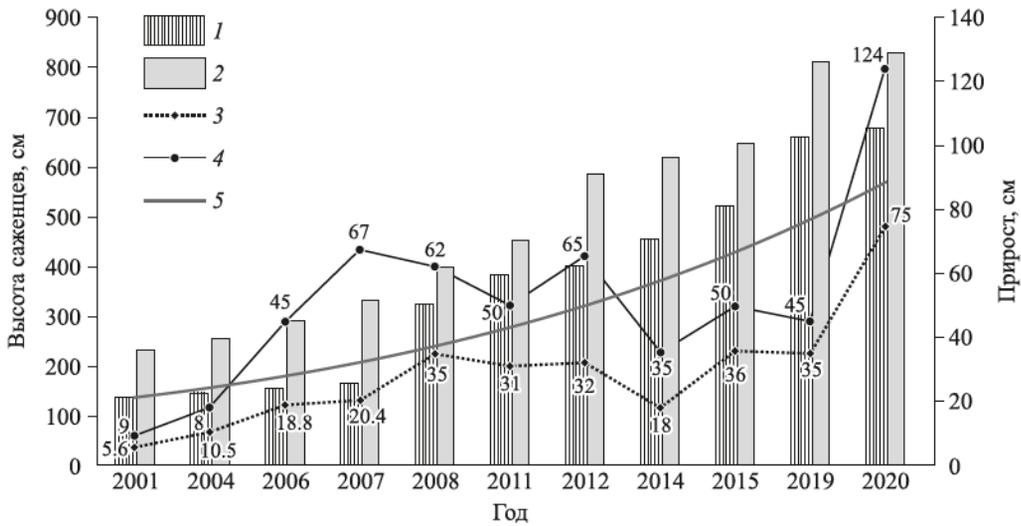


Рис. 1. Рост саженцев лиственницы Каяндера, высаженных в 2000 г.

Высота: 1 – средняя, 2 – максимальная; прирост в высоту: 3 – средний, 4 – максимальный, 5 – максимальный (экспоненциальная).

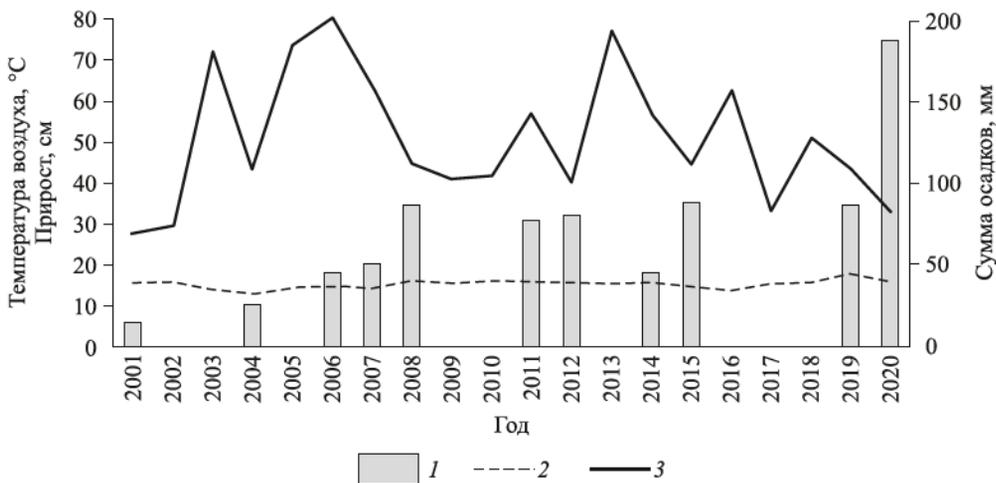


Рис. 2. Средний годовой прирост лиственниц, высаженных в 2000 г., в различных погодных условиях.

1 – средний прирост в высоту; 2 – средняя температура воздуха за вегетационный период; 3 – сумма осадков за вегетационный период.

выявило имеющуюся положительную зависимость ростовых процессов от показателей средней температуры воздуха. Коэффициент корреляции (R) с температурой воздуха в июне составил 0.63, в сентябре – 0.59, с температурой воздуха за вегетационный период – 0.49, за год – 0.78. С количеством осадков зависимость не прослеживается, что объясняется достаточной обеспеченностью влагой за счет полива посадок в летне-осенний период.

На рис. 3 и 4 приведены фотографии, иллюстрирующие динамику роста и развития лиственницы Каяндера на опытных площадях.

Характеристика живого напочвенного покрова на участке искусственного лесовосстановления. Исследования по изучению живого напочвенного покрова проведены в полевые сезоны 2004, 2008, 2020 гг. с помощью общепринятых лесоводственно-геоботанических методов (Сукачев, Зонн, 1961). За 20 лет прослеживаются существенные изменения в растительном покрове (табл. 2).

Напочвенный покров участка образован преимущественно рудеральными видами, что подтверждает довольно длительную задержку лесовосстановительного процесса на данной гари и

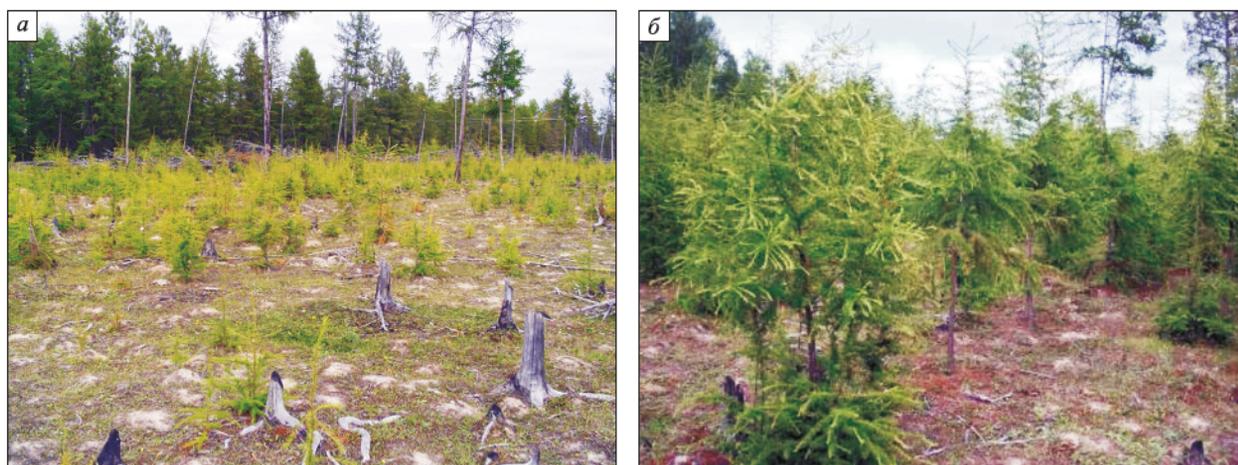


Рис. 3. Посадки лиственницы Каяндера по состоянию на 2004 г. (а) и 2008 г. (б).

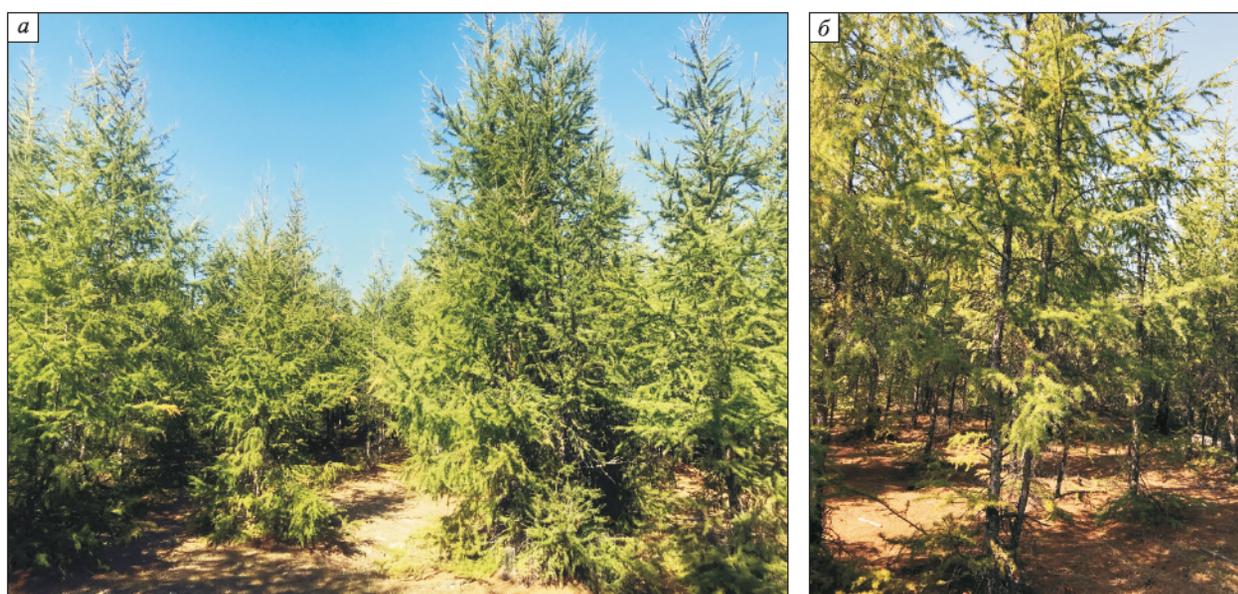


Рис. 4. Посадка лиственничных культур по состоянию на 2020 г.
Посадки проведены: а – в 2000 г., б – в 2001 г.

его нарушение вследствие вытаптывания крупным рогатым скотом.

В 2004 г. ведущая роль в покрове принадлежала лапчатке гусиной (*Potentilla anserina* L.) и подорожнику среднему (*Plantago media* L.), содоминантом выступали многолетние ксеромезофиты – одуванчик рогоносный (*Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC.) и полевица Триниуса (*Agrostis trinii* Turcz.), образующие лапчатково-разнотравную ассоциацию растительности. Травяной покров на участке был сильно изреженный, угнетенный, растения очень мелкие, находились в вегетирующем состоянии.

Доминировали многолетние травы, в основном мезофиты (клевер ползучий (*Trifolium repens* L.), к. люпиновидный, лапчатка прилистниковая и др.) и незначительно мезоксерофиты

(подорожник седоватый, полынь замещающая). Также в составе растительности участвовали одно-, двулетние травы (полынь якутская, спорыш птичий, очанка якутская, чертополох курчавый).

В результате исследования растительного покрова участка в 2008 г. выявлено уменьшение доли рудеральных видов и усиление позиций типичных лесных и лугово-лесных видов растений. Здесь сформировались разнотравные ассоциации с доминантами земляникой восточной, брусничкой, фиалкой Морица, появились кустарники – шиповник иглистый, ива Бейба, увеличилось обилие кустарничков – брусники, линнеи северной и поселилось лугово-лесное разнотравье – чина приземистая, хвощ камышковый, мерингия бокоцветковая, ветреница лесная и др.

Таблица 2. Растительность участка искусственного восстановления через 4, 8 и 20 лет после посадки саженцев лиственницы Каяндера

Вид растения	Обилие вида, годы		
	2004	2008	2020
Лапчатка гусная	cop3	sol	+
Подорожник средний	cop1	sol	+
Полевица Триниуса	cop1	sol	
Одуванчик рогоносный	sp	sol	+
Подорожник седоватый (<i>Plantago canescens</i> Adams)	sp	sol	+
Скерда кровельная (<i>Crepis tectorum</i> L.)	sp	sp	+
Малина Мацумуры (<i>Rubus matsumuranus</i> H. Lev. et Vaniot.)	sp	sp	+
Глаукс приморский (<i>Glaux maritima</i> L.)	sol	sp	+
Фиалка Морица (<i>Viola mauritii</i> Tepl.)	sol	sp	+
Клевер луговой (<i>Trifolium pratense</i> L.)	sol	sp	
Брусника (<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.)	+	sp	sol
Цератодон пурпурный (<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.)	sol	cop1	
Земляника восточная (<i>Fragaria orientalis</i> Losinsk.)	sol	cop 1	+
Очанка якутская (<i>Euphrasia jacutica</i> Juz.)	sol	sol	
Клевер люпиновидный (<i>Trifolium lupinaster</i> L. syn. <i>Lupinaster pentaphyllus</i> Moench.)	sol	sol	+
Кострец Пампелла (<i>Bromopsis pumPELLIANA</i> (Scribn.) Holub)	sol	+	+
Звездчатка Лаксмана (<i>Stellaria laxmannii</i> Fisch. ex Ser.)	sol	+	+
Мелколепестник головатый (<i>Erigeron politus</i> Fr. syn. <i>Erigeron elongatus</i> Ledeb.)	+	+	
Зубровка голая (<i>Hierochloa glabra</i> Trin.)	sp	+	+
Осот полевой (<i>Sonchus arvensis</i> L.)	sol		+
Лапчатка прилистниковая (<i>Potentilla stipularis</i> L.)	sol		+
Спорыш птичий (<i>Polygonum aviculare</i> L.)	sp		
Дескурения Софин (<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl)	sol		
Кипрей даурский (<i>Epilobium davuricum</i> Fisch. ex Hornem)	sol		
Лапчатка лежащая (<i>Potentilla supina</i> L.)	sol		
Чертополох курчавый (<i>Carduus crispus</i> L.)	sol		
Звездчатка длиннолистная (<i>Stellaria longifolia</i> Muehl. ex Wiidl.)	sol		
Польнь замещающая (<i>Artemisia commutata</i> Besser)	sol		
П. якутская (<i>A. jacutica</i> Drobow)	sol		
Колокольчик круглолистный (<i>Campanula rotundifolia</i> L.)	+		
Хвоц камышковый (<i>Equisetum scirpoides</i> Michx.)		sp	+
Осока твердая (<i>Carex duriuscula</i> C. A. Mey.)		sp	+
Мятлик забайкальский (<i>Poa transbaicalica</i> Roshev. syn. <i>Poa stepposa</i> (Krylov) Roshev.)		sol	+
Шиповник иглистый		sol	+
Ива Бейба (<i>Salix bebbiana</i> Sarg.)		sol	+
Берёза повислая (<i>Betula pendula</i> Roth)		sol	+
Политрихум обыкновенный (<i>Polytrichum commune</i> Hedw.)		sol	
Линнея северная (<i>Linnaea borealis</i> L.)		sol	+
Мерингия бокоцветковая (<i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl)		sol	
Герань сибирская (<i>Geranium sibiricum</i> L.)		+	+
Чина приземистая (<i>Lathyrus humilis</i> (Ser.) Spreng.)		+	+
Мелколепестник едкий (<i>Erigeron acris</i> L.)		+	
Лапчатка вильчатая (<i>Potentilla bifurca</i> L.)		+	
Л. сжатая (<i>P. conferta</i> Bunge)		+	
Подмаренник настоящий (<i>Galium verum</i> L.)		+	
Марь белая (<i>Chenopodium album</i> L.)		+	
Ветреница лесная (<i>Anemone sylvestris</i> L.)		+	
Польнь пижмолистная (<i>Artemisia tanacetifolia</i> L.)			+
Лапчатка многонадрезанная (<i>Potentilla multifida</i> L.)			+
Хвоц луговой (<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.)			+
Пельтигера собачья (<i>Peltigera canina</i> (L.) Wild.)			+
Болотник Стеллера (<i>Limnas stelleri</i> Trin.)			+
Клоповник густоцветковый (<i>Lepidium densiflorum</i> Schrad.)			+
Козелец лучистый (<i>Scorzonera radiata</i> Fish. ex Ledeb.)			+

Исследования 2020 г. выявили, что в напочвенном покрове произошли кардинальные изменения в сторону мертвопокровности – прямого признака послепожарных молодняковых сообществ. Под пологом лиственничных культур развиваются разнотравно-брусничные мертвопокровные синузии с очень низким проективным покрытием (< 5 %). Причем под посадками 2001 г. сформировался практически мертвый покров с очень плотной лесной подстилкой. Этому способствовала перегущенность лиственничного молодняка. Под посадками 2000 г. разнотравье сохраняется, хотя травянистый покров сильно угнетен, мелкий, неравномерно распространен, проективное покрытие 5–10 %.

Для наглядности приводим по одному описанию из посадок 2000 и 2001 гг.

Описание № 8 от 27.08.2020 г. Географические координаты: 62°36034' с. ш., 13°64528' в. д. Мегино-Кангаласский р-н, окрестности с. Матта, в 300 м к западу от села. Лиственничный молодняк разнотравно-бруснично-мертвопокровный. Посадки лиственницы 2000 г. (рис. 4, а). Сомкнутость древостоя 0,6, средняя высота 6,8 м. Деревья отстоят друг от друга в среднем на 2–3 м. Жизненное состояние хорошее, среди высаженных деревьев имеется самосев лиственницы. На участке отмечены термокарстовые провалы, микрорельеф волнистый. Проективное покрытие менее 5 %, микрорельеф мелкобугристый, мертвопокровный, растения мелкие, сильно угнетенные, в основном в вегетирующем состоянии, единичные, распространены неравномерно. Имеются угнетенные кусты малины Мацумуры высотой 10 см. Покров образует брусника, единично встречаются болотник Стеллера, лапчатка гусиная (*Potentilla anserina* L.), л. многонадрезанная, полынь пижмолистная, мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), чина приземистая, кострец Пампелла.

Описание № 2 от 04.08.2020 г. Географические координаты те же. Посадки лиственницы 2001 г. (рис. 4, б). Лиственничные культуры мертвопокровные. Под пологом произрастают единичные экземпляры растений, покров практически мертвый. Проективное покрытие 5 %, растения очень мелкие, в вегетирующем состоянии, распространены неравномерно. Напочвенный покров образуют лапчатка гусиная, единично встречаются земляника восточная, фиалка Морица, осот полевой, звездчатка Лаксмана, подорожник средний, одуванчик роганосный, хвощ луговой, брусника, герань сибирская.

ВЫВОДЫ И РЕКОМЕНДАЦИИ

Таким образом, исследования выявили, что в условиях криолитозоны Центральной Якутии прослеживается положительная динамика роста и развития лиственницы в культуре способом посадки. В первые годы после посадки осевые приросты саженцев низкие. С 3–4-го года скорость роста увеличилась в 2–4 раза (прирост в высоту составил в 2004 г. 10,5 см, в 2008 и 2012 г. – 35 и 32 см, в 2020 г. – 75 см); через 10–12 лет она стабилизировалась, рост стволов лиственницы стал более-менее равномерным, прирост мало зависел от погодных условий года; к 15–20-му году после посадки деревьев шло постепенное нарастание темпов роста культур в высоту.

На территории Центральной Якутии, где широко распространен ледовый комплекс, проведение мер содействия естественному и искусственному лесовозобновлению и искусственное лесовозобновление на территориях с невозобновившейся растительностью (гари, вырубki, шелкопрядники), особенно в зеленых зонах населенных пунктов и приаласных лесов, может быть лучшим подспорьем для решения проблемы лесовосстановления (Лыткина, 2010). Для невозобновившихся в течение десятка лет лесных территорий республики искусственное восстановление является одним из эффективных лесоводственных способов борьбы с обезлесением.

В целях обеспечения саженцами древесных пород целесообразно организовать питомник древесных пород в промышленных районах Якутии (Мирнинский, Алданский, Нерюнгринский), где значительны площади нарушенных техногенных территорий и где затруднено естественное лесовосстановление. Создание лесного питомника для обеспечения предприятий республики районированным посадочным материалом в Центральной Якутии в суровых условиях резко континентального климата требует огромных материальных вложений. Так как на территории республики 90–95 % всех гарей и вырубok зарастает успешно, на таких участках можно ограничиться мерами содействия естественному возобновлению. На рекультивируемых землях промышленных районов искусственное лесовосстановление – приоритетное направление лесовосстановительных работ.

Посев семенами древесных пород может быть затруднен в связи с отсутствием в настоящее время в республике практики сбора семян

древесных пород и весьма краткими сроками сбора семян лиственницы Каяндера – господствующей на территории Якутии лесобразующей породой (Поздняков, 1975). Исследования на территории Центральной Якутии показали высокую эффективность проведения искусственного лесовосстановления лиственницы Каяндера способом посадки. Накапливаемый в настоящее время опыт применения методов посадки саженцев с закрытой корневой системой в рассматриваемых природных условиях нуждается в осмыслении и проведении дополнительных исследований.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по проекту «Растительный покров криолитозоны таежной Якутии: биоразнообразие, средообразующие функции, охрана и рациональное использование» (121012190038-0) и «Причинно-следственные основы динамики почвенного покрова и наземных экосистем криолитозоны на территории распространения легких пород в Центральной Якутии для разработки фундаментальных основ охраны квазиравновесных криоксерогенных территорий» (№0297-2021-0026; ЕГИСУ НИОКТР АААА-А21-121012190036-6) и с применением оборудования ЦКП ФИЦ «ЯНЦ СО РАН» (грант №13.ЦКП.21.0016).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобринев В. П. Опыт создания лесных культур в горельниках // Экспрессинформ. М.: ЦБНТИлесхоз, 1985. Вып. 4. С. 1–24.

Бобринев В. П. Ускоренное выращивание древесных пород. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1987. 192 с.

Бойченко А. М. Искусственное лесовосстановление // Лес и вечная мерзлота: особенности состава и структуры лесов мерзлотного региона, проблемы рационального ведения хозяйства и охраны. Якутск: Якут. гос. ун-т им. М. К. Аммосова, 2000. С. 141–143.

Бойченко А. М., Миронова С. И., Исаев А. П. Как правильно проводить искусственное лесовосстановление // Вечен ли лес на вечной мерзлоте. Как организовать общественный мониторинг в лесах мерзлотной зоны. Якутск: Якут. гос. ун-т им. М. К. Аммосова, 1999. С. 96–101.

Вершняк В. М., Протопопов В. В., Поздняков Л. К. Рекомендации по проведению мер содействия естественному возобновлению и лесным культурам в лиственных и сосновых лесах Якутии. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1972. 22 с.

Габышева Л. П. Рост и развитие саженцев лиственницы в условиях искусственного разведения // Усп. совр. естествозн. 2012. № 11. С. 122–124.

Галактионов И. И., Ву А. В., Киселева И. П. Рекомендации по приемам создания и использования посадок деревьев и кустарников в различных районах Крайнего Севера. М.: Акад. коммунал. хоз-ва им. К. Д. Памфилова, 1972. 39 с.

Исаев А. П. Лиственные леса среднетаежной подзоны Якутии и лесовозобновление на вырубках: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 1993. 21 с.

Исаев А. П. Естественная и антропогенная динамика лиственных лесов криолитозоны (на примере Якутии): дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08. Якутск: Ин-т биол. пробл. криолитозоны СО РАН, 2011. 420 с.

Лыткина Л. П. Лесовосстановление на гарях Лено-Амгинского междуречья (Центральная Якутия). Новосибирск: Наука, 2010. 118 с.

Лыткина Л. П., Габышева Л. Е. Посади дерево: из опыта работы ячейки СОЭМ «Сыккыс» // Северное сияние: Инф. бюлл. 2005. № 20. С. 20–21.

Миронова С. И. Проблемы биологической рекультивации нарушенных горнодобывающими предприятиями земель в Якутии: современное состояние и перспективы // Усп. совр. естествозн. 2012. № 11. С. 11–13.

Миронова С. И. Технологии биологической рекультивации нарушенных земель в условиях криолитозоны // Пробл. рег. экол. 2018. № 5. С. 145–148.

Миронова С. И. Результаты научно-практических исследований нарушенных земель Якутии // Пробл. рег. экол. 2021. № 5. С. 128–132.

Миронова С. И., Гаврильева Л. Д., Петров А. А., Никифоров А. А. Биологическая рекультивация промышленных земель Якутии. М.: Изд. дом Акад. естествозн., 2021. 166 с.

Никифоров А. А., Миронова С. И. Техногенная трансформация ландшафтов Якутии // Наука и образование. 2016. № 2. С. 140–145.

Огиевский В. В. Культуры лиственницы сибирской и даурской в Сибири // Лиственница. Красноярск: СибТИ, 1964. Т. 2. Сб. 39. С. 187–194.

Отчет по теме № 2.25.2.1. «Эколого-биологические особенности местных и инорайонных растений при интродукции и акклиматизации в Якутии». Якутск: Якут. ин-т биол. СО АН СССР, 1980.

Отчет по теме «Почвенные и биологические основы рекультивации земель Центральной Якутии в связи с разработкой Кангаласских углей». Якутск: Якут. ин-т биол. СО АН СССР, 1990.

Отчет по НИР по теме: «Эколого-биологическое обоснование лесной рекультивации на территории деятельности приисков «Тенкелн» Депутатского ГОКа и «Ольчан» АО «Индигирзолото». Исполнитель – лаб. лесоведения Якут. ин-та биол. СО РАН. Якутск: Якут. ин-т биол. СО РАН, 1995.

Писаренко А. И., Мерзленко М. Д. Создание искусственных лесов. М.: Агропромиздат, 1990. 270 с.

Писаренко А. А., Редько Г. И., Мерзленко М. Д. Искусственные леса. В 2-х ч. М.: ВНИИЦлесресурс, 1992.

Побединский А. В. Сравнительная оценка естественных и искусственных лесов // Лесн. хоз-во. 1986. № 5. С. 28–32.

Поздняков Л. К. Даурская лиственница. М.: Наука, 1975. 312 с.

- Постановление* Правительства Российской Федерации от 07.05.2019 № 566 «Об утверждении правил выполнения работ по лесовосстановлению или лесоразведению лицами, использующими леса в соответствии со статьями 43-46 Лесного кодекса Российской Федерации, и лицами, обратившимися с ходатайством или заявлением об изменении целевого назначения лесного участка». М.: Правительство РФ, 2019.
- Постановление* Правительства Российской Федерации от 18.05.2022 № 897 «Об утверждении Правил осуществления лесовосстановления или лесоразведения в случае, предусмотренном частью 4 статьи 63 1 Лесного кодекса Российской Федерации, о признании утратившим силу Постановления Правительства Российской Федерации от 7 мая 2019 г. № 566 и внесении изменения в перечень нормативных правовых актов и групп нормативных правовых актов Правительства Российской Федерации, нормативных правовых актов, отдельных положений нормативных правовых актов и групп нормативных правовых актов федеральных органов исполнительной власти, правовых актов, отдельных положений правовых актов, групп правовых актов исполнительных и распорядительных органов государственной власти РСФСР и Союза ССР, решений Государственной комиссии по радиочастотам, содержащих обязательные требования, в отношении которых не применяются положения частей 1, 2 и 3 статьи 15 Федерального закона «Об обязательных требованиях в Российской Федерации»». М.: Правительство РФ, 2022.
- Проблемы* сохранения и устойчивого использования бореальных лесов Республики Саха (Якутия). М.: МСОП, 1997. 45 с.
- Прокотьев М. Н.* Лесовосстановление в лесах Прикамья. М.: ЦБНТИлесхоз, 1974. 47 с.
- Редько Г. И., Трещевский И. В.* Рукотворные леса. М.: Агропромиздат, 1986. 236 с.
- Рекомендации по пересадке деревьев и кустарников на засоленных почвах.* Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1977. 12 с.
- Рекомендации по пересадке деревьев и кустарников на засоленных почвах.* Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1983. 12 с.
- Степанов Г. М.* Искусственное лесовосстановление на гарях Северной Якутии // *Лесн. хоз-во.* 1981. № 12. С. 59–60.
- Сукачев В. Н., Зонн С. В.* Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
- Тимофеев В. П.* Лесные культуры лиственницы. М.: Лесн. пром-сть, 1977. 216 с.
- Ушаков Я. Д.* Некоторые итоги внедрения лиственницы в лесные культуры и защитное лесоразведение // *Опыт выращивания лесных культур лиственницы в РСФСР.* М.: Лесн. пром-сть, 1976. С. 76–82.

GROWTH OF LARCH CROPS ON CRYOLOTHOZONE YAKUTIA

L. P. Gabysheva, A. P. Isaev

Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Federal Research Center Yakut Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Prospekt Lenina, 41, Yakutsk, Republic of Sakha (Yakutia), 677980 Russian Federation

E-mail: llp77@yandex.ru, alex_isaev@mail.ru

Received 28.06.2023

The article deals with the issues of artificial reforestation on the burnt areas in the permafrost zone of East Siberia (Yakutia). Scientifically substantiated work on forest plantations in Yakutia has not been carried out before this work. The results of long-term observations of larch crops, which were carried out on the territory of the Megino-Kangalassky forestry of the Republic of Sakha (Yakutia), are summed up. Artificial reforestation was carried out with of Kayander larch (*Larix cajanderi* Mayr) seedlings. The article also presents and analyzes all the experiences of creating forest plantations recorded in various sources, carried out in the republic in different years. An analysis of the growth and development of larch plantation is given, an estimate of survival rate for 8 years is given. In the first years after planting, seedlings adapt to new environmental conditions, starting from the third or fourth year after planting, there is an increasing growth of seedlings, and from 15–20 years, the growth of larch crops is intensified. The characteristics of the vegetation in the area of artificial reforestation and in the control are given. For twenty years, significant changes in the vegetation cover have been traced: from meadow-forb to forest vegetation. The materials of the article can be the basis for the development of the most promising technologies for reforestation in the permafrost zone and will make it possible to achieve high-quality reforestation during artificial and combined reforestation in the light of recent changes in forest legislation.

Keywords: *artificial reforestation, Larix cajanderi, seedlings, permafrost, Central Yakutia.*

How to cite: *Gabysheva L. P., Isaev A. P. Growth of larch crops on cryolithozone Yakutia // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 21–30 (in Russian with English abstract and references).*

УДК 581.13+574.24

ВЛИЯНИЕ ВЫБРОСОВ АЛЮМИНИЕВОГО ПРОИЗВОДСТВА НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ

М. В. Оскорбина¹, О. В. Калугина¹, Л. В. Афанасьева²

¹ Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 13

² Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6

E-mail: omaria-84@yandex.ru, olignat32@inbox.ru, afanl@mail.ru

Поступила в редакцию 23.05.2023 г.

Исследовано влияние выбросов Братского алюминиевого завода (БрАЗа) на фотосинтетический аппарат лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.). На основе данных о содержании элементов-поллютантов (фтора, серы, тяжелых, легких металлов и металлоидов) в хвое деревьев с использованием кластерного анализа на обследованной территории выделены древостои критического, сильного, среднего, слабого уровня загрязнения, а также фоновые. Установлено, что в хвое деревьев с ростом уровня загрязнения снижается содержание пигментов: хлорофилла *a* – на 68 %, хлорофилла *b* – на 72 %, каротиноидов – на 67 % по сравнению с фоновым уровнем. Морфометрические параметры ассимиляционных органов загрязненных деревьев (длина ауксисластов второго года жизни, масса хвои на них, а также длина хвои) снижаются по сравнению с фоновыми показателями на 45–65 %; минимальные их значения обнаруживаются при критическом уровне загрязнения (на территории промзоны БрАЗа). О наличии функциональных нарушений фотосинтетического аппарата хвои в условиях загрязнения выбросами алюминиевого завода свидетельствует изменение параметров флуоресценции хлорофилла: уменьшение фотохимической активности фотосистемы II (F_v/F_m) на 7 %, скорости электрон-транспортного потока (ETR) – на 26 %, квантового выхода фотосистемы II ($Y(II)$) – на 35 %, а также увеличение фоновой флуоресценции хлорофилла F_0 на 26–35 % и нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (NPQ) на 27 % по сравнению с фоновыми значениями. Максимальное негативное влияние выбросов на фотохимические процессы хвои лиственницы зафиксировано при критическом уровне загрязнения древостоев.

Ключевые слова: *Larix sibirica* Ledeb., флуоресценция хлорофилла, морфометрические параметры хвои, аэротехногенное загрязнение.

DOI: 10.15372/SJFS20240104

ВВЕДЕНИЕ

Строение фотосинтетического аппарата и процесс фотосинтеза – сложный комплекс взаимосвязанных структур и функционально связанных активных систем, обеспечивающих растение энергией и первичными продуктами, что определяет способность растительного организма к существованию (Клячко-Гурвич и др., 2000; Klyachko-Gurvich et al., 2000). Исследование взаимосвязи структурных и функциональных свойств отдельных органов и тканей растений

является основным звеном в изучении механизмов адаптации растений к различным условиям среды (Гамалей, 1990; Шереметьев, 2005).

Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) – самая распространенная лесообразующая порода на территории Евразии и Северной Америки. В Иркутской области лиственничные леса занимают более 18 403 тыс. га (Государственный доклад..., 2021). Эколого-физиологические особенности лиственницы, произрастающей в Сибири, достаточно хорошо изучены (Суворова и др., 2003; Корзухин и др., 2004;

Kozukhin et al., 2004; Загирова, 2007). Она считается светолюбивым и быстрорастущим видом, который характеризуется высокой фотосинтетической продуктивностью в условиях жаркого и достаточно влажного лета (Суворова, 2009).

В современный период к одним из приоритетных негативных факторов, оказывающих влияние на состояние лесных экосистем Иркутской области, относится атмосферное промышленное загрязнение (Михайлова и др., 2020). Существенный вклад в загрязнение окружающей среды региона вносит алюминиевая промышленность. На территории региона расположено три алюминиевых завода, крупнейший из которых – Братский алюминиевый завод (БрАЗ), введенный в эксплуатацию в 1966 г. и выпускающий более 1 млн т первичного алюминия. Ежегодный объем аэровыбросов БрАЗа составляет более 75 тыс. т загрязняющих веществ (Государственный доклад..., 2021). Наиболее токсичными компонентами выбросов завода являются фторсодержащие соединения, оксиды серы, азота, углерода, неорганическая пыль, в составе которой значительна доля алюминия, кремния, кальция, магния, натрия и тяжелых металлов.

Известно, что по состоянию фотосинтетического аппарата можно оценить степень влияния аэротехногенного загрязнения на растения, а также выявить возможные пути их приспособления к этому негативному фактору. Многие исследователи отмечают, что при техногенном воздействии повреждение ассимиляционного аппарата в первую очередь проявляется на физиолого-биохимическом уровне, затем распространяется на ультраструктурный и клеточный уровень и лишь после этого развиваются видимые признаки повреждения – хлорозы и некрозы тканей листа, опадение листьев и торможение роста (Тужилкина, 2017). При анализе литературных данных обнаружено, что в основном исследовалось влияние техногенных эмиссий на состояние ассимиляционных органов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (Михайлова и др., 2006; Тужилкина, 2021), тогда как работы по другим видам хвойных пород немногочисленны. На наш взгляд, изучение морфологических и физиологических особенностей листопадных хвойных пород, представителем которых является лиственница сибирская, позволит расширить представление о механизмах приспособления деревьев к изменяющимся условиям среды.

Цель данной работы – выявить влияние атмосферных выбросов алюминиевого про-

изводства (на примере БрАЗа) на изменение структурно-функциональной организации фотосинтетического аппарата хвои лиственницы сибирской.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Натурные обследования лесов проводились в северо-западной части Иркутской области, на территории рассеивания эмиссий БрАЗа. В соответствии с международной методикой ICP Forests (Manual..., 2010), в 2020 г. было заложено 12 пробных площадей (пп) в древостоях, расположенных на разном удалении от завода в сторону преобладающего атмосферного переноса (северо-восточное направление). Пп закладывали в древостоях, сходных по возрасту и бонитету (60–80-летние, III класса бонитета, полнота 0,5–0,6), а также по лесорастительным условиям (тип леса – сосняк разнотравный, почвы – серые лесные). Каждая пп была округлой формы, радиусом около 50 м и площадью около 0,01 км².

Объектом исследования служили деревья лиственницы сибирской. На каждой пп конвертным методом выбрано 3 ключевых участка (КУ) размером около 100 м², на которых в середине вегетационного периода, после окончания фазы роста побегов, с помощью секатора срезали 5–7 боковых побегов с южной и юго-восточной сторон от средней части крон пяти 60-летних деревьев. Хвою отделяли от побегов, тщательно перемешивали и делили на две части. Хвою, собранную с одного КУ, анализировали отдельно.

Уровень загрязнения древостоев лиственницы определяли по содержанию в хвое фтора, серы, тяжелых и легких металлов, а также металлоидов (Al, As, Ba, Be, Cd, Ce, Co, Cr, Cu, Fe, La, Li, Mo, Ni, Pb, Sc, Si, Sr, Ti, V, Y, Zn). Для определения концентрации элементов образцы сухой измельченной хвои минерализовали в муфельной печи при температуре 450 °С в течение 3 ч до состояния однородной золы. В полученных растворах содержание элементов определяли атомно-эмиссионным методом на спектрометре SPECTRO ARCOS (фирмы Spectro Analytical Instruments GmbH, Германия) в аккредитованной лаборатории ГКК ГП «РАЦ» (г. Улан-Удэ, аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.511112). Для контроля аналитического качества процедур использовали стандартные образцы NCS DC 73350, относительная ошибка метода не превышала 5–10 %. Содержание фтора в хвое сосны определяли спектрофотометрически при

длине волны 540 нм с индикатором ксиленоловым оранжевым после сухого озоления пробы и дистилляции полученной золы с водяным паром в хлорной кислоте, используя серноокисное серебро для удаления сопутствующих примесей хлора (Михайлова и др., 2006). Все определения выполнены в трех биологических и трех аналитических повторностях.

Методика ранжирования древостоев по уровню загрязнения была описана нами ранее (Kalugina et al., 2021). Для этого применялся кластерный анализ данных о содержании элементов-поллютантов в хвое деревьев на всех пп. Для каждого уровня загрязнения были рассчитаны индексы биогеохимической трансформации элементного состава хвои (*Zbt*), по формуле

$$Zbt = \sum_{l=1}^{n1} EF + \sum_{l=1}^{n2} DF - (n1 + n2 - 1), \quad (1)$$

где *EF* – коэффициент концентрации, а *DF* – коэффициент деконцентрации, *n1* и *n2* число элементов с *EF* > 1.5 и *DF* > 1.5 соответственно. Коэффициент концентрации вычисляется как отношение C_{pol}/C_b , а коэффициент деконцентрации – C_b/C_{pol} , где C_{pol} и C_b – концентрации элементов на загрязненных и фоновых территориях соответственно. Индекс *Zbt* – количественное выражение дисбаланса химических элементов в растениях, возникающего в результате техногенной нагрузки. Он имеет пять градаций: минимальную (10–20), среднюю (21–30), высокую (31–40), очень высокую (41–60), чрезвычайно высокую (61 и более) (Касимов и др., 2012).

Содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом в замороженной хвое после предварительной экстракции 96%-м этанолом (Vernon, 1960). Оптическую плотность измеряли при 665, 649 и 440.5 нм. Пигменты рассчитывали по формулам J. F. Wintermans и A. De Mots (1965). Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по формуле Н. К. Lichtenthaler [1987]

$$ССК = (1.2 \text{ хл } b + \text{ хл } b) / \Sigma (\text{ хл } a + \text{ хл } b). \quad (2)$$

Для исследования параметров флуоресценции хлорофилла на каждом КУ с 3–5 деревьев срезали по три ветви и сразу измеряли параметры флуоресценции хлорофилла с помощью импульсного флуориметра РАМ2000 (Waltz, Effeltrich, Germany). После прикрепления датчиков к хвое побеги в течение 20 мин подвергались темновой адаптации. Далее измеряли показатели флуоресценции хлорофилла на каждом

побеге. Регистрировали следующие параметры: F_0 – фоновая флуоресценция, F_m – максимальная флуоресценция, F_v – переменная флуоресценция – величина, равная разнице между общей максимальной флуоресценцией и ее исходным (фоновым) уровнем ($F_v = F_m - F_0$), $Y(II)$ – квантовый выход фотосистемы II, NPQ – квантовый выход нефотохимического тушения, ETR – скорость электрон-транспортного потока, а также рассчитывали соотношение F_v/F_m – показатель фотохимической активности фотосистемы – II по формуле

$$F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m. \quad (3)$$

Для определения содержания воды в хвое использовали рефрактометрический метод (Гусев, 1960), основанный на способности воды выходить из тканей растений в гипертонический раствор сахарозы. Общее содержание воды определяли как разность между массой сырой и сухой навески хвои, свободной (слабо связанной) водой считали ту воду, которая извлекается из хвои при помощи 30%-го раствора сахарозы. Разность между общим содержанием воды и ее свободной фракцией составляла связанная (физиологически активная) вода. Для всех фракций воды определена их массовая доля (в % от сырой массы хвои).

Статистическую обработку результатов проводили с использованием стандартных методов (Зайцев, 1990) и пакета PASTv3.17. Полученные данные были проверены на нормальность (Shapiro-Wilk's test, $p < 0.05$) и равенство дисперсий (Levene's test). В работе приведены средние значения параметров пигментного комплекса, содержания воды в хвое для двух пп, расположенных в каждой зоне удаления от завода, стандартное отклонение (δ). Различия между пп оценивали с помощью пакета several-sample tests (ANOVA, Kruskal-Wallis), при значимом результате использовали критерий множественного сравнения (Tukey's test, $p \leq 0.05$). Достоверность различий параметров флуоресценции хлорофилла оценивали с помощью критерия Манна – Уитни (Statistica), $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Нерегулируемое поступление элементов-поллютантов с выбросами алюминиевого завода неизбежно ведет к увеличению концентрации загрязняющих веществ в атмосфере и других компонентах окружающей среды. В растениях поллютанты способны поступать через устьища,

Таблица 1. Коэффициенты концентраций элементов-поллютантов и индекс биогеохимической трансформации элементного состава хвои (*Zbt*) лиственницы сибирской при разных уровнях техногенного загрязнения эмиссиями БрАЗа

Уровень техногенного загрязнения древостоев	Коэффициенты концентраций элементов-поллютантов	<i>Zbt</i>
Слабый	$Cd_{2,2}-La_{2,2}-Li_{2,1}-Al_{1,8}-Co_{1,8}-F_{1,8}-Ni_{1,8}-Ba_{1,7}-Cr_{1,7}-S_{1,7}-Be_{1,6}-Pb_{1,6}-Sr_{1,6}-Ti_{1,6}-V_{1,6}-Y_{1,6}$	13.4 ± 3.6
Средний	$Li_{3,8}-Ni_{3,3}-Y_{3,2}-Al_{3,1}-F_{2,9}-Sr_{2,9}-La_{2,7}-V_{2,6}-Ce_{2,1}-Fe_{2,1}-Ti_{2,1}-Co_{2,1}-S_{2,0}-Ba_{1,9}-Pb_{1,9}-As_{1,8}-Cd_{1,7}-Cr_{1,7}-Be_{1,6}-Cu_{1,6}-Si_{1,5}$	28.6 ± 4.8
Сильный	$Al_{8,1}-F_{7,1}-Ni_{6,4}-Y_{5,2}-Cr_{4,9}-V_{4,9}-Li_{4,5}-Ti_{4,1}-Fe_{3,8}-Ce_{3,6}-La_{3,5}-Pb_{3,5}-Co_{3,1}-Be_{2,9}-S_{2,1}-Sr_{2,0}-As_{1,9}-Sc_{1,9}-Ba_{1,8}-Cd_{1,7}-Mo_{1,6}-Si_{1,6}-Cu_{1,6}$	59.8 ± 10.6
Критический	$F_{31,8}-Al_{22,8}-Ni_{16,4}-V_{11,8}-Li_{8,9}-Cr_{7,4}-Pb_{7,1}-Be_{5,6}-Co_{3,7}-As_{3,5}-Ba_{2,8}-Fe_{3,8}-S_{2,8}-Y_{2,8}-La_{2,5}-Ti_{2,3}-Sr_{2,2}-Cd_{2,0}-Mo_{1,9}-Si_{1,9}-Zn_{1,9}-Sc_{1,7}-Ce_{1,6}-Cu_{1,6}$	127.8 ± 13.4

путем диффузии через кутикулу, а также в доступной форме адсорбироваться корнями. Результаты проведенных нами исследований показали, что в хвое лиственницы, загрязняемой эмиссиями БрАЗа, значительно увеличивается количество фтора, серы, элементов, входящих в состав твердого аэрозоля (As, Ba, Be, Cd, Ce, Co, Cr, Cu, Fe, La, Mo, Ni, Pb, Si, Sr, V, Y, Zn), а также легких металлов (Li, Ti, Al, Sc), поступающих в атмосферу из шламохранилищ, в которых хранятся ядовитые отходы («красный шлам»), образующиеся при производстве алюминия.

На основе кластерного анализа данных о содержании элементов-поллютантов в хвое лиственницы обследованные пп были сгруппированы в пять кластеров, соответствующих разным уровням загрязнения древостоев, при этом пятый кластер сформировали пп, расположенные на фоновой территории (табл. 1). Наиболее высокие коэффициенты концентрации элементов-поллютантов в хвое и значения индекса биогеохимической трансформации элементного состава (*Zbt*) обнаружены при критическом уровне загрязнения. Деревья с такими параметрами выявлены на пп, расположенных в промышленной зоне завода. Древостои с сильным уровнем загрязнения обнаружены на пп, расположенных на расстоянии 1–5 км от завода.

Индекс *Zbt* на этих пп соответствует высокой и очень высокой степени трансформации элементного состава. Древостои со средним уровнем загрязнения обнаружены на расстоянии 6–20 км от завода, индекс *Zbt* соответствует средней степени трансформации элементного состава. Слабо загрязненные древостои обнаружены на расстоянии 21–50 км от завода, у них индекс *Zbt* соответствует минимальной степени трансформации элементного состава.

Фоновые древостои расположены на расстоянии более 50 км от завода; они характеризуются самыми низкими (фоновыми) концентрациями элементов-поллютантов в хвое.

Для оценки работы фотосинтетического аппарата деревьев в условиях загрязнения выбросами БрАЗа было определено содержание пигментов в хвое. При расчете их концентрации на массу хвои одного побега выявляется четкая направленность к уменьшению общего фонда зеленых и желтых пигментов в хвое деревьев по мере усиления техногенной нагрузки (рис. 1). При этом содержание хлорофилла *a* в хвое снижается максимально при критическом уровне загрязнения на 68 %, хлорофилла *b* – на 72 %, каротиноидов – на 67 % по сравнению с фоновыми значениями.

Одним из важнейших показателей состояния пигментного комплекса растений является также содержание хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) от общего фонда зеленых пигментов хвои (Тужилкина, 2021). Обнаружено, что наиболее низкое содержание хлорофилла в ССК характерно для деревьев критического и среднего уровня загрязнения (рис. 1).

Причем в первом случае это снижение связано с относительно равномерным уменьшением концентрации как хлорофилла *a*, так и хлорофилла *b* в хвое. При среднем же уровне загрязнения в хвое деревьев наблюдается более резкое уменьшение содержания хлорофилла *b*, что, как отмечают некоторые исследователи (Lichtenthaler, 1987; Янин, 2007; Маторин, Алексеев, 2013; Иванова, Суворова, 2014; Orehhov et al., 2015; Тужилкина, 2021), может быть связано с адаптивной перестройкой ультраструктуры хлоропластов в сторону «светового типа» (увеличение доли тилакоидов стромы) для повыше-

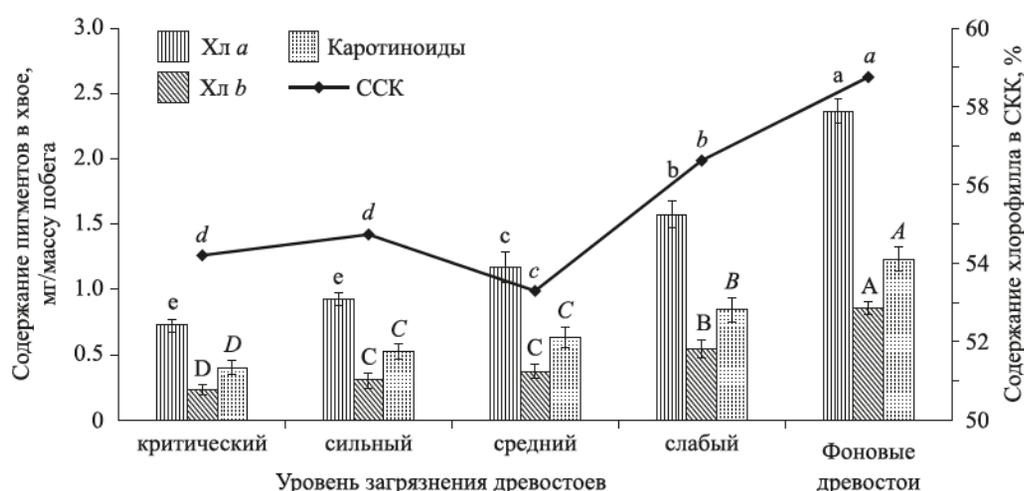


Рис. 1. Содержание пигментов в хвое лиственницы сибирской при разном уровне загрязнения эмиссиями БрАЗа.

Разные буквы в одном ряду представляют статистически значимые различия между зонами ($p < 0.05$, $n = 30$), где $a > b > c > d > e$.

ния эффективности светоусвоения и защищенности от фотоповреждений. Возможно, именно при среднем уровне загрязнения деревьев лиственницы начинают срабатывать эти защитные механизмы.

Наиболее высокие значения хлорофилла в ССК отмечаются на пп, расположенных на расстоянии свыше 20 км от завода, т. е. при слабом уровне загрязнения деревьев и на фоновых территориях, где фотосинтетический аппарат максимально проявляет функциональные возможности путем увеличения светособирающей функции фотосинтетического аппарата.

В целом полученные результаты свидетельствуют о наиболее значимых изменениях в пигментном фонде хвои лиственницы при критическом, сильном и среднем уровнях загрязнения, т. е. на расстоянии до 20 км от завода. На большем расстоянии изменения фотосинтетической способности деревьев менее выражены или отсутствуют.

Для оценки влияния выбросов БрАЗа на состояние фотосинтетического аппарата лиственницы сибирской проведен анализ морфометрических показателей побегов и хвои при разном уровне загрязнения деревьев (табл. 2).

Отмечено, что в большей степени с увеличением техногенной нагрузки изменяются такие параметры, как длина ауксибластов 2-го года жизни, масса хвои на них, а также длина хвои. Значения этих показателей снижаются по сравнению с фоновыми от 45 до 65 %.

Для характеристики функциональных особенностей ФСА лиственницы сибирской в условиях воздействия эмиссий алюминиевого производства провели анализ параметров флуоресценции хлорофилла (рис. 2).

На территории рассеивания эмиссий БрАЗа в хвое деревьев обнаружена тенденция к снижению соотношения F_v/F_m максимально на 7 %, скорости электрон-транспортного потока (ETR) – на 26 % и фоновой флуоресценции (F_0)

Таблица 2. Морфометрические показатели побегов лиственницы сибирской при разном уровне загрязнения

Параметры	Уровень загрязнения				Фоновые дровостои
	критический	сильный	средний	слабый	
Ауксибласт 2-го года жизни:					
число брахибластов на нем, шт.	13.60 ^c ± 3.42	14.80 ^c ± 3.18	14.70 ^c ± 2.16	17.43 ^b ± 5.64	19.73 ^a ± 3.82
сырая масса хвои на нем, г	0.71 ^d ± 0.10	1.09 ^c ± 0.41	0.94 ^c ± 0.12	1.44 ^b ± 0.36	1.58 ^a ± 0.44
длина, мм	9.50 ^c ± 17.8	115.20 ^b ± 18.6	100.60 ^b ± 18.0	95.89 ^b ± 13.82	150.89 ^a ± 1.51
сырая масса, г	0.47 ^b ± 0.02	0.42 ^b ± 0.01	0.29 ^c ± 0.01	0.47 ^b ± 0.01	0.75 ^a ± 0.02
Длина хвои, мм	18.86 ^c ± 3.08	23.52 ^c ± 3.42	32.63 ^b ± 5.08	34.44 ^b ± 5.04	35.56 ^a ± 4.12

Примечание. Разные буквы в одном ряду представляют статистически значимые различия между зонами ($p < 0.05$, $n = 30$), где $a > b > c > d$.

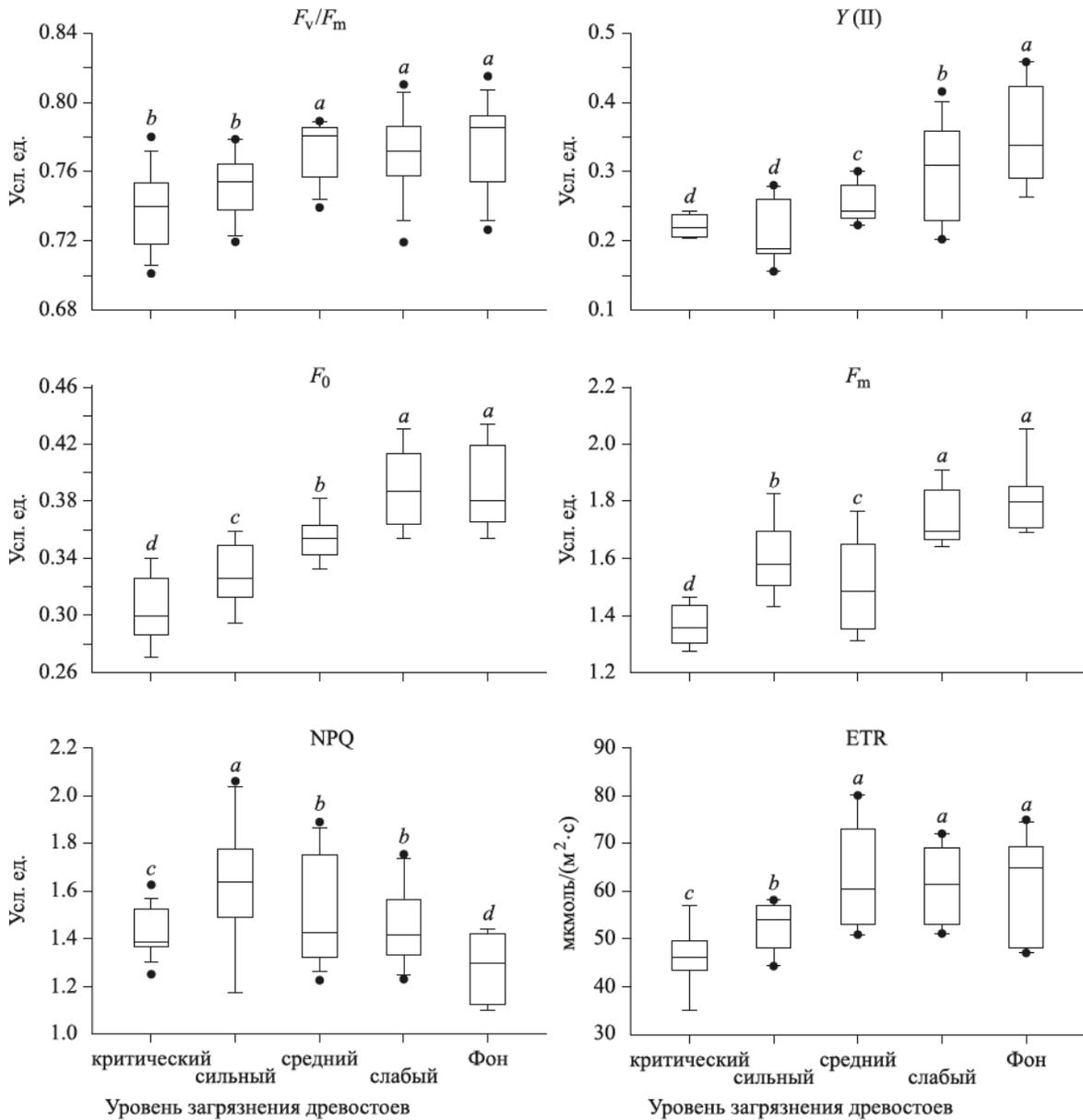


Рис. 2. Параметры флуоресценции хлорофилла хвои лиственницы сибирской при разном уровне загрязнения.

Разные буквы в одном ряду представляют статистически значимые различия между зонами ($p < 0.05$, $n = 30$), где $a > b > c > d$.

на 26–35 %, по сравнению с фоновыми показателями, равными 0.79 усл. ед., 61.26 $\mu\text{MOL}/(\text{M}^2 \cdot \text{C})$ и 0.39 усл. ед. соответственно.

При исследовании нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (NPQ) обнаружена статистически значимая тенденция к повышению этого показателя на техногенно загрязняемых пп на 25 %. Квантовый выход фотосистемы II ($Y(II)$) был существенно ниже на загрязненных пп (около 35 %) по сравнению с фоновыми пп. Полученные данные могут свидетельствовать об ухудшении светопоглощающих

свойств фотосинтетического аппарата лиственницы в условиях воздействия эмиссий БрАЗа.

Важным показателем состояния (угнетенного или оптимального) растительного организма является влагообеспеченность. Согласно общепринятому представлению, содержание свободной воды определяет интенсивность физиологических процессов, содержание связанной воды – устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды (Алексеев, 1984; Nazrati et al., 2016; Gameiro et al., 2016). Проведенные нами исследования не выявили существенных

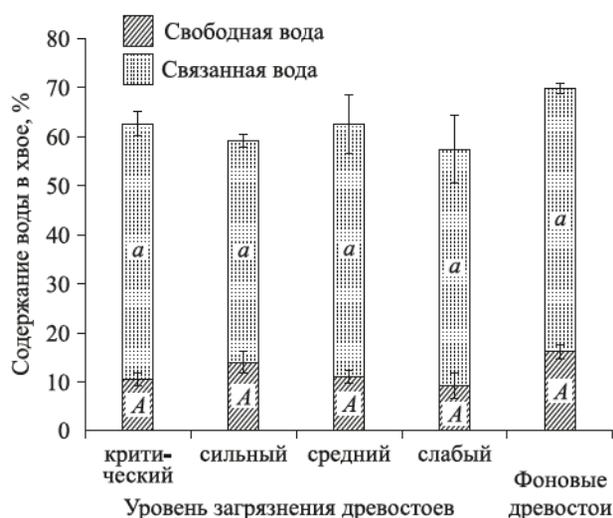


Рис. 3. Содержание воды в хвое лиственницы сибирской при разном уровне загрязнения.

Одинаковые буквы в одном ряду представляют статистически незначимые различия между зонами ($p < 0.05$, $n = 30$).

различий в параметрах оводненности хвои фоновых и загрязняемых деревьев (рис. 3).

Это может свидетельствовать о том, что ФСА лиственницы в середине вегетационного периода максимально использует ресурсы среды и места произрастания деревьев не влияют на показатели влагообеспеченности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований получены данные об изменении структурно-функциональной организации фотосинтетического аппарата хвои лиственницы сибирской на территориях, загрязняемых высокотоксичными эмиссиями Братского алюминиевого завода. Воздействие загрязнения рассматривалось в динамике, при его нарастании от слабого до среднего, сильного и критического уровня. Установлено, что в условиях техногенного загрязнения выбросами алюминиевого завода в хвое лиственницы происходят существенные нарушения в работе фотосинтетического аппарата, о чем свидетельствует снижение содержания хлорофиллов a , b и каротиноидов, уменьшение показателя фотохимической активности фотосистемы II (F_v/F_m), скорости электронтранспортного потока (ETR), а также квантовый выход фотосистемы II ($Y(II)$) и увеличение фоновой флуоресценции хлорофилла F_0 и нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (NPQ) по сравнению с фоновыми значениями. Наиболее сильные изменения наблюдаются в хвое деревьев при кри-

тическом уровне загрязнения, когда содержание элементов-поллютантов в хвое достигает максимальных значений.

Исследования выполнены в рамках государственных заданий: 0277-2022-0003 № 122041100058-2 (СИФИБР СО РАН), FWSS-2022-0002 № 122041100045-2 (СИФИБР СО РАН), и FWSM-2021-0001 № 121030900138-8 (ИОЭБ СО РАН), а также частично при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Иркутской области в рамках научного проекта № 20-44-380009.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А. М. Водный режим растения и влияние на него засухи. Казань: Татиздат, 1984. 180 с.
- Гаматей Ю. В. Флоэма листа: развитие структуры и функции в связи с эволюцией цветковых растений. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1990. 144 с.
- Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Иркутской области в 2020 г.». Иркутск: Мегапринт, 2021. 330 с.
- Гусев Н. А. Некоторые методы исследования водного режима растений. Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 61 с.
- Загирова С. Структура хвои и фотосинтез лиственницы на Крайнем Севере // Вестн. Ин-та биол. Коми науч. центра УрО РАН. 2007. № 5. С. 7–9.
- Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. М.: Наука. 1990. 296 с.
- Иванова М. В., Суворова Г. Г. Структура и функция фотосинтетического аппарата хвойных в условиях юга Восточной Сибири. Иркутск: Ин-т геогр. им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2014. 79 с.
- Касимов Н. С., Битюкова В. Р., Кислов А. В., Кошелева Н. Е., Никифорова Е. М., Малхазова С. М., Шартова Н. В. Проблемы экогеохимии крупных городов // Охрана и разведка недр. 2012. № 7. С. 8–13.
- Клячко-Гурвич Г. Л., Пронина Н. А., Ладыгин В. Г., Цоглин Л. Н., Семенов В. Е. Разобшенное функционирование отдельных фотосистем. I. Особенности и роль десатурации жирных кислот // Физиол. раст. 2000. Т. 47. № 5. С. 688–698.
- Корзунин М. Д., Выгодская Н. Н., Милокова И. М., Татарин Ф. А., Цельникер Ю. Л. Применение объединенной модели фотосинтеза и устьичной проводимости к анализу ассимиляции углерода елью и лиственницей в лесах России // Физиол. раст. 2004. Т. 51. № 3. С. 341–354.
- Маторин Д. Н., Алексеев А. А. Флуоресценция хлорофилла для биондикации растений. М.: ПКЦАльтекс, 2013. 364 с.
- Михайлова Т. А., Бережная Н. С., Игнатьева О. В. Элементный состав хвои и морфофизиологические параметры сосны обыкновенной в условиях техногенного загрязнения. Иркутск: Ин-т геогр. им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2006. 134 с.
- Михайлова Т. А., Калугина О. В., Шергина О. В. Мониторинг техногенного загрязнения и состояния сосновых

- лесов на примере Иркутской области // Лесоведение. 2020. № 3. С. 265–273.
- Суворова Г. Г. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2009. 195 с.
- Суворова Г. Г., Щербатюк А. С., Янькова Л. С., Копытова Л. Д. Максимальная интенсивность фотосинтеза ели сибирской и лиственницы сибирской в Прибайкалье // Лесоведение. 2003. № 6. С. 58–65.
- Тужилкина В. В. Фотосинтетические пигменты хвои ели сибирской в среднетаежных лесах Европейского Северо-Востока России // Сиб. лесн. журн. 2017. № 1. С. 65–73.
- Тужилкина В. В. Влияние аэротехногенного загрязнения целлюлозно-бумажного производства на пигментный комплекс сосны обыкновенной // Теор. и прикл. экол. 2021. № 1. С. 90–96.
- Шереметьев С. Н. Травы на градиенте влажности почвы. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. 271 с.
- Янин Е. П. Скандий в окружающей среде (распространенность, техногенные источники, вторичные ресурсы) // Пробл. окр. среды и природ. рес. 2007. № 8. С. 70–90.
- Gameiro C., Utkin A. B., Cartaxana P., Silva J. M. da, Matos A. R. The use of laser induced chlorophyll fluorescence (LIF) as a fast and non-destructive method to investigate water deficit in *Arabidopsis* // Agr. Water Manag. 2016. V. 164. Part 1. P. 127–136.
- Hazrati S., Tahmasebi-Sarvestani Z., Modarres-Sanavy S. A. M., Mokhtassi-Bidgoli A., Nicola S. Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of *Aloe vera* L. // Plant Physiol. Biochem. 2016. V. 106. P. 141–148.
- Kalugina O. V., Mikhailova T. A., Afanasyeva L. V., Gurina V. V., Ivanova M. V. Changes in the fatty acid composition of pine needle lipids under the aluminum smelter emissions // Ecotoxicology. 2021. V. 29. N. 4. P. 1287–1289.
- Klyachko-Gurvich G. L., Pronina N. A., Ladygin V. G., Tsoglin L. N., Semenenko V. E. Uncoupled functioning of separate photosystems: 1. Characteristics of fatty acid desaturation and its role // Rus. J. Plant Physiol. 2000. V. 47. N. 5. P. 603–612 (Original Rus. Text © 2000 G. L. Klyachko-Gurvich, N. A. Pronina, V. G. Ladygin, L. N. Tsoglin, V. E. Semenenko, publ. in Fiziologiya Rasteniy. 2000. V. 47. N. 5. P. 688–698).
- Korzukhin M. D., Vygodskaya N. N., Milyukova I. M., Tatarinov F. A., Tsel'niker Yu. L. Application of a coupled photosynthesis-stomatal conductance model to analysis of carbon assimilation by spruce and larch trees in the forests of Russia // Rus. J. Plant Physiol. 2004. V. 51. N. 3. P. 302–315 (Original Rus. Text © 2004 M. D. Korzukhin, N. N. Vygodskaya, I. M. Milyukova, F. A. Tatarinov, Yu. L. Tsel'niker, publ. in Fiziologiya Rasteniy. 2004. V. 51. N. 3. P. 341–354).
- Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. V. 148. P. 350–382.
- Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests UNECE. ICP Forests Programme Coordinating Centre, 2010. <http://www.icp-forests.org/Manual.htm/>
- Orekhov D. I., Yakovleva O. V., Goryachev S. N., Protopyov F. F., Alekseev A. A. The use of parameters of chlorophyll a fluorescence induction to evaluate the state of plants under anthropogenic load // Biophysics. 2015. V. 60. Iss. 2. P. 263–268.
- Vernon L. P. Spectrophotometric determination of chlorophylls and pheophytins in plant extracts // Anal. Chem. 1960. V. 32. Iss. 9. P. 1144–1150.
- Wintermans I. F., De Mots A. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls *a* and *b* and their pheophytins in ethanol // Biochem. Biophys. Acta. 1965. V. 109. P. 448–453.

EFFECT OF EMISSIONS FROM ALUMINUM PRODUCTION ON PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF SIBERIAN LARCH

M. V. Oskorbina¹, O. V. Kalugina¹, L. V. Afanas'eva²

¹ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Lermontov str., 132, Irkutsk, 664033 Russian Federation

² Institute of General and Experimental Biology, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Sakhyanova str., 6, Ulan-Ude, Republic of Buryatia, 670047 Russian Federation

E-mail: omaria-84@yandex.ru, olignat32@inbox.ru, afanl@mail.ru

The article presents data on the effect of emissions from the Bratsk Aluminum Plant (BrAZ) on the photosynthetic apparatus of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.). On the basis of data on the content of elements-pollutants (fluorine, sulphur, heavy, light metals and metalloids) in needle trees using cluster analysis the trees of critical, strong, moderate, low level of contamination, as well as background stands were identified in the surveyed area. It has been established that in the needles of trees with an increase in the level of pollution, the content of pigments decreases: chlorophyll a – by 68 %, chlorophyll b – by 72 %, carotenoids – by 67 % compared to the background level. The morphometric parameters of the assimilation organs of polluted trees (the length of auxiblasts of the second year of life, the mass of needles on them, and the length of needles) are reduced by 45–65 % compared to the background values; their minimum values are found at a critical level of pollution (on the territory of the BrAZ industrial zone). The presence of functional disorders of the photosynthetic apparatus of needles in conditions of pollution by emissions from an aluminum plant is evidenced by a change in the parameters of chlorophyll fluorescence: a decrease in the photochemical activity of photosystem II (Fv/Fm) by 7 %, the electron transport flow rate (ETR) – by 26 %, the quantum yield of photosystem II (Y(II)) – by 35 %, as well as an increase in background fluorescence of chlorophyll F0 by 26–35 % and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence (NPQ) by 27 % compared to background values. The maximum negative impact of emissions on the photochemical processes of larch needles was recorded at the critical level of trees pollution.

Keywords: *Larix sibirica* Ledeb., chlorophyll fluorescence, morphometric parameters of needles, aerotechnogenic pollution.

How to cite: Oskorbina M. V., Kalugina O. V., Afanas'eva L. V. Effect of emissions from aluminum production on photosynthetic apparatus of Siberian larch // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 31–39 (in Russian with English abstract and references).

УДК 630*52:630*174.754

СОПРЯЖЕННОСТЬ КЛИМАТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В ШИРОТНОМ ГРАДИЕНТЕ ПРИ МОДЕЛИРОВАНИИ ФИТОМАССЫ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ ЕВРАЗИИ

И. С. Цепордей¹, В. А. Усольцев^{1, 2}, Д. В. Норичин³

¹ Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

² Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37

³ Центр компетенций аналитики ПАО «Сбербанк»
620026, Екатеринбург, ул. Гоголя, 44

E-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru, Usoltsev50@mail.ru, norritsin@mail.ru

Поступила в редакцию 29.06.2023 г.

Углероддепонирующая способность лесного покрова в контексте стабилизации климата определяется продуктивностью его фитомассы, формирующейся под влиянием климата. Первые попытки построения картосхем продуктивности лесов по запасу и приросту стволовой древесины основывались на интегральных климатических индексах без применения статистических методов. По мере накопления фактических данных о фитомассе насаждений устанавливались их парные связи с температурой, осадками и эвапотранспирацией, обычно статистически слабые либо не значимые. С выходом многофакторного моделирования фитомассы на евразийский уровень объясняющая способность как таксационных, так и климатических переменных стала статистически значимой. Однако устойчивость таких моделей не оценивалась, и мультиколлинеарность определяющих переменных не проверялась. В нашем исследовании на основе авторской базы данных по фитомассе деревьев лесообразующих видов Евразии и базы климатических данных WorldClim выполнен сопряженный анализ месячных и среднегодовых осадков за период с 1970 по 2000 г., выявлена связь надземной фитомассы деревьев с их размерами, осадками и температурой, а также оценена мультиколлинеарность независимых переменных в моделях фитомассы лесообразующих видов. Установлено, что в ареале основных лесообразующих видов, произрастающих на территории Северной Евразии от субарктического до южного умеренного поясов, при разработке моделей фитомассы, чувствительных к изменению климата, мультиколлинеарности определяющих факторов, в том числе температур и осадков, не наблюдается. Но южнее 37-й параллели, в субтропическом, субэкваториальном и экваториальном поясах Евразии, при моделировании фитомассы деревьев имеет место мультиколлинеарность температур и осадков.

Ключевые слова: фитомасса деревьев, температура и осадки, лесообразующие виды, базы данных, мультиколлинеарность факторов, коэффициент инфляции дисперсии.

DOI: 10.15372/SJFS20240105

ВВЕДЕНИЕ

Углероддепонирующая способность лесного покрова в контексте стабилизации климата определяется продуктивностью его фитомассы, формирующейся, в свою очередь, под влиянием климата. Первые оценки продуктивности растительного покрова на глобальном уровне свя-

зывались с интегральным климатическим индексом, включающим сочетание температур и осадков в разных модификациях (Weck, 1955; Paterson, 1956; Pardé, 1961; Рябчиков, 1968). Согласно периодическому закону географической зональности (Григорьев, Будыко, 1956), продуктивность растительного покрова определяется двухфакторной зависимостью от радиацион-

ного баланса и индекса сухости, модифицированные варианты которой были представлены В. Л. Черепниным (1968) в виде глобальной схемы распределения типов растительности в координатах солнечной радиации и влажности и Д. И. Назимовой (1995) в виде схемы ординации растительного покрова Северной Евразии в осях теплообеспеченности и континентальности климата. Все растительные «зоны жизни» L. R. Holdridge (1947) представил в виде трехходовой треугольной схемы, включающей температуру, осадки и эвапотранспирацию. Схема учитывала количество доступной растениям влаги, которое по климатическим поясам различалось незначительно. Н. И. Базилевич с соавт. (1968) на основе фактических данных о чистой первичной продукции насаждений путем их территориальной экстраполяции составили глобальную карту-схему и, состыковав ее с показателями радиационного баланса и индекса сухости, получили двухфакторные зависимости продуктивности насаждений от названных показателей. Упомянутые выше зависимости обычно выводились без применения статистических методов. По мере накопления фактических данных о фитомассе насаждений исследователи пытались связать их как с температурой, так и с осадками, однако установленные парные связи были либо слабыми, либо статистически незначимыми (Luysaert et al., 2007; Reich et al., 2014; Lie et al., 2018; Miesner et al., 2022).

В силу многофакторной природы формирования фитомассы насаждений предпочтение при описании ее изменчивости отдается множественным регрессионным моделям (Усольцев, 1985). Одним из условий корректности многофакторных моделей является наличие ортогональности определяющих факторов, однако в чистом виде его соблюдения невозможно, поскольку природа ортогональность игнорирует, и в ней все факторы взаимосвязаны, т. е. имеет место их мультиколлинеарность (Wilschut et al., 2022). Еще В. Р. Волобуевым (1947) были показаны сопряженность растительных ареалов в координатах температур и осадков и нелинейная взаимосвязь последних. На территории Китая нелинейная связь среднегодовых осадков со среднегодовой температурой характеризуется коэффициентом детерминации 0.73 (Zeng et al., 2021). В множественной регрессии мерой мультиколлинеарности между определяющими (независимыми) переменными служит коэффициент инфляции дисперсии (Variance Inflation Factor, VIF). Для переменной регрессионной

модели он равен отношению общей дисперсии модели к дисперсии модели, которая включает только эту единственную независимую переменную. При полной ортогональности факторов $VIF = 0$. Но поскольку в наших моделях мы оперируем с природными факторами, коррелирующими по определению, то решение об отсутствии ортогональности определяющих факторов принимается не при $VIF = 0$, а при $VIF < 1$. При $1 < VIF < 5$ корреляцию факторов считают умеренной и допустимой, а при $5 < VIF < 10$ и $VIF > 10$ – сильной и высокой, что в многофакторных моделях с точки зрения их корректности и устойчивости недопустимо (Репина и др., 2019). Однако мультиколлинеарность температур и осадков не была учтена при их совместном анализе с таксационными показателями деревьев и древостоев в так называемых моделях фитомассы, чувствительных к изменению климата (Keith et al., 2009; Stegen et al., 2011; Forrester et al., 2017; Fu et al., 2017a, b; Zeng et al., 2017; Zeller et al., 2018; Marcolla et al., 2020; He et al., 2021; Цепордей, Усольцев, 2022; Цепордей, 2023).

Изучение влияния территориально распределенного количества осадков на фитомассу деревьев и древостоев способствует пониманию механизмов адаптации лесных экосистем и их реагирования на изменение климата (Fan et al., 2009). В природных условиях Китая от бореальных лесов до субтропиков в диапазоне годичных осадков от 200 до 2100 мм для обезличенных по видовому составу древостоев установлена слабая положительная связь фракций фитомассы с осадками, характеризуемая коэффициентами детерминации от 0.14 до 0.18 (Lie et al., 2018). На Американском континенте в диапазоне годичных осадков от 500 до 3600 мм установлена положительная связь надземной фитомассы обезличенных по видовому составу древостоев с осадками, характеризуемая еще более низким коэффициентом детерминации 0.03 (Stegen et al., 2011). Но для отдельных видов названная положительная связь может быть более значимой. Например, в горах Большого Хингана в Китае она характеризуется для лиственницы (*Larix Mill.*) и березы (*Betula L.*) коэффициентами детерминации соответственно 0.86 и 0.79 (Khan et al., 2019). Очевидно, что в моделях фитомассы необходимо учитывать влияние не только осадков, но и температур, поскольку те и другие являются важными климатическими факторами, определяющим рост фитомассы. Однако при включении их в модель в качестве определяю-

ших переменных необходима проверка на мультиколлинеарность (Wilschut et al., 2022).

Цель настоящего исследования – выполнить сопряженный анализ месячных и среднегодовых осадков, выявить связь надземной фитомассы деревьев с их размерами, осадками и температурой, а также оценить мультиколлинеарность независимых переменных в широтном градиенте в моделях фитомассы лесообразующих видов Евразии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для выполнения поставленной цели мы использовали базу климатических данных WorldClim версии 2.1 за 1970–2000 годы (2021) и авторскую базу данных о фитомассе деревьев лесообразующих видов Евразии (Усольцев, 2023). По координатам 15 тыс. пробных площадей, распределенных на территории от Великобритании и Крайнего Севера Сибири до Малайзии и Филиппин, построена гистограмма распределения исходных данных в широтном градиенте, согласно которой наибольшее число наблюдений приходится на бореальные леса между 47-й и 58-й параллелями (рис. 1).

Согласно широтному профилю (рис. 1), по материалам базы WorldClim (2021) установлены средние осадки каждого месяца, а также среднегодовые осадки и температура за 30-летний период. При сравнении широтной динамики среднегодовых и месячных осадков с целью их приведения к сопоставимому уровню среднегодовые осадки разделены на число месяцев и обозначены как «приведенные осадки». В работе использован язык программирования Python

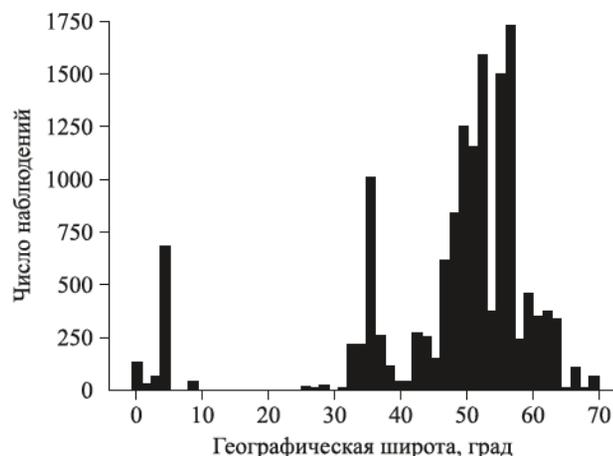


Рис. 1. Гистограмма распределения исходных данных фитомассы деревьев в широтном градиенте от экватора до циркумполярного пояса.

в среде Jupyter Notebook с применением библиотек Statsmodels, Pandas, Numpy и др. Для расчета коэффициента инфляции дисперсии применен функционал библиотеки Statsmodels (2023).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выполнен корреляционный анализ среднегодовых и месячных территориально распределенных осадков, в результате которого построена корреляционная матрица приведенных и месячных осадков (рис. 2).

Если в предыдущем исследовании (Цепордей и др., 2023) связь температуры января и других месяцев снижалась по мере увеличения календарного диапазона между месяцами, то в данном случае связь приведенных осадков с осадками других месяцев изменяется неоднозначно: с января по апрель она возрастает с 0.78 до 0.97, затем с июня по октябрь увеличивается с 0.85 до 0.94 и с октября по декабрь снижается с 0.94 до 0.76. Для наглядности изменчивости названных корреляций они вынесены на отдельные графики (рис. 3).

По ним видно, что среднегодовые осадки наиболее тесно коррелируют с осадками марта, апреля, мая и октября.

На рис. 4 показано изменение приведенных среднегодовых и месячных осадков в широтном градиенте.

Наибольшие отклонения месячных осадков от среднегодовых приведенных наблюдается в диапазоне между 20-й и 35-й параллелями на территории Китая, причем наибольшие положительные отклонения приходятся на июнь – август, а наибольшие отрицательные отклонения – на декабрь – февраль.

Далее проанализируем мультиколлинеарность температур и осадков по восьми градациям географической широты:

Градация географической широты, град.	Коэффициент инфляции дисперсии (VIF)
62–75	3.5
58–65	3.3
44–51	3.4
37–44	1.9
23–30	7.8
2–9	117

Оказалось, что в широтном градиенте от 72-й параллели на севере до 30-й параллели на юге показатель мультиколлинеарности VIF на-

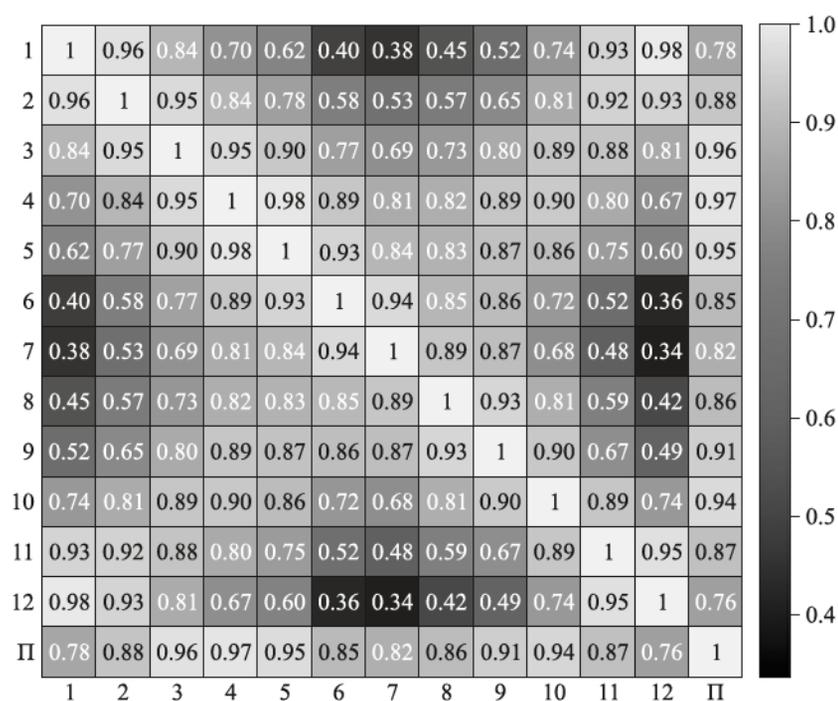


Рис. 2. Корреляционная матрица среднемесячных и приведенных годовых осадков на территории Евразии.

Цифрами обозначены порядковые номера месяцев с января по декабрь; П – приведенный показатель среднегодовых осадков.

ходится в пределах 1.5–3.5, что ниже значения VIF, равного 5, допускаемого при умеренной корреляции признаков (Репина и др., 2019). Лишь в субэкваториальном поясе Китая (23–30°) и тропическом экваториальном поясе (2–9°) имеет место выраженная мультиколлинеарность температур и осадков, соответственно 7.8 (VIF < 10) и 118.9 (VIF > 10). Наша база данных о фитомассе деревьев основных лесобразующих видов Евразии (сосна (*Pinus L.*), ель (*Picea A. Dietr.*), пихта (*Abies Mill.*), лиственница, береза, осина (*Populus tremula L.*)) охватывает диапазон от субарктического до субтропического поясов (Алисов, Полтараус, 1974), следовательно, все опубликованные ранее модели фитомассы в территориально распределенных градиентах температур и осадков Евразии (Цепордей, 2023) можно характеризовать допускаемым умеренным (VIF < 5) уровнем корреляции температур и осадков (поскольку, как уже упоминалось, полной ортогональности, или полного отсутствия мультиколлинеарности при моделировании природных объектов достичь практически невозможно).

По аналогии с вышеприведенными результатами связей фитомассы с осадками для территорий Китая и Америки, мы проанализировали связь надземной фитомассы деревьев, обезли-

ченных по видовому составу, со среднегодовыми осадками. Поскольку связь фитомассы с анализируемыми переменными нелинейна, мы линеаризуем приведенные здесь модели путем логарифмирования с коррекцией свободного члена на логарифмическое преобразование (Baskerville, 1972). Получена модель

$$\ln Pa = 15.339 - 1.3902 \ln PR; \quad \text{adj} R^2 = 0.106, \text{ SE} = 2.6, \quad (1)$$

где Pa – надземная фитомасса дерева в абсолютно сухом состоянии, кг; PR – годовая сумма осадков, мм. Оказалось, что, в отличие от ранее опубликованных результатов, в нашем случае связь надземной фитомассы с осадками не положительная, а отрицательная, хотя она характеризуется низким коэффициентом корреляции (0.106), влияние осадков на фитомассу значимо на уровне вероятности p_{001} ($t = 40.8 > t_{999} = 3.29$).

Как упоминалось выше, на изменчивость фитомассы влияют не только осадки, но и коррелирующая с ними температура. Кроме того, известно, что таксационные показатели дерева объясняют довольно высокую долю изменчивости фитомассы (Цепордей, 2023), поэтому модель (1) нами дополнена среднегодовой температурой, а также показателями диаметра ствола

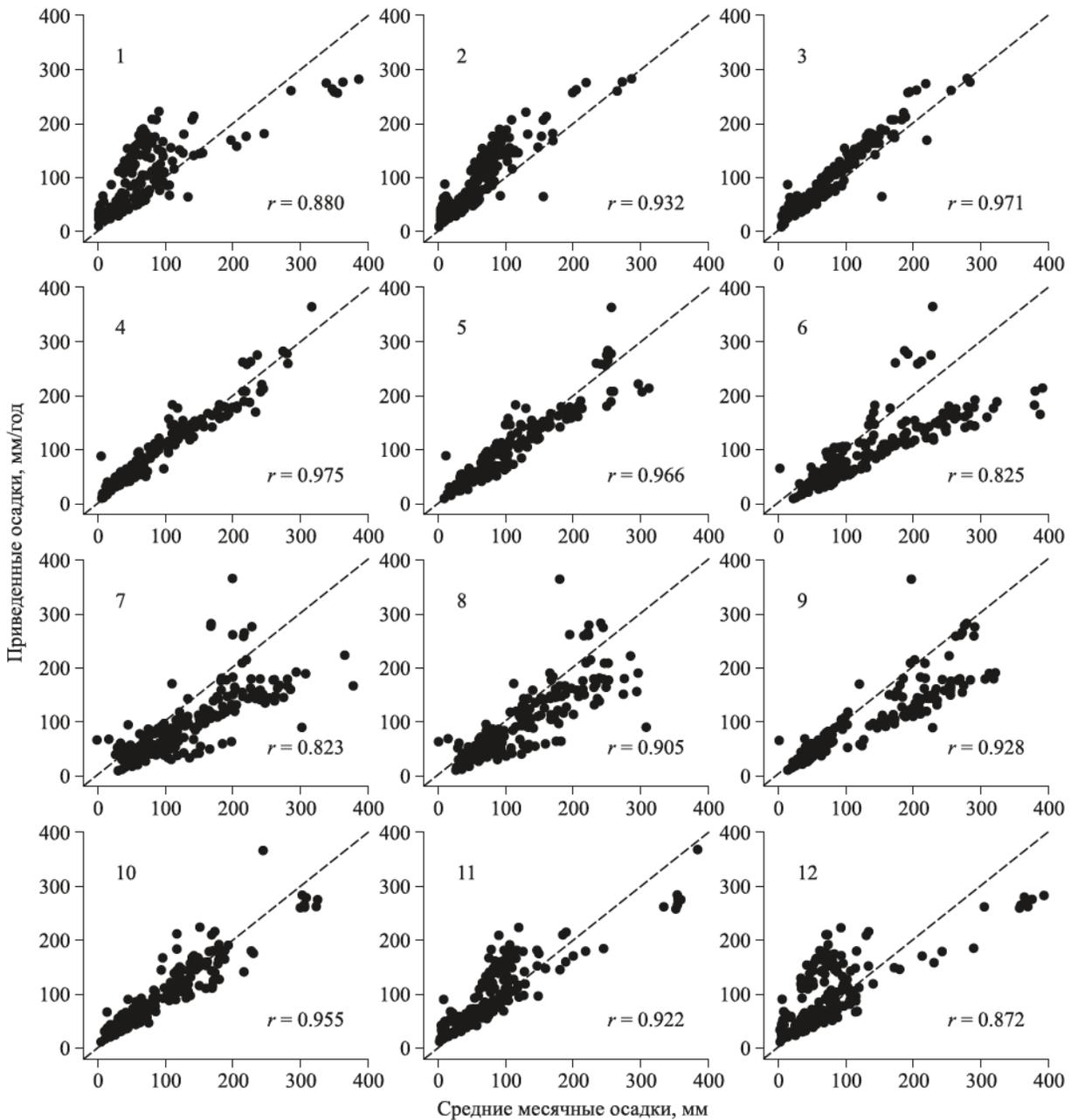


Рис. 3. Корреляции приведенных и месячных осадков, средних за 30 лет.

Цифрами обозначены порядковые номера месяцев с января по декабрь.

и высоты дерева в качестве определяющих переменных, и получена модель (2)

$$\begin{aligned} \ln Pa = & -2.3447 + 1.9206 \ln D + \\ & + 0.6487 \ln H - 0.0339 \ln (PR) + 0.0179 \ln T; \\ \text{adj}R^2 = & 0.963, SE = 0.51, \end{aligned} \quad (2)$$

где D – диаметр ствола на высоте груди, см; H – высота дерева, м; T – среднегодовая температура, °C. Значимость переменных $\ln D$, $\ln H$, $\ln (PR)$ и $\ln T$ по Стьюденту в модели (2) составила соответственно 149.1, 44.7; 3.1 и 2.5,

что во всех случаях выше $t_{98} = 2.33$. Судя по значениям критерия Стьюдента, основная доля объясненной изменчивости приходится на диаметр ствола. О равномерности распределения остатков модели (2) и отсутствии их корреляции можно судить по рис. 5.

Для анализа мультиколлинеарности переменных модели (2) мы взяли диапазон широт от 72 до 30°, или от субарктического пояса на севере до субтропического на юге, которым ограничиваются ареалы основных лесообразующих видов Евразии.

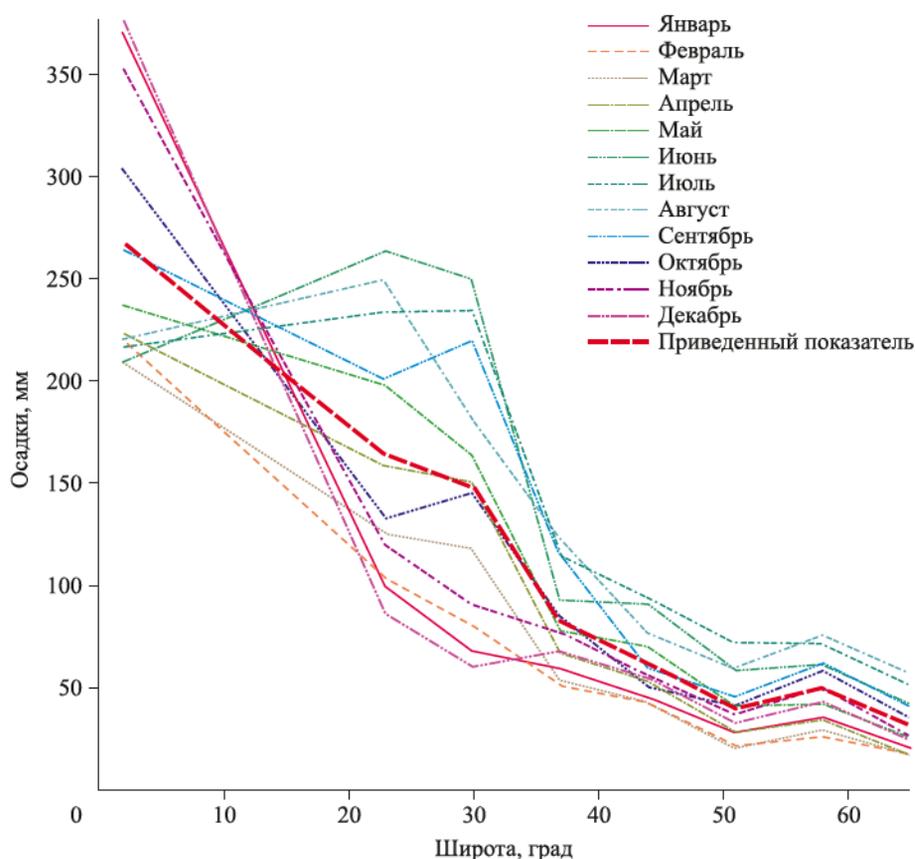


Рис. 4. Изменение месячных и приведенных среднегодовых осадков в широтном градиенте.

Установлено, что наиболее коррелированы переменные D и H , для которых VIF составил соответственно 12.8 и 14.2 ($VIF > 10$) (табл. 1).

Совместное включение их в множественную регрессионную модель непродуктивно, поскольку однозначно установить их влияние на объясняемую переменную невозможно, и одна из них должна быть исключена из анализа (Репина и др., 2019). Исключив переменную D (шаг 2), получаем значения VIF для H , PR и T соответственно 2.0, 4.8 и 4.0, что соответствует допу-

стиму (умеренному) уровню мультиколлинеарности ($1 < VIF < 5$), исключив переменную H (шаг 3) – 1.8, 4.7 и 4.0, что также соответствует допустимому уровню мультиколлинеарности ($1 < VIF < 5$). Из двух последних вариантов выбираем последний с минимальными значениями VIF.

Далее по аналогии с данными табл. 1 рассмотрим изменение коэффициента VIF для модели (2) вдоль широтного градиента, разбив его на шесть градаций в диапазоне от 72 до 30° с. ш. (табл. 2).

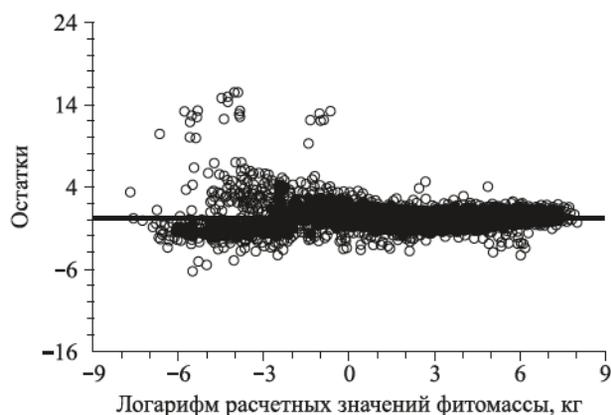


Рис. 5. Распределение остатков модели (2).

Таблица 1. Коэффициент инфляции дисперсии (VIF) определяющих переменных модели (2) в широтном градиенте Евразии от 72 до 30°

Определяющие переменные модели (2)			
D	H	PR	T
Шаг 1			
12.8	14.2	4.8	4.0
Шаг 2			
–	2.0	4.8	4.0
Шаг 3			
1.8	–	4.7	4.0

Таблица 2. Коэффициент инфляции дисперсии определяющих переменных модели (2) по шести градам широтного градиента Евразии в диапазоне 72 – 30° с. ш.

Определяющие переменные	Градации географической широты, град.					
	65–72	58–65	51–58	44–51	37–44	30–37
Шаг 1						
Диаметр ствола	12.7	10.4	16.2	14.8	10.9	12.5
Высота дерева	25.6	13.2	23.1	21.5	12.7	19.3
Осадки	9.3	4.3	5.7	4.0	6.1	27.0
Температура	2.4	1.3	3.3	4.1	4.6	25.8
Шаг 2						
Диаметр ствола	–	–	–	–	–	–
Высота дерева	7.2	3.9	4.0	4.4	3.0	3.2
Осадки	8.7	4.3	5.6	4.0	6.1	26.8
Температура	2.4	1.2	3.1	4.1	4.6	25.7
Шаг 3						
Диаметр ствола	3.6	3.0	2.8	3.0	2.6	2.1
Высота дерева	–	–	–	–	–	–
Осадки	5.3	3.5	4.9	3.6	5.7	26.2
Температура	2.4	1.3	3.1	3.7	4.6	25.6

Согласно данным табл. 2, диаметр ствола в качестве независимой переменной в модели фитомассы показывает минимальное значение коэффициента инфляции дисперсии во всех климатических поясах. Среднегодовые осадки и температуры также характеризуются умеренным уровнем мультиколлинеарности, но только в диапазоне действия модели от 72-й до 37-й параллели, что соответствует территории Северной Евразии от субарктического до южного умеренного пояса. В субтропическом и более южных климатических поясах имеет место выраженная мультиколлинеарность температур и осадков. В некоторых широтах несколько повышенный коэффициент инфляции дисперсии (5.3–5.7) наблюдается также для переменной осадков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на основе авторской базы данных о фитомассе деревьев лесообразующих видов Евразии и базы климатических данных WorldClim (2021) выполнен сопряженный анализ месячных и среднегодовых осадков, построена модель связи надземной фитомассы деревьев с их размером, осадками и температурой, а также оценена мультиколлинеарность независимых переменных. Установлено, что в ареале основных лесообразующих видов, произрастающих на территории Северной Евразии от субаркти-

ческого до южного умеренного поясов, при разработке моделей фитомассы, чувствительных к изменению климата, мультиколлинеарности определяющих факторов, в том числе, температур и осадков, не наблюдается. Но южнее 37-й параллели в субтропическом, субэкваториальном и экваториальном поясах Евразии при моделировании фитомассы деревьев имеет место мультиколлинеарность температур и осадков.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алисов Б. П., Полтараус Б. В. Климатология. М.: Изд-во МГУ, 1974. 300 с.
- Базилевич Н. И., Дроздов А. В., Родин Л. Е. Продуктивность растительного покрова Земли, общие закономерности размещения и связь с факторами климата // Журн. общ. биол. 1968. Т. 29. № 3. С. 261–271.
- Волобуев В. Р. О фитоклиматических закономерностях в распределении растительности на территории СССР // Бот. журн. СССР. 1947. № 5. С. 200–205.
- Григорьев А. А., Бudyко М. И. О периодическом законе географической зональности // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 1. С. 129–132.
- Назимова Д. И. Климатическая ординация лесных экосистем как основа их классификации // Лесоведение. 1995. № 4. С. 63–73.
- Ретина Е. Г., Цыпин А. П., Зайчикова Н. А., Ширнаева С. Ю. Эконометрика в табличном редакторе MS Excel: практикум. Самара: Самар. гос. экон. ун-т, 2019. https://rusneb.ru/catalog/000199_000009_010271621

- Рябчиков А. М. Гидротермические условия и продуктивность фитомассы в основных ландшафтных зонах // Вестн. МГУ. Сер. V. Геогр. 1968. № 5. С. 41–48.
- Усольцев В. А. Принципы полифакториальной оценки биопродуктивности древостоев. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1985. 48 с.
- Усольцев В. А. Фитомасса модельных деревьев для дистанционной и наземной таксации лесов Евразии. Эл. база данных. 3-е доп. изд. Екатеринбург: Бот. сад УрО РАН; Урал. гос. лесотех. ун-т, 2023. 1 эл. опт. диск (CD-R).
- Черепнин В. Л. Зависимость продуктивности растительности от климатических факторов // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 7. С. 881–890.
- Цепордей И. С. Биологическая продуктивность лесообразующих видов в климатическом контексте Евразии. Екатеринбург: Изд-во УМЦ УПИ, 2023. 467 с.
- Цепордей И. С., Усольцев В. А. Всеобщий характер действия закона Либиха – Шелфорда на биологическую продуктивность лесообразующих видов в климатических градиентах Евразии // Вестн. Поволжск. гос. технол. ун-та. Сер. «Лес. Экология. Природопользование». 2022. № 4 (56). С. 5–17.
- Цепордей И. С., Усольцев В. А., Норцин Д. В. Обоснование использования зимней температуры при прогнозировании климатически обусловленных изменений биомассы лесов Евразии // Хвойные бореал. зоны. 2023. Т. 41. № 3. С. 243–247.
- Baskerville G. L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Can. J. For. Res. 1972. V. 2. N. 1. P. 49–53.
- Fan J. W., Wang K., Harris W., Zhong H. P., Hu Z. M., Han B., Zhang W. Y., Wang J. B. Allocation of vegetation biomass across a climate-related gradient in the grasslands of Inner Mongolia // J. Arid Environ. 2009. V. 73. Iss. 4–5. P. 521–528.
- Forrester D. I., Tachauer I. H. H., Annighofer P., Barbeito I., Pretzsch H., Ruiz-Peinado R., Stark H., Vacchiano G., Zlatanov T., Chakraborty T., Saha S., Sileshi G. W. Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate // For. Ecol. Manag. 2017. V. 396. P. 160–175.
- Fu L., Lei X., Hu Z., Zeng W., Tang Sh., Marshall P., Cao L., Song X., Li Y., Liang J. Integrating regional climate change into allometric equations for estimating tree aboveground biomass of Masson pine in China // Ann. For. Sci. 2017a. V. 74. N. 42. P. 1–15.
- Fu L., Sun W., Wang G. A. Climate-sensitive aboveground biomass model for three larch species in northeastern and northern China // Trees. 2017b. V. 31. Iss. 2. P. 557–573.
- He X., Lei X.-D., Dong Li-Hu. How large is the difference in large-scale forest biomass estimations based on new climate-modified stand biomass models? // Ecol. Indic. 2021. V. 126. Iss. 4. Article number 107569.
- Holdridge L. R. Determination of world plant formations from simple climatic data // Science. 1947. V. 105. Iss. 2727. P. 367–368.
- Keith H., Mackey B. G., Lindenmayer D. B. Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests // PNAS. 2009. V. 106. Iss. 28. P. 11635–11640.
- Khan D., Muneer M. A., Nisa Z.-U., Shah S., Amir M., Saeed S., Uddin S., Mumir M. Z., Gao L., Huang H. Effect of climatic factors on stem biomass and carbon stock of *Larix gmelinii* and *Betula platyphylla* in Daxing'anling Mountain of Inner Mongolia, China // Adv. Meteorol. 2019. V. 2019. Iss. 1. Article number 5692574.
- Lie Z., Xue L., Jacobs D. F. Allocation of forest biomass across broad precipitation gradients in China's forests // Sci. Rep. 2018. V. 8. Iss. 1. Article number 10536.
- Luysaert S., Ingleton I., Jung M. A., Richardson D., Reichstein M., Papale D., Piao S. L., Shulze E. D., Wingate L., Matteucci G., Aragao L., Aubinet M., Beer C., Bernhofer C., Black K. G., Bonal D., Bonnefond J. M., Chambers J., Ciais P., Cook B., Davis K. J., Dolman A. J., Gielen B., Goulden M., Grace J., Granier A., Grelle A., Griffis T., Grunwald T., Guidolotti G., Hanson P. J., Harding R., Hollinger D. Y., Hutryra L. R., Kolarik P., Kruijt B., Kutsch W., Lagergren F., Laurila T., Law B. E., Le Maire G., Lindroth A., Loustau D., Malhi Y., Mateus J., Migliavacca M., Misson L., Montagnani L., Moncrieff J., Moors E., Munger J. W., Nikinmaa E., Ollinger S. V., Pita G., Rebmann C., Rouspard O., Saigusa N., Sanz M. J., Seufert G., Sierra C., Smith M. L., Tang J., Valentini R., Vesala T., Janssens I. A. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database // Glob. Chang. Biol. 2007. V. 13. Iss. 12. P. 2509–2537.
- Marcolla B., Migliavacca M., Rödenbeck C., Cescatti A. Patterns and trends of the dominant environmental controls of net biome productivity // Biogeosciences. 2020. V. 17. Iss. 8. P. 2365–2379.
- Miesner T., Herzschiuh U., Pestryakova L. A., Wieczorek M., Zakharov E. S., Kolmogorov A. I., Davydova P. V., Kruse S. Forest structure and individual tree inventories of north-eastern Siberia along climatic gradients // Earth Syst. Sci. Data. 2022. V. 14. N. 12. P. 5695–5716.
- Pardé J. Dendrométrie. Gap, Louis-Jean, 1961. 147 p.
- Paterson S. S. The forest area of the world and its potential productivity. The Royal Univ. Goeteborg, Sweden, 1956. 216 p.
- Reich P. B., Luo Y. J., Bradford J. B., Poorter H., Perry C. H., Oleksyn J. Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots // PNAS. 2014. V. 111. N. 38. P. 13721–13726.
- Statsmodels, 2023. stats.outliers_influence.variance_inflation_factor.html
- Stegen J. C., Swenson N. G., Enquist B. J., White E. P., Phillips O. L., Jorgensen P. M., Weiser M. D., Mendoza A. M., Vargas P. N. Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients // Glob. Ecol. Biogeogr. 2011. V. 20. N. 5. P. 744–754.
- Weck J. Forstliche Zuwachs- und Ertragskunde. Radebeul; Berlin: Neumann Verlag, 1955. 160 p.
- Wilschut R. A., DeLong J. R., Geisen S. S., Hammula E., Quist C. W., Snoek B., Steinauer K., Wubs E. R. J., Yang Q., Thakur M. P. Combined effects of warming and drought on plant biomass depend on plant woodiness and community type: a meta-analysis // Proc. R. Soc. B. 2022. V. 289. Iss. 1984. Article number 2022.1178.
- WorldClim версия 2.1 за 1970–2000 годы, 2021. <https://worldclim.org/data/index.html>
- Zeller L., Liang J., Pretzsch H. Tree species richness enhances stand productivity while stand structure can have opposite effects, based on forest inventory data from Germany and the United States of America // For. Ecosyst. 2018. V. 5. Iss. 1. Article number 4.

Zeng W. S., Duo H. R., Lei X. D., Chen X. Y., Wang X. J., Pu Y., Zou W. T. Individual tree biomass equations and growth models sensitive to climate variables for *Larix* spp. in China // *Eur. J. For. Res.* 2017. V. 136. N. 2. P. 233–249.

Zeng W., Chen X., Yang X. Developing national and regional individual tree biomass models and analyzing impact of climatic factors on biomass estimation for poplar plantations in China // *Trees.* 2021. V. 35. Iss. 4. P. 93–102.

THE CONJUGACY OF CLIMATIC INDICATORS IN THE LATITUDINAL GRADIENT OF EURASIA WHEN MODELING BIOMASS OF FOREST-FORMING SPECIES

I. S. Tsepordey¹, V. A. Usoltsev^{1, 2}, D. V. Noritsin³

¹ Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation

² Ural State Forest Engineering University
Sibirskiy Trakt, 37, Yekaterinburg, 620100 Russian Federation

³ Analytics Competence Center of Sberbank
Gogol str., 44, Yekaterinburg, 620026 Russian Federation

E-mail: ivan.tsepordey@yandex.ru, Usoltsev50@mail.ru, norritsin@mail.ru

The carbon depositing capacity of forest cover in the context of climate stabilization is determined by the productivity of its biomass, which, in turn, is formed under the influence of climate. The first attempts to build maps of forest productivity by stem volume and its growth were based on integrated climate indices without the use of statistical methods. When the taxation indicators of stands and climatic factors were included in the models as independent variables, the contribution of climatic factors to the explanation of the variability of production indicators was statistically insignificant due to the regional level of the models. With the release of multifactorial modeling of biomass to the Eurasian level, the explanatory ability of both taxation and climate variables has become statistically significant. However, the stability of such models was not evaluated and the multicollinearity of the defining variables was not checked. In our study, on the basis of the author's database on the biomass of trees of forest-forming species of Eurasia and the WorldClim climate database, a conjugate analysis of monthly and average annual precipitation for the period from 1970 to 2000 was performed, the relationship of aboveground biomass of trees with their size, precipitation and temperature was revealed, and the multicollinearity of independent variables in models of biomass of forest-forming species was estimated. It has been established that multicollinearity of determining factors, including temperatures and precipitation, is not observed in the range of the main forest-forming species growing in Northern Eurasia from the subarctic to the southern temperate zones when developing climate-sensitive biomass models. But south of the 37th parallel, in the subtropical, subequatorial and equatorial zones of Eurasia, multicollinearity of temperatures and precipitation occurs when modeling the biomass of trees.

Keywords: tree biomass, temperature and precipitation, forest-forming species, databases, multicollinearity of factors, variance inflation factor.

How to cite: Tsepordey I. S., Usoltsev V. A., Noritsin D. V. The conjugacy of climatic indicators in the latitudinal gradient of Eurasia when modeling biomass of forest-forming species // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 40–48 (in Russian with English abstract and references).

УДК 581.451(630*164.5):582.623.2

ВЛИЯНИЕ ЭВОЛЮЦИИ РЕЧНОЙ СИСТЕМЫ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ НА ФОРМОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОВРЕМЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ТОПОЛЯ ЛАВРОЛИСТНОГО

А. В. Климов^{1,2}, Б. В. Прошкин³¹ ИнЭКА-консалтинг

654027, Новокузнецк, ул. Лазо, 4

² Западно-Сибирское отделение Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН –филиал Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН»
630082, Новосибирск, ул. Жуковского, 100/1³ Кузбасский институт ФСИН России

654066, Новокузнецк, Октябрьский пр., 49

E-mail: populus0709@mail.ru, boris.vladimirovich.93@mail.ru

Поступила в редакцию 15.06.2023 г.

Изучены популяции тополя лавролистного (*Populus laurifolia* Ledeb.) в бассейнах рек Томь и Чулышман, различающиеся полиморфизмом по окрасу коры. Наиболее наглядным морфологическим признаком, маркирующим формы, является основание листовой пластинки – округло-клиновидное у серокорой и сердцевидное у белокорой форм. Популяция р. Чулышман отличается от насаждений бассейна Томи резким преобладанием яйцевидно-треугольной (75.5 %) формы листовой пластинки и отсутствием эллиптических листьев. Наблюдается преобладание внутривидовой изменчивости, что типично для тополей. На межвидовую компоненту по качественным признакам приходится 11.8 %, по фенотипам – 23.8 %, что указывает на среднюю дифференциацию изученных насаждений. Исследования показали, что наблюдаемая связь морфологии пластинки с формовым полиморфизмом характерна не только для насаждений бассейна Томи, а в целом для тополя лавролистного. Установлено, что полиморфизм в разных частях ареала не является адаптацией к режимам увлажнения, но, вероятно, отражает историю распространения вида. Наблюдаемая связь между популяциями Томи и Чулышмана объясняется эволюцией речной системы Алтае-Саянской горной страны. Река Чулышман с олигоцена до верхнего плейстоцена (30–40 тыс. лет назад) была частью единой речной системы, включавшей еще участки Бии, Кондомы и Томи. Учитывая, что тополь лавролистный возник в неогене, а формация лавролистных топольников широко распространилась в среднем плейстоцене, его бело- и серокорые формы, вероятно, заселили эту древнюю речную систему еще до формирования Телецкого озера и ее распада.

Ключевые слова: тополь, речная система, эволюция, морфология, фенотипы, формы, популяции.

DOI: 10.15372/SJFS20240106

ВВЕДЕНИЕ

Формовое разнообразие хорошо изучено у ряда широко распространенных видов тополя – осины (*Populus tremula* L.), тополя белого (*P. alba* L.) и т. черного (*P. nigra* L.) (Иванников, 1952; Орленко, 1957, 1961; Марьин, 1967; Бакулин, 1968, 2007, 2012; Царев, 1968; Баранчугов, 1983; Царев и др., 2003; Сиволапов, 2005; Kajba et al., 2004, 2015; Šiler et al. 2014). В то же время такие азиатские виды с широким ареалами, как тополь лавролистный (*P. laurifolia* Ledeb.)

и т. душистый (*P. suaveolens* Fisch.), остаются мало изученными.

Впервые о наличии форм в популяциях тополя лавролистного на юге Республики Тувы, различных по окрасу коры, указал И. Ю. Коропачинский (1975, 2016). Он отмечал, что «в самых южных районах широкое распространение получают деревья со светлой (иногда почти белой) и гладкой корой. В более увлажненных лесных районах светлокорые формы отсутствуют».

Формовое разнообразие тополя лавролистного в бассейне Томи впервые изучено в попу-

лянии р. Средняя Маганакова А. В. Климовым (2009). Автор выделил две формы, различные по окрасу коры и морфометрическим признакам листьев – серо- и белокорую. Дальнейшие исследования тополя лавролистного в этом регионе подтвердили наличие форм, различных по окрасу коры, морфометрическим признакам листа, и выявили их локализацию (Прошкин, Климов, 2017; Климов, Прошкин, 2017, 2018а). Оптимальный возраст для визуального выявления форм тополя – 20–40 лет. На изученной территории наблюдаются серо-, бело- и зеленокорая формы тополя лавролистного, из которых самая распространенная – серокорая. Деревья в 30-летнем возрасте на высоту 3–5 м от основания покрыты темно-серой продольно-трещиноватой коркой, выше кора гладкая, зеленовато-серая. Белокорая форма приурочена к популяциям среднего течения р. Томи и правым ее притокам на этом участке. Деревья отличаются более слабо развитой беловато-серой коркой, которая распространяется на высоту 1–2 м, гребни ее мельче, выше кора гладкая, беловато-серая. Зеленокорая форма единично, в виде отдельного клона, отмечена в долине Томи, в окрестностях г. Новокузнецка (Климов, Прошкин, 2017).

Количественное соотношение белокорых и серокорых деревьев варьирует в пределах изученных популяций бассейна Томи. На межпопуляционном уровне белокорые и серокорые формы тополя лавролистного достоверно отличаются по ширине листовой пластинки, углу между главной жилкой и основанием листовой пластинки, листовому коэффициенту (отношение максимальной ширины к длине листовой пластинки). Морфологическим признаком, маркирующим указанные формы в бассейне Томи, является основание листовой пластинки – округло-клиновидное у серокорой и серд-

цевидное у белокорой форм (Прошкин, Климов, 2017). Связь полиморфизма по цвету коры в исследованном бассейне с признаками листовой пластинки проявляется вне зависимости от межпопуляционных различий (Климов, Прошкин, 2018а).

Изучение формового разнообразия тополя лавролистного в бассейне Томи не подтвердили приуроченность его белокорых форм к сухим местообитаниям, они встречаются на наиболее влажной территории западного макросклона Кузнецкого Алатау. Как мы уже отмечали, пойменные тополи довольно индифферентны к макроклиматическим условиям (Климов, Прошкин, 2018а). На наш взгляд, отсутствие белокорых форм на остальной части ареала тополя лавролистного объясняется его низкой изученностью.

В 2021 г. была изучена популяция тополя лавролистного в пойме р. Чулышман в Улаганском районе Республики Алтай. Установлено, что древостой насаждения образовывали две формы тополя – серо- и белокорая. Целью настоящей работы стало сравнительное изучение особенностей морфологии и выявление фенотипического разнообразия в популяциях тополя лавролистного, содержащих указанные формы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования выполнены в популяциях тополя лавролистного, содержащих серокорые и белокорые формы в бассейнах рек Томь и Чулышман (табл. 1).

Чулышман вытекает из оз. Джулуколь и впадает в оз. Телецкое. Долина реки – троговая, ограниченная с двух сторон скалами километро-

Таблица 1. Участки сбора полевого материала

Популяция	Координаты	Бассейн реки	Число	
			деревьев / листьев	белокорых / серокорых
Чулышман	50°55'36.80" с. ш. 88°11'07.20" в. д.	Чулышман	30 / 450	12 / 18
Карлык	53°49'21.00" с. ш. 87°28'03.00" в. д.	Томь	30 / 450	10 / 20
Верхняя Терсь	54°13'33.00" с. ш. 87°39'48.00" в. д.	»	30 / 450	11 / 19
Средняя Маганакова	54°19'33.00" с. ш. 87°58'57.00" в. д.	»	30 / 450	6 / 24
И т о г о...			120 / 1800	39 / 81

вой высоты (Новиков и др., 2016). В нижнем течении топольники, приуроченные к островам и берегам, образованы преимущественно тополем лавролистным и в меньшей степени – т. черным, с единичными особями их естественного гибрида – т. иртышского (*P. × irtyschensis* Ch. Y. Yang). Деревья крупные, одноствольные, с раскидистой кроной. Выше устья р. Чульча топольники, образованные исключительно тополем лавролистным, сосредоточены в прирусловой части. Растения низкие, с искривленным стволом, часто образуют небольшие клоны. Особи распадаются на белокорые и серокорые формы, детальное изучение которых, выполненное ранее авторами в бассейне Томи, показало связь полиморфизма по цвету коры с признаками листовой пластинки. Для подтверждения этих наблюдений на правом берегу р. Чульшман в районе перевала Катунь-Ярык была отобрана популяция тополя лавролистного.

Для исключения возрастной изменчивости сбор гербарного материала проведен только с укороченных побегов южной стороны средней части кроны репродуктивно зрелых деревьев. При этом учитывали склонность секции бальзамических тополей (*Tacamahaca* Sprach) к образованию клонов, повторных сборов внутри клона тщательно избегали. С каждой особи отбирали по 15 полностью развитых неповрежденных листьев. На каждом листе измерены основные морфометрические признаки и рассчитаны производные (индексы) (Прошкин, Климов, 2017; Климов, Прошкин, 2018б). Всего для морфологического исследования привлечено 1800 листьев.

Морфологические признаки вегетативных органов исследовали с использованием сравнительно-морфологического метода. При этом изучали комплекс признаков, рассматриваемых как качественные: форма листовой пластинки, форма основания и верхушки пластинки и опушение листа. Подробное описание методов исследования и изучения фенотипической изменчивости приведено в работах авторов (Климов, Прошкин, 2021; Прошкин, Климов, 2022).

Опушение черешка листа исследовалось с помощью стереоскопического микроскопа МБС-10 (ЛЗОС, Россия) при увеличении 16.3х. Степень развития трихом оценивали по шкале: 1ОП – черешок голый, трихом нет; 2ОП – редко опушен, волоски рассеяны по поверхности; 3ОП – сильно опушен. Принадлежность особей к определенному фенотипу определяли по сочетанию морфологических качественных признаков.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основное сходство изученных популяций Томи и Чульшмана – их формовый полиморфизм, т. е. наличие бело- и серокорых форм. Как и в популяциях Томи, указанные формы в изученном насаждении Чульшмана наглядно идентифицировались по форме основания листовой пластинки. Для серокорых растений характерны листовые пластинки с округло-клиновидным, а для белокорых – с сердцевидным основанием. Следовательно, наблюдаемая связь морфологии пластинки с формовым полиморфизмом характерна не только для насаждений бассейна Томи (рис. 1).

Изучение отдельных морфологических признаков в популяциях, содержащих серокорые и белокорые растения, показало, что, во-первых, как и у других видов тополей, на эндогенном уровне (в пределах особи) можно наблюдать сразу несколько форм листовой пластинки, но преобладает одна (Прошкин, Климов, 2022).

Во-вторых, популяция Чульшмана отличается от насаждений бассейна Томи резким преобладанием яйцевидно-треугольной (75.5 %) формы листовой пластинки и отсутствием эллиптических листьев. Для бассейна Томи характерно преобладание яйцевидных листьев (табл. 2).

В средней части кроны на укороченных побегах у всех листьев одного дерева всегда выражена только одна форма верхушки и основания листовой пластинки. Форма верхушки листовых пластинок независимо от окраса коры, популяции и географической локализации у всех изученных особей тополя лавролистного заостренная. На эндогенном уровне характер опушения не варьирует. Листья с голыми черешками в популяции Чульшман не обнаружены, напротив, почти половина ее особей отличается сильно развитым густым опушением черешков.

Оценка внутривидового разнообразия морфологических признаков и фенотипов по индексу Животовского ($\mu \pm S_{\mu}$), показала, что популяция Чульшмана несколько уступает насаждениям Томи, что связано с меньшим числом наблюдаемых в ней морф, в частности отсутствием неопушенных форм и меньшим разнообразием форм листовой пластинки (табл. 3).

Соотношение внутривидового и межвидового разнообразия оказалось типичным для тополей (Macaya-Sanz et al., 2012; Jiang et al., 2015; Никоношина и др., 2016; Климов, Прошкин, 2018б, 2021; Прошкин, Климов,



Рис. 1. Формы тополя лавролистного в белокорой (1) и серокорой (2) популяциях р. Чульшман.

2019, 2022). Доля вариабельности по качественным признакам и фенотипам внутри насаждения показала преобладание над межпопуляционной. На межпопуляционную компоненту по качественным признакам приходится 11.8 %, по фенотипам – 23.8 %, что указывает на среднюю дифференциацию изученных насаждений (табл. 4).

Попарное сравнение всех выборок с использованием показателя сходства популяций (R) показало, что по фенотипам наиболее высокое сходство наблюдается между популяциями Чульшмана и Карлыка (72.9 %). В то же время все исследованные насаждения достоверно различаются по хи-критерию (χ^2) и I -критерию идентичности Животовского (табл. 5).

Таблица 2. Встречаемость качественных признаков в насаждениях по несмещенной оценке частот ($p \pm S_p$)

Признак	Вариация	Чульшман	Карлык	Верхняя Терсь	Средняя Маганаква
Форма листовой пластинки	Яйцевидно-треугольная	340 / 0.755 ± 0.020	130 / 0.290 ± 0.021	214 / 0.476 ± 0.023	167 / 0.373 ± 0.022
	Яйцевидная	110 / 0.245 ± 0.020	315 / 0.700 ± 0.021	227 / 0.504 ± 0.023	274 / 0.609 ± 0.023
	Эллиптическая	0	5 / 0.010 ± 0.004	9 / 0.020 ± 0.006	9 / 0.017 ± 0.006
Форма основания пластинки	Сердцевидная	12 / 0.400 ± 0.089	10 / 0.333 ± 0.022	11 / 0.366 ± 0.022	6 / 0.200 ± 0.018
	Округло-клиновидная	18 / 0.600 ± 0.089	20 / 0.667 ± 0.022	19 / 0.634 ± 0.022	24 / 0.800 ± 0.018
Форма верхушки пластинки	Заостренная	30 / 1.000 ± 0.000	30 / 1.000 ± 0.000	30 / 1.000 ± 0.000	30 / 1.000 ± 0.000
Опушение листа	Слабо опушенный	0	2 / 0.067 ± 0.045	20 / 0.667 ± 0.086	17 / 0.567 ± 0.090
	Опушенный	16 / 0.533 ± 0.091	19 / 0.633 ± 0.087	6 / 0.200 ± 0.073	4 / 0.133 ± 0.061
	Сильно опушенный	14 / 0.467 ± 0.091	9 / 0.300 ± 0.083	4 / 0.133 ± 0.061	9 / 0.300 ± 0.083
Число морф		7	9	9	9

Примечание. p – частота морф, S_p – ошибка частоты морф.

Таблица 3. Уровни изменчивости признаков по индексу Животовского ($\mu \pm S_\mu$)

Популяция	Морфологический признак				Фенотип
	Форма			Опушение	
	листовой пластинки	основания пластинки	верхушки пластинки		
Чулышман	1.855 ± 0.024	1.976 ± 0.010	1.000 ± 0.000	1.996 ± 0.016	5.294 ± 0.352
Карлык	2.172 ± 0.063	1.940 ± 0.016	1.000 ± 0.000	2.560 ± 0.193	6.631 ± 0.550
Верхняя Терсь	2.368 ± 0.057	1.960 ± 0.013	1.000 ± 0.000	2.647 ± 0.176	7.546 ± 0.337
Средняя Маганакова	2.310 ± 0.059	1.798 ± 0.028	1.000 ± 0.000	2.765 ± 0.147	7.634 ± 0.589

Примечание. μ – показатель внутрипопуляционного разнообразия Животовского; S_μ – ошибка показателя Животовского.

Таблица 4. Фенотипическое разнообразие внутри и между популяциями (по индексу Шеннона)

Признак	H_0				$H_{см}$	$H_{п}$	$F_{п}$	$F_{мп}$
	Чулышман	Карлык	Верхняя Терсь	Средняя Маганакова				
Форма пластинки	0.802	0.949	1.120	1.079	1.084	0.987	0.910	0.089
Форма основания	0.970	0.918	0.948	0.721	0.909	0.889	0.977	0.022
Морфотип	0.996	1.198	1.241	1.373	1.578	1.202	0.761	0.238
Среднее по качественным признакам	0.922	1.021	1.103	1.057	1.190	1.026	0.882	0.118
Фенотип	2.264	2.438	2.843	2.724	3.370	2.567	0.762	0.238

Примечание. H_0 – индекс разнообразия в популяции; $H_{см}$ – индекс разнообразия для суммарной выборки; $H_{п}$ – среднее значение индекса разнообразия выборки для популяций; $F_{п}$ – индекс разнообразия выборки внутри популяций; $F_{мп}$ – индекс межпопуляционного разнообразия.

Таблица 5. Результаты попарного сравнения выборок по частотам фенотипов

Популяция	Чулышман	Карлык	Верхняя Терсь	Средняя Маганакова
Чулышман		0.729 / 21.61**	0.245 / 48.72**	0.358 / 43.08**
Карлык	20.55**		0.424 / 35.16**	0.585 / 31.80**
Верхняя Терсь	48.00**	37.33**		0.663 / 23.52*
Средняя Маганакова	41.61**	29.66**	22.50*	

Примечание. Выше диагонали таблицы – показатель фенотипического сходства популяций (R) / критерий идентичности Животовского (I), ниже диагонали таблицы – хи-критерий (χ^2). * Уровень значимости 0.05. ** То же 0.01;

Наблюдаемое фенотипическое сходство между популяцией Чулышмана и Карлыка (72.9 %) невозможно объяснить совершенно различными современными природно-климатическими условиями. Более того, исследования J. Guet и соавт. (2015) и J. Dewoody и соавт. (2015) показали, что морфологические характеристики листа у пойменных видов тополей не коррелируют с современными климатическими условиями, но играют важную роль в оценке исторической дифференциации популяций. Следовательно, наблюдаемый полиморфизм тополя лавролистного по окрасу коры в разных частях ареала не является адаптацией к различиям увлажнения, но, вероятно, отражает историю его распространения. Как уже отмечалось, формы тополя лав-

ролистного могли возникнуть еще во время его первичного расселения, до фрагментации ареала неоген-четвертичным сводовым поднятием (Климов, Прошкин, 2018a). И следы этой картины прошлого отчасти можно отследить.

Рассмотрим наблюдаемое сходство популяций среднего течения Томи и Чулышмана с исторических позиций. По данным А. М. Малолетко (2008, 2013), реки Томь и Чулышман с олигоцена до верхнего плейстоцена (30–40 тыс. лет назад) были частью единой речной системы, включавшей еще участки Бии и Кондомы. «Бия – древняя река – объединилась с Катунью очень поздно – в верхнечетвертичное время. До этого она вместе с нынешним Чулышманом, но без Телецкого озера, текла строго на север, где

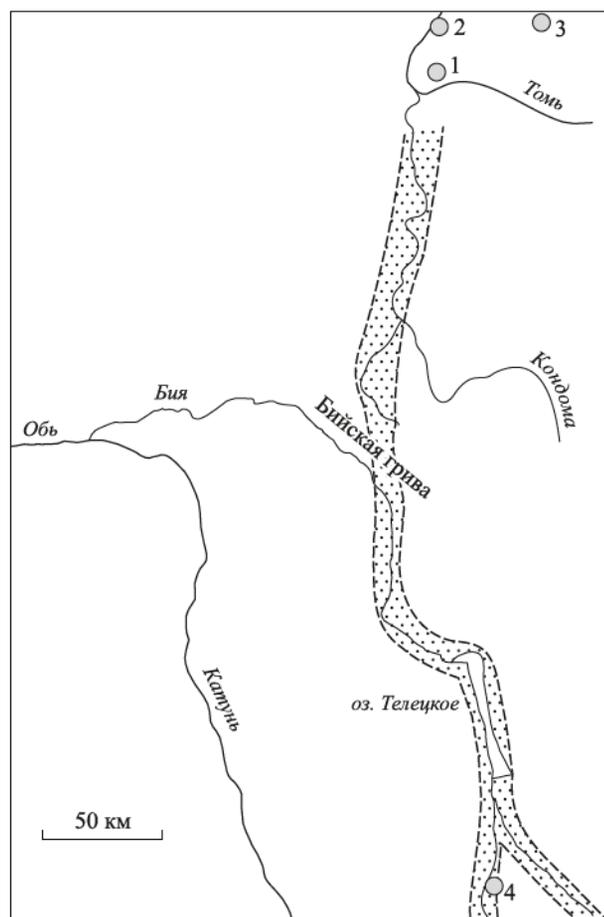


Рис. 2. Схема реконструкции Пра-Бии (Чулышман + Кондома) по А. М. Малолетко (2013).

Современная локализация изученных популяций тополя лавролистного: 1 – Карлык, 2 – Верхняя Терсь, 3 – Средняя Маганакова, 4 – Чулышман.

ее продолжением была р. Кондома» (Малолетко, 2013). Формирование современной связи Бия – Катунь произошло в результате перехвата водотока верхнего участка нижним (рис. 2).

С учетом того, что тополь лавролистный возник в неогене, а формация лавролистных топольников широко распространилась в среднем плейстоцене (Маскаев, 1987; Буданцев, Ильинская, 2005; Климов, Прошкин, 2018а), его белокорая и серокорые формы, вероятно, заселили эту древнюю речную систему еще до формирования Телецкого озера и ее распада. Отчасти это также подтверждается более низким популяционным разнообразием морф и фенотипов в насаждениях р. Чулышман по сравнению с расположенными ниже по течению этой древней речной системы популяциями отрезка р. Томь. Увеличение генетического разнообразия от верхнего течения к нижнему характерно для популяционной структуры пойменных видов тополей (Imbert, Lefevre, 2003).

Следует отметить, что популяции тополей лавролистных распространенные в современном нижнем течении Бии, вероятно, исторически связаны с насаждениями Катунь. От истока Бии тополь лавролистный распространен вниз на участке длиной около 10 км. Ниже, на значительном отрезке Бии до дер. Дмитриевка, не встречается. В окрестностях Артыбаша произрастает отдельными группами (вероятно, клонами). Река здесь испытывает существенную антропогенную нагрузку. Значительный выпас скота приводит к почти полному уничтожению вегетативного подроста и его семян, поэтому существующие небольшие насаждения – старые или перестойные. Из-за массового строительства частных домов отдыха и гостиниц берега реки практически недоступны для изучения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования еще раз подтвердили факт наличия у тополя лавролистного полиморфизма по окраске коры в различных частях его ареала. Признаком, наглядно маркирующим формы, является основание листовой пластинки – округло-клиновидное у серокорой и сердцевидное у белокорой. Морфологические признаки вегетативных органов тополя лавролистного не коррелируют с современными природно-климатическими условиями, а отражают историю формирования его популяционной структуры. Фенотипическое сходство популяций Томи и Чулышмана объясняется эволюцией речной системы Алтае-Саянской горной страны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакулин В. Т. Изменчивость осины по окраске коры в лесах Новосибирской области // Лесоведение. 1968. № 2. С. 74–79.
- Бакулин В. Т. Тополь черный в Западной Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2007. 119 с.
- Бакулин В. Т. Тополь белый в Западной Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2012. 117 с.
- Баранчугов Е. Г. К выделению фенологических форм осины // Лесоведение. 1983. № 1. С. 60–65.
- Буданцев Л. Ю., Ильинская И. А. Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. Т. 4: Nuciaginaceae – Salicaceae. С. 75–151.
- Иванников С. П. Быстрорастущая и устойчивая к гнили форма осины // Лесн. хоз-во. 1952. № 12. С. 37–38.
- Климов А. В. Изменчивость морфологических признаков листьев в субпопуляции *Populus laurifolia* поймы р. Средняя Маганакова // Пробл. пром. бот. индустр. разв. пер. 2009. С. 99–103.

- Климов А. В., Прошкин Б. В. Формовое разнообразие *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × jrtyschensis* Chang Y. Yang в северо-западной части Алтае-Саянской горной страны // Вестн. Кем. гос. ун-та. Сер.: Биол., тех. науки и науки о Земле. 2017. № 2. С. 19–24.
- Климов А. В., Прошкин Б. В. Популяционно-фенетическая структура тополя лавролистного *Populus laurifolia* Ledeb. в бассейне реки Томи // Сиб. лесн. журн. 2018а. № 5. С. 62–75.
- Климов А. В., Прошкин Б. В. Фенетический анализ *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в зоне гибридизации // Вавилов. журн. ген. сел. 2018б. Т. 22. № 4. С. 468–475.
- Климов А. В., Прошкин Б. В. Морфология *Populus suaveolens* Fisch. в популяциях Северо-Востока России // Вестн. Том. гос. ун-та. Биол. 2021. № 55. С. 19–41.
- Коропачинский И. Ю. Дендрофлора Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 290 с.
- Коропачинский И. Ю. Арборифлора Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2016. 578 с.
- Малолетко А. М. Эволюция речных систем Западной Сибири в мезозое и кайнозое. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2008. 288 с.
- Малолетко А. М. Эволюция речных систем Алтая // Геогр. и природопольз. Сибири. 2013. № 16. С. 91–102.
- Марьин Е. М. Формы осины в Карелии // Вопросы селекции, семеноводства и физиологии древесных пород Севера. Петрозаводск, 1967. С. 104–118.
- Маскаев Ю. М. Леса из тополя лавролистного // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1987. С. 93–104.
- Никоношина Н. А., Мартыненко Н. А., Нечаева Ю. С., Пришвинская Я. В., Боронникова С. В. Молекулярно-генетический анализ популяций *Populus nigra* L. на Среднем и Южном Урале на основании полиморфизма *issr*-маркеров // Совр. пробл. науки и образов. 2016. № 3. С. 1–8.
- Новиков И. С., Высоцкий Е. М., Каргаполов С. А. Геологическое строение, рельеф и неотектоника Чульшманского нагорья (Горный Алтай) // Геол. и геофиз. 2016. Т. 57. № 10. С. 1757–1771.
- Орленко Е. Г. Основные формы осины в лесах Белорусской ССР и их использование в лесном хозяйстве // Лесн. хоз-во. 1957. № 5. С. 7–11.
- Орленко Е. Г. Цитологические исследования зеленокорой и серококорой форм осин, произрастающих в лесах Белоруссии // Сборник ботанических работ Белорусского отделения Всесоюзного ботанического общества. Минск, 1961. Вып. 3. С. 111–115.
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Изменчивость признаков листа у форм *Populus laurifolia* Ledeb., отличающихся по окрасу коры, в бассейне реки Томи // Вестн. Новосиб. гос. агр. ун-та. 2017. № 1. С. 93–106.
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Роль истории расселения и интрогрессии в морфологии *Populus nigra* L. в северо-западной части Алтае-Саянской горной страны // Вестн. Поволжск. гос. технол. ун-та. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 2 (42). С. 62–74.
- Прошкин Б. В., Климов А. В. Фенотипический анализ *Populus × sibirica* G. V. Krylov & G. V. Grig. ex A. K. Skvortsov в насаждениях Сибири // Соц.-экол. технол. 2022. Т. 12. № 4. С. 359–376.
- Сиволопов А. И. Тополь сереющий: генетика, селекция, размножение. Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 2005. 158 с.
- Царев А. П. К характеристике рано и поздно распускающихся форм осины в центральной лесостепи // ИВУЗ. Лесн. журн. 1968. № 6. С. 33–37.
- Царев А. П., Погиба С. П., Тренин В. В. Селекция и репродукция лесных древесных пород. М.: Логос, 2003. 504 с.
- Dewoody J., Trewin H., Taylor G. Genetic and morphological differentiation in *Populus nigra* L.: isolation by colonization or isolation by adaptation? // Molecul. Ecol. 2015. V. 24. Iss. 11. P. 2641–2655.
- Guet J., Fabbrini F., Fichot R., Sabatti M., Bastien C., Brignolas F., Thomas S. Genetic variation for leaf morphology, leaf structure and leaf carbon isotope discrimination: European populations of black poplar (*Populus nigra* L.) // Tree Physiol. 2015. V. 35. Iss. 8. P. 850–863.
- Imbert E., Lefevre F. Dispersal and gene flow of *Populus nigra* (Salicaceae) along a dynamic river system // Ecology. 2003. V. 91. Iss. 3. P. 447–456.
- Jiang D., Wu G., Mao K., Feng J. Structure of genetic diversity in marginal populations of black poplar (*Populus nigra* L.) // Biochem. Syst. Ecol. 2015. V. 61. P. 297–302.
- Kajba D., Ballian D., Idžojić M., Bogdan S. The differences among hairy and typical European black poplars and the possible role of the hairy type in relations to climatic changes // For. Ecol. Manag. 2004. V. 197. Iss. 1. P. 279–284.
- Kajba D., Ballian D., Idžojić M., Poljak I. Leaf morphology variation of *Populus nigra* L. in natural populations along the rivers in Croatia and Bosnia and Herzegovina // South-East Europ. For. 2015. V. 6. Iss. 1. P. 39–51.
- Macaya-Sanz D., Heuertz M., Lopez-De-Heredia U., De-Lucas A. I., Hidalgo E., Maestro C., Prada A., Alia R., Gonzalez-Martinez S. C. The Atlantic-Mediterranean watershed, river basins and glacial history shape the genetic structure of Iberian poplars // Molecul. Ecol. 2012. V. 21. N. 14. P. 3593–3609.
- Šiler B., Skorić M., Mišić D., Kovačević B., Jelić M., Patenković A., Kurbalija Z. N. Variability of European black poplar (*Populus nigra*) in the Danube basin. Vojvodinašume, 2014. 128 p.

INFLUENCE OF THE EVOLUTION OF THE RIVER SYSTEM OF THE ALTAI-SAYAN MOUNTAIN COUNTRY ON THE FORM DIVERSITY OF MODERN POPULATIONS OF *Populus laurifolia* Ledeb.

A. V. Klimov^{1, 2}, B. V. Proshkin³

¹*InEka-consulting Co.*

Lazo str., 4, Novokuznetsk, 654027 Russian Federation

²*West-Siberian Branch of V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS – Division of Federal Research Center “Krasnoyarsk Scientific Center of the Siberian Branch of the RAS”*

Zhukovskogo str., 100/1, Novosibirsk, 630082 Russian Federation

³*Kuzbass Institute of the Federal Penal Service of Russia*

Oktyabrskiy Prospekt, 49, Novokuznetsk, 654066 Russian Federation

E-mail: populus0709@mail.ru, boris.vladimirovich.93@mail.ru

Populations of laurel poplar (*Populus laurifolia* Ledeb.) in the basins of the Tom and Chulyshman rivers, which are characterized by polymorphism in bark color, were studied. The most obvious morphological feature that marks these forms is the base of the leaf blade – rounded-wedge-shaped in gray bark and heart-shaped in white bark forms. The population of the river Chulyshman, differs from the plantations of the Tom' basin by a sharp predominance of the ovate-triangular (75.5 %) shape of the leaf blade and the absence of elliptical leaves. There is a predominance of intrapopulation variability, which is typical for poplar. The interpopulation component in terms of quality features accounts for 11.8 %, in terms of phenotypes 23.8 %, which indicates the average differentiation of the studied plantations. The conducted studies have shown that the observed relationship between the blade morphology and form polymorphism is characteristic not only for the plantations of the river basin. Tom, but in general for laurel poplar. It has been established that polymorphism in different parts of the range is not an adaptation to moisture regimes, but probably reflects the distribution history of the species. The observed relationship between the populations of Tom and Chulyshman is explained by the evolution of the river system of the Altai-Sayan mountainous country. The Chulyshman River from the Oligocene to the Upper Pleistocene (30–40 thousand years ago) was part of a single river system, which also included sections of the Biya, Kondoma, and Tom. Considering that laurel poplar arose in the Neogene, and the formation of laurel poplar forests spread widely in the Middle Pleistocene, its white-bark and gray-bark forms probably populated this ancient river system even before the formation of Lake Teletskoe.

Keywords: *poplar, river system, evolution, morphology, phenotypes, forms, populations.*

How to cite: *Klimov A. V., Proshkin B. V. Influence of the evolution of the river system of the Altai-Sayan mountain country on the form diversity of modern populations of *Populus laurifolia* Ledeb. // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 49–56 (in Russian with English abstract and references).*

УДК 630*165:582.47:630*231

ВЛИЯНИЕ ПЛОЩАДЕЙ ПИТАНИЯ НА ОТПАД ДЕРЕВЬЕВ В КУЛЬТУРАХ СОСНЫ

М. В. Рогозин

Пермский государственный национальный исследовательский университет
614990, Пермь, ул. Генкеля, 4

E-mail: rog-mikhail@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.04.2022 г.

Изучены 55-летние культуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) Iб класса бонитета полнотой 0.94 на площади 1.9 га, созданные по схеме 1.82×1.10 м, где размещалось свыше 2 тыс. деревьев, и вокруг них выстроили полигоны питания на 24 пробных площади с густотой в возрасте 30 лет 1153–2207 шт./га. Установлено, что густота влияет на интенсивность отпада деревьев лишь на 22 %. В младшем классе площади питания дерева вероятность его отпада через 25 лет наибольшая (58 %) и снижается к старшим классам до 5–7 %. При этом увеличенная в 2.1 раза и более площадь питания не гарантировала деревьям их полную сохранность к 55 годам, и в 9.6 % случаев они погибали. Площади питания отпадающих деревьев в 55 лет функционально связаны с частотами площадей питания в возрасте 30 лет ($R = 0.95 \pm 0.03$), а их площадь питания менее среднего увеличивает отпад лишь на 27 %. Площадь питания дерева в 30 лет к 55 годам повлияла на диаметр отпавших и живых деревьев очень слабо, с силой соответственно 1.3 ± 0.3 и 8.7 ± 0.1 %. Это подтверждает результаты исследования С. Н. Сеннова (1999, 2005) о том, что, несмотря на интенсивные прореживания в возрасте 40 лет, на протяжении следующих 40 лет деревья погибали при любых диаметрах, и характер отпада не отличался от контроля, поэтому с лесоводственной точки зрения рубки прореживания в среднем возрасте уже не эффективны. Требуется более ранняя оптимизация густоты древостоя в возрасте 10–15 лет.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, густота, площадь питания, живые деревья, отпавшие деревья, диаметр ствола

DOI: 10.15372/SJFS20240107

ВВЕДЕНИЕ

В лесоводстве отпад деревьев определяется как их отмирание в результате естественного изреживания насаждений; в молодняках и в среднем возрасте он происходит главным образом по причине конкурентных отношений между растениями и особенно интенсивен в насаждениях с высокой густотой. Это определение вытекает из закона естественного изреживания насаждений, впервые сформулированного Г. Ф. Морозовым (1949). В соответствии с ним насаждение развивается в спелый древостой с естественным сокращением числа деревьев на единице площади. Закон этот настолько очевиден, что о нем даже не упоминают, а сразу переходят к его использованию, распределяя деревья

при рубках ухода на лучшие, вспомогательные и нежелательные (Правила..., 2020). Его действие отражают все таблицы хода роста лесобразующих пород. Между тем за последние десятилетия стали известны еще по меньшей мере пять законов развития древостоев, действие которых необходимо учитывать как при уходах за естественными лесами, так и при создании культур (Рогозин, 2019).

Отсюда актуальны исследования структуры отпада в разных насаждениях и площадей питания у живых и отпадающих деревьев в их сравнении на фоне разной густоты. В настоящее время цифровые технологии картирования позволяют на порядок увеличивать объемы выборок и обнаруживать очень слабые связи, о которых прежде мы даже не подозревали. Их

использование позволит с высокой статистической точностью оценить связи между густотой насаждения, площадями питания деревьев и их влиянием на размеры живых и отпадающих деревьев, что предопределил новизну получаемых результатов.

Цель исследований – изучить площади питания живых и отпавших деревьев, распределение их частот и влияние на размеры стволов в культурах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в среднем возрасте.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Культуры были созданы в 1967 г. на супесчаной почве посадкой неравномерно при среднем расположении деревьев по схеме 1.82×1.10 м (5 тыс. шт./га) на площади 3.3 га в кв. 43 Нижне-Курьинского участкового лесничества Пермского городского лесничества (г. Пермь). В возрасте 55 лет они растут по Ib классу бонитета и имеют высокую полноту. В них на относительно ровной территории заложили серию из 24 пробных площадей (пп) с определением диаметра стволов через их окружности с точностью ± 0.1 см. Измерения проводили осенью 2019 г. и весной 2020 г. Перед этим у дерева подрубывали кору по окружности, наносили номер и отмечали место для повторных измерений. Полевые работы включали в себя прокладку визиров, картирование живых и отпавших деревьев по прямоугольным координатам с их нанесением на абрис с точностью $\pm 3-5$ см. В тот же день составлялась их карта в программе ArcMap-ArcView. Определяли примерные диаметры у отпада также и по остаткам сгнивших пней. При рубках ухода в данных культурах убирали только усохшие деревья, это позволило с учетом следов от старых пней ретроспективно определить густоту древостоя и площадь питания каждого дерева для возраста примерно 30 лет.

В результате картирования деревьев на площади 1.9 га и выстраивания полигонов питания был получен исходный материал для исследований: слои карты и ведомости с диаметрами стволов деревьев и их площадями питания, которые разместили в облачном хранилище Яндекс-диск.

Первый файл (<https://disk.yandex.ru/d/xZJbtR1KWsUaKA>) – это карта 2 тыс. деревьев с их номерами, виртуальными границами пробных площадей и визирами; предназначена для полевых работ и поэтому повернута на 180° , так

как номера деревьев наносили на северной стороне ствола.

Второй файл (<https://disk.yandex.ru/i/gWeWyGl6IBRxxw>) – это карта с площадями питания деревьев для двух состояний: первое – до возраста 30 лет с учетом площадей питания старых пней, для которых также выстраивали полигоны питания, и второе состояние – для возраста после 30 лет, где территорию питания старых пней распределяли по площадям питания деревьев-соседей, бывших живыми от 31 до 55 лет, т. е. это были сухостойные и живые деревья. Слой карты для первого состояния площадей питания у деревьев (без их номеров) до возраста 30 лет показан ниже (рис. 1).

Третий файл (https://disk.yandex.ru/i/gUnkE636n183_w) – это ведомости с диаметрами стволов, площадями питания деревьев в возрасте до 30 лет и после 30 лет, а также высотами у 160 деревьев, измеренных в массиве культур.

По столь обширным данным будет написано несколько работ, и так как рамки данной статьи не позволяют использовать их целиком, то мы задействуем здесь только 9 пробных площадей: 5 в местах слабого отпада деревьев и 4 – в местах с сильной интенсивностью отпада.

Анализ различий между показателями проводили для уровня значимости $t_{0.05}$ по принятым статистическим процедурам. В связи с тем, что распределение частот площадей питания было асимметрично, их преобразовывали извлекая квадратный корень из площади питания (Гриффитс, 1971). Применяли анализ связей, используемых в лесоводственных исследованиях (Демаков, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Данные перечета деревьев на 24 пп после обработки ранжировали по густоте в возрасте 30 лет, названной здесь «ретрогустота», и часть таксационных показателей представлена ниже (табл. 1).

Густота культур по пробным площадям в возрасте 30 лет колебалась от 1153 до 2207 дер./га, с различиями в 1.9 раза. Анализ данных показывает, что несмотря на снижение густоты за 25 лет на четверть ее ранги остались почти такими же, при корреляции между ними $R = 0.95 \pm 0.02$.

Снижение густоты отражает действие Закона естественного изреживания, и к возрасту спелости она снизится до 500–700 дер./га; следовательно, густота должна стремиться к вырав-

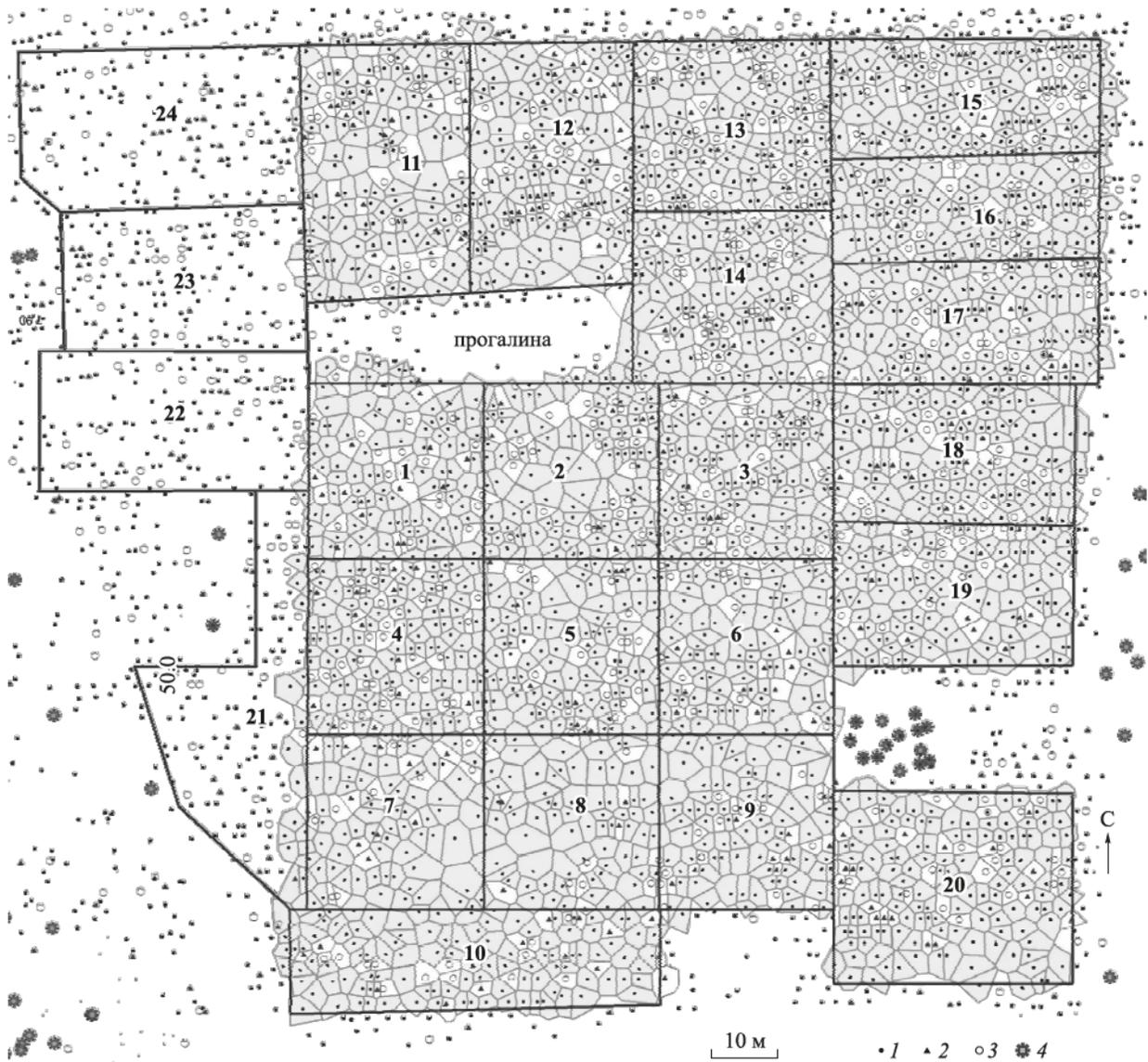


Рис. 1. Живые и отпавшие деревья в 55-летних культурах сосны и полигоны их питания на 24 пробных площадях.

1 – живые деревья; 2 – следы пней; 3 – сухостойные деревья; 4 – деревья естественного происхождения.

ниванию. Однако происходит это крайне слабо. В связи с этим возникает вопрос, а с какой силой густота влияет на отпад? Казалось бы, в этом вопросе и так все ясно – чем густота больше, тем сильнее отпад. Но нам нужны *количественные* оценки этого процесса.

Обычно отпад рассчитывают в м³/га, или как число погибших растений. Также используют интенсивность отпада. Для этих показателей мы построили поля корреляции в их связи с ретрогустотой в возрасте 30 лет (рис. 2).

Как видим, уровни связей получились разные. Для натурального показателя отпада (в шт./га) аппроксимация тренда равна $R^2 = 0.751$, а для отпада в процентах $R^2 = 0.220$, или в 3.4 раза слабее.

Снижение связи происходит потому, что при расчётах по натуральному показателю мы имеем дело с функциональной связью – так бывают связаны целое и его часть (например, объем ствола и его диаметр). Также и отпад к возрасту 55 лет (в дер./га) – это часть ретрогустоты в возрасте 30 лет, и вследствие этого связь – высокая. Поэтому для расчета влияния густоты как фактора на отпад деревьев использовать простое число погибших растений некорректно; следует взять интенсивность отпада в процентах, функционально не связанных с ретрогустотой.

Именно интенсивность отпада показала нам ее действительную связь с фактором густоты древостоя в возрасте 30 лет. В результате сильный отпад наблюдается не только в густых, но

Таблица 1. Густота, отпад, средний диаметр живых деревьев и полнота древостоев в 55-летних культурах сосны на 24 пробных площадях

Ретрогустота в возрасте 30 лет		Текущая густота в возрасте 55 лет		Естественный отпад			Средний диаметр, см	Полнота относительная	Номер пробной площади
Ранг	Дер./га	Ранг	Дер./га	Ранг	Дер./га	%			
1	1153	3	999	1	155	13.4	23.0	1.02	8
2	1266	2	956	14	309	24.4	22.7	0.86	7
3	1379	1	942	23	437	31.7	23.0	0.92	24
4	1402	4	1092	4	310	22.1	21.5	0.87	22
5	1460	7	1126	7	333	22.8	21.6	0.91	21
6	1477	6	1111	9	366	24.8	21.6	0.89	9
7	1479	8	1162	2	317	21.4	21.5	0.84	10
8	1586	5	1101	22	485	30.6	22.0	0.92	11
9	1618	12	1259	5	360	22.2	20.5	0.85	20
10	1646	11	1253	13	392	23.8	21.6	1.00	19
11	1646	14	1266	8	380	23.1	21.1	1.01	6
12	1651	9	1211	19	439	26.6	21.5	0.93	12
13	1654	15	1272	9	383	23.1	21.2	0.98	23
14	1660	13	1266	12	394	23.7	19.8	0.87	5
15	1692	16	1295	10	397	23.5	20.5	0.94	18
16	1720	10	1240	20	480	27.9	21.5	0.98	17
17	1725	18	1300	15	425	24.6	20.7	0.97	14
18	1730	17	1294	19	436	25.2	21.2	0.87	1
19	1742	19	1364	3	379	21.7	20.3	0.96	16
20	1913	21	1477	6	436	22.8	20.2	0.96	2
21	1955	20	1463	18	492	25.2	19.5	0.97	3
22	1970	23	1505	11	465	23.6	19.4	0.97	15
23	2180	24	1561	21	619	28.4	19.1	1.01	4
24	2207	22	1480	24	727	32.9	20.1	1.03	13
Среднее	1663		1250		413	24.6	21.0	0.94	
Вариация, %	15.7		13.2		28.0	16.0	5.1	5.9	
Минимум	1153		942		155	13.4	19.1	0.84	
Максимум	2207		1561		727	32.9	23.0	1.03	

в местах средней и даже малой густоты, что не выявлялось при натуральных показателях отпада. Снижение силы влияния густоты на интенсивность отпада ниже уровня в 50 % (в нашем случае оно опустилось вообще до 22 %, исходя из $R^2 = 0.220$ на рис. 2) убеждает нас в том, что повышение густоты в указанных пределах уже нельзя считать главной причиной усиления конкуренции и отпада деревьев, так как оставшиеся 78 % факторов, влияющих на интенсивность отпада, не связаны с густотой ценноза. И этот результат вызывает вопросы. Непонятно, почему отпад различается более чем в 2 раза (13 и 32 %) в местах с малой густотой. Виртуальные пробные площади размером 0.07–0.10 га можно назвать «мидиценозы», т. е. сообщества, средние между микро- и макроценозами, где изреживание протекает, возможно,

со своими особенностями. И такие места были бы нивелированы на крупных пробных площадях при числе деревьев около 200 шт., как это принято в таксации.

Из 24 пробных площадей выбрали 5 со слабым (шп 5, 6, 10, 16, 20) и 4 – с сильным отпадом (шп 4, 11, 13, 17), где провели сравнение диаметров стволов и полигонов питания деревьев (табл. 2)

Обращает на себя внимание тот факт, что в группах 1 и 2 средние диаметры живых деревьев одинаковы и только в группе 3, в самых густых местах культур, они меньше – 19.3 см против 20.2 см в группах 1 и 2.

У живых деревьев в группе 1 площади питания были достоверно больше на 0.68 м² (на 12 %) при $t = 4.1 > t_{0.99} = 2.6$. У отпада они различались на 8.5 % (4.83 и 5.24 м²) и различие было

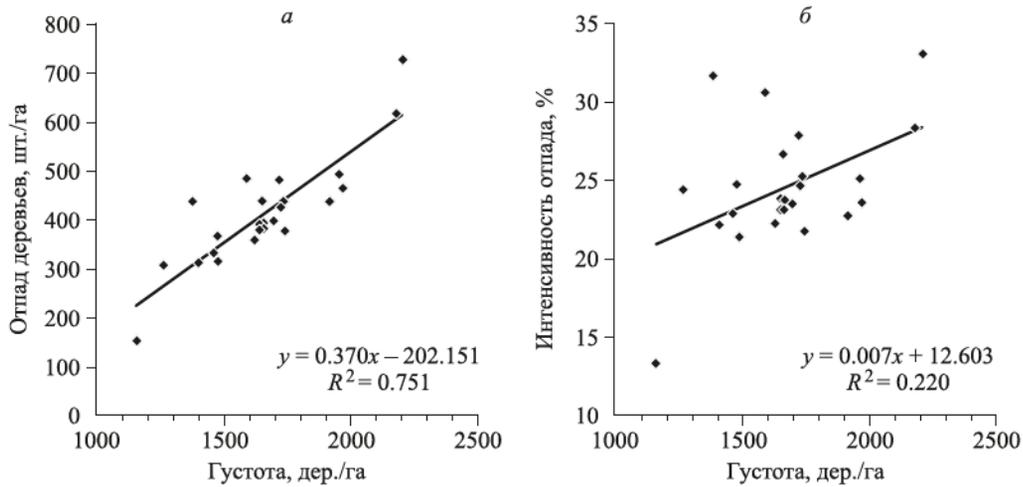


Рис. 2. Влияние ретрогустоты в возрасте 30 лет на отпад деревьев к 55 годам в натуральном (а) и в относительном (б) выражениях.

уже недостоверно при $t = 1.87 < t_{0.95} = 1.98$, а это значит, что площади питания у отпадавших деревьев были практически одинаковы как при слабом, так и при сильном естественном изреживании. Поэтому из группы 2 мы и выделили группу 3 – пробные площади в наиболее гус-

тых местах, где питание у отпада достоверно меньше на 22 % в сравнении с группой 1 при $t = 4.4 > t_{0.99} = 2.6$. Однако это мало изменило результат расчета их связей с диаметром отпада – они все равно оказались очень слабыми по силе влияния (2.4 и 1.7 %).

Таблица 2. Показатели питания и диаметра ствола у 1255 живых и отпавших деревьев в местах с малым и большим отпадом в культурах сосны

Показатели	Статистические показатели						Влияние площади питания на диаметр	
	<i>n</i>	<i>x</i>	<i>m</i>	<i>CV</i> , %	min	max	<i>R</i>	Сила влияния, %
Группа 1. Малый отпад (пп 5, 6, 10, 16, 20)								
Живые деревья:								
диаметр, см	501	20.2	0.19	21	10.8	35.0		
площадь питания, м ²	501	6.38	0.12	41	2.0	17.8	0.22**	4.9**
Отпавшие деревья:								
диаметр, см	135	12.2	0.24	23	5.0	22.0		
площадь питания, м ²	144	5.24	0.16	38	1.73	11.22	0.04	0.2
Группа 2. Большой отпад (пп 4, 11, 13, 17)								
Живые деревья:								
диаметр, см	426	20.2	0.21	22	11.4	36.0		
площадь питания, м ²	426	5.70	0.12	42	1.7	18.2	0.36**	13.1**
Отпавшие деревья:								
диаметр, см	175	12.2	0.23	26	4.0	25.0		
площадь питания, м ²	184	4.83	0.15	42	1.8	14.9	0.17*	3.0*
Группа 3. В том числе самые густые места (пп 4, 13)								
Живые деревья:								
диаметр, см	222	19.3	0.27	21	11.5	31.0		
площадь питания, м ²	222	4.93	0.11	33	1.7	12.6	0.16*	2.4*
Отпавшие деревья:								
диаметр, см	97	11.8	0.31	26	7.0	17.0		
площадь питания, м ²	100	4.30	0.14	33	2.1	7.4	0.13	1.7

* Корреляция достоверна на уровне $t_{0.95}$.

** То же на уровне $t_{0.99}$.

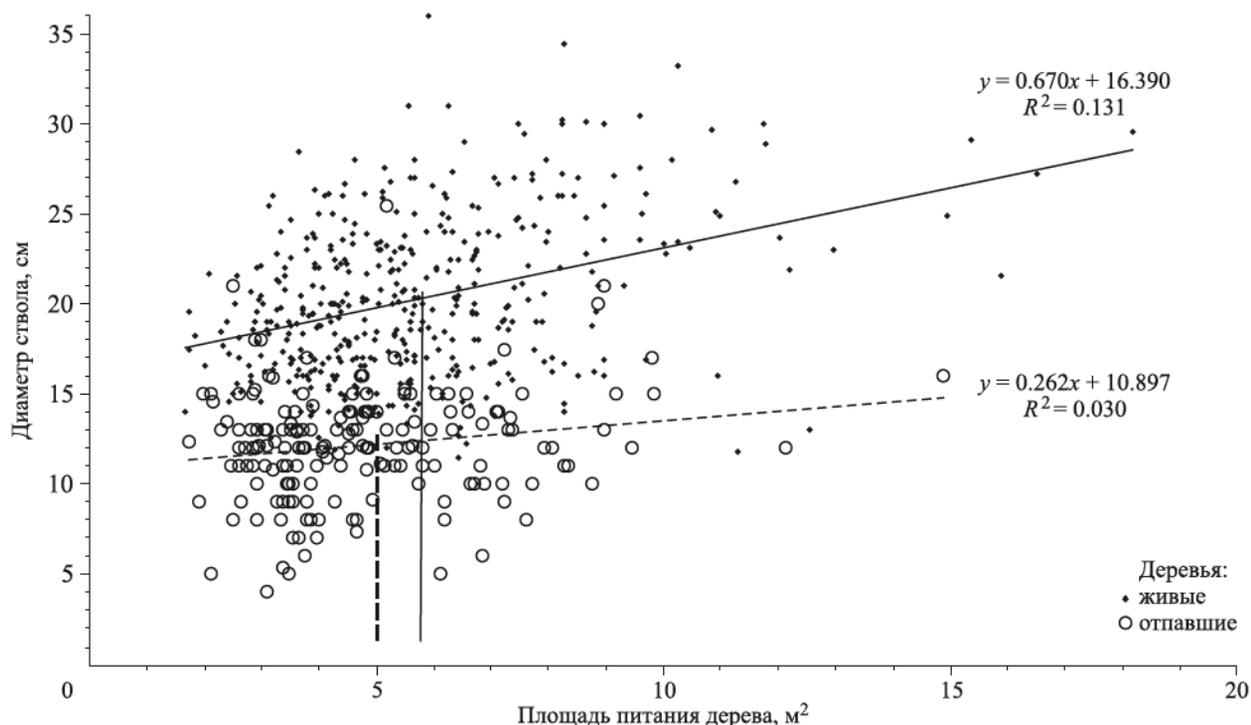


Рис. 3. Влияние площади питания на диаметр ствола живых и отпавших деревьев в местах с большой интенсивностью отпада (пп 4, 11, 13, 17).
Вертикальные линии – средние значения.

Для примера покажем места с большой интенсивностью отпада (в среднем 30 %), где сформировали выборки из 426 живых и 184 отпавших деревьев (всего 610 шт.). При этом среди отпада обнаружилось единичные деревья средних и даже крупных размеров (рис. 3).

Из этих крупных отпавших деревьев два пострадали от снеголома, а два с диаметрами 20 и 25 см усохли по невыясненным причинам, хотя выросли на средней и даже большой площади питания.

По показателю аппроксимации R^2 сила влияния площади питания на диаметр живых деревьев здесь равна 13.1 %, а на диаметр отпавших деревьев – 3.0 %. В местах с малой интенсивностью отпада на пяти других пробных площадях в выборках из 501 живых и 144 отпавших деревьев (табл. 2) аналогичные влияния для живых деревьев оказались равны 4.9 % и для отпавших – 0.2 %.

Если взять средневзвешенные значения, то для выборок из живых (927 шт.) и отпавших деревьев с диаметрами, которые удалось установить по следам их пней и сухим стволам (310 шт.), получаем достоверные влияния площади питания на диаметр живых деревьев с силой 8.7 ± 0.1 % и на диаметр отпада – 1.3 ± 0.3 %.

По рис. 3 также можно рассчитать, сколько из 37 деревьев-лидеров, имеющих диаметр на

30 % более, сформировались на малой площади питания, и сколько – на большой. На малой площади питания их 7 шт., или 19 %, и можно предполагать, что их размеры в большей мере обязаны генотипам, а остальные 81 % воспользовались увеличенным питанием и поэтому выросли крупными из-за благоприятной среды их обитания. На аналогичной диаграмме для мест с малым отпадом, которая здесь не показана, по тем же расчетам их доли равны 39 и 61 %. В среднем по 9 пробным площадям для 75 деревьев-лидеров это доля составила 71 %. Конечно, к спелому возрасту площади питания увеличатся, но пока становится очевидным, что в благоприятных условиях и в среднем возрасте насаждений большая их часть формируется на площадях питания выше средних значений. Скорее всего, это преобладание снизится, но всё же сохранится вплоть до перестойного возраста; так, в 184-летнем сосняке в аналогичных условиях их доля составила 54 % (Рогозин, 2019). Таким образом, в среднем возрасте деревья-лидеры формируются в 2.4 раза чаще на больших площадях питания.

Далее следует выяснить самый важный для практики вопрос: как участвовали в отпаде деревья с разной площадью питания? Для этого на каждой из 9 пробных площадей мы сумми-

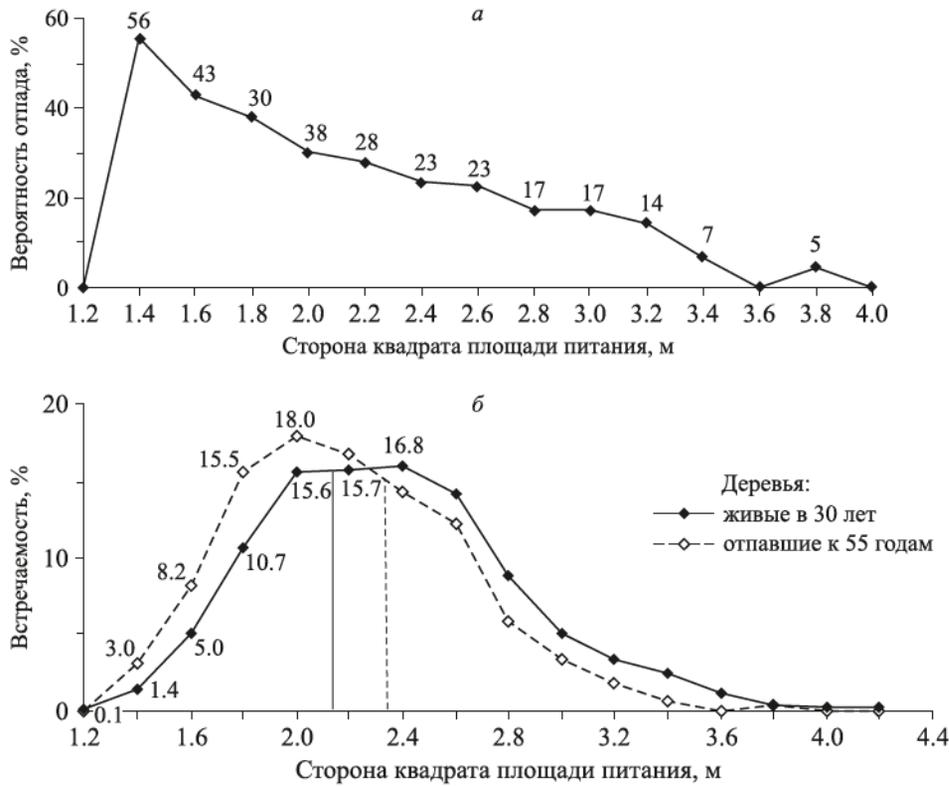


Рис. 4. Частота (вероятность) отпада деревьев по классам питания (а) и встречаемость классов питания (б) у 1255 живых в 30 лет и у 328 отпавших к 55 годам деревьев.

ровали все живые и отпавшие деревья и учли их как живые для возраста 30 лет. Затем их площади питания разбили на 15 классов и рассчитали, сколько деревьев погибло в каждом классе. Дело осложнилось тем, что распределение площадей питания асимметрично и его нужно преобразовать в такой вид, где бы оно приблизилось к нормальному распределению. Обычно используют логарифмирование или извлечение квадратного корня (Гриффитс, 1971). Для нашего случая квадратный корень из площади питания – вполне понятная величина в виде стороны квадрата с площадью, равной площади питания дерева. Для простоты вместо термина «преобразованная площадь питания дерева» мы будем использовать его в сокращении до слов «питание дерева». Так как выше было показано, что отпад деревьев в местах сильного и слабого изреживания протекает сходным образом (при близких к нулевым значениям влияниях площади питания на размер деревьев), то данные выборки объединили в одну совокупность. После преобразования данных построили диаграмму вероятностей отпада деревьев по классам питания (или частот, как принято в математической статистике называть выборочные вероятности), а также диа-

грамму встречаемости классов питания у живых и отпавших деревьев, где вертикальные линии обозначают средние значения (рис. 4).

Деревья погибали во всех классах питания, включая самые старшие. В классе с наименьшим питанием при стороне квадрата площади питания 1.4 м погибло 56 % деревьев, в следующем – 43 %, затем – 38 % и далее отпад плавно понижался до 5–7 % в классах с максимальным питанием. Получается, что отпад деревьев будет иметь место даже при питании, в 2–3 раза большем по площади, чем среднее значение. Между тем младшие классы питания имеют самую малую численность и слабо влияют на общий объем отпада. Это видно на сопряженных рядах частот у всех ранее живых и затем отпавших из их числа деревьев (см. рис. 3) с корреляцией частот $R = 0.95 \pm 0.03$. При возведении этой корреляции в квадрат получаем коэффициент детерминации 0.90, а это значит, что частоты площадей питания у отпадающих деревьев функционально связаны с частотами питания деревьев в возрасте 30 лет, т. е. большая часть деревьев погибала не потому, что их площадь питания была мала (меньше среднего), а потому, что площадей питания с такими значениями было просто больше.

Поясним последнее утверждение расчетами и воспользуемся частотами в шести младших классах питания со значениями 1.2–2.2 м. Для живых деревьев сумма их частот равна $0.1 + 1.4 + 5.0 + 10.7 + 15.6 + 15.7 = 48.5$ %, а сумма частот отпавших к 55 годам деревьев в этих классах составила $3.0 + 8.2 + 15.5 + 18.0 + 16.8 = 61.6$ %. Если бы отпад полностью повторял частоты по классам питания в возрасте 30 лет, то последняя сумма также была бы равна 48.5 %, однако она оказалась в 1.27 раза больше этой нормы ($61.6 / 48.5 = 1.27$). Таким образом, площадь питания менее среднего значения увеличивает шансы отпада дерева всего лишь на 27 %.

При обсуждении полученных результатов прежде всего обратим внимание на тот факт, что в самом младшем классе питания вероятность отпада была наибольшей и достигала 58 % (рис. 4, а). Отпад деревьев при малой площади питания вполне согласуется с законом естественного изреживания, и как раз из подобных наблюдений, и уже очень давно, появилась априорная рекомендация разреживать густые места при уходах за лесом. С этим можно согласиться, но только при разреживаниях намного раньше 30 лет, так как после этого возраста площадь питания влияет на размер дерева уже очень слабо: в нашем случае всего лишь с силой 8.7 ± 0.1 % при расчете этого значения как средневзвешенного из значений 4.9 и 13.1 % для мест с малым и большим естественным отпадом (табл. 2).

Иногда важность исследования определяют не столько результаты, сколько новые вопросы. Здесь как раз такой случай, и, если при исследовании 200 модельных деревьев в работе В. А. Усольцева с соавт. (2018) подозрения о слабой конкуренции между деревьями в молодняках были впервые обозначены, то в нашем случае они перерастают в уверенность. В связи с этим по будущему состоянию наших культур возник неизбежный вопрос: чем закончится в них жизненное соревнование между деревьями? Если взять для примера 184-летний сосняк, изученный нами в этом лесничестве ранее и в таких же условиях (Рогозин, 2019), то там 40.4 % деревьев сохранились в биогруппах, а 40 % его территории при полноте 0.92 занимали окна и прогалины. При этом равномерность размещения проявили отнюдь не деревья, а весьма неожиданно их биогруппы (Рогозин, 2019, с. 96).

Отметим, что явление это выявлено нами впервые. Исследователи пытаются вскрыть причины образования биогрупп (Erfanifard,

Stereńczak, 2017) и понять механизм кооперации деревьев, в котором обнаруживается даже некоторое сходство с фауной в разделении экологических ниш питания (Рогозин, 2019). Изучаются также корневые системы (Grubb, 1994; Kadmon, 1995; Терехов, Усольцев, 2010; Колтунова, 2013) и геоактивные зоны, под действием которых образуются неравномерности в структуре древостоев (Марченко, 1995; Рогозин и др., 2020). Все эти работы убеждают нас в том, что биогруппы возникают не случайно, поэтому мы поддерживаем рекомендацию оставлять биогруппы при рубках прореживания (Русинова, Варсегова, 2009), однако настаиваем на сдвиге регуляции густоты к возрасту 10–15 лет, как это принято в плантационном лесоводстве (Плантационное лесоводство, 2007), так как более поздние прореживания нарушат уже сложившийся генетический гомеостаз в частотах правых и левых форм деревьев (Голиков, 2011) и не выведут развитие древостоя на продуктивный путь, о чем мы неоднократно предупреждали (Рогозин, 2019). Есть указания на бесполезность таких поздних прореживаний, начинавшихся в конце второго класса возраста, также и в длительных опытах с рубками ухода (Сеннов, 1999, 2005).

Вопросы ухода за лесом напрямую связаны с дифференциацией деревьев и их естественным отпадом, который лесоводы пытаются предотвратить, увеличивая площади питания вырубкой соседей при рубках прореживания. Однако локальная густота микроценоза вокруг отпавшего дерева, которую мы рассчитывали здесь в виде обратной величины как площадь питания, повлияла на диаметр отпада с силой в среднем 1.3 ± 0.3 %, т. е. исчезающе слабо. В то же время на уровне древостоев, т. е. сообществ растений как популяций, влияние их общей густоты выросло на порядок и достигло в наших культурах 22 % (рис. 1). И это при том, что различие в ретругустотах в возрасте 30 лет было всего лишь в 1.9 раза. А что произойдет, если различия возрастут до 3–4 раз, например при обычном и плантационном выращивании? Безусловно, различия в ранних густотах или, по Г. С. Разину (1979), в «начальных густотах» в возрасте 10 лет, будут еще больше, следовательно, и влияние густота будет сильнее. Как раз по грациям начальной густоты Г. С. Разин (1979) и предложил впервые разрабатывать модели развития древостоев, а также открыл закон, названный его именем (Рогозин, 2019). Из этого закона следует, что снижать надо не локальную густоту микроценозов, и не в конце второго класса возраста,

а в целом густоту очень молодых древостоев с их разреживанием в возрасте 10–15 лет.

Кроме того, при выяснении вопроса, с какой вероятностью отпадают деревья с малой площадью питания, т. е. меньше её среднего значения, было установлено, что отпад у них выше нормы лишь на 27 %. При этом даже из 94 деревьев с наибольшим превышением площади питания (в 2.1 раза и более) отпали 9.6 % деревьев. Из этого следует, что даже сильно увеличенная в возрасте 30 лет площадь питания не гарантировала деревьям их полную сохранность к 55 годам, и до 10 % деревьев всё равно погибали без каких-либо видимых причин.

Эти данные подтверждаются результатами исследований С. Н. Сеннова (1999), описанные им также в учебнике (Сеннов, 2005), о том, что несмотря на очень интенсивные прореживания в возрасте около 40 лет, на протяжении следующих 40 лет деревья продолжали погибать во всех ступенях диаметра, и характер отпада не отличался от контроля. По-видимому, причины отпада деревьев в этом возрасте в подавляющем большинстве случаев уже не фитотенотические и не конкурентные. Скорее всего, они связаны с энергетическими особенностями среды обитания дерева (Марченко, 1995), с влиянием глубинных энергий Земли и их взаимодействием с генотипом дерева (Рогозин и др., 2020), поэтому лесная биофизика как наука (Хильми, 1957) должна наконец занять свое достойное место среди четырех основных научных направлений в изучении лесных экосистем (Тихонова, 2020).

После проведенного обсуждения возникает целый ряд вопросов, где важно выяснить причины, по которым погибают даже крупные деревья, образуются прогалины, окна и скопления деревьев. В связи с этим необходимо изучать механизмы кооперации деревьев (Баландин, 2010; Усольцев и др., 2018), а также устойчивость биогрупп, сохраняющихся до перестойного возраста, в которых растет до 40 % деревьев (Маслаков, 1999; Сеннов, 2005; Рогозин, 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, современные методы пространственного анализа позволили проанализировать 1255 полигонов питания, что на порядок больше, чем в методах с модельными деревьями. Были сделаны выборки в местах с разной интенсивностью естественного отпада: слабого (22.4 %) и сильного (30.1 %). В возраст-

те 30 лет доля младших классов питания составила 48.5 %, и в отпаде они участвовали с долей 61.6 %, что всего лишь в 1.27 раза выше нормы и, таким образом, площадь питания менее среднего увеличивает шансы отпада дерева на 27 %. В связи с тем, что к возрасту 55 лет на диаметр отпавших и живых деревьев площадь их питания в 30-летнем возрасте повлияла соответственно на 1.3 ± 0.3 и на 8.7 ± 0.1 %, то конкуренция между деревьями в этот период при такой малой силе ее влияния на их размеры уже не является главным регулятором их развития. В практическом плане обнаруженное исчезающе слабое влияние площади питания на размер отпадающих деревьев, а также очень слабое ее влияние на размер живых деревьев, с учетом данных других авторов, позволяют прийти к заключению, что рубки прореживания сосновых насаждений в среднем возрасте, увеличивающие площади питания деревьев, будут не эффективны. Нужна более ранняя оптимизация густоты всего древостоя в возрасте 10–15 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баландин Р. К. Анти-Дарвин. Миражи эволюции. М.: Яуза Эксмо, 2010. 350 с.
- Голиков А. М. Эколого-диссимметрический и изоферментный анализ структуры модельных популяций сосны обыкновенной // Лесоведение. 2011. № 5. С. 46–53.
- Гриффиثс Дж. Научные методы исследования осадочных пород. Пер. с англ. М.: Мир, 1971. 422 с.
- Демаков Ю. П. Структура и закономерности развития лесов Республики Марий Эл. Йошкар-Ола: Поволж. гос. технол. ун-т, 2018. 432 с.
- Колтунова А. И. О формировании горизонтальной структуры и срастании корневых систем в древостоях сосны // Экопотенциал. 2013. № 3–4. С. 136–142.
- Марченко И. С. Биополес лесных экосистем. Брянск: Товарищество «Придесенье», 1995. 188 с.
- Маслаков Е. Л. Генезис и динамика социальных структур сосны в фазе индивидуального роста // Таежные леса на пороге XXI века. СПб.: СПбНИИЛХ, 1999. С. 42–51.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Изд. 7-е. М., Л.: Гослесбумиздат, 1949. 453 с.
- Плантационное лесоводство / Под ред. И. В. Шутова. СПб.: Изд-во Политех. ун-та, 2007. 366 с.
- Правила ухода за лесами. Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 30.07.2020 № 534. М.: Минприроды России, 2020.
- Разин Г. С. Динамика сомкнутости одноярусных древостоев // Лесоведение. 1979. № 1. С. 23–25.
- Рогозин М. В. Структура древостоев: конкуренция или партнерство? Пермь: ПГНИУ, 2019. 223 с.
- Рогозин М. В., Михалев В. В., Рыбальченко А. Я. Лесные экосистемы и факторы неотектоники. Пермь: ПГНИУ, 2020. 249 с.

- Русинова Н. В., Варсегова Л. Ю. Оценка качества рубки ухода по изменению площадей произрастания деревьев в био группе // Лесн. хоз-во. 2009. № 1. С. 29–30.
- Сеннов С. Н. Итоги 60-летних наблюдений за естественной динамикой леса. СПб.: СПбНИИЛХ, 1999. 98 с.
- Сеннов С. Н. Лесоведение и лесоводство: учеб. для студ. вузов, обучающихся по направлению подготовки бакалавров и магистров 554200 «Лесное дело». М.: Академия, 2005. 256 с.
- Терехов Г. Г., Усольцев В. А. Морфоструктура насаждений и корненасыщенность ризосферы культур ели сибирской и вторичного листового древостоя на Среднем Урале как характеристика их конкурентных отношений // Хвойные бореал. зоны. 2010. Т. 27. № 3–4. С. 1–7.
- Тихонова И. В. Четыре опоры к фундаменту современного устойчивого лесоводства // Лесные экосистемы: современные вызовы, состояние, продуктивность и устойчивость: Материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию Ин-та леса НАН Беларуси, Гомель, 13–15 ноября 2020 г. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2020. С. 97–101.
- Усольцев В. А., Часовских В. П., Акчурина Г. А., Осмирко А. А., Кох Е. В. Фитомасса деревьев в конкурентных условиях: исследование системных связей средствами информационных технологий. Екатеринбург: УГЛТУ, 2018. 526 с.
- Хильми Г. Ф. Теоретическая биогеофизика леса. М.: Наука, 1957. 205 с.
- Erfanifard Y., Stereńczak K. Intra- and interspecific interactions of Scots pine and European beech in mixed secondary forests // Acta Oecol. 2017. V. 78. P. 15–25.
- Grubb P. J. Root competition in soils of different fertility: a paradox resolved? // Phytocoenologia. 1994. V. 24. N. 1–4. P. 495–505.
- Kadmon R. Plant competition along soil moisture gradients: A field experiment with the desert annual *Stipa capensis* // J. Ecol. 1995. V. 83. N. 2. P. 253–262.

THE INFLUENCE OF FEEDING AREAS ON THE FALL OF TREES IN PINE CROPS

M. V. Rogozin

Perm State National Research University
Genkel str., 4, Perm, 614990 Russian Federation

E-mail: rog-mikhail@yandex.ru

Received 11.04.2022

55-year-old crops of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) the IB productivity class (bonitet) with a completeness of 0.94 on an area of 1.9 hectares, created according to the scheme 1.82×1.10 m, were studied. More than 2 thousand trees were located on this area and polygons of their nutrition were built around them in the «ArcMap-ArcView» program. The territory was divided into 24 test areas, with density fluctuations at the age of 30 years 1153–2207 trees/ha, a fullness of 0.84–1.03 and an average diameter of 19.1–23.0 cm. It was found that the density affects the intensity of the fall of trees by only 22 %, and 78 % of the factors of their fall are not related to the density. Therefore, increased density within these limits is not the main reason for the fall of trees. It was also found out that in the younger class of the tree's feeding area, the probability of its falling off after 25 years is the greatest (58 %) and gradually decreases to 5–7 % by the senior classes. At the same time, the area of nutrition increased by 2.1 times or more did not guarantee the trees their complete safety by the age of 55, and in 9.6 % of cases they died for no apparent reason. The feeding areas of falling trees turned out to be almost functionally related to the frequencies of feeding areas at the age of 30 with a correlation of $R = 0.95 \pm 0.03$, and this leads to the fact that their small feeding area (less than average) increases the probability of falling off by only 27 %. This is confirmed by S. N. Sennov's research (1999, 2005) that despite intensive thinning at the age of 40, over the next 40 years trees died at any diameter, and the nature of the fall did not differ from the control. Therefore, from a forestry point of view, thinning felling in middle age is no longer effective. We need a much earlier optimization of the density of the stand at the age of 10–15 years.

Keywords: Scots pine, density, feeding area, live trees, fallen trees, stem diameter.

How to cite: Rogozin M. V. The influence of feeding areas on the fall of trees in pine crops // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 57–66 (in Russian with English abstract and references).

УДК [57.016+58.02]:57.022

ВЛИЯНИЕ КРАЕВОГО ЭФФЕКТА НА ВЗАИМОСВЯЗИ ОТДЕЛЬНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЕСТЕСТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЯХ И ЛЕСОПАРКЕ

А. И. Монтиле, С. А. Шавнин, А. А. Монтиле, Д. Ю. Голиков

Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

E-mail: amontile@gmail.com, sash@botgard.uran.ru, org17@mail.ru, mit2704@gmail.com

Поступила в редакцию 26.06.2023 г.

Изучено состояние деревьев в естественных насаждениях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) вблизи г. Екатеринбурга и городском лесопарке на краю древостоя и в его глубине до расстояния 225 м на 6–10 учетных площадках с радиусом 11.3 м и с расстоянием между ними 25–33 м на 16 трансектах. Для естественных насаждений: 10 трансект; 100 площадок, в лесопарке: 6 трансект; 52 площадки. Трансекты располагались перпендикулярно краю насаждений. Исследовали взаимосвязи диаметра ствола с охвоением и сучковатостью, определяемых глазомерно по балльной шкале у 2315 деревьев. Большинство трансект имели южную и юго-западную ориентацию. Для взаимосвязей получены нелинейные соотношения, в которых коэффициенты при переменных зависят от расстояния до края насаждения. Связи между значениями коэффициентов и фактором расстояния до края насаждения также нелинейные, описываются полиномами 4–5-й степени, и характеризуются наличием двух максимумов. В естественных насаждениях выделяются четыре зоны (0–75, 100–125, 150–175, 200–225 м), характеризующиеся различными соотношениями развитости ассимиляционного аппарата деревьев с одинаковыми диаметрами. В лесопарке ширина расположенной между максимумами зоны уменьшения коэффициента взаимосвязи показателей больше, чем в естественных насаждениях. Это связано со сдвигом первого максимума ближе, а второго – дальше от края насаждения на 25 м каждый. Указанные особенности влияния урбанизации, по-видимому, объясняются воздействием городских условий на изменения связи диаметра ствола и развитости ассимиляционного аппарата деревьев.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., ассимиляционный аппарат, морфологические признаки деревьев, взаимосвязи, пространственная динамика.

DOI: 10.15372/SJFS20240108

ВВЕДЕНИЕ

Увеличение площади урбанизированных территорий и интенсивное лесопользование являются основной причиной возрастания фрагментации лесов в мире. Это сопряжено с изменениями факторов среды и конкурентных отношений на внутривидовом и межвидовом уровнях, влияющих на функционирование лесных экосистем (Chen et al., 1992; Murcia, 1995; Пупырев и др., 2000; Harper et al., 2005; Harper, Macdonald, 2011; Галако и др., 2017; Веселкин и др., 2018; Veselkin et al., 2018). Фрагментация связана с увеличением площади зон краевого

эффекта (КЭ), что объясняет важность исследования их особенностей.

В изучении данного вопроса значительный интерес представляют две взаимосвязанные задачи: определение характерных признаков краевого эффекта и степени их изменений на разном удалении от края насаждения (КН) на внутривидовом уровне (Веселкин и др., 2018; Veselkin et al., 2018), а также установление их особенностей при комплексном влиянии городской среды.

Высокие уровни внутривидовой и индивидуальной изменчивости сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на генетическом и фенотипическом уровнях (Мамаев, Махнев, 1996; Ан-

тонова, Тертерян, 2000; Санников и др., 2002; Sannikov et al., 2002) свидетельствуют о наличии у вида большого потенциала адаптации по мере удаления от КН. Высказываются предположения, что взаимосвязи признаков адаптации могут быть нелинейными, однако не конкретизированы вид таких моделей и их динамика (Kuliešis A. A., Kuliešis A., 2006; Шавнин и др., 2015; Shavnin et al., 2016). В частности, констатируется (Веселкин и др., 2018; Veselkin et al., 2018), что нелинейных корреляций между высотой деревьев, диаметром ствола и расстоянием до границы насаждения выявить не удалось. Несколько линейных корреляций, полученных для отдельных выборок, приводят к статистически мотивированному, но парадоксальному с точки зрения здравого смысла выводу, что «краевой эффект выражен *только* вблизи старых границ и *только* для высоты деревьев (вблизи границы они на 5 м ниже, чем в глубине насаждения)». Основными причинами такой ситуации стали использование для анализа усредненных данных по всем деревьям на одинаковом удалении от КН для всех трансект (от 133 до 194 деревьев на каждой площадке), ограниченный набор используемых для анализа морфологических признаков (высота и диаметр), узкий спектр опробованных нелинейных моделей («полиномиальная, логистическая»). Не использовался дисперсионный анализ для определения влияния расстояния до КН на варьирование значений параметров.

Для изучения особенностей роста деревьев сосны ранее был разработан методический подход, основанный на использовании совокупности пяти морфологических признаков ствола и кроны (многоствольность, многовершинность, кривизна ствола, сучковатость и охвоение), определяемых с помощью балльных шкал (Шавнин и др., 2019). Два последних признака характеризуют состояние ассимиляционного аппарата и являются, по-видимому, наиболее чувствительными к изменению условий среды. Их аналоги (дефолиация, время жизни хвои, дехромация, суховершинность) широко используются при оценке влияния загрязнений на деревья (Алексеев, 1989; Санитарные правила..., 1998, 2005; Правила..., 2020). В связи с этим представлялось перспективным определить взаимосвязи между сучковатостью, охвоением и интегральным показателем роста диаметром дерева и изменения этих признаков в зависимости от расстояния до КН.

При дальнейшем анализе данных полевых измерений (Шавнин и др., 2020; Shavnin et al., 2020) были использованы вышеперечисленные добавочные признаки и проведен однофакторный дисперсионный анализ влияния расстояния от КН на варьирование их значений. В этой статье, в отличие от других публикаций (Веселкин и др., 2017; Veselkin et al., 2017; Веселкин и др., 2018; Veselkin et al., 2018), приведены результаты сравнительного анализа проявления КЭ в естественных насаждениях и лесопарке. В естественных насаждениях были определены четыре статистически значимо отличающиеся по признакам сучковатости и охвоения зоны с центрами площадок, расположенными на расстояниях 0–75, 100–125, 150–175 и 200–225 м от края насаждения, принадлежность к которым влияет на варьирование сучковатости и охвоения. Для лесопарка статистически значимо, но с худшими оценками, выделялись две зоны.

Статистически значимых связей значений признаков с расстоянием не выявлено, но линейные тренды свидетельствовали об их изменении с удалением от КН. Основной причиной стало использование усредненных для площадок значений измеренных признаков, что противоречило исходной гипотезе об индивидуальных для отдельных деревьев адаптивных реакциях, связь которых с расстоянием до КН и искали.

Для ее устранения и в связи с очевидностью наличия внутренней пространственной структуры зоны КЭ проведен анализ фенотипического разнообразия сосны в зоне КЭ (Монтиле и др., 2020), который выявил наличие трех кластеров деревьев. Морфотипы 1-го кластера доминируют до 75 м, 2-го – от 125–150 м, и есть зона перекрытия (присутствуют представители обеих кластеров) от 75 до 150 м. Деревья, относящиеся к морфотипам 3-го кластера, основным отличительным признаком которых является высокая сучковатость, присутствуют во всей зоне КЭ, именно их наличие затрудняло определение пространственной структуры. Основные отличия лесопарковых насаждений от естественных – более равномерное распределение количества деревьев по морфотипам на любом расстоянии от КН и большее разнообразие морфотипов различных кластеров в зоне перекрытия кластеров. Была подтверждена высокая информативность для задач анализа внутривидовой изменчивости морфометрических показателей: диаметр, охвоение и сучковатость. При этом статистически значимых и достоверных корреляций всех рассматриваемых признаков с удаленностью от КН

не выявлено как для естественных, так и для лесопарковых насаждений.

Поскольку по мере удаления от КН изменяется фенотипический состав соснового древостоя, был сделан вывод, что у отдельных деревьев проявляются различные адаптивные реакции, которые, по мнению авторов, должны фиксироваться зависящими от расстояния до опушки корреляциями между признаками. Основная «гипотеза», положенная в основу дальнейших исследований, заключалась в том, что различие адаптивных реакций может отображаться изменениями *вида* корреляционных зависимостей (Монтиле и др., 2007) между признаками и их комплексами (Монтиле и др., 2018).

Вышеизложенное позволило сформулировать три конкретные гипотезы, использованные при планировании и проведении данного исследования:

1. Существуют взаимосвязи между изменениями морфологических признаков, отображающих особенности роста отдельных деревьев сосны обыкновенной, и расстоянием до КН в предполагаемой зоне КЭ.

2. Эти связи нелинейны и позволяют уточнить пространственную динамику проявления КЭ на внутривидовом уровне.

3. В лесопарке происходит модификация этих связей, позволяющая уточнить влияние урбанизации.

Основная цель исследования – изучение проявлений КЭ в естественных насаждениях сосны обыкновенной и лесопарке крупного промышленного центра (г. Екатеринбурга) с помощью анализа характера взаимосвязей между сучковатостью, охвоением и диаметрами деревьев, который заключался в нахождении статистически значимых и достоверных при параметризации моделей.

Задачи исследований включали: нахождение показателей и модели, связывающей их в виде формулы общего вида; установление вида зависимостей; параметризация (определение значений коэффициентов). При этом модель должна удовлетворять следующим двум требованиям.

1. Выборки для трансект в естественных насаждениях и лесопарке должны давать зависимости с лучшей статистической значимостью, чем для объединенной выборки.

2. Параметризация модели на выборках для площадок, расположенных на одинаковых расстояниях от КН, должна сохранять статистическую значимость.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследовали не подверженные влиянию аэропромышленных загрязнений и урбанизации естественные сосновые древостои, расположенные на удалении до 30 км от г. Екатеринбурга (Россия), и аналогичные насаждения в городском Юго-Западном лесопарке (Шавнин и др., 2020; Shavnin et al., 2020). Древостои относятся к VI–VII классам возраста, II классу бонитета, разнотравной группе типов леса по лесорастительным условиям при полноте 0.6–0.7. Проявления КЭ изучали в зоне, прилегающей к сформированному в результате рубок более 20 лет назад КН, так как на более молодых объектах этот эффект не наблюдается (Веселкин и др., 2017; Veselkin et al., 2017). Для изучения взаимосвязей морфометрических признаков на ориентированных перпендикулярно КН трансектах длиной до 225 м измеряли отдельные характеристики деревьев. Число трансект в естественных насаждениях и в лесопарке составляло 10 и 6 соответственно. В табл. 1 приведены координаты первых площадок и ориентация трансект. Большинство трансект имеют южную и юго-западную ориентацию. На 14 из них находилось по 10 учетных площадок, а на 2 из 6 лесопарковых – по 6. Радиус каждой площадки – 11.3 м. Расстояние между ними – 25 м.

В число измерявшихся признаков входили охвоение (Ohv) и характеризующая общее количество отмерших и живых ветвей на дереве сучковатость ($Such$), значения которых определяли по методике, основанной на шкалах оценки особенностей роста деревьев (Шавнин и др., 2019). Кроме того, у деревьев измеряли диаметры на высоте 1.3 м (D) с точностью 0.5 см. Общее число обследованных деревьев составляло 2315, из них 1761 – в естественных насаждениях и 554 – в лесопарке. Интервалы варьирования охвоения и сучковатости составляли 2.0–4.5 баллов, а диаметров – 31–65 см.

При обработке данных использовали методы корреляционного, дисперсионного (однофакторного) и регрессионного анализов с помощью пакетов прикладных программ Statistica 8.0 (2007) и Statgraphics Centurion XV (2007). Применяли методику выявления статистически значимых зависимостей, реализованную с помощью пакета КлассАн (Монтиле А. А., Монтиле А. И., 2018). При этом пополнялся набор признаков дополнительными переменными,

Таблица 1. Расположение трансект

Номер трансекты	Расположение	Координаты первой площадки		Ориентация (направление от первой площадки трансекты к последней)
		с. ш.	в. д.	
Трансекты в лесопарке г. Екатеринбурга				
7	Юго-Западный лесопарк	56°47'31.6"	60°33'44.1"	Ю
8	То же	56°47'23.7"	60°34'03.8"	ЮЗ
9	»	56°47'16.7"	60°34'05.1"	З
11	»	56°47'00.4"	60°33'45.6"	З
14	»	56°46'58.1"	60°35'51.8"	З
15	»	56°47'20.8"	60°34'39.2"	ЮЗ
Трансекты вне г. Екатеринбурга				
16	Вблизи пос. Кашино	56°32'13.3"	60°53'50.1"	ЮЗ
17	» » »	56°31'13.1"	60°53'53.6"	З
18	» » »	56°31'33.9"	60°54'31.2"	ЮВ
19	Вблизи г. Арамиль	56°40'57.4"	60°53'28.5"	ЮВ
23	» » »	56°40'15.0"	60°56'37.9"	СЗ
24	» » »	56°40'53.6"	60°56'50.1"	ЮЗ
25	Вблизи пос. Кашино	56°31'10.2"	60°53'47.0"	В
28	Вблизи пос. Двуреченск	56°36'18.0"	60°52'05.1"	Ю
29	» » »	56°36'59.7"	61°02'24.8"	Ю
30	Вблизи пос. Медный	56°49'49.1"	60°23'25.6"	Ю

Примечание. Данные о трансектах № 7–15, за исключением ориентации, приведены по Д. В. Веселкину и соавт. (2017), D. V. Veselkin и соавт. (2017).

значения которых определялись по автоматическим генерируемым на основе стандартного набора арифметических операций и алгебраических функций формулам. Выделялись пары переменных с высокой корреляцией между значениями. Соответствующие им формулы, в частности нелинейные, определяли модели для регрессионного анализа (Монтиле и др., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На первом этапе исследований проведен однофакторный (фактором является местоположение насаждений: естественные – 1, лесопарк – 2) дисперсионный анализ общей выборки (все деревья, независимо от местоположения). Поскольку распределения значений всех трех измерявшихся показателей ассиметричны (стандартизованная ассиметрия распределений составляет 2.03–11.39), использованы медианы и ранговый критерий Краскела – Уоллиса. Установлено наличие влияния фактора на каждый признак: Such – $H = 42.85, p < 0.0001$; Ohv – $H = 68.25, p < 0.0001$; D – $H = 264.24, p < 0.0001$.

Корреляционный анализ, проведенный совместно с методом получения нелинейных моделей (Монтиле и др., 2018), показал существование взаимосвязи между Such и D ($R^2 = 0.281$); Ohv и D ($R^2 = 0.270$); Such · Ohv и D ($R^2 = 0.328$). Для общей выборки были определены четыре модели с наиболее высокими показателями статистической значимости и достоверности (a, b – константы):

$$\text{Such} = a + b \cdot D^2, \quad (1)$$

$$\text{Such} \cdot \text{Ohv} = a + b \cdot D, \quad (2)$$

$$\text{Such} \cdot \text{Ohv} = (a + b \cdot D)^2, \quad (3)$$

$$\text{Such} \cdot \text{Ohv} = a + b \cdot D^2. \quad (4)$$

Полученные модели были параметризованы на общей выборке (для всех трансект), а также отдельно для естественных насаждений (1761 дерево) и лесопарка (554 дерева) (табл. 2).

Анализ результатов параметризации показал, что модели 2–4 демонстрируют наиболее значимую (по сравнению с отдельными морфологическими признаками) взаимосвязь мультипликативного показателя Such · Ohv с D. Установленная взаимосвязь имеет место как в естест-

Таблица 2. Результаты параметризации моделей 1–4 взаимосвязей показателей для общей выборки, естественных насаждений и лесопарка

Номер модели	Общая выборка		Естественные насаждения		Лесопарк	
	Параметризация	R^2	Параметризация	R^2	Параметризация	R^2
1	$Such = 2.4211 + 0.0004248 \cdot D^2$	0.281	$Such = 2.3381 + 0.0005756 \cdot D^2$	0.412	$Such = 1.9728 + 0.0004363 \cdot D^2$	0.329
2	$Such \cdot Ohv = 2.777 + 0.1909 \cdot D$	0.319	$Such \cdot Ohv = 1.5426 + 0.2475 \cdot D$	0.479	$Such \cdot Ohv = -0.5451 + 0.2071 \cdot D$	0.363
3	$Such \cdot Ohv = (1.8838 + 0.03194 \cdot D)^2$	0.328	$Such \cdot Ohv = (1.7019 + 0.04067 \cdot D)^2$	0.493	$Such \cdot Ohv = (1.2336 + 0.036797 \cdot D)^2$	0.371
4	$Such \cdot Ohv = 6.1653 + 0.002442 \cdot D^2$	0.309	$Such \cdot Ohv = 5.5193 + 0.003471 \cdot D^2$	0.488	$Such \cdot Ohv = 3.8176 + 0.002314 \cdot D^2$	0.37

венных насаждениях, так и в лесопарке. Следует отметить более высокую статистическую значимость при параметризации моделей для естественных насаждений и лесопарка по сравнению с общей выборкой, т. е. первое выдвинутое требование для модели связи было выполнено.

Сравнение этих зависимостей в естественных насаждениях и лесопарке перспективно для выяснения причин влияния урбанизации на рост и состояние древостоев. В табл. 3 приведены результаты параметризации рассматриваемых четырех моделей по выборкам, каждая из которых соответствует всем площадкам, находящимся на одинаковом расстоянии от КН в естественных насаждениях.

Кроме основных оценок таблица содержит оценки значений коэффициентов b (b_{out}) при переменных либо функциях, аргументом которых они являются в правой части модели.

Анализ показывает, что взаимосвязи показателей на разном удалении от КН сохраняются для всех четырех моделей при высокой статистической значимости. Это позволяет изучить пространственную динамику отдельных показателей в зоне предполагаемого проявления КЭ на основании результатов определения для всех моделей полиномиальной зависимости коэффициента b_{out} , отображающего соотношение значения признаков D , $Such$ и показателя $Such \cdot Ohv$, от расстояния до КН (рис. 1).

Коэффициент b_{out} характеризует влияние изменений диаметра (модель 2) или площади сечения (модели 1, 3, 4) ствола на развитость ассимиляционного аппарата, в частности сучковатости.

По мере увеличения (уменьшения) этого коэффициента один и тот же прирост диаметра (площади сечения) будет обуславливать большее (меньшее) развитие ассимиляционного

Таблица 3. Результаты параметризации моделей 1–4 взаимосвязей показателей на разном удалении от КН в естественных насаждениях

Показатель	Значение показателя									
	0	25	50	75	100	125	150	175	200	225
Расстояние, м										
Число деревьев, шт.	176	214	210	162	168	177	154	194	133	173
Модель 1. $Such = a + b_{out} \cdot D^2$										
R^2	0.257	0.399	0.563	0.485	0.552	0.417	0.344	0.506	0.528	0.286
$b_{out} \cdot 10^3$	0.44	0.554	0.68	0.665	0.625	0.562	0.628	0.708	0.663	0.475
Модель 2. $Such \cdot Ohv = a + b_{out} \cdot D$										
R^2	0.268	0.481	0.558	0.554	0.613	0.502	0.432	0.634	0.484	0.49
b_{out}	0.189	0.229	0.264	0.288	0.268	0.248	0.261	0.302	0.2942	0.25
Модель 3. $Such \cdot Ohv = (a + b_{out} \cdot D)^2$										
R^2	0.284	0.467	0.583	0.569	0.609	0.522	0.447	0.635	0.506	0.486
$b_{out} \cdot 10$	0.315	0.377	0.439	0.464	0.449	0.412	0.425	0.502	0.447	0.401
Модель 4. $Such \cdot Ohv = a + b_{out} \cdot D^2$										
R^2	0.286	0.499	0.566	0.573	0.569	0.483	0.416	0.642	0.473	0.513
$b_{out} \cdot 10^2$	0.278	0.329	0.387	0.403	0.344	0.326	0.349	0.434	0.361	0.358

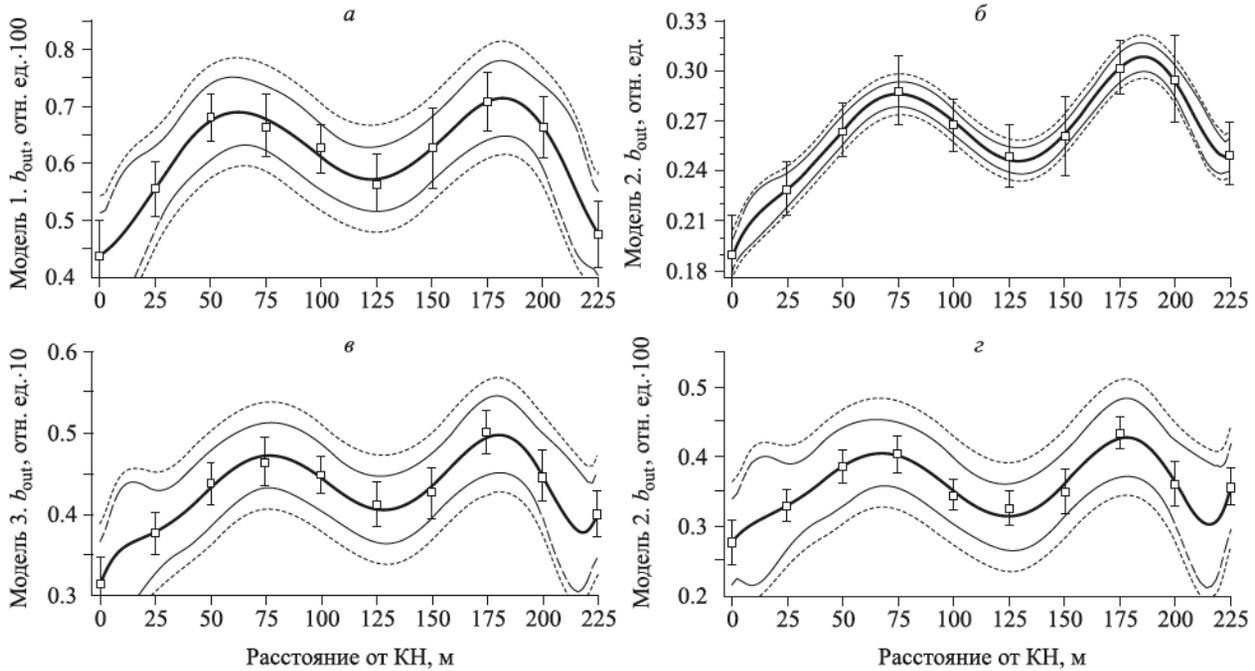


Рис. 1. Зависимости коэффициента b_{out} от расстояния до края естественных насаждений с указанием границ доверительных интервалов для линии регрессии и разброса значений, а также стандартных ошибок b_{out} отдельных моделей.

Such = $a + b_{out} \cdot D^2$ (а), Such · Ohv = $a + b_{out} \cdot D$ (б), Such · Ohv = $(a + b_{out} \cdot D)^2$ (в) и Such · Ohv = $a + b_{out} \cdot D^2$ (г).

аппарата. С экологической точки зрения, в зависимости от значения этого коэффициента будет изменяться фенотипическое разнообразие, а именно для деревьев с одинаковым диаметром/площадью сечения ствола будет увеличиваться (уменьшаться) доля деревьев с лучшей развитостью ассимиляционного аппарата. Поскольку по мере удаления от границы насаждения коэффициент изменяется, соответственно будет изменяться развитость ассимиляционного аппарата у статистически значимого большинства деревьев.

Коэффициенты детерминации R^2 , полученные при оценке полиномиальной аппроксимации зависимостей для моделей 1–4 составляют 0.964, 0.996, 0.945 и 0.894 соответственно. Полученные результаты свидетельствуют о нелинейном характере проявления КЭ с наличием двух максимумов, разделенных промежутком с минимумом. Их наличие позволяет выделить четыре зоны. В первой зоне (от КН до ~70 м) значение b_{out} по мере удаления от КН увеличивается, а во второй (от ~70 м до 125 м) – уменьшается, в третьей (от 125 до ~185 м) – повторно увеличивается, а в четвертой (от ~185 до 225 м) – уменьшается. При этом значение второго максимума больше. Наличие этих зон подтверждается однофакторным дисперсионным анализом для каждого из признаков. С учетом асимметрии распре-

деления их значений был использован критерий Краскела – Уоллиса. В результате этого анализа установлено, что принадлежность к одной из зон влияет на эти признаки (для Ohv – $H = 32.8$, $p < 0.0001$; для Such – $H = 22.63$, $p = 0.00005$; для D – $H = 77.1$, $p < 0.0001$). На рис. 2 для выделенных зон приведены средние значения признаков и построенные для них по методике LSD (Least Significant Difference) доверительные интервалы.

Далее приведены результаты параметризации моделей, включая коэффициенты b (b_{in}) по выборкам, каждая из которых соответствует всем площадкам, находящимся на одинаковом расстоянии от КН в лесопарке (табл. 4).

Анализ полученных в лесопарке результатов показал достаточно высокую достоверность ($R^2 > 0.25$) всех четырех моделей для 9 площадок из 10.

Исключение составляют оценки параметризации на удалении 100 м (все модели) и на КН (модель 1), причем этот факт не может быть объяснен погрешностями полевых измерений. Параметризация моделей позволила провести сравнение форм кривых зависимости коэффициента b_{in} от расстояния до КН в лесопарке (рис. 3).

Коэффициенты детерминации R^2 , полученные при полиномиальной аппроксимации зависимостей для моделей 1–4, составляют 0.872, 0.907, 0.735 и 0.979 соответственно.

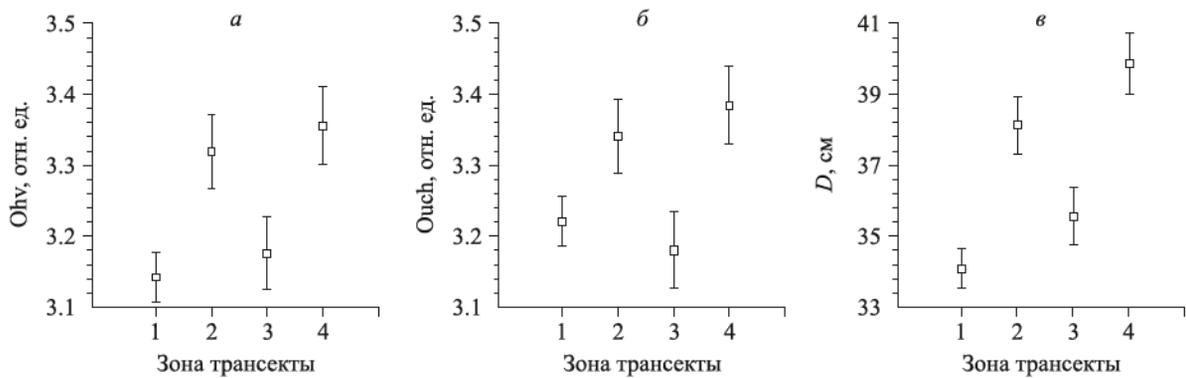


Рис. 2. Средние значения показателей Ohv (а), Such (б), D (е) и 95 % LSD – интервалы для зон 1–4, выделенных по расстоянию от КН (0–70 м, 70–125 м, 125–185 и 185–225 м соответственно) в естественных насаждениях.

Анализ формы кривых (рис. 3) показывает, что в лесопарке на участке трансект, находящемся на расстоянии до 25–50 м, по мере удаления от КН возрастает значение коэффициента $b_{ин}$. Далее $b_{ин}$ уменьшается (до 100 м), снова возрастает (до 200 м) и затем – убывает.

Сравнение форм кривых для разных местоположений (рис. 1, 3) позволяет сделать вывод о наличии помимо двух максимумов относительно «растянутой» промежуточной зоны между ними. Положения максимумов смещены в лесопарке относительно естественных насаждений примерно на 25 м в сторону КН и в глубину насаждений соответственно. В этой промежуточной зоне значения $b_{ин}$ варьируют, но интервал между максимальными (на границах) и минимальными (в центре) значениями существенно меньше. Кроме того, анализ полиномиальных

регрессий показывает, что наибольшей статистической значимостью и достоверностью для естественных насаждений обладает модель 2 ($R^2 = 0.996$, F -критерий = 280.2, $p = 0.003$), а для лесопарка – модель 4 ($R^2 = 0.979$, F -критерий = 60.9, $p = 0.016$).

Установленная значимая взаимосвязь мультипликативного показателя $Such \cdot Ohv$, характеризующего развитость ассимиляционного аппарата дерева, с D (модели 2–4) свидетельствует о том, что данный комплексный показатель более информативен для оценки особенностей роста сосны. Эта взаимосвязь имеет место как в естественных насаждениях, так и в лесопарке, что указывает на ее универсальность и позволяет сопоставлять данные, полученные в разных местообитаниях. Более высокая достоверность полученных соотношений при параметризации

Таблица 4. Результаты параметризации моделей 1–4 взаимосвязей показателей на разном удалении от КН в лесопарке

Показатель	Значение показателя										
	0	25	50	75	100	125	150	175	200	225	
Расстояние, м											
Число деревьев, шт.	39	54	60	59	66	62	54	57	48	57	
Модель 1. $Such = a + b_{ин} \cdot D^2$											
R^2	0.19	0.343	0.429	0.534	0.225	0.324	0.428	0.334	0.425	0.354	
$b_{ин} \cdot 10^3$	0.265	0.581	0.643	0.478	0.33	0.448	0.454	0.328	0.613	0.574	
Модель 2. $Such \cdot Ohv = a + b_{ин} \cdot D$											
R^2	0.445	0.419	0.431	0.406	0.197	0.423	0.313	0.412	0.559	0.382	
$b_{ин}$	0.208	0.311	0.287	0.194	0.13	0.201	0.165	0.165	0.343	0.291	
Модель 3. $Such \cdot Ohv = (a + b_{ин} \cdot D)^2$											
R^2	0.495	0.432	0.422	0.409	0.191	41.534	0.298	0.434	0.583	0.403	
$b_{ин} \cdot 10$	0.361	0.529	0.476	0.356	0.231	0.383	0.268	0.3102	0.598	0.549	
Модель 4. $Such \cdot Ohv = a + b_{ин} \cdot D^2$											
R^2	0.441	0.462	0.434	0.378	0.199	0.393	0.349	0.395	0.583	0.358	
$b_{ин} \cdot 10^2$	0.239	0.344	0.324	0.195	0.145	0.211	0.191	0.192	0.38	0.299	

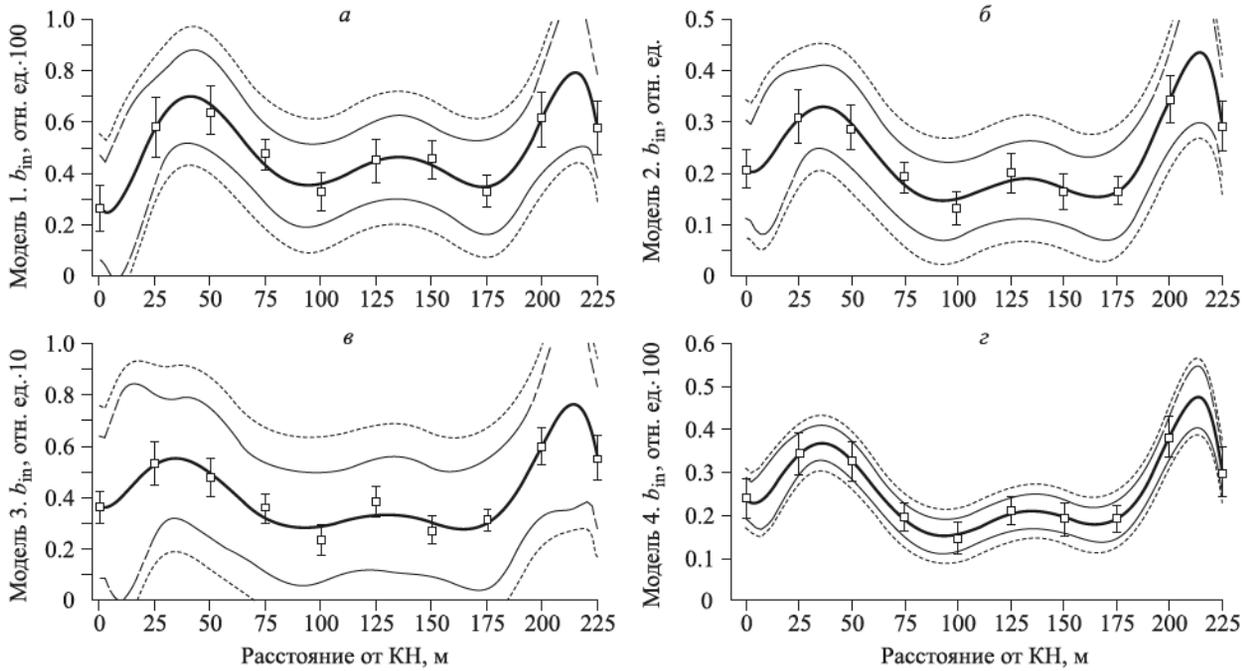


Рис. 3. Зависимости коэффициента b_m от расстояния до КН лесопарка с указанием границ доверительных интервалов для линий регрессии и разброса значений, а также стандартных ошибок b_m отдельных моделей. $Such = a + b_m \cdot D^2$ (а), $Such \cdot Ohv = a + b_m \cdot D$ (б), $Such \cdot Ohv = (a + b_m \cdot D)^2$ (в) и $Such \cdot Ohv = a + b_m \cdot D^2$ (г).

моделей для лесопарка по сравнению с общей выборкой позволяет предположить, что в городских условиях изменяется характер взаимосвязи между развитостью ассимиляционного аппарата и ксилемным транспортом питательных веществ.

Следует также отметить, что коэффициент b в этих моделях, независимо от вида связи (линейной либо квадратичной), является показателем взаимозависимости развитости ассимиляционного аппарата дерева и проводящей способности ксилемы. Из анализа общего вида полученных соотношений следует, что численное значение коэффициента b характеризует изменение показателя $Such \cdot Ohv$, приходящееся на единицу площади проводящей ксилемы (т. е. эффективность связи переменных в моделях) при любом виде связи с диаметром ствола. На последнее указывают, в частности, высокие статистическая значимость и достоверность модели 2 для естественных насаждений. Этот факт подтверждает вывод (Кайбияйнен и др., 1986) о том, что у сосны обыкновенной площадь заболони может оцениваться с увеличением возраста дерева не только по площади проводящего слоя, но и по диаметру ствола. Кроме того, анализ значений коэффициента b позволяет оценивать непосредственно развитость ассимиляционного аппарата у деревьев с одинаковыми диаметрами.

Таким образом, принципиально важным фактом, установленным в результате исследо-

ваний, является наличие хорошо выраженных максимумов на всех моделях (см. рис. 1, 3). Они позволяют зонировать КЭ и указывают на сложный характер изменений адаптационных реакций дерева на уровне ассимиляционного аппарата, обусловленных наличием градиентов условий среды и действием биотических факторов. При этом в естественных насаждениях (см. рис. 1) в первой зоне наблюдается увеличение относительного прироста на единицу изменения диаметра величин, связанных с ассимиляционным аппаратом дерева. Далее, до 125 м, этот показатель снижается, после чего до 185 м снова возрастает и уменьшается в конце трансекты.

Аналогичность описанных закономерностей в естественных насаждениях и лесопарке указывает на их принципиальное сходство. При этом установленные отличия между ними, в первую очередь – расширение промежуточной зоны за счет смещений главных максимумов, свидетельствуют о существенных изменениях процессов, определяющих особенности роста деревьев в условиях городской среды. Расширение данной зоны позволяет предположить, что одним из важных следствий негативного действия урбанизации является ослабление связи развитости ассимиляционного аппарата дерева с проводящей способностью его ксилемы за счет нарушений в системе водно-минерального транспорта ствола. Последнее приводит к уменьшению по-

казателя Such · Ohv и, как следствие, к ухудшению состояния деревьев и древостоя. Проверка данного предположения требует проведения дополнительных исследований с использованием экофизиологических методов.

Выявленные в результате проведенного анализа факты и закономерности проявлений КЭ подтверждают правильность всех трех сформулированных гипотез и отражают, по-видимому, особенности роста и развития древостоев со значительной протяженностью границ, включая лесопарки городов, защитные лесополосы и насаждения вдоль просек, дорог и трубопроводов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. По мере удаления от края насаждения изменяется коэффициент связи развитости ассимиляционного аппарата с диаметром дерева, что позволяет выделить четыре зоны проявления краевого эффекта. Для естественных насаждений: в первой зоне (0–75 м) коэффициент возрастает – наблюдается увеличение величин, связанных с ассимиляционным аппаратом дерева, относительного прироста на единицу изменения диаметра; во второй зоне (100–125 м) эти показатели снижаются; далее (150–185 м) – опять возрастают с последующим уменьшением в конце трансекты (200–225 м). Максимальные значения коэффициента связи имеет на расстояниях 75 и 185 м.

2. Влияние урбанизации выражается в расширении расположенной между максимумами зоны уменьшения коэффициента связи развитости ассимиляционного аппарата дерева и диаметра. Это фиксируется в виде сдвигов первого максимума ближе, а второго – дальше от КН приблизительно на 25 м каждый, а также – в увеличении диапазона варьирования значений коэффициента в зоне между ними. Кроме того, для естественных насаждений существенно лучше оценки статистической значимости и достоверности связи развитости ассимиляционного аппарата с диаметром ствола, а для лесопарка – с квадратом значения этого признака. Указанные особенности объясняются, по-видимому, влиянием городских условий на адаптацию деревьев, в том числе на развитие ассимиляционного аппарата сосны.

Авторы выражают благодарность доктору биологических наук Д. В. Веселкину за участие в обсуждении проблемы фрагментации лесов и в подборе объектов исследования.

Работа выполнена при финансовой поддержке комплексной программы УрО РАН на 2018–2020 гг. (грант № 18-4-4-10) и в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–54.
- Антонова И. С., Тертерян Р. А. К вопросу о структурной организации кроны *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 109–123.
- Веселкин Д. В., Шавнин С. А., Воробейчик Е. Л., Галако В. А., Власенко В. Э. Краевые эффекты для сосновых древостоев в крупном городе // Экология. 2017. № 6. С. 405–412.
- Веселкин Д. В., Коржиневская А. А., Подгаевская Е. Н. Краевой эффект для травяно-кустарничкового яруса урбанизированных южно-таежных лесов // Экология. 2018. № 6. С. 411–420.
- Галако В. А., Шавнин С. А., Власенко В. Э., Голиков Д. Ю., Монтиле А. А. Особенности морфологической структуры сосновых древостоев пригородных насаждений г. Екатеринбург // Изв. Оренбург. гос. агр. ун-та. 2017. № 5 (67). С. 88–90.
- Кайбияйнен Л. К., Хари П., Сазонова Т. А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной // Лесоведение. 1986. № 1. С. 31–37.
- Мамаев С. А., Махнев А. К. Проблемы биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах // Лесоведение. 1996. № 5. С. 3–10.
- Монтиле А. А., Монтиле А. И. Программа поиска формальных зависимостей и визуализации характера изменений количественных признаков. Свидетельство 2018610169 РФ. Свидетельство о государственной регистрации программ для ЭВМ. Заявитель и правообладатель ФГБУН Бот. сад УрО РАН (RU). Заявка № 2017661072; заявл. 01.11.2017; опублик. 10.01.2018. Реестр программ для ЭВМ. М.: Роспатент, 2018.
- Монтиле А. А., Шавнин С. А., Монтиле А. И. Кластерный и регрессионный анализ изменений количественных морфометрических признаков // Мат. биол. и биоинф. 2007. Т. 2. № 1. С. 60–65.
- Монтиле А. И., Шавнин С. А., Монтиле А. А., Голиков Д. Ю. Анализ разнообразия морфотипов сосны обыкновенной в зоне краевого эффекта // Информационные технологии в исследовании биоразнообразия: Материалы III Нац. науч. конф. с междунар. участ., посвящ. 100-летию со дня рожд. акад. РАН П. Л. Горчаковского. Екатеринбург, 2020. С. 391–394.
- Монтиле А. А., Юсупов И. А., Монтиле А. И., Шавнин С. А. Методический подход к изучению морфогенеза побегов деревьев на примере молодняков сосны обыкновенной, произрастающих в зоне влияния газового факела // Сиб. лесн. журн. 2018. № 3. С. 3–10.
- Правила санитарной безопасности в лесах. Утв. Постановлением Правительства РФ от 09.12.2020 № 2047. М.: Правительство РФ, 2020.
- Путырев Е. И., Якубов Х. Г., Авсевич Н. А. Мониторинг состояния зеленых насаждений в условиях мегаполиса

- (состояние, проблемы и перспективы развития мониторинга в 2000 г.) // Лесн. вестн. 2000. № 6. С. 12–15.
- Санитарные правила в лесах России. Утв. Приказом Федеральной службы лесного хозяйства России от 15.01.1998 № 10. М.: Федеральная служба лесного хозяйства России, 1998.
- Санитарные правила в лесах Российской Федерации. Утв. Приказом МПР РФ от 27.12.2005 № 350. М.: МПР РФ, 2006.
- Санников С. Н., Петрова И. В., Семериков В. Л. Генофеногеографический анализ популяций *Pinus sylvestris* L. на трансекте от северной до южной границы ареала // Экология. 2002. № 2. С. 97–102.
- Шавнин С. А., Веселкин Д. В., Воробейчик Е. Л., Галако В. А., Власенко В. Э. Факторы трансформации сосновых насаждений в районе города Екатеринбурга // Лесоведение. 2015. № 5. С. 346–355.
- Шавнин С. А., Голиков Д. Ю., Монтиле А. А., Монтиле А. И. Краевой эффект, особенности роста и морфогенеза деревьев сосны обыкновенной в лесопарках и естественных насаждениях // Экология. 2020. № 3. С. 163–170.
- Шавнин С. А., Овчинников И. С., Монтиле А. А., Голиков Д. Ю. Оценка формы ствола и кроны сосны обыкновенной по комплексу морфологических признаков // Лесоведение. 2019. № 1. С. 64–74.
- Chen J., Franklin J. F., Spies T. Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests // Ecol. Appl. 1992. V. 2. N. 4. P. 387–396.
- Harper K. A., Macdonald S. E., Burton P. J., Chen J., Brosf-ske K. D., Saunders S. C., Euskirchen Eu. S., Roberts D., Jaiteh M. S., Esseen P. A. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes // Conserv. Biol. 2005. V. 19. Iss. 3. P. 768–782.
- Harper K. A., Macdonald S. E. Quantifying distance of edge influence: a comparison of methods and a new randomization method // Ecosphere. 2011. V. 2. Iss. 8. P. 1–17.
- Kuliešis A. A., Kuliešis A. Edge effect on forest stand growth and development // Balt. For. 2006. V. 12. N. 2. P. 158–169.
- Murcia C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation // Trends Ecol. Evol. 1995. V. 10. Iss. 2. P. 58–62.
- Sannikov S. N., Petrova I. V., Semerikov V. L. Geno- and phenogeographic analysis of *Pinus sylvestris* L. populations along the transect extending from the northern to southern boundary of the species range // Rus. J. Ecol. 2002. V. 33. Iss. 2. P. 86–91 (Original Rus. text © S. N. Sannikov, I. V. Petrova, V. L. Semerikov, 2002, publ. in Ecologiya. 2002. N. 2. P. 97–102).
- Shavnin S. A., Golikov D. Yu., Montile A. A., Montile A. I. Edge effect: growth and morphogenetic features of Scots pine trees in forest parks and natural stands // Rus. J. Ecol. 2020. V. 51. N. 3. P. 199–205 (Original Rus. text © S. A. Shavnin, D. Yu. Golikov, A. A. Montile, A. I. Montile, 2020, publ. in Ecologiya. 2020. N. 3. P. 163–170).
- Shavnin S. A., Veselkin D. V., Vorobeichik E. L., Galako V. A., Vlasenko V. E. Factors of pine-stand transformation in the city of Yekaterinburg // Contemp. Probl. Ecol. 2016. V. 9. N. 7. P. 844–852 (Original Rus. text © S. A. Shavnin, D. V. Veselkin, E. L. Vorobeichik, V. A. Galako, V. E. Vlasenko, 2015, publ. in Lesovedenie. N. 5. P. 346–355).
- Statistica 8.0. StatSoft Inc., 2007. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10182-007-0038-x>
- Statgraphics Centurion XV. StatPoint Inc., 2007. <https://www.scirp.org/reference/referencespapers?referenceid=378348>
- Veselkin D. V., Shavnin S. A., Vorobeichik E. L., Galako V. A., Vlasenko V. E. Edge effects on pine stands in a large city // Rus. J. Ecol. 2017. V. 48. N. 6. P. 499–506 (Original Rus. text © D. V. Veselkin, S. A. Shavnin, E. L. Vorobeichik, V. A. Galako, V. E. Vlasenko, 2017, publ. in Ecologiya. 2017. N. 6. P. 405–412).
- Veselkin D. V., Korzhinevskaya A. A., Podgaevskaya E. N. The edge effect on the herb-dwarf shrub layer of urbanized Southern taiga forests // Rus. J. Ecol. 2018. V. 49. N. 6. P. 465–474 (Original Rus. text © D. V. Veselkin, A. A. Korzhinevskaya, E. N. Podgaevskaya, 2018, publ. in Ekologiya. 2018. N. 6. P. 411–420).

THE IMPACT OF EDGE EFFECT ON THE RELATIONSHIP OF INDIVIDUAL MORPHOLOGICAL FEATURES OF SCOTS PINE IN NATURAL STANDS AND FOREST PARK

A. I. Montile, S. A. Shavnin, A. A. Montile, D. Yu. Golikov

*Institute Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

E-mail: amontile@gmail.com, sash@botgard.uran.ru, org17@mail.ru, mit2704@gmail.com

In natural stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) near Yekaterinburg city and in the city forest park the state of trees was studied at the edge of the tree stand and in its depth up to a distance of 225 m. On each of 16 transects there were studied 6 – 10 registration sites with a radius of 11.3 m and a distance between them of 25–33 m. For natural stands: 10 transects; 100 sites, in the forest park: 6 transects; 52 sites. The transects were located perpendicular to the edge of the stands. The relationship of the trunk diameter with foliage and branchiness, determined visually on a point scale in 2315 trees was determined. Most of the transects had south and southwest orientations. For relationships there were obtained nonlinear ratios. In them the coefficients of the variables depend on the distance to the edge of the stand. The relationship between the values of the coefficients and the factor of distance to the edge of stand is also non-linear, are described by polynomials of 4-5th degree. It is characterized by the presence of two maxima. Four zones are distinguished in natural stands (0–75 m, 100–125 m, 150–175 m, 200–225 m), characterized by different ratios of the development of trees assimilation apparatus (for trees with the same diameters). In the forest park the width of the located between the maxima zone of decrease in the dependency of traits coefficient is greater than in natural stands. This is due to the shift of the first maximum closer, and the second – further from the edge of the stand by 25 m each. These features of the influence of urbanization are apparently explained by the influence of urban conditions on changes in the relationship between the diameter of the trunk and the development of the assimilation apparatus of trees.

Keywords: *Pinus sylvestris* L., assimilation apparatus, morphological features of trees, correlations, spatial dynamics.

How to cite: Montile A. I., Shavnin S. A., Montile A. A., Golikov D. Yu. The impact of edge effect on the relationship of individual morphological features of Scots pine in natural stands and forest park // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 67–77 (in Russian with English abstract and references).

УДК 630*116.12

ПЛОТНОСТЬ СНЕГА ПОД ПОЛОГОМ ЕЛОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ ИСКУССТВЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

О. В. Толкач, Г. Г. Терехов, Н. Н. Теринов

Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

E-mail: tolkach_o_v@mail.ru, terekhov_g_g@mail.ru, n_n_terinov@mail.ru

Поступила в редакцию 24.05.2023 г.

В условиях Среднего Урала на макросклонах восточной и западной экспозиции впервые проведено сравнение плотности снега на небольших открытых пространствах, смежных с лесными насаждениями, и в разновозрастных еловых насаждениях искусственного происхождения. Установлено, что на открытых пространствах на западном макросклоне она как правило выше, чем на восточном. Полог леса несколько уменьшает разницу в плотности снега на лесных полянах, но сохраняет тенденцию повышенной плотности на западном склоне. На обоих склонах наблюдается более высокое варьирование этого показателя под пологом древостоев, чем на лесных полянах, и более существенное – под кронами ели (*Picea A. Dietr.*), чем в междурядьях. За годы наблюдений плотность снега на лесной поляне восточного склона не имеет неоспоримой связи с суммой температур и осадков зимних периодов. При сравнении сезонов наблюдений на лесной поляне западного склона, она различается на достоверно значимом уровне ($p < 0.05$). Полог леса может корректировать особенности погодных условий, и наиболее часто наблюдается отсутствие статистически значимой межсезонной динамики плотности снега на постоянных пробных площадях (ппп) обоих склонов. Сравнение плотности снега под кронами и в междурядьях показало, что как на восточном, так и на западном склонах в междурядьях она плотнее. Так же в пределах сезона особенность строения полога древостоя не создает условий для формирования здесь плотности снега, достоверно различающейся между ппп, за исключением отдельных лет, когда на восточном склоне наблюдаются различия между плотностью снега на ппп с преобладанием доли березы в формуле состава и ппп с чистыми ельниками.

Ключевые слова: лесные культуры ели, макросклоны, экспозиция, плотность снега

DOI: 10.15372/SJFS20240109

ВВЕДЕНИЕ

Формирование снежного покрова и его водный эквивалент определяют гидрологический режим малых и больших водотоков в весенний период. Накопленный к весне снеготазпас детерминирован двумя основными параметрами – плотностью снега и высотой его слоя, зависящих от погодных условий текущего года. Высота слоя снега определяется менее трудоемким способом. В настоящее время ведутся работы по ее оценке на больших площадях с привлечением дистанционных методов, вместе с тем получаемые данные имеют довольно высокую ошибку (Кренке и др., 1997), возрастающую при попытках определения мощности слоя снега под пологом леса.

Одной из главных и динамичных характеристик снежного покрова является плотность снега, для определения которой разработан ряд формул, основанных на обобщении эмпирических метеорологических данных. При применении в моделях оценки водного эквивалента снегового покрова полей плотности снега используют расчеты по простым зависимостям, а также могут быть использованы «функция старения» снегового покрова или константные значения. В результате исходные значения плотности снега, а следовательно, и его водного эквивалента содержат ошибки (Казакова, 2015) при определении снеготазпасов территорий.

Другая серия формул, предназначенная для расчетов коммунальных, технических, проектных задач при оценке снеговых нагрузок, или

массы 1 м³ снега (Полякова, 2021). Они опираются на предположении о связи высоты снега с его плотностью. Это может быть вполне справедливо при технических расчетах (ГОСТ..., 2017) для открытых мест и ровной поверхности, на которой формируется снежный покров.

При определении оперативной гидрологической ситуации с многообразной ландшафтной структурой территории использование описанных приемов расчетов мало успешно. Задача усложняется при высокой лесистости водосборной площади в сочетании с пестротой видового состава древостоев и разнообразием прочих таксационных характеристик насаждений. Для оценки взаимосвязи высоты и плотности снежного покрова нами на основе литературных источников (Крестовский, 1986; Воронков, 1988; Гапаров, 2006) были рассчитаны коэффициенты корреляции, которые различаются в зависимости от районов исследования и составляют 0.049, 0.32 и -0.44. Все корреляции не являются статистически достоверными при $p < 0.05$. Анализ собственных данных, полученных при снегомерных съемках на Среднем Урале в насаждениях естественного и искусственного происхождения, также не выявил статистически достоверной корреляции между высотой и плотностью снега (Толкач и др., 2019; Толкач, Залесов, 2020). Причины отсутствия искомой связи наиболее детально изложены С. А. Николаевой и А. Н. Пановым (2012), которые указывают, что на формирование плотности снега в насаждениях наряду с метеофакторами влияют микрорельеф, состав древесного яруса, подрост, подлесок, живой напочвенный покров. Все эти компоненты определяют неоднородность структуры слоя снега, и, как следствие, – его плотность. Кроме того, отмечено формирование под кронами деревьев в снеге вертикальных структур из смерзшегося фирна и льда. В то же время вокруг стволиков растений под пологом наблюдается образование воздушных зазоров, которые у поверхности перекрываются свежеснег выпавшим снегом. Таким образом, при относительно одинаковой высоте снега его плотность имеет диапазон дисперсии, который будет препятствовать оценке снегозапасов на основании данных о мощности снежного покрова под пологом леса. Данное утверждение не противоречит модели изменчивости плотности снежного покрова на территории Северной Евразии (Онучин, Буренина, 1996), так как последняя имеет крупномасштабный характер и дает, как отмечают сами авторы, приближенную оценку

плотности снега. В данной работе, как и во многих других, детализация влияния биотических факторов на формирование слоя снега усредняется (Мишон, 2007), что приводит к игнорированию значимости параметров древостоев.

На наш взгляд, на региональном уровне важно подойти к установлению зависимости наиболее динамичного параметра снежного покрова с абиотическими и биотическими факторами для дальнейшего применения в оценке снегозапасов лесопокрытой территории. Иными словами, необходим набор эмпирического материала и его анализ для изучения динамики плотности снега под пологом леса.

Выбор объектов (искусственных дендроцепонов), на первом этапе предполагает изучения проблемы в более выровненных условиях. Кроме того, новизна полученных данных определяется тем, что вклад лесных культур в гидрологический режим малых водосборов практически не изучен. Актуальность проблемы также обусловлена увеличивающимся объемом лесокультурного фонда в связи с участвовавшими глобальными лесными пожарами и современными технологиями рубки леса, не обеспечивающими естественного возобновления вырубок

Цель исследования – оценить плотность снега в еловых молодняках искусственного происхождения при разных погодных условиях зимних сезонов на восточном и западном макросклонах Среднего Урала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объект исследования представляет собой одновозрастные опытные культуры ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), его выбор обусловлен тем, что при рядовом размещении одновозрастных деревьев измерения параметров снега совершаются в наиболее выровненных условиях. Последнее позволяет с большей точностью интерпретировать влияние погодных условий на динамику плотности снега.

Работа проведена в ельниках второго класса возраста искусственного происхождения, на постоянных пробных площадях (ппп), заложенных на восточном и западном макросклонах Среднего Урала. Участки находятся в подзоне южной тайги. По административному делению заложенные ппп располагались на территории Починковского участкового лесничества Невьянского лесничества Свердловской области, по лесорастительному районированию Свердловской

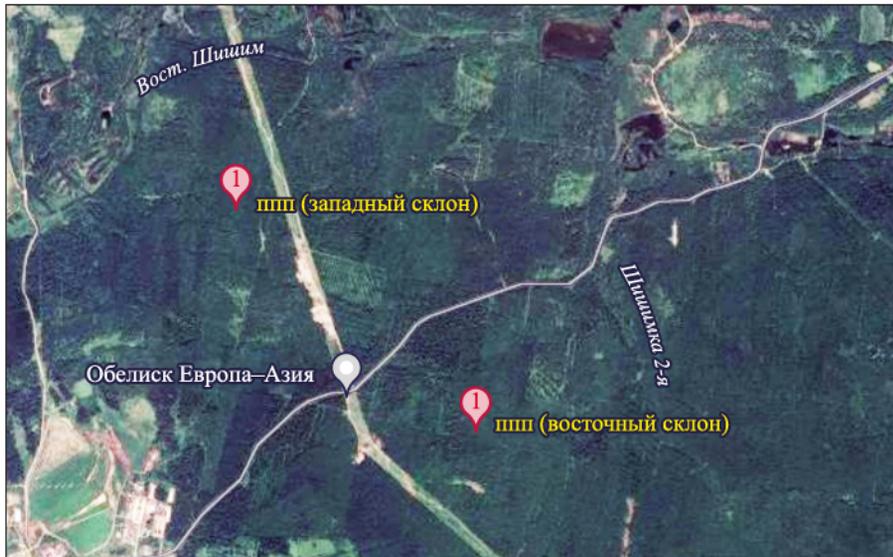


Рис. 1. Схема расположения ппп.

области – в Среднеуральской низкогорной провинции (Колесников и др., 1973). Серии опытных ппп находились в средней части увалов макросклонов Среднего Урала восточной и западной экспозиции. Высота водораздела над уровнем моря составляла 442 м. Между ппп проходила граница «Европа–Азия» с расстоянием между участками 2 км. Их географические координаты – $57^{\circ}05'48''$ с. ш., $59^{\circ}57'32.7''$ в. д. (западный склон) и $57^{\circ}04'52''$ с. ш., $59^{\circ}59'09''$ в. д. (восточный склон) (рис. 1).

Крутизна склонов на ппп восточной и западной экспозиций порядка 2.5° . Направление рядов с севера на юг, поперек склона. Ширина междурядий 2.9–4.4 м. Шаг посадки – 0.75 м. Первый лесоводственный уход – осветление на ппп восточного и западного склонов – проведен на всем участке узкокоридорным способом (ширина коридоров вдоль рядов культур – 1.0–2.0 м) через 9 лет после посадки культур. В 18-летнем возрасте культур ели участки разделили по длинной стороне на ппп с различными вариантами лесоводственного ухода. На восточном склоне было заложено 6 ппп, на западном – 3. При изреживании деревьев ели в рядах культур оставлялся промежуток между кронами деревьев 1–2 м.

На ппп после проведения опытных рубок (прочистки) сформированы древостои с разными таксационными характеристиками (табл. 1).

Контрольным вариантом снегомерных наблюдений были смежные с лесокультурными площадями лесные поляны (открытое место) размером 40×60 м, где нивелирован фактор влияния древесного полога. В лесных культурах

как контроль рассматриваются ппп без прочистки в междурядьях.

Наблюдения за формированием плотности снега на ппп на восточном склоне проведены с 2017 по 2022 г., за исключением 2019 г.; на западном – с 2020 по 2022 г. (здесь и далее указан год проведения снегомерных съемок). Метеоданные учитывали за периоды с ноября по март по данным метеостанции, расположенной в пос. Бисерть (западный макросклон) и в г. Ревда (восточный макросклон) (табл. 2).

Из таблицы следует, что наиболее теплым и многоснежным был период 2019–2020 гг., холодным и многоснежным – 2016–2017 гг. и самым малоснежным – 2017–2018 гг.

Исследование плотности снега выполнено в период максимального снегонакопления (конец марта). Снегомерные съемки проводили по методике С. И. Мурашева и В. И. Рутковского (1940). На каждой ппп в 100 точках измеряли толщину снежного покрова и в 15 – массу пробы снега путем взвешивания его проб, взятых снегомерным цилиндром ВС-43.

Все измерения проводили дифференцировано в рядах и междурядьях насаждения. Плотность снега в каждой точке ее определения вычисляли делением массы пробы снега на его объем. Проведен сравнительный анализ плотности снега в еловых молодняках искусственного происхождения с различными вариантами лесоводственного ухода, и на лесных полянах на восточном и западном макросклонах Среднего Урала при различных погодных условиях зимних периодов. Статистическая обработка проведена в программах Statistica 10 и Excel.

Таблица 1. Характеристика ппп

Ппп	Формула состава	Относительная полнота	Высота ели (культуры), м	Средний объем кроны, м ³	Способ рубки ухода
Восточный склон					
1в	1Е(л.к.)5Б3Ос1Е (ест.)	1.0	7.1	2.98	Рубка не проводилась (контроль)
1ва	1Е(л.к.)5Б3Ос1Е (ест.)	0.9	8.5	11.1	Контроль без прочистки в междурядьях и с изреживанием ели в рядах
2в	3Е4Б3Ос	0.8	8.7	7.95	Прочистка, коридорный способ (ширина коридоров – 2–4 м) с вырубкой в рядах и междурядьях только тех древесно-кустарниковых пород, крона которых достигала высоты осевой точки роста ели в рядах, в центральной части междурядий деревья лиственных пород, не мешающие росту ели в рядах, были оставлены
2ва	3Е4Б3Ос	0.7	11.7	16.15	Прочистка аналогично секции 2в и с изреживанием ели в рядах
3в	10Е	0.7	10.3	20.52	Прочистка с вырубкой всех хвойно-лиственных деревьев естественного происхождения высотой более 1 м
3ва	10Е	0.5	12.5	25.08	Прочистка аналогично ппп 3в и с изреживанием ели в рядах
Западный склон					
1з	5Е(л.к.)1С2Б1Ос1Е (ест.)	1.0	10.6	2.38	Рубка не проводилась (контроль)
2з	8Е1Б1Ос	0.8	12.8	19.35	Прочистка с вырубкой всех хвойно-лиственных деревьев естественного происхождения высотой более 1 м (аналог ппп 3в)
3з	9Е1Б	0.7	11.8	26.89	Прочистка аналогично ппп 2з и с изреживанием ели в рядах

Примечание. Е – ель, С – сосна (*Pinus L.*), Б – береза (*Betula L.*), Ос – осина (*Populus tremula L.*), л.к. – лесные культуры, ест. – естественного происхождения.

Таблица 2. Характеристика погодных условий зимних периодов

Годы наблюдения	Сумма за зимний сезон		Сумма осадков / сумма температур
	осадков, мм	среднемесячных температур, °С	
Восточный склон			
2016–2017	147	–58.1	2.53
2017–2018	91	–48.9	1.86
2019–2020	145	–26.5	5.47
2020–2021	121	–58.1	2.08
2021–2022	145	–40.4	3.51
Западный склон			
2019–2020	186	–27.6	6.74
2020–2021	116	–56.7	2.05
2021–2022	148	–40.2	3.68

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение плотности снега между восточным и западным склонами Среднего Урала проведено на ппп за 3-летний период. В первые 2 года наблюдений (2020–2021 гг.) на лесных полянах установлено, что на западном склоне снег на 28–30 % плотнее, чем на восточном. Между склонами по этому показателю имеются статистически достоверные различия, обусловленные метаморфизмом снежного покрова (рис. 2). Разница в плотности снега между склонами за 3 года на лесных полянах составила в среднем 16 %. Эта дельта, относительно невысокая, оказывает серьезное влияние при учете снегозапасов на склонах. Плотность снега зависит от ряда факторов, среди которых немаловажную роль играют процессы метаморфизма, в свою очередь, определяющиеся элементами радиационного баланса, турбулентным теплообменом, испарением или конденсацией (Войтковский, 1989).

Следует отметить, что в зимнее время преобладают ветры западного, северо-западного направлений, т. е. рассмотрены наветренный и подветренный склоны.

Известно, что приход прямой солнечной радиации на склонах восточной и западной экспозиции имеет практически равные значения (Исаков, Шкляев, 2012). Тем не менее западные склоны несколько теплее, чем восточные. На восточные склоны солнечные лучи попадают в утренние часы, и основной расход энергии идет на прогревание дневной поверхности, а западные склоны освещаются во второй половине дня, когда поверхность уже прогрета. (Полякова, 2021), поэтому из-за незначительного инсоляционного воздействия на восточном склоне снег уплотняется в меньшей степени, чем на западном, хотя обе лесные поляны окружены лесом и условия инсоляции у них близкие.

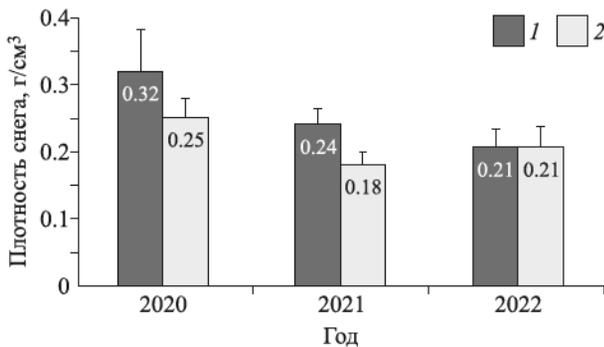


Рис. 2. Плотность снега на лесных полянах западного (1) и восточного (2) склонов Среднего Урала.

Плотность снега на лесных полянах склонов в 2022 г. не различалась. Снежный слой был однородным и состоял из крупнозернистых кристаллов. Вероятной причиной является наиболее низкая средняя температура воздуха в марте (–8.4 °С) 2022 г. В предыдущие годы она составляла в марте –6.3 °С (2020 г.) и –0.3 °С (2021 г.). В данной ситуации эквивалент талой воды на склонах зависит только от мощности снежного покрова.

Полог леса может менять характеристики снежного покрова под ним за счет потери радиационного тепла на кронах и малой интенсивности теплообмена благодаря ослаблению ветра в лесу (Данилик, 1975). Сравнение плотности снега под пологом проведено на участках с аналогичными лесохозяйственными мероприятиями: ппп 1в, 3в и 3ва (восточный склон) и 1з, 2з и 3з (западный склон). Следует отметить, что на перечисленных ппп нет абсолютной идентичности параметров древостоев (табл. 1), поэтому данные о плотности снега в насаждениях следует рассматривать как тенденцию. На всех вариантах на ппп отмечены различия между западным и восточным склонами при погодных условиях одних и тех же зимних сезонов. За период 3-летних наблюдений установлено, что в среднем на западном склоне под пологом снег плотнее на 8–12 %, на лесной поляне – на 16 %. При погодичном сравнении каждой ппп за 2 года (2020, 2021) разница в плотности снега между склонами колебалась от 6 до 26 % в сторону увеличения плотности на западном склоне, т. е. полог насаждений несколько снижает разницу между плотностью снега на склонах по сравнению с открытыми местами, где дельта составляет 28–30 %. Наиболее объективное представление о влиянии леса на соотношение плотности снега на склонах разной экспозиции дает соотношение этого показателя в междурядьях. На контрольных участках в междурядьях снег на западном склоне плотнее на 27 %, на ппп 2з он плотнее, чем на ппп 3в на 15 %, на ппп 3ва и 3з разница составила 10 %, т. е. при снижении плотности рядов в лесных культурах выравнивается микроклимат в насаждениях на склонах.

Для выявления ведущих факторов, определяющих дисперсию плотности снега под пологом леса, проведен факторный анализ (табл. 3).

Матрица признаков включала характеристики древостоев, погодных условий и экспозиции склонов.

В первоначальной матрице использовали все метеофакторы (сумма осадков, сумма темпера-

Таблица 3. Доля признака, определяющего дисперсию плотности снега в ельниках искусственного происхождения в выражении главных компонент

Признак	Фактор		
	1 (55 %)*	2 (24 %)	3 (14 %)
Экспозиция склона	0.03	0.50	0.20
Доля ели в составе древостоя	0.23	0.01	0.02
Полнота древостоя	0.22	0.15	0.06
Высота ели	0.25	0.02	0.01
Средний объем кроны ели	0.26	0.03	0.01
Сумма осадков / сумма температур	0.00	0.30	0.70

* Вклад фактора в дисперсию признака.

тур, отношение суммы осадков к сумме температур), но затем в результате анализа методом главных компонент они были редуцированы.

По результатам анализа выбрано три значимых фактора по критерию «каменистой осыпи». Каждый фактор состоит из суммы переменных, определяющих дисперсию группирующей (плотности снега). При интерпретации факторов, учитывая вклад переменных, нами установлено, что 55 % дисперсии плотности снега определяется биотическими компонентами матрицы. В первую очередь – это объем кроны и высота деревьев ели, затем – состав и полнота древостоя. Вклад экспозиции склона в фактор 2 (24 %) указывает на ее значимость для характеристики динамики плотности снега наряду с метеофакторами, вклад которых составляет около трети в факторе 2 и 0.7 в факторе 3. Таким образом выявлена ведущая роль древостоя, определяющая микроклимат под пологом в формировании

показателей плотности снега. Из абиотических факторов наибольшее влияние оказывает экспозиция склона и лишь затем метеофакторы зимних периодов. Аналогичное распределение факторов влияния на характеристики снежного слоя были нами получены при факторном анализе в естественных насаждениях (Толкач, Залесов, 2020).

На первый взгляд, полученные результаты противоречат модели А. А. Онучина и Т. А. Бурениной (1996), в которой значительная роль в формировании плотности снежного покрова отводится температуре воздуха, а по нашим данным, метеофакторы играют далеко не главную роль. Различия в понимании искомым зависимостей кроется в разном масштабе представленных анализов и в обобщении метаданных лесоводственных параметров древостоев, в том числе включение в анализ данных о плотности снега на лесных полянах, которые нивелируют влияние полога леса при формировании плотности снега. И наконец, авторы отмечают, что предложенная ими карта достаточно схематична и отражает общие закономерности изменения среднесезонных значений плотности снежного покрова.

Формирование плотности снега в насаждениях на западном и восточном склонах имеет свои особенности.

Западный макросклон. Плотность снега варьирует в широких пределах. На открытых участках коэффициент вариации в разные годы изменяется от 10.3 до 18.7 % (рис. 3, табл. 4).

Наиболее высоким он был в 2020 г., отличающемся многоснежной и мягкой зимой (см. табл. 2), вариабельность плотности снега на поляне была выше, чем на ппп по средним показателям

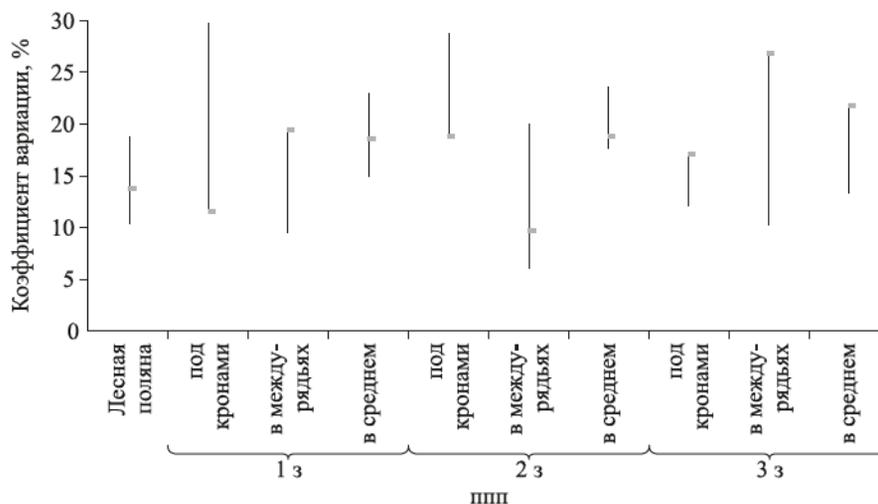


Рис. 3. Коэффициент вариации плотности снега на западном склоне.

Таблица 4. Плотность снега на западном склоне, г/см³

Пшп	2020 г.		2021 г.		2022 г.	
	$M \pm m$	V^*	$M \pm m$	V	$M \pm m$	V
Лесная поляна	0.32 ± 0.016 аА**	18.7	0.24 ± 0.006 бА	10.3	0.21 ± 0.007 сА	13.7
1з:						
под кронами	0.29 ± 0.018	17.5	0.25 ± 0.026	29.7	0.18 ± 0.007	11.5
в междурядьях	0.27 ± 0.010	9.6	0.28 ± 0.015	14.9	0.22 ± 0.016	19.5
в среднем	0.28 ± 0.011 бВс	14.9	0.26 ± 0.016 бАВ	23.1	0.20 ± 0.010 аА	18.5
2з:						
под кронами	0.24 ± 0.018	21.7	0.27 ± 0.030	28.8	0.15 ± 0.009	18.7
в междурядьях	0.29 ± 0.007	6.2	0.29 ± 0.020	20.0	0.19 ± 0.007	9.5
в среднем	0.26 ± 0.012 бВ	17.7	0.28 ± 0.017 бВ	23.5	0.17 ± 0.008 аВ	18.8
3з:						
под кронами	0.33 ± 0.015	12.1	0.24 ± 0.015	16.6	0.18 ± 0.011	17.1
в междурядьях	0.28 ± 0.011	11.1	0.22 ± 0.008	10.3	0.19 ± 0.019	26.7
в среднем	0.30 ± 0.011 бсА	13.4	0.23 ± 0.008 сА	14.0	0.18 ± 0.010 аВА	21.8

Примечание. Здесь и в табл. 5: V – коэффициент вариации. Буквы показывают статистически значимые различия между вариантами ($p < 0.05$): строчные – в строках, прописные – в столбцах.

телям. В остальные годы наблюдений диапазон изменений плотности снега на лесной поляне ниже, чем под пологом.

Коэффициенты вариации в 2021 и 2022 гг. составляли 10–13 % на поляне и 14–23 % в среднем на пшп. При дифференциации показаний плотности снега на пшп по местоположению – под кронами и в междурядьях, диапазон коэффициента вариации был соответственно 29.7 и 6.2 % в 2020 и 2021 гг. Как правило, коэффициент вариации плотности снега выше под кронами ели, чем в междурядьях. Это связано с сочетанием участков с фрагментарным задержанием снега и последующем уплотнении его при осыпании с крон деревьев, затенением кронами или, наоборот, проникновением солнечных лучей к поверхности снега. Разница между коэффициентами вариации плотности снега под кронами и в междурядьях зависит от сочетания погодных условий зимних периодов и от особенностей строения древостоя. Она может колебаться от 1 до 15.5 %. Наименьшие различия вариации плотности снега под кронами и в междурядьях отмечены на пшп 3з с разреженными рядами и полнотой 0.7 в первые 2 года наблюдений. Особенности погодных условий 2022 г. привели к увеличению вариабельности плотности снега в междурядьях на пшп за счет присутствия древесной растительности в междурядьях в одном случае (1з) и в связи с более изреженным пологом древостоя в другом (3з).

При сравнении сезонов наблюдений, но на одних и тех же пшп, плотность снега на лесной поляне различается на достоверно значимом

уровне ($p < 0.05$). Таким же образом данные по плотности снега погодично различаются на пшп 3з, т. е. в обоих случаях наблюдается отчетливая реакция на погодные условия зимних сезонов. На остальных пшп западного склона отсутствуют достоверно значимые различия ($p < 0.05$) между плотностью снега на одних и тех же участках в 2020 и 2021 гг., несмотря на различные характеристики метеоусловий зимних сезонов, т. е. существующий комплекс метеофакторов и влияние полога нивелируют различия между погодными условиями сезонов.

При сравнении плотности снега в одном и том же зимнем сезоне на разных пшп западного макросклона установлено, что достоверно значимые различия наблюдались в 2020 и 2021 гг. между показателями на пшп 2з и 3з за счет строения рядов лесных культур. В 2022 г. отмечены различия между плотностью снега на пшп 2з и 1з. При сравнении плотности снега под кронами и в междурядьях установлено (табл. 4), что, как правило, под кронами плотность снега была незначительно ниже, чем в междурядьях. Разница составляла 9–11 %, но в нескольких случаях – 22 %. Исключение составлял в 2020 и 2021 гг. участок с разреженными рядами ели (пшп 3з), а также в 2020 г. – участок с междурядьями, заросшими сопутствующими деревьями и кустарниками (пшп 1з). В первом и втором случаях плотность снега под кронами и в междурядьях была практически одинаковой. Лишь в 2020 г. на пшп 3з под кронами она была на 14 % выше, чем в междурядьях. По-видимому, таким образом проявилось влияние погодных условий исклю-

чительно теплой зимы и высокая разреженность полога.

При погодичном сравнении плотности снега на лесной поляне на ппп под кронами и в между-рядьях установлено, что, как правило, на поляне она выше на 3–19 % и только в 2021 г. практически сравнялась с плотность снега на ппп, где была на 0.5–1 % выше, чем на поляне.

Корреляционный анализ между выборками плотности снега (нестабильный, динамичный показатель) и биотическими, абиотическими факторами не обнаружил связи. Вполне понятно, что корреляционная матрица связи параметров древостоя и плотности снега за 3-летний период недостаточна, поскольку параметры древостоя статичны, в отличие от динамики плотности снега, которая обусловлена метеофакторами. При рассмотрении зависимости между плотностью снега, исходя из среднеарифметических показателей, и ряда метеоусловий зимних сезонов статистически достоверной корреляции не выявлено. Однако получены довольно высокие показатели корреляции с метеофакторами на лесной поляне и ппп 3. Коэффициенты корреляции составляли с суммой осадков 0.71 и 0.66, с суммой температур –0.62 и –0.56, с отношением сумм осадков и температур – 0.79 и 0.75 соответственно, на остальных ппп они не превышали 0.28.

Восточный склон. На восточном склоне коэффициент вариации плотности снега в разные годы и на различных ппп мог составлять от 3.2 до 31.0 % (табл. 4). На лесной поляне он колеблется от 11.2 до 14.5 %, с максимумом в 2018 г. Анализ погодичной динамики коэффициента

вариации средней плотности снега на ппп относительно вариации плотности снега на поляне показал, что отсутствует закономерность соотношения варьирования плотности снега на поляне и под пологом леса. В 13 случаях из 25 на ппп он выше, чем на открытом месте.

Как правило, он выше на ппп 3в и 3ва (чистые ельники), но в отдельные годы подобная ситуация наблюдается на остальных ппп.

При рассмотрении амплитуды колебаний плотности снега в зависимости от строения полога и соответственно его состава очевидны ее высокие значения под кронами и в целом на ппп чистых ельников искусственного происхождения (рис. 4).

Наименьшая амплитуда колебаний коэффициента вариации плотности снега наблюдалась на ппп 1ва с преобладанием лиственных пород. Между-рядья здесь практически не выражены за счет зарастания лиственными породами, ряды ели разрежены, т. е. особенности полога ппп 1ва выравнивают условия формирования и температурно-градиентного метаморфизма снежного покрова. При рассмотрении соотношения коэффициента вариации плотности снега под кронами ппп и в между-рядьях отмечена тенденция увеличения варибельности анализируемого показателя под кронами относительно между-рядий. Особенно явно она прослеживается в сезоны 2020 и 2021 гг. В течение всех лет наблюдений на ппп 2ва коэффициент вариации под кронами был выше, чем в между-рядьях, в 1.5–2 раза. Таким образом, как уже отмечалось ранее, под кронами деревьев ели создаются более неоднородные условия, чем в между-рядьях, в которых

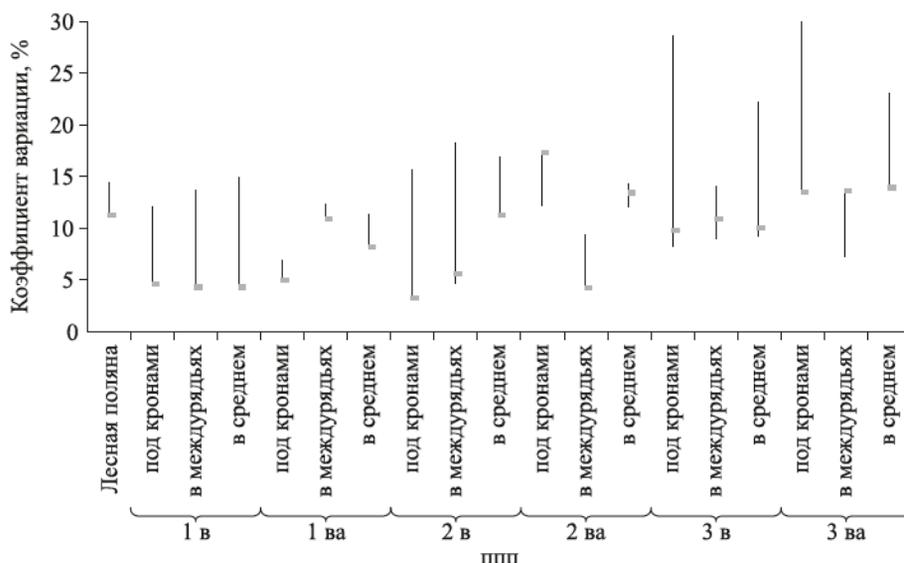


Рис. 4. Коэффициент вариации плотности снега на восточном склоне.

Таблица 5. Плотность снега на восточном склоне, г/см³

Ппп	2017г.		2018 г.		2020 г.		2021 г.		2022 г.	
	$M \pm m$	V	$M \pm m$	V	$M \pm m$	V	$M \pm m$	V	$M \pm m$	V
Лесная поляна	$0.22 \pm 0.007 \text{ dA}^{**}$	12.4	$0.17 \pm 0.007 \text{ aB}$	14.6	$0.25 \pm 0.007 \text{ bA}$	11.3	$0.18 \pm 0.005 \text{ aA}$	11.2	$0.21 \pm 0.007 \text{ dA}$	13.5
1ва: под кронами в междурядьях в среднем	- - $0.22 \pm 0.011 \text{ aA}$	- - 18.7	- - -	- - -	0.24 ± 0.005 0.27 ± 0.013 $0.25 \pm 0.007 \text{ bA}$	5.9 12.5 11.4	0.21 ± 0.006 0.22 ± 0.009 $0.21 \pm 0.005 \text{ aB}$	6.9 11.2 9.2	- - -	- - -
1в: под кронами в междурядьях в среднем	- - $0.23 \pm 0.007 \text{ aB}$	- - 12.0	- - -	- - -	0.23 ± 0.006 0.28 ± 0.014 $0.25 \pm 0.010 \text{ bA}$	7.0 13.7 15.0	0.20 ± 0.008 0.23 ± 0.009 $0.21 \pm 0.008 \text{ aB}$	12.1 10.2 13.9	0.23 ± 0.004 0.22 ± 0.004 $0.22 \pm 0.003 \text{ aAB}$	4.4 4.3 4.4
2ва: под кронами в междурядьях в среднем	- - $0.23 \pm 0.005 \text{ aJA}$	- - 9.4	- - $0.19 \pm 0.006 \text{ dA}$	- - 6.8	0.22 ± 0.010 0.25 ± 0.008 $0.24 \pm 0.007 \text{ cJA}$	12.2 8.0 12.2	0.19 ± 0.012 0.23 ± 0.007 $0.21 \pm 0.008 \text{ aB}$	15.9 9.4 14.4	0.25 ± 0.015 0.23 ± 0.004 $0.24 \pm 0.008 \text{ bJB}$	17.3 4.2 13.4
2в: под кронами в междурядьях в среднем	- - $0.22 \pm 0.006 \text{ aA}$	- - 10.0	- - -	- - -	0.24 ± 0.013 0.25 ± 0.005 $0.24 \pm 0.007 \text{ bDA}$	15.6 4.8 11.6	0.21 ± 0.012 0.23 ± 0.014 $0.22 \pm 0.010 \text{ adB}$	14.5 18.4 17.0	0.22 ± 0.002 0.23 ± 0.005 $0.22 \pm 0.003 \text{ aAB}$	3.3 5.6 5.1
3ва: под кронами в междурядьях в среднем	- - $0.25 \pm 0.007 \text{ bV}$	- - 11.2	0.19 ± 0.016 0.19 ± 0.034 $0.19 \pm 0.025 \text{ aAB}$	8.6 18.1 16.4	0.19 ± 0.023 0.25 ± 0.007 $0.23 \pm 0.013 \text{ bVA}$	31.0 7.3 23.1	0.18 ± 0.014 0.20 ± 0.009 $0.19 \pm 0.008 \text{ dA}$	21.7 13.1 17.5	0.21 ± 0.010 0.23 ± 0.012 $0.22 \pm 0.008 \text{ vAB}$	13.3 13.7 13.9
3в: под кронами в междурядьях в среднем	- - $0.25 \pm 0.007 \text{ adV}$	- - 10.7	0.19 ± 0.025 0.20 ± 0.021 $0.21 \pm 0.007 \text{ bA}$	10.1 16.4 13.8	0.24 ± 0.007 0.25 ± 0.008 $0.24 \pm 0.006 \text{ cDA}$	8.3 9.1 9.3	0.23 ± 0.023 0.24 ± 0.013 $0.23 \pm 0.013 \text{ bdB}$	28.8 14.1 22.2	- - -	- - -

солнечные лучи касаются снега совсем непродолжительное время. Однако соотношение коэффициента вариации плотности снега под кронами ппп и в междурядьях можно рассматривать лишь как тенденцию, так как временами может наблюдаться и обратная картина. Например, на ппп 1ва коэффициент вариации был ниже под кронами на 38 и 53 % в 2020 и 2021 гг.

Плотность снега на лесной поляне в разные годы составляла от 0.174 до 0.251 г/см³. На поляне достоверно значимые различия между ее значениями в 2017 и 2022 гг., 2018 и 2021 гг. не наблюдались. В паре 2018 и 2021 гг. погодные условия были близки, а идентичное формирование плотности снега в 2017 и 2022 гг., несмотря на значительные отличия рассмотренных погодных условий, указывает на возможное влияние дополнительных метеофакторов. Наличие лесного полога корректировало влияние метеофакторов зимних сезонов на плотность снега, однако на ппп 1в, 2в и 2ва с высокой долей лиственных в составе не было различий по плотности снега между сезонами 2017 и 2022 гг., а на ппп 3в – между сезонами 2018 и 2021 гг. В зависимости от особенностей строения полога древостоев при погодичном сравнении плотности снега на ппп идентичная плотность наблюдалась в 2017 и 2020 гг., 2017 и 2021 гг. на 4 из 6 ппп (табл. 5). Следовательно, полог леса нивелирует метеофакторы, определяющие плотность снега.

Для определения влияния особенностей строения полога древостоев на плотность снега провели ежегодное его сравнение между ппп. Установлено, что при погодных условиях 2018, 2020, 2022 гг. не отмечено статистически достоверной разницы ($p < 0.05$) плотности снега между вариантами в среднем на ппп.

В 2020 г. плотность снега на всех ппп и на лесной поляне также статистически достоверно не различалась (табл. 5). В 2017 г. достоверно значимые различия отмечены на лесной поляне, на ппп с присутствием лиственных пород в пологе и с чистыми ельниками (ппп 3в и 3ва). В 2021 г., напротив, идентичная плотность снега была на поляне и в ельнике с изживанием в рядах. Между остальными ппп в 2021 г. различий по плотности снега не было.

Как правило, на поляне на восточном склоне, в отличие от западного, плотность снега ниже (3–29 %), чем под пологом древостоев на ппп, за исключением 2020 г., когда она была на 3–10 % выше под кронами и в междурядьях на восточном склоне, как и на западном, в междурядьях снег плотнее. В процентном отношении диа-

пазон разницы в плотности составляет от 3 до 24 %. Среднее арифметическое и медиана разницы в плотности снега под кронами и в междурядьях совпадают и составляют 9 %.

Корреляционный анализ между метеорологическими факторами и данными средней плотности снега на ппп восточного склона показал высокую достоверную связь между плотностью снега на поляне и ппп 1ва (0.90–0.99) и отношением сумм осадков к зимним температурам. Остальные коэффициенты корреляции, хотя и высокие (порядка 0.6–0.9), не являются статистически достоверными. Полученные корреляции, на первый взгляд, не соответствуют данным, представленным в табл. 5, и сравнительному анализу плотности снега под пологом насаждений, изложенному выше. Основная причина в том, что рассмотрены зависимости между плотностью снега и метеорологическими факторами на каждой ппп, т. е. параметры древостоя статичны. Несмотря на отсутствие достоверных значений коэффициентов, отметим лишь как тенденции прямо пропорциональную высокую корреляцию плотности снега с суммой осадков зимнего периода на всех ппп, кроме 2в (доля ели в формуле состава соответствует 3); высокую обратно пропорциональную с суммой температур на всех ппп, кроме ничтожно низкой в чистых ельниках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, при всей сложности выявления закономерности динамики плотности снега под пологом лесных насаждений можно прийти к некоторым выводам. Наибольшее влияние на дисперсию плотности снега оказывают параметры деревьев ели, полнота и состав древостоев. Плотность снега на западном макросклоне Среднего Урала на лесопокрытой территории выше, чем на восточном. Наибольшая разница между склонами в плотности снега наблюдается на лесных полянах, наименьшая – под кронами ели. На западном склоне отмечено более дифференцированное влияние строения полога на плотность снега, чем на восточном, при разных погодных условиях сезонов. При статичных и специфических особенностях строения полога прослеживается влияние метеофакторов на плотность снега. Эта зависимость более значительная на восточном склоне.

Дальнейшие исследования следует направить на расширение базы эмпирических данных динамики плотности снега под пологом леса

с целью выявления возможной закономерности влияния таксационных характеристик древостоев и метеорологических характеристик зимних сезонов на этот показатель. В случае выявления устойчивых закономерностей, возможно повышение точности прогнозов снегозапасов под пологом насаждений.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Войтковский К. Ф. Лавиноведение. М.: Изд-во МГУ, 1989. 158 с.
- Воронков Н. А. Роль лесов в охране вод. Л.: Гидрометеондат, 1988. 286 с.
- Гапаров К. К. Динамика снегонакопления в еловых насаждениях // Лесоводственные и лесокультурные исследования в Кыргызстане. Бишкек: НАН Кыргызской Респ. Ин-т леса и ореховодства им. П. А. Гана, 2006. Вып. 19. С. 24–31.
- ГОСТ Р ИСО 4355-2016. Национальный стандарт Российской Федерации. Основы проектирования строительных конструкций. Определение снеговых нагрузок на покрытия. Дата введения 01.07.2017. М.: Стандартинформ, 2017. 58 с.
- Данилик В. Н. Снегонакопление, снеготаяние и сток в горных темнохвойных лесах Среднего Урала // Леса Урала и хоз-во в них. 1975. Вып. 8. С. 77–92.
- Исаков С. В., Шкляев В. А. Оценка поступления солнечной радиации на естественные поверхности с применением геонформационных систем // Геогр. вестн. 2012. № 1 (20). С. 72–80.
- Казакова Е. В. Ежедневная оценка локальных значений и объективный анализ характеристик снежного покрова в рамках системы численного прогноза погоды COSMO-RU: автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук: 25.00.30. М.: Гидрометцентр России, 2015. 24 с.
- Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: Урал. науч. центр АН СССР, 1973. 175 с.
- Кренке А. Н., Китаев Д. М., Турков Д. В. Изменения снежного покрова и их климатическая роль // Криосфера Земли. 1997. Т. 1. С. 39–46.
- Крестовский О. И. Влияние вырубок и восстановления лесов на водность рек. Л.: Гидрометеониздат. 1986. 119 с.
- Мишон В. М. Теоретические и методические основы оценки ресурсов поверхностных вод в зонах недостаточного и неустойчивого увлажнения Европейской части России: автореф. дис. ... д-ра геогр. наук: 25.00.27. Воронеж: Воронеж. гос. пед. ун-т, 2007. 40 с.
- Мурашев С. И., Рутковский В. И. Методика изучения снегового режима в лесах // Тр. ВНИИЛХ. 1940. Вып. 14. 32 с.
- Николаева С. А., Панов А. Н. Структура снежного покрова под пологом лиственно-сосновых сообществ на Обь-Томском междуречье // Климатология и гляциология Сибири: Материалы Междунар. науч.-практ. конф., Томск, 16–20 октября 2012 г. Томск: ЦНТИ, 2012. С. 177–179.
- Онучин А. А., Буренина Т. А. Пространственно-временная динамика плотности снежного покрова на территории Северной Евразии // Метеорол. и гидрол. 1996. № 12. С. 101–111.
- Полякова Е. В. Геоэкологический анализ территории Севера Русской плиты средствами цифрового моделирования рельефа: возможности и практическое применение: автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук: 1.6.21. Архангельск: Фед. нссл. центр компл. изуч. Арктики, 2021. 38 с.
- Толкач О. В., Залесов С. В. Снегонакопление под пологом леса на Среднем Урале // Геогр. и природ. ресурсы. 2020. № 1 (160). С. 106–112.
- Толкач О. В., Терехов Г. Г., Залесов С. В., Фрейберг И. А., Соловьев В. М. Формирование снегозапасов в еловых насаждениях искусственного происхождения на Среднем Урале // Естеств. и тех. науки. 2019. № 11 (137). С. 188–191.

DENSITY OF SNOW UNDER THE CANOPY OF ARTIFICIAL SPRUCE STANDS IN THE MIDDLE URALS

O. V. Tolkach, G. G. Terekhov, N. N. Terinov

*Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

E-mail: tolkach_o_v@mail.ru, terekhov_g_g@mail.ru, n_n_terinov@mail.ru

The comparison of snow density in small open spaces adjacent to forest stands and under the canopy of spruce stands located on the macroslopes of the Middle Urals of the eastern and western expositions was carried out. It was found that the density of snow in open spaces on the western macroslope is usually higher than on the eastern one. The forest canopy somewhat reduces the difference in the amount of snow density observed between forest clearings, but maintains a tendency of increased density on the western slope. On the western and eastern slopes, there is a higher variation in snow density under the canopy of stands than in forest clearings and a more significant variation under the crowns of spruce (*Picea* A. Dietr.) than in the aisles. On the eastern slope, the dynamics of snow density in forest clearings over the years of observations has no indisputable connection with the sum of temperatures and precipitation of winter periods. On the western slope, when comparing between the observation seasons, the snow density in the forest clearing differs at a reliable significant level ($p < 0.05$). The canopy of the forest can regulate the peculiarities of weather conditions, and most often, there is no statistically significant inter-seasonal dynamics of snow density on the permanent trial square of both slopes. A comparison of the snow density under the crowns and in the aisles showed that both on the eastern and western slopes the snow in the aisles is denser. Also, within the season, both on the eastern slope and on the western slope, the peculiarity of the canopy structure of the stand does not create conditions for the formation of snow density significantly different between the permanent trial square. Except for some years when differences are observed on the eastern slope between the density of snow on the permanent trial square with a predominance of the birch proportion in the composition formula and permanent trial square with pure spruce forests.

Keywords: *spruce forest crops, macroslopes, exposure, snow density.*

How to cite: *Tolkach O. V., Terekhov G. G., Terinov N. N. Density of snow under the canopy of artificial spruce stands in the Middle Urals // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 78–89 (in Russian with English abstract and references).*

УДК 58.009:631.526:634.23

НАТУРАЛИЗАЦИЯ КАК ИНСТРУМЕНТ ПОВЫШЕНИЯ АДАПТИВНОСТИ В БУДУЩИХ СОРТАХ ВИШНИ ВОЙЛОЧНОЙ

М. С. Лёзин^{1, 2}, В. А. Лёзина²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

²Уральский государственный аграрный университет
620075, Екатеринбург, ул. Карла Либкнехта, 42

E-mail: Lezin-misha@mail.ru, vera.sevryuckova@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.05.2023 г.

Натурализирующиеся растения характеризуются как сокращением генофонда в сравнении с генетическим разнообразием этих же видов в естественном ареале, так и накоплением новых адаптационных признаков. Вишня войлочная (*Prunus tomentosa* Thunb.), с одной стороны, демонстрирует неустойчивость к подопреванию в условиях г. Екатеринбурга, с другой – проявляет склонность к натурализации в окрестностях г. Челябинска. Изучение изменчивости растений в местах натурализации вишни войлочной по массе, окраске плода, длине плодоножки показало, что ценность таких популяций для выделения новых отборных форм не уступает селекционному саду, заложенному из семян, полученных от свободного опыления в сортовых насаждениях вишни войлочной. Только растения, прошедшие естественный отбор в природе, могут характеризоваться более высоким адаптационным потенциалом. Диапазон изменчивости по массе плода для всех изученных растений в местах натурализации составил от 0.57 до 2.16 г, в селекционном саду – от 0.62 до 2.20 г. Наибольшая средняя масса плода в 2021 г. отмечена для сорта Натали – 4.1 г, но в предыдущие и последующие годы наблюдений она не достигала таких значений. В натурализирующихся популяциях не обнаружены растения с темно-бордовой окраской плода, свойственной сорту Даманка. В селекционном саду такая окраска плода встречалась, но масса плода значительно меньше, чем у сорта Даманка. У сортов, в том числе часть из которых получена с помощью интрогрессивной гибридизации с видами войлочной вишни и луизеании вязолистной (*Louiseania ulmifolia* (Franch.) Pachom. syn. *Prunus ulmifolia* Franch.), не отмечено увеличение длины плодоножки, свойственной принявшим в создании сортов видам. На отдельных очагах натурализации встречались растения с большей длиной плодоножки, чем у существующих сортов.

Ключевые слова: масса плода, диапазон изменчивости, длина плодоножки, темно-бордовая окраска плода, гибрид.

DOI: 10.15372/SJFS20240110

ВВЕДЕНИЕ

Перенос растений из естественной среды обитания в культуру неизбежно снижает богатство генофонда в интродукционной популяции. Этому могут способствовать как целенаправленный отбор особей по желаемым признакам, непреднамеренный отбор или гибель непригодных к новым условиям выращивания особей. Еще большей деградации генофонда от первоначального состояния могут подвергаться натурализирующиеся виды (Дорогина и др., 2014;

Эбель и др., 2014; Байкова и др., 2016; Thomas et al., 2022; Zhao et al., 2022).

Проведенные молекулярно-генетические исследования на инвазивных видах для многих объектов изучения позволили выявить уменьшение генофонда в сравнении с генетическим разнообразием этих же видов в естественном ареале. При этом для отдельных видов тенденции к снижению генетического разнообразия не отмечается (Dlugosch, Parker, 2008). По мнению некоторых исследователей (Allendorf, Lundquist 2003; Гергия и др., 2019), длитель-

ное пребывание в новой естественной среде обитания (на протяжении около 100 лет), перекрестное опыление и свободное, не подверженное вмешательству человека размножение способствует накоплению новых адаптационных признаков. Изменчивость в новой среде обитания и адаптация, по мнению исследователей (Dlugosch, Parker, 2008), способствуют формированию генетического разнообразия в новых местообитаниях.

Вишня войлочная (*Prunus tomentosa* Thunb.) – невысокий раскидистый листопадный кустарник высотой от 1 до 3 м. Плод – сочная костянка. Естественным образом произрастает в Северо-Восточном и Центральном Китае, Корее и Японии. На территории России является интродуцированным видом, представляющим преимущественно интерес как плодовая культура для приусадебного садоводства в остепненных регионах юга Сибири, Урала, а также Европейской территории России. В условиях Сибири и Урала вишня войлочная особо ценится за высокую зимостойкость, скороплодность, стабильную по годам урожайность плодов с гармоничным приятным вкусом, напоминающим плоды среднерусских, не зимостойких в местных условиях сортов вишни обыкновенной (*P. cerasus* L.) (Матюнин, 2016).

Для выращивания вишни войлочной в промышленных объемах необходимо улучшить ряд технических характеристик, таких как мокрый отрыв плода от плодоножки, короткая плодоножка, мелковатый размер плода, плохая отделяемость косточки от мякоти и др. Работа в этом направлении ведется как с привлечением в межвидовую и межродовую гибридизацию видов луизеании вязолистной (*Louiseania ulmifolia* (Franch.) Pachom. syn. *Prunus ulmifolia* Franch.) и вишни песчаной (син. карликовой) (*P. pumila* L.) и реже – некоторых других видов, так и зачастую традиционными подходами, пересевая лучшие сорта и проводя оценку в селекционном саду (Шевченко и др., 2010; Бученков, 2016; Матюнин, 2016; Ладыженская и др., 2022).

Одним из первостепенных экологических факторов, сдерживающих успешное выращивание вишни войлочной, является неустойчивость к подпреванию растений в условиях глубокого снегового покрова или избыточного увлажнения почв (Паутова и др., 2011; Еремин Г. В., Еремин В. Г., 2015; Бученков, 2016; Матюнин, 2016). Демонстрируя недостаточную адаптированность к условиям выращивания, вишня войлочная проявляет склонность к натурализации

в самых различных местах культигенного ареала (Vincent, Cusick, 1998; Weakley, 2005; Янков, 2018; Шауло и др., 2022). Такая тенденция прослеживается и по личным наблюдениям. В личном саду в непосредственной близости от исследуемой в работе популяции «Березовый лес в Саргазах» наблюдается периодический выпад от подпревания сортовых посадок в зоне частичного затенения березовым лесом, в то время как в самом лесу растения встречаются разного возраста и нормального состояния.

Цель настоящей работы – оценка натурализующихся популяций как источника адаптированных к местным условиям отборных форм с улучшенными хозяйственно ценными признаками.

Натурализация войлочной вишни широко распространена на территории культигенного ареала вида. При этом с хозяйственной точки зрения оценка растений в таких очагах распространения не проводилось. На территории Челябинской области в натурализовавшихся популяциях удавалось выявить перспективные образцы, по качеству плодов не уступающие перспективным образцам, выделенным в селекционном саду.

При отсутствии существенных различий в диапазоне изменчивости хозяйственно ценных признаков в натурализующихся популяциях и искусственно созданных селекционных садах появляется возможность проводить внутривидовой отбор без отчуждения территории под селекционные сады и многолетний долгосрочный уход за ними. Отборные формы могут обладать повышенной адаптацией к местным условиям.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Натурализующиеся популяции вишни войлочной и растений изучались в селекционном саду Челябинского государственного сортоиспытательного участка по плодовым и ягодным культурам (сортоучасток) на территории предприятия ООО «НПО «Сад и огород» в 2021 г. С растений в селекционном саду в учет отбиралось по 50 плодов. В натурализующихся популяциях объем выборки снижен до 25 плодов в связи с неодинаковой продуктивностью растений и отчасти сбором плодов населением. Данные об объеме выборок и местах изучения натурализующихся популяций войлочной вишни представлены в табл. 1.

Небольшой объем выборки в популяциях около пос. Саргазы обусловлен в предшествую-

Таблица 1. Численность выборок и локации изучаемых натурализирующихся популяций

Популяция	Местоположение, с. ш. / в. д.	Число учетных особей
Селекционный сад на сортоучастке	55°368' / 61°954'	155
Сортоопыт на сортоучастке	55°359' / 61°962'	–
Парк	55°289' / 61°884'	30
Заправка	55°275' / 61°868'	30
Баландино	55°357' / 61°486'	30
Лес в Саргазах:		
сосновый	55°016' / 61°223'	10
березовый	55°016' / 61°209'	6

щих годах выгоранием лесной подстилки весенними лесными пожарами и сильной деградацией растительности занимаемого яруса.

Оценка хозяйственной ценности изменчивости натурализирующихся растений проведена с сортами и отборными формами вишни войлочной, полученными в 2010 г. от авторов – В. П. Царенко и М. Н. Матюнина – и высаженными по методике сортоиспытания на сортоучастке. Известно, что часть сортов являются гибридами с вишней песчаной (син. карликовой) во 2–4-м поколении (Сладкая, Даманка, Лето, Восточная, Царевна и др.). Также в сортоопыте высажена форма ГД 8–30 от М. Н. Матюнина, представляющая собой гибрид с луизеанией вязолистной во втором поколении. Межвидовые гибриды характеризуются нормальной урожайностью. Создание сортов от межвидового гибрида Песчаной войлочной № 1 начато еще в 30–40-х годах XX в. Смогли ли гибридные формы дать начало натурализации войлочной вишни в окрестностях Челябинска или натурализации способствовали образцы негибридного происхождения, на данный момент не известно.

Доверительный интервал рассчитан как среднее арифметическое $\pm 2.576S\bar{x}$. Доверительный интервал, рассчитанный как умножение стандартной ошибки (стандартное отклонение) на 2.576, позволяет с 95%-й степенью вероятности утверждать о принадлежности какой-то выборки ко всей совокупности, если значения средних арифметических не выходят за диапазон доверительного интервала (Программа..., 1999). В связи с тем, что нередко в качестве доверительного интервала приводят стандартное отклонение S , для удобства изучения результатов исследований нами отдельно приводится и данный показатель.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При оценке хозяйственной полезности растений из секции мелкоплодных вишен (*Microcerasus* (Spach) C. K. Schneid.) масса плода первостепенна. По данным сортоиспытания в 2021 г., наибольшей (4.1 г) она была у сорта вишни войлочной Натали, который значительно отличался по этому показателю от других испытываемых сортов. При этом в остальные годы сортоиспытания достаточно часто масса плода была примерно такой же, как у сорта Царевна (рис. 1).

Изменчивость сортов по массе плода варьировала от 0.82 г (сорт Новоселка) до 4.1 г: в селекционном саду она колебалась от 0.62 до 2.20 г, для исследованных образцов в нату-

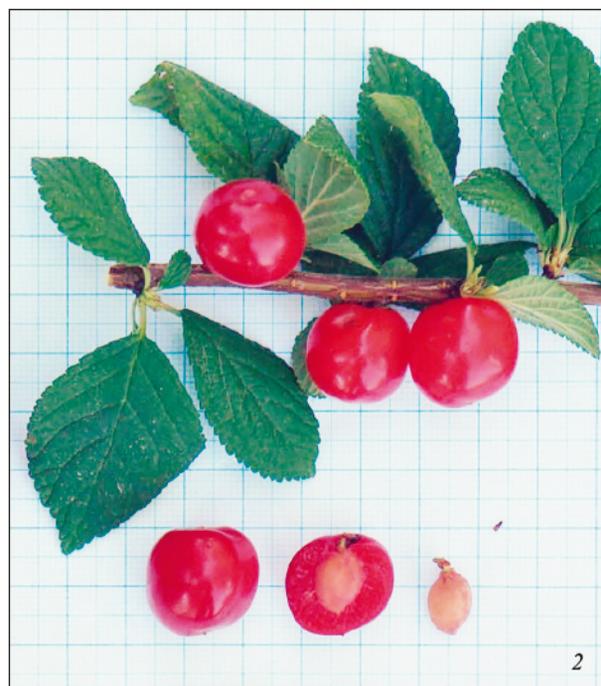


Рис. 1. Сопоставление размера плода самого крупноплодного сорта Натали (2) с одним из самых мелкоплодных сеянцев (1) в селекционном саду.

Таблица 2. Крупноплодность исследуемых выборок вишни войлочной

Популяция или группировка растений	$M \pm m$	Max	Min	V, %	S
Сортопытг	1.95 ± 0.35	4.1	0.82	38.4	0.75
Селекционный сад	1.30 ± 0.06	2.20	0.62	22.4	0.29
Все натурализовавшиеся образцы	1.23 ± 0.07	2.16	0.57	24.1	0.29
По группам:					
парк Миасское	1.03 ± 0.13	1.75	0.57	28.1	0.29
заправка	1.42 ± 0.10	2.16	1.08	15.9	0.23
Баландино	1.24 ± 0.11	1.72	0.72	19.9	0.24
Саргазы:					
сосновый лес	1.29 ± 0.27	1.77	0.72	26.9	0.35
березовый лес	1.21 ± 0.16	1.45	1.0	13.6	0.16

рализующихся популяциях – от 0.75 до 2.16 г (табл. 2).

Диапазоны изменчивости массы плода растений из натурализующихся популяций и растений из селекционного сада практически совпадают, уменьшаясь на 0.04 г по максимальному и минимальному значению для представителей натурализующихся популяций. И диапазоны значений, и средние арифметические выборок с учетом доверительного интервала с вероятностью 95 % позволяют судить о принадлежности выборок к общей совокупности. При этом отдельные выборки натурализующихся популяций не удается с указанной достоверностью отнести к общей совокупности, что может быть обусловлено малыми выборками или воздействием внешних факторов, например лесными пожарами.

Для выборок по растениям, исследуемым в местах натурализации, и из селекционного сада характерно распределение растений по мас-

се плода с образованием выраженного пика на диаграмме (рис. 2). Диапазоны изменчивости и плотность распределения образцов по массе плода практически аналогичны для выборок селекционный сад и натурализующиеся популяции. В выборке по сортам не наблюдается характерного пика наибольшего накопления по генотипам в определенном диапазоне массы плода.

Значительное увеличение диапазона изменчивости по массе плода обусловлено происхождением многих сортов с помощью интрогрессивной гибридизации с вишней карликовой и реже – с луизеанией вязолистной (*Louiseania ulmifolia* (Franch.) Pachom. syn. *Prunus ulmifolia* Franch.).

Насыщающие скрещивания или свободное опыление таких гибридов в насаждениях вишни войлочной в течение нескольких поколений привело к тому, что визуально морфологическое сходство с вишней песчаной (син. карликовой)

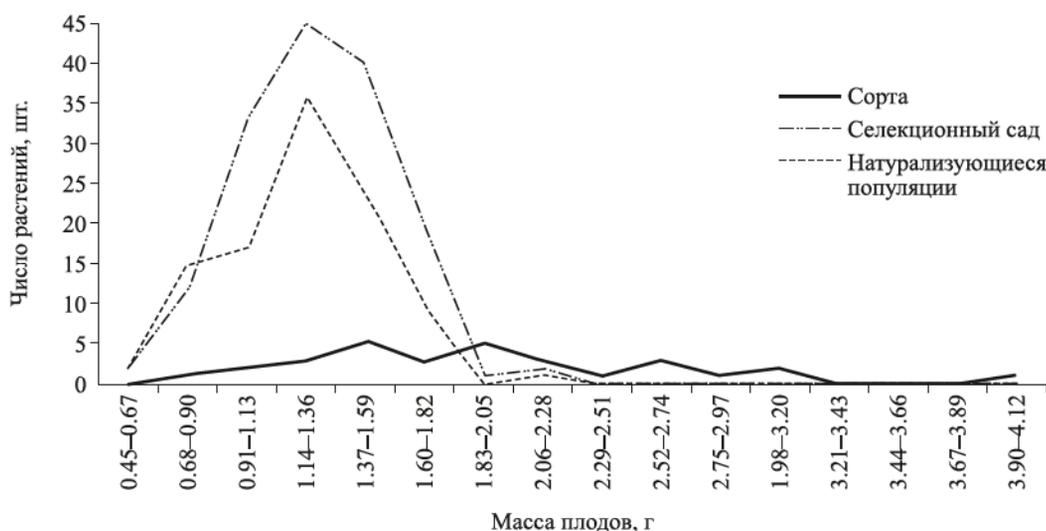


Рис. 2. Зависимость числа растений от массы плодов в разных выборках.

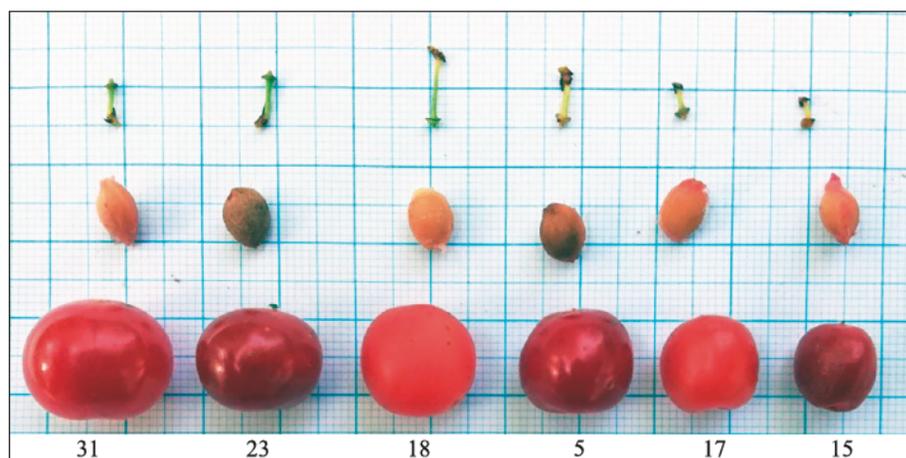


Рис. 3. Изменчивость растений войлочной вишни по размеру плода и косточки, длине плодоножки и окраске плода в популяции Заправка.

или луизеанней вязолистной практически не наблюдается.

В естественном ареале масса плода составляет 0.6–1.5 г (Flora..., 2003). В натурализующихся популяциях наблюдается ее увеличение. Также в натурализующихся популяциях встречаются растения с плодами бордовой и карминовой окраски (рис. 3).

Растений с темно-бордовой, почти черной окраской плодов, свойственных сорту Даманка, не обнаружено в натурализующихся популяциях. В селекционном саду такие растения выяв-

лены, но из-за мелкоплодности не представляют хозяйственной ценности.

Короткая плодоножка войлочной вишни – признак, который предполагалось улучшить вовлечением в селекцию видов вишни песчаной (син. карликовой) и луизеании, у которых она значительно длиннее.

Изменчивость длины плодоножки вишни карликовой, по нашим данным, составляет от 9 до 20 мм (рис. 4).

По результатам проведенных исследований, длина плодоножки вишни войлочной значительно короче, и диапазон изменчивости меньше. Максимальные значения длины плодоножки у сортов вишни войлочной, полученных как от ее внутривидовых скрещиваний, так и с участием вишни песчаной (син. карликовой) и луизеании вязолистной, оказались меньше, чем у растений из натурализовавшихся популяций (табл. 3).

Наибольшая длина плодоножки получена в популяции парк Миасское. Для данной выборки отмечено наибольшее среднее значение, в дове-



Рис. 4. Изменчивость вишни песчаной (син. карликовой) по длине плодоножки.

Таблица 3. Длина плодоножки исследуемых выборок вишни войлочной

Популяция или группировка растений	$M \pm m$	Max	Min	V, %	S
Сортоопыт	4.6 ± 0.31	6	4	14.4	0.67
Парк Миасское	6.0 ± 0.73	10	4	24.8	1.49
Заправка	5.1 ± 0.21	6	4	8.8	0.45
Баландино	4.7 ± 0.32	6	3	14.3	0.67
Саргазы:					
сосновый лес	4.8 ± 0.61	6	3	16.4	0.79
березовый лес	5.2 ± 0.39	6	5	7.9	0.41

рительный интервал которого не входят средние значения остальных выборок. Это обусловлено тем, что в выборке отмечено 9 растений из 30 исследованных, у которых длина плодоножки превосходит максимальное значение 6 мм для других выборок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Диапазоны изменчивости растений по массе плода в натурализующихся популяциях превосходят изменчивость вида по этому признаку в естественном ареале, но практически соответствуют значениям, полученным в селекционном саду. Наиболее крупноплодные растения, выделенные в селекционном саду от растений, полученных при свободном опылении в сортовых насаждениях, по массе плода аналогичны наиболее крупноплодным образцам в натурализующихся популяциях. Для получения адаптированных сортов с массой плода 2.0–2.3 г, с наиболее темной карминовой или бордовой окраской плода и обычной плодоножкой нет необходимости отчуждать территорию и ресурсы на создание селекционных садов из семян свободного опыления. Такие насаждения не имеют преимущества перед растениями из местной флоры. Получение аналогов современным лучшим сортам возможно только при контролируемой гибридизации лучших сортов с интересными признаками. По среднестатистическим показателям качества плодов для создания новых адаптированных сортов использование натурализующихся популяций может дать ожидаемый результат. При переносе растений из флоры в культуру можно ожидать частичное увеличение массы плода в связи с более благоприятными условиями произрастания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байкова Е. В., Фершалова Т. Д., Карпова Е. А., Цыбуля Н. В., Набиева А. Ю. Изучение интродукционной коллекции рода *Begonia* (Begoniaceae) в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (Новосибирск) // Раст. мир Азиат. России. 2016. № 4 (24). С. 88–97.

Бученков И. Э., Рышкель И. В., Рышкель О. С. Хозяйственно ценные признаки межсортовых гибридов *Cerasus tomentosa* Thub // Вестн. Баранович. гос. ун-та. Сер. «Бiol. науки. Сельск. науки». 2016. № 4. С. 85–90.

Гергия Л. Г., Абрамова Л. М., Айба Э. А., Мустафина А. Н. Некоторые особенности биологии инвазивного вида *Erigeron annuus* L. в Абхазии // Вестн. Перм. гос. ун-та. Сер.: Biol. 2019. № 4. С. 369–375.

Дорогина О. В., Елисафенко Т. В., Нечепуренко С. Б., Ачилова А. А., Ямтыров М. Б. Опыт реставрации популяций *Hedysarum thymum* (Fabaceae) в Горном Алтае // Раст. мир Азиат. России. 2014. № 3 (15). С. 81–86.

Еремин Г. В., Еремин В. Г. Использование генофонда дикорастущих видов рода *Prunus* L. в селекции клоновых подвоев косточковых культур // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. 2015. Т. 176. № 4. С. 416–428.

Ладыженская О. В., Донских В. Г., Аниськина Т. С., Симахин М. В. Изменчивость отборной формы вишни войлочной (*Prunus tomentosa* Thunb) в Московском регионе // Вестн. Мичурин. гос. агр. ун-та. 2022. № 4 (71). С. 102–107.

Матюнин М. Н. Биологические особенности и селекция косточковых культур в Горном Алтае / ФГУП «Горно-Алтайское». Горно-Алтайск: Мин-во сельск. хоз-ва Респ. Алтай, 2016. 344 с.

Паутова Н. В., Лызлова Н. Н., Овчинникова И. Н. Адаптационные особенности и ресурсный потенциал видов рода *Cerasus* Juss., интродуцированных в Республике Коми // Плодоводство и ягодоводство России. 2011. Т. 28. № 2. С. 138–144.

Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / Под общ. ред. акад. РАСХН Е. Н. Седова и д-ра с.-х. наук Т. П. Огольцовой. Орел: ВНИИ селекции плодовых культур, 1999. 608 с.

Шауло Д. Н., Зыкова Е. Ю., Шмаков А. И., Тутицына Н. Н., Артемов И. А., Сонникова А. Е., Самбуу А. Д., Эрст А. С. Флористические находки в Тыве и на юге Красноярского края (бассейн Верхнего Енисея) // Turczaninowia. 2022. Т. 25. № 1. С. 166–174.

Шевченко С. М., Сорокопудов В. Н., Навальнева И. А. Интродукция вишни войлочной в ботаническом саду Белгородского государственного университета // Вестн. КрасГАУ. 2010. № 7 (46). С. 39–43.

Эбель А. Л., Стрельникова Т. О., Куприянов А. Н., Аненхон О. А., Анкипович Е. С., Антипова Е. М., Верхозина А. В., Ефремов А. Н., Зыкова Е. Ю., Михайлова С. И., Пликина Н. В., Рябовол С. В., Силантьева М. М., Степанов Н. В., Терехина Т. А., Чернова О. Д., Шауло Д. Н. Инвазивные и потенциально инвазивные виды Сибири // Бюл. Гл. бот. сада. 2014. № 1 (200). С. 52–62.

Янков Н. В. К участию древесных Rosaceae во флоре Самарской области – таксономические и биоэкологические аспекты // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27. № 4–1. С. 174–180.

Allendorf F. W., Lundquist L. L. Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species // Conserv. Biol. 2003. V. 17. N. 1. P. 24–30.

Dlugosch K. M., Parker I. M. Founding events in species invasions: Genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions // Mol. Ecol. 2008. V. 17. N. 1. P. 431–449.

Flora of China. Pittosporaceae through Connaraceae / Zhengyi Wu, Raven P. H., Hong De Yuan (Eds.). V. 9. St. Louis: Missouri Bot. Garden Press, 2003. 496 p.

Thomas G., Sucher R., Wyatt A., Jiménez I. Ex situ species conservation: Predicting plant survival in botanic gardens based on climatic provenance // Biol. Conserv. 2022. V. 265. Article 109410.

Vincent M. A., Cusick A. W. New records of alien species in the Ohio vascular flora // Ohio J. Sci. 1998. V. 98. N. 2. P. 10–17.

Weakley A. S. Change over time in our understanding the flora of the southeastern United States: implications for plant systematics, bioinformatics, and conservation. PhD Dis.

Nicholas School Environ. Earth Sci., Duke Univ., 2005. 3240 p.

Zhao X., Chen H., Wu J., Ren H., Wei J., Ye P., Si Q. Ex situ conservation of threatened higher plants in Chinese botanical gardens // Global Ecol. Conserv. 2022. V. 38. Iss. 2. Article e02206.

NATURALIZATION AS A TOOL TO INCREASE ADAPTABILITY IN FUTURE VARIETIES OF FELT CHERRIES

M. S. Lezin^{1, 2}, V. A. Lezina²

¹ Central Siberian Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Zolotodolinskaya str., 101, Novosibirsk, 630090 Russian Federation

² Ural State Agrarian University
Karl Liebknecht str., 42, Yekaterinburg, 620075 Russian Federation

E-mail: Lezin-misha@mail.ru, vera.sevryuckova@yandex.ru

Naturalizing plants are characterized by both a reduction in the gene pool in comparison with the genetic diversity of the same species in the natural range, and the accumulation of new adaptive traits. Nanking cherry (*Prunus tomentosa* Thunb.) on the one hand, it demonstrates instability to support in the conditions of Yekaterinburg, on the other hand, it shows a tendency to naturalize in the vicinity of Chelyabinsk. The study of the variability of plants in the places of naturalization of Nanking cherry by weight, fruit color, and peduncle length showed that the value of such populations for the selection of new selected forms is not inferior to the breeding garden laid from seedlings obtained from free pollination in varietal plantations of Nanking cherries. Only plants that have undergone natural selection in nature can be characterized by a higher adaptive potential. The range of variability in fruit weight for all studied plants in naturalization sites ranged from 0.57 to 2.16 g. In the breeding garden – from 0.62 to 2.20 g. Among the varieties, the highest average fruit weight in 2021 was noted for the Natalie variety 4.1 g, but in previous and subsequent years of observations did not reach such values. In the naturalizing populations, no plants with the maroon color of the fruit characteristic of the Damanka variety were found. In the breeding garden, such a fruit color was found, but the weight of the fruit is much less than that of the Damanka variety. The varieties, including some of which were obtained by introgressive hybridization with the species of Nanking cherry and *Louiseania ulmifolia* (*Louiseania ulmifolia* (Franch.) Pachom. sin. *Prunus ulmifolia* Franch.), did not show an increase in the length of the peduncle, characteristic of the species that took part in the creation of varieties. Plants with a longer peduncle length than those of existing varieties were found at individual centers of naturalization.

Keywords: fruit mass, range of variability, peduncle length, maroon fruit color, hybrid.

How to cite: Lezin M. S., Lezina V. A. Naturalization as a tool to increase adaptability in future varieties of felt cherries // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 90–96 (in Russian with English abstract and references).

УДК 535.3

СТРОЕНИЕ, ОПТИЧЕСКИЕ И СПЕКТРАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЭПИКУТИКУЛЯРНОГО ВОСКА ХВОИ ЕЛИ ГОЛУБОЙ**Е. Р. Буханов^{1,2}, А. Д. Шефер², А. В. Шабанов¹, Ю. Л. Гуревич², М. Н. Крахалев¹**¹ *Институт физики им. Л. В. Киренского СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН 660036, Красноярск, Академгородок, 50/38*² *Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН» 660036, Красноярск, Академгородок, 50*

E-mail: k26tony@ya.ru, shefer.ad@ksc.krasn.ru, alexch_syb@mail.ru, Btchem@mail.ru, kmn@iph.krasn.ru

Поступила в редакцию 06.12.2023 г.

Предложен метод по отделению чистых пластин эпикутикулярного воска. Использование воды, способной глубоко проникать в восковые структуры под действием сил Ван-дер-Ваальса и расширяться при замерзании, позволяет быстро получить незагрязненные восковые пластины с нативной структурой без каких-либо сторонних химических примесей. С помощью сканирующей электронной микроскопии были получены снимки воска хвои ели голубой (*Picea pungens* Engelm.). Определены его морфологические и структурные характеристики. Отличительной особенностью является наличие восковых нанотрубочек с характерными диаметром ~150 нм и длиной 3–5 мкм. Нанотрубочки лежат друг на друге стопками, образуя одномерную длиннопериодическую решетку. Проведены микроскопические наблюдения воска, сделанные в отраженном и прошедшем свете. Показано, что покрытие хвои ели голубой состоит из микрочастичек воска, обладающих структурным окрасом. В широком спектральном диапазоне отдельные частички изменяют цвет от синего до красного, как следствие, большие конгломераты частичек имеют белый цвет. Получены спектры флуоресценции хвои с нативным восковым покровом и той же самой хвои после удаления воска. При сравнении ширины линий флуоресценции на полувысоте хвоинки голубой ели с воском и без, выявлено влияние воскового слоя на время жизни возбужденных электронов в фотосистеме II, тем самым установлена связь между восковым покровом и процессом фотосинтеза. Методом трансфер матриц выполнены расчеты спектров пропускания для решетки, схожей с восковой структурой, хлоропластом и сочетанием восковой структуры с хлоропластом. В последнем варианте длинноволновая зона селективного отражения значительно шире, чем у отдельных случаев. При рассмотрении структуры, содержащей хлоропласт и эпикутикулярный воск, наблюдается небольшое расщепление стоп-зоны, как при наличии дефекта, что способствует высокой концентрации энергии в месте расщепления. Вследствии роста концентрации энергии увеличивается плотность фотонных состояний на соответствующих длинах волн. Этот эффект важен для фотосинтеза, поскольку, согласно золотому правилу Ферми, скорость реакции пропорциональна плотности фотонных состояний. Результаты расчетов находятся в хорошем согласии с экспериментальными спектрами.

Ключевые слова: *фотонный кристалл, электронная микроскопия, оптическая микроскопия, флуоресцентная спектроскопия, численное моделирование одномерных фотонных кристаллов, Picea pungens Engelm.*

DOI: 10.15372/SJFS20240111

ВВЕДЕНИЕ

Эпикутикулярный воск играет очень важную роль в жизни растений. Он выступает в качестве защитного барьера от патогенов, в то же время сохраняя влагу в листьях (Reicosky, Hanover, 1978; Dragota, Riederer, 2008; Harrington, Carlson,

2016; Guo et al., 2016; Bi et al., 2017; Weaver et al., 2018). Помимо биологических функций, воск выступает в роли светового фильтра, защищая внутреннюю структуру листьев от разрушительного воздействия ультрафиолетового излучения (Grant et al., 2003). Обширный функционал воскового покрова обусловлен не только

его химическими свойствами, но и структурными характеристиками, которые способны изменяться с помощью термических, механических и световых воздействий. Воски состоят из конгломератов длиннопериодических молекул углеводов, кислот и спиртов, и, как правило, их длина составляет более 20 C–C-связей. Количественное соотношение спиртов и кислот различно для разных видов растений. В эпикутикулярных восках содержится мало обеспечивающих окраску флавоноидов, хотя эта группа химических соединений вырабатывается растениями в достаточном количестве. По этой причине есть основания полагать, что уникальные оптические свойства воска обусловлены главным образом структурными особенностями.

При высокой гибкости полимерных цепей и их химическом разнообразии образуется упорядоченная структура воска (Barthlott, 1990; Walton, 1990; Bianchi, 1995; Barthlott et al., 1998; Kunst, Samuels, 2003; Koch et al., 2006a). Самообразование таких структур подробно изучено в работах К. Koch и соавт. (2006b), S. K. Dora (2007), S. K. Dora и K. Wandelt (2011), G. E. J. Poinern и соавт. (2011), S. K. Dora и соавт. (2018), при этом проведены исследования превращений под влиянием внешних воздействий. Интересные результаты получены при выяснении роли подложки. На полярных подложках выявлено, что ориентация осей выросших кристаллов имеет более высокое упорядочение, чем на неполярных. В работах D. Lee (2010), K. R. Thomas и соавт. (2010), S. Vignolini и соавт. (2013) были обнаружены спирально закрученные структуры, обладающие эффектом хиральности, со знаком и свойствами фотонных кристаллов, поскольку шаг спирали сильно зависит от температуры и в определенном температурном диапазоне становится сравнимым с длиной волны света. Цвет отраженного света зависит не только от наличия пигментов, но в большей степени – от шага спирали. При этом сохраняется соотношение амплитуд и фаз электрического и магнитного полей, что обеспечивает дифракцию света на плавном градиенте, обусловленном вращением оптической оси. В обычных фотонных кристаллах дифракция обусловлена разными показателями преломления слоев сред, из которых изготовлен фотонный кристалл. Требуемые параметры могут быть достигнуты путем подбора материалов с разными показателями преломления и разной толщиной слоя.

Цвет, обусловленный структурными особенностями, обычно называют структурным, в от-

личие от химического цвета, обусловленного поглощением молекулами пигментов. Структурная окраска меняется при изменении угла обзора. У геликоидальной структуры цветовой контраст не максимальный, поскольку отражает только одну из двух циркулярно-поляризованных волн. Эта проблема в природе решается не менее изящно. Используются чередующиеся лево- и правосторонние геликоидальные структуры (Enskat et al., 2000, 2006; Буханов и др., 2019; Ветров и др., 2020; Vetrov et al., 2020). В них периодически повторяющиеся лево- и правозакрученные структуры формируют полосы отражения для света любой поляризации. В случае бесконечного кристалла такие диапазоны частот могут образовывать фотонные запрещенные зоны.

Цель исследования – изучение оптических и спектральных характеристик эпикутикулярного воска хвои ели голубой (*Picea pungens* Engelm.) для выяснения его роли в процессе фотосинтеза.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Выделение воска. Получение воскового покрова листьев с его нативной структурой – очень сложная задача. Механическое разделение слишком грубое, даже глазомерно видно изменение формы, что, естественно, связано с изменением микроструктуры. Любое химическое воздействие также приводит к неоднородной кристаллизации и, естественно, к изменению микроструктуры. В работе предложен и использован уникальный метод по получению целых пластов эпикутикулярного воска. Мы использовали воду, которая способна глубоко проникать в восковые структуры под действием сил Ван-дер-Ваальса и расширяться при замерзании. Для этого чистые хвоинки, на которых по всей поверхности была видна синяя окраска, свидетельствующая о целостности эпикутикулярного воска, помещали в сосуд с дистиллированной водой. Время выдержки для разных образцов варьировалось от 1 до 12 ч. В дальнейшем сосуд с водой был помещен в емкость с жидким азотом, для мгновенной заморозки. При этой температуре вода замерзала не только в объеме, но и в порах воска. После чего сосуд нагревался с помощью устройства слабого нагрева при минимальной мощности. После оттаивания гладкие восковые пластинки всплывали на поверхность и собирались на подложку. Использовалось три

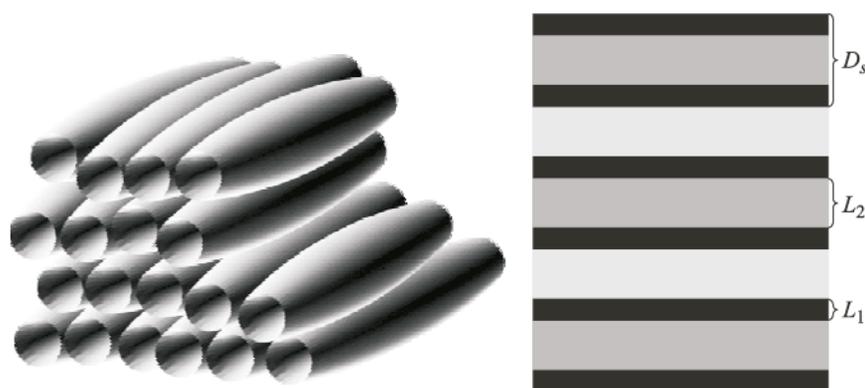


Рис. 1. Трехмерная модель расположения восковых нанотрубок (слева) и одномерная периодическая решетка (справа) с расчетными параметрами: $D_s = 140$ нм; $L_1 = 30$ нм; $L_2 = 80$ нм, и показателями преломления слоев толщиной L_1 и L_2 при $n_1 = 1.46$; $n_2 = 1.00$ соответственно.

типа подложек: металлические – для исследования образцов методом электронной микроскопии высокого разрешения, кварцевые – для измерения оптических характеристик и стеклянные с электропроводящим слоем (ITO) – для контрольной оценки образцов.

Исследования в качестве подложки на стекле с проводящим слоем ITO позволяют проводить измерения на одном образце различными методами (электронная микроскопия, оптические измерения). Но использование кварцевых и металлических подложек позволяет получить более точные исследуемые параметры отделенных восковых пластинок, соответствующие методу, применяемому к конкретной подложке. Причины всплывания восковых пластинок обусловлены тем, что их объемная плотность меньше плотности воды. Они гидрофобны, энергия взаимодействия с водой меньше энергии взаимодействия с кварцем или металлом, поэтому, не искажая структуру, они легко ложатся на металлические и кварцевые подложки.

Микроскопия. Морфологические и структурные характеристики выделенного воска с поверхности хвой изучали с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) на микроскопе Hitachi SU3500 (ускоряющее напряжение 10 кВ, W-катод). Ввиду отсутствия химически активных примесей есть все основания предполагать, что изображения структуры, полученные методом электронной микроскопии, имеют минимальные искажения. Восковые пластины оптически наблюдали в проходящем и отраженном свете с использованием микроскопа Axio Imager.A1m (Zeiss) и объектива 50×0.55 .

Математическое моделирование. Для расчета спектров использовалась модель из упа-

ковки восковых трубочек в слоисто-мозаичную структуру из стопок (рис. 1).

Между трубочками имеется небольшое воздушное пространство, соответствующее внутреннему пространству трубочек (полый части). Свет проходит поперек стопки.

В настоящей работе проведены расчеты спектров пропускания периодических структур, соответствующих реальным параметрам воска. Для этого использовался метод трансфер-матриц. Математическая часть данного метода и расчет электромагнитных полей на его основе подробно описаны в предыдущих работах (Шабанов и др., 2017; Буханов и др., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Электронная микроскопия. При исследовании образцов с помощью электронного микроскопа использовались низкое ускоряющее напряжение и малый ток пучка, не искажающий реальную структуру. На рис. 2 показаны результаты, полученные с поверхности хвой ели голубой.

Наблюдаемая структура состоит из полых нанотрубок характерных размеров: диаметром около 150 нм и длиной 3–5 мкм. На изображениях, представленных на рис. 2, видно, что воск заполняет практически всю поверхность хвоинки. На первый взгляд, трубочки расположены хаотично. Но при более детальном рассмотрении правого изображения видно, что нанотрубочки ложатся друг на друга, образуя стопки, состоящие из чередующихся слоев воска и воздуха. При прохождении света через подобные стопки по направлению к внутренней части листа могут наблюдаться эффекты, свойственные периодическим структурам.

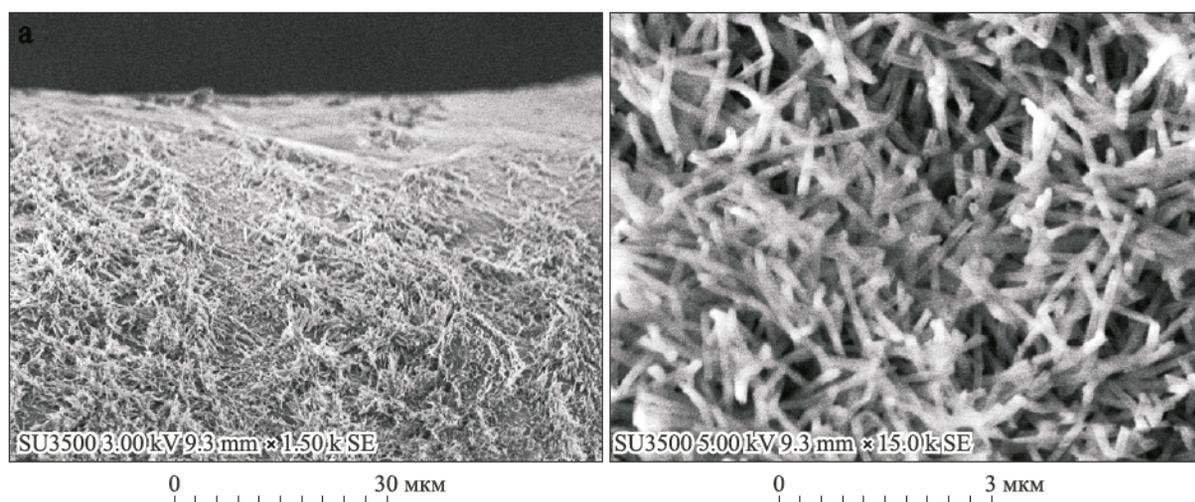


Рис. 2. СЭМ-изображения образцов воскового слоя хвои голубой ели, сделанные при разных увеличениях.

Восковое покрытие на хвоинках. Цвет хвои исходно имеет голубой оттенок, который изменяется на зеленый при удалении воскового покрытия (рис. 3).

Для выяснения вопроса влияния воскового покрытия на оптические свойства проведены микроскопические исследования поверхности хвои, покрытой воском (рис. 4).

Фотографии были сделаны в отраженном свете, видно, что восковое покрытие состоит из микрочастичек размером несколько микрон. Плотность расположения частичек может варьироваться от участка к участку, при этом они образуют конгломераты различного размера. Большие конгломераты, при наблюдении в отраженном свете имеют преимущественно белый цвет. Участки поверхности хвои без микрочастичек воска имеют только зеленый окрас (рис. 4, а). Отдельные частички имеют яркий окрас, изменяющийся от частички к частичке от синего до красного. Помимо небольших частичек имеются более крупные элементы (рис. 4, б), которые также окрашены, при этом цвет может

изменяться в пределах одного кусочка от участка к участку.

Поскольку у микрочастичек воска наблюдается множество цветов, то можно предположить, что их окрас является структурным и не связан с поглощением света пигментами. Различный цвет частичек может быть обусловлен различием в периоде структуры, отражающей свет, либо несферической формой частичек, плоскости которых ориентированы под различными углами по отношению к направлению наблюдения. Вследствие наличия частичек, отражающих свет разного цвета, интегральная спектральная характеристика отраженного (рассеянного) света имеет цвет, близкий к белому, наблюдаемый у больших кластеров микрочастичек.

Восковое покрытие на стекле. На рис. 5, а показаны фотографии микрочастичек воска, отделенные от хвои вышеописанным методом и нанесенные на стекло.

Фотографии сделаны в отраженном свете. Видно, что характерный размер, наличие кластеров и цвет частичек воска, наблюдаемый в отраженном свете, аналогичны их морфологии и гамме цветов, наблюдаемых на хвое (см. рис. 4, а). При наблюдении в проходящем свете цвет микрочастичек менее насыщенный и отличается от цвета, наблюдаемого в отраженном свете (рис. 5, б). Например, частички, окрашенные в розовый цвет при наблюдении в отраженном свете, имеют желто-зеленый окрас при наблюдении в проходящем свете. Частички синего цвета в отраженном свете окрашены в светлорозовый цвет при наблюдении на пропускание (рис. 5, в, г). Аналогичные изменения цвета можно наблюдать у холестерического жидкого кристалла, имеющего структурный окрас



Рис. 3. Веточки ели голубой до (слева) и после (справа) удаления воска.

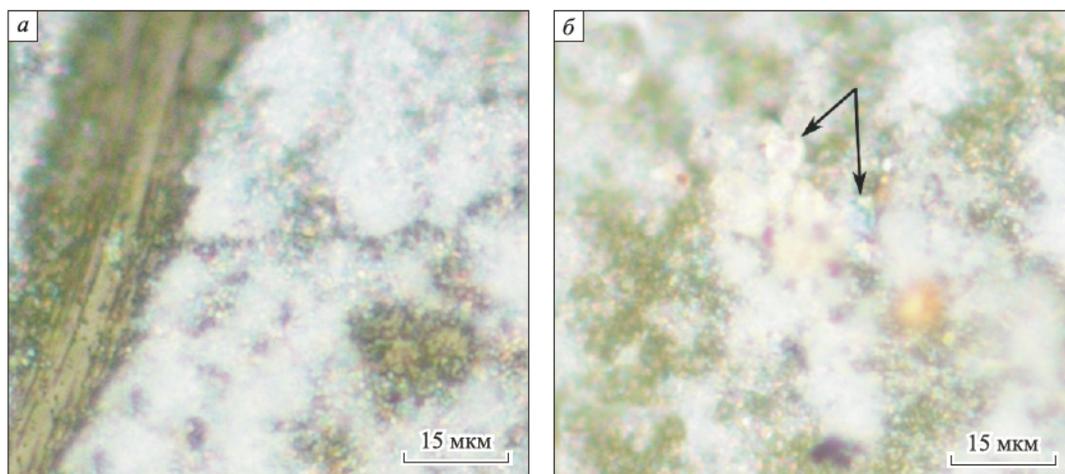


Рис. 4. Участки поверхности хвой с восковым покрытием, снятые в отраженном свете с различной плотностью распределения воска (а) и участок с крупными частичками воска, показанными стрелками (б).

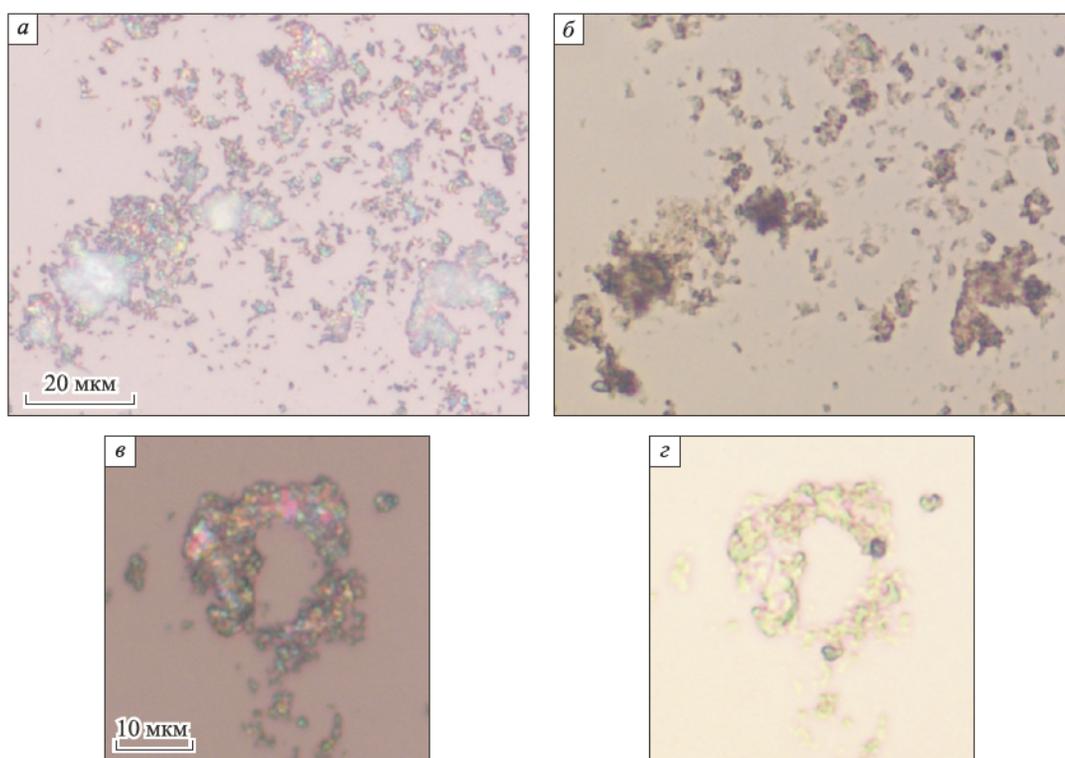


Рис. 5. Частички воска на стекле, снятые в отраженном (а, б) и проходящем (в, г) свете и отдельный кластер частичек воска (в, г).

(селективное отражение света). Для примера, на рис. 6 показаны фотографии слоев холестерика с различным шагом спирали, сделанные в отраженном (рис. 6, верхний ряд) и проходящем (рис. 6, нижний ряд) свете.

Шаг спирали холестерика соответствует положению максимума селективного отражения в видимом диапазоне спектра. Как следствие в отраженном свете наблюдается яркий окрас, зависящий от шага спирали, который отличается от

цвета холестерика, наблюдаемый в проходящем свете. Например, синему цвету, наблюдаемому в отраженном свете, будет соответствовать желтый цвет, полученный на пропускании.

Таким образом, из полученных выше результатов микроскопических наблюдений воскового покрытия, сделанные в отраженном и проходящем свете, можно заключить, что наблюдаемый цвет микрочастичек воска обусловлен их структурой.

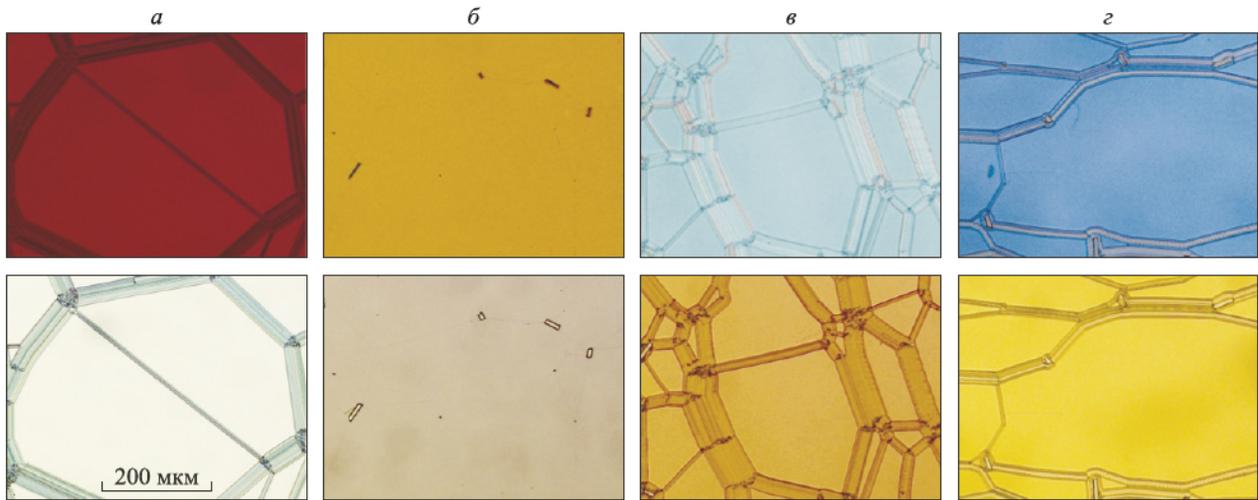


Рис. 6. Холестерик в отраженном (верхний ряд) и проходящем (нижний ряд) свете.

Шаг спирали холестерика соответствует максимуму селективного отражения нормально падающего света в красной (а), желто-оранжевой (б), сине-зеленой (с) и синей (д) области спектра.

Спектроскопия. Для измерения спектров возбуждения и испускания флуоресценции использовался спектрофлуориметр SOLAR CM2203 со сдвоенными монохроматорами. Съемка образцов проводилась в геометрии прямого угла между направлениями возбуждающего и испускаемого излучений, под углом наклона 45° поверхности, состоящей из ряда иголок, к направлению регистрации излучения. Длина волны (λ) возбуждающего излучения 480 нм.

В данной работе получены спектры флуоресценции хвои с полноценным неповрежденным восковым покровом и той же самой хвои после удаления воска. Также для полученных спектральных данных было проведено разделение контуров для оценки полуширин пиков фотосистемы II. Разделение контуров спектра проводилось с помощью программы Fityk. Результаты представлены на рис. 7, на котором отчетливо видно, что пик на полувисоте, соответствующей фотосистеме II (680 нм), заметно шире в случае без воска (39 нм), чем при его наличии (27 нм). Это свидетельствует о том, что скорость переноса электронного возбуждения между системами фотосинтеза PS II и PS I выше при наличии воска.

На основании полученных структурных параметров восков и параметров хлоропластов Е. Р. Бухановым с соавт. (2023; Bukhanov et al., 2023) были проведены расчеты спектров пропускания для решетки, схожей с отдельной восковой структурой, отдельным хлоропластом и с сочетанием восковой структуры с хлоропластом (рис. 8).

Из результата расчетов видно, что, в отличие от отдельных моделей, совокупность двух подрешеток имеет две стоп-зоны, а не одну в видимой области спектра. Длинноволновая зона селективного отражения стала значительно шире, чем у отдельных случаев. К тому же у нее произошло небольшое расщепление, как при наличии дефекта, что способствует высокой концентрации энергии в месте расщепления стоп-зоны. Вследствие роста концентрации энергии увеличивается плотность фотонных состояний на соответствующих длинах волн. Этот эффект важен для фотосинтеза, поскольку, согласно золотому правилу Ферми, скорость реакции пропорциональна плотности фотонных состояний. Этот результат находится в согласии с экспериментальными данными.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведение исследования морфологии воска хвои голубой ели на электронном микроскопе (см. рис. 2) позволило установить основные структурные единицы – нанотрубки с характерным размером: диаметром ~ 150 нм и длиной 3–5 мкм. При их параллельном расположении образуется периодическая структура со слоями воздуха и воска. Параллельное расположение нанотрубок обусловлено структурой молекул воска, которые представляют собой длиннопериодические цепи из С–С-связей. Взаимодействие между молекулами осуществляется за счет слабых сил Ван-дер-Ваальса. По этой причине даже слабые внешние воздействия

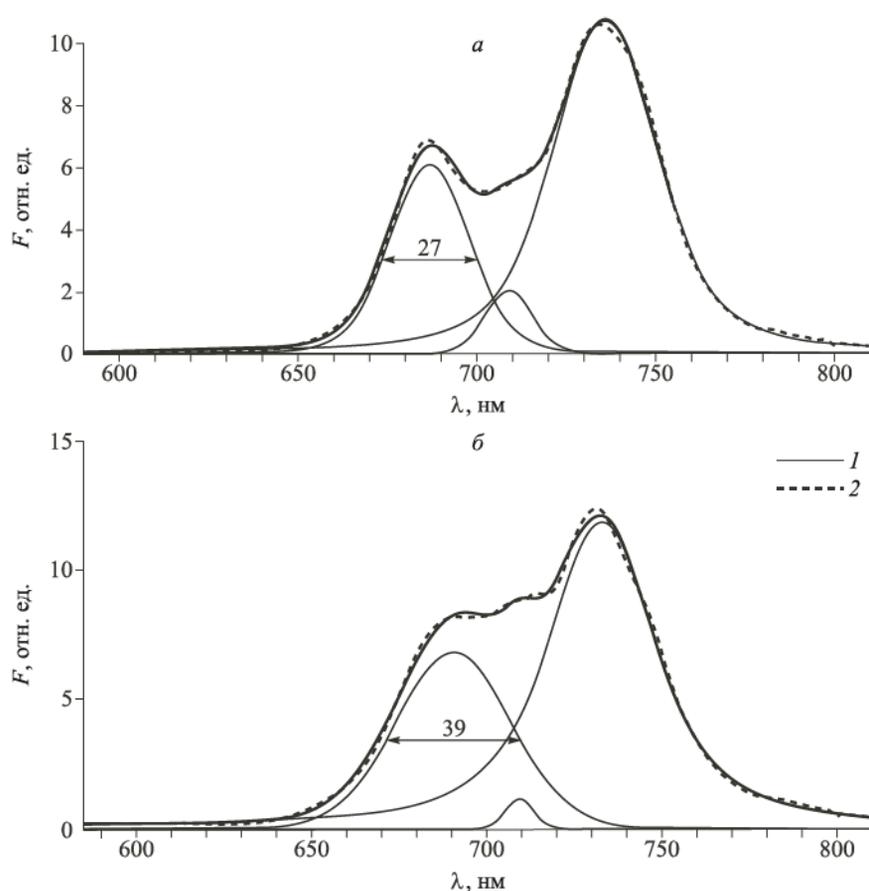


Рис. 7. Спектры флуоресценции (F) с разделенными контурами. Спектр хвои с воском (a) и без воска (b).

1 – экспериментальные данные; 2 – рассчитанные отдельные основные контуры.

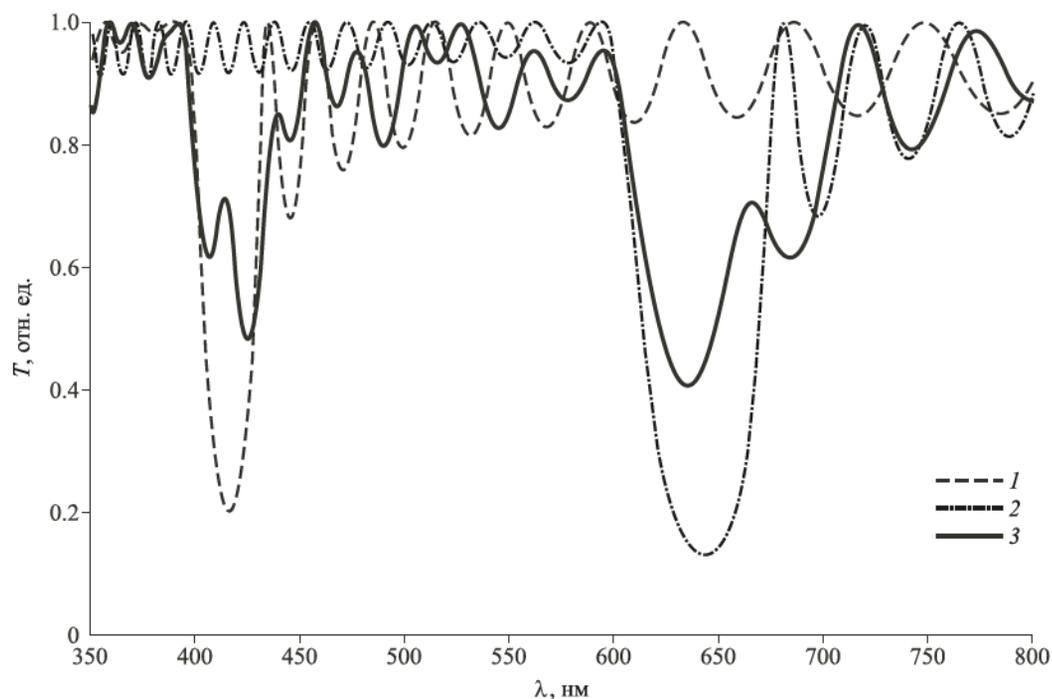


Рис. 8. Расчетные спектры пропускания (T) для модели чистого воска (1), модели хлоропласта (2) и модели воск – хлоропласт (3).

могут изменить структурные и физические характеристики. Структуры, состоящие из повторяющихся слоев с разными показателями преломления, называют фотонно-кристаллическими, если период сравним с длиной волны света. Характерная особенность фотонных кристаллов – наличие фотонной запрещенной зоны – спектрального интервала, на границах которого происходит полное или частичное отражение падающих на образец световых волн. Внутри этого участка локальная плотность световых мод равна нулю, а на его краях резко возрастает.

Между периодической структурой воскового слоя и его флуоресцентными параметрами была установлена связь (Буханов и др., 2019). Благодаря образованию запрещенной зоны и сильному поглощению в области ультрафиолета происходит перекачка энергии с одного края на другой, т. е. из ультрафиолета в видимую область в качестве испускания люминесценции. Таким образом, за счет фотонно-кристаллических свойств воск способен усиливать поглощенную энергию на краях стоп-зоны или на дефекте, а также конвертировать поглощаемый свет в более подходящий по длине волны для растения.

Слоистое строение воска действует как оптический фильтр, регулирующий интенсивность света проходящего в глубь листа. Впервые на этот факт обратили внимание М. G. Holmes и D. R. Keiller (2002), которые показали (обнаружили) увеличение коэффициентов отражения воска более чем в 2 раза при длине волны света свыше 680 нм и более чем в 5 раз при длине волны 330 нм. Это свойство воска позволяет регулировать тепловые нагрузки, в том числе и защищать от перегрева при высоких и от переохлаждения при низких температурах.

Представленные результаты хорошо согласуются с приведенными авторами численными расчетами. Восковая структура за счет своего малого периода обладает зоной селективного отражения в ультрафиолетовой-синей области, образуя зеркало для света длины волны этого диапазона. В результате взаимодействия с внутренними периодическими структурами восковая зона селективного отражения может расширяться или усиливаться, а также вероятно образование дополнительной стоп-зоны в длинноволновой области за счет разных периодов взаимодействующих решеток (рис. 8).

Более того, она регулирует распределение энергии между тремя процессами: реакцией фотосинтеза, флуоресценцией и термическим

снятием возбуждения. Термический процесс более медленный, поэтому на первом этапе фотосинтеза конкуренция происходит между флуоресценцией и фотосинтезом. Изучение спектра флуоресценции хвоинки ели голубой с воском и без воска позволяет сделать вывод о влиянии воска на эффективность фотосинтеза. Здесь все зависит от скорости переноса электронного возбуждения между фотосистемами PS II и PS I. Возникновение двух систем в фотонно-кристаллических средах и их проявление в спектрах описано М. А. Коршуновым с соавт. (2018; Korshunov et al., 2018). В нашем случае задача упрощается, поскольку можно сравнить параметры затухания процесса (ширина линий) и максимума смещения непосредственно из прямых экспериментальных результатов, представленных на рис. 7. Откуда видно, что ширина линии флуоресценции на полувысоте хвоинки голубой ели меньше с воском, чем без воска. Следовательно, процесс передачи электронного возбуждения происходит эффективнее.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено исследование восковых структур хвои голубой ели. Установлено, что они образуют кристаллические долгопериодические структуры. Показано, что периодическая структура воска работает как оптический фильтр, регулирующий интенсивность света, проходящего в глубь листа. Изучение спектра флуоресценции хвои голубой ели с воском и без воска позволяет сделать вывод о влиянии воска на эффективность фотосинтеза. При сопоставлении параметров затухания процесса и максимума смещения непосредственно из прямых экспериментальных результатов видно, что ширина линии флуоресценции хвои голубой ели меньше с воском, чем без воска. Это говорит о том, что процесс передачи электронного возбуждения происходит эффективнее.

Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования ФИЦ КНЦ СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буханов Е. Р., Коршунов М. А., Шабанов А. В. Оптические процессы в фотосинтезе // Сиб. лесн. журн. 2018. № 5. С. 19–32.
- Буханов Е. Р., Шабанов А. В., Крахалев М. Н., Волочаев М. Н., Гуревич Ю. Л. Влияние строения на оптические свойства эпителикулярного воска голубой ели

- (*Picea pungens*) // Уч. зап. физ. ф-та Моск. ун-та. 2019. № 5.
- Буханов Е. Р., Волочаев М. Н., Пятина С. А. Фотоника хлоропластов растений // Изв. РАН. Сер. физ. 2023. Т. 87. № 10. С. 1458–1462.
- Ветров С. Я., Тимофеев И. В., Шабанов В. Ф. Локализованные моды в хиральных фотонных структурах // Успехи физ. наук. 2020. Т. 190. № 1. С. 37–62.
- Корицунов М. А., Шабанов А. В., Буханов Е. Р., Шабанов В. Ф. Влияние длиннопериодической упорядоченности в структуре растений на первичные стадии фотосинтеза // ДАН. 2018. Т. 478. № 3. С. 280–283.
- Шабанов А. В., Корицунов М. А., Буханов Е. Р. Исследование электромагнитного поля в одномерных фотонных кристаллах с дефектами // Комп. опт. 2017. Т. 41. № 5. С. 680–686.
- Barthlott W. Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants // Scanning electron microscopy in taxonomy and functional morphology / D. Claugher (Ed.). New York: Oxford Univ. Press, 1990. P. 69–94.
- Barthlott W., Neinhuis C., Cutler D., Ditsch F., Meusel I., Theisen I., Wilhelmi H. Classification and terminology of plant epicuticular waxes // Bot. J. Linnean Soc. 1998. V. 126. Iss. 3. P. 237–260.
- Bi H., Kovalchuk N., Langridge P., Tricker P. J., Lopato S., Borisjuk N. The impact of drought on wheat leaf cuticle properties // BMC Plant Biol. 2017. V. 17. N. 1. Article number: 85. 13 p.
- Bianchi G. Plant waxes In: Waxes: chemistry, molecular biology and functions / R. J. Hamilton (Ed.). Dundee, Scotland: Oily Press, 1995. P. 175–222.
- Bukhanov E. R., Volochaev M. N., Pyatina S. A. Photonics of plant chloroplasts // Bull. Rus. Acad. Sci.: Phys. 2023. V. 87. N. 10. P. 1488–1492 (Original Rus. text © E. R. Bukhanov, M. N. Volochaev, S. A. Pyatina, 2023, publ. in Izv. RAN. Ser. Fiz. 2023. V. 87. N. 10. P. 1458–1462).
- Dora S. K. Real time recrystallization study of 1, 2 dodecanediol on highly oriented pyrolytic graphite (HOPG) by tapping mode atomic force microscopy // World J. Nano Sci. Engineer. 2017. V. 7. N. 1. P. 1–15.
- Dora S. K., Wandelt K. Recrystallization of tubules from natural lotus (*Nelumbo nucifera*) wax on a Au (111) surface // Beilstein J. Nanotechnol. 2011. V. 2. Iss. 1. P. 261–267.
- Dora S. K., Koch K., Barthlott W., Wandelt K. Kinetics of solvent supported tubule formation of Lotus (*Nelumbo nucifera*) wax on highly oriented pyrolytic graphite (HOPG) investigated by atomic force microscopy // Beilstein J. Nanotechnol. 2018. V. 9. Iss. 1. P. 468–481.
- Dragota S., Riederer M. Comparative study on epicuticular leaf waxes of *Araucaria araucana*, *Agathis robusta* and *Wollemia nobilis* (Araucariaceae) // Austral. J. Bot. 2008. V. 56. Iss. 8. P. 644–650.
- Ensikat H. J., Neinhuis C., Barthlott W. Direct access to plant epicuticular wax crystals by a new mechanical isolation method // Int. J. Plant Sci. 2000. V. 161. N. 1. P. 143–148.
- Ensikat H. J., Boese M., Mader W., Barthlott W., Koch K. Crystallinity of plant epicuticular waxes: electron and X-ray diffraction studies // Chem. Phys. Lipids. 2006. V. 144. Iss. 1. P. 45–59.
- Grant R. H., Heisler G. M., Gao W., Jenks M. Ultraviolet leaf reflectance of common urban trees and the prediction of reflectance from leaf surface characteristics // Agr. For. Meteorol. 2003. V. 120. Iss. 1–4. P. 127–139.
- Guo J., Xu W., Yu X., Shen H., Li H., Cheng D., Liu A., Liu J., Liu C., Zhao S., Song J. Cuticular wax accumulation is associated with drought tolerance in wheat near-isogenic lines // Front. Plant Sci. 2016. V. 7. Article 01809. 10 p.
- Harrington C. A., Carlson W. C. Morphology and accumulation of epicuticular wax on needles of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*) // Northwest Sci. 2016. V. 89. Iss. 4. P. 401–408.
- Holmes M. G., Keiller D. R. Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: a comparison of a range of species // Plant, Cell Environ. 2002. V. 25. Iss. 1. P. 85–93.
- Koch K., Barthlott W., Koch S., Hommes A., Wandelt K., Mandouh W., De-Feyter S., Broekmann P. Structural analysis of wheat wax (*Triticum aestivum*, c. v. 'Naturastar' L.): from the molecular level to three dimensional crystals // Planta. 2006a. V. 223. Iss. 2. P. 258–270.
- Koch K. A., Dommissie A., Barthlott W. Chemistry and crystal growth of plant wax tubules of lotus (*Nelumbo nucifera*) and nasturtium (*Tropaeolum majus*) leaves on technical substrates // Crystal Growth & Design. 2006b. V. 6. N. 11. P. 2571–2578.
- Korshunov M. A., Shabanov A. V., Bukhanov E. R., Shabanov V. F. Effect of long-period ordering of the structure of a plant on the initial stages of photosynthesis // Dokl. Phys. 2018. V. 63. P. 1–4 (Original Rus. Text © M. A. Korshunov, A. V. Shabanov, E. R. Bukhanov, V. F. Shabanov, 2018, publ. in Dokl. Akad. Nauk. 2018. V. 478. N. 3. P. 280–283).
- Kunst L., Samuels A. S. Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax // Progr. Lipid Res. 2003. V. 42. Iss. 1. P. 51–80.
- Lee D. Nature's palette: The science of plant color. Chicago: Univ. Chicago Press, 2010. 432 p.
- Poinern G. E. J., Le X. T., Fawcett D. Superhydrophobic nature of nanostructures on an indigenous Australian eucalyptus plant and its potential application // Nanotechnol., Sci. Appl. 2011. V. 4. Iss. 1. P. 113–121.
- Reicosky D. A., Hanover J. M. Physiological effects of surface waxes: I. Light reflectance for glaucous and nonglaucous *Picea pungens* // Plant Physiol. 1978. V. 62. Iss. 1. P. 101–104.
- Thomas K. R., Kolle M., Whitney H. M., Glover B. J., Steiner U. Function of blue iridescence in tropical understory plants // J. Royal Soc. Interface. 2010. V. 7. Iss. 53. P. 1699–1707.
- Vetrov S. Ya., Timofeev I. V., Shabanov V. F. Localized modes in chiral photonic structures // Physics-Uspekh. 2020. V. 63. N. 1. P. 33–56 (Original Rus. text © S. Ya. Vetrov, I. V. Timofeev, V. F. Shabanov, 2020, publ. in Usp. Fiz. Nauk, Rus. Acad. Sci. 2020. V. 190. N. 1. P. 37–62).
- Vignolini S., Moyroud E., Glover B. J., Steiner U. Analysing photonic structures in plants // J. Royal Soc. Interface. 2013. V. 10. Iss. 87. P. 1–9.
- Walton T. J. Waxes, cutin and suberin // Methods in plant biochemistry. V. 4: Lipids, membranes and aspects of photobiology / J. L. Harwood and J. Boyer (Eds.). San Diego, CA: Acad. Press, 1990. P. 105–158.
- Weaver J. M., Lohrey G., Tomasi P., Dyer J. M., Jenks M. A., Feldmann K. A. Cuticular wax variants in a population of switchgrass (*Panicum virgatum* L.) // Industr. Crops and Products. 2018. V. 117. P. 310–316.

STRUCTURE, OPTICAL AND SPECTRAL CHARACTERISTICS OF EPICUTICULAR WAX OF BLUE SPRUCE NEEDLES

E. R. Bukhanov^{1,2}, A. D. Shefer², A. V. Shabanov¹, Yu. L. Gurevich², M. N. Krakhalev¹

¹*L. V. Kirensky Institute of Physics, Russian Academy of Science, Siberian Branch
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/38, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

²*Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

E-mail: k26tony@ya.ru, shefer.ad@ksc.krasn.ru, alexch_syb@mail.ru, Btchem@mail.ru, kmm@iph.krasn.ru

A method for separating clean plates of epicuticular wax has been proposed. The use of water, which can penetrate deeply into wax structures under the influence of van der Waals forces and expand upon freezing, allows to quickly obtain uncontaminated wax plates with a native structure without any third-party chemical impurities. Using scanning electron microscopy, images of blue spruce (*Picea pungens* Engelm.) needle wax were obtained. Its morphological and structural characteristics have been determined. A distinctive feature is the presence of wax nanotubules with a characteristic diameter of ~150 nm and a length of 3–5 μm. Nanotubes lie on top of each other in stacks, forming a one-dimensional long-period lattice. Microscopic observations of the wax were made in reflected and transmitted light. It has been shown that the coating of blue spruce needles consists of microparticles of wax with a structural color. In a wide spectral range, individual particles change color from blue to red, as a result, large conglomerates of particles are white. Fluorescence spectra of needles with native wax cover and the same needles after wax removal were obtained. When comparing the width of fluorescence lines at half-height of blue spruce needles with and without wax, the influence of the wax layer on the lifetime of excited electrons in photosystem II was revealed, thereby establishing a connection between the wax cover and the process of photosynthesis. Using the matrix transfer method, transmission spectra were calculated for a lattice similar to a waxy structure, a chloroplast, and a combination of a waxy structure with a chloroplast. In the latter version, the long-wave zone of selective reflection is much wider than in individual cases. When examining a structure containing a chloroplast and epicuticular wax, there is a slight splitting of the stop zone, as if there were a defect, which contributes to a high concentration of energy at the site of splitting. Due to an increase in energy concentration, the density of photonic states at the corresponding wavelengths increases. This effect is important for photosynthesis because, according to Fermi's golden rule, the rate of reaction is proportional to the density of photonic states. The calculation results are in good agreement with the experimental spectra.

Keywords: *photonic crystal, electron microscopy, optical microscopy, fluorescence spectroscopy, numerical modeling of one-dimensional photonic crystals, Picea pungens Engelm.*

How to cite: *Bukhanov E. R., Shefer A. D., Shabanov A. V., Gurevich Yu. L., Krakhalev M. N. Structure, optical and spectral characteristics of epicuticular wax of blue spruce needles // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 97–106 (in Russian with English abstract and references).*

УДК 595.768.24 (470)

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ ИНВАЗИЙНОГО ТАНДЕМА КОРОЕД – ФИТОПАТОГЕННЫЙ ГРИБ В СРЕДНЕУРАЛЬСКОМ МЕГАПОЛИСЕ

Ю. Н. Баранчиков¹, В. И. Пономарев², Н. В. Пашенова¹, А. А. Ефременко¹,
Д. Ю. Голиков², Г. И. Клобуков², Б. В. Красуцкий², Н. И. Кириченко¹

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

² Ботанический сад УрО РАН
620134, Екатеринбург, ул. 8 Марта 202а

E-mail: baranchikov_yuri@yahoo.com, v_i_ponomarev@mail.ru, pasnat@ksc.krasn.ru, efremenko2@mail.ru,
mit2704@gmail.com, klobov_g_i@mail.ru, boris_k.63@mail.ru, nkirichenko@yahoo.com

Поступила в редакцию 28.11.2023 г.

Уссурийский полиграф (*Polygraphus proximus* Blandford) и гриб grosмания Аошима (*Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya & Yamaoka) Masuya & Yamaoka) формируют крайне агрессивный инвазийный тандем, поражающий пихту сибирскую (*Abies sibirica* Ledeb.) на протяжении почти всего ее ареала. Весной 2023 г. жуки и его грибной ассоциант впервые были обнаружены в посадках пихты Ботанического сада УрО РАН в г. Екатеринбурге (Средний Урал). На момент обнаружения вредитель уничтожил и заселил более трети деревьев пихт на доступной посетителям территории и начал атаковать коллекцию видов пихт в дендрарии. Во всех галереях жуков найден фитопатоген grosмания Аошима. Часто встречались грибы из рода *Geosmithia* Pitt. Жуки вначале атаковали деревья пихты сибирской с наименьшим диаметром стволов. Из заселенных весной ослабленных деревьев уже в конце июля – начале августа начали вылетать жуки и заселять живые деревья. Из коллекции пихт в первую очередь заражались пихты из секции *Balsamea*: сибирская, бальзамическая (*A. balsamea* (L.) Mill.), шершавоплодная (*A. lasiocarpa* (Hook.) Nutt.), Фразера (*A. fraseri* (Pursh) Poit.), белокорая (*A. nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim.), сахалинская (*A. sachalinensis* (F. Schmidt) Mast.). Пихты секции *Grandis* несли следы единичных атак, а пихту цельнолистную (*Abies holophilla* Maxim.) (секция *Momi*) жуки не атаковали. Следы атак полиграфа были найдены и в парке-выставке, в 3.5 км от Ботанического сада, что свидетельствует о широком распространении инвазийного короледа в мегаполисе.

Ключевые слова: *Polygraphus proximus*, *Grosmannia aoshimae*, инвазия, Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Средний Урал, коллекция пихт.

DOI: 10.15372/SJFS20240112

ВВЕДЕНИЕ

Короледы (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) играют существенную роль в когорте инвазийных лесных насекомых – хозяйственно важных видов, расширяющих свои вторичные ареалы (Bark beetles..., 2015). Наиболее существенный ущерб хвойным лесам России в настоящее время наносят чужеродные виды – союзный короледа (*Ips amitinus* (Eichhoff)) и уссурийский полиграф (*Polygraphus proximus* Blandford) –

выходцы из Европы и Восточной Азии соответственно (Musolin et al., 2022). Очаги последнего в настоящее время зафиксированы на огромной территории – от восточного побережья Байкала до Московской области включительно (Кривец и др., 2015; Kerchev et al., 2023). Отсутствие данных по его распространению в ряде областей Западной Сибири и Севера Европейской части России объясняется в основном недостаточными исследованиями. В частности, широкое распространение вредителя в пермском Предуралье

© Баранчиков Ю. Н., Пономарев В. И., Пашенова Н. В., Ефременко А. А., Голиков Д. Ю., Клобуков Г. И., Красуцкий Б. В., Кириченко Н. И., 2024

(Полиграф..., 2023) и обширные очаги в северной части восточного макросклона Южного Урала в Челябинской области (Обследование..., 2023; и др.) позволяли ожидать наличия полиграфа и в пихтарниках Среднего Урала, особенно в районах, прилегающих к Транссибирской магистрали. Однако до последнего времени сведения об уссурийском полиграфе на Среднем Урале отсутствовали.

С уссурийским полиграфом, как и с большинством видов короедов, ассоциировано множество видов грибов (Пашенова и др., 2017; Pashenova et al., 2018), из которых некоторые, будучи фитопатогенами, ослабляют растение-хозяина и способствуют заселению дерева жуками. Зачастую фитопатогенные грибы-иммигранты могут поменять вид насекомого-носителя и, расширяя свой патогенный потенциал, использовать уже аборигенные виды ксилофагов для своего распространения (Jacobi et al., 2007; Kim et al., 2011; Taerum et al., 2013; Carrillo et al., 2014; Kostovčík et al., 2015). Тесная ассоциация уссурийского полиграфа с агрессивным офиостомовым грибом grosманией Аошима (*Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya & Yamaoka) Masuya & Yamaoka) формирует на пихтах (*Abies* Mill.) патогенный тандем, сходный по хозяйственной значимости с классическим примером – голландской болезнью вязов, вызываемой грибами рода *Ophiostoma* Syd. & P. Syd. и их основным переносчиком – струйчатым заболонником (*Scolytus multistriatus* (Marsham)) (Баранчиков, Пашенова, 2017).

Повсеместно во вторичном ареале уссурийского полиграфа его обнаружение в конкретном регионе происходит уже при нанесении им заметных повреждений. Так что не удивительно, что и на Среднем Урале вид был впервые обнаружен весной 2023 г. уже в его действующем очаге на территории Ботанического сада УрО РАН в г. Екатеринбурге. В настоящей статье приводятся первые результаты исследований в новом для инвайдера регионе – Среднем Урале.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Ботанический сад УрО РАН расположен в юго-западной части г. Екатеринбурга (56°48' с. ш., 60°36' в. д.). Его площадь составляет около 45 га, включая территорию в 20 га, закрытую для посетителей (Дендрарий), на которой располагаются коллекции хвойных видов растений (рис. 1). На сегодняшний день в них

насчитывается 167 образцов древесных растений, в том числе 46 видов и 27 форм и сортов. Видовой состав коллекции следующий: род лиственница (*Larix* Mill.) – 6 видов (16 экз.), род ель (*Picea* A. Dietr.) – 13 видов и 25 сортов и форм (60 экз.), род сосна (*Pinus* L.) – 13 видов и 1 сорт (29 экз.), род псевдотсуга (*Pseudotsuga* Carr.) – 1 вид и 1 форма (6 экз.), род тсуга (*Tsuga* (Endl.) Carrière) – 1 вид (3 экз.), род пихта – 12 видов (53 экз.). Кроме деревьев пихт, включенных в коллекцию, на территории Ботанического сада произрастают деревья, не включенные в нее в связи с отсутствием информации об их происхождении.

Всего на территории Ботанического сада (открытой и закрытой для посещения) находится 234 дерева рода пихта (диаметр на высоте 1.3 м больше 5 см), не включенных в коллекцию, из них 209 экз. пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.).

Деревья пихты, не включенные в коллекцию, произрастают в основном куртинами, от 20 и более деревьев в куртине, но встречаются и отдельно растущие. Учет поражения деревьев уссурийским полиграфом проводили, опираясь на признаки, описанные в методическом пособии (Кривец и др., 2015): вертикальные потеки смолы на стволах, специфичные отпечатки маточных галерей на коре и лубе, погруженные в заболонь куколочные колыбельки. Жуков, имеющих 6-члениковые усики и специфическую форму булавы, не свойственную аборигенным видам рода полиграфы (*Polygraphus* Erichson) (Старк, 1952; Чилахсаева, 2010), определили до вида энтомологи Ботанического сада УрО РАН, определение было подтверждено в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.

Для микологического анализа были отобраны образцы – пластины коры и подстилающей древесины пихты сибирской площадью около 1.5 дм². Пластины зачищали от внешней коры, и из мест, содержащих некротические пятна во флоэме и гнезда короедов, вырезали пластинки меньшего размера (2–3 × 3–5 см), которые разделяли на коровую и древесинную части. Описанные процедуры проводили по возможности стерильно. Обожженные в пламени части пластинок помещали в чашки Петри (диаметр 90 мм) на плотную питательную среду – сусло-агар, содержащий молочную кислоту (4 мл на 1 л среды) для ингибирования бактериального роста. Части пластинок располагали так, чтобы вскрытые гнезда короеда находились на их поверхности.

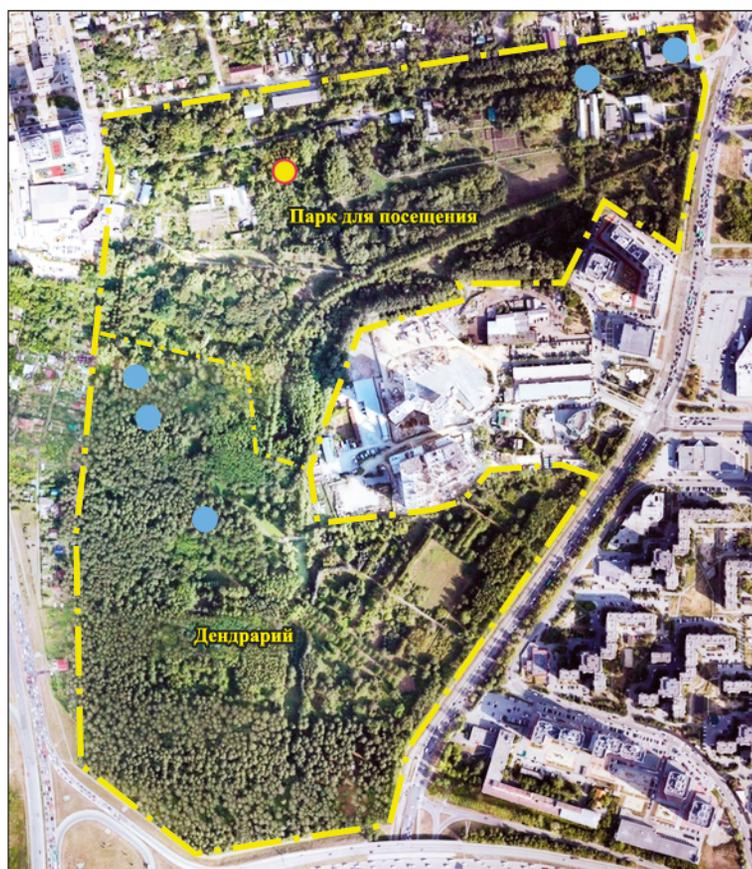


Рис. 1. Схема территории Ботанического сада УрО РАН в г. Екатеринбурге с указанием положения куртин пихт с пораженными уссурийским полиграфом деревьями на начало августа 2023 г. (синие кружки). Детально изученная куртина деревьев обозначена желтым кружком в красной окантовке.

Осмотр образцов с помощью стереомикроскопа МБС-9 (Россия) и фиксирование формирующихся колоний и грибных структур проводили еженедельно в течение 35 дней. Для изолирования в чистую культуру использовали мицелий вблизи крупных перитециев и капли слизи с вершины шейки перитециев. Питательной средой для изолирования и хранения культур было агаризованное неохмеленное пивное сусло (2° по Баллингу). Первичную идентификацию грибов выполнили на основании культуральных свойств и микроморфологических характеристик.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Ботаническом саду УрО РАН первое усохшее дерево пихты выявлено на территории, открытой для посетителей, в мае 2023 г. его удалили. Возраст дерева составлял 56 лет, диаметр на высоте 1.3 м – 18 см. На тот момент причи-

ну усыхания не устанавливали. В июле 2023 г. было отмечено поряжение хвои еще у нескольких деревьев в куртине пихт, растущих возле входа в Ботанический сад; возраст пораженных пихт – 50–60 лет. Их осмотр позволил выявить большое количество вылетных отверстий в коре (до 20 и более на 1 дм² (рис. 2, а). Смолотечение на этих деревьях отсутствовало. Однако потеки смолы появились на соседних живых деревьях пихт (рис. 2, б). На коре этих же деревьев обнаружено большое количество живых имаго полиграфа. Их сбор и морфологический анализ позволили установить принадлежность жуков к уссурийскому полиграфу. Инвентаризация деревьев пихт на территории Ботанического сада УрО РАН выявила наличие усохших или усыхающих деревьев в нескольких куртинах пихт как на открытом для посещения, так и на закрытом участках (рис. 1). Смолотечения на этих пихтах также не отмечено. Однако при удалении коры, характер маточных и личиночных ходов, а также кукольных камер указывали на то, что наибо-



Рис. 2. Поврежденные уссурийским полиграфом деревья пихты в Ботаническом саду УрО РАН, 14.08.2023 г.

а – летные отверстия на коре; *б* – свежее смолотечение при попытках заселения в августе 2023 г.; *в* – маточные и личиночные ходы на погибшем дереве; *г* – активное смолотечение на пихте сахалинской (*Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast.).

лее вероятная причина гибели пихт – заселение уссурийским полиграфом (рис. 2, *в*). При этом полиграф, как и в его сибирских популяциях, вначале атаковал наиболее угнетенные деревья с наименьшим диаметром стволов (Баранчиков и др., 2014). К примеру, из 35 деревьев пихты сибирской в крайней северо-западной куртине сибирских пихт (см. рис. 1) на конец сезона осталось 10 живых деревьев II и III категорий состояния (ослабленные, атакованы полиграфом, но не заселены), 17 деревьев IV и V категорий состояния (заселены, частично с вылетными отверстиями) и 8 деревьев старого сухостоя

с мертвой хвоей и вылетевшими жуками (VI категория).

Диаметр стволов на высоте 1.3 м в этом ряду постепенно и достоверно ($p < 0.05$) уменьшался: 18.9 ± 1.9 ; 14.1 ± 1.0 и 10.0 ± 1.3 см для групп II–III, IV–V и VI категорий состояния соответственно.

Активный лет имаго продолжался до третьей декады августа. В период лета имаго значительно усилилось смолотечение на живых пихтах. Как и ранее, в первую очередь атакам подвергались деревья небольшого диаметра (16–18 см на высоте 1.3 м), находящиеся в непосредственной

близости от деревьев с вылетными отверстиями. Атак на деревья большего диаметра (больше 30 см) или находившихся в отдалении от куртин с усыхающими пихтами в июле, в начале августа не отмечено, однако к середине сентября и на этих деревьях появились смоляные потеки по всему стволу. Возможно, лет имаго продолжался и в сентябре. По-видимому, это связано с установившейся в г. Екатеринбурге в конце лета жаркой погодой. За август превышение нормы составило 1.6 °С; в первые две декады – 3.2 и 4.2 °С соответственно, с понижением на 2.1 °С ниже нормы в третьей декаде. В сентябре превышение составило 3.1 °С. В целом в вегетационный сезон 2023 г. температура была выше

среднемесячных показателей: в мае – на 4.2 °С, в июне – в пределах нормы, в июле – на 2.9 °С выше нормы (Погода..., 2023).

В коллекции пихт к концу сезона отмечены атаки на все виды пихт, за исключением пихты цельнолистной (*Abies holophylla* Maxim.) (см. таблицу).

Наибольшее поражение наблюдали у деревьев пихты сибирской. Инвентаризация пихты сибирской в сентябре на территории Ботанического сада УрО РАН показала гибель 45 деревьев, еще у 42 деревьев зафиксировано заселение вредителем. Эти деревья являются в настоящее время источником распространения чужеродного вида короеда.

Таксоны рода пихта, представленные в коллекции Ботанического сада УрО РАН (г. Екатеринбург)

Секция / подсекция*	Вид	Источник поступления	Год поступления	Ареал	Число шт.	Категория состояния**
<i>Balsamea / Laterales</i>	Пихта арizonская (<i>Abies lasiocarpa</i> var. <i>arizonica</i> (Merriam) Lemmon)	г. Рига, Саласпилс БС	1989	Запад Северной Америки	1	II
	П. субальпийская (<i>A. lasiocarpa</i> (Hook.) Nutt.)	То же	1982	То же	1	II
	П. бальзамическая (<i>A. balsamea</i> (L.) Mill.)	»	1986	Запад и север Северной Америки	1	II
<i>Grandis</i>	П. одноцветная (<i>A. concolor</i> (Gordon) Lindl. ex Hildebr.)	г. Минск, БС	1986	Запад Северной Америки	1	I
	То же	» »	1984	То же	1	II
	»	г. Рига, Саласпилс БС	1989	»	1	II
<i>Balsamea / Medianae</i>	П. Фразера (<i>A. fraseri</i> (Pursh) Poir.)	г. Москва, ГБС	1983	Восток Северной Америки	1	II
<i>Momi</i>	П. цельнолистная	г. Минск, БС	1984	Дальний Восток, Восточная Азия	1	I
	» »	Сахалинская область	1981	То же	4	I
	» »	г. Москва, ГБС	1987	»	1	I
<i>Balsamea / Medianae</i>	П. белокожая (<i>Abies nephrolepis</i> (Trautv. ex Maxim.) Maxim.)	г. Минск, БС	1986	Горы Дальнего Востока, Сахалина, Северной Кореи	1	II
<i>Balsamea / Medianae</i>	П. белокожая	г. Москва, ГБС	1987	Запад Северной Америки	1	II
	П. сахалинская	Хабаровский край, Красногорский лесхоз	1981	Юг Сахалина, Южные Курилы	20	II
<i>Balsamea / Laterales</i>	П. сибирская	Северо-Байкальский лесхоз, р. Душкочан	1978	Европа, Западная и Восточная Сибирь, Восточная Азия	14	I – IV

Примечание. Пихты корейская (*Abies koreana* E. H. Wilson), грациозная (*A. gracilis* Kom.) и белая (*A. alba* Mill.) находятся в инвентарном состоянии, высота менее 1.5 м, диаметр менее 5 см, в таблице не приводятся. * По A. Farjon и K. D. Rushforth (1989). ** По С. А. Кривец и соавт. (2015).

Скорее всего, заселенных деревьев на территории сада значительно больше. Кроме пихты сибирской заселению подвергся один экземпляр пихты сахалинской (рис. 2, з) на участке, где расположена крайняя северо-западная куртина сибирских пихт, значительная часть которых погибла или заселена уссурийским полиграфом (см. рис. 1).

Кроме пихты сибирской здесь находятся 5 экз. пихты сахалинской (диаметр стволов более 30 см, высота 25 м), не включенных в коллекцию в связи с отсутствием данных об их происхождении. Остальные 4 дерева также подверглись активной атаке, но заселения на сегодняшний момент не зафиксировано.

Результаты этих наблюдений подтверждают связь относительной устойчивости видов пихт с их принадлежностью к разным секциям рода пихты. Так, в коллекции пихт Главного ботанического сада РАН (г. Москва) от нашествия полиграфа пострадали в первую очередь также виды секции *Balsamea* (Серая и др., 2014). Это объясняется особенностями строения коры указанных видов пихт (Астраханцева и др., 2023).

В целом необходимо констатировать, что на настоящий момент уже погибли или отмирают треть деревьев пихт, произрастающих на территории Ботанического сада. Первоначальное накопление короедного запаса и поражение деревьев проходили без признаков смолотечения, характерного для уссурийского полиграфа в районах инвазий. Возможно, эта особенность, а также дружный вылет части жуков в сезон заселения связаны с предварительно ослабленным состоянием атакованных весной пихт, а также с иссушением коры заселенных деревьев (Баранчиков и др., 2016). Активное смолотечение пихт наблюдали только во второй половине вегетационного сезона 2023 г. при освоении вылетевшими жуками новых, ранее не атакованных деревьев.

Микологический анализ образцов показал, что в тканях деревьев пихты сибирской, поврежденных уссурийским полиграфом, присутствовали крупные перитеции в разных стадиях развития (встречаемость в гнездах короеда 100 %). Как правило, зрелые сформированные плодовые тела были отмечены в маточных и личиночных ходах вредителя (рис. 3).

На поверхности тканей, прилегающих к гнездам уссурийского полиграфа, уже в первую неделю лабораторных наблюдений отмечали формирование новых плодовых тел в виде шарообразных оснований. Это указывает на то, что



Рис. 3. Шейки зрелых перитециев grosмании Аошимы и погибший жук в маточном ходе уссурийского полиграфа на пихте сибирской.

мицелий данного гриба за вегетационный сезон распространился в коре вокруг гнезд на значительное расстояние.

При изолировании гриба в чистую культуру получены колонии, чьи культуральные и микроморфологические признаки соответствовали виду grosмания Аошимы. Именно этот гриб выступает доминирующим микоассоциантом уссурийского полиграфа в первичном и вторичном частях ареала короеда (Пашенова, Баранчиков, 2013; Пашенова и др., 2017).

Были исследованы образцы коры с деревьев, показавших различную устойчивость к нападению уссурийского полиграфа.

1. Деревья, впервые подвергшиеся нападению вредителя и проявившие активный защитный ответ: признаки семейных гнезд отсутствовали, на коре в местах втачивания короедов отмечали небольшие округлые некрозы флоэмы с диаметром 5–9 мм (соответствует II–III категориям состояния по С. А. Кривец и др. (2015)).

2. Деревья, частично ослабленные из-за воздействия неблагоприятных факторов (скорее всего, предыдущих атак уссурийского полиграфа): признаки семейных гнезд отсутствовали, под корой в местах втачивания короедов отмечали овальные некрозы флоэмы, которые перестали увеличиваться достигнув длины 25–35 мм (III категория).

3. Деревья, переставшие сопротивляться нападению уссурийского полиграфа: хорошо развитые семейные гнезда вредителя, флоэма полностью бурая (IV категория состояния).

После раскладывания на плотную среду коры и древесины из устойчивых деревьев (группа 1) на поверхности образцов и вокруг них были отмечены колонии грибов из родов *Alternaria* Nees, *Aureobasidium* Viala & G. Boyer, *Botrytis* P. Micheli ex Pers., *Penicillium* Link и других неидентифицированных видов. Эти же виды грибов были связаны и с образцами коры, отобранными на менее устойчивых деревьях (группа 2). Но и в данном случае на поверхности древесных образцов в процессе инкубирования изредка развивались малочисленные группы перитециев grosмании Аошмы. Это позволяет предположить, что, хотя замедленная защитная реакция хозяина смогла остановить распространение мицелия grosмании Аошмы в коре, некоторое количество пропагул гриба (споры, конидии, мицелий) все-таки проникло в ствол и обеспечило дисперсное и ограниченное развитие фитопатогена еще до массового заселения дерева короедом.

Дополнительно следует отметить, что в образцах, содержащих развитые гнезда уссурийского полиграфа, были обнаружены конидиеносцы гриба (-ов) из рода *Geosmithia* Pitt, который также связан с данным видом короеда (Пашенова и др., 2017).

Предположительно, с уссурийским полиграфом, обнаруженным на Среднем Урале, связано еще несколько видов офиостомовых грибов, установленных в природных популяциях короеда на Дальнем Востоке и в инвазионных в Южной Сибири (Пашенова и др., 2017). Однако для более полного выявления всех микоассоциантов короеда необходимы дополнительные исследования, включающие отслеживание грибной сукцессии в ходах вредителя во времени, начиная с формирования брачных камер.

Источник заражения пихт уссурийским полиграфом на территории Ботанического сада УрО РАН на данный момент установить крайне сложно. Как правило, заражение связывают с грузовыми составами, перевозящими неокоренные стволы пихты по Транссибирской магистрали (Кривец и др., 2015). Город Екатеринбург является важным узловым пунктом на этой магистрали. Расстояние до ближайших железнодорожных станций, где могут отстаиваться такие составы (Шарташ, Путевка), составляет 5–6 км. Учитывая то, что после начала активного лёта имаго в Ботаническом саду УрО РАН отмечены следы атак с сильным смолотечением на немногочисленных пихтах в Дендрологическом парке-выставке (ул. 8 Марта, д. 37а), расположенном в 3.8 км от Ботанического сада, такое расстояние

хорошо летающие имаго уссурийского полиграфа преодолеть способны.

Следует отметить, на территории Свердловской области уссурийский полиграф был обнаружен позже, чем в примыкающих к нему регионах. Возможно, что он проник сюда значительно раньше, а активизация его деятельности связана с последними тремя засушливыми годами. Среднегодовая сумма осадков для г. Екатеринбурга, по данным Росгидромета России (2023), составляет около 534 мм. По данным метеостанции г. Екатеринбурга (id WMO 28440), за вегетационный период в 2021 г. выпало 446 мм осадков, в 2022 – 457 мм, в 2023 (по 8 ноября) – 392 мм (Погода..., 2023). Теплообеспеченность вегетационного сезона в эти годы значительно превышала среднеголетние значения – 1357 градусо-дней при пороге 7 °С: 1626, 1436 и 1635 градусо-дней для 2021, 2022 и 2023 гг. соответственно.

Единственным эффективным способом ликвидации обнаруженного в Ботаническом саду УрО РАН очага короеда-инвайдера является осенне-зимняя вырубка зараженных (с зимующими жуками) пихт с обязательным уничтожением коры (если не всех стволов). При невозможности массового сжигания древесины в условиях мегаполиса можно рекомендовать складирование в штабеля распиленных на чурбаки стволов, поверхностную обработку их инсектицидами и тщательное изолирование штабеля толстой черной полиэтиленовой пленкой. Совершенно недопустим вывоз бревен с жуками за пределы очага. Оставшиеся экземпляры пихт до начала лёта жуков полиграфа (конец апреля – начало мая) должны быть поверхностно, по всей длине ствола, обработаны инсектицидами. Обработки необходимо проводить в течение последующих 2–3 лет с тщательным контролем наличия новых поселений вредителя. Именно таким путем удалось спасти от уссурийского полиграфа коллекцию пихт в Главном ботаническом саду РАН (г. Москва) в 2014–2017 гг. (Серая и др., 2018).

Работа выполнена в рамках базового проекта фундаментальных исследований ИЛ СО РАН № FWES-2021-0011.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астраханцева Н. В., Серая Л. Г., Пашенова Н. В., Коженкова А. А., Баранчиков Ю. Н. Анатомические особенности коры как фактор устойчивости видов пихт к заселению уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Blandf // Сиб. лесн. журн. 2023. № 5. С. 43–59.

- Баранчиков Ю. Н., Демидко Д. А., Латтев А. В., Петько В. М. Динамика отмирания пихты сибирской в очаге уссурийского полиграфа // Лесн. вестн. 2014. № 6. С. 132–138.
- Баранчиков Ю. Н., Демидко Д. А., Петько В. М. Влажность коры дерева-хозяина и вероятность летне-осеннего лёта жуков уссурийского полиграфа // IX чтения пам. О. А. Катаева. Дендробрионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. СПб: СПбГЛТУ, 2016. С. 5.
- Баранчиков Ю. Н., Пашенова Н. В. Ходим парой: о необходимости совместной оценки фитосанитарного риска инвазивной энтомо-микологической группировки // XV съезд Рус. энтомол. об-ва, Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г. Новосибирск: Ин-т систем. и экол. животных СО РАН, 2017. С. 41–42.
- Кривец С. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Пашенова Н. В., Демидко Д. А., Петько В. М., Баранчиков Ю. Н. Уссурийский полиграф в лесах Сибири (распространение, биология, экология, выявление и обследование поврежденных насаждений): Метод. пособие. Томск, Красноярск: Умнум, 2015. 48 р.
- Обследование насаждений пихты на заселенность уссурийским полиграфом в Челябинской области. Центр защиты леса Челябинской области. Новости, 21.07.2023. <https://chelyabinsk.rcfh.ru/presscenter/novosti/obsledovanie-nasazhdeniy-pikhty-na-zaselyennost-ussuriyskim-poligrafom-v-chelyabinskoj-oblasti/>
- Пашенова Н. В., Баранчиков Ю. Н. К идентификации *Grosmannia aoshimae* – специфичного грибного ассоцианта уссурийского полиграфа // Лесн. вестн. 2013. № 6. С. 106–112.
- Пашенова Н. В., Кононов А. В., Устьянцев К. В., Блинов А. Г., Перцова А. А., Баранчиков Ю. Н. Офиостомовые грибы, ассоциированные с уссурийским полиграфом на территории России // Рос. журн. биол. инваз. 2017. № 4. С. 80–95.
- Погода и климат, 2023. <http://www.pogodaiklimat.ru>
- Полиграф уссурийский – значительный инвазивный вредитель *Abies sibirica*. Центр защиты леса Пермского края. Новости, 24.11.2023. <https://perm.rcfh.ru/presscenter/novosti/poligraf-ussuriyskiy-znachitelnyy-invazivnyy-vreditel-bies-sib-tica/>
- Росгидромет России, 2023. <https://meteoinfo.ru/climatecities>
- Серая Л. Г., Пашенова Н. В., Мухина Л. Н., Дымович А. В., Александрова М. С., Баранчиков Ю. Н. Повреждаемость видов рода *Abies* Mill. в коллекции Главного ботанического сада РАН уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Vland. и его грибными ассоциантами // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участ., посвящ. 70-летию созд. Ин-та леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, 16–19 сентября 2014 г. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. С. 652–655.
- Серая Л. Г., Пашенова Н. В., Демидко Д. А., Коженкова А. А., Ефременко А. А., Гниненко Ю. И., Баранчиков Ю. Н. Попытки химического контроля инвазивных популяций уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Curculionidae) // X чтения пам. О. А. Катаева. Дендробрионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах: Материалы Междунар. конф., Санкт-Петербург, 22–25 октября 2018 г. СПб.: СПбГЛТУ, 2018. Т. 1: Насекомые и прочие беспозвоночные животные. С. 97–98.
- Старк В. Н. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 31. Короеды. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1952. 462 с.
- Чилахсаева Е. А. Обзор видов рода *Polygraphus* Erichson, 1836 (Coleoptera, Scolytidae) фауны Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115. Вып. 3. С. 48–50.
- Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species / F. E. Vega, R. W. Hofstetter (Eds.). London, UK: Elsevier Acad. Press, 2015. 640 p.
- Carrillo D., Duncan R. E., Ploetz J. N., Campbell A. F., Ploetz R. C., Peña J. E. Lateral transfer of a phytopathogenic symbiont among native and exotic ambrosia beetles // Plant Pathol. 2014. V. 63. Iss. 1. P. 54–62.
- Farjon A., Rushforth K. D. A classification of *Abies* Miller (Pinaceae) // Not. Royal Bot. Garden Edinb. 1989. V. 46. Iss. 1. P. 59–79.
- Jacobi W., Koski R., Harrington T. C., Witcosky J. J. Association of *Ophiostoma novo-ulmi* with *Scolytus schevyrewi* (Scolytidae) in Colorado // Plant Disease. 2007. V. 91. N. 3. P. 245–247.
- Kerchev I., Bykov R., Ilinsky Yu. Expansion of the secondary range of *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae): invasion of Khamar-Daban mountains (Republic of Buryatia) // Acta Biol. Sib. 2023. N. 9. P. 1–11.
- Kim S., Harrington T. C., Lee J. C., Seybold S. J. *Lep-tographium tereforme*, sp. nov. and other Ophiostomatales isolated from the root-feeding bark beetle *Hylurgus ligniperda* in California // Mycologia. 2011. V. 103. Iss. 1. P. 152–163.
- Kostovčik M., Bateman M., Kolařík M., Stelinski L. L., Jordal B., Hulcr J. The ambrosia symbiosis is specific in some species and promiscuous in others: evidence from high-throughput community sequencing // ISME J. 2015. V. 9. P. 126–138.
- Musolin D. L., Kirichenko N. I., Karpun N. N., Aksenenko E. V., Golub V. B., Kerchev I. A., Mandelshtam M. Y., Vasaitis R., Volkovitsh M. G., Zhuravleva E. N., Selikhovkin A. V. Invasive insect pests of forests and urban trees in Russia: origin, pathways, damage, and management // Forests. 2022. V. 13. Iss. 4. Article: 521. 60 p.
- Pashenova N. V., Kononov A. V., Ustyantsev K. V., Blinov A. G., Pertsovaya A. A., Baranchikov Yu. N. Ophiostomatoid fungi associated with the four-eyed fir bark beetle on the territory of Russia // Rus. J. Biol. Invas. 2018. V. 9. N. 1. P. 63–74 (Original Rus. Text © N. V. Pashenova, A. V. Kononov, K. V. Ustyantsev, A. G. Blinov, A. A. Pertsovaya, Yu. N. Baranchikov, 2017, publ. in Ros. zhurn. biol. invaz. 2017. N. 4. P. 80–95).
- Taerum S. J., Duong T. A., Beer W. de, Gillette N., Sun J.-H., Owen D. R., Wingfield M. J. Large shift in symbiont assemblage in the invasive red turpentine beetle // PLoS ONE. 2013. V. 8. Iss. 10. Article: e78126. 12 p.

FIRST FINDINGS OF AN INVASIVE TANDEM BARK BEETLE – PHYTOPATHOGENIC FUNGUS IN THE MIDDLE URALS MEGALOPOLIS

Yu. N. Baranchikov¹, V. I. Ponomarev², N. V. Pashenova¹, A. A. Efremenko¹,
D. Yu. Golikov², G. I. Klobukov², B. V. Krasutskiy², N. I. Kirichenko¹

¹ V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch,
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

² Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202a, Yekaterinburg, 620134 Russian Federation

E-mail: baranchikov_yuri@yahoo.com, v_i_ponomarev@mail.ru, pasnat@ksc.krasn.ru, efremenko2@mail.ru,
mit2704@gmail.com, klobukov_g_i@mail.ru, boris_k.63@mail.ru, nkirichenko@yahoo.com

The four-eyed fir bark beetle (*Polygraphus proximus* Blandford) and the fungus (*Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya & Yamaoka) Masuya & Yamaoka) form an extremely aggressive invasive tandem affecting Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) throughout almost its entire range. In spring 2023, the beetle and its fungal associate were first detected in fir plantings at the Botanical Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences in the city of Yekaterinburg (Middle Urals). At the time of detection, the pest had destroyed and infested more than a third of the fir trees in the area accessible to visitors and had begun attacking the collection of fir species in the arboretum. The phytopathogen *G. aoshimae* was found in all beetle galleries. Fungi of the genus *Geosmithia* Pitt were frequently encountered also. The beetles first attacked Siberian fir trees with the smallest stem diameter. Beetles began exiting weakened trees infested in spring and infest live trees as early as late July – early August. From the fir collection, fir trees from the *Balsamea* section: Siberian fir, balsam fir (*A. balsamea* (L.) Mill.), subalpine fir (*A. lasiocarpa* (Hook) Nutt.), Frasier fir (*A. fraseri* (Pursh) Poir.), Khingan fir (*A. nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim.), Sakhalin fir (*A. sachalinensis* F. Schmidt Mast.), were infested first. Firs of the section *Grandis* had traces of single attacks, and Manchurian fir (*Abies holophilla* Maxim.) (the section *Momi*) was not attacked by beetles at all. Traces of four-eyed fir bark beetle attacks were also found in the park-exhibition, 3.5 km far from the Botanical Garden, which indicates a wide distribution of the invasive bark beetle in the metropolis.

Keywords: *Polygraphus proximus*, *Grosmannia aoshimae*, infestation, Botanical Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Middle Urals, fir collection.

How to cite: Baranchikov Yu. N., Ponomarev V. I., Pashenova N. V., Efremenko A. A., Golikov D. Yu., Klobukov G. I., Krasutskiy B. V., Kirichenko N. I. First findings of an invasive tandem bark beetle – phytopathogenic fungus in the Middle Ural megalopolis // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 1. P. 107–115 (in Russian with English abstract and references).

CONTENTS

RESEARCH ARTICLES

<i>B.-Ts. B. Namzalov, A. M. Samdan, L. V. Budazhapov, M. B.-Ts. Namzalov</i> Features of Spatial Structure and Cenogenesis of Relict Larch Forests in the Mountain Forest-Steppe of Southern Siberia	3
<i>A. S. Aver'yanov, A. P. Barchenkov, A. V. Pimenov, T. S. Sedel'nikova</i> Variability of Cones Morphological Features of <i>Larix sibirica</i> Ledeb. in the South of Siberia	13
<i>L. P. Gabysheva, A. P. Isaev</i> Growth of Larch Crops in Cryolithozone Yakutia	21
<i>M. V. Oskorbina, O. V. Kalugina, L. V. Afanas'eva</i> Effect of Emissions from Aluminum Production on Photosynthetic Apparatus of Siberian Larch	31
<i>I. S. Tsepordey, V. A. Usoltsev, D. V. Noritsin</i> The Conjugacy of Climatic Indicators in the Latitudinal Gradient of Eurasia When Modeling Biomass of Forest-Forming Species	40
<i>A. V. Klimov, B. V. Proshkin</i> Influence of the Evolution of River System of the Altai-Sayan Mountain Country on Form Diversity of Laurel Poplar Modern Populations of <i>Populus laurifolia</i> Ledeb.	49
<i>M. V. Rogozin</i> The Influence of Feeding Areas on the Fall of Trees in Pine Crops	57
<i>A. I. Montile, S. A. Shavnin, A. A. Montile, D. Yu. Golikov</i> The Impact of Edge Effect on the Relationship of Individual Morphological Features of Scots Pine in Natural Stands and Forest Park	67
<i>O. V. Tolkach, G. G. Terekhov, N. N. Terinov</i> Density of Snow Under the Canopy of Artificial Spruce Stands in the Middle Urals	78
<i>M. S. Lezin, V. A. Lezina</i> Naturalization as a Tool to Increase Adaptability in Future Varieties of Felt Cherries	90
<i>E. R. Bukhanov, A. D. Shefer, A. V. Shabanov, Yu. L. Gurevich, M. N. Krakhalev</i> Structure, Optical and Spectral Characteristics of Epicuticular Wax of Blue Spruce Needles	97
<i>Yu. N. Baranchikov, V. I. Ponomarev, N. V. Pashenova, A. A. Efremenko, D. Yu. Golikov, G. I. Klobukov, B. V. Krasutskiy, N. I. Kirichenko</i> First Findings of an Invasive Tandem Bark Beetle – Phytopathogenic Fungus in the Middle Ural Megalopolis	107

* JUBILEE

* *P. A. Tsvetkov, D. I. Nazimova, I. N. Tret'yakova*
Alexandra Vital'evna Volokitina (to 75th Birthday)

* Article is published in online edition.

СОДЕРЖАНИЕ

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ СТАТЬИ

<i>Б.-Ц. Б. Намзалов, А. М. Самдан, Л. В. Будажапов, М. Б.-Ц. Намзалов</i> Особенности пространственной структуры и ценогенеза реликтовых лиственничников в горной лесостепи Юж-ной Сибири	3
<i>А. С. Аверьянов, А. П. Барченков, А. В. Пименов, Т. С. Седельникова</i> Изменчивость морфологических признаков шишек лиственницы сибирской на юге Сибири	13
<i>Л. П. Габышева, А. П. Исаев</i> Рост лиственничных культур в условиях криолитозоны Якутии	21
<i>М. В. Оскорбина, О. В. Калугина, Л. В. Афанасьева</i> Влияние выбросов алюминиевого производства на фотосинтетический аппарат лиственницы сибирской	31
<i>И. С. Цепордей, В. А. Усольцев, Д. В. Норцин</i> Сопряженность климатических показателей в широтном градиенте при моделировании фитомассы лесообразующих видов Евразии	40
<i>А. В. Климов, Б. В. Прошкин</i> Влияние эволюции речной системы Алтае-Саянской горной страны на формовое разнообразие современных популяций тополя лавролистного	49
<i>М. В. Rogozin</i> Влияние площадей питания на отпад деревьев в культурах сосны	57
<i>А. И. Монтиле, С. А. Шавнин, А. А. Монтиле, Д. Ю. Голиков</i> Влияние краевого эффекта на взаимосвязи отдельных морфологических признаков сосны обыкновенной в естественных насаждениях и лесопарке	67
<i>О. В. Толкач, Г. Г. Терехов, Н. Н. Теринов</i> Плотность снега под пологом еловых насаждений искусственного происхождения на Среднем Урале	78
<i>М. С. Лёзин, В. А. Лёзина</i> Натурализация как инструмент повышения адаптивности в будущих сортах вишни войлочной	90
<i>Е. Р. Буханов, А. Д. Шефер, А. В. Шабанов, Ю. Л. Гуревич, М. Н. Крахалева</i> Строение, оптические и спектральные характеристики эпикутикулярного воска хвои ели голубой	97
<i>Ю. Н. Баранчиков, В. И. Пономарев, Н. В. Пашинова, А. А. Ефременко, Д. Ю. Голиков, Г. И. Клобуков, Б. В. Красуцкий, Н. И. Кириченко</i> Первые находки инвазийного тандема короед – фитопатогенный грибок в Среднеуральском мегаполисе	107

* ЮБИЛЕЙ

* *П. А. Цветков, Д. И. Назимова, И. Н. Третьякова*
Александра Витальевна Волокитина (к 75-летию со дня рождения)

* Статья публикуется в сетевом издании.