Сибирское Отделение
Российской академии наук
Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

ЛЕСНЫЕ БИОГЕОЦЕНОЗЫ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ: ГЕОГРАФИЯ, СТРУКТУРА, ФУНКЦИИ, ДИНАМИКА

Материалы Всероссийской научной конференции
с международным участием, посвященной 70-летию создания
Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

16-19 сентября 2014 г., Красноярск

НОВОСИБИРСК
ИЗДАТЕЛЬСТВО СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
2014

УДК 630+574
ББК 43
Л50

Редакционная коллегия: Баранчиков Ю. Н., Ведрова Э. Ф., Лоскутов С. Р.,
Муратова Е.Н., Пименов А. В., Прокушкин А. С., Соколов В. А., Харук В. И.,
Цветков П. А., Шишикин А. С.

Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию создания Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, 16—19 сентября 2014 г. / ред. коллегия: Ю.Н.Баранчиков [и др.]; Сиб. отд-ние Рос. акад. наук, Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. — 687 с.

ISBN 978-5-7692-1391-5

В материалах Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, представлены результаты исследований лесных биогеоценозов бореальной зоны по основным направлениям: теоретические аспекты лесной биогеоценологии, биосферная роль лесных экосистем, динамика и мониторинг лесных биогеоценозов, антропогенные и природные риски уязвимости лесных экосистем, леса криолитозоны, биотехнология и глубокая переработка в лесном секторе, лесные ресурсы и лесоуправление, генетические и геномные исследования бореальных лесов.

Для сотрудников исследовательских учреждений, преподавателей, работников лесного хозяйства, аспирантов и студентов.

Конференция поддержана Российским фондом фундаментальных исследований,
грант № 14-04-20195

Утверждено к печати
Ученым советом Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

Материалы публикуются в авторской редакции

ISBN 978-5-7692-1391-5 © Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2014

СОДЕРЖАНИЕ

ЛЕСНЫЕ БИОГЕОЦЕНОЗЫ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ: ГЕОГРАФИЯ, СТРУКТУРА, ФУНКЦИИ, ДИНАМИКА

ПЛЕНАРНЫЕ ДОКЛАДЫ

Онучин А. А. Причины концептуальных противоречий в оценке гидрологической роли бореальных лесов……. 11
Швиденко А. З., Кракснер Ф., Оберштайнер М., Щепащенко Д. Г. Проблемы перехода к устойчивому управлению лесами в России: потенциал и риски……. 14
Крутовский К. В., Орешкова Н. В., Путинцева Ю. В., Шилкина Е. А., Павлов И. Н., Ибе А. А., Дейч К. О., Третьякова И. Н., Ваганов Е. А. Геномные исследования бореальных лесов…… 19
Лоскутов С. Р., Анискина А. А. Термический анализ древесины основных лесообразующих пород Сибири…….... 22
Lakyda P. I., Vasylyshyn R. D., Lakyda I. P. Coniferous forest of Ukraine: state, dynamics and bioproductivity…… 26
Шишикин А. С. Экологические исследования техногенных территорий…… 30
Бебия С. М. Проблемы и перспективы рационального использования лесных ресурсов Черноморского побережья Кавказа (ЧПК)…… 33
Павлов И. Н., Цыкалов А. Г. Роль корневых патогенов в усыхании хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока… 35
Шавнин С. А., Галако В. А., Власенко В. Э. Пространственная структура сосновых древостоев лесопарковых и внутригородских биогеоценозов г. Екатеринбурга……... 38
Усольцев В. А., Гаврилин Д. С. Географические градиенты чистой первичной продукции лиственничных лесов Евразии…….. 40
Милютин Л. И., Муратова Е. Н., Ларионова А. Я. Достижения Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН в исследовании лесных генетических ресурсов Сибири…… 43
Цветков П. А., Фуряев В. В. Роль пожаров в лесообразовательном процессе…… 46

УСТНЫЕ И СТЕНДОВЫЕ ДОКЛАДЫ

ЛЕСНЫЕ РЕСУРСЫ И ЛЕСОУПРАВЛЕНИЕ - КЛЮЧЕВЫЕ ФАКТОРЫ РАЗВИТИЯ СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Соколов В. А., Втюрина О. П., Кузьмик Н. С. Организация хозяйства в кедровых лесах Сибири…….. 50
Коновалова М. Е. Восстановление леса после сплошных рубок кедровников в горах Южной Сибири…… 53
Лобанов А. И. Научное обеспечение работ по защитному лесоразведению и перспективы его развития на юге Средней Сибири…… 56
Богачева А. В. Дискомицеты как активные участники растительных ценозов дальневосточных хвойно-широколиственных лесов…… 59
Борисов А. Н., Иванов В. В. Имитационное моделирование роста соснового древостоя…… 62
Брезинская Л. В., Тарасова В. В. Эколого — экономическая оценка лесопользования на примере регионов Сибири……... 64
Гончарова И. А., Собачкин Р. С. Структура и продуктивность напочвенного покрова в разногустотных молодняках ели сибирской искусственного происхождения…….. 65
Грязин И. В. Опыт использования лесов в целях рекреационной деятельности в Красноярском крае на примере природного парка «Ергаки»…… 68
Гуров А. В., Шишикин А. С. Воздействие лесохозяйственной фрагментации на население животных (краткий обзор)……. 71
Кальченко Л. И., Бондарев А. Я., Федотов Д. С., Дергачев В. И., Гольченко С. В. Об интродукции дуба черешчатого в Алтайском крае…… 75
Кириенко М. А., Бенькова А. В. Рост и развитие культур кедра сибирского в условиях Западного Саяна……. 77
Климова Н. В., Пологова Н. Н., Чернова Н. А. Оценка ценотической структуры кедровников свежих и влажных экотопов Прикетья…… 80
Кофман Г. Б., Кузьмичев В. В. Теория строения древостоев и иерархия эмпирических обобщений…….. 83
Лоскутов Р. И., Седаева М. И. Краткая характеристика дендрологической коллекции Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН……. 86
Новикова М. А., Любимова А. С. Березовый сок…… 89
Попов А. Г., Горошкевич С. Н. Становление жизненных форм прямостоячих и стелющихся деревьев на ранних этапах онтогенеза на примере близкородственных 2-хвойных (*Pinus sylvestris* L, *P. mugo* Turra) и 5-хвойных (*P. sibirica* Du Tour, *P. pumila* (Pall.) Regel) видов сосен…… 90
Собачкин Р. С., Ковалева Н. М., Иванов В. В. Возобновление сосны после выборочных рубок в сосняках Красноярской лесостепи…….. 93

БИОТЕХНОЛОГИЯ И ГЛУБОКАЯ ПЕРЕРАБОТКА ЛЕСНЫХ ПРОДУКТОВ

Машкина О. С., Табацкая Т. М. Сохранение представителей ценного генофонда лиственных древесных растений на основе создания генетического банка *in vitro*…….. 97

Мельникова Е. А., Литовка Ю. А., Киселева О. В., Миронов П. В. Lentinus edodes (Berk): морфологические особенности в поверхностной и глубиной культуре…… 100
Семенович А. В., Лоскутов С. Р. Катионообменные свойства модифицированной коры хвойных пород Сибири... 102
Третьякова И. Н., Иваницкая А. С., Ворошилова Е. В., Пак М. Э. Перспективы биотехнологии клонального микроразмножения хвойных в Сибири…….. 105
Третьякова И. Н., Лукина А. В. Цитоэмбриологические исследования *Pinus sibirica* с однолетним циклом генеративного развития и перспективы их репродукции……. 107
Шмаков В. Н., Макаренко С. П., Дударева Л. В., Столбикова А. В., Соколова Н. А., Третьякова И. Н., Константинов Ю. М. Высокое содержание олеиновой кислоты в липидах морфогенных каллусов лиственницы сибирской как маркер раннего соматического эмбриогенеза…….. 109

ЛЕСА КРИОЛИТОЗОНЫ

Балыбина А. С., Трофимова И. Е. Взаимосвязь температурного режима почвы в Верхнечарской котловине с динамикой радиального прироста лиственницы…….. 113
Безкоровайная И. Н., Евграфова С. Ю., Прокушкин А. С., Климченко А. В., Антонов Г. И. Особенности биологической активности почв в лиственничниках Центральной Эвенкии……. 115
Брюханова М. В., Симанько В. В., Калинина Е. В., Табакова М. А. Особенности роста и анатомического строения годичных колец лиственных и хвойных пород деревьев в условиях криолитозоны Средней Сибири……... 118
Бубякина В. В., Перк А. А., Татаринова Т. Д., Васильева И. В., Пономарев А. Г. Механизмы формирования экстремальной морозоустойчивости берез Центральной Якутии…….. 120
Голюков А. С., Федотова Е. В. Анализ температуры поверхности по данным MODIS (продукты MOD11)……. 122
Гродницкая И. Д., Сырцов С. Н. Микробные комплексы криогенных почв тундровой и лесной экосистем Средней Сибири…… 125
Евграфова С. Ю., Мухортова Л. В. Взаимосвязь структуры микробных сообществ и состава органического вещества почвы криогенных лиственничников Центральной Эвенкии……. 128
Зырянова О. А. Растительные ассоциации формации *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.: разнообразие, структура, хронология……. 131
Им С. Т. Исследование криолитозоны Средней Сибири по данным дистанционного зондирования GRACE…….... 133
Калинина Е. В., Брюханова М. В., Кирдянов А. В. Влияние погодных условий на процессы формирования ксилемы лиственницы Гмелина…….. 136
Колмогоров А. И., Николаев А. Н. Влияние климатических факторов на радиальный прирост лиственницы в районе р. Колымы…… 138
Кривобоков Л. В., Зверев А. А. Флористические особенности, типология и экология лиственничных лесов подзоны северной тайги Средней Сибири (Тура, Центральная Эвенкия)…….. 141
Масягина О. В., Прокушкин А. С., Артюхов А. А., Удалова Т. А., Сенченков С. А. Сравнительный анализ поглощения и распределения стабильного изотопа ^{13}C в тканях лиственницы Гмелина в начале и в конце вегетации……... 144
Машуков Д. А., Бенькова А. В. Влияние климатических факторов на радиальный рост на разных уровнях высоты ствола лиственницы Гмелина на склонах разной экспозиции (Центральная Эвенкия)…… 147
Мухортова Л. В., Ведрова Э. Ф. Распределение запасов тонких корней и корневого детрита под лиственничниками на мерзлотных почвах……. 150
Николаев А. Н. Дендрохронологические исследования на северо-востоке России……... 153
Прокушкин А. С., Прокушкин С. Г., Кирдянов А. В., Климченко А. В., Масягина О. В., Титов С. В. Динамика запасов углерода в северотаежных лиственничниках…….. 156
Рыжкова В. А., Данилова И. В., Корец М. А. Классификация и картографирование лесного покрова криолитозоны приенисейской Сибири на основе ГИС…… 159
Симанько В. В., Шашкин А. В., Бенькова В. Е. Пространственно-временная изменчивость радиального прироста лиственницы Гмелина в экотоне полярной границы леса…… 161
Сокорутова В. Н., Николаев А. Н. Изучение радиального прироста основных лесообразующих пород Олекминского района…….. 164
Токарева И. В., Масягина О. В., Прокушкин А. С. Влияние нагревания на физико-химические свойства и микробную активность органических горизонтов криогенных почв……. 167
Шибистова О. Б., Гуггенбергер Г. А., Балдок Д. Трансформация почвенного органического вещества в зависимости от режима вечной мерзлоты на примере экотона лесотундры Средней Сибири…… 170
Churakova (Sidorova) O. V., Shashkin A. V., Siegwolf R., Vaganov E. A., Bigler C. Predictions of carbon and oxygen isotope ratios in tree wood and cellulose from eco-physiological models……. 171
Morishita T., Matsuura Y., Kajimoto T., Osawa A., Zyryanova O. A., Prokushkin A. S. Effect of N fertilization and root cut treatment on soil respiration in a *Larix gmelinii* forest near Tura town……... 173

ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЖАРОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ИХ ПОСЛЕДСТВИЙ: АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ, ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Валендик Э. Н., Кисиляхов Е. К. Лесные пожары в Евразии: проблемы и пути их решения…… 177
Волокитина А. В. Прогноз пирологических ситуаций в бореальных лесах……... 180
Иванов В. А., Пономарев Е. И., Коршунов Н. А. Классифицирование территории Российской Федерации по степени природной пожарной опасности и антропогенной нагрузки на лесные участки…… 183

Брюханов А. В., Коморовский В. С., Осавелюк П. А. Разработка Интернет-сервиса "Энциклопедия природных пожаров"…… 185
Брюханов А. В., Шишикин А. С., Иванов В. А. Практическое внедрение новых подходов и технологий для борьбы с пожарами на особо-охраняемых природных территориях…….. 188
Буряк Л. В., Каленская О. П. Воздействие пожаров на лесные экосистемы Восточного Забайкалья……. 191
Волокитина А. В., Корец М. А., Софронова Т. М. Управление действующими пожарами растительности……... 194
Доррер Г. А., Шаталов П. С. Гибридный подход к созданию компьютерных моделей лесных пожаров на базе высокопроизводительных вычислительных систем……. 197
Дубровский Ю. А., Дёгтева С. В., Новаковский А. Б. Пирогенная динамика таёжных темнохвойных лесов в условиях заповедного режима (Республика Коми, Печоро-Илычский заповедник)…… 200
Дымов А. А., Дубровский Ю. А., Габов Д. Н. Влияние низовых пожаров в сосняках лишайниковых на почвы и почвенное органическое вещество (Средняя тайга, Республика Коми)…….. 203
Евдокименко М. Д. Хозяйственная история пирогенных нарушений в Байкальских лесах……. 205
Жила С. В., Иванова Г. А., Кукавская Е. А. Послепожарная трансформация фитомассы в светлохвойных насаждениях Нижнего Приангарья……. 208
Злобина Л. П. Смена хвойных лесов мелколиственными в горных ландшафтах южной тайги Средне-Сибирского плоскогорья……... 211
Иванова Г. А., Ковалева Н. М., Кукавская Е. А., Конард С. Г. Оценка и мониторинг воздействия пожаров на эмиссию углерода и компоненты экосистемы сосняков Средней Сибири…… 212
Корец М. А., Волокитина А. В. Программное обеспечение для прогноза поведения пожара растительности 215
Кукавская Е. А., Буряк Л. В., Иванова Г. А., Конард С. Г., Каленская О. П., Жила С. В., Макрае Д. Дж. Влияние пожаров и рубок на лесные экосистемы Сибири…….. 218
Кутявин И. Н. Роль пожаров в строении сосновых древостоев Северного Приуралья (Республика Коми)…….. 221
Лазарева А. А., Афонина Т. Е. Анализ горимости лесов национального парка «Тункинский»…… 224
Муканов Б. М., Портянко А. В. Формирование ассимиляционного аппарата послепожарного фитоценоза сосны обыкновенной в зависимости от густоты восстановительной пирогенной сукцессии……. 227
Першин К. С., Софронова Т. М., Волокитина А. В. Совершенствование оценки пожарной опасности в лесу: программное обеспечение…… 230
Пономарев Е. И., Швецов Е. Г. Дистанционный мониторинг пожаров: количественные и качественные оценки воздействия пожаров на леса…….. 232
Софронова А. В., Волокитина А. В. Пирологическая экспертиза нефтегазовых комплексов…….. 235
Фуряев В. В., Киреев Д. М., Самсоненко С. Д., Фуряев И. В. Смена хвойных лесов мелколиственными под воздействием пожаров в платообразных ландшафтах южной тайги Средне-Сибирского плоскогорья……. 238
Barrett K., Kukavskaya E. A., Buryak L. V. Post-fire recovery of remotely sensed vegetation indices in areas of recruitment failure in Zabaikalye, Russia……... 240

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЛЕСНОЙ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

Вомперский С. Э. Концепция биогеоценоза останется в испытании…… 243
Смирнова О. В., Алейников А. А. Популяционная организация и динамика бореальных лесов…….. 246
Санникова Н. С., Мищихина Ю. Д., Петрова И. В. Факторы конкуренции древостоя-эдификатора: анализ и синтез……. 248
Барцев С. И., Почекутов А. А. Континуальная модель формирования органического вещества лесных почв…….. 251
Белоусова Н. И., Назимова Д. И. О связи почв и растительности на разных иерархических уровнях их классификации……. 254
Бобкова К. С., Тужилкина В. В., Галенко Э. П., Манов А. В., Кутявин И. Н. Хвойные биогеоценозы Печорского меридиана: фитоценотическое разнообразие, биопродукционный процесс……. 257
Ведрова Э. Ф., Шугалей Л. С. Особенности взаимодействия леса и почвы в многолетнем эксперименте с основными лесообразующими породами Сибири……. 259
Галицкий В. В. Времена жизни ветвей и распределение зеленой биомассы по высоте дерева…… 262
Горошкевич С. Н., Велисевич С. Н., Хуторной О. В. Жизненные формы кедра сибирского…… 265
Громцев А. Н. Ландшафтная экология европейских таежных лесов России: современные представления и перспективы развития…….. 268
Ефименко А. С., Алейников А. А. Приуроченность подроста деревьев к микросайтам в крупнопапоротниковых лесах Северного Предуралья…….. 271
Зиганшин Р. А. Лесной массив как структурная единица растительного покрова Земли…… 274
Кофман Г. Б., Коновалова М. Е., Коновалова А. Е. Дифференцированная оценка сопряженности доминирующих древесных видов и элементов рельефа…….. 278
Крышень А. М. Эколого-динамическая модель ценотического разнообразия лесов Фенноскандии…….. 280
Сабиров Р. Н. Типологическая структура темнохвойных лесов острова Сахалин…… 283
Стаменов М. Н. Популяционная структура *Quercus robur* L. в Московской области при различной степени нарушенности биогеоценотического покрова……... 286
Стороженко В. Г. Грибной консорт в структурах лесного биогеоценоза и в формировании устойчивости лесов.. 289
Тюрин В. Н., Сорокина Е. П., Кукуричкин Г. М. Дифференциация лесных биогеоценозов урочища Барсова Гора (Среднее Приобье) в связи с особенностями геологии и рельефа……... 292
Черкашин А. К. Биогеоценология в системе теоретических знаний……... 295

Шанин В. Н., Шашков М. П., Иванова Н. В., Рочева Л. К., Москаленко С. В., Безрукова М. Г., Бурнашева Э. Р., Makipaa R., Комаров А. С. Расширение возможностей системы моделей EFIMOD с помощью точной пространственной подмодели корневой конкуренции……. 298
Шишов В. В., Тычков И. И., Попкова М. И., Коюпченко И. Н. Имитационное моделирование роста древесных растений в Европе, Азии и Африке…… 299

АНТРОПОГЕННЫЕ И ПРИРОДНЫЕ РИСКИ УЯЗВИМОСТИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Андроханов В. А. Почвенно-экологические условия формирования растительности на отвалах угольных месторождений КАТЭКа……. 303
Афанасьева Л. В., Кашин В. К. Влияние атмосферного промышленного загрязнения на продуктивность, морфометрические параметры и элементный химический состав растений *Vaccinium myrtillus* L. в южном Прибайкалье…….. 306
Бажина Е. В., Скрипальщикова Л. Н. Особенности семенной продуктивности сосны обыкновенной в нарушенных экосистемах Красноярской лесостепи……. 309
Борисов А. Н., Екимов Е. В., Шишкин А. С. Пространственное распределение ресурсов между колониями мелких млекопитающих на техногенно нарушенных территориях…… 311
Буренина Т. А., Мусохранова А. В. Тренды стока в горах Западного Саяна под воздействием антропогенной трансформации лесной растительности……. 313
Горичев Ю. П., Давыдычев А. Н. Бореальные леса Южно-Уральского заповедника…… 316
Гурова Н. Н., Гуров А. В. Изменение параметров листовой пластинки березы и активность филлофагов в зоне воздействия Ачинского НПЗ……... 319
Евдокимова Л. С., Павлов И. Н. Phellinus sulphurascens Pilat. в хвойных лесах юга Сибири…….. 322
Зеленцов В. В., Потрясаев С. А., Михайлов В. В., Кожанов А. Н., Григорьева О. В., Мочалов В. Ф. Мониторинг лесопользования на базе комплексного использования данных дистанционного зондирования Земли и геопортальных технологий…….. 324
Калугина О. В., Михайлова Т. А., Шергина О. В., Тараненко Е. Н. Оценка современного загрязнения лесов эмиссиями алюминиевых заводов в Байкальском регионе…….. 327
Ковалева Н. М. Восстановление напочвенного покрова после выборочных рубок в сосняках Красноярской лесостепи……... 330
Ковылина О. П., Ковылин Н. В., Кеня Е. С. Изучение семеношения лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) в урбанизированной среде…….. 332
Коновалова Т. И. Оценка уязвимости таежных геосистем……... 335
Курхинен Ю., Оваскайнен О., Большаков В., Беспалова Т., Беляева Н., Бабушкин М., Бобров В., Васин А., Громцев А., Данилов П., Дельгадо М., Дроздова З., Игошева С., Кайгородова Е., Кнорре А., Кочанов С., Кузнецов А., Кутенков А., Куянцева Н., Ларин Е., Линден Х., Мамонтов В., Мейке Е., Неверов Н., Пучнина Л., Сазонов С., Сиккиля Н., Рыкова С., Тертица Т., Тихонов Г., Чащина О., Яковлева М. Опыт международного сотрудничества при формировании базы данных по биологическому разнообразию таежных экосистем Евразии…… 338
Лиханова И. А., Холопов Ю. В., Лаптева Е. М. Формирование лесных экосистем в ходе самовосстановительной сукцессии на техногенных субстратах Средней тайги северо-востока европейской части России…… 341
Махнева С. Г., Мохначев П. Е. Качество семенных потомств сосны обыкновенной разных происхождений на выравненном экологическом фоне…… 343
Менщиков С. Л. Динамика состояния лесных и лесотундровых экосистем под воздействием аэротехногенного загрязнения…… 346
Мохначев П. Е. Женская генеративная сфера сосны обыкновенной в условиях магнезитового загрязнения…… 348
Огрызкова Т. М., Спицына Т. П., Тасейко О. В. Динамика загрязнения снежного покрова фтором в бассейне р. Базаиха Красноярского края…… 351
Пименов А. В., Ефимов Д. Ю. Фитоценотические комплексы и их антропогенные модификации на юге Таймыра. 352
Пономарева Т. В., Пономарев Е. И. Радиометрическая характеристика старопахотных почв в сосняках Красноярской лесостепи…….. 355
Савостьянов В. К. Создание защитных лесных насаждений на опустыненных землях засушливых территорий Сибири……... 358
Сашко Е. В. Оценка состояния природно-антропогенного комплекса "Минеральный источник «Аржаан-Уру»" на территории Саяно-Шушенского заповедника……... 360
Сорокина Н. П., Козлов Д. Н., Кузнецова И. В., Шишконакова Е. А. Влияние возраста вторичного леса на восстановление дерново-подзолистых почв бывшей пашни…… 364
Телеснина В. М. Особенности постагрогенного лесовосстановления в южной тайге (на примере Костромской области)…….. 367
Швецов С. Г., Воронин В. И. Распределение урана и тория в почве и древесных растениях Восточной Сибири (Иркутская область)…….. 370
Borsuk O. A. Wildfire danger in Chornobyl exclusion zone of Ukraine…… 373

ДИНАМИКА И МОНИТОРИНГ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Астапенко С. А., Гуров А. В. Как определить ширину возможной охраняемой зоны лесных экотонов?..... 375
Бабой С. Д., Гостева А. А., Назимова Д. И. Использование ГИС-технологий при анализе измерения растительного покрова в бассейне р. Малый Кебеж (хр. Кулумыс)…… 378

Бендер О. Г., Зотикова А. П., Бендер А. Г. Состояние фотосинтетического аппарата разновозрастной хвои кедра сибирского на южном пределе произрастания в горах Алтая…….. 380
Богородская А. В. Микробиологическая индикация антропогенно (техногенно) нарушенных лесных экосистем Средней Сибири…… 383
Верховец С. В., Антамошкина О. А., Кошурникова Н. Н., Трофимова Н. В., Зленко Л. В. Оценка нарушенности растительного покрова среднетаежных экосистем Приенисейской Сибири…….. 386
Воробейчик Е. Л., Трубина М. Р., Хантемирова Е. В., Бергман И. Е., Кайгородова С. Ю. Многолетняя динамика лесной растительности в период снижения выбросов медеплавильного завода: результаты 25-летнего мониторинга…….. 389
Данилин И. М., Фарбер С. К., Соколов В. А., Онучин А. А., Шишикин А. С. Инновационный метод инвентаризации и мониторинга лесов на основе данных лазерной локации, цифровой аэрофотосъемки и спутникового геопозиционирования, разработанный в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН…… 392
Деловеров А. Т., Виньковская О. П. Биоморфологическая структура подлесочной флоры Верхнего Приангарья…. 395
Дерюгин А. А., Рубцов М. В. Восстановление ели в южно-таёжных березняках Русской равнины…… 398
Диркс М. Н., Тимошок Е. Е. Онтогенетическая структура ценопопуляций можжевельника сибирского в коренных лесах горно-ледникового бассейна Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай)……... 401
Домбровский Р. С., Лузганов А. Г. Лесоводственно-таксационная характеристика сосняков центральной части Восточного Прибайкалья…… 403
Зиганшин Р. А. Динамика состава насаждений в онтогенезе на северном макросклоне высокогорного Хамар-Дабана (юго-посточное Прибайкалье)…… 411
Зубкова Е. В., Припутина И. В., Шанин В. Н., Комаров А. С Динамика видового состава растений стенобионтов как индикатор изменения условий азотного питания в лесных биогеоценозах…… 414
Исайкина М. М. Растительный покров зарастающих вырубок подзоны южной тайги Предбайкалья как кормовые угодья промысловых млекопитающих……... 418
Качаев А. В., Шашкин А. В. Построение параметризованных динамических функций отклика…… 419
Комаров А. С., Шанин В. Н. Модельный анализ совместного влияния изменений климата и выпадений азотных соединений из атмосферы на продуктивность лесных экосистем Европейской территории России…….. 422
Корец М. А., Старовойтов Д. И., Прокушкин В. С. Автоматизированное дешифрирование лесотаксационных выделов по материалам космической съемки и цифровой модели рельефа местности…… 425
Кошкарова В. Л. Динамика структуры лесных фитоценозов бореальной зоны Енисейского меридиана в голоцене…… 428
Краснопевцева А. С. Изучение макромицетов в Байкальском заповеднике (Южное Прибайкалье)……... 431
Кузьмичев В. В., Пшеничникова Л. С. Об изменчивости размеров особей в популяциях сосны разной плотности.. 432
Кукоба Н. А. Зависимость спектральных характеристик MODIS от высотной зональности для горных лесов……. 435
Молокова Н. И. Феноиндикация высотно-поясных комплексов типов леса гумидных районов Саян…… 437
Назимова Д. И., Данилина Д. М., Коновалова М. Е., Пономарев Е. И., Сташкевич Н. Ю., Бабой С. Г. Эколого-ценотическая структура лесных сообществ в долговременной динамике (современный этап работ на Ермаковской горной станции)…… 440
Николаева С. А., Савчук Д. А., Маркелова А. Н., Назимова Д. И. Рост хвойных в смешанных древостоях на стыке тайги и подтайги в Сибири…….. 443
Овчинников Д. В., Мордвинов А. В., Калугин И. А., Дарьин А. В., Овчинников С. Д., Мыглан В. С. Метод разложения на эмпирические моды (ЕМД-метод) как инструмент анализа длительных древесно-кольцевых хронологий…… 447
Овчинникова Н. Ф. Мониторинг структуры древостоев на постоянных пробных площадях: опыт и перспективы.. 448
Овчинникова Т. М., Суховольский В. Г., Бабой С. Д. Моделирование высотной зональности произрастания различных древесных пород…… 451
Осипов А. Ф., Кузнецов М. А. Динамика запасов и продукции углерода хвойных экосистем средней тайги……. 453
Осипов С. В. Леса и редколесья таёжно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья (классификация, структура, динамика)…… 455
Пац Е. Н. Исследование распределения и процессов трансформации подроста на вырубках в припоселковых кедровниках Томской области…… 457
Петров И. А. Влияние климата на прирост *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* du tour и *Abies sibirica* Ledeb. в горах Кузнецкого Алатау…… 460
Придача В. Б., Сазонова Т. А. Влияние природных и антропогенных факторов на водный, углеродный и минеральный обмен древесных растений в условиях средней и северной тайги…….. 462
Пшеничникова Л. С. Особенности лесовосстановления после катастрофических воздействий в поясе пихтовых лесов Восточного Саяна……... 464
Рыбакова Н. А., Рубцов М. В. Семеношение ели предварительной генерации на вырубках южнотаежных березняков…… 467
Сазонова Т. А., Придача В. Б. Хвойные растения на Северо-Западе России в условиях изменяющейся природной среды…….. 469
Сизых А. П. Современные тенденции формирования лесных сообществ контакта сред в Байкальском регионе….. 471
Скрипальщикова Л. Н., Стасова В. В., Пляшечник М. А. Уровни техногенных нагрузок и стабильность лесных экосистем Красноярской лесостепи…… 474
Татаринцев А. И. Обоснование системы фитопатологического мониторинга в лесных биогеоценозах южной части Красноярского края…… 476

Терешин С. В., Пшеничникова Л. С., Секретенко О. П., Суховольский В. Г. Распределение деревьев в насаждении по морфологическим показателям: полукруговая модель…….. 479
Шишикин А. С., Екимов Е. В., Борисов А. Н. Сукцессионная динамика сообществ мелких млекопитающих на вырубках темнохвойных лесов Енисейского кряжа……. 482
Шишикин А. С., Мурзакматов Р. Т. Лесовозобновление на отвалах угольных разрезов лесостепи Средней Сибири……... 485

БИОСФЕРНАЯ РОЛЬ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Федоров Б. Г. Леса России — компонент углеродного баланса…….. 487
Виноградова Ю. А., Лаптева Е. М., Шергина Н. Н., Холопов Ю. В. Структура и функциональные характеристики почвенной микробиоты северотаежных лесов Европейского Северо-Востока…… 489
Глухова Т. В., Ковалев А. Г., Вомперский С. Э. Олиготрофные болота южно-таёжной зоны етр и современный баланс углерода в них……... 492
Ефремова Т. Т., Аврова А. Ф., Ефремов С. П., Мелентьева Н. В. Морфолого-генетические типы моховых подстилок в ельниках гидроморфно-криогенного ряда развития низкогорий Кузнецкого Алатау……. 495
Зырянов В. И., Накаи Ю., Зырянова О. А., Матсуура Ю. Годичная и сезонная динамика энерго- и массобмена в лиственничном лесу северной тайги……... 498
Курганова И. Н., Лопес де Гереню В. О., Кузнецов М. С., Осипов А. Ф., Мякшина Т. Н., Сапронов Д. В., Каганов В. В., Бобкова К. С., Кудеяров В. Н. Потоки и пулы углерода в почвах лесных экосистем Европейской части России…… 500
Лопес де Гереню В. О., Курганова И. Н. Оценка скорости минерализации органического вещества в почвах лесных экосистем Европейской части России……... 503
Матвиенко А. И., Меняйло О. В. Влияние азота на активность минерализации углерода в почвах под разными древесными породами…….. 506
Панов А. В., Чи С., Прокушкин А. С., Брюханов А. В., Корец М. А., Пономарев Е. И., Брюханова М. В., Тимохина А. В., Кривобоков Л. В., Сиденко Н. В., Андреа М. О., Хайманн М. Интегрированный подход для комплексной оценки пожарного воздействия на газо-аэрозольный состав атмосферы и лесные экосистемы Средней Сибири… 509
Суворова Г. Г., Осколков В. А., Стасова В. В., Астраханцева Н. В., Антонова Г. Ф. Связь роста и дыхательных затрат ствола с фотосинтетической активностью кроны у сосны обыкновенной……. 512
Тимохина А. В., Прокушкин А. С., Панов А. В., Онучин А. А., Хайманн М. Динамика концентраций CH_4 и CO_2 в приземной атмосфере над среднетаежными экосистемами Сибири……... 515
Толкач О. В. Водорегулирующие свойства горных лесов Среднего Урала…… 518
Трефилова О. В. Запас и структура корневого детрита в среднетаежных сосняках Енисейской равнины……. 521
Трефилова О. В., Мурзакматов Р. Т., Ефимов Д. Ю. Запас фитомассы в естественных лесных сообществах отвалов Бородинского разреза……. 523
Шапченкова О. А., Шеллер М. А., Ведрова Э. Ф., Анискина А. А. Летучие органические вещества подстилки хвойных и лиственных насаждений Средней Сибири…….. 526
Шорохова Е. В., Капица Е. В. Крупные древесные остатки в биогеоценозах коренных таежных лесов…… 528

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ГЕНОМНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ

Барченков А. П. Изменчивость лиственницы в горных районах Южной Сибири……. 531
Васильева Г. В., Горошкевич С. Н. Генетическая совместимость российских видов 5-хвойных сосен с родственными видами из подрода *Strobus* рода *Pinus* (по результатам контролируемого скрещивания)…….. 532
Горошкевич С. Н. Структура разнообразия в группе совместимых видов как базовой единице биологического разнообразия на генетическом уровне его организации……... 535
Ермоленко В. В., Прокушкин С. Г. Фракционный состав белков и посевные качества семян пихты сибирской….. 538
Жук Е. А. Внутривидовая дифференциация кедрового стланика по морфологическим признакам: исследование ex situ…….. 541
Зацепина К. Г., Экарт А. К., Тараканов В. В., Ларионова А. Я., Кравченко А. Н. Генетическая изменчивость клоновых и естественных популяций сосны обыкновенной в Алтайском крае……. 543
Земляной А. И. Роль селекции в решении проблемы кедра сибирского (*Pinus sibirica* DuTour)…….. 547
Ивановская С. И., Каган Д. И., Падутов В. Е. Влияние эдафо-фитоценотического и возрастного критерия на формирование генетической структуры популяций сосны обыкновенной…… 549
Князева С. Г., Хантемирова Е. В. Морфолого-анатомические особенности хвои можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* l.) как показатель отношения к влаге……... 552
Кузнецова Г. В., Дарикова Ю. А., Грек В. С. Адаптационные признаки роста кедровых сосен (*Pinus sibirica* du tour, *Pinus koraiensis* siebold et Zucc.) в искусственных фитоценозах…… 555
Кузнецова Н. Ф. Динамика климатогенных изменений и адаптационных процессов *Pinus sylvestris* L. по данным мониторинга систем семенного размножения на границе лесостепной и степной зоны ЦЧР…… 558
Кузьмин С. Р., Роговцев Р. В. Сравнительный анализ радильного роста сосны обыкновенной в географических культурах Западной и Средней Сибири……. 561
Кузьмина Н. А., Кузьмин С. Р. Особенности хвои и древесины у климатипов сосны с разной устойчивостью к патогенам……... 563
Ларионова А. Я., Кравченко А. Н., Экарт А. К., Семерикова С. А., Семериков В. Л., Дымшакова Д. С. Популяционно-генетическая структура *Picea obovata* Ledeb. в Средней и Восточной Сибири…….. 566

Муратова Е. Н., Седельникова Т. С., Горячкина О. В. Кариологическое и цитогенетическое изучение древесных растений бореальной зоны классическими и новыми методами……. 569
Новикова Т. Н. Природные популяции и географические потомства сосны обыкновенной в процессе взаимодействия генотип-среда…… 572
Орешкова Н. В., Дейч К. О., Ибе А. А. Оценка полиморфизма маркеров ядерного генома лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в различных районах ее произрастания…… 575
Петрова Е. А., Васильева Г. В., Горошкевич С. Н., Жук Е. А., Политов Д. В., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С. Генетические процессы на северо-востоке зоны гибридизации кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедрового стланика (*Pinus pumila* Pallas Regel.)…… 578
Санников С. Н., Петрова И. В., Егоров Е. В. Поиск и выявление плейстоценовых рефугиумов *Pinus sylvestris* L... 581
Седельникова Т. С., Пименов А. В. Кариологическое исследование внутривидовых форм *Pinus sylvestris* L. в болотных и суходольных экотопах Западной Сибири…….. 583
Семериков В. Л., Тихонова И. В. Неравновесие по сцеплению аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной…… 587
Семериков В. Л., Шуваев Д. Н. Изменчивость нуклеотидных последовательностей фрагментов генов NAD5 и NAD7 мтДНК сосны сибирской…….. 590
Шилкина Е. А., Юшкова Т. Ю., Шеллер М. А. Видовая идентификация фитопатогенов хвойных пород Средней Сибири (на примере грибов рода Fusarium)……... 592
Экарт А. К., Кравченко А. Н., Ларионова А. Я. Исследование изменчивости ядерных микросателлитных локусов в популяциях ели сибирской…… 594
Экарт А. К., Ларионова А. Я., Зацепина К. Г., Кравченко А. Н., Тараканов В. В. Генетическое разнообразие и структура южно-сибирских популяций сосны обыкновенной……. 596

ЗАЩИТА ЛЕСА И ЛЕСНОЙ КАРАНТИН: ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РЕЗУЛЬТАТОВ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Баранчиков Ю. Н. Академическая наука и становление защиты леса на юге Сибири…….. 599
Аверенский А. И. Результаты фундаментальных исследований дендрофильных насекомых и защита леса в Якутии…… 602
Мозолевская Е. Г. Фундаментальная и прикладная наука и практика лесозащиты……... 606
Гниненко Ю. И. Инвазивные организмы в лесах России – откуда приходит опасность……... 609
Кулинич О. А., Козырева Н. И. Лесные организмы – кандидаты в перечень карантинных объектов Российской Федерации и Таможенного союза……... 612
Селиховкин А. В., Поповичев Б. Г., Мусолин Д. Л. Качественная подготовка специалистов по защите леса - залог успешного ведения устойчивого лесного хозяйства……. 616
Пономарев В. И., Клобуков Г. И., Соколов Г. И. Влияние абиотических факторов на точность прогноза реализации вспышки массового размножения непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.)…….. 619
Пономарев В. И., Клобуков Г. И., Стрельская Т.М. Учет температурных условий позднелетнего периода при прогнозе успешности прохождения эмбрионального развития непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.)…….. 622
Андреева Е. М. О случае длительного сохранения жизнеспособности яиц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.)……. 625
Мешкова В. Л., Зинченко О. В. Прогнозирование зеселенности ослабленных сосновых насаждений стволовыми вредителями……... 627
Суховольский В. Г., Тарасова О. В. Лесные насекомые — филлофаги: динамика численности, прогноз, управление……. 630
Пальникова Е. Н., Ковалев А. В., Суховольский В. Г. Сосновая пяденица *Bupalus piniarius* L. в Евразии: особенности и факторы динамики численности…… 631
Kirichenko N. I., Augustin S., Roques A., Van Nieukerken E. J., Doorenweerd C., Lopez-Vaamonde C. Development of a DNA Barcoding Reference Library for Fast and Accurate Identification of Immature Stages of Potential Forest Insect Pests. North Asian Leafminers as an Example……... 632
Демидко Д. А. Оценка жизненного состояния кедровых древостоев…….. 635
Артюшенко П. В., Варганов С. А., Томилин Ф. Н., Кузубов А. А., Овчинников С. Г., Волкова П. Е., Овчинникова Т. М., Суховольский В. Г. Оценка влияния факторов окружающей среды на устойчивость молекул феромонов насекомых-ксилофагов: квантово-химический подход…… 638
Беккер Ю. В. Модель динамики численности лесных насекомых-вредителей в Альпах……. 639
Ананина Т. Л. О влиянии метеоусловий на ход многолетней динамики численности индикаторных видов жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Баргузинского хребта (Северное Прибайкалье)……... 641
Триликаускас Л. А. О сезонных аспектах населения напочвенных членистоногих в кедровнике Шорского национального парка…… 644
Кривец С. А. Уссурийский полиграф - новый фактор лесопатологической угрозы в Сибири……. 647
Керчев И. А., Кривец С. А. Особенности экологии уссурийского полиграфа как основа для совершенствования методов лесопатологического мониторинга инвазионного вредителя в темнохвойных лесах Сибири…….. 649
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* Bland. и его грибными ассоциантами…….. 652
Пац Е. Н., Кривец С. А. Роль уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. в ухудшении состояния естественного возобновления в поврежденных пихтовых в поврежденных пихтовых лесах…….. 655

Шабалина О. М., Безкоровайная И. Н. Изменение основных компонентов фитоценоза в очаге массового размножения уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandf.) на территории Красноярского края……. 658
Астраханцева Н. В., Пашенова Н. В., Петько В. М., Баранчиков Ю. Н. Выявление причин низкой устойчивости пихты сибирской к уссурийскому полиграфу…… 660
Пашенова Н. В., Баранчиков Ю. Н. Исследования офиостомовых грибов в бореальных лесах России……. 664
Гродницкая И. Д., Кондакова О. Э., Терещенко Н. Н., Сорокин Н. Д. Микробиологическая биоремедиация почв лесопитомников и защита сеянцев хвойных от инфекционных заболеваний…… 668
Полякова Г. Г., Пашенова Н. В., Стасова В. В., Ветрова В. П. Использование мицелиальных экстрактов для оценки механизмов иммунитета хвойных при антропогенном и биогенном воздействии на древостои……... 671
Сенашова В. А. Фитопатогенные грибы в эпифитном сообществе хвойных…… 673
Демидко Д. А., Лаптев А. В., Петько В. М., Бабичев Н. С., Баранчиков Ю. Н. Радиальный прирост ствола как предиктор гибели деревьев пихты сибирской в очаге размножения уссурийского полиграфа……... 677
Петько В. М., Вендило Н. В., Плетнев В. А., Лебедева К. В., Бабичев Н. С., Баранчиков Ю. Н. О специфичности химической коммуникации популяций короеда стенографа в сосновых и кедровых лесах Приенисейской Сибири……... 679

СПИСОК АВТОРОВ…….. 683

ДОПОЛНИТЕЛЬНОЕ ИЗДАНИЕ

Kraxner F., Schepaschenko D., Lunman A., Fuss S., Shvidenko A. Application of a new tool for certification mapping to the boreal forest…….. 689
Vanha-Majamaa Ilkka Forest fire risk and fire risk classifications in Finland……... 694
Maksyutov S., Takagi H., Ishizawa M., Mabuchi K., Sasakawa M., Machida T., Saeki T., Schepachenko D., Shvidenko A. Siberian forest carbon sink: estimates by the CO_2 inverse modeling and forest inventory methods……. 695

ПЛЕНАРНЫЕ ДОКЛАДЫ

УДК 630*116.1

ПРИЧИНЫ КОНЦЕПТУАЛЬНЫХ ПРОТИВОРЕЧИЙ В ОЦЕНКЕ ГИДРОЛОГИЧЕСКОЙ РОЛИ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ

А. А. ОНУЧИН

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Констатируется, что в зависимости от фоновых погодно-климатических условий, фитоценотической структуры лесов и характера безлесных территорий леса могут испарять как больше, так и меньше влаги по сравнению с безлесными участками. Установлено, что гидрологическая роль бореальных лесов во многом определяется спецификой баланса снеговой влаги, а причиной кажущихся противоречий в ее оценке является недооценка значения фоновых климатических условий.

Результаты лесогидрологических исследований в различных географических условиях свидетельствуют о том, что гидрологический эффект, обусловленный характером использования земель на водосборах и изменением их лесистости, может проявляться как в увеличении, так и в уменьшении стока рек. Оценка причин такого неоднозначного влияния лесов на структуру водного баланса была и продолжает оставаться предметом острых дискуссий. В свое время Н. А. Воронков [2], анализируя результаты лесогидрологических исследований, сформулировал три основные концепции гидрологической роли лесов. Первая концепция иссушающей роли лесов, которой и сейчас придерживается большинство лесных гидрологов, основана на том, что суммарное испарение в сомкнутых высокопродуктивных лесах всегда выше, а сток ниже, чем на открытых участках, включая сельхозугодья. Такой эффект обусловлен тем, что корневые системы крупных деревьев работают как «мощные глубинные насосы», испаряя влагу в том числе и из нижних почвенных горизонтов [24, 21]. Приверженцы этой концепции ссылаются на данные об увеличении суммарного стока после вырубки лесов в ряде регионов как Северной Евразии, так и Северной Америки [3, 23]. Результаты таких наблюдений сложно поставить под сомнение, поскольку полностью элиминируется влияние природно-климатических условий. Однако при этом сохраняется проблема корректности переноса результатов, полученных на относительно локальных участках, на обширные территории [22, 20, 27].

Вторая концепция основывалась на всеобщей увлажняющей роли лесов. Ее приверженцы, ссылаясь на результаты наблюдений на парных водосборах на основе корреляционных связей между лесистостью водосборов и осадками, которые имели положительный знак, утверждали, что леса «притягивают» облака и способствуют выпадению осадков [13, 11, 14, 16 и др.]. Такой эффект, по их мнению, обусловливался шероховатостью полога леса, которая способствует возникновению восходящих потоков воздуха, переносящих водяные пары в верхние более холодные слои атмосферы, где влага конденсируется, что и приводит к увеличению местных осадков над лесными территориями. Однако противники этой концепции, ссылаясь на слабую аргументацию причинно-следственных связей, резонно утверждали, что причина положительных связей между лесистостью и осадками кроется не в том, что лес «притягивает» осадки, а в том, что леса растут там, где осадков выпадает больше [6, 5]. Для опровержения этих возражений необходимо было иметь убедительные доказательства, основанные на экспериментальных данных, которых было явно недостаточно у сторонников концепции всеобщей увлажняющей роли лесов. Очевидно, что простой статистический подход, основанный на сравнении больших массивов географически разнородных данных, не позволяет выявить генетические особенности влагооборота лесных и безлесных территорий, раскрывающие суть гидрологической роли лесов.

Имеются многочисленные свидетельства того, что леса по-разному трансформируют структуру водного баланса в зависимости от типа растительности и фоновых климатических условий [28, 26, 29], однако причины таких различий остаются наиболее слабым звеном гидрологической науки и практически не учитываются в глобальных гидрологических моделях. Ученых и специалистов интересует ответ на вопрос: почему в одних условиях леса увеличивают суммарное испарение и снижают годовой сток рек, а в других способствуют увеличению стока, снижая эвапотранспирацию? Более того, даже на одних и тех же объектах в различные годы соотношение расходов влаги на испарение лесом и полем существенно различается в зависимости от характера увлажнения, радиационного и теплового баланса конкретных сезонов [22, 8, 17, 12, 10].

Эти противоречия послужили основанием для формирования концепции неопределенной или неустойчивой гидрологической роли лесов [2], которой придерживались многие лесные гидрологи.

Основным и существенным недостатком концепции неопределенной или неустойчивой роли лесов является то, что она не вскрывает механизмы влагооборота, обусловливающие различный гидрологический эффект. Очевидно, что процессы влагооборота во многом обусловлены фазовым состоянием и физическими свойствами воды. В теплый период года, когда вода находится преимущественно в жидком и газообразном состояниях, в приземном слое преобладает вертикальная составляющая потоков влаги. В это время в активный влагооборот (физическое испарение, транспирация, сток) вовлечены все компоненты наземных экосистем, включая почву.

Соотношение между испарением и стоком в теплый период года в большей мере определяется продуктивностью угодий и в меньшей степени характером растительности, будь то лес или другие типы растительности [7]. Исследования в лесах умеренного и тропического пояса также свидетельствуют о росте эвапотранспирации с повышением продуктивности растительного покрова. Причем, как правило, суммарное испарение в сомкнутых вечнозеленых лесах всегда выше, а сток ниже, чем на открытых участках, включая сельхозугодья. Такой эффект обусловлен тем, что корневые системы крупных деревьев работают как «мощные глубинные насосы», испаряя влагу в том числе и из нижних почвенных горизонтов [21].

Установлено, что локальные фитоценотические и региональные климатически обусловленные контрасты проявления гидрологических функций бореальных лесов во многом определяются именно особенностями влагооборота в зимний период времени. Исследования, проведенные в различных географических условиях, свидетельствуют о том, что перехват снега пологом леса зависит от сомкнутости крон, состава насаждений, возраста древостоев, времени пребывания атмосферных осадков на кронах деревьев, ветрового режима, температуры и количества выпавших атмосферных осадков [25, 18, 9].

Выявленные закономерности демонстрируют увеличение перехвата атмосферных осадков пологом леса и снижение коэффициента снегонакопления с увеличением сомкнутости и возраста насаждений, а также с ростом доли хвойных. При этом продолжительность пребывания снега в лесном пологе и повышение температуры также приводят к увеличению испарения снега с крон деревьев, в то время как с увеличением количества выпавшего снега доля перехваченных пологом атмосферных осадков снижается. Значение ветра неоднозначно. В морозную погоду под действием ветра сухой снег быстро осыпается с крон, что приводит к пополнению снегозапасов под пологом леса и снижению испарения с крон деревьев. В условиях мягких и теплых зим влажный снег долго сохраняется в кронах, а умеренная скорость ветра способствует лучшему его испарению.

Таким образом, в теплом климате, где продуктивность лесов выше, зимой лес по сравнению с безлесными угодьями работает как лучший испаритель. Это обусловлено двумя основными причинами. Первая причина — снижение непродуктивного испарения снеговой влаги на открытых участках, т. к. плотный и влажный снег не подвержен ветровому переносу, во время которого испарение растет по экспоненте с увеличением скорости ветра. Вторая причина связана с возрастанием перехвата снега пологом леса с повышением температур воздуха. Эффект увеличения перехвата снега пологом с увеличением температур обусловлен изменением физических свойств снега — увеличением его пластичности и способности к слипанию частиц снега как друг с другом, так и с кронами деревьев.

В холодном климате, где, как правило, продуцируют низкополнотные древостои, лес, напротив, работает как накопитель снеговой влаги. Такой эффект обусловлен относительно небольшим зимним испарением в северных редколесьях по сравнению с безлесными территориями. В лесах, произрастающих в холодном климате, зимнее испарение невелико, поскольку с понижением температур воздуха и снижением полноты древостоев снижается и перехват твердых атмосферных осадков пологом леса. В то же время на открытых участках в условиях суровых зим с увеличением скорости ветра испарение возрастает гораздо быстрее, чем в условиях теплых зим. Таким образом, игнорирование региональных климатических особенностей является основной причиной концептуальных противоречий, существующих в оценке гидрологической роли лесов различных географических регионов.

Проявление гидрологических функций лесных экосистем определяется всем комплексом факторов, формирующих геофизический фон, среди которых ландшафтные факторы иногда играют не менее важную роль, чем климатические. Понятия «лес» и «безлесное пространство» при оценке гидрологической роли лесов всегда должны быть наполнены ландшафтным содержанием [4], восприниматься с учетом характера лесной растительности и открытых участков, а также конкретных климатических условий. В этой связи интересен анализ снегонакопления на открытых участках с учетом их размеров и фоновых климатических условий. На основе экспериментальных данных [15, 1, 19] выявлены эмпирические зависимости снегонакопления от размеров открытых участков в различных климатических условиях, которые свидетельствуют о снижении снегозапасов с увеличением размеров открытых участков. Эта зависимость наиболее выражена в условиях холодных зим. В условиях мягких зим размеры открытых участков слабо влияют на накопление снега.

Таким образом, можно констатировать, что с изменением фоновых климатических условий и

фитоценотической структуры лесов меняется и их гидрологическая роль. В холодном климате уменьшение лесистости, как отмечалось выше, приводит к активизации метелей, усиленному испарению снега и, как следствие, к снижению суммарного стока. В теплом и влажном климате, где продуктивность лесов выше, лес по сравнению с безлесными угодьями работает как лучший испаритель. Это обусловлено двумя основными причинами — отсутствием ветрового переноса и снижением непродуктивного испарения на открытых участках и возрастанием перехвата твердых атмосферных осадков пологом высокопродуктивных сомкнутых древостоев. Лес в таких условиях становится фактором уменьшения стока рек.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Беркин Н. С., Филиппов А. Х.* Величина зимнего испарения в Предбайкалье // Метеорология и климатология Прибайкалья. Иркутск: Изд-во ИГУ, 1972. С. 22—31.
2. *Воронков Н. А.* Роль лесов в охране вод. Л.: Гидрометеоиздат, 1988. 286 с.
3. *Клинцов А. П.* Защитная роль лесов Сахалина. Южно-Сахалинск, 1973. 233 с.
4. *Коломыц Э. Г.* Формирование и распределение снежного покрова Сосьвинского Приобья // Сосьвинское Приобье. Иркутск, 1975. С. 158—214.
5. *Лалл Г. У.* Возможности увеличения полного стока посредством лесохозяйственных мероприятий // Доклады иностранных ученых на междунар. симпозиуме по влиянию леса на внешнюю среду. Т. 2. М., 1970. С. 80—99.
6. *Лейтон Л., Родда Дж. К.* Леса и осадки // Доклады иностранных ученых на международном симпозиуме по влиянию леса на внешнюю среду. М., 1970. С. 3—20.
7. *Львович М. И.* Мировые водные ресурсы и их будущее. М.: Мысль, 1974. 448 с.
8. *Михович А. И.* К установлению нормативов водоохранной лесистости территории Украинской ССР и Молдавской ССР // Лесоводство и агролесомелиорация. Киев: Урожай, 1973. Вып. 33. С. 3—12.
9. *Онучин А. А*. Общие закономерности снегонакопления в бореальных лесах // Изв. АН. Сер. геогр. № 2. 2001. С. 80—86.
10. *Онучин А. А., Гапаров К. К., Михеева Н. А.* Влияние лесистости и климатических факторов на годовой сток рек Прииссыккулья // Лесоведение. № 6. 2008. С. 45—52.
11. *Побединский А. В*. Изменение защитной и водорегулирующей роли леса под влиянием рубок // Вопр. геогр. 1976. Вып. 102. С. 169—179.
12. *Протопопов В. В., Лебедев А. В., Бизюкин В. В., Онучин А. А.* Водоохранно-защитная роль лесов бассейна оз. Байкал: Матер. науч. конф. по проблемам водных ресурсов Дальневосточного экономического района и Забайкалья. СПб.: Гидрометеоиздат, 1991. С. 298—310.
13. *Протопопов В. В.* Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск: Наука, 1975. 327 с.
14. *Рахманов В. В.* Гидроклиматическая роль лесов. М.: Лесная пром-сть, 1984. 240 с.
15. *Соседов И. С.* Исследование баланса снеговой влаги на горных склонах Заилийского Алатау. Алма-Ата, 1967. 198 с.
16. *Субботин А. И.* Сток талых и дождевых вод. М.: Моск. отд-е Гидрометеоиздата, 1966. 375 с.
17. *Федоров С. Ф., Марунич С. В., Буров А. С., Ральцевич Н. Д.* Изменение структуры водного и теплового баланса залесенных территорий под влиянием вырубок // Тр. ГГИ. Вып. 279. 1981. С. 20—31.
18. *Chang M.* Forest hydrology: an introduction to water and forests. CRC, Boca Raton, FL. 2003. 373 p.
19. *Golding D. L., Swanson R. H.* Snow accumulation and melt in small forest openings in Alberta // Can. J. Forest Res. 1978. № 8. P. 380—388.
20. *Ellison D., FutterM. N., Bishop K.* On the forest cover–water yield debate: from demand- to supply-side thinking. Global Change Biol. 2012. 18: 806—820. DOI:10.1111/j.1365-2486.2011.02589.x.
21. *Hamilton L .S.* Forests and water // Food and Agricultural Organization of the United Nations. Rome, 2008. 78 p.
22. *Hewlett J. D*. Review of the Catchments experiment to determine water yield // Joint FAO / USSR International symposium on forest influences and watershed management. Moscow, USSR, 1970. P. 145—155.
23. *Jackson R. B., Jobbágy E. B., Avissar R., et al*. Trading water for carbon and with biological carbon sequestration. Science. 2005. 310: 1944—1947.
24. *Kleidon A., Heimann M.* Assessing the role of deep rooted vegetation in the climate system with model simulations: mechanism, comparison to observations and implications for Amazonian deforestation. Climate Dynamics. 2000. 16: 183—199.
25. *Pomeroy J. W., Gray D. M., Shook K. R., et al.* An evaluation of snow accumulation and ablation processes for land surface modeling // Hydrol. Processes. 1998. Vol. 12. P. 2339—2367.
26. *Sun G., Zhou G., Zhang Z., Wei X., McNulty S. G., Vose J. M.* Potential water yield reduction due toreforestation across China. J Hydrol. 2006. P. 328: 548–58.
27. *Sun G., Liu Y.* Forest Influences on Climate and Water Resources at the Landscape to Regional Scale In: Bojie Fu, K. Bruce Jones, editors. Landscape Ecology for Sustainable Environment and Culture. Springer, 2013. P. 309—334.
28. *Swank W. T., Swift L. W., Douglass J. E.* Streamflow changes associated with forest cutting, speciesconversion, and natural disturbances. In: Swank WT, Crossley DA, editors. Forest hydrologyand ecology at Coweeta. Ecological studies. Vol. 66. New York: Springer, 1988. P. 297—312.
29. *Wattenbach M., Zebisch M., Hattermann F., et al.* Hydrological impact assessment of afforestation and change in tree-species composition — a regional case study for the Federal State of Brandenburg (Germany) Journal of Hydrology, 2007. V. 346. P. 1—17.

***

УДК*630.6

ПРОБЛЕМЫ ПЕРЕХОДА К УСТОЙЧИВОМУ УПРАВЛЕНИЮ ЛЕСАМИ В РОССИИ: ПОТЕНЦИАЛ И РИСКИ

А. З. ШВИДЕНКО[1, 2], Ф. КРАКСНЕР[1], М. ОБЕРШТАЙНЕР[1], Д. Г. ЩЕПАЩЕНКО[1, 3]

[1] Международный институт прикладного системного анализа (IIASA), Лаксенбург, Австрия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[3] Московский государственный университет леса, Мытищи, Россия

АННОТАЦИЯ
Реализация парадигмы устойчивого управления лесами в России требует перехода к адаптивному лесному хозяйству и глубинных изменений базовых составляющих лесного хозяйства, в т. ч. законодательства, институциональных структур, информационного обеспечения, наличия долгосрочных прогнозов, разработки новой нормативно-справочной информации, значительного усовершенствования научной основы лесохозяйственных мероприятий в составе комплекса, обеспечивающего планирование и ведение хозяйства на ландшафтной (бассейновой) основе.

Устойчивое управление лесами (УУЛ) предполагает «управление и использование лесов и лесных земель таким образом и на таком уровне, чтобы поддерживать их биоразнообразие, продуктивность, возобновительную способность, жизненность, а также выполнять, сейчас и в будущем, соответствующие экологические, экономические и социальные функции на местном, национальном и глобальном уровнях, не причиняя при этом вреда другим экосистемам» [24]. Содержательный смысл и техническое воплощение парадигмы реализуется в системах критериев и индикаторов, КиИ (имеется 9 систем КиИ, используемых в 150 странах). Наблюдается последовательный прогресс в сближении этих систем, которые группируются вокруг 7 тем: (1) количество лесных ресурсов; (2) биологическое разнообразие; (3) здоровье и жизненность леса; (4) продуктивность лесов; (5) защитные функции лесных ресурсов; (6) социально-экономические функции и (7) законодательство, политика и институциональная структура. Российская система критериев УУЛ в утвержденном ранее (1998) российском перечне, хотя и осталась невостребованным бумажным документом, в целом эту систему отражает. Принятая сегодня мировым лесоводством парадигма УУЛ представляет собой расширение на все экосистемные функции классического принципа непрерывного и неистощительного пользования лесом, на протяжении столетий являвшегося краеугольным камнем российского лесного хозяйства. Вместе с тем «оптимизация заготовки древесины, рассматриваемая изолированно, несовместима с принципами УУЛ» [31]. УУЛ есть управление на экосистемно-ландшафтной основе, принципиальными объектами которого являются биоразнообразие, устойчивость и эластичность экосистем, а также поддержание динамического равновесия всего многообразия функций леса. Новая Лесная стратегия Европейского союза (сентябрь 2013 г.) определяет три руководящих принципа: (1) УУЛ, многоцелевая роль лесов и их сбалансированное использование, обеспечивающее охрану и сохранение лесов; (2) эффективное использование ресурсов, оптимизация вклада лесов и лесного сектора в развитие сельских территорий, рост жизненного уровня и создание рабочих мест и (3) глобальная ответственность за леса, обеспечивающая устойчивую производительность и потребление лесных продуктов.

«Сегодня» для лесоуправления важно, но «завтра» неизмеримо важнее, и этот аспект является одним из определяющих в рассмотрении возможностей и путей перехода к УУЛ в России. Прогнозы МГЭИК на «завтра», т. е. на интервал в 80—100 лет, хотя и содержат значительные неопределенности, для лесной зоны России включают многие риски. Потепление в России продолжается, и в 1976—2012 гг. уровень этого потепления более чем в 2 раза превысил глобальный, причем основное потепление приходится на вегетационный период. Изменение количества осадков не компенсирует увеличения температуры (напр., за период 1901—2002 гг. в центре европейской части и в Западной Сибири тренд составил + 0.08 %, или +0.2—0.4 мм в год, а на юго-западе европейской части –0.04 %, или -0.3 мм в год), что предопределяет возрастание сухости ландшафтов бореальной зоны, особенно в континентальных районах азиатской части. Заметно усилилась изменчивость погоды. В результате это ведет к эскалации природных нарушений, таких как лесные пожары и вспышки массового размножения насекомых. На протяжении последнего десятилетия площадь природных пожаров составила порядка 10 млн га в год, из которых две трети находились на землях лесного фонда, а половина — на покрытых лесом землях; наблюдается акселерация пожарных режимов [9]. Участившиеся тепловые волны существенно снижают продуктивность лесов и сказываются на здоровье населения. Так, тепловая волна 2010 г. в центре Европейской России, когда месячные и сезонная температуры на площади порядка 200 млн га превысили 4 стандартных отклонения к уровню 1961—1990 гг., снизила чистую первичную продукцию лесов больше чем наполовину, обусловила преждевременную смертность 54 тыс. чел. и привела к экономическим потерям около 10 млрд долл. США [3, 16].

Климатические прогнозы до конца века предполагают существенное усиление наблюдаемых тенденций. Из 4 современных сценариев изменения климата к концу столетия три предполагают увеличение глобальной температуры > 1,5 °С, два — > 2—2,5 °С и один — > 4 °С, однако наблюдающиеся темпы возрастания промышленных эмиссий парниковых газов делают высоковероятным развитие по крайним сценариям с уровнем глобального потепления порядка 4 °С, т. е. увеличение средней годовой температуры для большей части территории России на 6—9 °С. Предполагается, что частота опасных гидрометеорологических явлений в Северной Евразии возрастет в 2—4 раза к 2050 г. и в 3—5 раз к 2100 г. в сравнении с концом XX века [30].Три четверти лесов России находятся на многолетней мерзлоте (ММ). По исследованиям на Европейском Севере России, за период 1970—2005 гг. глубина активного слоя на обширных территориях достигла нескольких метров, а южная граница многолетней мерзлоты продвинулась на 30—40 км в долине Печоры и до 80 км в предгорьях востока региона [25]. Таяние ММ может существенно повлиять на климатическую систему планеты. ММ суши Северного полушария содержит от 1400 до 1850 Пг С [29], из них до 900 Пг С в высоких широтах Российской Азии [36, 37]. Арктический континентальный шельф содержит порядка 1300 Пг С, из которых 800 Пг метана. Эмиссия 1 % этого резервуара в атмосферу утроит содержание метана в атмосфере [32]. С другой стороны, таяние ММ является одним их главнейших факторов изменения ландшафтов и экосистем Северной Евразии. Специфические свойства ландшафтов (величина резервуаров углерода, гидрологический режим, нарушения и пр.) и их разнообразие играют определяющую роль в направлении биогеохимических, перигляционных и экосистемных процессов в определении ландшафтно-экосистемного отклика таяния ММ [29]. Модели будущих режимов поведения ММ, хотя и имеют очевидные ограничения и неопределенности, показывают, что существенная деградация ММ ожидается к концу века практически на всей территории распространения ММ позднего голоцена; начнется таяние ММ позднего плейстоцена. В целом для Северного полушария, в зависимости от сценариев, предполагается 20—90%-е уменьшение площади ММ и на 50—300 см — увеличение мощности талого слоя [28]. Ожидается интенсификация эмиссий метана, азота, неметановых органических летучих соединений, что может существенно повлиять на глобальный углеродный бюджет, а также на атмосферную химию, рассеяние радиации и формирование облаков (хотя многие неопределенности существуют). Необратимые изменения гидрологического режима на гигантских территориях приведут к водному стрессу бореальных лесов [18], снижению их устойчивости и драматическому увеличению рисков катастрофических пожаров [9]. Как результат, территория Северной Евразии станет, по-видимому, наиболее «горячим» районом существенной трансформации лесной растительности, коренного изменения земельного покрова и важным фактором, влияющим на климатическую систему планеты.

Влияние ожидаемых изменений климата на леса регионально и зависит от современной специфики климата, уровня и темпов его изменений, особенностей ландшафтов и уровня ведения лесного хозяйства. Значительные риски для лесов ожидаются на юге России, в лесостепном экотоне. Особо сложная ситуация ожидается в бореальной зоне России, где (1) следует ожидать значительное снижение устойчивости и продуктивности лесных экосистем, увеличение частоты и интенсивности засух и тепловых волн; (2) в случае осуществления более «жестких» сценариев глобальных изменений (напр., RCP 8.5) очень высока вероятность превращения бореальных лесов в элемент переключения (tippingelement) [23] и гибель лесов на больших территориях юга лесной зоны [34], хотя значительную роль в ослаблении этого процесса может сыграть внедрение целесообразных режимов лесного хозяйства [19]; (3) драматическая акселерация пожарных режимов и пандемических вспышек опасных лесных вредителей [12]; (4) усиление ураганов и штормовых ветров, сопутствующих им наводнений и повреждений лесов ветром; 5) физическое разрушение ландшафтов.

Возможность, темпы и эффективность перехода к УУЛ определяются современным состоянием лесного сектора, общегосударственной экономической и лесной политикой, уровнем климатических изменений и направлениями развития глобальной экономики. В настоящее время нет оснований утверждать, что леса России управляются устойчивым образом, ибо практически все КиИУУЛ отражают негативные тенденции. Переходный период в России не закончился, и его проблемы представляют собой нечто «более чем просто «усиление боли» [5]. Лесное хозяйство России находится в глубоком кризисе, и существующие проблемы имеют системный характер [2, 4, 6]. Новый Лесной кодекс (2006) не оказался документом, который был бы в состоянии обеспечить сохранность и защиту лесов и содействовать процессам перехода к УУЛ. «Реформы» в лесном хозяйстве привели к разрушению институциональных структур лесоуправления и существенному снижению уровня управляемости лесов. Площади искусственного лесовосстановления за два последних десятилетия сократились в 2.5 раза, объемы рубок ухода в молодняках — более чем в 2 раза. Ухудшается породная структура лесов за счет снижения доли ценных пород. Объемы мероприятий по борьбе с вредными насекомыми уменьшились почти на порядок. Уровень незаконных рубок независимыми источниками оценивается на территории России около 20 % [13, 17] при официальных данных ~ 0.5 % в 2012 г. (оценка для всех лесов планеты — от 7 до 17 %, т. е.

от 103 до 284 млн $м^3$ год [17]). Тем не менее леса России обеспечивают свыше 90 % стока углерода всех бореальных лесов мира [10]. Имея пятую часть мировых лесных ресурсов, страна находится на 5-м месте в мире по заготовке древесины. На долю лесопромышленного комплекса приходится 2.6 % валового внутреннего продукта и 4 % стоимости экспорта. Расчетная лесосека используется менее чем на треть. Инфраструктура лесного сектора неудовлетворительна. Протяженность лесных дорог составляет 1.46 км на 1 тыс. га при соответствующем показателе в развитых странах Северного полушария 12—30 км (а прирост длины лесных дорог в 2012 г. в стране составил 9 м на 1 тыс. га). Официальные оценки выбытия лесов из состава покрытых лесом земель составляют около 1 млн га, из которых 0.8 млн га приходится на сплошные рубки и 0.2 млн га — за счет гибели лесов от пожаров и вредителей. В то же время независимые спутниковые оценки показывают потери покрытых лесом земель за десятилетие 2001—2010 гг. от 20 до 35 млн га [напр., 20], а площади пожаров на лесных землях — примерно в пять раз больше, чем данные официальной статистики [9]. Истинное состояние большей части лесов страны неизвестно: учет двух третей площади лесов произведен больше, чем 16 лет назад. Лесная наука заметно ослабила свои позиции в последние два десятилетия: закрыты подавляющее большинство лесных опытных станций, практически свернуты экспериментальные работы, количество научных работников (докторов и кандидатов наук) в России (из расчета на 1 млн га лесов) в 8 раз ниже, чем в среднем в мире и почти в 50 раз меньше, чем в Европе (данные ФАО). Лесохозяйственная отрасль убыточна, что свидетельствует об отсутствии в стране вменяемой лесоэкономической политики.

С профессиональной точки зрения переход к УУЛ в России есть переход к адаптивному лесному хозяйству. В современных условиях этот термин приобретает существенно новые черты: лесоводство прошлого предполагало устойчивость климата в рамках исторически сложившейся изменчивости и ориентировалось на знания и опыт прошлого. Адаптация к глобальным изменениям, включая климат, внешнюю среду (концентрация CO_2, осаждения азота, загрязнения вод и почв), нынешние и будущие потребности общества в ресурсах и полезностях леса, должна ориентироваться на динамичный мир, скорость изменений которого не наблюдалась в эволюционной истории лесов. Биосферная роль лесов становится приоритетной среди экосистемных функций лесов. Однако эластичность и буферный потенциал лесных экосистем в условиях небывалых изменений климата неизвестны. Это определяет особую роль прогнозного моделирования и оперативного контроля за состоянием лесов. Длительный период жизни деревьев предопределяет особую чувствительность лесов к «быстрым» климатическим изменениям. Леса должны адаптироваться не только к трендовым изменениям климатических параметров, но и особенно к возрастанию изменчивости климата, сопровождающейся повышенным воздействием экстремальных погодных явлений. Адаптивный потенциал лесов включает эволюционно сложившиеся адаптационные свойства деревьев и лесных экосистем, а также социально-экономические факторы, определяющие возможности плановой адаптации.

Общетеоретические основы адаптации следуют из теории сложных адаптивных систем, для которых ключевыми являются понятия эмерджентности, адаптации, эластичности (resilience), риска и применение которых предполагает наличие трех видов знания: современного (системного), целевого и процесса трансформации (краткий обзор и основные публикации см., напр., в [8]). Однако достаточное научное наполнение и практические приложения этой теории во многом остаются делом будущего. Второй принципиальной особенностью обоснования стратегии и системы действий по адаптации лесов является необходимость системного применения различных моделей — от моделирования роста и продуктивности лесов в условиях меняющегося мира до оценивания многомерных соотношений «воздействие — эффект» в терминах глобальных изменений и до применения интегральных моделей, объединяющих системы различной природы — экологические, экономические и социальные (напр., [31]). Пока разработано ограниченное число моделей, которые рассматривают совместно процессы землепользования и экологические модели, включая в явном виде лес [14, 26, 27]. Предполагается, что продукция глобального лесного сектора увеличится и цены упадут, как на древесину, причем наиболее существенно в России и США [22], так и на поглощенный углерод [33]. Учитывая трудности адекватного описания управления лесами в глобальном масштабе, более содержательно влияние лесоуправления описывается в национальных и региональных моделях. Однако среди экономических моделей нет тех, которые сравнивали бы альтернативные режимы хозяйственного воздействия на лес. Недостаточность (а часто и отсутствие) отечественных модельных разработок для предсказания роста и продуктивности лесов при ожидаемых изменениях климата, оценки их устойчивости, оперативного обнаружения реакции лесных экосистем на изменения внешней среды, оценок риска крупномасштабных нарушений лесов и многих других образуют значительные «белые пятна» в необходимом научном сопровождении процесса перехода к УУЛ. Другая принципиальная проблема состоит в необходимости коренного усовершенствования информационной и нормативно-справочной базы лесоуправления, и такое усовершенствование может быть достигнуто только за счет создания новой системы учета лесов страны и планирования «правильного» лесного хозяйства в них [7]. В основе такой системы лежит основополагающая идея, что государство как собственник лесов должно обеспечивать всю полноту

информации о лесах вне зависимости от способа их хозяйственного использования. Из трех базовых составляющих такой системы основным поставщиком информации для целей УУЛ должно служить лесоустройство *нового* типа, главными чертами которого являются (1) наличие информации, необходимой и достаточной по составу и точности для целей УУЛ (т. е. информации, обеспечивающей знание и управление всеми функциями леса); (2) переход к пространственно-временному планированию на ландшафтной (бассейновой) основе; (3) наличие модельной и нормативно-регулирующей системы прогнозирования и оперативного контроля (см. также [7, 8, 10]).

Некоторые важные положения УУЛ в их приложениях к России разработаны недостаточно (напр., [1, 31]). Сюда относится, например, определение минимальной величины территории, к которой целесообразно применять КиИ. Понятно, что «элементарный» объект такого типа должен иметь природные (но не административные) границы. Очевидна необходимость разработки теории системной оценки всех экосистемных функций леса [11] и — что представляет особую сложность — экономико-организационного механизма ее практического воплощения. Мировая практика лесоуправления со всей отчетливостью доказала недостаточность использования только рыночного механизма для этой цели.

Основные компоненты внутриотраслевой стратегии адаптации лесов к изменениям климата в принципе осознаны и *interalia* включают: (1) разработку концепции УУЛ на ландшафтно-зональной основе; (2) создание региональной нормативно-справочной базы адаптивного лесного хозяйства; (3) снижение негативного воздействия неклиматических факторов на леса; (4) оперативный мониторинг лесов и раннее обнаружение реакции экосистем на изменения внешней среды; (5) создание сети охраняемых территорий, устойчивых к климатическим изменениям; (6) недопущение чрезмерной фрагментации ландшафтов (повышение связности лесного покрова); (7) всестороннее применение методов генетики и селекции (таких как целенаправленный отбор древесных пород с максимальной адаптивной способностью, использование зародышевой плазмы с высоким уровнем генетической вариации); (8) регулирование оборота лесного хозяйства; (9) создание эффективной системы охраны и защиты лесов от пожаров, в т. ч. пространственного обустройства бореальных ландшафтов; (10) внедрение специальных режимов ведения лесного хозяйства на ММ; (11) разработка нормативной базы оценки нересурсных функций (управление углеродным бюджетом и пр.); (12) разработка экономических механизмов в системе принятия решений по инвестициям. Процессы перехода к УУЛ затрагивают практически все основополагающие проблемы отечественного лесоводства, такие как деление лесов по основному целевому назначению и интенсивности ведения хозяйства; регулирование пользования древесиной; необходимые уровни адаптации для максимизации использования средств лесного хозяйства для смягчения нежелательных последствий изменения климата и многие другие. Политика развитых стран по использованию возобновимых источников энергии создает значительные возможности для лесного сектора России в части использования лесной биомассы для производства энергии.

Существуют важные и пока в полной мере не решенные социально-экономические проблемы адаптации лесов, часть из которых особенно важна для России, такие как недостаток понимания государством и обществом уникальной общенациональной и глобальной роли лесов России; слабое влияние гражданского общества на принятие решений; специфика УУЛ огромных территорий малопроизводительных лесов; отсутствие рынка и цен на некоторые эксосистемные функции лесов; роль государства в перераспределении внешних воздействий; возмещение расходов на поддержание роли лесов как общественного блага; многие другие. Важной особенностью процесса адаптации в России является необходимость рассмотрения трансформирующей адаптации в районах с критическим уровнем ожидаемых климатических изменений. В своей значительной части адаптация пересекается с управлением рисками стихийных бедствий.

Переход к УУЛ не может рассматриваться как отраслевая задача. Зеленая книга ЕС «Адаптация к климатическим изменениям в Европе» (2007) определяет, что адаптация — это глобальная и общенациональная проблема, базирующаяся на 4 базовых предпосылках: (1) необходимость своевременного, возможно раннего рассмотрения целесообразных действий и их воплощение; (2) понимание того, что подобная деятельность не может быть ограничена рамками ЕС, а должна быть интегрирована в его международную деятельность; (3) уменьшение неопределенностей путем улучшения базы знаний вследствие комплексных исследований изменений климата; и (4) включение европейского сообщества, предпринимателей и общественности в подготовку скоординированных и всеобъемлющих стратегий адаптации.

Лес справедливо рассматривается как одно из наиболее действенных средств смягчения неблагоприятных последствий изменения климата. Однако успешность реализации любых программ и стратегий смягчения возможна только при наличии определенного уровня адаптации. Согласование усилий по смягчению неблагоприятных последствий изменения климата в различных секторах (например, энергетика лесной индустрии, технологии деревопереработки, экосистемные требования), снижает их общую стоимость [35].

Инвестиции в адаптацию / смягчение требуют применения «win-win» стратегий, предполагающих, в частности, минимизацию потерь, если сбывается не выбранный, а альтернативный вариант изменений. Выбор стратегии и набора действий требует *оценки рисков*, которые несут климатические изменения, и стоимости планируемых мероприятий, с тем чтобы оценить целесообразный уровень инвестиций; усиление технической вооруженности соответствующих служб; работу с населением; создание институциональной базы и рынка кредитов. Опыт ряда стран, таких как Финляндия, Швеция, Канада, может оказать значительную помощь в переходе к УУЛ в нашей стране.

В целом переход к УУЛ в России потребует значительного периода времени и больших усилий. При всех сложностях и проблемах нынешнего периода имеющийся потенциал для реализации этой задачи, составляющей, вероятно, одно из главнейших национальных обязательств по обеспечению нормальных условий жизни грядущих поколений в стране и за ее пределами, вполне достаточен. Однако требуется четкое понимание, что начало процесса подготовки страны к новым климатам — во всем его многообразии и неимоверной сложности — уже запаздывает. Найти какие-либо внятные мнения и суждения о необходимости учитывать изменения климата в сегодняшних руководящих документах лесоуправления и, тем более, нормативное отражение этой проблемы в технических разработках практически невозможно. И все же основные риски лежат за пределами отрасли. Своевременность и эффективность процесса перехода к УУЛ будет зависеть от того, насколько весь процесс адаптации лесного сектора будет составной частью целенаправленной общегосударственной политики устойчивого развития. В международном переговорном процессе по климатическим изменениям активность нашей страны неоправданно скромна [21]. Пока страна в основном довольствуется декларациями типа Климатической доктрины, не подкрепленными продуманной долгосрочной системой действий. Прогнозные задачи сократить выбросы парниковых газов (к 2020 г. до 75 % от уровня 1990 г.) ограничиваются промышленным сектором (где гигантский потенциал очевиден), но они не содержат системного решения проблемы.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Гиряев М. Д.* Принципы и методы устойчивого лесопользования в Российской Федерации. Автореф. дис... докт. с.-х. наук. Москва, МГУЛ. 2004. 41с.
2. *Кашпор Н., Креснов В.* Лесоустройство: состояние, проблемы, перспективы // Лесная газета. 2014. 11 января.
3. *Ревич Б. А.* Волны жары, качество атмосферного воздуха и смертность населения // Экология человека. 2011. 7. С. 3—9.
4. *Усольцев В. А.* О вакханалии дилетантов в управлении российскими лесами и не только // Эко-потенциал. 2014. 2 (6). С. 181—186.
5. *Федерализм* и децентрализация в управлении лесами. Всемирный банк, изд-во «Алекс», 2004. 123 с.
6. *Шутов И. В.* О том, без чего нельзя организовать эффективное управление лесным хозяйством // Лесная газета. 2013. 28 декабря.
7. *Швиденко А. З.* Какая система учета лесов нужна России // Лесная таксация и лесоустройство. 2007. 1 (37). С. 157—167.
8. *Швиденко А. З.* Глобальные изменения и российская лесная таксация // Лесная таксация и лесоустройство. 2012. 1 (47). С. 52—75.
9. *Швиденко А. З., Щепащенко Д. Г.* Климатические изменения и лесные пожары в России // Лесоведение. 2013. 5. С. 50—61.
10. *Швиденко А. З., Щепащенко Д. Г.* Углеродный бюджет лесов России // Сибирский лесной журнал. 2014. 1. С. 69—92.
11. *Шейнгауз А. С., Сапожников А. П.* Классификация функций лесных ресурсов // Лесоведение. 1983. 4. С. 3—8.
12. *Шерстюков Б. Г., Шерстюков А. Б.* Оценки тенденций усиления лесных пожаров в России до конца XXI в. по данным сценарных экспериментов климатических моделей пятого поколения // Метеорология и гидрология. 2014. 5. С. 17—30.
13. *Ярошенко А. Ю.* Экономически устойчивое лесоуправление / Основы устойчивого управления: Учеб. пособие для вузов. Всемирный фонд дикой природы, 2009. С. 70—103.
14. *Aaheim A., Chatuverdi K. C., Sagadevan A. D.* Integrated modelling approaches to analysis of climate change impacts on forests and forest management // Mitigation and Adaptation Strategies of Global Change. 2011. 16: 247—266.
15. *AMAP.* Snow, water, ice and permafrost in the Arctic (SWIPA): Climate change and the cryosphere. Arctic Monitoring and Assessment Programme, Norway, Oslo, 2007. 40 pp.
16. *Bastos A., Gouveia C. M., Trigo R. M., Running S. W.* Analyzing the spatio-temporal impacts of the 2003 and 2010 extreme heatwaves on plant productivity in Europe // Biogeosciences. 2014. 11: 3421—3435.
17. *Dieter M., Englert H., Weimar H.* Wood from illegal harvesting in EU markets: estimation and open issues
18. // Applied Agricultural and Forestry Research. 2012. 62: 247—254.
19. *Goetz S. J., Mack M. C., Gurney K. R., et al.* Ecosystem responses to recent climate change and fire disturbance at northern high latitudes: observation and model results contrasting northern Eurasia and Northern America // Environmental Research Letters. 2: 045031.
20. *Gustafson E. J., Shvidenko A. Z., Sheller R. M.* Effectiveness of forest management strategy to mitigate effects of global change in south-central Siberia // Canadian Journal of Forest Research. 2011. 41: 1405—1421.

21. *Hansen M. C., Potapov P. V., Moore R., et al.* High resolution global map of 21st century forest cover change // Science. 2013. 342: 850—853.
22. *Korppoo A., Vatansever A.* A climate vision for Russia: from rhetoric to action. Carnegie Endowment for International Peace, Policy outlook. August, 2012. 16 pp.
23. *Lee D. M., Lyon K. S.* A dynamic analysis of the global timber market under global warming: an integrated modeling approach. Southern Economic Journal. 2004. 70 (3): 467—489.
24. *Lenton T. M., Held H., Kriegler E., et al.* Tipping elements in the Earth Climate System // PNAS. 2008. 105(6): 1786—1793.
25. *«Ministerial* Conference on the Protection of Forests in Europe». Mcpfe.org. Retrieved 30 November 2013.
26. *Oberman N.* Global warming and permafrost changes in Pechora-Urals region // Exploration and Protection of Natural Resources. 2007. 4: 63—68.
27. *Prinn R., Jakoby H., Sokolov A., et al.* Integrated global system model for climate policy assessment: feedbacks and sensitivity systems // Climate Change. 1999. 41: 469—546.
28. *Reily J., Paltsev S., Frtzer B., et al.* Global economic effects of change in crops, pastures and forests due to changing climate, carbon dioxide, and ozone // Energy Policy. 2007: 5370—5383.
29. *Schaefer K., Zhang T. J., Bruhwiler L., Barret A. P.* Amount and timing of permafrost carbon release in response to climate warming // Tellus Series B. 2011. 63 (2): 165—180.
30. *Shuur E. A. G., Vogel J. G., Crummer K. G., et al.* The effect of permafrost thaw on old carbon release and net carbon exchange from tundra // Nature. 2009. 459: 556—559.
31. *Special* report of IPCC: Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation, 2012. 582 c. www.ipcc.ch.
32. *Sverdrup H., Stjernquist I. (eds)*. Developing principles and models for sustainable forestry in Sweden, 2002. Kluwer Academic Publishers. 480 pp.
33. *Tarnocai C., Canadell J. G., Schuur E. A. G., et al.* Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region / Global Biogeochemical Cycles. 2009. 23: GB2023.
34. *Tavoni M., Sonhngen B., Bosetti V.* Forestry and the carbon market response to stabilize climate // Energy policy. 2007. 35: 5346—5353.
35. *Tchebakova N. M., Parfenova E. I., Soja A. J.* Effects of climate, permafrost and fire on vegetationchange in Siberia in a changing climate. Environment Research Letters. 2009. 4.
36. *Wise M., Calvib K., Thomson A., et al.* Implication of limiting CO2 concentration for land use and energy / Science. 2009. 324: 1183—1186.
37. *Zimov S. A., Schuur E. A. G., Chapin III E. S.* Permafrost and the global carbon budget / Science. 2006 a. 312. 1612—1613.
38. *Zimov S. A., Davydov S. P., Zimova G. M., et al.* Permafrost carbon: Stock and decomposability of a globally significant carbon pool / Geophysical Research Letters. 2006 b. 33: L20502.

***

УДК 575.174.015.3

ГЕНОМНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ

К. В. КРУТОВСКИЙ[1, 2, 3], Н. В. ОРЕШКОВА[2, 4], Ю. А. ПУТИНЦЕВА[2], Е. А. ШИЛКИНА[2, 5], И. Н. ПАВЛОВ[2, 4], А. А. ИБЕ[2, 5], К. О. ДЕЙЧ[2, 5], И. Н. ТРЕТЬЯКОВА[4], Е. А. ВАГАНОВ[2]

[1] Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва, Россия
[2] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия
[3] Геттингенский университет, Геттинген, Германия
[4] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[5] Филиал ФБУ «Рослесозащита» «Центр защиты леса Красноярского края», Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Геномные исследования российских бореальных лесов и связанных с ними фитопатогенов позволят обнаружить и разработать эффективные высокополиморфные молекулярно-генетические маркеры, микросателлитные локусы и однонуклеотидные полиморфизмы (т. н. «снипы»), а также биомаркеры для решения важных научных и хозяйственных задач по сохранению лесных генетических ресурсов и селекции более устойчивых к заболеваниям и неблагоприятным факторам среды пород с ускоренным ростом и улучшенной древесиной.

Леса Российской Федерации являются одними из важнейших национальных природных ресурсов и ее гордостью. Общая площадь лесов составляет свыше 809 млн га, или 20,1 % от общей площади лесов мира [1]. Большую часть из них преимущественно составляют естественные леса. Леса России играют исключительно важную роль в сохранении биоразнообразия умеренных и бореальных областей Евразии. Леса РФ по преимуществу бореальные: их площадь занимает 88 % площади лесопокрытых земель. В РФ сосредоточено около 25 % всех естественных лесов мира и до 63 % (760 млн га) площади всех бореальных лесов (1214 млн га по оценкам ФАО). Бореальные леса РФ играют важнейшую роль в

регуляции климата всей планеты.

Основными бореальными лесообразующими породами РФ являются хвойные виды семейства сосновых (*Pinaceae*: роды, встречающиеся в РФ — *Pinus, Picea, Abies, Larix*) и отчасти семейства кипарисовых (Cupressaceae: *Juniperus, Cupressus, Microbiota*). Семейство сосновых считается одним из наиболее древних, и основное число хромосом (x = 12) характерно для почти всех видов этого семейства и считается исходным для большинства родственных семейств хвойных. Несмотря на относительно небольшое число хромосом геномы хвойных и, в частности, сосновых характеризуются огромным размером (12—29 Gbp), превышающим в 4—9 раз геном человека (3,2 Gbp).

Предварительные данные, основанные на полном секвенировании и расшифровке генома *Picea abies*[14], *Piceaglauca*[2] и *Pinustaeda*[13, 15, 16], подтверждают, что такой огромный размер генома очевидно связан с избытком высокоповторяющихся нуклеотидных последовательностей, которые составляют около 80 % всей ДНК генома хвойных. Около половины этих высокоповторяющихся нуклеотидных последовательностей приходится на длинные тандемные повторы (LTR) различных семейств транспозонов и мобильных элементов, которые могут активно перемещаться по геному, захватывая с собой большие фрагменты ДНК и встраивая их в новых местах, увеличивая таким образом размер генома. При анализе полного генома и транскриптома *Picea abies* была обнаружена более низкая экспрессия коротких РНК (small RNAs) длиной 24 нуклеотида, которые подавляют активность транспозиционных элементов, и выдвинута гипотеза, что именно с этим связано увеличение генома хвойных вследствие накопления тандемных повторов [14]. Следует отметить, что между видами хвойных в пределах родов и даже некоторых семейств наблюдается удивительно высокий консерватизм на геномном уровне; все роды имеют x = 12 и высокий уровень синтении [10].

Несмотря на огромную важность, леса РФ генетически остаются относительно малоизучены. Во многом это связано с недостаточной разработкой молекулярно-генетических методов исследования и недостатком ресурсов для изучения важнейших древесных видов РФ на геномном уровне.

До сих пор наиболее крупным полностью секвенированным геномом является геном человека. Полное секвенирование и аннотирование генома человека революционизировало генетику человека, подняло на новый уровень медицинскую генетику и фармакологию. Лекарства, созданные на основе знания генома человека, учитывают индивидуальные генетические особенности, определяющие разную чувствительность к препаратам, и позволяют внедрять методы персонализированной медицины с миллиардными прибылями.

Аналогичный значительный эффект от знания генома лиственницы, сосны, ели и других видов хвойных можно ожидать и для лесной генетики, поскольку хвойные в целом являются основными лесообразующими видами и объектами лесного хозяйства и селекции во всем мире. Геномные исследования у древесных видов позволят разработать высокополиморфные молекулярно-генетические маркеры (микросателлитные локусы и однонуклеотидные полиморфизмы), которые позволят более точно производить генетическую идентификацию происхождения древесины, крайне необходимую для эффективной борьбы с нелегальными рубками. Кроме того, наличие полногеномных маркеров позволит более успешно исследовать связи между аллельной генетической изменчивостью и изменчивостью важных адаптивных и селекционно ценных фенотипических признаков, таких как скорость роста, качество древесины, устойчивость к заболеваниям, замерзанию, засухе и т. д. [4, 5, 8]. Кроме того, выявление генетических механизмов адаптации популяций очень важно для разработки лесоохранных, лесосеменных и лесовосстановительных программ. Популяционный, ассоциативный и сравнительный геномный анализы позволят вычленить адаптивную структуру популяций, понять молекулярную эволюцию важных генов и выявить аллели, находящиеся под влиянием различных форм отбора [6—10].

В настоящее время в рамках проекта «Геномные исследования основных бореальных лесообразующих хвойных видов и их наиболее опасных патогенов в Российской Федерации» под руководством автора, выигравшего в 2014 г. мегагрант № 14.Y26.31.0004 Правительства РФ (news.sfu-kras.ru/node/13196), планируются секвенирование, сборка и аннотирование геномов основных российских лесообразующих пород: лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica*) и их наиболее опасных патогенов, в первую очередь дереворазрушающих грибов, входящих в комплексы *Armillaria mellea s. l.* и *Heterobasidion annosum s. l.*, которые вызывают катастрофическое усыхание российских бореальных лесов. Сравнительный анализ геномов слабо- и сильнопатогенных форм позволит лучше понять механизмы этой патогенности и найти способы борьбы с фитопатогенами, в т. ч. с помощью разработки методов конкурирующего биологического контроля. Также важным перспективным направлением являются геномные исследования дереворазрушающих грибов с целью нахождения штаммов, наиболее эффективных для быстрого и экологически безопасного разложения древесных отходов и получения субстрата, пригодного для ферментативного получения этанола в целях производства биотоплива как альтернативного и возобновляемого источника энергии. В настоящее время сформирована обширная коллекция чистых культур *A. mellea* s. l. и *H. annosum* s. l., полученных из различных по площади и

скорости образования очагов усыхания хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока.

Исследования будут осуществлены на базе Научно-образовательного центра (НОЦ) геномных исследований, созданного под руководством К. В. Крутовского в апреле 2012 года как структурное подразделение Сибирского федерального университета (genome.sfu-kras.ru), и создаваемой в 2014 году Лаборатории лесной геномики с привлечением специалистов Центра защиты леса Красноярского края, Сибирского федерального университета и Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН.

Коллективом НОЦ уже начато геномное секвенирование *L. sibirica* и *P. sibirica* и получено 2 211 481 818 парноконцевых чтений (нуклеотидных последовательностей) генома лиственницы сибирской и 2 938 965 714 чтений генома кедра (табл. 1). В результате первичной предварительной биоинформатической обработки результатов было получено 1 680 998 217 высококачественных парноконцевых чтений генома лиственницы сибирской с Q > 20 (т. е. вероятность ошибки секвенирования — не более 1 %), или 302 млрд пар нуклеотидных оснований, что обеспечивает 25-кратное покрытие генома лиственницы (12,03 млрд п. н. о.), и 2 807 039 261 чтений генома (505 млрд п. н. о.) кедра, что составляет 21-кратное покрытие соответствующего генома кедра (23,6 млрд п. н. о.).

Получены первые рабочие сборки хлоропластных геномов лиственницы сибирской и сосны кедровой сибирской (табл. 1). В результате картирования на хлоропластные геномы других видов лиственниц *Larixoccidentalis* (FJ899578.1, длина генома 119 680 н. о.), *Larixdeciduas* (NC_016058, длина генома 122 474 н. о.) были выявлены видоспецифичные последовательности для лиственницы сибирской. Полученная сборка хлоропластного генома *Pinus sibirica* существенно улучшила ранее опубликованную сборку в 2009 году в Genbank (GenBank: FJ899558.1).

Таблица 1. Предварительные результаты сборки геномов

Вид, геном	**Количество контигов**	**Общая длина всей сборки, п. н. о.**	**Длина наиболее длинного контига, п. н. о.**	**N 50, п. н. о.**	**N 90, п. н. о.**
Larix sibirica, хлоропластный	3	125 489	64 254	64 254	57 603
Larix sibirica, ядерный	56 192	19 712 820	57 603	337	219
Larix sibirica, митохондриальный	142	126 882	3655	1081	505
Pinus sibirica, ядерный	7 737 815	2 830 700 997	81 100	363	231

На этапе черновой сборки хлоропластных, митохондриальных и ядерных геномов лиственницы и кедра удалось идентифицировать микросателлитные локусы. Всего в полученных контигах двух хвойных видов найдено более 1500 микросателлитных локусов разного типа повторов. В табл. 2 приведена общая статистика по найденным мотивам.

Таблица 21. Результаты идентификации микросателлитных полиморфизмов

Тип повтора	**Количество локусов**	**Средняя длина локуса, п. н. о.**	**Встречаемость на 1 млн п. н. о.**
Динуклеотидный	563	20,62	28,57
Тринуклеотидный	140	31,84	7,10
Тетрануклеотидный	7	53,86	0,36
Пентануклеотидный	3	60,00	0,15
Гексануклеотидный	10	59,90	0,51

Всего в полученных контигах генома лиственницы сибирской было найдено 723 микросателлитных локуса, соответствующих заданным параметрам.

В рамках работы по получению гаплоидных клеточных линий из ткани женского гаметофита лиственницы сибирской (использование которых значительно бы облегчило *de novo* сборку таких больших геномов) проведен генетический анализ линий на гаплоидность. Выявлена высокая частота соматического мутагенеза и полное отсутствие генетически однородного биологического материала [12].

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 14-04-01462а и мегапроекта «Геномные исследования основных бореальных лесообразующих хвойных видов и их наиболее опасных патогенов в Российской Федерации» (договор № 14.Y26.31.0004) по Постановлению Правительства РФ № 220 от 9 апреля 2010 г. «О мерах по привлечению ведущих ученых в российские образовательные учреждения высшего профессионального образования».

ЛИТЕРАТУРА

1. *ФАО* // Глобальная оценка лесных ресурсов. 2011. [Электронный ресурс]. URL: http://www.fao.org/docrep/013/i2000e/i2000e.pdf.
2. *Birol I., Raymond A., Jackman S. D., et al*. Assembling the 20 Gb white spruce (*Piceaglauca*) genome from whole-genome shotgun sequencing data // Bioinformatics. 2013. 29 (12): 1492—1497.
3. *Burrows M., Wheeler D*. A block sorting lossless data compression algorithm // Technical Report 124, Digital Equipment

Corporation, 1994.
4. *Chhatre V., Byram T., Neale D. B., Wegrzyn J. L., Krutovsky K. V.* Genetic structure and association mapping of adaptive and selective traits in the East Texas loblolly pine (Pinus taeda L.) breeding populations // Tree Genetics and Genomes. 2013. 9 (5): 1161—1178.
5. *Eckert A. J., Bower A. D., Wegrzyn J. L., Pande B., Jermstad K. D., Krutovsky K. V., et al*. Association genetics of coastal Douglas-fir (*Pseudotsugamenziesii* var. *menziesii*, Pinaceae). I. Cold-hardiness related traits // Genetics. 2009 a. 182: 1289—1302.
6. *Eckert A. J., Wegrzyn J. L., Pande B., Jermstad K. D., Lee J. M., Liechty J. D., Tearse B. R., Krutovsky K. V., Neale D. B*. Multilocus patterns of nucleotide diversity and divergence reveal positive selection at candidate genes related to cold-hardiness in coastal Douglas-fir (*Pseudotsugamenziesii* var. *menziesii*) // Genetics. 2009b. 183: 289—298.
7. *González-Martínez S. C., Krutovsky K. V., Neale D. B*. Forest tree population genomics and adaptive evolution // New Phytologist. 2006. 170 (2): 227—238.
8. *González-Martínez S. C., Dillon S., Garnier-Géré P. H., Krutovsky K. V., et al*. Patterns of nucleotide diversity and association mapping // Genetics, Genomics and Breeding of Conifers. Edited by Plomion C., Bousquet J., Kole C. CRC Press, Science Publishers, Inc., Enfield, New Hampshire, 2011. Ch. 6. P. 239—275.
9. *Koralewski T. E., Brooks J. E., Krutovsky K. V*. Molecular evolution of drought tolerance and wood strength related candidate genes in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) // SilvaeGenetica. 2014. In press.
10. *Krutovsky K. V.,Troggio M., Brown G. R., Jermstad K. D., Neale D. B.* Comparative mapping in the Pinaceae // Genetics. 2004. 168 (1): 447—461.
11. *Krutovsky K. V., Neale D. B.* Forest genomics and new molecular genetic approaches to measuring and conserving adaptive genetic diversity in forest trees // Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Edited by Geburek Th., Turok J. Arbora Publishers, Zvolen, 2005. P. 369—390.
12. *Krutovsky K. V., Tretyakova I. N., Oreshkova N. V., et al*. Somaclonal variation of haploid in vitro tissue culture obtained from Siberian larch (*Larixsibirica* Ledeb.) megagametophytes for whole genome *de novo* sequencing // In Vitro Cellular and Developmental Biology — Plant. 2014. In press
13. *Neale D. B., Wegrzyn J. L, Stevens K. A., et al*. Decoding the massive genome of loblolly pine using haploid DNA and novel assembly strategies // Genome Biology. 2014. 15 (3): R 59. DOI: 10.1186/gb-2014-15-3-r59.
14. *Nystedt B., Street N. R., Wetterbom A., et al*. The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution // Nature. 2013. 497 (7451): 579—584.
15. *Wegrzyn J. L., Liechty J. D., Stevens K. A., et al*. Unique Features of the Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.) Megagenome Revealed Through Sequence Annotation // Genetics. 2014. V. 196. № 3. P. 891—909.
16. *Zimin A., Stevens K. A., Crepeau M. W., et al*. Sequencing and assembly of the 22-Gb loblolly pine genome // Genetics. 2014. 196: 875—890.

***

УДК 631.423

ТЕРМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДРЕВЕСИНЫ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД СИБИРИ

С. Р. ЛОСКУТОВ, А. А. АНИСКИНА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

С помощью методов термогравиметрии (ТГ/ДТГ) и дифференциальной сканирующей калориметрии (ДСК) исследована термодеструкция древесины основных лесообразующих пород Сибири в окислительной (воздух) атмосфере. Установлены стадии термического разложения древесинного вещества: их температурные интервалы, убыль массы, скорость потери массы; рассчитана энергия активации термодеструкции на этих стадиях; определены тепловые эффекты испарения связанной влаги и процесса термического разложения древесинного вещества.

В последние годы существенно возрос интерес древесиноведов к термическим характеристикам древесины, включая кинетические закономерности ее термодеструкции, получаемым с помощью современных методов термогравиметрии и дифференциальной сканирующей калориметрии [5, 6, 10, 11]. Это обусловлено потребностью в информации о термоустойчивости древесины индивидуальных пород как конструкционного материала, разработке новых технологий термического модифицирования древесины, создании новых композиционных материалов на основе древесины, эксплуатируемых в различных условиях, а также в разработке новых технологий пиролиза и утилизации отходов лесопиления и производства целлюлозы как биоэнергетического ресурса. Знание характеристик термического разложения древесины (горения) важны и для их использования в решении задач лесной пирологии.

Цель нашего исследования — восполнить существующий пробел в наличии сведений о показателях термической деструкции древесины основных лесообразующих пород Сибири на основе результатов термогравиметрии (ТГ/ДТГ) и дифференциальной сканирующей калориметрии (ДСК).

Древесина — сложный по строению и химическому составу природный материал. Химический

состав лиственных и хвойных пород варьирует в широких пределах, что обусловлено рядом факторов, среди которых наиболее важными являются видовая принадлежность, ботанико-географическая зона произрастания деревьев и погодные условия вегетационного периода.

Древесина лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), сосны кедровой (Pinus sibirica Du Tour.), березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и осины обыкновенной (*Populus tremula* L.) существенно различается как по физико-механическим свойствам, так и по химическому составу [1, 2, 4]. Из обширной сводки данных о химическом составе древесины лиственных и хвойных пород следует, что массовая доля полиоз, целлюлозы, лигнина и экстрактивных веществ в древесине лиственных пород колеблется в пределах 14,8—28,8; 31,1—64,4; 12,3—25,9; 1,6—20,6 %, в древесине хвойных пород — 5,1—14,2; 30,1—60,7; 22,8—33,8; 1,8—28,5 % соответственно [7]. Указанные различия определяют индивидуальные черты «термического портрета» древесины той или иной породы.

Образцы древесины были заготовлены в одной ботанико-географической зоне Красноярского края (Красноярской лесостепи) по методу, рекомендуемому в работе [3]. Измельченную древесину (фракция ~0,1—0,3 мм) кондиционировали при температуре 20 ± 1,5 °С и относительной влажности воздуха 50÷55 %.

Термогравиметрия и дифференциальная сканирующая калориметрия были осуществлены с помощью приборов TG 209 F1 и DSC 204 F1 (NETZSCH, Германия) соответственно. Образцы древесины проанализированы в атмосфере воздуха при следующих условиях. ТГ: скорость нагрева 10, 20 и 40 °С·мин$^{-1}$ от 25 до 700 °С, скорость потока защитного и продувочного газов (сухой воздух) 20 мл·мин.$^{-1}$; масса образца 3,38—8,93 мг, тигель Al_2O_3 цилиндрической формы. ДСК: скорость нагрева 10 и 40 °С·мин$^{-1}$ от 25 до 590 °С, скорость потока защитного и продувочного газов 40 мл·мин.$^{-1}$; масса образца 0,67—2,96 мг, тигель алюминиевый с перфорированной крышкой; эталон — пустой алюминиевый тигель. Калибровка TG 209 F1 и DSC 204 F1 осуществлялась по инструкции и с использованием реперных веществ, прилагаемых к приборам. Взвешивание образцов для анализа проводили на лабораторных весах XFR-125E. Обработка результатов измерений осуществлялась с помощью пакета программ, поставляемого с приборами NETZSCH Proteus Thermal Analysis 4.8.4.

Термогравиметрические данные были использованы для расчета эффективной энергии активации термического разложения древесинного вещества по изоконверсионному методу Флинна — Уолла — Озавы [9]. Этот метод основан на предположении, что скорость реакции при данной степени конверсии зависит только от температуры (Т). При различных скоростях нагрева (β) для одной и той же степени термической конверсии древесинного вещества lnβ является линейной функцией (1/Т), а энергия активации вычисляется по углу наклона прямой, отражающей эту зависимость.

На рис. 1 в качестве примера представлены обработанные результаты ТГ/ДТГ и ДСК древесины березы, полученные при окислительной термодеструкции. На основе этих и аналогичных данных о древесине всех исследованных пород составлены таблицы (табл. 1—4).

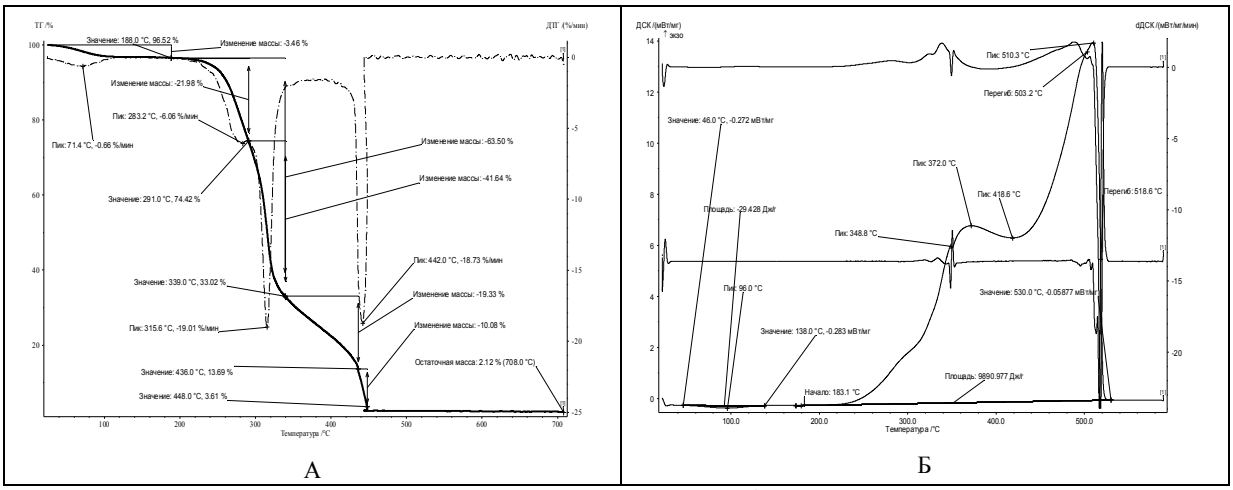


Рисунок 1. Результаты обработки данных термического анализа (ТГ/ДТГ — А и ДСК — Б) древесины березы повислой

Из рис. 1 видно, что по термогравиметрическим кривым (ТГ/ДТГ) можно выделить четыре температурных диапазона с изменяющейся скоростью потери массы (с максимумом или точкой перегиба на ДТГ-кривой) и один — с приблизительно постоянной скоростью убыли массы. В этом заключается сходство «термических портретов» древесины всех исследованных пород. Различия касаются конкретных величин ширины и положения температурных интервалов, значений изменения массы и

скорости (ДТГ) в соответствующих диапазонах температуры.

На первом этапе нагревания древесины происходит ее сушка и удаление летучих компонентов при температуре от 35 до 120 ÷ 190 °С. Быстрое увеличение скорости убыли массы при дальнейшем повышении температуры вплоть до ~300 ÷ 340 °С обусловлено в основном термическим разложением полиоз с образованием газов и уксусной кислоты. Затем потеря массы с увеличением скорости связана с развитием термодеструкции целлюлозы и лигнина в температурных диапазонах от 303 ÷ 370 до 370 ÷ 440 °С. На последнем этапе (при ~420 ÷ 470 °С) происходит сгорание образовавшегося в процессе термического разложения древесины угля. Сходная картина окислительной термодеструкции лигнино-целлюлозного сырья описана в работах [8, 9].

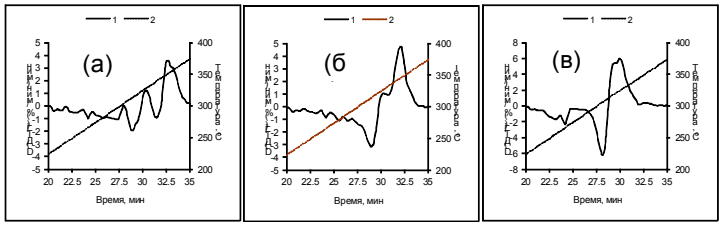


Рисунок 2. Изменение второй производной $d^2(ТГ)/dt^2$ (1) и температуры (2) древесины лиственницы сибирской (а), сосны обыкновенной (б) и осины обыкновенной (в) в процессе преимущественной термодеструкции полиоз и целлюлозы

Более детальный анализ процесса термического разложения древесины разных пород мы предлагаем осуществлять на основе вторых производных $d^2(ТГ)/dt^2 = f(t)$, t — время (рис. 2). Это позволяет выявлять индивидуальные особенности «термического портрета» того или иного образца древесины на выбранном температурном интервале термодеструкции.

Резюмируя изложенное, следует отметить достоверность отличий характеристических показателей окислительной термодеструкции древесины разных пород (табл. 1—4):

Таблица 1. Стадии термического разложения древесины: температурный интервал и соответствующая ему потеря массы при нагревании образца со скоростью 10 °С/мин.

Порода	Температурный интервал, °С / ***Потеря массы***, %					Остаточная масса, %
	Стадия термического разложения					
	I	II	III	IV	V	
Лиственница сибирская	35—191	191—303	303—370	370—427	427—445	2,19
	4,31	***18,13***	***36,13***	***11,19***	***24,63***	
Сосна обыкновенная	35—134	200—366		416—437	437—456	0,26
	3,47	***59,19***		***18,47***	***17,85***	
Ель сибирская	35—125	188—348		348—440	440—473	0,43
	3,53	***60,19***		***19,80***	***15,60***	
Пихта сибирская	35—140	182—328		328—398	398—437	3,05
	3,90	***51,25***		***24,29***	***23,16***	
Сосна кедровая	35—120	170—339		339—427	427—441	0,50
	3,74	***58,68***		***24,67***	***12,56***	
Береза повислая	35—120	188—291	291—339	339—436	436—448	2,12
	3,46	***21,98***	***41,64***	***19,33***	***10,08***	
Осина обыкновенная	35—120	209—286	286—342	342—418	418—429	0,41
	3,22	***21,58***	***43,77***	***21,47***	***8,43***	

Примечание. В соответствии с методическими рекомендациями [3] все измерения ТГ/ДТГ и ДСК проведены с использованием «усредненных» образцов. Статистический анализ определяемых величин в пяти аналитических повторностях выполнен для образца древесины лиственницы. В частности, стандартное отклонение потери массы на разных стадиях изменялось в пределах от 0,21 до 1,07 %, температуры максимумов ДТГ — от 0,36 до 0,84 °С; $ДТГ_{max1-4}$ — от 0,08 до 0,68 °С/мин. (P = 0,05).

Таблица 2. Показатели скорости термодеструкции древесины: температура максимумов и величина ДТГ

Порода	Температура, °С				Скорость потери массы, %/мин.			
	t_{max1}	t_{max2}	t_{max3}	t_{max4}	$ДТГ_{max1}$	$ДТГ_{max2}$	$ДТГ_{max3}$	$ДТГ_{max4}$
Лиственница сибирская	92,1	322,1	342,0	444,8	-0,45	-7,20	-6,96	-16,32
Сосна обыкновенная	92,1	-	323,2	447,3	-0,58	-	-9,48	-11,05
Ель сибирская	71,0	-	320,2	456,4	-0,75	-	-15,09	-13,85
Пихта сибирская	86,6	-	298,6	407,6	-0,72	-	-8,51	-14,73
Сосна кедровая	65,3	-	315,5	431,5	-0,76	-	-15,07	-17,24
Береза повислая	71,4	283,2	315,6	442,0	-0,66	-6,06	-19,01	-18,73
Осина обыкновенная	73,0	268,6	311,3	420,8	-0,55	-5,70	-14,17	-28,09

– по термостабильности древесины породы образуют ряд — сосна кедровая (170 °С) < пихта сибирская (182 °С) < береза повислая ≈ ель сибирская (188 °С) < лиственница сибирская (191 °С) < сосна

обыкновенная (200 °С) < осина обыкновенная (209 °С);

- по суммарному тепловому эффекту термодеструкции древесины (Q_{total}) породы располагаются в ряду — ель сибирская < береза повислая < сосна кедровая ≈ осина обыкновенная < сосна обыкновенная < лиственница сибирская < пихта сибирская;
- отношение доли углеводной компоненты древесинного вещества к ароматической, вычисленное как отношение потери массы на стадиях II—III к потере массы на стадии IV, положительно коррелирует с остаточной массой ($r = 0.849$, $P = 0,05$);
- древесина исследованных пород существенно отличается по удерживанию влаги при сушке, о чем свидетельствуют величины максимальной скорости потери влаги и температура максимумов ДТГ (табл. 2);
- различия химического состава древесины разных пород по основным полимерным компонентам обусловливают неодинаковую кинетику термодеструкции древесинного вещества, о чем свидетельствует зависимость энергии активации этого процесса от степени конверсии, установленная с помощью метода Флинна — Уолла — Озавы.

Таблица 3. Среднее значение энергии активации в температурном интервале термического разложения древесины

Порода	Температурный интервал, °С		
	Энергия активации, кДж/моль		
Лиственница сибирская	191—303	303—370	370—427
	197,0 ± 24,7*	***198,5 ± 28,0***	***244,9 ± 33,2***
Сосна обыкновенная	200—366		416—437
	195,9 ± 17,5		***216,1 ± 0,0***
Ель сибирская	188—348		348—440
	186,5 ± 14,3		***216,1± 0,0***
Пихта сибирская	182—328		328—398
	212,0 ± 29,4		***217,1 ± 35,1***
Сосна кедровая	170—339		339—427
	177,6 ± 17,9		***216,9 ± 28,7***
Береза повислая	188—291	291—339	339—436
	179,1 ± 11,4	***172,8 ± 17,5***	***195,5 ± 0,0***
Осина обыкновенная	209—286	286—342	342—418
	172,1 ± 16,7	***205,4 ± 17,8***	***192,1 ± 15,3***

* стандартное отклонение.

Таблица 4. Основные параметры древесины, получаемые в эксперименте ДСК: температурный интервал эндо- (экзо-) эффекта, температура минимума (максимума) соответствующего пика и тепловые эффекты

Порода	Температурный интервал, °С	t_{max1}, °С	$-Q_1$,* Дж/г	Температурный интервал, °С	t_{max1}, °С	t_{max1}, °С	Q_{total}*, кДж/г
Лиственница сибирская	38—135	84	58,894	221—514	361	473	11,630
Сосна обыкновенная	39—145	91	101,006	194—536	408**	503	11,114
Ель сибирская	35—125	70	77,562	210—512	354	493	9,202
Пихта сибирская	39—148	94	106,651	200—535	397**	505	12,988
Сосна кедровая	32—110	66	65,952	202—493	347	466	10,924
Береза повислая	46—138	96	29,428	183—530	372	510	9,891
Осина обыкновенная	38—129	85	79,199	215—502	368	480	10,953

* Инструментальная погрешность определения теплового эффекта ДСК не превышала 5 %.

** Температура в точке перегиба ДСК-кривой.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бабинцева Р. М., Исаева Л. Н., Некрасова А. А.* Свойства древесины хвойных пород Средней Сибири // Лесное хозяйство. 1989. 1. С. 30—33.
2. *Количественный* химический анализ растительного сырья / В. И. Шарков, Н. И. Куйбина, Ю. П. Соловьева и др. М.: Лесн. пром-сть, 1976. 72 с.
3. *Лабораторные* работы по химии древесины и целлюлозы / А. В. Оболенская, З. П. Ельницкая, А. А. Леонович. М.: Экология, 1991. 320 с.
4. *Непенин Ю. Н., Буевская А. Д., Бейгельман А. В. и др.* Исследование древесины лесосырьевой базы Енисейского комбината // Бумажная пром-сть. 1975. 10. С. 9—11.
5. *Barneto A. G., Hernandez R. B., Berenguer J. M.* Thermogravimetric characterization of eucalyptus wood // O PAPEL. 2011. 72 (7): 2353—2356.
6. *Brostow W., Menard K. P., Menard N.* Combustion properties of several species of wood // Chemistry and Chemical Technolody. 2009. 3(3): 173—176.
7. *Fengel D., Grosser D.* Chemische Zusammensetzung von Nadel- und Laubhölzern // HOLZ als Roh- und Werkstoff. 1975. 33 (1): 32—34.

8. *Nakanishi M., Ogi N., Fukuda Y.* Thermogravimetric analysis in steam and oxygen with gas chromatograph mass spectrometry for basic study of biomass gasification // J Therm. Anal. Calorim. 2010. 101: 391—396.
9. *Poletto M., Dettenborn J., Pistor V., et al.* Materials produced from plant biomass. Part I: Evaluation of thermal stability and pyrolysis of wood // Materials Research. 2010. 13 (3): 375—379.
10. *Sebio-Punal T., Naya S., López-Becerio J., et al.* Thermagravimetric analysis of wood, holocellolose, and lignin from fife wood species //J. Anal. Calorim. 2012. 109: 1163—1167.
11. *Tsujiyama Sh.-I., Miyamori A.* Assignment of DSC thermograms of wood and its components // Thermochimica Acta. 2000. 351: 177—181.

***

UDC 630*17:582.4

CONIFEROUS FOREST OF UKRAINE: STATE, DYNAMICS AND BIOPRODUCTIVITY

P. I. LAKYDA, R. D. VASYLYSHYN, I. P. LAKYDA

National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine

SUMMARY
A state assessment of coniferous forests of Ukraine has been done. The assessment results of parametrical structure of their biotic productivity on basis of data of state forest account and model experiment using experimental data are presented. The trends of total live biomass amount (661.1 mio. tons) and net primary production (11.38 mio. tons C·year^{-1}) in stands of coniferous tree species and sequestered carbon (327.8 mio. tons) are determined.

Geographical position of Ukraine on the map of Europe more and more often becomes a point of interest of Ukrainian and foreign scientists and politicians on biotic potential of its forests to meet the needs of society in renewable energy sources and ecological stability of the environment in conditions of global climate change. All this impels Ukrainian scientists to participate in numerous international projects and programs devoted to this range of problems.

When integrating into the European community, Ukraine cannot stay aside from important international agreements in solving the urgent ecological problems, linked with climate change. The basis for fulfilment of requirements of post-Kyoto agreements on sequestration of greenhouse gases is scientific research of quantitative and qualitative parameters of industrial emissions compensation by biological fixation of atmospheric carbon dioxide. The primary priority in solving the problem described above is currently recognized to be laid upon the forests. Thus, management of ecological resources and carbon balance of forest ecosystems on global or regional level is possible only by presence of adequate information basis on biotic potential of forest biocoenosis [1, 5, 6].

Ukraine is one of the biggest countries of Europe (area 603.5 thousand km^2, population 45.8 million people) with a temperate moderately continental climate. The country includes 5 natural zones — plain Polissja (17.9 % of the total land area), Forest Steppe (32.3 %), and Steppe (37.1 %) and two mountain systems – Carpathians (9.4 %) and Crimea (4.3 %). The lands of Forest Fund account for 10.8 million ha of which 9.6 million ha covered by forest vegetation. Distribution of forests around the country is very irregular – while Carpathians have 40.2 of forest cover percentage, Polissja and Forest Steppe — 26.1 and 13.0 % respectively, the Steppe is practically forestless (3.5 %) (Fig. 1) [7, 8].

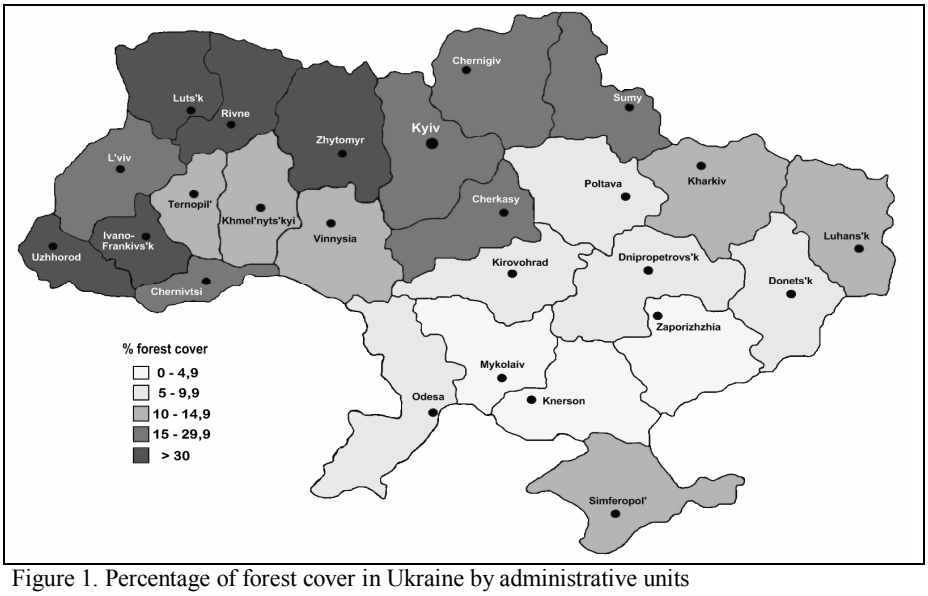


Figure 1. Percentage of forest cover in Ukraine by administrative units

Coniferous species dominate on 42 % of the forest area (including 32 %

dominated by pine and 10 % — by spruce and fir), hard wood deciduous — 43% (of which oak and beech comprise 32 %), and soft wood deciduous — 15 % (Fig. 2). Young (32 % of forested area) and middle-aged (44 %) forests prevail, other age groups are less represented — immature stands cover 13 % and mature 11 %. Average age of forests across the country is 62 years. About 50 % of forests are planted. On average, forests are of a high productivity: average growing stock is 220 $m^3 \cdot ha^{-1}$ and mean annual increment is about 4 $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot year^{-1}$. During the last 50 years (1961—2011), the area of forests increased by almost one third, but major efforts with this respect have been realized in 1960s—1990s. The current total harvest of commercial wood is at the level of 15—17 million m^3 per year including ~40% harvested by final felling. Major natural disturbances in forest include wildfire and impacts of biotic agents (outbreaks of insects and diseases). The average area of wildfires during last years is ~6.5 thousand ha $year^{-1}$ and area affected by biogenic disturbances — between 500 and 700 thousand ha. The disturbance regimes were accelerated during the two last decades [3, 7].

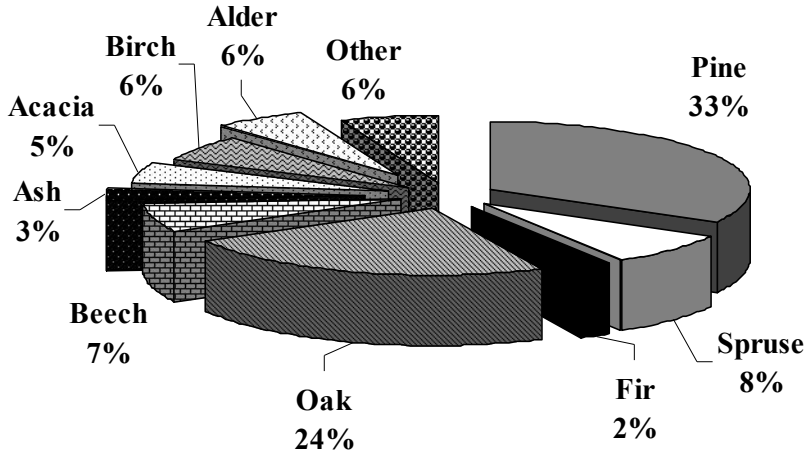


Figure 2. Distribution of forest covered land by dominant tree species

Currently coniferous forests are an important structural component of the system of forest resource supply and ecological stabilization of the environment in Ukraine. During the last half of a century their area increased by over 650 thou. ha (Fig. 3), their mean age has increased from 34 to 58 years. Nowadays, one major part of the coniferous forests is represented by mid-aged stands (around 40 %), while the other substantial part is composed by immature and mature stands — about 30 % (Fig. 4).

Quantitative parameters of amounts of live biomass of coniferous stands and sequestered carbon are also characterized by positive trends (Table 1). This is due to both changes in their age structure and qualitative changes of forest stands composition — creation of mixed and more biologically stable spruce-fir-beech stands instead of vulnerable spruce monocultures in Ukrainian Carpathians. Nowadays mean growing stock per 1 ha of coniferous forest stands is 277 $m^3 \cdot ha^{-1}$, which is 128 m^3 more when compared with data from 1956.

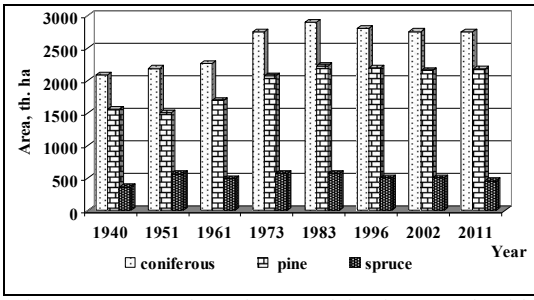


Figure 3. Dynamics of area of land covered with coniferous forest

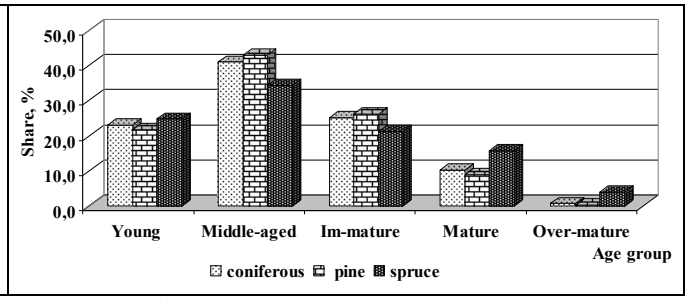


Figure 4. Distribution of land area covered with coniferous forest by age groups

Table 1. Dynamic changes of live biomass and sequestered carbon stocks in coniferous forests of Ukraine

Year and reference	Species group	Growing stock, mio. m^3	Live biomass		Carbon	
			total, Tg	density, $kg \cdot m^{-2}$	total, Tg	density, $kg \cdot m^{-2}$
1988 (Lakida et al., [2])	Total	1319.9	956.70	11.10	473.80	5.50
	incl. coniferous	718.8	435.93	11.07	215.65	5.48
1996 (Bun et al., [4])	Total	1736.0	1161.41	12.53	580.71	6.26
	incl. coniferous	897.0	499.60	12.88	249.80	6.44
2002	Total	1765.3	1287.57	13.57	640.81	6.75
	incl. coniferous	918.0	566.53	13.79	288.38	7.02
2011	Total	2099.9	1523.5	15.91	757.9	7.93
	incl. coniferous	1094.3	661.1	15.60	327.8	7.72

When analyzing the data from Table 1, it is worth mentioning that in coniferous forests of Ukraine there

is an obvious positive trend towards accumulation of live biomass. During the last 10-year period its amount has increased by 16,7 %. This trend is a proof of sustainability of forest management and, as a consequence, of positive impact on the environment and resource potential of forestry. From the assessment as of 1.01.2011 it is found that total amount of live biomass accumulated in coniferous forests of Ukraine is estimated 661,1 Tg (1 Tg = 10^{12} g = 1 mio. tons) of dry organic matter or 327,8 Tg of sequestered carbon. On average this makes up an amount of 156 tons of dry organic matter (77,2 tons of carbon) per 1 hectare of forest covered land.

Speaking about component structure, it is worth saying that a fraction of live biomass of trees is 97,6 % of the total amount of live biomass of coniferous tree species phytocoenosis, of which 82,6 % is aboveground live biomass. Understorey vegetation share is only 2,4 %. The share of live biomass of tree trunks is 70,3 %, of which 6,7 % is live biomass of bark. Live biomass of tree crowns makes up 10,1 % of the total amount of live biomass: 7,3 % — live biomass of branches over bark and 2,8 % — photosynthetic apparatus (needles). The share of root systems is 17,2 % (Table 2).

Table 2. Distribution of live biomass and sequestered carbon in coniferous forests of Ukraine by structure components

Group of tree species / Tree species	Live biomass by components, mio. tons								Sequestered carbon, mio. tons
	wood and bark of stems	wood and bark of branches	leaves (needles)	roots	understorey and undergrowth	live soil cover	total	incl. aboveground live biomass	
Coniferous	464.8	48.6	18.2	113.6	3.7	12.2	661.1	540.4	328.8
incl. pine	363.8	33.9	9.1	81.0	3.1	11.6	502.5	414.8	250.1
spruce	85.8	12.3	7.7	29.7	0.4	0.5	136.5	106.3	67.8
fir	13.9	2.2	1.4	2.5	0.1	0.1	20.2	17.6	10.0

It is worth mentioning that the highest density of live biomass is typical for spruce stands, majority of which on the territory of Ukraine are located in mountainous conditions of Ukrainian Carpathians — 20,1 kg·$(m^2)^{-1}$, which is 21 % more than the average value of this index throughout the country (16,6 kg·$(m^2)^{-1}$). Quantitative density indices of live biomass of pine and fir stands are 14,8 and 15,5 kg·$(m^2)^{-1}$ respectively. Pine stands are dominating with the share of over 75 %, 20,6 % — spruce and nearly 3 % — fir stands. The stands share of the other coniferous tree species is less than 0,5 %.

Amounts variability of live biomass of forest covered land majorly depends on species composition and age structure of forest stands. When analyzing the distribution of stocks of live biomass by age groups (Table 3), it is necessary to mention that the share of young stands is 13,6 %, mid-aged stands — 49,7 %, which is almost a half of the total live biomass of coniferous forests of Ukraine. Fractions of immature, mature and overmature stands are characterized by shares of 25,9; 10,0 and 0,7 % respectively. Somewhat different is age structure of live biomass of fir stands, where the share of mature and overmature stands is almost 37 %, and the one of mid-aged stands is less than one-third of the total.

Table 3. Age group distribution of live biomass and sequestered carbon of coniferous forests of Ukraine

Group of tree species / Tree species	Live biomass by age groups, mio. Tons							Sequestered carbon, mio. tons	Sequestered carbon density, kg·$(m^2)^{-1}$
	young stands of I class	young stands of II class	mid-aged	immature	mature	overmature	Total		
Coniferous	7.2	82.7	328.7	171.5	66.1	4.9	661.1	328.8	7.89
incl. pine	5.4	61.4	249.6	143.3	41.3	1.5	502.5	250.1	7.39
spruce	1.2	19.3	72.3	23.2	18.0	2.4	136.5	67.8	10.07
fir	0.6	1.8	6.1	4.4	6.6	0.8	20.2	10.0	7.74

One of the most important indicators and components of bioproductivity of forests is net primary production (NPP). Quantification of NPP is the necessary precondition for assessment of carbon budget of forest phytocoenosis on certain territory. This index indicates response of the environment on the climate change. Quantitative parameters of NPP for coniferous forests of Ukraine are presented in Tables 4 and 5.

Net primary production of coniferous forests of Ukraine in carbon equivalent reaches 17 mio. tons C·$year^{-1}$ (on average — 410 g C·$(m^2)^{-1}$·$year^{-1}$). An average for forests of Ukraine is 512 g C·$(m^2)^{-1}$·$year^{-1}$, which is 24 % higher than NPP of coniferous stands [3, 8]. The highest NPP is typical for fir stands (547 g C·$(m^2)^{-1}$·$year^{-1}$).

Spruce and pine stands are characterized by the following values — 422 and 403 g C·$(m^2)^{-1}$·$year^{-1}$. This is about 30 % higher than an average density of NPP for Russian forests (317 g C·m^{-2}·$year^{-1}$). It must be mentioned that for boreal forests of Europe this index is equal 460 g C·m^{-2}·$year^{-1}$ [8]. In general structure of net primary production the dominant role belongs to the pine stands with the share of over 78 %. The share of spruce stands is 17,1 %, fir stands — 4,1 %. Stands of other coniferous tree species have share of less than 0,3 %.

Table 4. Distribution of Net Primary Production in coniferous forests of Ukraine by structure components

Group of tree species / Tree species	NPP by structure components, mio. tons C·$year^{-1}$								Density of NPP, g C·m^{-2}·$year^{-1}$
	wood and bark of stems	wood and bark of branches	leaves (needles)	roots	understory and undergrowth	Forest grass layer	total	incl. aboveground NPP	
Coniferous	5.16	1.07	3.55	4.62	0.46	2.55	17.41	11.38	410
incl. pine	4.03	0.79	2.61	3.51	0.36	2.39	13.69	8.88	403
spruce	0.91	0.21	0.68	0.93	0.08	0.12	2.93	1.92	422
fir	0.20	0.06	0.25	0.17	0.02	0.03	0.73	0.55	547

Table 5. Distribution of Net Primary Production in coniferous forests of Ukraine

Group of tree species / Tree species	NPP by age groups, mio. tons C·$year^{-1}$							Density of NPP, g C·m^{-2}·$year^{-1}$
	young stands of I class	young stands of II class	mid-aged	immature	mature	overmature	total	
Coniferous	0.85	3.70	8.38	3.16	1.23	0.09	17,41	410
incl. pine	0.59	2.93	6.74	2.63	0.75	0.03	13,69	403
spruce	0.13	0.66	1.42	0.38	0.29	0.04	2,93	422
fir	0.13	0.09	0.19	0.13	0.18	0.02	0,73	547

When analyzing the results, it is worth saying that distribution of NPP by fractions is typical for forests of temperate zone. Substantial part of NPP is concentrated in the photosynthesizing apparatus (20,4 %) and in the belowground live biomass (26,5 %), mainly in fine roots. Substantial shares of NPP are typical for live ground cover — 14,6 %, 2,6 % — undergrowth and understory.

Speaking about the age structure of NPP it must be said that nearly 48 % of annually created organic matter in coniferous forests is secured by mid-aged stands, when young forests produce about a quarter of the total amount of NPP.

In conditions of European integration, ecological component of forest mensuration and inventory science as well as fundamental and applied research of ecological functions of forest phytocoenosis, which determine processes of climate and water resources formation on the substantial part of the continent, have become a necessary condition for sustainable forest management in Ukraine as well as for keeping the declared international ecological agreements. One of the main indices of ecological forest functions is quantitative parameters of live biomass, detritus and net primary production, which reflect the resource of forests in terms of environmental protection.

REFERENCES

1. *Lakyda P., Vasylyshyn R., Zibtsev S., et al.* Bioproductivity of Ukrainian forests in conditions of global climate change [Electronic resource] // Earth Bioresources and Life Quality. International Scientific Electronic Journal. 2013. Vol. 4. Web access: http://gchera-ejournal.nubip.edu.ua/index.php/ebql/article /view/154/118.
2. *Lakida P., Nilsson S., Shvidenko A.* Estimation of forest phytomass for selected countries of the former European U.S.S.R // Biomass and Bioenergy. 1996. № 11 (5). C. 371—382.
3. *Shvidenko A., Lakyda P., Schepaschenko D., et al.* Global change and landscape structure in Ukraine: Ecological and socio-economic implications [Electronic resource] // Geophysical Research Abstracts — EGU General Assembly 2013. Vol. 15. EGU2013-10627, April 7—12, 2013, Vienna, Austria. European Geosciences Union. Web access: http://meetingorganizer.copernicus.org/EGU2013/EGU2013-10627.pdf.
4. *Bun R. A., Gusti M. I., Dachuk V. S., et al.* Information technologies of greenhouse gases inventory and prognosis of carbon balance of Ukraine / edit. R. A. Bun. Lviv: Ukrainian Academy of printing, 2004. 376 p. [in Ukrainian].
5. *Lakyda P. I.* Phytomass of forests of Ukraine: [monograph]. Ternopil : Zbruch, 2002. 256 p. [in Ukrainian].
6. *Lakyda P. I., et al.* Normatives for evaluation of components of aboveground phytomass of trees of major forest species of Ukraine: reference book. K.: Publishing house «Eco-Inform», 2011. 192 p. [in Ukrainian].
7. *Reference* book of forest of Ukraine: [developed by specialists of production and technology department of

«Ukrderzhlisproekt» by the materials of state forest inventory on 01.01.2011 year]. Irpin, "Ukrderzhlisproekt", 2012. 130 p. [in Ukrainian].
8. *Shvidenko A., Lakyda P., Schepaschenko D., et al.* Carbon, climate, and land-use in Ukraine: Forest sector: [monograph]. Korsun-Shevchenkivskyi : Publisher V. M. Gavrishenko, 2014. 283 p. [in Ukrainian].

***

УДК 630*6

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ТЕХНОГЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

А. С. ШИШИКИН

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Приводятся сведения об организации комплексных экологических исследований техногенных территорий, которые объединяются по специфике воздействия на природную среду в пять групп: рубки главного пользования, промышленные выбросы, горные работы, нефтегазовые промыслы, ГЭС. Рассматриваются вопросы разработки классификационных схем нарушенных территорий и их примеры, указывается на необходимость изучения техногенных сукцессий и постановки экспериментов.

Организация комплексных исследований для получения системных знаний о функционировании техногенных территорий начинается с наиболее ответственного первого этапа классификации объекта изучения. Даже при невозможности выполнения всего комплекса экологических исследований правильно разработанная классификация позволяет определить целевую стратегию проведения работ и соответственно задачи по ее выполнению, а следовательно, подбор специалистов и режим проведения полевых работ. Институт леса создавался для изучения лесных экосистем и традиционно организовывал комплексные лесоводственные исследования в горах юга Сибири, на Байкале, в зоне строительства БАМ, Приангарье, Красноярской лесостепи и степях Хакасии. В последние 15 лет такие исследования проводятся в Эвенкии, Норильском промрайоне (2001—2004 гг.) и при контролируемом выжигании светлохвойных лесов Средней Сибири. Для проведения комплексных исследований нарушенных территорий в 2008 г. организована лаборатория техногенных лесных экосистем. Она проводит стационарные работы на отвалах Бородинского угольного разреза, в зонах воздействия рубок главного пользования темнохвойных лесов Енисейского кряжа, Ачинского НПЗ, КрАЗа, водохранилищ ГЭС, просек ЛЭП, Норильского ГМК. Основная цель этих работ — изучить состояние отдельных компонентов экосистемы: почвы, растительности, животных и выявить динамику их функциональных связей в процессе прохождения техногенных сукцессий.

Масштабность, разнообразие и технологические варианты техногенного воздействия постоянно нарастают, как и география промышленного освоения. Одновременно нарастают площади нарушенных земель, уже прошедшие антропогенную трансформацию. Сложившаяся специфика изучения техногенных объектов проходит в формате «постфактум». Для объективной оценки действия техногенного фактора требуется организация исследований перед строительством объекта, в его процессе, затем на стадии производственной деятельности, закрытия (консервации) и последующего прохождения восстановительных техногенных сукцессий. Обязательным условием является подбор разновозрастной серии аналоговых нарушенных объектов по одной технологии и в одинаковых природных условиях. В настоящее время системных наблюдений окружающей среды промышленных объектов не ведется, процессы техногенного воздействия и посттехногенного восстановления изучены слабо и фрагментарно, что не позволяет прогнозировать состояние природных систем на промышленно освоенных территориях. Соответственно нет обоснованных решений по разрабатываемым технологиям природопользования, реабилитации нарушенных территорий и организации мониторинга, что наиболее актуально при организации экологически ответственного производства. В связи с этим предлагается обсудить методологию изучения техногенного воздействия на природные системы.

1. Техногенное воздействие на природные системы, связанное с промышленной деятельностью, имеет разнообразные формы и в различной степени нарушает естественные процессы функционирования экосистем. Рубки главного пользования изменяют естественный сукцессионный процесс формаций, и их последствия редко превышают сотню лет. Имея природные аналоги смены поколений деревьев (пожары, вспышки вредителей, ветровалы), рубки способствуют естественному формированию участков разновозрастных и разнопородных насаждений, увеличивая биотопическую мозаику и ландшафтное сукцессионное разнообразие организмов.

Промышленные выбросы по химическому разнообразию подразделяются на нейтральные и агрессивные, видимые и радиоактивные. Загрязнители распространяются по всем средам и компонентам

экосистемы (воде, воздуху, почве, растительности и животным), а их высокие (производственные) концентрации редко встречаются в природных условиях, поэтому адаптивные биологические реакции проявляются в наиболее резкой форме смены видового состава и типа биоценозов. Специфика промвыбросов проявляется в воздействии на места наибольшей производственной концентрации и проживания людей. В связи с этим организация биологического мониторинга позволяет вести еще и санитарный надзор урбанизированной территории.

Длительные и существенные изменения, сравнимые с геологическими процессами формирования рельефа, происходят при проведении горных работ, особенно карьерной добычи полезных ископаемых с формированием внешних отвалов. Полное разрушение экосистемы с изменением целостности подстилающих материнских пород, их гидрологического режима и микроклиматических условий приводит к формированию абиотических условий развития биоценоза, не имеющих природных аналогов. Для этих поверхностей характерно прохождение ювенильной биологической стадии заселения жизненных форм. На территориях горных отработок возможно формирование техногенных локальных ценотических группировок, подобных естественным, но ландшафтной (структурно-функциональной) идентичности добиться невозможно.

Масштабное воздействие оказывает строительство ГЭС, энергия которых до сих пор считается наиболее экологически чистой. При кажущейся незначительной трансформации природной среды и отсутствии атмосферного загрязнения сильно изменяется ландшафтная структура местообитаний верхнего и гидрологический режим нижнего бьефов. Большая масса воды не только изменяет климатические условия и фенологические циклы, но и создает зону сейсмической напряженности по периметру водохранилища, а обводнение грунтов провоцирует оползни. Со строительством крупных ГЭС напрямую связана сеть просек под ЛЭП, которые создают линейные безлесные элементы ландшафта с электромагнитным воздействием на организмы, а также ареол энергоемких производств. В результате возникает промышленная фрагментация природной среды на фоне измененной структуры категорий земель.

Нефтепромыслы объединяют локальные горные нарушения и загрязнения с созданием плотной сети производственных коридоров продуктопроводов, дорог, геофизических профилей и ЛЭП. В результате появляющейся доступности территории активизируются другие виды природопользования (заготовка древесины, использование охотничьих и рыбных ресурсов, сбор дикоросов). Сильная фрагментация существенно изменяет биотопическую структуру ландшафта с существованием постоянной опасности аварийного нефтегазового загрязнения территории, увеличения антропогенной пожарной опасности и комплексной нагрузки на природные ресурсы.

2. Как следует из разнообразия форм техногенного воздействия, классификация нарушенных территорий отличается от типизации естественных сообществ, поскольку факторы формирования техногенных экосистем определяются технологиями промышленного воздействия, которые даже в одной отрасли могут существенно различаться. Качественное состояние естественных экосистем соответствует глобальным климатическим периодам, и их можно признать стабильными. Количественные колебания соотношения видов, продуктивности, функциональных связей в биологических системах происходят в пределах вторичных сукцессий формаций и цикличных погодных изменений. Поэтому невозможно прямое перенесение на техногенные объекты разработанных ранее типологий естественных природных систем по: почвенно-грунтовым характеристикам; показателям растительности; геоморфологическому строению и сукцессионным рядам формирования на них биоценозов. Как показывает опыт изучения техногенных территорий, для получения сравнительных результатов с фоновым состоянием в наибольшей степени подходит геоморфологический метод топоэкологических профилей [3]. Следует подчеркнуть, что известное таксономическое правило ранжирования одного компонента (почвы, растительности, животных) или его свойств (кислотность, строение корней, тип питания) по одному признаку неприменимо при классификации биологических систем, поскольку в них необходимо отразить иерархию функционального значения средообразующих факторов (климатических, ландшафтных, формационных, сукцессионных).

Разнообразие техногенного воздействия требует при разработке классификационных схем установления приоритетов и последовательности проявления промышленного влияния на природную среду. Наиболее генерализованный уровень такой схемы — характеристика природной территории с детальностью до элементарного биотопа: природная зона, географическая страна (Западная, Восточная Сибирь), формация, сукцессионная серия, сукцессионная стадия. Параллельно с такой же детальностью и последовательностью составляется схема технологического процесса производственного цикла с характеристикой (формы, объемы, размещение, динамика, агрессивность) побочной продукции, поступающей в окружающую среду, и косвенного воздействия основного производства. На втором этапе интегрируется природная основа и производственные показатели, и для каждого элементарного природного блока оценивается техногенное воздействие по степени изменения компонентов (почвогрунтов, растительности, животных), цикличности влияния, прогнозирования техногенных

сукцессионных процессов.

Техногенное воздействие часто изменяет проявление хорошо изученных природных факторов. Например, пожары в лесотундре — редкое явление, не приводящее к существенным изменениям растительности. В зоне выбросов Норильского ГМК накопление большого объема горючего материала привело к чрезвычайно высокой опасности возгорания и горимости засохшей лесотундровой растительности, что наблюдалось в 2013 г. В результате прогорания до минерального горизонта на склонах или обугливания торфяного слоя в понижениях происходит формирование травянистой растительности альпийского типа северных широт, адаптированной к сильным и агрессивным аэрогенным выбросам.

Для Норильского промрайона по действию поллютантов выделено четыре класса состояния растительности: очень сильное угнетение; сильное; среднее; слабое. На уровне геоморфологических групп типов выделяются: выпуклые водораздельные; дренированные склоны; выровненные и вогнутые участки с застойным увлажнением и развитием мерзлоты; террасы и долины на легких почвах; ежегодно промываемые и накапливающие метелевый перенос снега поймы. В зависимости от сукцессионного состояния выделяется четыре типа техногенных биотопов, соответствующих стадиям формирования: нарушенный, пионерный, переходный, климаксовый.

На отвалах Бородинского разреза в соответствии с применяемой горной рекультивацией выделяется три класса: без нее; выравнивание отвалов вскрышных пород под лесозаращивание; нанесение плодородного слоя под сельхозпользование. Технология рекультивации (класс) определяет формирование соответствующего типа ландшафта и растительности (холмисто-мозаичный, лесной и степной), а группа типов — сукцессионные серии: эрозионная без рекультивации; лесозаращивание естественное или посадка лесных культур; сельхозпользование также под естественное степное зарастание или агротехническая обработка с посевами, покосами, выпасами и пр. Для отвалов используется уже принятая геоботаническая классификация типов: пионерный, простой, сложный, замкнутый [1].

Практически не разработана экологическая классификация водохранилищ ГЭС, которая должна объединять береговую часть и акваторию [2]. На примере Богучанского водохранилища выделяется по три уровня для водной поверхности и береговой. Акватория разбивается по открытости, глубине и проточности. Береговая полоса делится на зоны периодического подтопления, берегопереработки и климатического воздействия, выделяются биотопы с крутыми и пологими берегами, без растительности, травянистые, кустарниковые и с древостоем.

Наиболее простая схема классифицирует воздействие рубок на однородный биологический объект (старовозрастные темнохвойные насаждения) с одинаковым технологическим приемом (зимняя сплошная рубка агрегатной техникой). В результате выделяется только две группы типов (сукцессионных серии) лиственного и коренного возобновления и четыре стадии, отличающиеся по доминированию видового состава растений и животных: открытая (травянистая); молодняк первого класса возраста; жердняк второго класса; средневозрастные — перестойные.

3. Для разработки техногенных сукцессий требуется подбор разновозрастных объектов одной сукцессионной серии, который через период постоянных наблюдений позволит составить хронологию формирования и прохождения стадий. Такой прием использовался на вырубках и на горных отвалах Бородинского разреза, где за пятилетние наблюдения получен 30-летний ряд сукцессионных изменений. Показателем динамичности и устойчивости техногенных экосистем служит смена доминантов и возврат в прежнее состояние после внешнего воздействия (погодные колебания, пожары). Длительные наблюдения на постоянных пробных площадях позволяют определить не только скорость и направление сукцессионных изменений, но и климаксовые стадии, причем для разных компонентов, сообществ и видов. Для таких исследований обязательно необходимо проводить фенологические работы и использовать современные метеосамописцы (хроны), позволяющие с высокой детальностью воспроизвести погодные условия.

4. Территории техногенного воздействия являются промышленными экспериментами использования природных ресурсов различного масштаба и форм воздействия. Одна из основных задач комплексных исследований техногенных объектов — предложить технологические приемы, способные снизить негативные последствия и повысить экологическую емкость нарушенных территорий. В результате обследования техногенных объектов различной давности и разной технологии рекультивации определены направления проведения экспериментальных работ, результаты которых должны доказывать необходимость изменения действующих нормативов. При этом основной принципиальный подход в оценке нарушенных территорий — возможность формирования техногенных ландшафтов, отличающихся от природных, но имеющих высокую экологическую емкость, определяющую биологическое разнообразие, продуктивность и устойчивость к внешнему воздействию, а также высокую хозяйственную значимость. Вторая задача — снизить затраты на проведение этапа горной рекультивации и обеспечить условия для естественного возобновления и формирования биоценозов из аборигенных

видов растений и животных. Третья — поскольку есть технические возможности перемещения горных пород и геоморфологической трансформации — разработать вариантность интенсивного использования посттехногенных ландшафтов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Восстановление* экосистем на отвалах горнодобывающей промышленности Кузбасса / А. Н. Куприянов, Ю. А. Манаков, П. П. Баранник. Новосибирск: Изд-во «ГЕО», 2010. 160 с.
2. *Гидроэкологический* мониторинг зоны влияния Зейского гидроузла / С. Е. Сиротский, В. А. Тесленко, Т. М. Тиунова и др. Хабаровск: ДВО РАН, 2010. 354 с.
3. *Отчет* НИР «Комплексная оценка состояния и мониторинг природной среды с целью выявления количественных критериев допустимого воздействия на ее компоненты» по договору № 192-2092/06. Ин-т леса. Красноярск, 2007. 156 с.

***

УДК 630* 377.7; 638*81

ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЛЕСНЫХ РЕСУРСОВ ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАВКАЗА (ЧПК)

С. М. БЕБИЯ

Институт ботаники Академии наук Абхазии, Сухум, Республика Абхазия

АННОТАЦИЯ

В статье освещаются вопросы состояния лесов, особенности многофункционального значения и приоритетного направления хозяйствования в них. Обосновывается важность многоцелевого и неистощительного использования лесных ресурсов.

Проблема охраны окружающей среды, рациональное использование природных, в том числе лесных ресурсов, оптимизация взаимодействия человека и природы в глобальном, региональном и локальном масштабах все чаще выдвигается на первое место среди наиболее актуальных проблем современности.

Проблемы рационального использования лесных ресурсов возникли не сегодня, не вчера и до сих пор остаются дискуссионными и нерешенными как в региональном, так и в глобальном масштабе. Они не могут быть решены без комплексного, системного подхода к ним. Долгие годы считалось, что лесные ресурсы — это запасы ликвидной древесины на корню, и леса вырубали хищнически, без оглядки на перспективу. Такой утилитарный подход к использованию лесосырьевых ресурсов во многих доступных регионах планеты привел к катастрофическим последствиям, к деградации лесного покрова и сокращению его площади.

Лесные ресурсы — это не только запасы древесной и недревесной продукции, но и другие разнообразные полезности леса. По И. С. Мелехову (1989), все разнообразие продуктов и полезностей леса было сведено к пяти исходным группам: 1. Древесина и ее производные. 2. Другие продукты из древесных растений (кора, листья, хвоя, цветы, плоды, семена). 3. Продукты из лесных недревесных растений (ягоды, грибы, лекарственные растения). 4. Лес — природный защитный фактор и природная среда, благоприятная для жизни человека. 5. Лес — место обитания и разведения животных. Отметим, что экологическая полезность леса здесь проходит четвертым пунктом. Однако на современном этапе природопользования наиболее актуальной, первостепенной ценностью становятся природоохранные, природоформирующие, водоохранные, защитные, рекреационные и другие полезные свойства леса. Особенно это актуально в горных условиях, в том числе в горных лесах ЧПК. Мнение большинства ученых едино в том, что концепция использования лесосырьевых ресурсов должна исходить из принципа многофункционального хозяйственного значения лесного фонда. Критериями многоцелевого лесного хозяйства должны служить неистощительность и постоянство потребления всех видов ресурсов с обеспечением, в первую очередь, сохранения и повышения средозащитных, водоохранных и других полезных свойств лесов. Такое хозяйствование можно осуществлять эффективно лишь при условии, что лесохозяйственные приемы будут отвечать природе леса как целостного экосистемного биогеоценоза и при сохранении достаточной его устойчивости. В лесах ЧПК эти основополагающие принципы в лесоводстве не соблюдались.

Леса ЧПК уникальны. Произрастают они в ботанико-географической провинции Колхиды, которая охватывает весь амфитеатр гор от Туапсе до Трабзона, обращенный к восточной части Черного моря. В силу ряда естественно-исторических предпосылок на территории Колхиды сложилась своеобразная система природных комплексов, которая нигде более в мире не встречается.

Одним из важнейших компонентов этих комплексов является растительность, главным образом лесная. Говоря об уникальных лесах ЧПК, необходимо в первую очередь отметить, что они произрастают на достаточно больших площадях и представляют собой автономную экологическую единицу, обеспечивающую естественное самоуправление. Эти леса являются важнейшими источниками информации, отражающей реальную динамику природных процессов и явлений в лесу, что открывает возможность для широких общебиологических заключений, а также для принятия решений в сфере отношений общества и природы.

Лесная растительность ЧПК характеризуется вертикальной поясностью распространения. Леса произрастают от берега моря с субтропическим климатом до альпийского пояса с умеренно холодным климатом, до высоты 2200 м над уровнем моря, и выполняют прежде всего важные природоохранные функции.

Леса являются хранителями и источниками генофонда разнообразия живого мира, в том числе реликтовых и эндемичных видов флоры и целых реликтовых лесных формаций из *Abies nordmanniana, Pinus pytiusa, P. kochiana, Fagus orientalis, Quercus iberica, Q. imeretina, Castanea sativa, Buxus colchica, Pterocarya pterocarpa* и других. К примеру, по нашим данным, в дендрофлоре пихтовых лесов Колхиды реликты составляют 70 %, колхидские эндемы — 36 %, общекавказские — 23 %. Буковые и пихтовые леса Колхиды являются самыми высокопроизводительными фитоценозами в Европе. Они могут образовывать насаждения с запасом древесины до 1500 и 2000 $м^3$/га соответственно [1]. При этом в лесах ЧПК, в том числе буковых и пихтовых, в течение более ста лет осуществляются рубки главного пользования способами и технологиями, не отвечающими природе этих лесов.

Более 80 % площади эксплуатационных лесов здесь пройдены самовольными, сплошными, промышленно-выборочными рубками, и они в значительной степени расстроены, являются низкоплотными и не могут возобновляться естественным путем, выполнять первостепенные экологические функции. Жизненная позиция многих реликтовых, редких видов растений значительно ослаблена. Достаточно отметить, что из 62 видов деревьев и кустарников, произрастающих в пихтовых лесах Колхиды, 10 % отнесены к категории редких и исчезающих и занесены в Красную книгу СССР [5]. Это *Betula megrelika, Buxus colchica, Ruscus colchica, Quercus pontica, Staphylea colchica, Taxus baccata*. Однако, по нашим исследованиям, уже сегодня по крайне мере еще 12 видов растений только этих лесов могут быть отнесены к редким, исчезающим и заслуживают внесения в региональную Красную книгу. Это *Acer sosnowskii, Castanea sativa, Corylus colchica, Daphne caucasica, D. pseudosericea, Rhododendron ungernii, Sorbus migarica, Ulmus glabra, Blechnum spicant, Corydalis caucasica, Pachyphragma macrophyllum, Polystichum woronowii.*

Ясно, что если не будут приняты меры по спасению еще сохранившихся девственных лесов ЧПК, то их ждет та же участь, что и девственные леса Европы, о которой с большой тревогой сообщается в работах видных исследователей H. Mayr, M. Vyskot, H. Leibudgut [2].

Расстроенные леса ЧПК должны быть восстановлены. По нашим исследованиям, на лесосеках с полнотой древостоя до 04—05 после рубки использование разработанного нами метода содействия естественному возобновлению главных лесообразующих пород может обеспечить естественное восстановление низкополнотных насаждений в течение 20—30 лет [2]. На лесосеках с полнотой менее 04 целесообразно создавать частичные культуры из ценных быстрорастущих иноземных древесных пород [2, 4, 6]. Экспериментальными исследованиями установлено, что для повышения производительности лесов ЧПК рекомендовано до 20 видов лесообразующих ценных иноземных быстрорастущих пород. Многие из них уже используются здесь при выращивании лесных культур. Так, *Sequoia sempervirens* Endl. в посадках лесных культур в возрасте 50 лет образует 1750 $м^3$ ценной древесины на 1 га, *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng в таких же посадках образует 1478 $м^3$, *Liriodendron tulipifera* L. образует 852 $м^3$ на 1 га. Наиболее продуктивная местная древесная порода *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach в естественных условиях в возрасте 50 лет формирует древостой с запасом древесины 350 $м^3$ на 1 га [2, 6].

К сожалению, преобладающим направлением использования горных дубовых, каштановых, буковых, пихтовых лесов ЧПК все еще остается эксплуатация их для получения древесины, и в них осуществляются рубки главного пользования. Однако ЧПК — это прежде всего оздоровительный регион мирового уровня, поставщик чистой питьевой и минеральной воды, убежище реликтовых, редких и исчезающих видов флоры и растительных комплексов. Поэтому в социально-экономическом отношении приоритетным направлением использования лесов ЧПК следует считать сохранение и повышение природоохранных, природоформирующих, водоохранных, защитных, курортологических, рекреационных и др. полезных свойств этих лесов. Если при дальнейшем развитии научно-технического прогресса, нанотехнологии можно будет получать из древесины все новые, более экономичные виды продукции и создавать ее заменители, то найти заменитель лесу как компоненту биосферы невозможно [7]. Рубки главного пользования должны быть далеко не главным видом комплексного использования лесных ресурсов.

ЛИТЕРАТУРА
1. *Бебия С. М.* Пихтовые леса Кавказа. М.: Изд-во МГУЛ, 2002. 270 с.
2. *Бебия С. М.* Проблемы и перспективы лесной интродукции в Колхидском флористическом рефугиуме // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI в. Ч. 6. Петрозаводск, 2008. С. 185—186.
3. *Коваль И. П., Зайцев К. Н., Шевцов Б. П.* Принципы организации многоцелевого неистощительного лесопользования на горных лесных водосборах // Сб. науч. тр. ФГУ «НИИгорлесэкол». Вып. 24. Сочи, 2004. С. 43—49.
4. *Колесников А. И., В. М. Боровиков*. Восстановление и реконструкция лесов ЧПК // Леса ЧПК. М., 1959. С. 3—66.
5. *Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесная пром-сть, 1984. 478 с.
6. *Лейба В. Д., Млокосевич Б. В*. Опыт интродукции ценных древесных пород для повышения продуктивности лесов Абхазии // Юбилейная междунар. конф., посвященная 160-летию Сухумского ботанического сада. Сухум, 2003. С. 61—64.
7. *Степин В. В., Синицын С. Г*. Лесное хозяйство в системе природопользования. Изд-во ЦБНТИ, 1978. 44 с.

***

УДК 630*443.3

РОЛЬ КОРНЕВЫХ ПАТОГЕНОВ В УСЫХАНИИ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

И. Н. ПАВЛОВ, А. Г. ЦЫКАЛОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Установлена определяющая роль корневых патогенов (*Armillaria mellea* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l., *Phellinus sulphurascens* Pilat., *Porodaedalea niemelaei* M. Fischer) в усыхании хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока. Наибольшую опасность представляет *A. borealis,* особенно для одновозрастных приспевающих — спелых насаждений *Pinus sibirica* и *Abies sibirica*.

В куртинном усыхании хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока, особенно ярко выраженном в последние два десятилетия, значение возбудителей корневых гнилей (*Armillaria mellea* s.l., *Heterobasidion annosum* s.l., *Phellinus sulphurascens* Pilat., *Porodaedalea niemelaei* M. Fischer) на фоне снижения биологической устойчивости хвойных деревьев из-за недостаточного увлажнения в отдельные периоды, неблагоприятного температурного режима, техногенного загрязнения воздуха и других видов антропогенного воздействия является основным. Хотя часто среди причин усыхания влияние корневых патогенов остается по-прежнему недооцененным. Например, даже при наличии явных описанных симптомов поражения *A. mellea* s. l. роль армилляриоза в этиологии патологического процесса игнорируется [12, 1]. Причиной значительного занижения вредоносности возбудителей корневых гнилей является сложность их идентификации (частое отсутствие плодовых тел, обязательное сопряженное поражение другими болезнями и вредителями).

В результате многолетних наблюдений на постоянных пробных площадях (2002—2013 гг.) нами была установлена определяющая роль корневых патогенов (*A. mellea* s.l., *H. annosum* s.l., *P. sulphurascens* Pilat., *P. niemelaei* M. Fischer) в куртинном усыхании ленточных Минусинских боров (Павлов и др., 2008); сосновых лесов зеленой зоны г. Красноярска [3, 6]; темнохвойных лесов Восточного Саяна [5] и Западного Саяна [7], лиственничного редколесья полуострова Таймыр [7].

По результатам скрещивания моноспоровых культур из плодовых тел опенка из очагов куртинного усыхания с тестерами европейских и китайских видов, проведенного при активном содействии и помощи К. Корхонена (Finnish Forest Research Institute), на территории Сибири было выявлено два вида, входящих в комплекс *A. mellea* s. l.: *A. borealis* Marxm. & Korh. — обладает ярко выраженными патогенными свойствами и встречается во всех обследованных нами усыхающих древостоях; ***A. cepistipes*** Velen. — обнаружен только на старом сухостое. С применением указанного метода на территории Сибири было выделено два вида корневой губки: *H. annosum* (Fr.) Bref. s. str. и *H. parviporum* Niemelä & Korhonen.

Площадь очагов патологического отпада изменяется от 0,1 до 30 га. Усыханию подвержены деревья всех классов Крафта. Возраст погибших деревьев — 50—260 лет. Возобновление темнохвойными породами в очагах — удовлетворительное. Однако иногда, например, в случае быстрого разрушения высокополнотного кедрового древостоя, подрост отсутствует, и далее начинающиеся процессы задернения почвы препятствуют появлению последующего возобновления. Не следует также исключать влияние *A. borealis* и на возобновление. В большей степени усыханию подвержены *Pinus sibirica, Abies sibirica* и *Picea obovata.* Наличие очагов усыхания значительно увеличивает вероятность возникновения и распространения катастрофических лесных пожаров, в том числе и на территорию, не

пораженную корневыми патогенами.

Триггерным механизмом, запустившим процесс усыхания, является сочетание неблагоприятных для деревьев климатических аномалий вкупе с определенными эдафическими условиями и (или) комплекс благоприятных факторов для патогенных организмов. Одни и те же климатические аномалии могли привести как к ослаблению хвойных деревьев, так и к росту вирулентности и агрессивности корневых патогенов. В целом основными причинами активизации возбудителей корневых гнилей и последующего массового усыхания хвойных лесов являются:

- рост приземной температуры воздуха. Установлен устойчивый тренд увеличения температуры приземного слоя воздуха в последние два-три десятилетия для районов массового куртинного усыхания хвойных древостоев. Рост температуры почвы на глубине 0,2 и 0,4 м в сравнении с температурой приземного слоя воздуха происходит более интенсивно (особенно в осенний период);
- рубка деревьев, способствующая распространению корневых патогенов;
- рост ветровой нагрузки на леса (вследствие изменения климата и увеличения площадей вырубок), содействующий развитию раневых гнилей;
- рост численности популяций стволовых вредителей, в т. ч. инвазивных видов. Этому способствует потепление климата; лесозаготовки; деревья, ранее погибшие от возбудителей корневых гнилей. Значительно ослабленные корневыми патогенами деревья не могут обеспечить успешную защиту от насекомых и в период их массового размножения погибают. Часто при быстром окольцовывании *A. borealis* корневой шейки *A. sibirica u A. nephrolepis* усыхание происходит без участия ксилофагов;
- техногенное загрязнение, ведущее к общему снижению устойчивости хвойных лесов;
- достижение определенного возраста, при котором замедляются физиологические процессы и снижается устойчивость ко многим неблагоприятным факторам. Так, одной из причин образования очагов усыхания в спелых древостоях пихты сибирской в результате патогенного воздействия *A. mellea* s.l. при сохранении жизнеспособности подроста является то, что система смоляных ходов первичной коры у пихты, по данным А. М. Трейниса [11], сохраняется лишь до 80-летнего возраста. В свою очередь смоловыделение является важной защитной реакцией хвойных деревьев, в частности, против корневых патогенов и ксилофагов.

Для всех изученных пораженных биогеоценозов была характерна сопряженность центров очагов усыхания (точек возникновения очагов патологического отпада) с эдафическими аномалиями. Общей закономерностью является формирование условий, благоприятных для корневых патогенов и одновременно снижающих биологическую устойчивость древесных растений. В зависимости от районов и категории площадей нами были выделены следующие виды эдафических аномалий:

1. Маломощные почвы (корнеобитаемый слой 20—40 см), подстилаемые твердыми горными породами, ведущими к ограничению роста корневых систем хвойных древесных растений; наличие в почвенном профиле крупных камней; повышенная влажность; большее содержание глинистой фракции (Восточный и Западный Саяны, Кузнецкое Алатау, Сихотэ-Алинь).
2. Суглинистые прослойки среди песчаных отложений (Минусинские ленточные боры, ленточные боры юга Западной Сибири). Способствуют формированию оптимальной для корневой губки влажности прежде всего подъем (аккумуляция) влаги по суглинистым элементам в засушливый период.
3. На землях, вышедших из-под сельскохозяйственного пользования, в менее плодородных условиях на более легких почвах с частично смытым гумусовым горизонтом и нарушенной структурой у древесных растений снижается устойчивость к любому биотическому воздействию и климатическим аномалиям.

В дальнейшем при проведении восстановительных мероприятий следует исключить посадку лесных культур в этих условиях. Для этого необходимо заранее, например, до проведения различных видов рубок, отметить места куртинного усыхания с помощью GPS. Очаги, в том числе и потенциальные, оставляются под естественное заращивание.

Также долговременным фактором, определяющим устойчивость, в первую очередь, сосновых древостоев, является густота произрастания в начале формирования насаждения. Для устойчивых древостоев (без признаков поражения возбудителями корневых гнилей) характерно достаточно свободное произрастание в молодом возрасте, о чем и свидетельствует их более интенсивный рост. Они смогли избежать влияния «эффекта группового угнетения» [9, 10], который имеет место в одновозрастном загущенном древостое при достаточно равномерном размещении отдельных особей на площади после смыкания крон и вступления соснового древостоя в фазу жесткой конкуренции и активной дифференциации. Это подтверждает высокую опасность длительного нахождения соснового древостоя в условиях избыточной загущенности без активной дифференциации и своевременного отпада. Кроме этого, в результате изреживания образуется значительное количество отпада, который легко заселяется опенком. В дальнейшем через сросшиеся корни после возрастания вирулентности и агрессивности патогена осуществляется его переход на живые деревья.

На первом этапе воздействию корневых патогенов подвержены прежде всего деревья,

ослабленные ценотическими и эдафическими факторами, погодными аномалиями. Далее по мере накопления инфекции и возрастания вирулентности и агрессивности грибов происходит быстрое усыхание хвойных пород, занимающих доминантное и содоминантное положение в пологе, без каких-либо видимых признаков ослабления и снижения прироста. В дальнейшем были установлены различные сценарии развития очагов усыхания — от прекращения патологического отпада за пределами эдафических аномалий и до полного срастания очагов усыхания (вне зависимости от параметров почвы). Важным фактором затухания процессов усыхания является влияние дереворазрушающих грибов — антагонистов для корневых патогенов, а также микроорганизмов (сверхпаразитов).

Районы массового усыхания темнохвойных лесов приурочены к территориям, испытывающим определенный дефицит осадков (Восточный Саян; часть северного макросклона Западного Саяна, включающая бассейны рек Карасибо и Оны, под влиянием барьерной роли Абаканского хребта и сухой Минусинской котловины; восточный макросклон Кузнецкого Алатау). В то же время для территорий, выбранных в качестве контроля (незначительный патологический отпад), например, Анзасского участкового лесничества, отличительной особенностью является большее количество осадков, типичное для северных предгорий Западного Саяна. Это и является одной из основных причин устойчивости кедра, в том числе и к корневым патогенам. Подтверждением этого также является отсутствие значительного куртинного усыхания среди старовозрастных насаждений кедра в предгорьях хребтов Ергаки и Араданский. Их расположение на пути переноса воздушных масс определяет обилие осадков в наветренной части макросклона (1000—1500 мм, половина годовой суммы осадков выпадает в течение трех летних месяцев) и резкое снижение их количества на подветренной стороне.

Следует ли относить возбудителей корневых гнилей лишь к исключительно вредным организмам? В смешанных разновозрастных насаждениях при наличии широкого биоразнообразия дереворазрушающих грибов (антагонистов корневым патогенам), вирусов и других микроорганизмов (сверхпаразитов) процессы возникновения и затухания очагов усыхания идут непрерывно. Однако площадь усыхания редко превышает 0,1 га. После гибели части деревьев в очагах усыхания состояние и прирост оставшихся в насаждении за счет оптимизации условий произрастания в целом улучшается. В дальнейшем за счет естественного возобновления в очагах сохраняется разновозрастный, смешанный по составу древостой, отличающийся большей устойчивостью к болезням, вредителям и климатическим аномалиям.

В целом дереворазрушающим грибам (факультативным паразитам и факультативным сапротрофам) в таежных лесах принадлежит особая роль. Наряду с деструкцией органических остатков растений они являются важной частью гомеостатического механизма леса [2]. Несмотря на их малую долю в составе экосистемы, управляющее воздействие на общий поток энергии (запас фитомассы) чрезвычайно высок. Степень их патогенного воздействия и вредоносность изменяются значительно и зависят от множества параметров (характеристика ценоза, его соответствие лесорастительным условиям, наличие факторов, вызвавших резкое ослабление, и пр.). Любое внешнее воздействие на лесной ценоз, в первую очередь изменение климата, требует его адекватной перестройки. И чем своевременнее произойдет компенсация, чем быстрее ответная реакция отдельных элементов сообщества, тем это будет иметь меньший ущерб. При существующих глобальных изменениях среды обитания (антропогенное воздействие, климатические аномалии) роль возбудителей микозов древесных растений в биоценозах будет неуклонно возрастать.

Особая вредоносность корневых патогенов, в первую очередь *A. borealis*, установлена нами в приспевающих — спелых одновозрастных хвойных древостоях, где благодаря их пониженной биологической устойчивости созданы идеальные условия для роста вирулентности и агрессивности грибов. В данных условиях хозяйственная деятельность должна быть направлена не столько на борьбу с возбудителями корневых гнилей, а также сопутствующих болезней и вредителей, сколько на своевременное изъятие их кормовой базы, формирование разновозрастного и смешанного насаждения.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Манько Ю. И.* Мониторинг усыхания пихтово-еловых лесов в центральном Сихотэ-Алине // Лесоведение. 1998. 1. С. 3—15.
2. *Одум Ю. П.* Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.
3. *Павлов И. Н., Миронов А. Г.* Роль грибов *Armillaria mellea* s.l. в куртинном усыхании хвойных лесов юга Восточной Сибири // Вестник КрасГАУ. 2006. 12. С. 146—152.
4. *Павлов И. Н., Корхонен К., Губарев П. В. и др.* Закономерности образования очагов *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. str. в географических культурах сосны обыкновенной (Минусинская котловина) // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25. 1—2. С. 28—36.
5. *Павлов И. Н., Барабанова О. А., Агеев А. А. и др.* Основная причина массового усыхания пихтово-кедровых лесов в горах Восточного Саяна — корневые патогены // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26. 1. С. 33—41.
6. *Павлов И. Н., Кулаков С. С., Евдокимова Л. С. и др.* Образование и затухание очагов куртинного усыхания сосны обыкновенной в результате воздействия *Armillaria borealis* Marxm. & Korhonen (Сообщение 1. Эдафические закономерности) // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. 29. 3—4. С. 234—246.

7. *Павлов И. Н.* Биосферная роль дереворазрушающих грибов *Heterobasidion annosum* s.l. и *Armillaria mellea* s.l. (на примере кедровых лесов Западного Саяна) // Вестник Тамбовского ун-та. Серия естеств. и техн. науки. 2013. Т. 18. № 4—1. С. 1270—1273.
8. *Павлов И. Н.* Дереворазрушающие и патогенные свойства Porodaedalea niemelaei M. Fischer в редколесьях *Larix gmelinii* на северном пределе произрастания // VII чт. памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Матер. междунар. конф., Санкт-Петербург, 25—27 ноября 2013 г. С. 69—70.
9. *Погребняк П. С.* Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.
10. *Романовский М. Г.* Продуктивность, устойчивость и биоразнообразие равнинных лесов европейской России. М.: МГУЛ, 2002. 97 с.
11. *Трейнис А. М.* Подсочка леса. М.: Гослесбумиздат, 1961. 336 с.
12. *Nagel T. A., Diaci J.* Intermediate wind disturbance in an old-growth beech-fir forest in southeastern Slovenia // Can. J. Forest Res. 2006. 3. С. 629—638.

***

УДК 68.47.94

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ ЛЕСОПАРКОВЫХ И ВНУТРИГОРОДСКИХ НАСАЖДЕНИЙ Г. ЕКАТЕРИНБУРГА

С. А. ШАВНИН, В. А. ГАЛАКО, В. Э. ВЛАСЕНКО

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

АННОТАЦИЯ

На основании материалов, полученных по данным постоянных пробных площадей, заложенных в трех типах сосновых насаждений рекреационной зоны г. Екатеринбурга — загородных, лесопарковых и внутригородских, — проанализировано состояние пространственной структуры древостоев с использованием общей теории распределений, радиальной функции распределения с установлением влияния комплекса факторов внешней и внутренней среды на морфометрические показатели основных таксационных признаков сосняков на разных стадиях сукцессий лесной растительности.

В качестве характеристики устойчивости лесных экосистем, нарушенных в результате действий рекреационных нагрузок и техногенной эмиссии, может служить пространственная структура насаждений. Обоснование выделения зон с различной экологической ситуацией проводится на основании различного рода определяющих факторов, среди которых немаловажную роль играют показатели динамики лесной растительности [3]. В связи с вышеизложенным целью данной работы послужила оценка экологического состояния лесных насаждений, ослабленных рекреационными нагрузками и промышленными эмиссиями при условии разделения данных факторов на основе лесоводственно-таксационного анализа, в частности, при исследовании пространственной структуры лесных насаждений городской зоны г. Екатеринбурга. Работа основана на материалах, полученных на постоянных пробных площадях, расположенных на территории г. Екатеринбурга и его ближайших окрестностей. Всего сравниваются биогеоценозы сосны на 60 пробных площадях, характеризующиеся как загородные, лесопарковые и внутригородские. Детальное изучение пространственной структуры осуществлялось в пределах сукцессионного ряда с набором экологических условий, характерных для разнотравных сосняков VI класса возраста с преобладанием в составе сосны на 90—95 %.

Пробные площади на загородных участках и в лесопарках закладывали согласно ОСТ 56-89-83 [5] площадью 0,30 га (50 х 60 м), на внутригородских участках — 0,0625 га (25 х 25 м). На каждой пробной площади проводились замеры диаметров на 1,3 м в 2 направлениях, высот деревьев и проекций крон для каждого пронумерованного дерева. Кроме этого, на всех пробных площадях проводились замеры расстояний и направлений между деревьями для изучения конкурентных отношений между деревьями; также с целью исследования закономерностей изменения пространственной структуры проведено картирование древостоя и определен возраст стволов деревьев с использованием возрастного бурава.

По лесорастительному районированию Б. П. Колесникова [4], г. Екатеринбург расположен в южнотаежном округе Зауральской холмисто-предгорной провинции. Преобладающим типом лесной растительности на окружающих город территориях являются сосновые леса. Почти треть площади Екатеринбурга занимают лесопарки и городские леса, большинство из которых естественного происхождения.

Важной характеристикой пространственной структуры лесных насаждений служит распределение деревьев на изучаемой площади во взаимосвязи с их таксационной характеристикой [7]. В связи с этим на основании проведенного картирования деревьев сосны на пробных площадях получены данные по анализу взаимосвязи расстояний между деревьями и их диаметрами на 1,3 м и диаметрами крон. Первым этапом исследований пространственной структуры основных древостоев урбанизированных городских территорий послужила оценка типа распределений, характеризующих размещение деревьев на ППП.

Оценка пространственной структуры в данном случае проводилась с учетом основных выделяемых типов распределения: регулярного (правильного), случайного и группового [2]. При анализе пространственной структуры на материалах постоянных пробных площадей следует отметить, что рекреационная нагрузка и техногенные эмиссии существенно влияют на пространственное размещение деревьев. В загородных участках рекреационной зоны отмечается преимущественно групповой тип распределения, в лесопарковых и внутригородских — случайный тип [8].

Для характеристики горизонтальной структуры сосновых древостоев на исследованных пробных площадях были использованы радиальные функции распределения [1], характеризующие встречаемость деревьев на определенном расстоянии друг от друга на основании системы концентрических колец. Как показали результаты вычисленных значений указанной функции, основными характерными видами распределений в рекреационной зоне г. Екатеринбурга служат: на расстояниях между деревьями 4,5—6,0 м — групповой тип распределения, после 6,0 метров характерным является равномерное распределение. В лесопарковых участках наиболее представлен случайный тип распределения, на внутригородских участках также преобладает случайный тип распределения.

Взаимосвязь радиальной функции распределения с расстоянием между деревьями на исследованных участках постоянных пробных площадей в рекреационной зоне выражается параболическими уравнениями 2-го и 3-го порядков.

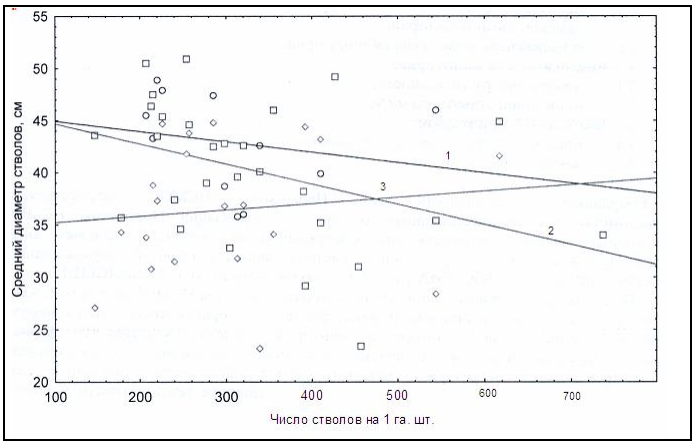


Рисунок 1. Динамика среднего диаметра сосновых древостоев в зависимости от числа деревьев на 1 га: 1 — загородные участки; 2 — лесопарки; 3 — внутригородские участки

При изучении пространственной структуры сосновых древостоев рекреационной зоны городских насаждений г. Екатеринбурга важной характеристикой послужил анализ влияния изменения числа стволов на 1 га на динамику среднего диаметра в различных категориях выделенных участков (рис. 1). Как видно из рисунка, на характер изменения среднего диаметра существенно влияет месторасположение участков, в частности, в загородных участках и лесопарках наблюдается заметное снижение среднего диаметра при увеличении числа деревьев на 1 га. Во внутригородских участках при увеличении числа стволов на 1 га отмечается некоторое увеличение среднего диаметра, объясняемое низкой относительной полнотой древостоев в таких участках.

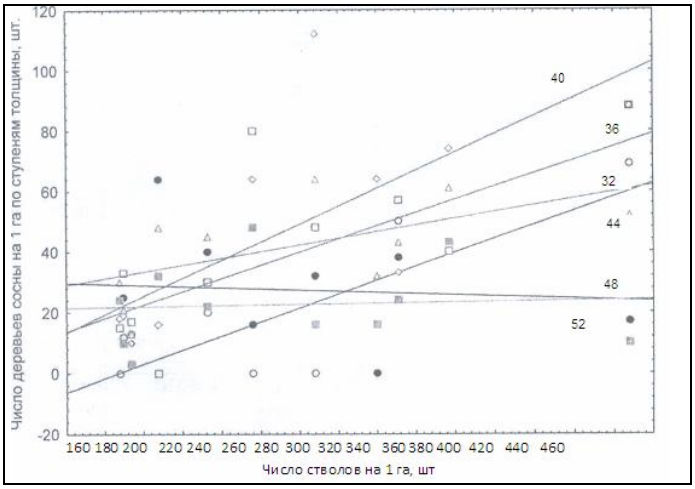


Рисунок 2. Динамика числа стволов на 1 га по ступеням толщины в зависимости от общего числа стволов на 1 га, шт. Загородные участки

Взаимосвязь пространственной структуры с морфоструктурой древостоев характеризует и соотношение количества стволов по ступеням толщины с изменением общего количества деревьев на 1 га на участках различного назначения. На рис. 2 представлена в качестве примера динамика числа стволов на 1 га по ступеням толщины в зависимости от общего количества стволов сосны на 1 га на загородных участках. Как видно из данного рисунка, наибольшее число деревьев на 1 га отмечается в ступенях толщины 40 см и 36 см, наименьшее — в ступенях толщины 48 см и 52 см. В лесопарковых и внутригородских участках с увеличением общего числа деревьев сосны на 1 га наблюдается увеличение числа деревьев в более низших ступенях — 28 см и 32 см.

Влияние урбанизации на морфометрические характеристики древостоев сосны наиболее сильно сказывается при переходе от загородных условий произрастания к внутригородским, вызывая снижение средних диаметров на 1,3 м на 3—7 см и на 2—5 м — снижение средних высот деревьев [6].

Динамика признаков жизненного состояния сосновых насаждений свидетельствует о выраженных негативных изменениях в городе. Вне города средняя поврежденность деревьев варьирует в диапазоне

2.0—3.0, в лесопарках и в зоне внутригородских участков — 2,5—4.0 балла.

В результате исследований пространственной структуры сосновых биогеоценозов урбанизированных территорий как показателя устойчивости к рекреационным и техногенным нагрузкам в зависимости от особенностей структурно-функциональной организации лесных экосистем установлено, что рекреационные нагрузки и техногенные эмиссии оказывают существенное влияние на пространственную структуру лесных насаждений, что проявляется в изменении типа их пространственных распределений и взаимосвязи между морфометрическими показателями. Наиболее сильное влияние на изменение пространственной структуры лесных фитоценозов, выражающееся в нарушении организационной структуры, оказывают рекреационные нагрузки.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы интеграционных проектов УрО РАН «Лесные насаждения в крупном промышленном городе: механизмы трансформации, средообразующие функции, устойчивость» (проект 12 –И-4-2057).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бузыкин А. И., Гавриков В. Л.* Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 1985. 94 с.
2. *Гусаков С. В., Фрадкин А. И.* Моделирование на ЭВМ пространственной структуры лесных фитоценозов. Минск: Наука и техника, 1990. 112 с.
3. *Золотарева Н. В., Подгаевская Е. Н., Шавнин С. А.* Изменение структуры напочвенного покрова сосновых лесов в условиях крупного промышленного города // Известия ОГАУ. 2012. № 5 (37). С. 218—221.
4. *Колесников Б. П.* Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск, 1973. 175 с.
5. *ОСТ 56-89-83* // Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. М., 1989. 60 с.
6. *Селочник Н. Н.* Факторы деградации лесных экосистем //Лесоведение. 2008. 5. С. 52—60.
7. *Черненькова Т. В., Степанов А. М., Гордеева М. М.* Изменение организации фитоценозов в условиях техногенеза // Журнал общей биологии. 1989. Т. 50. 3. С. 388—395.
8. *Шавнин С. А., Галако В. А., Власенко В. Э.* Пространственная структура лесных экосистем урбанизированных территорий как показатель их устойчивости // Известия ОГАУ. 2011. № 1 (29). С. 12—16.

***

УДК 630*52:630*174.754+630*16:582.475.4

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ГРАДИЕНТЫ ЧИСТОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ЛИСТВЕННИЧНЫХ ЛЕСОВ ЕВРАЗИИ

В. А. УСОЛЬЦЕВ[1, 2], Д. С. ГАВРИЛИН[2]

[1] Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия
[2] Уральский государственный лесотехнический университет, Екатеринбург, Россия

АННОТАЦИЯ

На основе сформированной базы данных в количестве 480 пробных площадей с определениями фитомассы и 116 пробных площадей с определениями ЧПП и фитомассы лиственничников Евразии на территории от Великобритании до юга Китая установлены статистически значимые закономерности изменения надземной и общей ЧПП в направлении с севера на юг и от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Сибири.

Леса играют важную роль в поддержании глобального углеродного баланса и климата планеты. Для оценки приходной части углеродного цикла лиственничных экосистем Евразии сформирована база данных, включающая сведения о фитомассе (480 пробных площадей) и о чистой первичной продукции (ЧПП) и фитомассе (116 пробных площадей). На их основе рассчитаны соответствующие регрессии. Для показателей фитомассы лиственницы по данным 480 пробных площадей рассчитана система связанных (рекурсивных) регрессионных уравнений [4]:

$$N = \mathrm{f}\,(A, Zon, ICC) \rightarrow M = \mathrm{f}\,(A, N, Zon, ICC) \rightarrow Pi = \mathrm{f}\,(A, N, M, Zon, ICC), \quad (1)$$

где N — густота древостоев, тыс. экз./га; A — возраст древостоев, лет; M — запас стволовой древесины, м^3/га; Pi — фитомасса i –й фракции (*Ps, Pb, Pf, Pr, Pa, Pt* и *Pu* соответственно: стволов, ветвей, хвои, корней, надземной, общей и нижнего яруса), т/га; *Zon* — порядковый номер зонального пояса (1, 2, 3, 4 и 5 соответственно: субарктического, северного умеренного, южного умеренного, субтропического и субэкваториального), значения которых сняты со схемы зональных поясов (рис. 1); *ICC* — индекс континентальности климата В. Ценкера, значения которого сняты со схемы изоконт А. А. Борисова [2] (рис. 2).

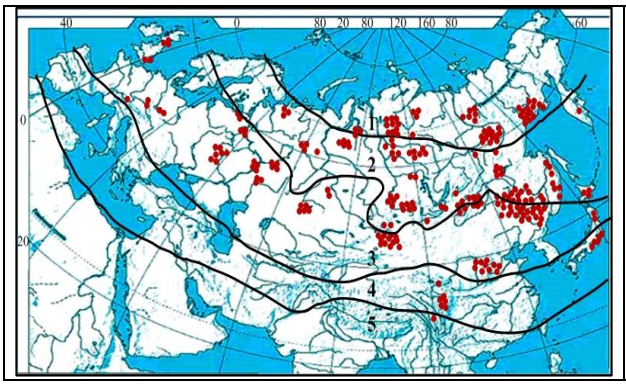


Рисунок 1. Распределение пробных площадей, на которых определена фитомасса лиственничников, по зональным поясам: 1 — субарктический, 2 — северный умеренный, 3 — южный умеренный, 4 — субтропический, 5 — субэкваториальный [1]

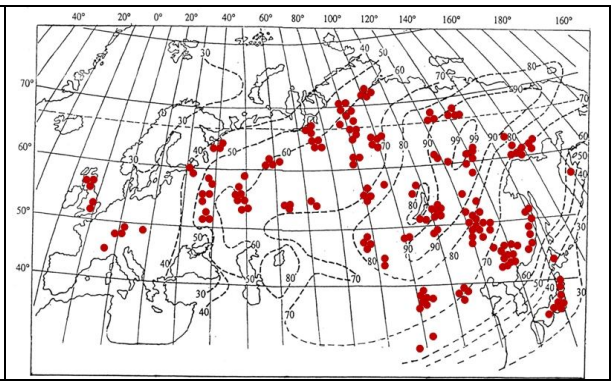


Рисунок 2. Карта-схема изолиний континентальности климата Евразии, рассчитанных А. А. Борисовым [2] по упрощенной формуле В. Ценкера с нанесенным положением пробных площадей, на которых выполнено определение фитомассы лиственничных насаждений

Географические закономерности изменения ЧПП исследованы на основе регрессионных уравнений, рассчитанных по материалам 116 пробных площадей:

$$Zi = \mathrm{f}\,(A,N,\,Pi,\,Zon,\,ICC), \quad (2)$$

где *Zi* — годичная ЧПП *i*–й фракции (*Zs*, *Zb*, *Zf*, *Zr*, *Za*, *Zt* и *Zu* соответственно: стволов, ветвей, хвои, корней, надземной, общей и нижнего яруса) лиственничников, т/га. В результате регрессионного анализа получена характеристика системы уравнений (1), согласно которой коэффициенты детерминации R^2 составили: для *N* и *M* соответственно 0.566 и 0.541, а для *Ps, Pb, Pf, Pr, Pa, Pt* и *Pu* соответственно 0.985; 0.768; 0.707; 0.764; 0.975; 0.955 и 0.607. Значения R^2 уравнений (2) составили для *Zs, Zb, Zf, Zr, Za, Zt* и *Zu* соответственно 0.692; 0.825; 0.966; 0.707; 0.842; 0.793 и 0.578. Все регрессионные коэффициенты при независимых переменных значимы на уровне P_{95}.

Полученная расчетом рекурсивная система уравнений (1)—(2) протабулирована в следующей последовательности. Вначале получены значения *N* по задаваемым величинам *A*, *Zon, ICC,* затем — *M* по полученным значениям *N* и тем же *A*, *Zon, ICC,* далее — *Pi* по полученным значениям *N* и *M* и тем же *A*, *Zon, ICC* и, наконец, *Zi* по полученным значениям *N, M* и *Pi* и тем же *A*, *Zon, ICC.* Из полученных возрастных трендов *Zi*, распределенных по пяти зональным поясам и в каждом — по значениям индексов континентальности в диапазоне от 35 до 95, взяты значения ЧПП фракций фитомассы для возраста 100 лет и построены графики ее зависимости от порядкового номера зонального пояса при индексе континентальности климата, равном 75, и графические представления связи ЧПП со значениями индекса континентальности в диапазоне от 35 до 95 в 3-м зональном поясе (рис. 3, 4 и 5).

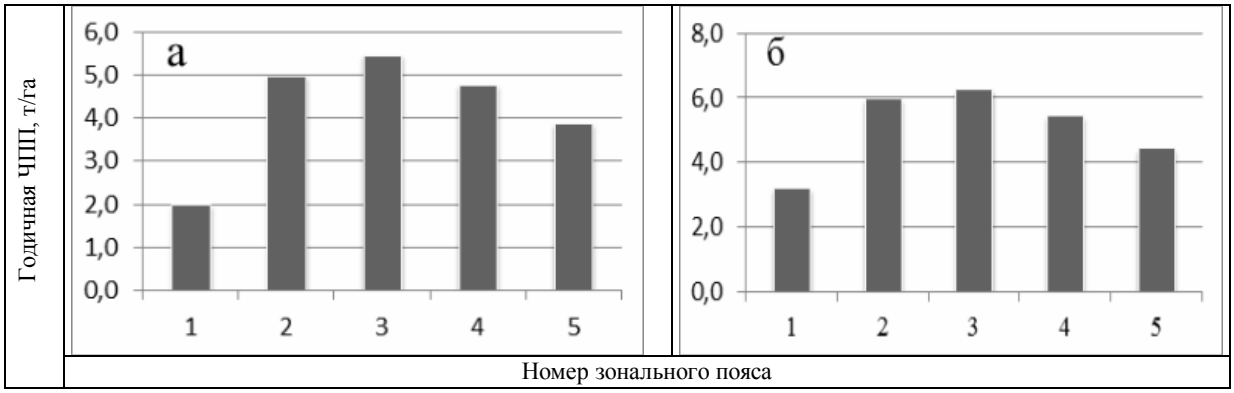


Рисунок 3. Связь расчетных показателей ЧПП надземной (а) и общей (б) в возрасте 100 лет с зональной принадлежностью лиственничников при индексе континентальности климата по В. Ценкеру, равном 75 (рис. 2)

При фиксированном индексе континентальности наблюдается колоколообразный характер изменения ЧПП надземной и общей в направлении от 1-го зонального пояса к 5-му с максимумом в 3-м поясе (рис. 3). Это не соответствует закономерности синхронного снижения ЧПП обезличенного лесного покрова в направлении от тропиков к обоим полюсам [3]. Причина такого несоответствия — в специфике распределения лиственничников вдоль 100-го меридиана (рис. 1 и 2): в зональных поясах с 1-го по 3-й при индексе континентальности 75 на территории Сибири монотонное увеличение ЧПП лиственницы сибирской происходит в связи с увеличением месячной суммы эффективных температур

(СЭТ) выше +5 °С соответственно с 20 до 70 °С [5], а южнее, в 4-м и 5-м поясах, произрастает только лиственница Принца Рупрехта (*Larix Principis-Rupprechtii*) соответственно на восточном склоне Тибета на высоте от 1700 до 3600 м н. у. м. и на восточном склоне Гималаев на высоте 4200 м н. у. м. при том же индексе континентальности. Иными словами, в зональных поясах с 1-го по 3-й увеличение ЧПП лиственницы, произрастающей на плакорах, происходит вследствие повышения СЭТ, а в зональных поясах с 4-го по 5-й снижение ЧПП происходит вследствие подъема лиственницы вверх по высотным градиентам.

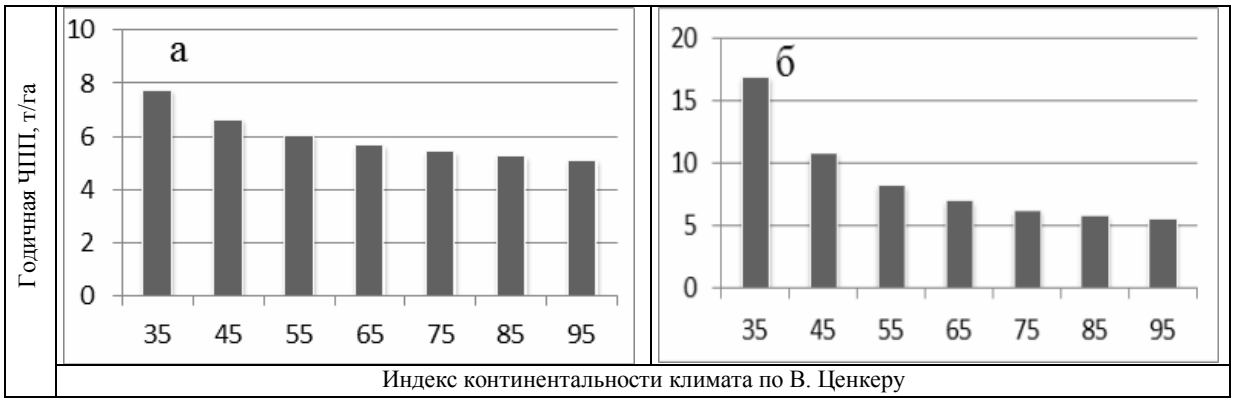


Рисунок 4. Связь расчетных показателей ЧПП надземной (а) и общей (б) в возрасте 100 лет с индексом континентальности по В. Ценкеру в южном умеренном климатическом поясе (номер 3 на рис. 1)

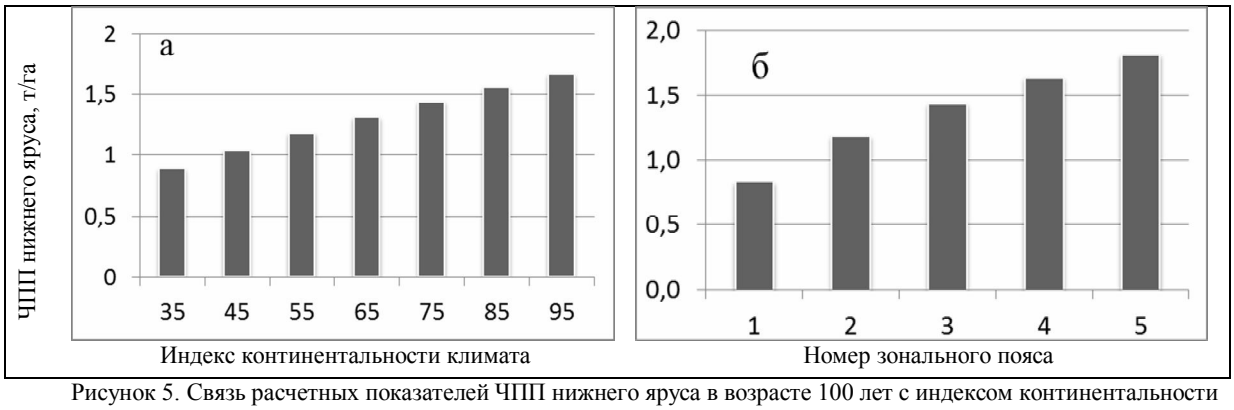


Рисунок 5. Связь расчетных показателей ЧПП нижнего яруса в возрасте 100 лет с индексом континентальности по В. Ценкеру в южном умеренном климатическом поясе (а) и с зональной принадлежностью лиственничников при индексе континентальности климата, равном 75 (б)

В направлении от атлантического и тихоокеанского побережий вглубь материка в пределах одного зонального пояса происходит монотонное снижение надземной и общей ЧПП, при этом возрастает доля ЧПП стволов и снижается соответственно долевое участие остальных фракций. В условиях повышенной континентальности климата древостой уступает свои продукционные позиции в фитоценозе нижнему ярусу, и по мере снижения ЧПП древесного яруса повышается ЧПП нижнего и наоборот (рис. 4 б и 5 а).

После преобразования расчетных данных ЧПП лиственничников в относительные единицы установлено, что доля ЧПП корней в общей ЧПП в 100-летнем возрасте снижается по мере приближения к полюсу континентальности в пределах того или иного зонального пояса и в направлении от 1-го к 5-му зональному поясу при фиксированном индексе континентальности (рис. 6). Отношение ЧПП нижнего яруса к общей ЧПП древостоя возрастает в направлении к полюсу континентальности в пределах данного зонального пояса, а при фиксированном индексе континентальности снижается в направлении от 1-го ко 2-му зональному поясу, а затем к 5-му поясу существенно увеличивается (рис. 7).

Таким образом, на основе сформированной базы данных в количестве 480 пробных площадей с определениями фитомассы и 116 пробных площадей с определениями ЧПП и фитомассы лиственничников Евразии на территории от Великобритании до юга Китая установлены статистически значимые закономерности изменения надземной и общей ЧПП в направлении с севера на юг и в направлении от атлантического и тихоокеанского побережий к полюсу континентальности в Сибири.

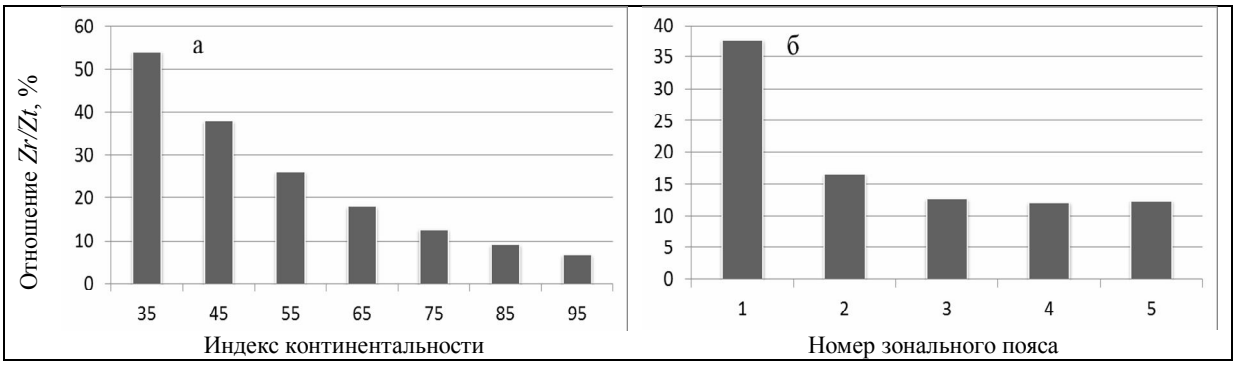


Рисунок 6. Изменение отношения *Zr/Zt* в 100-летних лиственничниках в связи (а) с индексом континентальности в 3-м зональном поясе и (б) с номером зонального пояса при индексе континентальности по В. Ценкеру, равном 75

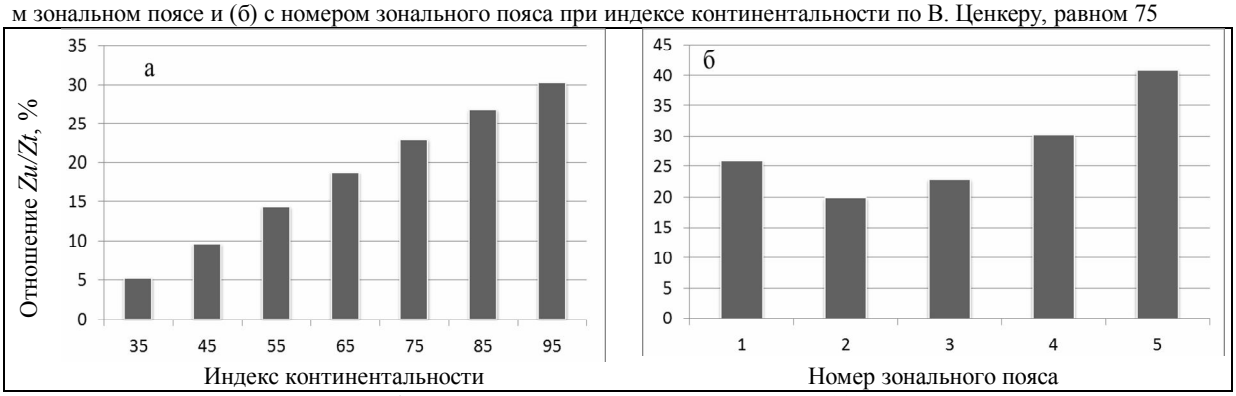


Рисунок 7. Изменение отношения *Zu/Zt* в 100-летних лиственничниках в связи (а) с индексом континентальности в 3-м зональном поясе и (б) с номером зонального пояса при индексе континентальности по В. Ценкеру, равном 75

ЛИТЕРАТУРА

1. *Алисов Б. П., Полтараус Б. В.* Климатология. М.: МГУ, 1974. 300 с.
2. *Борисов А. А.* Климаты СССР. М.: Просвещение, 1967. 296 с.
3. *Anderson K. J., Allen A. P., Gillooly J. F., Brown J. H.* Temperature-dependence of biomass accumulation rates during secondary succession. Ecology Letters. 2006. 9. P. 673—682.
4. *Borders B. E., Bailey R. L.* A compatible system of growth and yield equations for slash pine fitted with restricted three-stage least squares. Forest Science. 1986. 32 (1). P. 185—201.
5. *Tuhkanen S.* A circumboreal system of climatic-phytogeographical regions // Acta Botanica Fennica. 1984. 127. P. 1—50.

***

УДК 630*(092)165.3

ДОСТИЖЕНИЯ ИНСТИТУТА ЛЕСА ИМ. В. Н. СУКАЧЕВА СО РАН В ИССЛЕДОВАНИИ ЛЕСНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ СИБИРИ

Л. И. МИЛЮТИН, Е. Н. МУРАТОВА, А. Я. ЛАРИОНОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Приведен обзор важнейших достижений Института леса СО РАН в области генетико-селекционных исследований лесообразующих древесных растений Сибири. Особое внимание обращено на принципиально новые приоритетные научные разработки.

Леса Сибири имеют большое сырьевое значение, выполняют важные биосферные, природоохранные и другие полезные функции. Характерной еще не оцененной особенностью сибирских лесов являются их уникальные генетические ресурсы, т. е. совокупность генофондов популяций лесных древесных растений, имеющих реальную или потенциальную ценность для определенной территории. В лесах Сибири сохранилось много автохтонных, слабо затронутых антропогенным воздействием насаждений, отличающихся большим адаптационным потенциалом, высокой продуктивностью, богатым внутривидовым разнообразием.

Генетико-селекционные исследования — важная составная часть анализа лесообразовательного процесса и функционирования лесного биогеоценоза. Материалы этих исследований, направленных на

повышение продуктивности и устойчивости лесных экосистем, являются важнейшим компонентом познания их биоразнообразия, теоретическим обоснованием создания лесосеменной базы на генетико-селекционной основе.

Основатель Института леса академик В. Н. Сукачев считал генетико-селекционные исследования одним из основных разделов лесоведения. Эти взгляды В. Н. Сукачева нашли свое практическое воплощение в том, что в числе первых научных подразделений института была создана лаборатория лесной генетики и селекции. Кстати, это вообще была первая научная лаборатория такого профиля в нашей стране.

Основными объектами генетико-селекционных исследований института были главные лесообразователи нашей страны — сибирские виды хвойных. При этом следует отметить, что данные исследования проводились не только специализированной лабораторией лесной генетики и селекции, но и другими лабораториями института, а также его Западно-Сибирским филиалом и бывшими Томским филиалом и Читинской лабораторией. Например, в Западно-Сибирском филиале были проведены фундаментальные исследования плодоношения древесных растений, разработаны методы отбора деревьев на семенную продуктивность, выполнен ряд других важных исследований.

В Институте леса впервые в нашей стране получили развитие такие направления лесных генетико-селекционных исследований, как генетика популяций (анализ популяционного изоэнзимного и ДНК-полиморфизма), цитогенетика, анализ процессов интрогрессивной гибридизации, многомерный анализ структуры популяций древесных растений и др. На примере ели сибирской впервые выявлено наличие добавочных хромосом у голосеменных. Применительно к сибирским видам хвойных разработаны методы флуоресцентной гибридизации хромосом, что позволяет идентифицировать отдельные хромосомы в кариотипе, выявлять хромосомные перестройки. В настоящее время сотрудники института активно участвуют в выполнении осуществляемого Сибирским федеральным университетом международного мегапроекта «Геномные исследования основных лесообразующих хвойных видов и их наиболее опасных патогенов в Российской Федерации». Таким образом, мы стоим у истоков зарождения в нашей стране нового перспективного направления в лесной генетике — геномики. Уже получены первые результаты исследований геномики лиственницы сибирской и кедра сибирского. Важной составной частью исследований, направленных на анализ и сохранение лесных генетических ресурсов, являются разрабатываемые институтом методы культуры тканей видов хвойных *in vitro.* Впервые в нашей стране институтом был разработан ряд новых методов в лесной селекции и семеноводстве, например, метод рентгенографического анализа качества лесных семян. В практику лесного хозяйства Сибири внедрены лесосеменное районирование сибирских лесообразующих пород и ряд других практических разработок.

Проведены фундаментальные популяционно-генетические исследования лесообразующих видов хвойных Сибири. В частности, методом изоферментного анализа изучено более 50 популяций сосны обыкновенной из Сибири и Монголии. Выявлено, что популяции сосны характеризуются высоким сходством своих генофондов. При этом в южнотаежной и лесостепной зонах генетическая дифференциация популяций сосны практически отсутствует, и лишь в краевых и островных популяциях у южных пределов распространения сосны она резко возрастает. На генетическом уровне не нашло подтверждения выделение сосны кулундинской в отдельный подвид.

Изоферментный анализ популяций лиственниц сибирской, Гмелина и Каяндера выявил значительную межвидовую дифференциацию этих видов, которая отражает главным образом подразделенность между лиственницей сибирской с одной стороны и лиственницами Гмелина и Каяндера — с другой.

На основе использования изоферментов и ядерных микросателлитных локусов изучены генетическое разнообразие, структура и степень генетической дифференциации популяций ели сибирской из различных районов Сибири и Монголии. Степень генетической дифференциации у ели сибирской выражена еще слабее, чем у сосны обыкновенной. Значительно дифференцированы друг от друга и от других популяций две малочисленные изолированные популяции ели (о. Ольхон и заповедник «Богдо-Ула», Монголия). Средний уровень генетических расстояний этих популяций примерно в 2 раза превышает аналогичный показатель для других изученных популяций.

Исследование популяционной структуры древесных растений показало, что краевые популяции видов дендрофлоры характеризуются повышенным полиморфизмом. Это явление обусловлено влиянием комплекса генетических и экологических факторов: широко распространенной естественной гибридизацией и интрогрессией видов древесных растений; клинальной изменчивостью многих признаков в переходных экологических условиях зоны контакта ареалов; дивергенцией ряда признаков в краевых популяциях, направленной на уменьшение межвидовой конкуренции и усиление генетической изоляции видов; приуроченностью краевых популяций к лучшим для роста и развития экотопам.

Уровни изменчивости количественных признаков в популяциях близких видов дендрофлоры и в гибридных популяциях в зонах контакта этих видов не имеют существенных различий, за исключением

признаков, испытывающих сильное влияние экологических факторов и проявляющих в гибридных популяциях повышенную изменчивость. В то же время качественные признаки деревьев в гибридных популяциях не только наблюдаются в необычных сочетаниях, но в отдельных случаях проявляются совершенно иначе по сравнению с исходными видами. По-видимому, количественные признаки в процессе эволюции стабилизируются быстрее, чем признаки качественные. Это можно объяснить тем, что количественные признаки контролируются полигенными системами и сильнее варьируют под воздействием факторов среды.

Впервые выявлена внутривидовая дифференциация пяти основных лесообразующих видов семейства *Pinaceae*, произрастающих на болотах различных типов водно-минерального питания и в суходольных местообитаниях Западной Сибири. Эти результаты получены на основе многолетних масштабных исследований популяционной структуры, морфо-физиологических и эмбриологических признаков репродуктивной сферы, кариологического полиморфизма (числа и морфологии хромосом, особенностей нуклеолярных локусов в хромосомах), хромосомных мутаций и патологий митоза указанных видов. Обоснована гипотеза о том, что дивергенция болотных и суходольных популяций видов *Pinaceae*, установленная по репродуктивным и цитогенетическим признакам, может быть обусловлена различными направлениями естественного отбора в контрастных условиях произрастания древостоев. Генетическое исследование популяций сосны обыкновенной, произрастающих в Западной Сибири на болотах, различающихся по типу водно-минерального питания, показало, что в среднем они менее дифференцированы, чем удаленные друг от друга географически популяции сосны из Средней Сибири. Существенные различия наблюдаются лишь между популяцией сосны из евтрофного болота и популяциями из олиготрофных болот.

Изучен хромосомный полиморфизм популяций большинства видов хвойных Сибири и Дальнего Востока. Установлено, что общим типом внутривидовых изменений является вариация абсолютной длины хромосом. У сосен (*Pinus sylvestris, P. sibirica, P. pumila)* выявлено увеличение длины хромосом в северных популяциях. Популяции всех изученных видов хвойных различаются по частоте встречаемости и особенностям локализации нуклеолярных районов. В популяциях сосны обыкновенной около южной границы ареала обнаружен широкий спектр хромосомных аномалий. В экстремальных условиях число вторичных перетяжек хромосом увеличивается. Выявлено, что наибольшая частота встречаемости добавочных хромосом у ели сибирской отмечается в центральных популяциях этого вида, а также в городских и интродукционных насаждениях. Получены первые материалы о добавочных хромосомах у лиственницы. Выявлены хромосомные мутации у сибирских видов хвойных и частота их встречаемости в зависимости от эколого-географических условий. С помощью кариологических методик уточнен таксономический статус ряда спорных видов (лиственница Сукачева, лиственница Каяндера).

Важным достижением в исследовании лесных генетических ресурсов следует считать создание в Сибири сети опытно-производственных лесосеменных объектов: географических культур и клоновых плантаций сосны обыкновенной, кедра сибирского, видов лиственницы и ели. И хотя часть этих объектов не сохранилась, а у некоторых отсутствует первичная документация, они играли и продолжают играть важную роль в генетико-селекционных исследованиях. В последние годы изучение роста и устойчивости климатипов хвойных в географических культурах и в целом исследования географической изменчивости этих видов определили новые возможности и задачи данных исследований. Методами дендроклиматологии и математического моделирования удалось выявить специфику реакции разных климатипов на изменения климата. Высказана и обоснована (совместно с учеными США) гипотеза о том, что при глобальном потеплении климата у таких лесообразующих видов, как сосна и лиственница, будут происходить не замещения их другими видами, а внутривидовые перемещения климатипов, обусловленные географической изменчивостью этих видов.

Таким образом, выявлено, что вариабельность роста климатипов хвойных видов в географических культурах можно рассматривать как аналог изменения генетической структуры популяций этого вида под влиянием изменения климата Земли. Изменчивость высот молодых деревьев — генетически обусловленный фактор, который можно использовать для оценки влияния климата на древесные растения. Глобальное потепление будет оказывать как кратковременное, так и долговременное воздействие на климатипы видов. Прямой кратковременный отклик может быть негативным в популяциях из районов с умеренным климатом и позитивным в популяциях из районов с экстремальными условиями. При долговременном воздействии глобального потепления элиминация некоторых генотипов будет сбалансирована в популяциях иммиграцией других. Достижение ожидаемого долговременного повышения продуктивности будет возможно при перераспределении генотипов в популяциях по сравнению с современной структурой, а также иммиграции генотипов на территории, в настоящее время не подходящие для произрастания того или иного вида. Перераспределение генотипов зависит от прямого отбора. Генетическое преимущество по высоте достигается под сильным воздействием отбора в течение первого поколения.

Практическим результатом исследований географической изменчивости лесных древесных

растений является их лесосеменное районирование. Несмотря на некоторые методические недостатки (определенная схематичность, приуроченность границ лесосеменных районов не к природным рубежам, а к административным и хозяйственным границам), действующее лесосеменное районирование более или менее объективно отражает географическую изменчивость древесных растений. В процессе продолжающихся исследований проводятся уточнение и некоторая корректировка лесосеменного районирования сибирских видов хвойных.

Одним из направлений генетико-селекционных исследований института является адаптивная селекция, т. е. отбор растений с повышенным адаптивным потенциалом. Такие работы успешно проводятся в популяциях сосны обыкновенной у южных пределов распространения этого вида.

Начаты работы по составлению электронных баз данных о генетико-селекционных признаках древесных растений Сибири. Изданы крупные обобщающие монографии о биоразнообразии отдельных родов и видов древесных растений Азиатской России.

Институт леса был организатором трех международных совещаний, посвященных исследованию лесных генетических ресурсов Сибири (Барнаул, 2007; Новосибирск, 2009; Красноярск, 2011). В работе этих совещаний приняли участие ведущие специалисты науки и производства нашей страны, а также многие зарубежные ученые. Материалы этих совещаний имели большой резонанс и привлекли внимание государственных учреждений и широкой общественности к вопросам изучения и сохранения лесных генетических ресурсов Сибири.

Важную роль в развитии лесных генетико-селекционных исследований в Сибири сыграл также организованный на базе Института леса Международный симпозиум ИЮФРО «Larix-98. Мировые ресурсы для селекции, устойчивости и использования». Этот крупнейший научный форум был посвящен в значительной мере генетике и селекции лиственницы — важнейшей лесообразующей породы Сибири, занимающей около 40 % лесопокрытой площади России.

Многие достижения Института леса получены в результате творческих контактов с другими научными коллективами. Здесь в первую очередь следует назвать Институт общей генетики РАН, Институт экологии растений и животных УрО РАН, Сибирский федеральный и Сибирский технологический университеты, а также коллективы ученых из Швеции, Норвегии, Японии, США, Германии, Монголии.

Как уже отмечалось нами ранее, результаты исследований лесных генетических ресурсов Сибири имеют важное значение не только для этого обширного региона. Выявление и отбор ценных генотипов и популяций, хорошо адаптированных к экстремальным условиям Сибири, представляет большой интерес для внедрения в практику лесного хозяйства многих других регионов и стран.

Генофонд наших лесообразующих пород — это наше национальное достояние, имеющее поистине глобальное значение. Основная часть лесных генетических ресурсов России размещена в Сибири и на Дальнем Востоке. Поэтому их исследование, охрана и рациональное использование — важнейшая государственная задача, в решении которой важнейшая роль принадлежит Институту леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (№ 13-04-00495 и 13-04-00777).

***

УДК 630*43

РОЛЬ ПОЖАРОВ В ЛЕСООБРАЗОВАТЕЛЬНОМ ПРОЦЕССЕ

П. А. ЦВЕТКОВ, В. В. ФУРЯЕВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Рассмотрено влияние пожаров на лесообразовательный процесс в лесах Сибири, включая появление всходов древесных пород на гарях и последующее формирование лесов под воздействием периодических пожаров.

Формирование лесов, размещение их по территории, восстановление и другие процессы протекают под непосредственным воздействием пожаров. Пожары являются одним из самых мощных экологических факторов, воздействующих на ход лесообразовательного процесса. При этом определяющее их воздействие проявляется прежде всего на начальном этапе лесообразования, когда наблюдается наибольшая зависимость растительных сообществ от факторов внешней среды. Естественное возобновление как начальный этап лесообразовательного процесса является биологической предпосылкой длительного существования лесов. Поэтому рассмотрение роли пожаров в лесообразовательном процессе целесообразно начать с появления естественного возобновления.

Успех лесовозобновления во многом определяется наличием семян и условиями обсеменения гарей. Установлено, что пожар стимулирует быстрое и полное высвобождение из шишек сосны оставшихся в них семян, обеспечивая дополнительное обсеменение подготовленного огнем субстрата. С этим связаны «вспышки» послепожарного возобновления сосны обыкновенной, лиственницы Гмелина и ряда других пород. Но благоприятные условия для появления подроста складываются на коротком временном интервале. В северотаежных лиственничниках Средней Сибири он составляет 5—10 лет, в среднетаежных сосняках — 4—6 лет. При оценке естественного возобновления важно знать динамику выживания всходов. Установлено, что численность их с годами резко уменьшается. В первые 8 лет после пожара погибает более 95 % появившихся всходов [3, 9].

Большое значение для прорастания семян и появления естественного возобновления имеет толщина недогоревшего слоя лесной подстилки. Оптимальная его величина в среднетаежных сосняках варьирует в пределах 2—3 см [9]. Многие исследователи отмечают, что практически все высокопродуктивные леса естественного происхождения формируются на гарях и пожарищах. При этом жизненное состояние послепожарных генераций обычно выше, чем допожарных.

Пожары обладают определенным лесовозобновительным эффектом. Коэффициент возобновительной эффективности пожаров, т. е. отношение числа всходов на гарях к их числу под пологом древостоев, где не было пожара, варьирует в разных типах леса северотаежных лиственничников и среднетаежных сосняков Красноярского края от 4,5 до 92. Аналогичная картина наблюдается и в сосновых лесах других регионов страны [3]. Сроки лесовозобновления на гарях и пожарищах зависят от вида и интенсивности пожара, типа леса, условий микрорельефа и ряда других факторов. В разных условиях они могут растягиваться на 5—15 и более лет.

Роль пожаров в формировании темнохвойных лесов исследована в меньшей степени. Известно, что при их гибели в результате пожаров восстановление обычно происходит через смену пород. Появление на гарях ели, пихты и кедра идет неудовлетворительно. По причине своей теневыносливости эти породы не являются видами начальных стадий послепожарных сообществ. Так, на гарях и вырубках-гарях Западной Сибири возобновление ели и кедра обычно недостаточное и составляет 0,5—2,0 тыс. экз./га [5]. Возобновление пихты на гарях в лесах Алтая и Западной Сибири протекает через смену пород либо через стадии высокотравья [2]. В Южной Якутии восстановление ельников также происходит через смену пород [10].

Таким образом, пожары определенной интенсивности обладают стимулирующим воздействием на возобновительные процессы светлохвойных пород. Создавая благоприятные условия на гарях для появления и формирования новых поколений леса, они коренным образом трансформируют весь ход лесообразовательного процесса.

Для оценки роли лесных пожаров в лесообразовательном процессе полезно использовать принцип сопряженного анализа взаимообусловленных явлений. Он должен включать: масштабы распространения и повторяемость пожаров в прошлом; оценку воздействия прошлых пожаров на современный лесообразовательный процесс; прогноз послепожарной динамики лесов при исключении пожаров или под их воздействием [7].

Одним из крупных научных и технических достижений XX в. принято считать возможность изучения структуры растительного покрова природных ландшафтов Земли дистанционными методами [1]. Выявление послепожарной динамики лесов в пределах крупных таежных территорий, где на протяжении обозримого периода времени действовали пожары, без использования дистанционных методов представляет весьма трудную задачу. Опыт показал, что наиболее полное решение возможно при оптимальном сочетании углубленного изучения последствий пожаров традиционными методами с использованием аэрокосмической информации [4, 6].

Анализ данных наземных исследований, аэрокосмических снимков и карт послепожарной динамики лесов, составленных на ключевые участки, свидетельствует, что в ландшафтах южной тайги Западной Сибири наиболее часто встречаются стадии растительности, начало формирования которых обусловлено пожарами следующих лет: 1811—1820 (13 %), 1871—1880 (29 %), 1911—1920 (12 %), 1931—1940 (11 %), 1951—1960 (19 %). С 1700 по 1980 гг. на этой территории возникновение послепожарных стадий наиболее часто было приурочено к годам: 1820 (11 %), 1876 (11 %) и 1958 (19 %). Реже встречаются стадии, возникшие после пожаров следующих лет: 1870 (7 %), 1933 (8 %), 1973 (9 %), 1974 (9 %). Возникновение стадий растительности в указанные периоды и конкретные годы в значительной степени объясняется особенностями погодных условий этих лет, способствующих возникновению и распространению на территории очень крупных пожаров. Так, метеоданные, проанализированные нами по метеостанции г. Енисейска за весь период их наблюдений, показали, что максимальные по продолжительности периоды без дождей были в 1895, 1903, 1911, 1915, 1942, 1945, 1954, 1958 гг. В эти годы в течение пожароопасных сезонов периоды без дождей продолжались по 15—48 дней, а комплексный показатель засухи достигал 10—18 тысяч единиц. Как было установлено, при таких условиях пожарно зрелыми могли быть 100 % площади лесов региона. Однако вероятность

появления чрезвычайно засушливых пожароопасных сезонов здесь составляет лишь около 3 %.

В ландшафтах южной тайги Западной Сибири наиболее часто встречаются стадии, сформировавшиеся после пожаров следующих лет: 1761—1770 (17 %), 1901—1910 (23 %), 1911—1920 (40 %), 1921—1930 (20 %). В большинстве случаев начало их формирования приурочено к пожарам 1768 (16 %), 1901 (13 %), 1911 (15 %), 1915 (14 %), 1919 (11 %) и 1921 (12 %).

Анализ материалов свидетельствует, что преобладающая часть послепожарных сообществ возникла после крупных пожаров высокой интенсивности, отмечавшихся в течение трех последних веков. Указанные пожары послужили причиной возникновения и формирования основных возрастных поколений древостоев. Последующие повторные пожары, особенно в сосновых насаждениях, чаще лишь видоизменяли живой напочвенный покров, подрост и подлесок, повреждали деревья основных поколений и вызывали их частичный отпад. Это приводило к появлению в «окнах» послепожарного подроста с постепенным выходом его в первый ярус и формированию древостоев с различными возрастными структурами.

Периоды высокой горимости лесов, следствием которой является смена пород и возрастных поколений, в ландшафтах южной тайги Западной и Средней Сибири в большинстве случаев не совпадают. Некоторое исключение составил период с 1901 по 1915 гг., когда смена пород и возрастных поколений произошла одновременно во многих ландшафтах обеих частей исследованной территории. Выявлено, что пожарами здесь в разное время пройдена вся лесная площадь. Однако во многих случаях они действовали за пределами максимального возраста современных древостоев, поэтому такие насаждения имеют характер коренных и условно коренных. Вследствие различий в структуре ландшафтов и слагающих их местностей, а также наличия источников загораний соотношение послепожарных стадий в каждом из них специфическое.

Большой интерес при изучении послепожарного формирования лесов представляет продолжительность интервалов между пожарами в различных природных комплексах, поскольку она также определяет направленность и результаты лесообразовательного процесса. Полученные данные свидетельствуют об их значительном варьировании. Так, средние интервалы между пожарами по фациям составляли от 11 до 33 лет, по урочищам — от 13 до 65 лет и по местностям — от 9 до 45 лет. Минимальные интервалы между пожарами по фациям составляли от 1 до 24 лет, по урочищам — от 1 до 32 лет, по местностям — от 1 до 10 лет. Максимальные интервалы по видам фаций варьировали от 16 до 103 лет, по урочищам — от 23 до 142 лет и по местностям — от 16 до 88 лет.

Анализ полученных данных свидетельствует о резком изменении характера пирологического режима природных комплексов исследованной территории от начала XVIII к середине XX в. За этот период значительно увеличились частота и повторяемость пожаров и резко снизились средние интервалы между ними. В некоторых природных комплексах достаточно близкими оказались повторяемость пожаров и средние интервалы между ними. Указанное обстоятельство свидетельствует об устойчивости пирологических режимов этих природных комплексов и о циклическом характере возникновения в них пожаров. Под понятием «пирологический режим» мы подразумеваем длительный процесс взаимодействия экологических режимов природных территориальных комплексов (ПТК), обусловливающих интенсивность и последствия пожаров, что проявляется через направленность послепожарной динамики лесов. Это предопределяет некоторую цикличность в возникновении пожаров, обусловливающую уровень горимости ПТК различного ранга (фации, урочища, местности) [6].

В южной тайге Средней Сибири частая повторяемость пожаров, как правило, относительно невысокой интенсивности обеспечивает устойчивое состояние коренных и условно коренных сосняков. При более редких, но сильных пожарах во многих природных комплексах происходит смена сосны на лиственные породы. Если в последующие годы повторяемость пожаров увеличивается, то восстановление сосняков происходит через длительновременную смену пород. Можно считать, что в современную лесообразовательную эпоху на формирование лесов исследуемой территории определяющее влияние оказывает их пирологический режим. В зависимости от повторяемости пожаров и продолжительности межпожарных интервалов находятся закономерности размещения сообществ по территории, возраст их стадий, продолжительность перехода из одной стадии в другую. Графическое распределение встречаемости стадий по периодам начала их формирования имеет пикообразный, а не монотонный характер. Эту закономерность необходимо учитывать при разработке моделей пространственно-временной динамики лесов и ее долгосрочном прогнозировании.

Таким образом, сопряженное исследование частоты и повторяемости пожаров и выявление встречаемости послепожарных стадий растительности различного возраста позволяет наиболее достоверно характеризовать пирологические режимы природных комплексов и их влияние на процессы лесообразования. В прошедшие три столетия начало формирования послепожарных сообществ в ландшафтах южной тайги Западной и Средней Сибири приурочено преимущественно к относительно редким периодам высокой горимости, во время которых действовали высокоинтенсивные крупные пожары с последующей сменой пород и возрастных поколений.

Обобщая, можно сказать, что лесные пожары наряду с климатом и почвой играют определяющую роль в процессе лесообразования. Они являются важным эколого-эволюционным фактором динамики растительности, в значительной степени трансформирующим возникновение, формирование, временнỳю динамику, территориальное распространение лесных экосистем и их жизненное состояние. Послепожарный лесообразовательный процесс и его направленность в разных природных зонах протекает по-разному, поэтому его следует рассматривать в географическом аспекте.

Исследование роли пожаров в формировании лесов необходимо как для понимания современного состояния лесных экосистем, так и для прогнозирования лесообразовательных процессов в таежной зоне.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Исаев А. С., Киреев Д. М.* Принципы и методы изучения лесов из космоса // Исследование природных ресурсов космическими средствами. Сб. науч. тр. М.: Наука, 1975. С. 44—55.
2. *Крылов Г. В., Куликов М. И.* Возобновление пихты сибирской в Горной Шории, Кузнецком Алатау, на Салаире и Алтае // Естественное возобновление хвойных в Западной Сибири. Сб. науч. тр. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1962. С. 103—113.
3. *Санников С. Н.* Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 264 с.
4. *Седых В. Н.* Дистанционная индикация восстановительно-возрастной динамики кедровых лесов Среднего Приобья // Дистанционная индикация структуры таежных ландшафтов. Новосибирск: Наука, 1981. С. 36—49.
5. *Таланцев Н. К.* Естественное возобновление кедра на сплошных вырубках в таежной зоне // Естественное возобновление хвойных в Западной Сибири. Сб. науч. тр. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1962. С. 84—94.
6. *Фуряев В. В., Киреев Д. М.* Изучение послепожарной динамики лесов на ландшафтной основе. Новосибирск: Наука, 1979. 160 с.
7. *Фуряев В. В.* Системный подход в исследовании роли пирогенного фактора в лесообразовательном процессе // Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса. Сб. науч. тр. Красноярск, 2009. С. 165—167.
8. *Цветков П. А.* Устойчивость лиственницы Гмелина к пожарам в северной тайге Средней Сибири. Красноярск: Изд-во СибГТУ, 2007. 252 с.
9. *Цветков П. А.* Пирогенные генерации сосны обыкновенной в среднетаежных лесах Средней Сибири // Современное состояние и перспективы лесовосстановления и лесоразведения на генетико-селекционной основе: Докл. междунар. конф. 8—12 сент. 2009 г. Гомель, 2009. С. 225—228.
10. *Чугунова Р. В.* Гари Южной Якутии и их лесовозобновление // Леса Южной Якутии. М.: Наука, 1964. С. 110—143.

ЛЕСНЫЕ РЕСУРСЫ И ЛЕСОУПРАВЛЕНИЕ — КЛЮЧЕВЫЕ ФАКТОРЫ РАЗВИТИЯ СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

УДК 630*

ОРГАНИЗАЦИЯ ХОЗЯЙСТВА В КЕДРОВЫХ ЛЕСАХ СИБИРИ

В. А. СОКОЛОВ, О. П. ВТЮРИНА, Н. С. КУЗЬМИК

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Динамика кедровых лесов Сибири свидетельствует о необходимости изменения принципов организации и ведения лесного хозяйства на основе новейших данных науки и практики.

В 1990 г. было утверждено разработанное Институтом леса и древесины им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения Академии наук СССР «Руководство по организации и ведению хозяйства в кедровых лесах (кедр сибирский)» в качестве действующего и в настоящее время норматива, реализующего целый ряд постановлений государственных органов власти бывшего СССР. «Руководство…» явилось результатом попытки решения так называемой «проблемы кедра», которая была вызвана недостатком знаний на тот период о лесообразовательных процессах в этой формации. Дело «проблемы кедра» дошло даже до того, что в бывшем СССР в 1989 г. были запрещены рубки главного пользования в кедровых лесах, что означало фактически прекращение ведения хозяйства в них [8].

Этим волевым решением были проигнорированы результаты исследований природы кедровых лесов Сибири, которыми предлагалось с учетом экономических условий и биологических закономерностей произрастания кедровых лесов рационально использовать комплекс древесных и недревесных ресурсов [1—4, 6, 10, 11 и др.].

Запрет рубки кедра без анализа состояния участков кедровых лесов являлся популистским решением, не основанном на мнении многих специалистов лесного хозяйства, но учитывающим массовые выступления общественности в СМИ в защиту кедра от промышленной рубки, а также неспособность государственного управления противостоять массовой вырубке кедровых лесов в лесосырьевых базах предприятий лесной промышленности. При правильной организации лесного хозяйства в кедровых лесах запрет рубки кедра — это анахронизм, дилетантское решение.

В лесном хозяйстве различают естественную спелость древостоев основных поколений лесообразователей, определяемую возрастом, в котором текущий прирост не компенсирует усилившийся естественный отпад деревьев и запас систематически снижается, и естественную спелость отдельных деревьев, когда проявляются объективные признаки старости: плоская и редкая крона, крупноплитчатая кора, наличие суховершинности, гнили.

В молодости кедр на ранних стадиях сукцессии растет под пологом лиственных, пихты и ели, угнетается ими. После распада древостоев преобладающих пород, выйдя в первый ярус, он интенсивно увеличивает крону, запас и плодоношение (140—180 лет), быстро приспевает и спеет, достигает максимума запаса, затем поражается гнилями, начинает снижать запас и плодоношение (260—280 лет), древостой основного поколения разрушается (280—300 лет), после чего преобладание переходит или к следующему, более молодому поколению кедра, или к древостою основной примеси.

Следует определить, что считать началом распада поколения и когда считать распад свершившимся фактом. Поскольку средняя точность лесоустроительных данных и таблиц хода роста — около 5 %, уменьшение запаса старовозрастных древостоев можно принимать как значимое, если оно более 5 %. Это и следует взять за критерий наступления возраста естественной спелости основного поколения кедра. Целесообразно считать распад поколения свершившимся, если ранее преобладавшее поколение уступило преобладание или более молодому поколению кедра (произошла смена поколений, снизился средний возраст насаждения), или древостою примеси (изменилась преобладающая порода).

Лесоводам Сибири и Урала, в лесничествах которых имеются кедровники 240 лет и старше, не надо тешить себя иллюзиями о большой долговечности кедра и вечной устойчивости леса, не стоит ждать надвигающегося распада преобладающих сейчас поколений кедра, а требуется загодя провести необходимые мероприятия, чтобы потом не списывать свои промашки на стихийные силы природы — ветер, насекомых, пожар.

Системы ведения многоцелевого (комплексного) неистощительного экологически и экономически выверенного хозяйства в лесах кедра сибирского, предложенные в «Руководстве…», могут быть применены ко всем лесам всех пород. При таком подходе не потребуется особо выделять кедр как

лесообразующую породу и кедровые леса (леса с преобладанием или значительным участием кедра) среди других лесообразующих пород (потенциальные ельники, пихтарники, сосняки и лиственничники). Необходим переход лесоуправления на новый уровень с применением участкового метода организации хозяйства в лесах. Возможно и комбинирование участкового метода с применяемым в настоящее время методом классов возраста.

Исследования динамики кедровых лесов Сибири с 1961 по 2011 г. (табл. 1) и анализ социально-экономической ситуации после принятия Лесного кодекса РФ (2006) показали необходимость существенной корректировки «Руководства…», не изменяя его положений по организации и ведению хозяйства на селекционно-генетической основе. Запрет рубок главного пользования в кедровых лесах, принятый Постановлением Верховного Совета СССР от 27.11.1989 г., был стратегической ошибкой и привел к ухудшению состояния кедровых лесов.

Таблица 1. Динамика площади кедровых лесов по Сибирскому федеральному округу (тыс. га)

Субъекты РФ	Годы учета								
	1961	1966	1973	1983	1988	1998	2003	2008	2011
Алтайский край	748.2	948.6	737.6	814.7	827.5	1079.0	39.0	38.9	39.0
Республика Алтай							1049.2	1080.1	1099.1
Кемеровская область	196.0	183.8	187.2	267.4	280.8	273.7	194.2	184.3	169.1
Новосибирская область	40.6	41.5	41.1	40.2	42.3	42.6	41.9	44.4	45.0
Омская область	123.0	127.7	115.7	136.8	146.8	134.9	136.5	136.5	134.6
Томская область	2957.2	2290.1	3249.6	3477.9	3560.0	3567.8	3606.4	3610.1	3642.2
Красноярский край	7911.1	10322.3	10504.6	10385.3	10261.4	10331.0	8055.5	9657.7	9676.9
Республика Хакасия							852.3	842.0	843.6
Эвенкийский автономный округ							1654.3		
Иркутская область	5330.9	5776.7	5946.7	7014.7	6898.8	6971.2	6877.2	6843.3	6919.9
Усть-Ордынский Бурятский автономный округ							12.1	12.2	
Забайкальский край	650.1	735.8	865.2	846.3	956.3	988.7	979.6	976.8	976.4
Республика Бурятия	1518.7	1622.8	1698.2	1790.4	1847.6	1879.8	1469.0	1481.4	1487.6
Республика Тыва	3248.0	3573.1	3614.1	3632.7	3513.7	3516.0	3458.2	3251.1	3250.8
Всего	22723.8	25622.4	26960.0	28406.4	28335.2	28784.7	28425.4	28158.8	28284.2

Примечание. Республика Хакасия и Эвенкийский автономный округ ранее входили в состав Красноярского края, Усть-Ордынский Бурятский автономный округ — в состав Иркутской области.

Выборочная проверка динамики состояния кедровых лесов за 40-летний период в двух лесничествах (ранее лесхозы) Западного и Восточного Саян с преобладанием в них кедровой формации показала увеличение запаса сухостоя в Верхне-Манском лесничестве Красноярского края в 2,4 раза, в Ермаковском лесничестве — в 1,3 раза. Зафиксировано также и увеличение захламленности.

Ошибочным было установление класса возраста в 40 лет и возраста рубки с 241 года, при котором к спелым насаждениям были отнесены кедровники в возрасте 241—320 лет. Между тем возраст естественной спелости кедровников Сибири наступает в 240—300 лет в зависимости от условий местопроизрастания. Парадоксом становится отнесение к спелым распадающихся древостоев кедра, перешедших рубеж естественной спелости, с рекомендациями реконструировать буреломно-валежно-сухостойный лес. Поэтому в учете лесного фонда практически нет перестойных насаждений кедра. Например, в учете лесного фонда на 01.01.2008 г. в Верхне-Манском лесничестве перестойных насаждений нет, а в Ермаковском их насчитывается только 85 га. По данным В. Г. Креснова и др. [5], в Западной Сибири насчитывается всего 0,2 % перестойных кедровников, в Восточной Сибири — 0,9 %.

В табл. 2 приведено распределение площади кедровых насаждений двух вышеуказанных лесничеств по коэффициентам состава кедра в группах возраста. Явно преобладают кедровники с коэффициентом состава кедра 3—5 единиц, около 60 %. Их площадь в Сибири составляет 17 млн га. Фактически они исключены из ежегодной расчетной лесосеки. При условном возрасте рубки 201 год ежегодная лесосека равномерного пользования будет равна 85 тыс. га с ликвидным запасом древесины 20 млн м^3, в том числе в Красноярском крае 6,8 млн м^3. Небольшая часть этого запаса выбирается за счет санитарных рубок. Остальной запас вынужденно уйдет в отпад, ухудшая санитарное состояние кедровых лесов и увеличивая пожарную опасность.

Одним из признаков старости деревьев и древостоев является поражение их гнилями. В Западном Саяне к 200 годам поражены гнилями 20—25 % деревьев кедра, к 250 — 50—60, а к 300 — 80—90 %. На постоянных пробных площадях в кедровниках Западного Саяна, 7-кратный обмер которых проводился начиная с 1960 года, распад основного поколения кедра зафиксирован с 250—260-летнего возраста [9].

При учете кедровников по 40-летним классам возраста выравнивается возрастной ряд, теряется представление о наличии колебаний в распределении древостоев по возрасту на территории

устраиваемых объектов, нарушаются очередность и своевременность хозяйственных мероприятий, менее надежно выявляются возрастные поколения кедра, т. е. искусственно упрощается структура кедровников [7].

Таблица 2. Распределение площадей кедровников по составу в группах возраста, %

Коэффициент состава	Молодняки	Средневозрастные	Приспевающие	Спелые	Перестойные	Итого
Верхне-Манское лесничество (Восточный Саян)						
3—5	84,1	65,5	45,9	46,9	0	56,4
6—7	11,3	23,0	35,9	27,3	0	27,4
8—10	4,6	11,5	18,2	25,8	0	16,2
Ср. запас на 1 га, $м^3$	79	222	253	256	0	229
Ермаковское лесничество (Западный Саян)						
3—5	93,3	79,9	67,4	62,2	0	66,9
6—7	5,8	12,3	24,4	25,5	0	23,0
8—10	0,9	7,8	8,2	12,3	0	10,1
Ср. запас на 1 га, $м^3$	53	245	270	270	0	255

Необходим возврат к 20-летним классам возраста. Установление возраста рубки целесообразно после дополнительных лесоустроительных изысканий в конкретных лесничествах.

«Руководство…» — лишь первый опыт организации и ведения лесного хозяйства на селекционно-генетической основе. В нем есть недостатки, которые необходимо выявить и устранить. Требуется также адаптировать «Руководство…» к новым условиям организации и ведения лесного хозяйства в России в связи с введением нового Лесного кодекса РФ.

Прежде всего необходимо отменить запрет на проведение рубок в кедровых лесах. В объектах с преобладанием кедровых насаждений необходимо перейти на участковый метод лесоустройства, в процессе которого относить лесные участки к кедровому хозяйству и устанавливать возрасты и обороты рубок с учетом лесорастительных и экономических условий.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Воевода И. Н., Рузманов Я. С.* Стратегия освоения кедровых лесов Сибири // Лесная пром-сть. 1979. № 4. С. 17—18.
2. *Воробьев В. Н.* Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. Новосибирск: Наука, 1983. 254 с.
3. *Добровольский В. К.* Кедровые леса СССР и их использование. М.: Лесная пром-сть, 1964. 187 с.
4. *Колесников Б. П., Смолоногов Е. П.* Некоторые закономерности возрастной и восстановительной динамики кедровых лесов Зауральского Приобья // Проблемы кедра: Матер. науч.-произв. конференции по комплексному использованию и воспроизводству кедровых лесов, 15—17 сентября 1959. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1960. С. 21—31.
5. *Креснов В. Г., Манович В. Н., Махонин А. С.* О характеристике кедровых лесов Сибири // Лесное хоз-во. 2007. № 3. С. 35—38.
6. *Поликарпов Н. П.* Рубки и возобновление в кедровниках // Рубки и возобновление в лесах Восточной Сибири: Матер. межобластной конф. по обмену опытом. Красноярск: Красн. кн. изд-во, 1966. С. 45—82.
7. *Поляков В. И.* Черневые кедровники Западного Саяна: контроль и прогнозирование хода роста. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. 181 с.
8. *Седых В. Н.* Проблема кедра. Существует ли она? // Базовые проблемы перехода к устойчивому управлению лесами России — учет лесов и организация лесного хозяйства: Матер. междунар. семинара, 6—7 декабря 2007 г. Красноярск, 2007. С. 55—57.
9. *Семечкин И. В.* Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 253 с.
10. *Соколов В. А.* Организация хозяйства по составляющим породам в лесах Восточного Саяна // Лесное хозяйство. 1987. № 2. С. 54—56.
11. *Соколов В. А.* Основы управления лесами Сибири. Красноярск: Изд-во СО РАН, 1997. 308 с.

***

УДК 630*231

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЛЕСА ПОСЛЕ СПЛОШНЫХ РУБОК КЕДРОВНИКОВ В ГОРАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ

М. Е. КОНОВАЛОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Выполнен анализ восстановительно-возрастной динамики черневых (крупнотравно-папоротниковых), таежно-черневых (вейниково-зеленомошных, папоротниково-зеленомошных) и горно-таежных (зеленомошных) кедровников в горах Южной Сибири. Исследованиями выявлены основные технологические приемы, обеспечивающие восстановление коренной лесной растительности после сплошных рубок горных кедровников в различных лесорастительных условиях.

Кедровые леса в наиболее доступных и продуктивных условиях произрастания всегда являлись привлекательным объектом природопользования. Несмотря на то, что целесообразность применения в горных кедровниках выборочных рубок была обоснована не только с лесоводственной, но и с экономической точки зрения [5], они не получили должного применения в горах Южной Сибири (около 2 % лесозаготовок в 1960—80-е гг.) из-за сложности их технологии. В результате в 1940—70-х гг. существенные площади низко- и среднегорных черневых, таежно-черневых и горно-таежных кедровников (со средним запасом 150—240 м^3/га) оказались вырублены сплошными рубками (по отдельным лесхозам до 80 % площади).

После запрета рубок главного пользования в насаждениях с участием сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour., далее кедр) свыше 30 % (запаса) по настоящее время рубки в спелых и перестойных кедровниках ограничиваются в основном санитарными мероприятиями. В качестве крайней меры (при сильном повреждении древостоя или низкой полноте) в кедровниках допускается проведение сплошных санитарных рубок (за исключением особо защитных участков леса, водоохранных лесов и т. д.). Следует отметить, что в настоящее время большая часть горных кедровников, сохранившихся после периода активной лесоэксплуатации, достигла дигрессивно-демутационной стадии развития [9, 7], связанной с гибелью старших поколений кедра и сопутствующих пород вследствие ветровалов и эпифитотий [6, 8]. Исходя из этого уже сейчас следует ожидать увеличения масштабов сплошных санитарных рубок в горных районах Южной Сибири. Такие рубки должны проводиться с целью улучшения санитарного состояния лесных массивов за счет замены поврежденных (перестойных) древостоев молодыми поколениями целевых пород.

В связи с этим особую актуальность приобретает анализ долговременной восстановительно-возрастной динамики лесных насаждений после сплошных рубок горных кедровников и факторов, способствующих восстановлению кедра.

В работе рассмотрены вырубки разных лет и технологий наиболее распространенных кедровников в оптимальных для произрастания кедра природно-климатических условиях гор Южной Сибири. Наилучшими условиями для формирования высокопродуктивных кедровников характеризуются черневой и таежно-черневой пояса избыточно влажного климатического сектора, а также горно-таежный пояс влажного климатического сектора [10]. В черневом поясе (350—900 м) Джебаро-Амыльского лесорастительного округа Западного Саяна наибольший интерес представляют вырубки крупнотравно-папоротниковых кедровников, в таежно-черневом поясе (800—1300 м) того же округа — папоротниково-зеленомошные кедровники, в таежно-черневом поясе Сисимского лесорастительного округа Восточного Саяна — вейниково-зеленомошные кедровники (500—800 м), а в горно-таежном поясе (700—1500 м) Манско-Канского лесорастительного округа Восточного Саяна — кедровники зеленомошной серии типов леса. Весь перечисленный спектр высотных поясов характеризуется оптимальными для темнохвойных и мягколиственных пород условиями: достаточное количество тепла (сумма температур за период выше +10 °С колеблется от 1800 °С в черневом до 600 °С в горно-таежном) и обилие влаги (от 1400 мм в год в черневом до 750 мм в год в горно-таежном).

В горных условиях Южной Сибири широкое распространение получила технология лесозаготовок методом узких лент. Отличия в технологии лесосечных работ, как правило, объясняются сезоном лесозаготовок и характеризуются способами очистки мест рубки, различной сохранностью подроста и живого напочвенного покрова. При летних лесозаготовках (вариант А на рис. 1) происходит сильное повреждение живого напочвенного покрова, а порубочные остатки, собираемые в кучи для последующего сжигания в непожароопасный период, долгое время остаются на лесосеке и могут являться причиной пожаров на вырубках в относительно сухих условиях. Зимняя заготовка леса (вариант Б на рис.1) позволяет лучше сохранить мелкий и средний подрост, свести к минимуму нарушения

верхнего слоя почвы, мохового покрова, кустарниковой и травянистой растительности. Однако весенняя доочистка лесосек зачастую отсутствует, что приводит к оставлению на лесосеках разбросанных порубочных остатков и старого (дорубочного) валежа.

Анализ хода восстановительно-возрастной сукцессии лесной растительности и динамики факторов лесообразования на сплошных вырубках разных лет (от 1 года до 60 лет) четырех типов кедровников выполнен нами на основании литературных данных и собственных полевых исследований (32 пробные площади). Принадлежность конкретной вырубки к восстановительно-возрастному ряду динамики того или иного типа леса определялась по ландшафтно-экологической приуроченности участка [10].

Начальные этапы восстановительно-возрастной динамики темнохвойных лесов на сплошных вырубках горно-таежных, таежно-черневых и черневых кедровников исследовались рядом авторов в ходе экспедиционных работ, в том числе на базе Ермаковского стационара Института леса им. В. Н. Сукачева [1, 2, 3, 4, 5, 7]. В целом успешность возобновления коренных древесных пород на вырубках находится в обратной зависимости от степени развитости травяного яруса и конкуренции лиственных пород. При этом практически все высотные пояса влажного и избыточно влажного климатических секторов характеризуются высокой конкурентоспособностью лиственных пород, усиливающейся, так же как и развитие травяного покрова, по мере увлажнения и потепления климата от горно-таежных лесов к черневым.

Р. М. Бабенцева [1] отмечала, что в избыточно влажных **черневых** лесах на неповрежденных участках вырубок кедровников крупнотравно-папоротниковых типов леса происходит активное развитие крупнотравных видов и крупных лесных папоротников, препятствующих возобновлению всех древесных пород. Сдирание напочвенного покрова при лесозаготовках способствует возобновлению лиственных пород. По данным многолетних исследований на Западном Саяне П. М. Ермоленко и Н. Ф. Овчинникова [2] сделали вывод о том, что лесовосстановительный процесс на сплошных вырубках черневых кедровников всегда идет со сменой пород. В производных фитоценозах более успешно возобновляется пихта. Естественное возобновление кедра под пологом производных древостоев (в количестве от 500 до 1000 шт./га в пересчете на крупный подрост) не может обеспечить своевременное восстановление черневых кедровников (рис. 1). По нашим наблюдениям, экземпляры кедра, успешно вошедшие в основной ярус древостоя к 60 годам после рубки, приурочены к микроповышениям, таким как завалы порубочных остатков вблизи волоков и погрузочных пунктов, а также к крупным пням кедра, оставшимся после рубки. Под пологом смешанных древостоев формируется высокая мозаичность синузиальной структуры, приводящая к групповому формированию подроста пихты и кедра [4]. Принимая во внимание размещение и количество послерубочных поколений кедра, а также развитие травянистого покрова, восстановления утраченных черневых кедровников приходится ожидать только в местах интенсивной минерализации почвы и не ранее, чем в течение образования нескольких волн регенерации кедра на месте его рубки (более 300 лет).

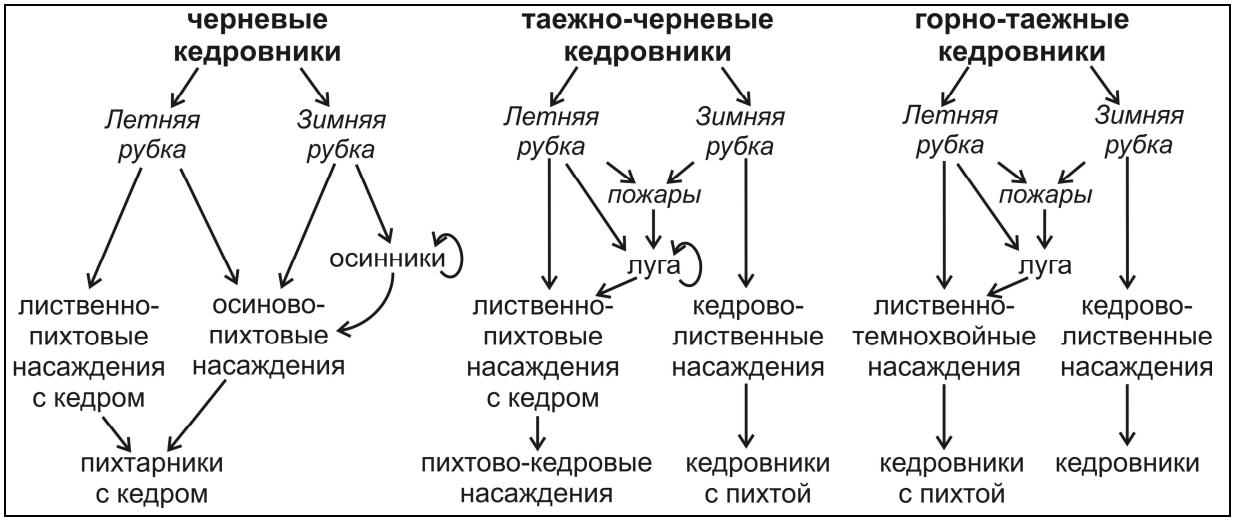


Рисунок 1. Обобщенная схема восстановительной динамики лесных насаждений на сплошных вырубках черневых (крупнотравно-папоротниковых), таежно-черневых (вейниково-зеленомошных, папоротниково-зеленомошных) и горно-таежных (зеленомошных) кедровников

Динамика растительного покрова после сплошной рубки **таежно-черневых** вейниково-зеленомошных кедровников Западного Саяна и папоротниково-зеленомошных кедровников Восточного

Саяна имеет существенное сходство (рис. 1). Сплошные рубки в них, как правило, сопровождаются некоторым разрастанием папоротников, крупнотравья и злаков, препятствующих последующему лесовосстановлению. Интенсивность этого процесса напрямую зависит от степени повреждения живого напочвенного покрова и обратно пропорциональна сохранению подроста, молодняков, семенных куртин и подлеска. При зимней заготовке древесины моховой покров и виды травяного яруса, характерные для коренных насаждений, сохраняются на большей части вырубки. Кроме того, обеспечивается сохранение подроста кедра и пихты предварительной генерации. В совокупности эти факторы создают благоприятные условия для последующего возобновления кедра и пихты. Таким образом, зимние лесозаготовки способствуют восстановлению кедровых насаждений через коротко производную стадию динамики (порядка 100—150 лет). Напротив, при сплошных рубках, проведенных в бесснежный период, зеленые мхи, виды мелкотравья, подрост кедра, пихты и ели сохраняются на незначительной части пасек, а виды крупнотравья, папоротников, вейники и кустарники разрастаются, что затрудняет формирование новых поколений кедра, но не препятствует росту возобновления лиственных пород. Это позволяет прогнозировать формирование производных смешанных насаждений с ограниченным участием кедра в составе. Пожары на вырубках таежно-черневых кедровников приводят к формированию устойчивой кипрейно-вейниковой стадии и отодвигают восстановление кедровников на неопределенный период.

В **горно-таежном** поясе влажного климатического сектора, по данным Г. А. Зверевой [3], на сплошных вырубках кедровников в большинстве случаев восстановление темнохвойной тайги идет через ряд коротко производных сообществ с доминированием кедра уже на первой стадии восстановления. По нашим данным, только после грубых нарушений лесоводственных требований к технологии лесосечных работ при проведении сплошных рубок в бесснежный период (сплошная минерализация почвы, полное уничтожение предварительного подроста, сильное захламление вырубки), а также после пожаров и интенсивной пастьбы скота на вырубках происходит инициирование длительно производных смен, включающих луговую стадию. Напротив, сохранение предварительного возобновления и живого напочвенного покрова в процессе зимней рубки кедровников зеленомошной серии типов леса позволяет существенно сократить время восстановления условно коренного лесного сообщества за счет поколений древесных пород предварительной генерации (рис. 1).

В целом исследования восстановительной динамики лесных насаждений после сплошных рубок горных кедровников показали, что скорость и характер этого процесса имеют существенные отличия в различных лесорастительных условиях, что согласуется с результатами предшествующих исследований.

В черневых кедровниках восстановление коренных сообществ если и может произойти через серию длительно производных смен, то идет только после летних лесозаготовок, в то время как зимние рубки приводят к формированию устойчивых производных насаждений и утрате черневых кедровников на неопределенный период.

Характер восстановительной динамики растительности после сплошных рубок таежно-черневых кедровников сильно зависит от технологии лесосечных работ. Зимние рубки леса создают достаточно благоприятные условия для формирования кедрово-пихтовых насаждений молодыми поколениями. Рубки, осуществляемые в бесснежный период, приводят к разрастанию мощного травяного покрова и, как следствие, инициируют коротко производные смены с недостаточным участием кедра на первой стадии сукцессии.

Удовлетворительное восстановление кедровников после сплошных рубок характерно для горно-таежных лесов. Но и в них зимнее проведение рубок позволяет существенно сократить время восстановления коренного лесного сообщества. Несмотря на то, что в целом восстановление горно-таежных кедровников после сплошных рубок идет успешно, и в этих условиях оно может быть затруднено в результате грубых нарушений лесоводственных требований к технологии лесосечных работ.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бабинцева Р. М.* Возобновление кедра на вырубках в зеленомошных и папоротниковых группах типов леса Танзыбейского леспромхоза Красноярского края // Рубки и возобновление в лесах Сибири. Сб. науч. тр. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1963. С. 171—184.
2. *Ермоленко П. М., Овчинникова Н. Ф.* Стационарные исследования возрастной и восстановительной динамики темнохвойных лесов Западного Саяна // Лесной комплекс: состояние и перспективы развития. Сб. науч. тр. Вып. 5. Брянск: БГИТА, 2003. С. 102—105.
3. *Зверева Г. А.* Дигрессивные явления и восстановительные смены в естественной растительности Восточного Саяна и Минусинской котловины // Растительность правобережья Енисея. Сб. науч. тр. Новосибирск: Наука, 1971. С.172—192.
4. *Исмаилова Д. М., Назимова Д. И.* Долговременная динамика фитоценотической структуры черневых пихтово-осиновых лесов в предгорьях Западного Саяна // Лесоведение. 2007. 3. С. 3—10.
5. *Кедровые* леса Сибири / И. В. Семечкин, Н. П. Поликарпов, А. И. Ирошников и др. Новосибирск: Наука, 1985. 257 с.

6. *Ковалев Б. И.* Состояние, факторы, его определяющие, и организация мониторинга хвойных лесов Центральной Сибири и Вятско-Камского региона. Брянск: Брян. гос. инж.-технол. акад., 2000. 248 с.
7. *Коновалова М. Е.* Возрастная динамика горно-таежных кедровников Восточного Саяна // Хвойные бореальной зоны. 2013. 5—6. С. 38—46.
8. *Павлов И. Н.* и др. Основная причина массового усыхания пихтово-кедровых лесов в горах Восточного Саяна — корневые патогены // Хвойные бореальной зоны. 2009. 1. С. 33—41.
9. *Поляков В. И.* Черневые кедровники Западного Саяна: контроль и прогнозирования хода роста. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. 181 с.
10. *Типы* лесов гор Южной Сибири / В. Н. Смагин и др. Новосибирск: Наука, 1980. 336 с.

***

УДК 630*266

НАУЧНОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ РАБОТ ПО ЗАЩИТНОМУ ЛЕСОРАЗВЕДЕНИЮ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЕГО РАЗВИТИЯ НА ЮГЕ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

А. И. ЛОБАНОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Приведены основные итоги работ Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН по научному обеспечению защитного лесоразведения на юге Средней Сибири за 55-летний период. Показаны пути развития исследований в данном регионе на ближайшую перспективу.

В 1959 году Институт леса АН СССР перебазировался из Москвы в Красноярск, где на его базе был организован Институт леса и древесины СО АН СССР (ИЛиД СО АН СССР, с 1967 г. — ИЛиД им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, с 1992 г. — Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН (ИЛ СО РАН). Его организатором и первым директором стал академик А. Б. Жуков. В последующие годы директорами ИЛ СО РАН являлись акад. А. С. Исаев, Е. С. Петренко, акад. Е. А. Ваганов. В настоящее время директором ИЛ СО РАН является д. б. н., проф. А. А. Онучин.

В первый же год после организации ИЛ СО РАН была сформирована лаборатория защитного лесоразведения, первым заведующим которой (до 1963 г.) был д. с.-х. н., проф. В. В. Попов. С 1964 г. до реорганизации лаборатории ею заведовал д. с.-х. н., проф. Е. Н. Савин.

В 1959 году в целях разработки научных основ борьбы с дефляцией почв на базе Ширинского (бывшего Июсского) совхоза был организован Хакасский противоэрозионный стационар ИЛ СО РАН и развернуты комплексные исследования по вопросам степного лесоведения, агролесомелиорации, защитного лесоразведения, лесного почвоведения, лесной микробиологии, экологии и физиологии древесных растений и др. В комплексных исследованиях участвовали сотрудники лаборатории защитного лесоразведения (Т. И. Алифанова, И. И. Глухов, С. Ф. Ивашин, А. И. Лобанов, З. Н. Полежаева, В. В. Попов, В. П. Попов, О. С. Попова, Н. А. Прокудина, В. Р. Романенко, Е. Н. Савин, Т. А. Сокирко, В. Г. Ступников, О. В. Янов и др.), лесного почвоведения (А. В. Огородников, Н. С. Орешкина, Н. В. Орловский, М. Н. Польский, В. К. Савостьянов, З. А. Савостьянова, А. Н. Ступникова, Н. В. Труфанова и др.), экологии и физиологии древесных растений (Г. И. Гирс, Е. Я. Чешель (Расторгуева) и др.), лесной микробиологии (З. В. Вишнякова, Н. Д. Сорокин и др.).

На протяжении 55-летнего красноярского этапа работ по научному обеспечению защитного лесоразведения ученые ИЛ СО РАН и НИИ аграрных проблем Хакасии СО РАСХН стремились обеспечить производственные организации необходимой нормативной базой применительно к аридной зоне Средней Сибири. В итоге исследований для этой территории были разработаны:

1. Система агротехнических и агролесомелиоративных мероприятий на почвах Хакасии, подверженных ветровой эрозии, широко используемая в производстве [16, 24];

2. Способ выращивания полезащитных насаждений из лиственницы сибирской в условиях дефляции почвенного покрова, на который получено авторское свидетельство [19];

3. Принципы создания защитных лесных насаждений на землях Сибири, подверженных дефляции [22];

4. Способ повышения плодородия перевеянных супесчаных почв путем глубокого послойного внесения органических удобрений [27, 29];

5. Способ выращивания насаждений на склоновых пастбищах с заменой грунта в местах посадки на микроучастках размером около 3 м в диаметре и глубиной до 50—60 см, с использованием для создания необходимой влагообеспеченности древесных растений стока талых и дождевых вод со смежной территории с помощью влагособирающих борозд [20];

6. Рекомендации по формированию тополевых полезащитных лесных полос диагонально-крупносетчатой конструкции в южных районах Сибири [21];

7. Способ выращивания тополевых полезащитных лесополос, на который получен патент РФ на изобретение [10];

8. Новый способ выращивания и формирования лесополос на пахотных землях в степях Сибири [11];

9. Методологические и экологические основы создания защитных насаждений в южных районах Средней Сибири [9];

10. Приемы и технологии выращивания пастбищезащитных, прикошарных насаждений и зеленых зонтов в местах выпаса, отдыха и водопоя скота [6, 12, 23];

11. Основные нормативы для таксации линейных степных насаждений юга Красноярского края, Хакасии и Тывы [17];

12. Концепция создания нового поколения защитных лесных насаждений на юге Средней Сибири [7]. Она предполагает организацию собственной семенной базы на селекционно-генетической основе, расширение ассортимента деревьев и кустарников, переход к новой концепции защитного лесоразведения. Переход к новой концепции защитного лесоразведения заключается в создании насаждений нового типа (рис. 1). Реализация этой концепции на юге Средней Сибири позволит существенно сократить развитие процессов опустынивания земель сельскохозяйственного назначения, повысить биологическую продуктивность земель агролесомелиоративного фонда и устойчивость защитных лесонасаждений, резко снизить дефляцию почв и процессы опустынивания, добиться прибавки урожая зерновых культур, что в комплексе будет способствовать поддержанию экологического баланса территории и продовольственной безопасности региона;

13. Рекомендации по реконструкции расстроенных тополевых насаждений как прием повышения их мелиоративной эффективности [30];

14. Технологии создания полезащитных лесных полос на богарных и орошаемых землях Республики Хакасия [4, 26];

15. Технология создания защитных лесных насаждений для целей животноводства в степных районах Хакасии [23].

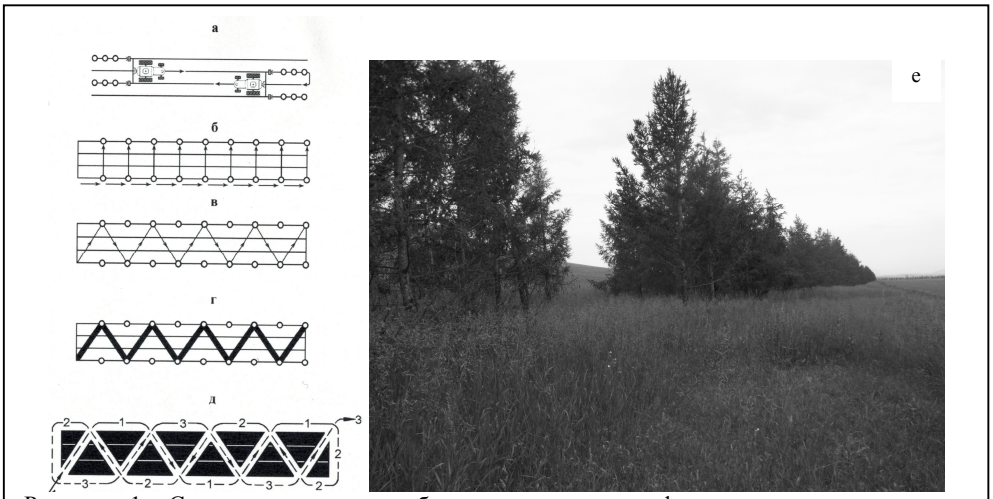


Рисунок 1. Схема проведения работ по закладке и формированию лесополосы диагонально-крупносетчатой конструкции с треугольной формой биогрупп растений: а — механизированная посадка сцепкой из двух лесопосадочных машин за два прохода; б — разбивка лесополосы; в — прокладка визиров; г — расширение визиров до образования коридоров шириной 4 м; д — схема движения тракторного агрегата при уходе за почвой в коридорах и на закрайке лесополосы; е — общий вид 25-летней лиственничной лесополосы древесно-кустарникового типа диагонально-крупносетчатой конструкции, заложенной на Хакасском стационаре ИЛ СО РАН на землях закрытого акционерного общества «Форпостагро» Ширинского района Республики Хакасия

Результаты исследований ученых по научному обеспечению защитного лесоразведения на юге Средней Сибири отражены в многочисленных монографиях, научных сборниках, рекомендациях, материалах научных международных и всероссийских конференций и научных статьях [1—5, 8, 13—15, 18, 25, 26, 28, 32, 34, 35].

Перспективы развития защитного лесоразведения на юге Средней Сибири связаны прежде всего с реализацией стратегии развития защитного лесоразведения в Российской Федерации на период до 2020 года [31], которая одобрена на заседании НТС Федерального агентства лесного хозяйства 21 февраля 2012 г.

Стратегические направления развития защитного лесоразведения следующие:

- научное обоснование масштабов и объемов лесомелиоративных и лесохозяйственных работ;
- разработка экономических и ландшафтно-экологических принципов и приоритетных направлений осуществления защитного лесоразведения;

- проведение полномасштабной инвентаризации защитных лесных насаждений (ЗЛН) на всех категориях земель и получение объективной информации об их сохранности, современном состоянии, мелиоративной эффективности и потребности в лесохозяйственных мероприятиях;
- выделение ценного генофонда, создание постоянной лесосеменной базы для защитного лесоразведения, выращивание ЗЛН из селекционно улучшенного материала и др.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Агролесомелиоративная* наука в XX веке / А. Н. Каштанов, Е. С. Павловский, К. Н. Кулик, И. П. Свинцов и др. Волгоград: ВНИАЛМИ, 2001. 366 с
2. *Выращивание* лесных полос в степях Сибири / Е. Н. Савин, А. И. Лобанов, В. Н. Невзоров и др. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 102 с.
3. *Лиственница* в лесных полосах / Е. Н. Савин, В. Р. Романенко, В. Г. Ступников. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1988. 97 с.
4. *Лиховид Н. И.* Технология создания полезащитных лесных полос на богарных и орошаемых землях Хакасской А.О.: рекомендация. Абакан: Хакас. СХОС, 1990. 24 с
5. *Лобанов А. И.* Научное обеспечение работ по степному лесоразведению в Сибири // Проблемы лесоводства и лесовосстановления на Алтае: Матер. I междунар. конф. Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 2001. С. 98—100.
6. *Лобанов А. И.* Опыт лесомелиорации пастбищных земель юга Средней Сибири при антропогенном воздействии // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск, 2004. Вып. 12. С. 101—116.
7. *Лобанов А. И.* Концепция создания нового поколения защитных лесных насаждений в аридной зоне Средней Сибири // Степи Северной Евразии: Матер. V междунар. симпозиума. Оренбург, 2009. С. 437—441.
8. *Лобанов А. И., Савин Е. Н.* Развитие в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН исследований по вопросам защитного лесоразведения за период 1944—2009 гг. // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск: Поликом, 2010. Вып. 18. С. 128—151.
9. *Лобанов А. И., Вараксин Г. С., Савостьянов В. К.* Методологические и экологические основы создания защитных насаждений в южных районах Средней Сибири // Природообустройство. 2009. 1. С. 24—28.
10. *Лобанов А. И., Савин Е. Н.* Способ выращивания тополевых полезащитных лесополос: Патент РФ на изобретение 2013937. Опубл. 15.06.94.
11. *Лобанов А. И., Савин Е. Н.* Новый способ выращивания и формирования лесных полос на пахотных землях в степях Сибири // Лесохозяйственная информация. 1998. 7. С. 1—8.
12. *Лобанов А. И., Савин Е. Н. Larix sibirica* Ledeb. в пастбищезащитных лесных полосах // Хвойные бореальной зоны. 2011. XXIV. 3—4. С. 238—244.
13. *Мелиоративное* влияние защитных насаждений. Сб. науч. тр. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1984. 84 с.
14. *Облесение* эродированных земель / З. Н. Полежаева, Е. Н. Савин. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 72 с.
15. *Опустынивание* земель и борьба с ним: Матер. междунар. науч. конф. по борьбе с опустыниванием, 16—19 мая 2006 г., Абакан. Абакан: ООО «Фирма «Март», 2007. 327 с.
16. *Орловский Н. В., Савин Е. Н., Савостьянов В. К., Романенко В. Р.* Защита и освоение почв, подверженных ветровой эрозии (Хакасия). Листок ВДНХ СССР. 1972. 4 с.
17. *Поляков В. И., Вараксин Г. С., Литвинова В. С., Лобанов А. И., Ибе А. А.* Основные нормативы для таксации линейных степных насаждений юга Красноярского края, Хакасии и Тывы // Лесная таксация и лесоустройство. 2008. 1 (39). С. 59—64.
18. *Почвенные* условия и рост защитных насаждений. Сб. науч. тр. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1975. 127 с.
19. *Романенко В. Р., Савин Е. Н., Савостьянов В. К.* Способ выращивания сибирской лиственницы: А. с. 348180 СССР. Опубл. 18.05.72.
20. *Савин Е. Н., Глухов И. И.* Создание древесных зонтов на склоновых пастбищах Хакасии // Лесоведение. 1992. 1. С. 85—88.
21. *Савин Е. Н., Лобанов А. И.* Формирование тополевых полезащитных лесных полос диагонально-крупносетчатой конструкции в южных районах Сибири. М.: ЦНТИПР МСХ, 1992. 18 с.
22. *Савин Е. Н., Романенко В. Р., Алифанова Т. И.* Принципы создания защитных лесных насаждений на землях Сибири, подверженных дефляции. Листок ВДНХ СССР. М., 1976. 2 с.
23. *Савин Е. Н., Лиховид Н. И., Чарков С. М., Глухов И. И.* Технология создания защитных лесных насаждений для целей животноводства в степных районах Хакасии: рекомендации. Абакан: НИИ АПХ СО РАСХН, 1995. 13 с.
24. *Савостьянов В. К.* Повышение плодородия перевеянных супесчаных почв (на примере Северной Хакасии): Автореф. дис. … канд. с.-х. наук: 06.01.03. Иркутск: СХИ, 1967. 37 с.
25. *Савостьянов В. К.* Агролесомелиоративное районирование засушливой зоны юга Средней Сибири и особенности создания защитных лесных насаждений: рекомендации. Абакан: НИИ АПХ СО РАСХН, 2009. 24 с.
26. *Савостьянов В. К., Лиховид Н. И.* Технология создания двухрядных полезащитных лесных полос с широким междурядьем и освоения лесомелиорируемой территории в степных районах Хакасии: рекомендации. Абакан: НИИ АПХ СО РАСХН, 1995. 10 с.
27. *Савостьянов В. К., Савостьянова З. А.* Плодородие перевеянных почв и пути его повышения. Красноярск: Красн. кн. изд-во, 1969. 160 с.
28. *Савостьянов В. К.* Научное обеспечение защитного лесоразведения в Хакасии и его ближайшие задачи // Защитное лесоразведение при формировании агроландшафтов в степи: Матер. симпозиума по защитному лесоразведению, посв. памяти П. Ф. Фомина, 9—10 авг. 1994 г., Абакан. Новосибирск: НИИ АПХ СО РАСХН, 1995. С. 16—25.

29. *Савостьянова З. А.* Погребенные почвы Хакасии, их состав, свойства и влияние на рост растений: Автореф. дис. … канд. биол. наук: 06.01.03. М.: МГУ, 1976. 29 с.
30. *Сокирко Т. А.* Реконструкция расстроенных тополевых насаждений как прием повышения их мелиоративной эффективности // Мелиоративное влияние защитных насаждений. Сб. науч. тр. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1984. С. 58—64.
31. *Стратегия* развития защитного лесоразведения в Российской Федерации на период до 2020 года / К. Н. Кулик и др. Волгоград: ВНИАЛМИ, 2008. 34 с.
32. *Субрегиональная* национальная программа действий по борьбе с опустыниванием для юга Средней Сибири Российской Федерации (Республика Хакасия, Республика Тыва, южные районы Красноярского края). Абакан, 2000. 295 с.
33. *Технология* создания защитных лесных насаждений для целей животноводства в степных районах Хакасии / Е. Н. Савин, Н. И. Лиховид, С. М. Чарков, И. И. Глухов. Абакан: НИИ АПХ СО РАСХН, 1995. 13 с.
34. *Фомин П.Ф.* Опыт полезащитного лесоразведения в Хакасии. Абакан, 1952. 72 с.
35. *Формирование* и свойства перевеянных почв / Н. В. Орловский, М. Н. Польский, В. К. Савостьянов и др. М.: Наука, 1967. 204 с.

***

УДК 630.181:582.282.13(571.6)

ДИСКОМИЦЕТЫ КАК АКТИВНЫЕ УЧАСТНИКИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ЦЕНОЗОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

А. В. БОГАЧЕВА

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, Россия

АННОТАЦИЯ
Для комплексного использования и управления жизнью лесных биогеоценозов и изменения их в интересах человека надо знать процессы, происходящие во всех их структурах. Недостаточная изученность грибной компоненты грозит приведением в действие ее мощного разрушающего потенциала. Анализ экологической структуры дискомицетов южной части российского Дальнего Востока показал важность участия и роль этих грибов в биогеоценозе. Выделено шесть основных функций дискомицетов в жизнеобеспечении растительных сообществ.

Дискомицеты присутствуют практически во всех растительных сообществах. Призывы А. А. Ячевского изучать грибы как компоненты лесных фитоценозов прозвучали еще в 1922 г. и нашли своих многочисленных сторонников [16, 15, 13, 14, 17, 3]. Начало признанию дискомицетов как одних из основных составляющих компонентов в жизнеобеспечении растительных сообществ было положено в 70-х годах работами Л. Н. Васильевой. Для комплексного использования и управления жизнью лесных биогеоценозов и изменения их в интересах человека надо знать процессы, происходящие во всех их структурах. Недостаточная изученность грибной компоненты грозит приведением в действие ее мощного разрушающего потенциала. При анализе экологической структуры дискомицетов южной части российского Дальнего Востока мы пришли к выводу о важности участия и роли всех слагающих ее групп в биогеоценозе. Нами выделены шесть основных функций дискомицетов в жизнеобеспечении растительных сообществ.

Во-первых, дискомицеты в растительных сообществах выступают как деструкторы, утилизаторы растительных остатков. По специфическому характеру трофических отношений это типичные сапротрофы, развивающиеся на почве, в выгоревших местах или старых кострищах, экскрементах животных, на веточном или листовом опаде, хвое, коре деревьев или голой древесине. Роль грибов как деструкторов различных растительных остатков в биоценозе, по нашему мнению, одна из основополагающих. Дальневосточные леса, особенно в южной части региона, характеризуются высокой скоростью накопления подстилки. Верхний слой подстилки представляет собой смесь перезимовавшего листового и веточного опада древесных, кустарниковых и травянистых растений. На листовом опаде прошлого года развиваются 25 видов дискомицетов. Типичные представители — *Hyaloscypha herbarum, Mollisina uncinata,* виды родов *Incrucipulum* и *Lachnum.* Характерными признаками этих грибов являются формирование на одном субстрате нескольких мелких по размеру плодовых тел до 2 мм в диаметре. Более крупные аскомы вряд ли успешно развились бы на столь незначительном по запасу пищевых ресурсов субстрате. Анализ распределения дискомицетов по субстратам показал, что с увеличением деструкции листового опада меняется видовой состав его грибного населения. По нашим данным, на перепревшем опаде развивается уже до 42 видов дискомицетов [4]. Типичные представители — виды родов *Cudonia, Helvella, Hymenoscyphus, Morchella, Rutstroemia* и *Spathularia.* Для этих грибов характерно формирование одиночных крупных плодовых тел до 250 мм высотой и 100 мм в диаметре. Иногда на конгломерате из остатков листвы разросшаяся грибница образует по нескольку аском

одновременно. Мониторинговые работы, проводимые на территории Сихотэ-Алинского биосферного, Большехехцирского и Лазовского природных государственных заповедников, показали, что существует смена состава микобиоты, обусловленная различными причинами. Сезонная смена плодоформирования деструктивных дискомицетов выражена неярко. Более заметно влияние климатических характеристик вегетационного периода. Циклическую смену, обусловленную биологическими ритмами грибов, выявить труднее. На отмеченных территориях нами исследована смена видового состава дискомицетов после пожаров, рубок на вновь присоединенных к охраняемой зоне участках. В процессе лесовосстановления дискомицеты — активные участники. Замечено, что в молодых вторичных лесных сообществах среди деструкторов превалируют филлофильные и напочвенные виды. В старовозрастных лесах комплекс деструкторов значительно пополняется дереворазрушающими и гербофильными грибами. Климаксовое сообщество характеризуется невысоким видовым разнообразием дискомицетов и паритетным участием всех экогрупп.

Во-вторых, дискомицеты, образующие микоризу, выступают условием усиления конкурентоспособности высших растений в борьбе за минеральные вещества. Микоризообразующие дискомицеты не облигатно симбиотрофны, и в отсутствие растения-симбионта или иных условий они функционируют как сапротрофы. Замечено, что наличие легкодоступного минерального питания, очень высокая или низкая влажность, затенение или наличие растений (степных), подавляющих развитие микориз за счет выделяемых ими бактерицидных веществ, угнетают микоризоформирование. Однако это положение высказывается нами с большой долей вероятности. Дискомицеты, способные вступать в симбиоз с высшими растениями, встречаются в небольшом количестве почти во всех биоценозах региона. Это представители Helvellaceae, Morchellaceae, Pezizaceae. Некоторые виды эдафофильных грибов образуют эктотрофную микоризу с хвойными и лиственными древесными растениями. Например, у грибов *Gyromitra esculenta* и *Peziza badia* отмечена связь с соснами, *Gyromitra infula* — с елями, *Gyromitra esculenta* и *Helvella crispa* — с тополями. Последний вид в дальневосточных широколиственных лесах зачастую можно встретить рядом с дубами. Однако судить об этом можно лишь в категориях вероятности, поскольку очень трудно определить, гифы какого гриба оплели покровную ткань окончаний молодых корней и проникли в межклетники. В последнее время появились работы, в которых предложен метод определения конкретного вида гриба-симбионта по ДНК [19, 18].

Третья немаловажная функция дискомицетов в растительном сообществе заключается в выбраковке ослабленных растений. Явление паразитизма как один из вариантов взаимодействия грибов и растений присуще огромному числу видов грибов из различных систематических групп. Долгое время считалось, что подобные виды дискомицетов — это факультативные паразиты, относящиеся к неагрессивным патогенам, поражающие только ослабленные растения и ведущие после их отмирания сапротрофный образ жизни. Вследствие этого почти не было известно работ о паразитарной деятельности дискомицетов, о взаимодействии их с растениями. Однако последующие немногочисленные исследования циклов развития дискомицетов и выявление более полного их видового разнообразия заставляют более серьезно воспринимать их способность вызывать различные заболевания [1, 12]. В ряде случаев вспышки развития патогенных дискомицетов признаются фитопатологами как эпифитотии. Южная часть Дальнего Востока — это отроги нескольких горных систем, покрытые большей частью лесами. Нами установлено, что наиболее заселены грибами леса нижнего высотного пояса. В значительной степени поражаются деревья, произрастающие на переувлажненных, слабо дренированных участках речных долин, а также ослабленные пожаром. Высокогорные ельники, каменноберезники, заросли кедрового стланика заселены незначительно. Здесь доминируют виды из семейств Hyaloscyphaceae, Dermateaceae, Phacidiaceae, Rhytimataceae и Helotiaceae, есть и представители опрекулятных дискомицетов из семейств Discinaceae, Pezizaceae, Pyronemataceae и Helvellaceae [5]. Нарушение почвенно-гидрологических условий в связи с прокладкой дорог и другой хозяйственной деятельностью вызвало в некоторых местах региона полное усыхание дубняков. Беглые низовые пожары и порослевое происхождение приморских дубняков способствуют развитию стволовых и напенных гнилей. Так, вид *Bulgaria inquinans*, вызывающий серую стволовую гниль (или задыхание древесины), широко распространен по Приморскому краю. В спелых и перестойных пойменных лиственных лесах зараженность грибами еще выше.

Ряд дискомицетов выступают как утилизаторы продуктов жизнедеятельности организмов. Копротрофные дискомицеты разлагают продукты жизнедеятельности травоядных, хищных, грызунов и птиц, населяющих растительные сообщества. Биохимическая неоднородность и богатство субстрата органическими веществами определяют широкий спектр копрофильных видов, обладающих нежными плодовыми телами и короткой телеоморфной стадией. На сегодняшний день в регионе зарегистрировано 54 вида. С растительными ценозами копротрофы связаны опосредованно. Роль утилизаторов продуктов жизнедеятельности организмов, в том числе и человека, выполняют и некоторые виды дискомицетов, развивающиеся на техногенных остатках (бумага, картон, ткань, штукатурка и т. д.). Такие грибы, как

Coprobia granulata, *Peziza repanda*, *Pyronema domesticum, Sphaerosporella hinnulea*, *Tricharina gilva,* являются характерными рудеральными видами.

Одна из немаловажных функций дискомицетов — подготовка к заселению растениями послепожарных территорий. Карбоникольные дискомицеты успешно распространяются по дальневосточному региону вслед за многочисленными ежегодными пожарами. Пожарища, представляющие собой смесь минеральных частиц почвы с обуглившимися остатками древесины, являются для таких грибов богатой питательной средой. Послепожарное заселение дискомицетов из родов *Fimaria* (*F. cervaria*), *Geopyxis carbonaria*, *Lamprospora* (*L. schroeteri*), *Peziza* (*P. furfuracea, P. natrophila, P. verrucosa, P. violacea*), *Pulvinula* (*P. cinnabarina*), *Pyronema* (*P. omphalodes*), *Rhodotarzetta* (*R. rosea*) и др. обеспечивает последующее развитие на данном месте базидиальных макромицетов [20]. В конечном итоге, поселяясь на старых выгоревших местах, дискомицеты подготавливают их для поселения там других организмов, в частности, высших растений. Существуют свои особенности формирования подстилки на первых послепожарных стадиях [6]. Они, в свою очередь, определяют изменения в представленности видов дискомицетов. Первые два года основу комплекса составляют виды, поселяющиеся на обугленных растительных остатках. В структуре подстилки превалирует верхний ее слой из опада прошлого года со своим набором деструкторов. Активно зарастают лиственницей и мелколиственными бывшие гари. Старые лесосеки покрыты березовыми, осиновыми и дубовыми лесами, под пологом которых уже сформировался ярус кедрового, елового или пихтового молодняка. Все это находит отражение в составе микобиоты — значительное количество лигнофильных видов со слабо выраженной приуроченностью к определенным древесным породам. Скорее всего, узкоспециализированные виды грибов характерны для более зрелых лесных сообществ. Опосредованно идет процесс формирования грибных ассоциаций: от видов, развивающихся на смеси золы и почвы (*Pseudoplectania vogesiaca*, *Fimaria cervaria, Pulvinula cinnabarina*), до видов, ассоциированных с пионерными древесными растениями. Таков, по нашему мнению, общий алгоритм освоения послепожарных территорий. Естественно, что на конкретной территории существуют свои особенности заселения.

Напочвенные дискомицеты представляют собой важный компонент гетеротрофного блока сообществ почвенных организмов. Роль грибов в почвообразовательном процессе и жизни почвенной микобиоты и высших растений основополагающая [7, 8, 9, 11, 2, 10]. Дискомицеты среди них занимают сравнительно скромное место. Это в основном все гумусо-подстилочные дискомицеты. С их участием идут, по всей вероятности, био- и геохимические процессы разрушения горных пород и минералов, оструктуривание почвы, утилизация растительных остатков и формирование почвенного перегноя, поставляя в почвообразовательный процесс органические кислоты. Эдафофильные дискомицеты отмечены во всех флористических зонах региона. Видимое превосходство по их видовому разнообразию в Приморском крае и южной части Хабаровского края, а также в Сахалинской области вполне объяснимо антропогенным воздействием. Нарушая задернение почвы, мы меняем ее химизм, привнося различные техногенные компоненты в естественные биогеоценозы, в итоге расширяется спектр субстратов для их успешного развития. Леса с сильным задернением почвы отличаются низким уровнем участия напочвенных дискомицетов. И, напротив, в местах с редким травостоем, наличием листового и веточного опада их встречаемость резко повышается по обочинам троп и лесных дорог (где нарушен естественный травяной покров). Присутствие сплошного мохового покрова уменьшает колебания температуры и влажности, что также благоприятно воздействует на развитие дискомицетов. Резким увеличением количества и видового разнообразия дискомицетов характеризуются папоротниково-хвощовые подлески. Вероятно, это связано с повышенной кислотностью почвы. Изучив напочвенные дискомицеты дальневосточного региона, мы пришли к выводу, что исторически более ранними видами можно назвать группу грибов, отличающуюся низкой спецификацией. В нашем случае это эвтрофные грибы фракции сильно перепревшего растительного опада. Грибы, обитающие на глине, являются более продвинутыми эволюционно. Небольшая часть видов рассматриваемого комплекса, отличаясь малой требовательностью к наличию питательных веществ в почве или невысокой конкурентоспособностью, была вытеснена на песчаники.

Таким образом, в результате наших исследований проявилась роль дискомицетов как одних из главных связующих и уравновешивающих участников жизнедеятельности растительных сообществ. Они перерабатывают накопленную автотрофными и гетеротрофными организмами энергию, используя ее для динамичного развития биогеоценоза. Дискомицеты тесно связаны с окружающей растительностью, обнаруживая видоспецифичность в выборе субстрата, проявляют себя как деструкторы и живого, и мертвого. Вступая в симбиотические связи с высшими растениями, дискомицеты обеспечивают их успешное развитие. Следующая немаловажная функция дискомицетов — деструкция мертвой органики. Дискомицеты также играют роль и в почвообразовательном процессе, заселяя послепожарные территории и тем самым подготавливая их для последующего развития высших растений и других групп грибов. Роль дискомицетов как патогенов высших растений и представителей криптогамной биоты

незначительна и служит лишь условием для сохранения в растительных сообществах жизнеспособных видов. Установленное распространение и спектр патогенных и микоризообразующих видов соответствуют естественному уровню таежной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Аблакатова А. А.* Микофлора и основные грибные болезни плодово-ягодных ратений юга Дальнего Востока. М.—Л.: Наука, 1965. 146 с.
2. *Бабьева И. П., Зенова Г. М.* Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. 336 с.
3. *Богачева А. В.* Дискомицеты в растительных сообществах Приморского края // Растения в муссонном климате. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 11—14.
4. *Богачева А. В.* Подстилочные сапротрофы дальневосточных хвойно-широколиственных лесов // Тр. Дальневосточного отд-я Докучаевского об-ва почвоведов РАН. Т. 3. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 69—82.
5. *Богачева А. В.* Дискомицеты — возбудители различных болезней хвойных пород // Микология и фитопатология. 2005. Т. 39. Вып. 3. С. 24—27.
6. *Громыко Л. Т., Громыко М. Н.* Формирование подстилки на первых послепожарных стадиях сукцессионных процессов в кедровых лесах // Матер. VII дальневосточной конф. по заповедному делу. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2005. С. 91—92.
7. *Дурынина Е. П., Великанов Л. Л.* Почвенные фитопатогенные грибы. М.: Изд-во МГУ, 1984. 107 с.
8. *Егорова Л. Н.* Почвенные грибы Дальнего Востока: Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 192 с.
9. *Лугаускас А. Ю.* Микромицеты окультуренных почв Литовской ССР. Вильнюс: Мокслас, 1988. 263 с.
10. *Марфенина О. Е.* Микробиологические аспекты охраны почв. М.: Изд-во МГУ, 1991. 120 с.
11. *Мирчинк Т. Г.* Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 220 с.
12. *Мухина Л. Н.* Микромицеты — патогены голубики высокорослой // Бюлл. гл. бот. сада. 1986. Вып. 143. С. 63—67.
13. *Смицкая М. Ф.* Экологические группы пецицевых грибов и их роль в почвообразовании // Систематика, экология и физиология почвенных грибов. Киев: Наук. думка, 1975. С. 91—92.
14. *Томилин Б. А.* Проблемы изучения грибов как компонентов биогеоценозов // Изучение грибов в биогеоценозах. Тез. док. Симпозиума. Москва, 1977. Л.: Наука, 1977. С. 3—5.
15. *Шемаханова Н. М.* Микотрофия древесных пород. М., 1962. 375 с.
16. *Шенников А. П.* О фитоценологических исследованиях шляпочных грибов // Сов. ботаника. 1943. № 2. С. 5—17.
17. *Цирюлик А. В., Шевченко С. В.* Грибы лесных биогеоценозов. Киев: Выща шк., 1989. 45 с.
18. *Vujanovic V., Brisson J.* A comparative study of endophytic mycobiota in leaves of *Acer saccharum* in eastern North America // Mycological Progress. 2002. 1 (2): 147—154.
19. *Weber E., Bresinsky A.* Polyploidy in discomycetes // Persoonia. 1992. 14 (4): 553—563.
20. *Wicklow D. T., Hirschfield B. J.* Competitive hierarchy in post-fire Ascomycetes // Mycologia. 1979. 71: 47—54.

***

УДК: 630*221.04: 630*181.41

ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РОСТА СОСНОВОГО ДРЕВОСТОЯ

А. Н. БОРИСОВ, В. В. ИВАНОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Предлагается имитационная модель роста древостоя на основе балансного уравнения, использующего оценку пространственного распределения ресурсов между деревьями. Верификация модели выполнена по данным пробной площади, заложенной в сосновом насаждении экспериментального хозяйства Института леса «Погорельский бор», территориально входящего в Красноярскую островную лесостепь. Предложенный подход, использующий области доминирования в имитационной модели, дает возможность описать динамику роста древостоя, просчитать сценарии, различающиеся по интенсивности и срокам проведения рубок ухода с целью формирования высокопродуктивных сосновых древостоев.

Таблицы хода роста древостоев в лучшем случае отражают динамику некоего типичного древостоя того или иного региона. Имитационное моделирование является эффективным инструментом, способным отразить особенности динамики конкретного древостоя. Этот подход позволяет включать в модель те или иные механизмы взаимодействия деревьев в древостое и учитывать влияние экзогенных факторов. В экологическом плане большой интерес представляют модели, в которых рассматривается конкуренция за те или иные ресурсы [1, 3, 5].

Предлагается имитационная модель роста древостоя на основе балансного уравнения, использующего оценку пространственного распределения ресурсов между деревьями. Уравнение роста в дифференциальной форме имеет вид:

$$\frac{dV}{dt} = k\left[\frac{S}{S_f}(V^{\alpha} + (V/V_f)^{\beta}V) - V^{\alpha}\right], \quad (1)$$

где V — объем ствола, V_f — объем ствола свободно растущего дерева, S — площадь области доминирования дерева (ОД), S_f — площадь ОД свободно растущего дерева, k — масштабный коэффициент, α и β — параметры.

Области доминирования используются для разделения территории между отдельными деревьями на участки, где данное дерево оказывает преобладающее влияние на среду обитания с точки зрения использования доступных ресурсов. Это влияние, которое обозначим как E, в зависимости от расстояния можно описать в виде [2]:

$$\begin{cases} E = \dfrac{q}{P(x,y)} \dfrac{M}{((x-x_0)^2+(y-y_0)^2)}, & E \geq E_0 \\ E = 0, & E < E_0 \end{cases} \quad (2)$$

где $P(x,y)$ — показатель ресурсного потенциала для дерева в точке с координатами (x, y), M — размерная характеристика дерева, x^0, y^0 — координаты центра ствола, q — коэффициент, а E_0 — пороговое значение, такое, что при $E < E_0$ влияние дерева в данной точке можно не учитывать.

Ресурсный потенциал P в зависимости от решаемой задачи можно рассматривать как интегральную характеристику, дифференцировать по видам ресурса или учитывать только один лимитирующий показатель. Для каждой особи, конкурирующей за доступный ресурс, область доминирования (ОД) определяется путем сравнения в каждой точке окрестности дерева значения E с этим показателем для всех конкурентов. Доминирующее влияние приписывается дереву, у которого показатель E в данной точке больше. Площадь свободного роста дерева S_f полагается равной площади ОД без учета влияния соседей.

Для верификации модели использовались данные, полученные на пробной площади, заложенной в сосновом насаждении экспериментального хозяйства Института леса «Погорельский бор», территориально входящего в Красноярскую островную лесостепь. Пробная площадь размером 50 × 30 м заложена в чистом по составу средневозрастном насаждении сосняка зеленомошного I класса бонитета, сформировавшегося на вырубке 1965 года, и имеет следующие таксационные характеристики: густота — 2073 шт./га, средний диаметр стволов на высоте 1,3 м — 17,1 см, средняя высота — 19,6 м, сумма площадей поперечных сечений стволов — 50,5 м^2, полнота — 1,3, запас стволовой древесины — 469 м^3/га [4]. Проводился сплошной перечет и нумерация деревьев, их картирование с разбивкой площади на квадраты размером 5 × 5м. Были взяты керны на высоте 1.3 м с 251 дерева. Параметры модели были подобраны методом варьирования по минимуму суммы квадратов отклонения между радиальными приростами, рассчитанными по модели и полученными по кернам.

Для пробной площади с помощью предложенной модели в соответствии с ур. 1 и 2 для каждого дерева были выполнены расчеты ежегодных радиальных приростов и ОД. На рис. 1 показано размещение деревьев и их ОД на разных этапах роста. В 2001 г. (в возрасте 36 лет) размещение деревьев и ОД выглядели так, как показано на рис. 1 а. На рис. 1 б показана ситуация в этом же году после проведения разреживания древостоя (прочистки по низовому методу) с интенсивностью по количеству стволов 43—56 %, по запасу — 12—16 %, а на рис. 1 в показан этот же участок через 11 лет.

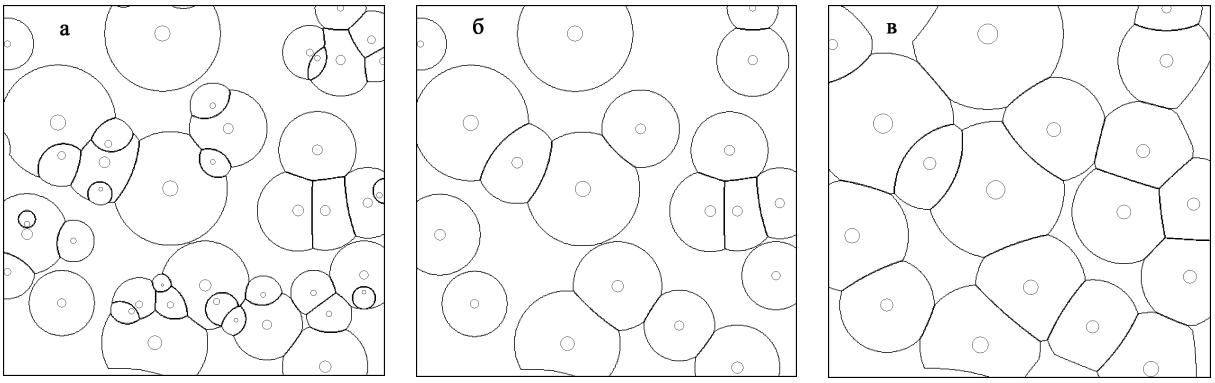


Рисунок 1. Размещение деревьев и их ОД на участке соснового древостоя: а — 2001 г. до разреживания, б — 2001 г. после разреживания, в — 2011 г.

После разреживания древостоя оставленные деревья получили дополнительный ресурс в виде увеличения доступной влаги, минеральных веществ и фотосинтетически активной радиации. Вследствие этого радиальный прирост возрос вначале на величину до 70 %, а на 7-й и 8-й год после разреживания

начал снижаться. Это вызвано тем, что, как видно из рис. 1 в, к этому времени дополнительный ресурс был освоен, произошел рост ОД, их смыкание для соседних деревьев, и конкуренция за ресурс снова усилилась.

Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что предложенный подход, использующий области доминирования в имитационной модели, показывает хорошее согласие с данными натурных исследований на качественном и количественном уровне, дает возможность описать динамику роста древостоя. Используя предложенную модель, можно просчитать сценарии, различающиеся по интенсивности и срокам проведения рубок ухода, с целью формирования высокопродуктивных сосновых древостоев.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Борисов А. Н., Иванов В. В.* Имитационное моделирование динамики темнохвойных древостоев при выборочных рубках. Хвойные бореальной зоны. Т. XXV. № 1—2. Красноярск, 2008. С. 135—140.
2. *Борисов А. Н.* Метод оценки распределения ресурса между деревьями в древостое. Состояние лесов и актуальные проблемы лесоуправления. Матер. всеросс. конференции с междунар. участием. Хабаровск, 10—11 сентября 2013 г. С. 293—296.
3. *Галицкий В. В.* О моделировании продукционного процесса в растительном сообществе. Моделирование биогеоценотических процессов. Наука: М., 1981. С. 104—118.
4. *Иванов В. А., Борисов А. Н. , Петренко А. Е. , Собачкин Р. С. , Собачкин Д. С.* Методологические подходы к повышению эффективности рубок ухода // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. XXXI. № 3—4. С. 259—264.
5. *Колобов А. Н., Фрисман Е. Я.* Моделирование процессов динамической самоорганизации в пространственно распределенных растительных сообществах. Матер. междунар. конф. «Математическая биология и биоинформатика», 2008. Т. 3. № 2. С. 85—102.

***

УДК 630*6

ЭКОЛОГО-ЭКОНОМИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЛЕСОПОЛЬЗОВАНИЯ НА ПРИМЕРЕ РЕГИОНОВ СИБИРИ

Л. В. БРЕЗИНСКАЯ, В. В. ТАРАСОВА

Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В статье дается эколого-экономическая оценка лесопользования на примере двух субъектов Российской Федерации.

Российская экономика характеризуется в последние годы замедлением как инвестиционного, так и потребительского спроса, поэтому ее дальнейшее развитие предполагает необходимость реализации устойчивой модели экономического развития. Применительно к лесному сектору это означает обеспечение многоцелевого, рационального и неистощительного пользования лесов.

Лесной комплекс, который включает лесное хозяйство, лесозаготовку, лесопереработку и целлюлозно-бумажное производство, находится в настоящее время в кризисе. Доля убыточных предприятий и степень износа основных фондов составляет почти 50 %. Уменьшение площади лесного фонда, в том числе покрытой лесом, за последние два года составило около 700 и 300 тыс. га соответственно. Причин негативных явлений в лесном комплексе несколько: кризисное состояние отечественного машиностроения; низкие производительность труда и конкурентоспособность продукции; неэффективный экспорт; несовершенство и постоянные изменения налогового и лесного законодательства, недостатки которого способствуют коррупционным рискам [1, 4].

Значительная часть запасов лесных ресурсов, как известно, находится на территории Сибири и Дальнего Востока. Нами на основании государственной, отраслевой и внутренней статистики предприятий за 2011—2012 годы [3] проводилась эколого-экономическая оценка рациональности лесопользования в двух регионах Сибири, отдельные результаты которой приведены в табл. 1.

Одной из причин невысокого уровня конкурентоспособности лесного комплекса Красноярского края является низкий уровень освоения расчетной лесосеки (22,4 %), который ниже среднего по стране на 10 %. Это объясняется истощением ресурсной базы вблизи лесозаготовительных предприятий, а также высокой долей мягколиственных пород и горных лесов.

Следует также отметить недостатки системы управления лесным хозяйством края. Основные полномочия согласно Лесному кодексу (2007 г.) в области лесных отношений переданы органам государственной власти субъектов РФ. Лесхозы в 2007 году были реформированы, они прекратили исполнять хозяйственные функции, основные предприятия отрасли носят название «лесничества». Реформа органов управления на региональном уровне имеет ряд особенностей. В Красноярском крае

органы управления отрасли стали учредителями нескольких структур, которые формально являются некоммерческими, а фактически выполняют хозяйственные функции. Наличие нескольких структур привело к снижению уровня рациональности лесопользования.

Таблица 1. Эколого-экономическая оценка лесопользования

Наименование показателя	Российская Федерация	Красноярский край	Иркутская область
Лесистость, %	46.6	45.2	83.1
Запас, $м^3$/га	105	110	141
Площадь одного пожара, га	66.8	65	77.1
Площадь пожаров к покрытой лесом площади, %	0.2	9.7	0.2
Доля в добавленной стоимости (охота, лесное и сельское хозяйство), %	5.2	5.7	7.7
Сальдированный финансовый результат, млн руб.	-3769	-998	-1499
Темп изменений к предыдущему году, %:			
— лесовосстановление	106.0	115.0	101.7
– общий запас древесины	99.7	100.2	99.3
— удельный вес убыточных лесозаготовительных предприятий	0.86	0.96	0.68
Место в РФ:			
— производство необрезной древесины		3	1
— целлюлоза		10	2
— бумага		10	33
— картон		—	3
Количество баллов с учетом валентности		0	3

Одним из критериев экологичности является снижение ущерба от лесных пожаров. Основой для выработки рекомендаций по его минимизации является определение фактической величины ущерба. По действующей инструкции [2] потери лесного хозяйства определяются не в полном объеме. В их перечень необходимо включить ущербы от загрязнения воздушной среды продуктами горения, повреждения недревесных ресурсов и др. В результате ущерб может увеличиться, по нашим расчетам, до 300 %.

В целях обеспечения перехода отраслей лесного комплекса к эффективному развитию следует:

- усовершенствовать систему управления лесным хозяйством;
- внести некоторые дополнения в методику составления отраслевой отчетности;
- создать условия для кадрового обеспечения отрасли;
- реализовывать инвестиционные проекты, которые позволят вовлечь в использование мягколиственные насаждения, низкосортную древесину, а также лесосечные отходы.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Мазуркин П. М.* Какой будет мировая лесная политика // Лесное хозяйство. 2013. № 5. С. 27—29.
2. *Об исчислении* размера вреда, причиненного лесам вследствие нарушения лесного законодательства / Постановление правительства РФ от 08.05.07 № 273.
3. *Регионы* России. Социально-экономические показатели / М.: Росстат, 2012. С. 992.
4. *Стратегия* социально-экономического развития Сибири / Распоряжение правительства РФ от 05.07.2010 № 1120-р.

***

УДК 630*182.47:630*561.1

СТРУКТУРА И ПРОДУКТИВНОСТЬ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В РАЗНОГУСТОТНЫХ МОЛОДНЯКАХ ЕЛИ СИБИРСКОЙ ИСКУССТВЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

И. А. ГОНЧАРОВА, Р. С. СОБАЧКИН

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Изучен видовой состав напочвенного покрова в разногустотных 25-летних культурах ели сибирской в подзоне южной тайги Средней Сибири (Красноярский край). Определены парцеллярная структура и общее проективное покрытие напочвенного покрова. Проанализировано изменение биоразнообразия, проективного покрытия, парцеллярной структуры и фитомассы травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов с густотой древостоя.

Видовой состав, обилие и проективное покрытие живого напочвенного покрова в лесных сообществах определяются комплексом экотопических и биотопических факторов, среди которых большое значение имеет качественный и количественный состав древостоя.

Анализу густоты естественных и искусственных ценозов и оценке ее влияния на таксационные показатели и продуктивность древостоя посвящено достаточно много работ [2, 4, 6, 7, 10, 11]. В меньшей степени изучены вопросы влияния густоты древостоя на видовой состав и структуру напочвенного покрова [1, 3].

В задачи исследования входило: 1) установление основных тенденций изменения видового разнообразия, общего проективного покрытия и фитомассы напочвенного покрова; 2) сравнительная оценка парцеллярной структуры напочвенного покрова в разногустотных ценозах.

Исследования проводились на 25-летних культурах ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), созданных в 1982 г. сотрудниками Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН под руководством А. И. Бузыкина в подзоне южной тайги (Большемуртинский лесхоз Красноярского края) на серых лесных почвах в однородных лесорастительных условиях с использованием 18 вариантов густоты (от 0.5 до 128 тыс. шт./га), т. е. крайние варианты густоты различались в 256 раз.

Исследования разногустотных посадок ели сибирской проводились по общепринятым методикам. Основные таксационные характеристики еловых ценозов приведены в табл. 1.

Таблица 1. Основные таксационные показатели 25-летних еловых молодняков

Номер секции	Расстояние между сеянцами, м	Начальная густота, тыс. шт./га	Фактическая густота, тыс. шт./га	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Стволовой запас, $м^3$/га	Сумма площадей поперечных сечений, $м^2$/га	Относительная полнота
1	4.47	0.5	0.3	16.8	10.0	36.2	5.9	0.2
2	3.65	0.8	0.5	14.2	11.3	50.0	7.4	0.3
3	3.16	1.0	0.5	13.2	8.9	36.5	6.4	0.3
4	2.58	1.5	0.7	13.8	9.7	63.8	10.6	0.4
5	2.24	2.0	1.1	11.5	9.5	69.5	11.6	0.5
6	1.83	3.0	1.8	9.8	9.3	78.4	13.4	0.6
7	1.58	4.0	2.8	8.9	8.8	98.8	17.3	0.8
8	1.29	6.0	2.4	9.2	9.1	93.5	15.9	0.7
9	1.12	8.0	4.1	8.8	9.5	149.6	24.8	1.0
10	1.00	10.0	4.5	9.1	9.9	182.5	29.3	1.2
11	0.91	12.0	5.3	9.5	10.5	284.8	44.1	1.8
12	0.79	16.0	6.8	8.5	9.9	239.2	38.0	1.6
13	0.64	24.0	8.5	7.5	9.7	230.3	37.4	1.6
14	0.56	32.0	17.5	6.3	9.4	331.3	55.3	2.3
15	0.46	48.0	18.2	6.3	9.1	336.4	56.1	2.4
16	0.4	64.0	32.0	4.6	8.2	294.0	54.0	2.5
17	0.32	96.0	26.7	5.2	8.5	322.2	56.0	2.5
18	0.28	128.0	24.7	5.7	10.1	403.6	62.4	2.5

Для характеристики травяно-кустарничкового покрова на каждой пробной площади выполнено общее геоботаническое описание. Составлены списки видов с указанием их проективного покрытия. Изучение парцеллярного строения фитоценозов включало определение доли в общем сложении фитоценоза. Внутри парцелл определяли видовой состав, проективное покрытие отдельных видов и их высоту. Названия парцелл давалось по соответствующим доминантам. Под парцеллой мы понимаем структурную часть фитоценоза, включающую основные ярусы и выделяемую по плотности населения доминантов и особенностям микросреды обитания [8].

Кластерный анализ проводился на основе таксационных показателей молодняков и данных по видовому составу напочвенного покрова. Перед вычислением евклидова расстояния была проведена трансформация данных, имеющих разную размерность, через нормированное отклонение (t). Анализ показал разделение всех секций на две группы. В первую группу вошли молодняки со сравнительно малой густотой — «низкогустотные» молодняки (1—8 секции), где фактическая густота варьирует от 0.3 до 2.4 тыс. шт./га, вторую группу составляют «высокогустотные» молодняки (9—18 секции) с густотой 4.1—24.7 тыс. шт./га.

В изученных молодняках ели сибирской произрастает 42 вида сосудистых растений, 9 видов мхов и один вид лишайника. В наиболее простом случае видовое разнообразие измеряется количеством видов на единицу площади [5]. Под пологом изучаемых нами «низкогустотных» молодняков ели сибирской

насчитывается 10—23 видов растений травяно-кустарничкового яруса и 1—8 видов мохово-лишайникового яруса (рис. 1). В «высокогустотных» молодняках видовое разнообразие минимально: 1—8 видов растений травяно-кустарничкового яруса и 0—3 вида мохово-лишайникового яруса. Отмечена отрицательная корреляция количества видов растений травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов с густотой древостоя ($R = 0.73$ для сосудистых растений и $R = 0.58$ для растений мохово-лишайникового покрова, $P < 0.05$).

Рисунок 1. Видовое разнообразие в ельниках: 1 — сосудистые растения, 2 — мхи и лишайники

Общее проективное покрытие (ОПП) видов (как под пологом, так и в окнах) уменьшается с густотой древостоя (рис. 2). Коэффициент корреляции ОПП с густотой ценоза в биогруппах ели составляет 0.51, а в окнах полога — 0.67 ($P < 0.05$). В наиболее редких насаждениях (0.3—0.5 тыс. шт./га — секции 1—3) ОПП под пологом (в биогруппах ели) составляет 40—50 %, тогда как в окнах ОПП достигает 90—100 %. В древостоях с густотой 0.7—4.1 тыс. шт./га (секции 4—9) ОПП под пологом варьирует в пределах 1—20 %, в окнах — 35—75 %. Причем четкой зависимости уменьшения ОПП с густотой в данных пределах густоты древостоя нет. Основную роль играет размещение деревьев. При равномерном распределении деревьев (при отсутствии окон в пологе) в насаждениях с меньшей густотой древостоя ОПП меньше, чем при наличии окон, хотя общая густота древостоя больше. При густоте древостоя 4.5 тыс. шт./га и более ОПП травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов не превышает 1 %.

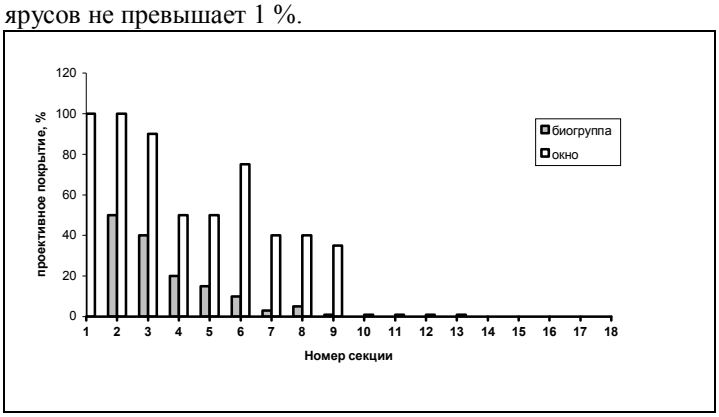


Рисунок 2. Общее проективное покрытие в разногустотных ельниках

В структуре разногустотных молодняков ели сибирской можно выделить две группы парцелл. Первая — под пологом древостоя и вторая — в окнах полога древостоя (табл. 2). Каждая из этих групп парцелл имеет свои особенности. Под пологом «высокогустотных» ценозов формируются разнотравно-зеленомошные и мертвопокровные парцеллы. В окнах полога древостоя формируются крупнотравно-злаковая (высота 1.0—1.3 м), разнотравно-злаковая (высота 0.1—0.7 м) и хвощово-разнотравная (высота 0.2—0.6 м) парцеллы.

Проективное покрытие и встречаемость большинства видов с густотой древостоя уменьшаются (коэффициент корреляции варьирует от 0.51 до 0.82, $P < 0.05$). Виды, входящие в состав различных парцелл и не являющиеся доминантами, отличаются тем, что их проективное покрытие невелико, и оно, так же, как и встречаемость, существенно не изменяется в зависимости от густоты ценоза (в рамках «низкогустотных» секций).

Таблица 2. Основные описательные статистики морфометрических показателей лиственничного древостоя

Название парцеллы	Занимаемая парцеллой площадь (%) для секций																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Мертвопокровная	0	0	0	5	5	5	20	30	50	95	99	100	99	100	100	100	100	99
Разнотравно-зеленомошная	5	0	0	10	5	5	0	5	10	5	1	0	1	0	0	0	0	1
Крупнотравно-злаковая	10	10	15	5	5	10	5	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Разнотравно-злаковая	60	60	80	60	75	75	70	55	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Хвощово-разнотравная	25	30	5	20	10	5	5	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Наибольшее проективное покрытие мхов отмечается в средних по густоте молодняках (0.7—4.1 тыс. шт./га), где создаются оптимальные для них условия (не такая сильная конкуренция с сосудистыми растениями, как при меньшей густоте древостоя, но и не настолько высокая густота древостоя, при которой опад хвои препятствует развитию мохово-лишайникового покрова). Другими авторами были показаны сходные закономерности: уменьшение проективного покрытия мхов при снижении освещенности и увеличении количества опада [9].

При анализе продуктивности травяно-кустарничкового яруса установлено резкое отличие двух типов молодняков («низкогустотные» и «высокогустотные»). Как и следовало ожидать, наибольшая масса (120.2—138.4 г/м^2) растений травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов отмечена в наиболее разреженных секциях (1—3) с густотой древостоя 0.3—0.5 тыс. шт./га. При указанной густоте древесного яруса отмечена не столько лесная, сколько типично луговая растительность. В секциях 4—8 с густотой древостоя 0.7—2.4 тыс. шт./га фитомасса напочвенного покрова колеблется в пределах 28.0—92.6 г/м^2. В секциях с густотой древостоя выше 4.1 тыс. шт./га фитомасса растений минимальна и варьирует незначительно (0.1—5.1 г/м^2).

Таким образом, разногустотные молодняки ели сибирской существенно различаются по составу, структуре и фитомассе напочвенного покрова. С увеличением густоты древостоя достоверно уменьшается видовое разнообразие, проективное покрытие живого напочвенного покрова, изменяется парцеллярная структура. При густоте древостоя 4.5 тыс. шт./га и более напочвенный покров представлен мертвопокровной парцеллой, и его общее проективное покрытие не превышает 1 %. В насаждениях с густотой древостоя 0.7—4.1 тыс. шт./га видовое разнообразие, общее проективное покрытие и фитомасса напочвенного покрова определяются не столько густотой древостоя, сколько наличием крупных окон в древесном пологе.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Банникова И. А.* Влияние древесной и кустарниковой растительности на развитие нижних ярусов лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1967. 103 с.
2. *Вагин В. А.* Моделирование оптимальной густоты еловых древостоев // Лесная пром-сть. 1996. № 1. С. 28—32.
3. *Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С.* Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 400—410.
4. *Мартынов А. Н.* Густота культур хвойных пород и ее значение // Лесные культуры, защитное лесоразведение, лесомелиорация. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1974. 60 с.
5. *Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
6. *Петров Н. П.* Дифференциация еловых молодняков искусственного происхождения // Сб. науч. тр. ВНИИ лесоводства и механизации лесного хоз-ва. М., 1992. С. 110—112.
7. *Разин Г. С., Рогозина В. П.* Модели роста древостоев еловых культур различной густоты // Экологические основы воспроизводства хвойных лесов Прикамья. Пермь: Пермский гос. ун-т, 1990. С. 82—92.
8. *Реймерс Н. Ф.* Популярный биологический словарь. М., 1991.
9. *Тархова Т. Н., Ипатов В. С.* Влияние освещенности и опада на развитие некоторых мхов // Экология. 1975. № 1. С. 58—65.
10. *Усеня В. В., Шиманский П. С., Копытков В. В.* Влияние густоты посадки культур ели на выход баланса // Тез. докл. II всеросс. науч.-техн. конференции «Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов». М.: Изд-во Московского лесотехн. ин-та, 1991. С. 64—65.
11. *Hozumi K.* Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands // Bot. Mag. Tokyo., 1980. V. 93. № 1030. P. 149—166.

***

УДК 630*907.11

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЛЕСОВ В ЦЕЛЯХ РЕКРЕАЦИОННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ В КРАСНОЯРСКОМ КРАЕ НА ПРИМЕРЕ ПРИРОДНОГО ПАРКА «ЕРГАКИ»

И. В. ГРЯЗИН

КГБУ «Дирекция природного парка «Ергаки», с. Ермаковское, Россия

АННОТАЦИЯ

В статье отражены основные нормативные акты, регулирующие рекреационную деятельность в лесах. Дается характеристика природного парка «Ергаки». Определены основные виды туристической деятельности в парке. Описаны мероприятия, проводимые КГБУ «Дирекция природного парка «Ергаки» в целях создания условий для развития туризма в природном парке «Ергаки». Освещены проблемные вопросы.

Согласно Лесному кодексу РФ одним из видов использования лесов является осуществление рекреационной деятельности [1]. Рекреационный (от лат. *recreatio* — восстановление) в буквальном смысле означает «предназначенный для отдыха, для восстановления сил».

Действующее законодательство определяет рекреационную деятельность как организацию отдыха, туризма, физкультурно-оздоровительной и спортивной деятельности.

Рекреационные ресурсы лесов составляют важнейшую часть природного потенциала Красноярского края. Опыт их использования для рекреационной деятельности в природном парке «Ергаки» является чрезвычайно интересным с учетом того, что природный парк «Ергаки» является наиболее развитой в Красноярском крае лесной территорией, используемой в рекреационных целях.

Природный парк «Ергаки» — исторически сложившийся туристический объект, имеющий уникальные природные комплексы с богатым биоразнообразием, завоевавший популярность у населения края и за его пределами. Наличие федеральной трассы М-54 обеспечило доступность к рекреационным объектам, а разнообразие природных ландшафтов сделало эту территорию перспективной для развития рекреации и самых различных направлений туризма.

Наиболее распространенными видами туристической деятельности в парке являются пешие маршруты по живописным таежным и горным местам, развит горнолыжный спорт, организуются велотуры. Развит альпинизм и горный туризм. В горной части территории проложены маршруты на большинство вершин. Маршруты классифицированы и внесены в государственный реестр квалификационных маршрутов по альпинизму и горному туризму. Еще одно направление, характерное для территории парка, — это сплав по горно-таежным рекам Ус и Оя. Катание на снегоходах в парке осуществляется в районе горнолыжных баз, в хозяйственной зоне парка. Здесь в зимнее время крупные животные, в частности, дикие копытные, отсутствуют, и подобная деятельность как фактор беспокойства не является угнетающей.

Динамика туристического потока показывает тенденцию к увеличению. Так, за 2011 год официально зарегистрировано 16 776 человек, за 2012 год — 29 477 человек, за 2013 год — 38 211 человек. По экспертной оценке специалистов природного парка, официальную регистрацию проходят 50—60 % посетителей парка.

Говоря о плюсах развития туризма в природном парке «Ергаки», нельзя не отметить достаточно мягкие климатические условия, поскольку он расположен на юге Красноярского края, и тот факт, что центральная часть парка является «бесклещевой» зоной.

Природный парк «Ергаки» расположен на территории Ермаковского и Каратузского районов и включает в себя федеральные земли государственного лесного фонда КГБУ «Ермаковское лесничество», КГБУ «Усинское лесничество», КГБУ «Каратузское лесничество», земли транспорта Управления автомобильной магистрали М-54 «Енисей», иные земли, расположенные в пределах границ природного парка.

Общая площадь парка составляет 342 873 гектара. Парк разделен на 4 функциональные зоны: зона особой охраны — 54 200 га (16 %); зона традиционного природопользования — 108 530 га (32 %); рекреационно-туристическая зона — 171 300 га (50 %); хозяйственная зона — 8843 га (2 %).

В соответствии со ст. 41 Лесного кодекса РФ земли лесного фонда предоставлены природному парку «Ергаки» в постоянное бессрочное пользование для осуществления рекреационной деятельности. Получены соответствующие свидетельства о государственной регистрации права.

Согласно Положению «Об особо охраняемой природной территории краевого значения — природного парка «Ергаки» [2] одной из основных целей организации природного парка является создание условий для регулируемого туризма и отдыха, в том числе для развития физической культуры и спорта, и сохранение рекреационных ресурсов.

Фактически рекреационная деятельность с изъятиями, определенными Положением [2] природного парка «Ергаки», возможна во всех функциональных зонах парка, кроме зоны особой охраны.

Схемой территориального планирования особо охраняемой природной территории краевого значения — природного парка «Ергаки», утвержденной Постановлением правительства Красноярского края от 02.11.2010 № 531-п [3], утверждены площадки планируемого размещения зданий и сооружений в соответствии с разработанной планировочной структурой с целью последующего предоставления инвесторам всех видов собственности прав на создание объектов рекреационно-туристического и вспомогательного назначения. Капитальное строительство сосредоточено в хозяйственной зоне парка.

В настоящее время на территории парка функционирует 9 туристических баз. Субъекты, владеющие базами, арендуют участки лесного фонда, осуществляя весь комплекс рекреационных услуг, от горнолыжного туризма до пеших маршрутов. В соответствии с действующим законодательством владельцы баз обязаны соблюдать режим парка, согласовывать с дирекцией парка рекреационно-туристическую деятельность. Договоры аренды лесного фонда обязывают базы соблюдать природоохранный режим. Таким образом, ответственность за сохранность природных комплексов

распространяется не только на территории арендованных базами лесных участков, но и на прилегающие к ним угодья.

Мероприятия, осуществляемые в целях создания условий для развития экологического туризма в природном парке «Ергаки», определяются государственным заданием и уставом учреждения — Краевого государственного бюджетного учреждения «Дирекция природного парка «Ергаки», непосредственно управляющего парком, которое осуществляет следующие виды деятельности:

- выполнение мероприятий по сохранению природных комплексов, охране животного мира и среды обитания (осмотр, охрана, уборка мусора, противопожарные мероприятия);
- оборудование мест отдыха, туристических стоянок;
- обустройство экологических троп, туристических маршрутов;
- обеспечение деятельности визит-центра и проведение мероприятий с посетителями;
- разработка экскурсионных программ и проведение экскурсий.

Первозданность природы, возможность встречи с животными, богатство растительного мира — факторы, привлекающие туристов в природный парк «Ергаки». И сохранение уникальных природных комплексов, среды обитания животных является одной из главных задач сотрудников парка, осуществляющих постоянные рейды, осмотры, принимающих меры по недопущению пожаров. Огромных усилий требует уборка мусора.

К рекреационной инфраструктуре самого природного парка относятся различные объекты, а именно: визит-центр, информационные центры «Тушканчик», места отдыха, пикниковые точки, туристическая стоянка, экологические тропы.

В июне 2012 года введен в строй «Визит-центр природного парка «Ергаки», где посетители проходят регистрацию, знакомятся с историей парка, особенностями его геологического строения, флорой, фауной. Информацию о парке можно почерпнуть из 3-D ландшафтной карты парка, информационного киоска, буклетов и бюллетеней «Жемчужина Саян», издаваемых дирекцией парка. Организовываются и проводятся экскурсии, инструктажи по правилам безопасного поведения на территории парка, эколого-просветительские мероприятия. Осуществляются оказание сопутствующих туристических услуг, продажа сувенирной продукции. За 2012 г. зарегистрировано более 3000 посетителей визит-центра, за 2013 год — около 6000.

Силами дирекции парка в последние годы оборудованы две площадки отдыха: «Ручей Горный» и «Каменный городок» и туристические стоянки на территории парка. Данные объекты представляют собой отсыпанную спланированную территорию, на которой находятся беседки со скамейками, кострище и туалет с септиком, а стоянка на оз. Светлом состоит из деревянных настилов для установки палаток, летней кухни, беседки, бани и туалетов, которые соединены меж собой деревянными мостками. В местах традиционных стоянок посетителей парка вдоль дорог, проходящих по территории парка, обустроено десять небольших мест отдыха с оборудованным кострищем и лавочками.

КГБУ «Дирекция природного парка «Ергаки» осуществляет экскурсионное обслуживание посетителей парка. В настоящее время действуют три пешеходных экскурсионных маршрута: на Висячий камень, «Тропа сибирского охотника», на Каменный городок. Два последних маршрута проходят по экологическим тропам с тем же названием.

Прохождение огромного людского потока неизбежно ведет к деградации природных комплексов в местах наиболее популярных туристических маршрутов. Единственной мерой, которая позволяет снизить нагрузку, является обустройство экологических троп. Здесь главная цель дирекции парка — четко определить маршрут туристов к наиболее популярным местам, минимизирующий ущерб окружающему ландшафту. Посетитель парка должен пройти по оборудованной покрытием тропе, почерпнув при этом знания об окружающей природе из информационных аншлагов, имея возможность отдохнуть по пути в местах привалов. В настоящий момент на территории парка обустроено 1,8 км экологических троп, протяженность которых увеличивается ежегодно не менее чем на 500 м. Развитие сети экологических троп заложено в проекте освоения лесов КГБУ «Дирекция природного парка «Ергаки».

Парк стал играть важную социальную роль на юге Красноярского края. Огромная масса туристов с их спросом на проживание, питание, сувениры, предметы обихода и т. п. является важным экономическим фактором Ермаковского района. Более 300 человек работают в различных организациях на территории парка. Сбор грибов, ягод, шишек кедра, лекарственных растений является важным подспорьем для местных жителей. Местному населению на территории парка (кроме зоны особой охраны) разрешается охота на согласованных с дирекцией природного парка участках. Согласно законодательству [4, 7] выдача разрешений на добычу охотничьих ресурсов осуществляется дирекцией природного парка. В настоящее время на территории парка охоту осуществляют 32 местных охотника, которые являются фактически внештатными инспекторами парка. С ними заключаются договоры, закрепляющие обязательства охотников по выполнению природоохранного законодательства. Будучи заинтересованными и не желая потерять возможность законного промысла на территории парка,

охотники активно обмениваются с работниками парка информацией о состоянии ресурсов, не допускают на своих участках браконьерства.

Основными проблемами развития туризма в парке «Ергаки», на наш взгляд, являются следующие:

- **Деградация природных систем.** Увеличение туристического потока приводит к обеднению флористического состава растительных сообществ, снижению биопродуктивности экосистем, засорению территории и водоемов, нарушению почвенно-растительного покрова и др.;
- **Отсутствие экологической культуры.** Пренебрежение нормами экологического права, некорректное поведение туристов на природе;
- **Слабое развитие экологической инфраструктуры.** Отсутствие широкой сети обустроенных экологических троп, достаточных мест отдыха;
- **Малое количество специализированных туроператоров**. Туроператоров, занимающихся экологическим, познавательным туризмом, недостаточно. Мало и специалистов в области организации природно ориентированного туризма;
- **Недостаточно развитая правовая база**. Использование лесов с целью туризма в природном парке возможно лишь в рамках рекреационной деятельности, что регулируется Федеральным законом от 14.03.1995 № 33-ФЗ «Об особо охраняемых природных территориях» [6], ст. 41 Лесного кодекса РФ, «Правилами использования лесов для осуществления рекреационной деятельности», утвержденными приказом Рослесхоза от 21.02.2012 № 62 [5], «Положением об особо охраняемой природной территории краевого значения — природном парке «Ергаки». Полномочия государственных инспекторов природного парка существенно ограничены по сравнению с полномочиями инспекторов заповедников и национальных парков и не позволяют в полной мере реагировать на нарушения режима особо охраняемой природной территории.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Лесной* кодекс Российской Федерации» от 04.12.2006 № 200-ФЗ // Собрание законодательства РФ. 11.12.2006. № 50. Ст. 5278.
2. *Постановление* правительства Красноярского края от 30.12.2008 № 284-п «О внесении изменений в Постановление Совета администрации Красноярского края от 04.04.2005 № 107-п «Об образовании особо охраняемой природной территории — природного парка краевого значения «Ергаки» (вместе с «Положением об особо охраняемой природной территории краевого значения — природном парке «Ергаки») // Ведомости высших органов государственной власти Красноярского края. № 75 (296). 31.12.2008.
3. *Постановление* правительства Красноярского края от 02.11.2010 № 531-п «О схеме территориального планирования особо охраняемой природной территории краевого значения — природного парка «Ергаки» // Ведомости высших органов государственной власти Красноярского края. № 61 (432). 07.12.2010.
4. *Приказ* Минприроды РФ от 23.04.2010 № 121 «Об утверждении порядка выдачи разрешений на добычу охотничьих ресурсов и формы бланка разрешения на добычу охотничьих ресурсов» // Российская газета. № 138. 25.06.2010.
5. *Приказ* Рослесхоза от 21.02.2012 № 62 «Об утверждении Правил использования лесов для осуществления рекреационной деятельности» // Российская газета. № 79. 11.04.2012.
6. *Федеральный* закон от 14 марта 1995 г. № 33-ФЗ «Об особо охраняемых природных территориях» // Собрание законодательства РФ. 20.03.1995. № 12. Ст. 1024.
7. *Федеральный* закон от 24.07.2009 № 209-ФЗ «Об охоте и о сохранении охотничьих ресурсов и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации» // Собрание законодательства РФ, 27.07.2009. № 30. Ст. 3735.

***

УДК 630*581.524.343+565.2

ВОЗДЕЙСТВИЕ ЛЕСОХОЗЯЙСТВЕННОЙ ФРАГМЕНТАЦИИ НА НАСЕЛЕНИЕ ЖИВОТНЫХ (КРАТКИЙ ОБЗОР)

А. В. ГУРОВ, А. С. ШИШИКИН

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В кратком обзоре показано, что воздействие лесохозяйственной фрагментации (слабой, средней, значительной) может иметь самые различные последствия для формирования населения животных. Оно проявляется через абиотические, а также прямые и косвенные биологические краевые эффекты, связанные с возникновением пограничных условий и местообитаний в ранее более или менее однородной экологической обстановке. Как положительные, так и отрицательные последствия этого воздействия следует углубленно изучать и учитывать при разработке адекватных методов ведения хозяйства.

Естественная ландшафтная структура обусловлена мозаикой почвогрунтовых условий, связанных с геоморфологическим строением территории и историей формирования растительности, вызванной деятельностью природных сукцессионных факторов (пожаров, вредителей, ветровалов и пр.). Антропогенное воздействие нарушает эти пространственные закономерности во временном аспекте, не изменяя основной, коренной структуры местообитаний [14, 21, 25]. В зависимости от форм лесохозяйственного воздействия и типа вырубок (концентрированные, сплошные лесосечные, выборочные) фрагментация проявляется на уровне изменения видового состава доминантной группы, динамики численности, сезонного распределения. Хорошо разработана методика изучения биоценозов и получено много различных результатов на границе леса и открытых участков, где ведущим фактором, определяющим население животных, являются метеоусловия и прежде всего — изменение освещенности [3, 4, 9]. Установлено, что опушечный эффект проявляется на расстояние высоты дерева в обе стороны от границы лес — поляна [8]. С зоологической точки зрения опушка — это фрагмент общего местообитания вида. Его освоение и значение определяются возможностями пространственного освоения в разном временном режиме (цикле): суточном, декадном (погодном), сезонном, годичном, многолетнем. В зависимости от видовой доступности участков определяется экологическая емкость территории, и в этом случае значение фрагментации определяется не метеоусловиями, а зоологическим фактором пространственного освоения [7, 12, 21]. При этом важно знать сукцессионные тренды после лесохозяйственного воздействия, скорость реакции видов на изменение среды, эффект запаздывания, наложения и взаимовлияния видов антропогенных комплексов. Для анализа воздействия лесной фрагментации на население животных необходимо разрабатывать динамические классификационные схемы соответствия форм и уровней фрагментации с видовыми показателями пространственных экологических требований (кормовых, защитных, гнездовых) [8].

Лесохозяйственная фрагментация территории не требует особых комментариев [11, 16, 22]. Ясно, что в самом приближенном варианте территории, обеспеченные лесными ресурсами, автоматически попадают в разряды сильно-, средне- и слабофрагментированных [13]. Такое подразделение имеет четкое практическое направление с точки зрения человеческой деятельности. Однако естественная среда в принципе негомогенна и представляет собой мозаику относительно однородных участков с естественными же границами между ними [11, 15]. В плане лесной экологии ситуацию великолепно отражает указание на то, что «a forest that is not continuous is fragmented» («несплошной лес — фрагментированный лес») [27]. И тогда можно принимать во внимание более дробную классификацию антропогенной фрагментации, когда начальным этапом считается появление дорог, следующим — организация хозяйства на изолированных участках, соединенных дорогами. Затем идет собственно фрагментация территории с чередованием лесопокрытых и открытых хозяйственных выделов и, наконец, мозаика мелких участков леса и лесных полезащитных полос, вкрапленных в общую картину [25]. Еще более дробное деление может определяться появлением в ранее сплошном пологе «отверстий» от вывалившихся старых деревьев с выворотнями, образующими специфическую микроструктуру, и т. д. Понятно, что должен приниматься в расчет масштаб рассмотрения. Указывается, что сплошные вырубки создают в лесах границы, сходные с таковыми от крупных катастрофических явлений, вроде штормовых вывалов, пожарищ и затоплений [15, 23]. Весьма примечательно и важно, что независимо от масштабов рассмотрения главным и общим признаком явления фрагментации служит наличие пограничных эффектов, или эффектов кромки [17, 22, 23].

Как правило, хозяйственная («ежедневная») деятельность человека протекает в мезомасштабах, когда можно говорить, например, об опушках, полянах, просеках и вырубках, где эффект кромки проявляется наиболее отчетливо. В целом вырубка древостоев приводит к заметным изменениям окружающей обстановки, включая климатические, почвенные, структурные (состав и структура древостоя) и другие параметры. Уже сами по себе эти изменения оказывают влияние как на сообщества животных в целом, так и на конкретные виды и формы [1, 3, 12].

Ясно, что рубки различного типа (сплошные, условно выборочные, выборочные) по-разному воздействуют на распределение и активность организмов, что отражается на проявлениях эффектов кромки и их хозяйственном значении. Прежде всего эти эффекты грубо подразделяются на а) абиотические, б) прямые и в) непрямые биологические (мы именуем их ситуационными) [22]. К абиотическим, например, относятся изменения локального микроклимата и освещенности, что может быть ответственно за более или менее постоянную урожайность приопушечных растений, включая такие важные компоненты, как ягодные кустарники [2]. Внезапное подсыхание почвы в приграничных полосах вырубок ведет к стрессу корневых систем деревьев, благоприятствуя их ускоренному расшатыванию, ослаблению и даже вывалу [23]. Прямое биологическое воздействие может выражаться в физиологических реакциях деревьев, оказавшихся после удаления соседей в более благоприятных растительных условиях и заметно повышающих свою урожайность: регулярное семеношение, возрастание числа плодов и шишек. В отношении животных при внимательном рассмотрении наиболее важной и показательной является ситуационная составляющая краевых эффектов. Прежде всего это

проявляется в возрастании возможностей передвижения (миграции, поиск половых партнеров, уход и укрытие от хищников и пр.), а также в повышении обеспеченности кормами (урожайность, доступность, разнообразие и т. д.). К сожалению, этот интереснейший раздел экологии изучен еще крайне недостаточно. Чрезвычайно мало конкретных данных по распределению крупных и среднего размера млекопитающих [4, 8, 18, 28], хотя известно, конечно, например, что в ходе сукцессии на вырубках хвойных древостоев копытные в изобилии обеспечиваются травяными и веточными кормами, малодоступными под пологом леса. Косуля, будучи в основном лесостепным животным, проникает по вырубкам в таежную зону, где под влиянием эффекта кромки хотя бы временно получает благоприятные возможности кормежки на открытых участках с последующим относительно безопасным отдыхом в приопушечной полосе. В какой-то степени это отражается и на распределении крупных хищников (волк, росомаха). Согласно нашим собственным исследованиям, заяц-беляк в лесостепной и таежной зонах Средней Сибири вообще может считаться опушечным животным [7]. Все это имеет значение для организации и функционирования охотничьих хозяйств [21].

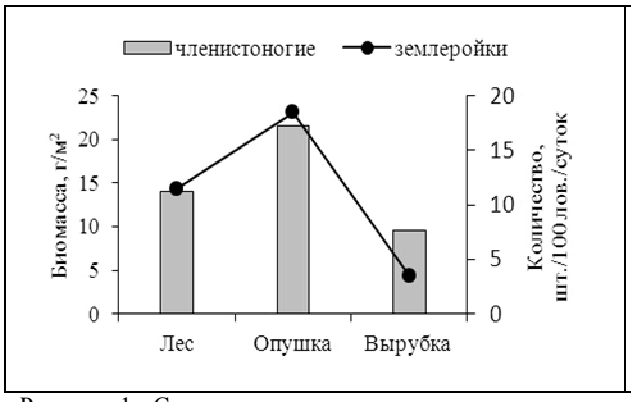


Рисунок 1. Суммарное распределение четырех видов землероек, *Sorex* spp., и биомассы их кормового субстрата (наземных членистоногих) по отношению к опушке [из 6]

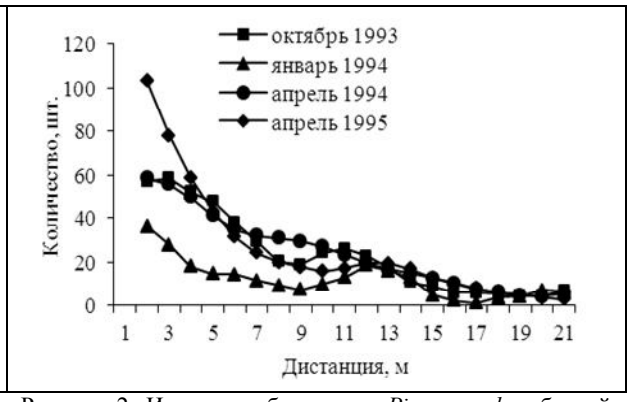


Рисунок 2. Изъятие побегов ели, *Picea excelsa*, белкой обыкновенной, *Sciurus vulgaris*, по отношению к границе леса [из 2]

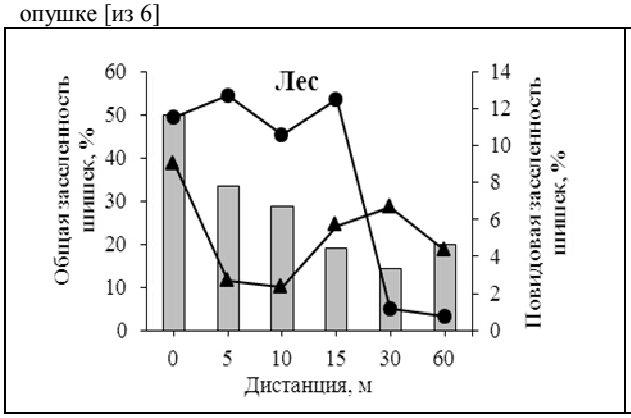


Рисунок 3. Общая заселенность шишек ели, *Picea excelsa*, насекомыми-конофагами и заселенность шишек *Dioractria abietella* и *Zeiraphera ratzeburgiana* (Lepidoptera: Phycitidae, Tortricidae) по отношению к границе леса, Bosco del Cansiglio, Сев. Италия

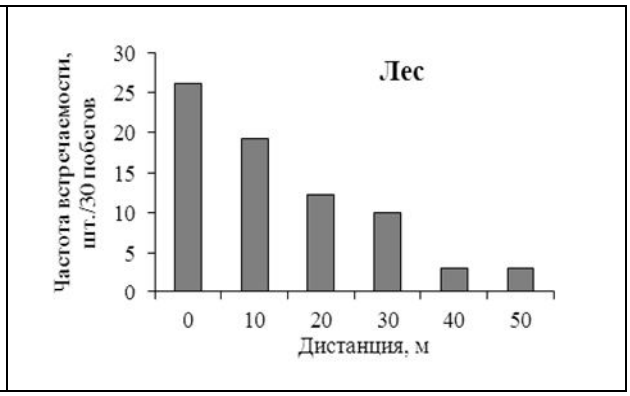
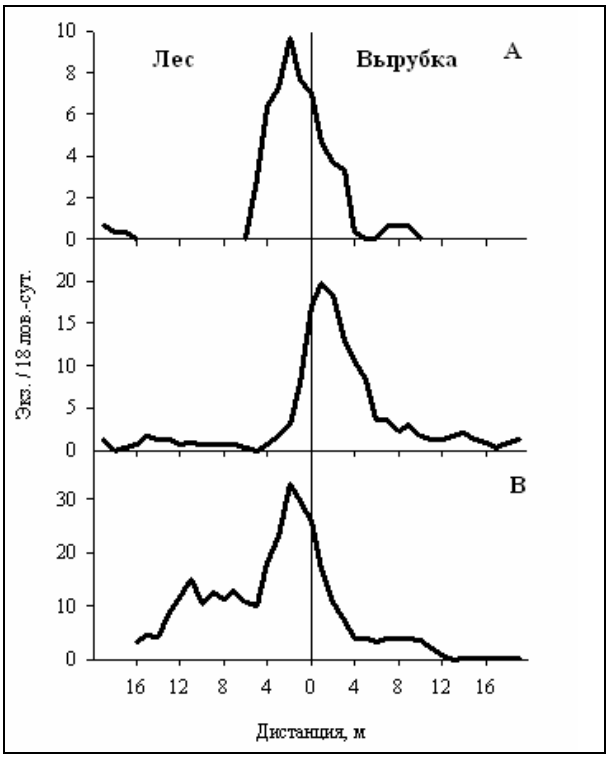


Рисунок 4. Распределение еловой опушенной тли, *Mindarus abietinus* (Homoptera: Aphididae, Mindarinae), на подросте пихты белой, *Abies alba*, по отношению к границе леса. Les Ayes, Briançon, Франция [из 13]

Конечно, в силу совершенно очевидных обстоятельств довольно плотно изучалось ситуационное воздействие краевого эффекта на экологию мелких млекопитающих и насекомых. Без сомнения, в этом случае первостепенное значение принимает возрастание защитных свойств приграничных местообитаний на вырубках с одновременным повышением обеспеченности кормом. Например, обилие беспозвоночных на опушке отвечает за распределение питающихся ими землероек (рис. 1) [6, 18]. Повышенная численность птиц и мышевидных грызунов определяет возрастающую представленность, поведение и обилие мелких хищников [10, 11, 19]. Регулярное семеношение и повышенная урожайность хвойных ведет к предпочитаемости приопушечных биотопов белкой (рис. 2) [2]. Это же ответственно за распределение конофагов, трофически напрямую связанных с наличием шишек (рис. 3). Физиологическое состояние деревьев влияет на структуру популяций насекомых-дендрофагов, повышающих численность на краевых деревьях (рис. 4) [14]. В то же время это может вести и к нежелательным в целом положительным реакциям экономически важных видов. Например, таких



короедов, как *Tomicus piniperda*, *Ips typographus* и *Pityogenes chalcographus* [23]. Следует ожидать в принципе и вспышек массового размножения насекомых-дефолиантов [5, 20]. Среди обитателей подстилки же превалирует тенденция к резкому повышению численности потенциально полезных хищных видов (рис. 5).

Краткий обзор показывает, что лесохозяйственная фрагментация лесопокрытых территорий может иметь самые разнообразные и даже контрастные [24] как отрицательные, так и положительные последствия для организации и представленности животных сообществ. В плане развития и ведения экологически обоснованного лесного хозяйства [26] эта проблематика, безусловно, требует более внимательного отношения и углубленного изучения.

Рисунок 5. Распределение стафилина *Ziras humeralis* (Col., Staphilinidae) (Briançon, Франция) (**А**), жужелицы *Pterostichus burmeisteri* (Col., Carabidae) (**Б**) и подстилочных клещиков Acarina, Parasitiformes (**В**) вдоль трансект, пересекающих границу леса (Bosco del Cansiglio, Сев. Италия)

ЛИТЕРАТУРА

1. *Арманд Д. Л.* Нам и внукам. М.: Мысль, 1966. 254 с.
2. *Гуров А. В., Гурова Н. Н.* Краевой эффект при зимнем питании белки (*Sciurus vulgaris* L.) в условиях фрагментированного ландшафта // Сибирский лесной журнал. 2014. № 2.
3. *Исаев В. И.* Изменения экологической обстановки в результате сплошной рубки // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. II. Л.: Гидрометеоиздат, 1979. С. 249—257.
4. *Керзина М. Н.* Влияние вырубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М., 1956. С. 217—304.
5. *Плешанов А. С.* Дендрофильные энтомокомплексы Северного Прибайкалья // Членистоногие Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Ирк. госуниверситет, 1980. С. 3—13.
6. *Смурова Т. Г., Смуров А. В.* Некоторые особенности биологии четырех видов землероек р. *Sorex* // Проблемы почвенной зоологии. Матер. V всесоюз. совещ. Вильнюс: Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛитССР, 1975. С. 283—284.
7. *Шишикин А. С.* Заяц-беляк Средней Сибири. Красноярск: Изд-во Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1988. 180 с.
8. *Шишикин А. С.* Ландшафтно-экологическая организация местообитаний лесных охотничьих животных в Сибири: Автореф. дис. … докт. биол. наук. Красноярск, 2006. 44 с.
9. *Юргенсон П. Б.* Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. М.: Лесная пром-сть, 1973. 173 с.
10. *Cervinka J., Salek M., Pavluvcik P., Kreisinger J.* The fine-scale utilization of forest edges by mammalian mesopredators related to patch size and conservation issues in Central European farmland // Biodivers. Conserv. 2011. Vol. 20. P. 3459—3475.
11. *Didham R. K.* An overwiev of invertebrate responses to forest fragmentation // Forests and insects. London: Chapman & Hall, 1997. P. 303—320.
12. *Elton C. S., Miller R. S.* The ecological survey of animal communities: with a practical system of classifying habitats by structural characters // Journal of Ecology. 1954. Vol. 42. P. 460—496.
13. *Gourov A., Torta G., Julien J.* Role of boundaries in the regeneration of fragmented landscape: forest fragmentation in ecologically and economically different regions // Proc. Les Journées du Programme Environnement, Vie et Sociétés: Tendances Nouvelles en Modélisation pour l'Environnement. Paris: CNRS, 1995.
14. *Gurov A. V., Battisti A., Roques A.* Edge effect in the distribution of some conifer aphids across the forest border // Eurasian Entomological Journal. 2010. Vol. 9. N. 4. P. 591—598.
15. *Haila Yr.* Islands and fragments // Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge (UK): Cambridge Univ. Press, 1999. P. 234—264.
16. *Heliölä J., Koivula M., Niemelä J.* Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest — clearcut ecotone // Conservation Biology. 2001. Vol. 15. N. 2. P. 370—377.
17. *Laurance W. F., Yensen E.* Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats // Biological Conservation. 1991. Vol. 55. P. 77—92.
18. *Lidicker Jr. W. Z.* Responses of mammals to habitat edges: an overview // Landscape Ecology**.** 1999. Vol. 14. P. 333—343.

19. *Matlack G. R., Litvaitis J. A.* Forest edges // Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge (UK): Cambridge Univ. Press, 1999. P. 210—233.
20. *Mattson W. J.* Escalating anthropogenic stresses on forest ecosystems: forcing benign plant-insect interactions into new interaction trajectories // Caring for the forest: research in a changing world / Congress Rept. Vol. 2. Finn. IUFRO World Congress, 1996. P. 338—342.
21. *Merriam G.* Important concepts from landscape ecology for game biologists // Wildlife management and land use in open landscapes / Proc. of International Conf. Gibier Faune Sauvage, Game Wildl. 15 (Hors série Tome 2), 1998. P. 525—531.
22. *Murcia C.* Edge effects in fragmented forests: implications for conservation // Trends in Ecology and Evolution. 1995. Vol. 10. P. 58—62.
23. *Peltonen M.* Bark beetles at forest edges: Effects of cuttings on species' occurrence // Reports of Department of Applied Zoology, University of Helsinki, N. 26. Helsinki, 1999. 37 p.
24. *Robinson R. G., Holt R. D., Gaines M. S. et al.* Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation // Science. 1992. Vol. 257. P. 524—526.
25. *Samways M. J.* Insect diversity conservation. New York: Cambridge University Press, 2005. 356 p.
26. *Seymour R. S., Hunter M. L. Jr.* Principles of ecological forestry // Maintain biodiversity in forest ecosystems. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. P. 22—61.
27. *Spies T. A., Turner M. G.* Dynamic forest mosaics // Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1999. P. 95—160.
28. *Voller J.* Managing of edge effects // Conservation biology principles for forested landscapes. Vancouver (Canada): University of British Columbia Press, 1998. P. 315—233.

***

ОБ ИНТРОДУКЦИИ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В АЛТАЙСКОМ КРАЕ

Л. И. КАЛЬЧЕНКО, А. Я. БОНДАРЕВ, Д. С. ФЕДОТОВ, В. И. ДЕРГАЧЕВ, С. В. ОЛЬЧЕНКО

Филиал ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Алтайского края», Барнаул, Россия

АННОТАЦИЯ
Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) — основной вид-образователь широколиственных и хвойно-широколиственных лесов европейской части России и Западной Европы. В условиях предгорий Алтайского края хорошо произрастает как интродуцент.

Введение. Дуб черешчатый — наиболее мощное дерево Северного полушария планеты. Это ценнейшая древесная порода, отличающаяся красивой кроной, высоким качеством древесины и ее долговечностью. Семена дуба, желуди, используют в пищу многие животные, что способствует поддержанию их высокой численности и биоразнообразию экосистем. В Сибири дуб черешчатый прежде не произрастал. В Алтайский край его привезли переселенцы из центральных регионов России в конце XIX — начале XX в. Из первых посадок сохранилось около 30—40 дубов, размещенных единично или небольшими группами в различных районах. Наибольшее количество таких деревьев сосредоточено в окрестностях Барнаула. Они выросли из желудей, завезенных из Саратовской области.

С целью оценки перспектив акклиматизации дуба в 1950-е гг. были созданы опытные посадки в предгорьях Алтая и ряде равнинных районов. За три года в крае было создано около 60 га культур дуба. В малоснежные зимы 1954—1956 гг. в степной зоне все его посадки погибли от вымерзания корней, в лесостепной зоне дубы вымерзли частично. В 1998—2003 гг. в предгорьях у курорта Белокуриха заложено 102 га культур дуба. Результаты посадок 1980-х гг. оказались успешными — дуб акклиматизировался и плодоносит. В настоящее время в лесном фонде края имеется 77 га культур дуба, в том числе 12 га дубняков III класса возраста. Кроме того, 86 га дубовых насаждений расположены в окрестностях городов Белокуриха и Горно-Алтайск [1]. Наблюдения показали, что птицы (сойки) и бурундуки разносят желуди дуба на значительные расстояния, где он также приживается. Климатические условия для существования дуба улучшаются за счет потепления зим.

Третий этап интродукции дуба черешчатого. Возможно, что дубовые леса будут произрастать на юге Западной Сибири. С целью выявления наиболее перспективных потомств от дуба черешчатого из различных географических районов России и Беларуси и сопоставления их адаптаций с потомством плодоносящих дубов Алтайского края в октябре 2013 г. специалисты ЦЗЛ Алтайского края заложили две плантации географических культур дуба черешчатого. В Чеканихинском участковом лесничестве Боровлянского лесничества дуб посеян на площади 0,9 га в кв. 152, выд. 9, в Белоглазовском участковом лесничестве Шипуновского лесничества — на 3,3 га в кв 4 (рис. 1).

Подготовка почвы для посева производилась механизированным способом — бороздами с использованием плуга ПКЛ-70.

Посев семян производился вручную по два желудя в одну лунку, по схеме размещения главной породы полезащитных полос 3—4 м между рядами и 3 м в ряду. Высевали семена, собранные в

Рисунок 1. Размещение в Алтайском крае географических культур дуба черешчатого, созданных в 2013 г.

Белокурихинском, Барнаульском, Лебяжинском и Новичихинском лесничествах Алтайского края, а также семена, собранные в Республике Алтай в Турочакском лесничестве; семена трех популяций Республики Беларусь, собранные в городах Гомель, Солигорск и Мир; семена с пяти нормальных и одного улучшенного насаждения Тульской области; семена с девятнадцати плюсовых деревьев и четырех нормальных насаждений Пензен-ской области; семена с десяти плюсовых деревьев Новго-родской области (рис. 2, 3).

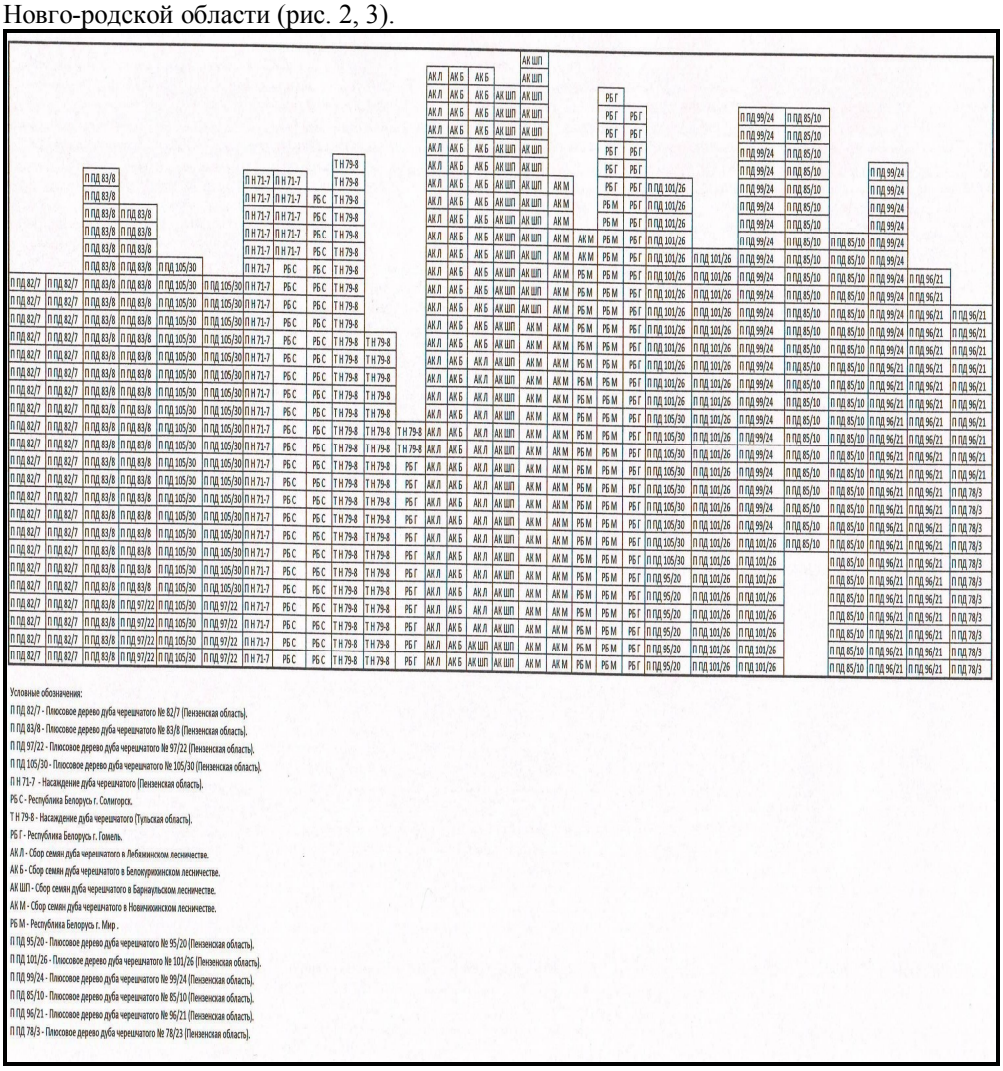


Рисунок 2. Схема размещения посева семян дуба черешчатого в Боровлянском лесничестве, Чеканихинском участковом лесничестве

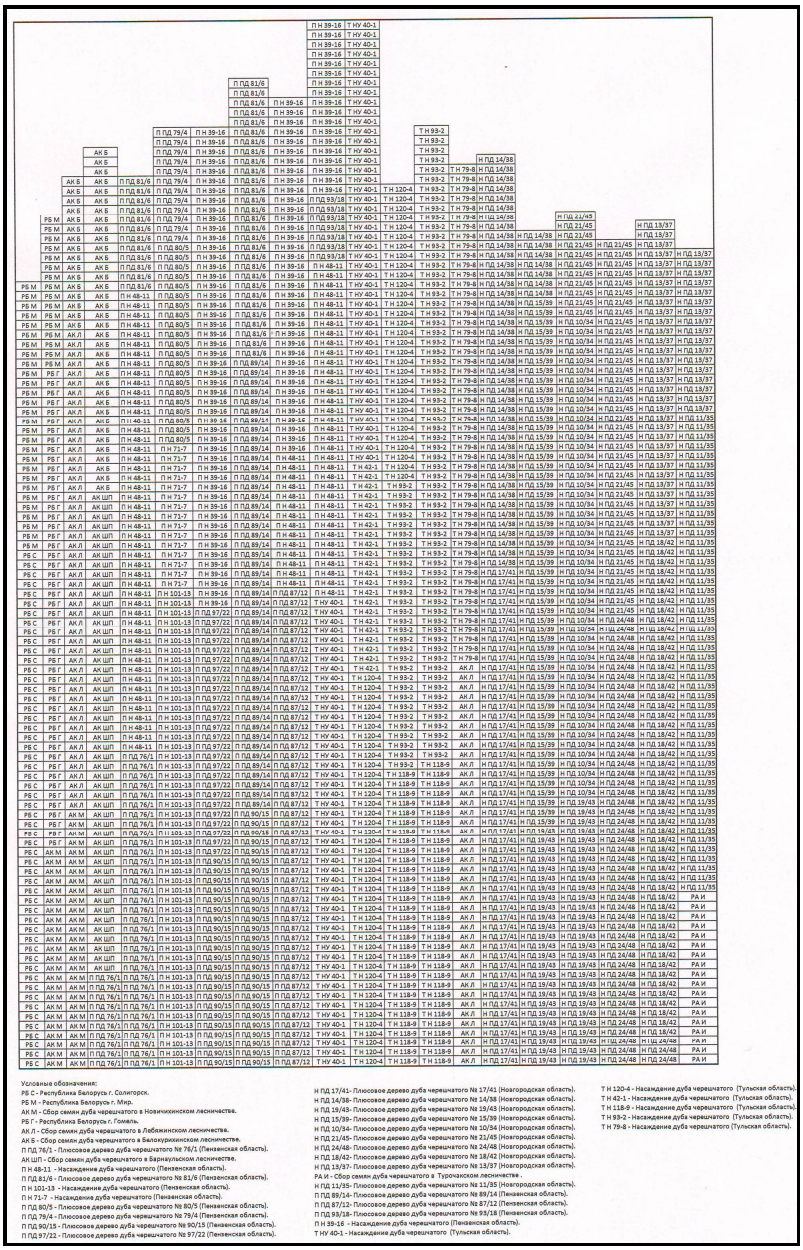


Рисунок 3. Схема размещения посева семян дуба черешчатого в Шипуновском лесничестве, Белоглазовском участковом лесничестве

Заключение. Данный опыт выявит географические регионы, дубы из которых наиболее адаптированы к сибирским условиям. Ожидаемые результаты будут использованы для дальнейших работ по акклиматизации дуба, в том числе на площадях пихтовых насаждений, погибших от полиграфа уссурийского, и в новых полезащитных лесополосах.

Авторы выражают благодарность директору ООО «Петров» Николаю Петрову и директору КАУ «Алтай лес» Владимиру Чечергису за подготовку почвы и помощь в работах; директору ЦЗЛ Пензенской области Дмитрию Грабу, директору ЦЗЛ Тульской области Татьяне Булатовой, директору ЦЗЛ Новгородской области Александру Прохорову, директору ЦЗЛ Воронежской области Виктору Скрипникову и специалистам вверенных им филиалов, а также специалистам и лесничим Алтайского края за помощь в сборе и пересылке нам семян дуба черешчатого. Ольге Гусевой и Валентине Мирошниченко — за помощь в замере и посеве материала.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Маленко А. А., Ширяева Е. С.* К вопросу о выращивании дуба черешчатого в сухой степи (Алтайский край) // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2013. № 8 (106). С. 54—58.

***

УДК 630*236.4; 630*5

РОСТ И РАЗВИТИЕ КУЛЬТУР КЕДРА СИБИРСКОГО В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОГО САЯНА

М. А. КИРИЕНКО, А. В. БЕНЬКОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Исследованы сохранность и состояние культур сибирского кедра (*Pinus sibirica* L.), произрастающих в Нижнеусинском лесничестве Ермаковского района Красноярского края. Показано, что основные причины низкой сохранности обследуемых культур — несоответствие выбранной агротехники их выращивания экологическим условиям местопроизрастания, отсутствие агротехнических и лесоводственных уходов, недостаточная первоначальная густота.

В настоящее время лесное хозяйство переживает последствия интенсивной эксплуатации лесного фонда в прошлом, в результате чего большое значение приобретают вопросы эффективного лесовосстановления, формирования лесов и повышения их продуктивности. Создание и выращивание лесных культур является одним из основных мероприятий, позволяющих вырастить насаждения заданного состава и качества в сроки более короткие, чем древостои естественного происхождения [1, 8].

Многочисленными исследованиями показано, что при сплошных рубках кедр естественным путем в большинстве случаев не возобновляется, а посевы и посадка его на вырубках, как правило, не всегда имеют успех в производственных условиях [4]. В связи с этим важнейшей задачей является исследование производственных культур на разных этапах развития и установление причин гибели посадок или их неудовлетворительного состояния.

Изучением особенностей роста естественных и искусственных насаждений кедра сибирского в ареале его произрастания занимались многие авторы [7, 12, 14, 15 и др.]. На интенсивность роста и сохранность культур кедра большое влияние оказывает конкуренция травяного покрова. Опыт создания кедра в разных лесорастительных условиях Средней Сибири убедительно показал, что усиления его роста и высокой сохранности можно добиться лишь при проведении ухода в течение 7—9 лет.

Цель работы — изучить состояние, особенности роста и развития производственных культур кедра сибирского в условиях Западного Саяна.

Объекты и методика. Объект исследования расположен в Нижнеусинском лесничестве, относящемся к Восточнотувинской-Южнозабайкальской горной лесорастительной области, Восточнотувинской котловинно-горной лесорастительной провинции лиственничных и кедровых лесов, Усинскому лесорастительному округу.

Климат в районе объекта исследования резко континентальный, с продолжительной и холодной зимой (средняя температура января — -28—34 °С), коротким и прохладным (в горах) летом: в горах средняя температура июля — 10—12 °С, а погода неустойчивая. В межгорных котловинах лето теплое (средняя температура июля до 20 °С, максимальная — 38—40 °С). Осадки выпадают главным образом летом. Количество их сильно изменяется в зависимости от высоты местности и ориентации склонов: от 400—500 мм в год в северных предгорьях до 1000—1200 мм на северных склонах, открытых в сторону влажных воздушных потоков; на южных склонах, находящихся в «дождевой» тени и в межгорных котловинах, их количество — соответственно 400—500 мм и 300—350 мм. Вегетационный период длится 147 дней [19].

Исследования проводились в культурах сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica L.*) в Нижнеусинском лесничестве Ермаковского района Красноярского края. Культуры созданы в 1982 году. Обработка почвы производилась нарезкой борозд поперек склона. Посадка — 3-летними сеянцами в дно борозды. Расстояние между центрами борозд — 4,0 м, шаг посадки — 1,0 м. Первоначальная густота — 2500 шт./га. Густота посадок на момент обследования — 625 шт./га. Биологический возраст культур — 30 лет, календарный — 27 лет.

Почва на участке, занятом культурами, горная дерново-лесная неоподзоленная, среднесуглинистая, свежая, мощная, периодически переувлажняемая. В подлеске преобладающее положение занимает спирея средняя, единично — роза морщинистая, кизильник обыкновенный, карагана колючая. В составе живого напочвенного покрова преобладают: вейник sp., осока большехвостая, ирис русский, костяника, мох Шребера.

Исследования культур проводились в соответствии с общепринятыми методиками [2, 10]. В ходе исследования определялись тип леса и лесорастительные условия [16], особенности макро- и микрорельефа, уклон площадей, занятых лесными культурами.

Пробные площади закладывались в соответствии с ОСТом 16128-90 [11]. Перечет деревьев выполнялся с распределением их по ступеням толщины. Для исследования использовались модельные деревья. У деревьев изучались следующие показатели: высота, диаметр на высоте 1.3 м, характеристика кроны: длина живой и мертвой кроны, расстояние до живой кроны, проекция кроны, ширина кроны относительно сторон света. Запас древостоев оценивался по местным таблицам объемов стволов.

Класс бонитета приведен по шкале бонитетов для древостоев кедра сибирского по В. Ф. Лебкову, И. В. Семечкину и по общебонитировочной шкале проф. И. И. Орлова.

Ствол делился на одометровые секции и вершинку. «Диски» выпиливались на высоте пня, посередине секций и у основания вершинки. Измерение ширины годичных колец проведено в соответствии с общепринятой методикой. Определялась категория санитарного состояния насаждения [13]

Результаты и обсуждения. По результатам обследования кедровых культур получены основные таксационные показатели (табл. 1).

При определении бонитета мы отдаем предпочтение бонитировочной шкале В. Ф. Лебкова, И. В. Семечкина [14], поскольку сосна кедровая сибирская относится к древесной породе, отличающейся

замедленным ростом в молодом возрасте. В общебонитировочной шкале проф. И. И. Орлова эта характерная биологическая особенность кедра не учитывается.

Таблица 1. Основные таксационные показатели

Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Бонитет		Число деревьев, шт./га-1	Сумма площадей сечения, $м^2$ га-1	Запас, $м^3$ га-1
			по Орлову	по Лебкову, Семечкину			
30	6,9	9,9	IV	I	625	4,85	20

Оценку качественного состояния лесных культур ($К_к$) целесообразно проводить не только до перевода их в покрытые лесом земли, но и в любом возрасте с учетом объективно изменяемых показателей. Для оценки качественного состояния лесных культур нами была использована следующая формула [18]:

$$К_к = \frac{Н_ф}{Н_э} + \frac{Д_ф}{Д_э} + \frac{N_ф}{N_э} + \frac{И_р}{И_{рф}} + \frac{Н_ф}{N_м Н_м},$$ где

$К_к$ — критерий качества лесных культур; $Н_ф$ — высота фактическая, м; $Н_э$ — высота эталонная, м; $Д_ф$ — диаметр фактический, см; $Д_э$ — диаметр эталонный, см; $N_ф$ — число фактическое на 1 га, тыс. шт.; $N_э$ — число эталонное на 1 га, тыс. шт.; $И_р$ — индекс равномерности, равный 1,0; $И_{рф}$ — индекс равномерности фактический (частное от деления ширины междурядий на шаг посадки в ряду); $N_м$ — число деревьев мягколиственных пород на 1 га, тыс. шт.; $Н_м$ — высота мягколиственных пород, м.

За эталонные *D*, *H*, *N* кедровых насаждений были взяты данные ТХР полных древостоев кедра сибирского [14], если бонитет — I, и ТХР полных древостоев кедра сибирского Восточного Саяна [17], если бонитет — IV. Данные для 30 лет были вычислены графически. При оценке $К_к$ для сравнения был учтен бонитет и по одной, и по другой бонитировочным шкалам.

Согласно указанной формуле был определен критерий качества кедровых культур:

Если принимать бонитет I,

$$К_к = \frac{6,9}{6,1} + \frac{9,9}{6,2} + \frac{625}{1800} + \frac{1}{4} + \frac{0}{0} = 1,1 + 1,60 + 0,35 + 0,25 = 3,3 \quad .$$

Если принимать бонитет IV,

$$К_к = \frac{6,9}{7,1} + \frac{9,9}{7,3} + \frac{629}{1673} + \frac{1}{4} + \frac{0}{0} = 0,97 + 1,35 + 0,4 + 0,25 = 3,0 \quad .$$

Оценка лесных культур производилась по следующим величинам параметра критерия качества: $К_к > 4$ — культуры отличного качества; $К_к = 3$ — 4 — культуры хорошего качества; $К_к = 2$ — 3 — культуры удовлетворительного качества; $К_к < 2$ — культуры неудовлетворительного качества.

Учитывая вышеприведенные критерии, исследуемые кедровые культуры имеют **хорошее** качественное состояние.

Каждое из частных в приведенной формуле при оптимальных условиях должно давать единицу (1,0). Анализируя получившиеся данные, следует отметить, что вследствие низкой сохранности деревьев в насаждении показатель отношения $N_ф/N_э$ (отношение фактической густоты стояния к эталонному числу стволов на 1 га) далек от оптимальной величины (1,0) и составил всего лишь 0,4.

Столь низкие показатели сохранности посадок (25 %), по нашему мнению, вызваны следующими причинами:

1. Недостаточная первоначальная густота посадки культур — 2500 шт./га.
2. Отсутствие агротехнических уходов. Проведение комплекса приемов, направленных на улучшение условий для приживаемости и роста культивируемых деревьев до периода выхода посадок из-под полога травяных растений в данных условиях являлось обязательным мероприятием.
3. Несоответствие выбранной технологии создания культур условиям местопроизрастания. Посадка осуществлялась стандартным посадочным материалом — 3-летними сеянцами в дно борозды по временно переувлажняемым почвам. При такой агротехнике создания культуры подвергаются вымоканию и выжиманию кристаллами льда из почвы, а также заваливанию борозд травяной растительностью [5, 6]. В изучаемых лесорастительных условиях посадку следовало бы проводить в микроповышения. Это позволило бы устранить периодическое переувлажнение почвы, создать более благоприятный водно-воздушный режим.

О редкостойности насаждения говорит и величина среднего диаметра, который значительно опережает показатель средней высоты.

Оценка санитарного состояния насаждения свидетельствует о том, что практически все сохранившиеся деревья в исследуемом насаждении не имеют признаков ослабления, т. е. соответствует категории I.

Заключение. Результаты исследования искусственных насаждений кедра сибирского, произрастающих в горно-таежных условиях Восточного Саяна, позволили оценить состояние производственных культур. Культуры кедра сибирского могут достигать оптимальных таксационных показателей при соответствии технологии создания культур условиям произрастания.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бабич Н. А.* Фитомасса культур сосны и ели в Европейской части России / Н. А. Бабич, М. Д. Мерзленко, И. В. Евдокимов. Архангельск, 2004. 112 с.
2. *Кобранов Н. П.* Обследование и исследование лесных культур. Л., 1973. 76 с.
3. *Лебков В. Ф., Семечкин И. В.* Бонитировочная шкала для древостоев кедра сибирского // Организация лесного хозяйства и инвентаризация лесов. Тр. Ин-та леса и древесины. Т. LXVI. Вып. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 19—28.
4. *Лоскутов Р. И.* Научные основы искусственного восстановления кедра сибирского в лесах Западного Саяна: Автореф. дис. … канд. с.-х. наук. Красноярск, 1966. 19 с.
5. *Люминарская М. А.* Культуры ели сибирской в южнотаежных и лесостепных районах Красноярского края / М. А. Люминарская, Г. С. Вараксин. Красн. гос. аграр. ун-т. Красноярск, 2010. 130 с.
6. *Маслаков Е. Л.* Создание лесных культур в таежной зоне // Лесное хозяйство. 1975. № 11. С. 17—19.
7. *Матвеева Р. Н.* Особенности выращивания посадочного материала и лесных культур хвойных пород в Восточной Сибири / Р. Н. Матвеева, О. Ф. Буторова. Красноярск: КГТА, 1997. 200 с.
8. *Нестеров В. Г.* Вопросы современного лесоводства. М.: Сельхозгиз, 1961.
9. *Огиевский В. В.* Лесные культуры Западной Сибири М.: Наука, 1966. 185 с.
10. *Огиевский В. В.* Обследование и исследование лесных культур / В. В. Огиевский, А. А. Хиров. М.: Лесн. пром-сть, 1965. 52с.
11. *ОСТ* 56-69-90. Пробные площади лесоустроительные. М.: Гослесхоз СССР, 1990. 8 с.
12. *Поляков В. И.* Черневые кедровники Западного Саяна: контроль и прогнозирование хода роста / отв. ред. . В. А. Соколов. Институт леса им. В. Н. Сукачева. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. 181 с.
13. *Санитарные* правила в лесах Российской Федерации // Лесное законодательство Российской Федерации. Сб. нормативных правовых актов. М.: ПАИМС, 1998. С. 310—329.
14. *Семечкин И. В.* Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 253 с.
15. *Соколов В. В.* Возобновление в лесах Восточной Сибири / В. А. Соколов, С. К. Фарбер / отв. ред. И. В. Семечкин. Институт леса СО РАН. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. 219 с.
16. *Сукачев В. Н., Зонн С. В.* Методические указания к изучению типов леса. М.: АН СССР, 1961. 144 с.
17. *Таблицы* и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесообразующих пород в Северной Евразии / А. З. Швиденко, Д. Г. Щепаченко, С. Нильссон, Ю. И. Булуй. М., 2006. 803 с.
18. *Технические* указания по проведению инвентаризации лесных культур, защитных лесных насаждений, питомников, площадей с проведенными мерами содействия естественному возобновлению леса и вводу молодняков в категорию ценных древесных насаждений (утв. Госкомлесом СССР 08.12.1989).
19. *Типы* лесов гор Южной Сибири / В. Н. Смагин, Д. И. Назимова, Ю. С. Чередникова и др. / отв. ред. В. Н. Смагин. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1980. 334 с. 27 см.

***

УДК 630*11:630*18:581.52

ОЦЕНКА ЦЕНОТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ КЕДРОВНИКОВ СВЕЖИХ И ВЛАЖНЫХ ЭКОТОПОВ ПРИКЕТЬЯ

Н. В. КЛИМОВА, Н. Н. ПОЛОГОВА, Н. А. ЧЕРНОВА

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия

АННОТАЦИЯ

Приведены результаты исследования ценотической структуры среднетаежных кедровых лесов на междуречье Кеть — Чулым — Улуюл в пределах Томской области. На основании варьирования ценотических спектров видов напочвенного покрова, а также кривых экологических факторов проведена оценка степени сложности внутренней организации фитоценозов свежих и влажных экотопов.

При изучении фитоценотического разнообразия кедровых лесов, отличающихся невысоким и сравнительно однообразным флористическим составом, представляет интерес оценка обилия видов и групп видов с определенными экологическими и ценотическими свойствами, а также характера размещения их по площади фитоценозов.

Исследования проведены на пробных площадях, заложенных в крупных массивах темнохвойно-кедровых лесов на междуречье Кеть — Чулым — Улуюл в пределах Томской области. Кедровые леса на рассматриваемой территории представлены зеленомошной группой типов леса в свежих экотопах, а также моховой и сфагновой группами типов во влажных и заболоченных местообитаниях [6]. Большой

вклад в неоднородность напочвенного покрова спелых кедровников вносит мозаика парцелл, представленных группами деревьев кедра разного возраста и достаточно обширными (8—12 м) окнами между ними. Поэтому помимо стандартных геоботанических описаний на пробных площадях закладывались трансекты шириной 1 м от ствола кедра через окно к другому кедру в соответствии с методикой [5]. Трансекты разбивались на ряд учетных площадок размером 1 $м^2$, на которых проводилось описание напочвенного покрова (травяно-кустарничкового и мохового ярусов) с указанием проективного покрытия видов. При построении ценотических спектров учитывалась принадлежность видов сосудистых растений и моховидных к определенным ценотическим группам [6]. Кроме того, проводился расчет статусов увлажнения и богатства с использованием экологических шкал Л. Г. Раменского [7].

Зеленомошные кедровники характеризуются в целом средними условиями увлажнения (73—74 ступени) при среднем уровне богатства (5,3—6,3) [6]. Основу травяно-кустарничкового яруса в них (рис. 1) слагают виды темнохвойного мелкотравья (майник, линнея, седмичник и др.) и лесные кустарнички (черника и брусника), в виде незначительной примеси присутствуют также представители лугово-лесной группы (вейник тупоколосковый и др.). В условиях выровненного микрорельефа сосудистые растения относительно равномерно распределены по площади фитоценозов, но в окнах отличаются более высокими показателями покрытия. Напротив, в подкроновых участках многие виды снижают обилие, особенно в густых биогруппах древостоя и подроста. Среди моховидных доминируют лесные мхи (гилокомиум, плевроциум). В целом кедровники этой группы типов леса отличаются относительно простой внутренней организацией. Однако иногда среди зеленомошного покрова формируются сфагновые пятна, приуроченные к отдельным микропонижениям, встречающимся чаще всего в межкроновых пространствах и отличающимся более высокими показателями увлажнения (в среднем на 1 (2) ступени). Вместе со сфагновыми мхами иногда произрастает политрихум обыкновенный, также в небольшом обилии встречается болотная осока шароплодная, а участие видов темнохвойного мелкотравья снижается.

В моховых типах кедровых лесов на фоне повышенного уровня увлажнения (74—77 ступеней) и сниженного богатства (4,8—5,7) [6] наблюдается снижение разнообразия и обилия представителей темнохвойного мелкотравья, усиливаются позиции болотных видов. При этом лесные кустарнички и мхи при незначительном участии мелкотравья сосредоточены главным образом под кронами деревьев, а лесоболотные (сфагнум Гиргензона, политрихум обыкновенный) и болотные (сфагнум узколистный) мхи занимают в основном межкроновые пространства. Вместе с ними в окнах произрастают гидромезофитные осока шароплодная и хвощ лесной, а обилие большинства мезофитных видов лесных групп резко уменьшается. Исключение составляет черника, способная формировать в этих условиях ярус с довольно высоким проективным покрытием. Такое распределение видов напочвенного покрова связано с дифференциацией условий местообитаний внутри заболоченных кедровых сообществ, отмеченной и в более ранних исследованиях [4]. Так, участки под кронами деревьев в целом характеризуются меньшим увлажнением и большим богатством по сравнению с межкроновыми промежутками. При этом более высокий общий уровень увлажнения моховых кедровников по сравнению с зеленомошными типами связан как с повышением гидроморфности на открытых участках со сфагнами, так и с более высокими показателями увлажнения в подкроновых участках, где в виде примеси появляются болотные виды (осока шароплодная, багульник, небольшие латки сфагнов). В целом кедровые леса моховых типов характеризуются усложнением внутренней организации сообществ, выражающимся в мозаичном покрове из зеленомошных и сфагновых пятен.

Сфагновые кедровники характеризуются наиболее высокими среди исследованных сообществ статусами увлажнения, достигающими 79—80 ступени, и низкими статусами богатства (до 4,1) [6]. Основу напочвенного покрова в них слагают болотные виды, а участие лесных заметно снижается как по обилию, так и по разнообразию. Кроме черники и брусники, покрытие которых не превышает 20—30 %, в виде примеси встречаются 1—2 вида темнохвойного мелкотравья и 2—4 вида лесных мхов. Все они приурочены главным образом к валежу и реже — к приствольным повышениям. В то же время все ровные участки занимают сфагновые мхи, наползая в отдельных случаях и на микроповышения. Поверх сфагнового ковра формируется разреженный покров из осоки шароплодной и болотных кустарничков — багульника, хамедафне и др., а участие лесных (хвоща лесного, черники) и лесоболотных видов (политрихума обыкновенного) сокращается. В целом варьирование условий увлажнения и богатства в сфагновых типах кедровников связано уже не столько с положением участков относительно крон дреревьев, сколько с приуроченностью их к микроповышениям или понижениям, на что указывает и ломаный характер кривых экологических факторов для этих сообществ (рис. 1). Таким образом, распределение видов напочвенного покрова в таких типах леса определяется уже не столько древостоем, сколько микрорельефом, что во многом связано с высокой водоудерживающей способностью сфановых мхов. На субэдификаторную роль сфагнового покрова в заболоченных таежных лесах указывал А. Г. Крылов [3], выделяя для таких лесов отдельную категорию «мохово-болотного темнохвойного леса», занимающую промежуточное место между таежными лесами и верховыми болотами.

Необходимо отметить, что с формированием сплошного сфагнового покрова, сопровождающимся значительным сокращением участия лесных видов, упрощается внутренняя организация лесных сообществ. Можно констатировать, что усложнение структуры напочвенного покрова, зарегистрированное нами в заболоченных кедровых лесах моховых типов и отмеченное ранее С. М. Горожанкиной [2], наблюдается при сравнительно высоком уровне богатства экотопов, свойственном относительно ранним стадиям заболачивания или местообитаниям с выраженной проточностью. В то же время при застойном режиме увлажнения в олиготрофных условиях формируются сфагновые кедровники с более или менее равномерным покровом из болотных видов.

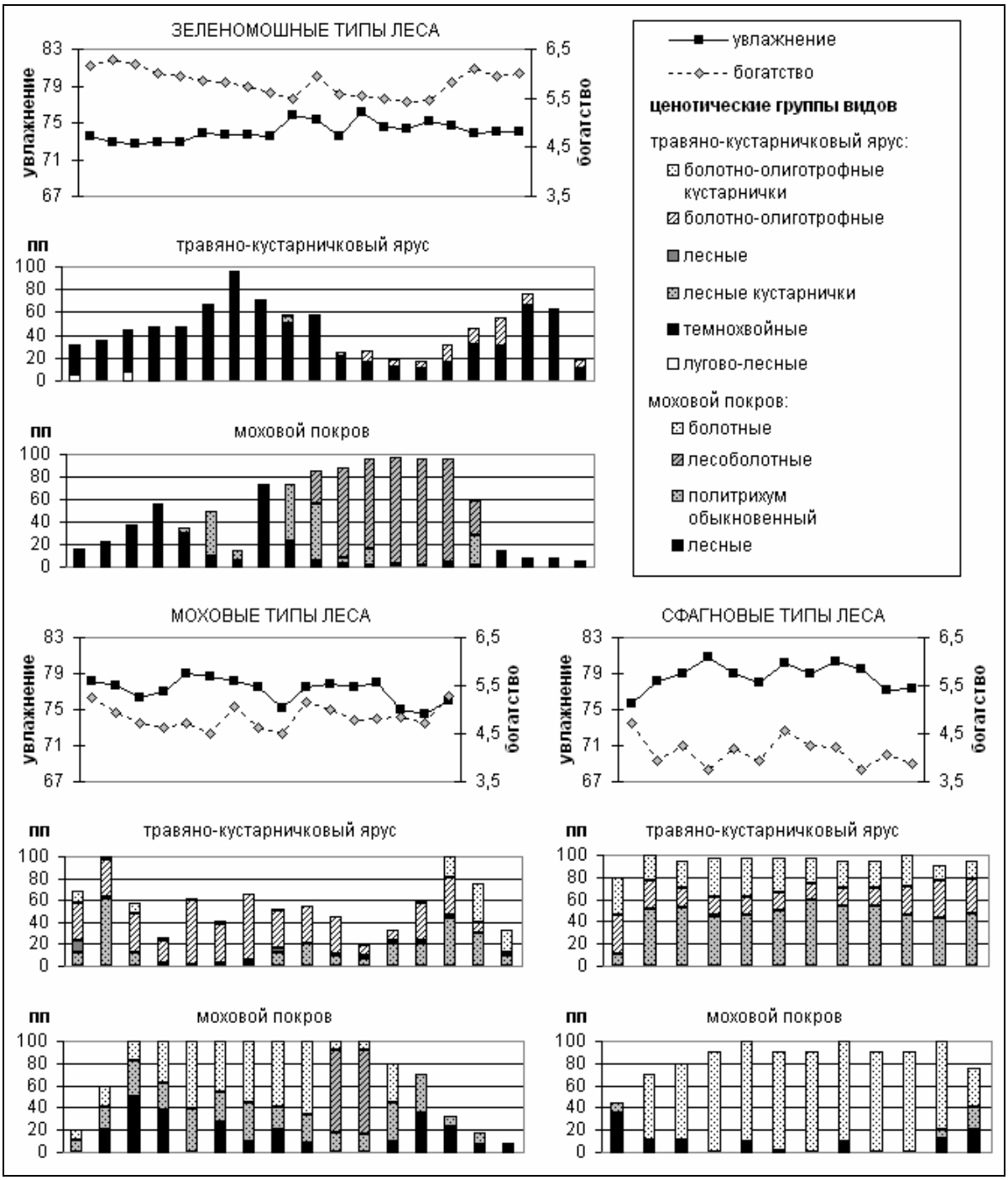


Рисунок 1. Характер размещения ценотических групп видов напочвенного покрова в кедровых лесах свежих и влажных экотопов (пп — проективное покрытие)

В целом в исследуемых кедровниках прослеживается сопряженность в пространстве видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов с близкими экологическими и ценотическими свойствами. Так, обычно вместе произрастают лесные кустарнички, темнохвойное мелкотравье и лесные мхи, а

болотно-олиготрофные травы и кустарнички чаще приурочены к мозаикам болотных сфагнов. Однако результаты анализа распределения видов напочвенного покрова в пространстве главных компонент показывают, что первая ось объясняет всего 30—35 % дисперсии — как в зеленомошных, так и в заболоченных моховых и сфагновых типах кедровников. Такой низкий уровень агрегированности видов напочвенного покрова во многом связан с присутствием в кедровых лесах видов, способных развиваться в широком экологическом диапазоне условий местообитаний, включая свежие и влажные экотопы. Кроме того, отметим, что среди крупных сфагновых пятен в заболоченных кедровых сообществах постоянно встречаются в незначительном количестве отдельные представители лесных трав и мхов, приуроченные к микроповышениям, образованным валежом и не превышающим размеров учетных площадок. С другой стороны, в подкроновых пространствах дренированных зеленомошных типов леса иногда формируются небольшие латки сфагновых мхов в межкорневых понижениях. В условиях такого сходства видового состава микроповышений и понижений в заболоченных среднетаежных кедровниках, отмеченного и другими исследователями [1], большее значение приобретает учет обилия видов с контрастными экологическими свойствами.

Несмотря на варьирование размеров мозаик, затрудняющее оценку степени мозаичности и выявление групп сопряженных видов статистическими методами, в напочвенном покрове кедровых лесов все же прослеживается пространственная дифференциация видов в соответствии с их экологическими и ценотическими свойствами (лесных и болотных). Поэтому можно говорить о закономерно более сложной структуре моховых типов кедровых лесов, связанной с их промежуточным положением между зеленомошными и сфагновыми типами в ряду олиготрофного заболачивания.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Глебов Ф. З., Седых В. Н.* Опыт изучения ландшафтной лесоболотной структуры в Среднем Приобье // Известия СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1985. № 18. Вып. 3. С. 14—20.
2. *Горожанкина С. М., Константинов В. Д.* География тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1978. 191 с.
3. *Крылов А. Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Ленинград: Наука,1984. 181 с.
4. *Львов Ю. А., Пологова Н. Н., Бляхарчук Т. А.* Биогеоценозы заболоченных кедровников // Проблемы комплексного использования кедровых лесов: Матер. науч.-практ. конф., 9—10 сент. 1981 г. Томск: Изд-во. Том. ун-та, 1982. С. 158—164.
5. *Маслов А. А.* Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М.: Наука, 1990. 160 с.
6. *Пологова Н. Н., Чернова Н. А., Климова Н. В. и др.* Разнообразие кедровых лесов в связи с условиями местообитаний // Лесоведение. 2013. 4. С. 32—42.
7. *Экологическая* оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков и др. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.

***

УДК 630*43:630*182

ТЕОРИЯ СТРОЕНИЯ ДРЕВОСТОЕВ И ИЕРАРХИЯ ЭМПИРИЧЕСКИХ ОБОБЩЕНИЙ

Г. Б. КОФМАН, В. В. КУЗЬМИЧЕВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Показано, что эмпирические обобщения Вейзе, Шиффеля и А. В. Тюрина эквивалентны и справедливы в приближении одинаковой формы распределений анализируемых рядов. Более того, утверждение Вейзе вопреки существующей «табели о рангах» этих обобщений является наиболее предпочтительным, поскольку в общем случае для распределений одного типа, но разной формы мы получаем универсальную кривую, которая и является одним из вариантов адекватной формулировки «закона единства строения древостоев».

Структура древостоев определяется распределением деревьев в пространстве, по возрасту и размерам. Поскольку диаметр $d_{1,3}$ является наиболее доступным для измерений у растущих деревьев, а анализ возрастной и особенно пространственной структуры требует гораздо больше усилий, то для распределений по диаметру накоплен огромный экспериментальный материал, и на примере этих распределений разрабатывались специальные методы их анализа и сопоставлений. Важную роль в приоритетном изучении структуры древостоев именно по диаметру в конце XIX века сыграла необходимость разработки методов определения запаса древостоев на корню. Со временем распределения по диаметру, дополненные соответствующими градуировочными кривыми, стали базовыми при вычислении и любых других интегральных характеристик древостоев.

Уже на первом этапе «первоначального накопления материала» возникла необходимость в систематизации и унификации массива накопленных данных, поиске общих закономерностей в строении

древостоев с их последующей дифференциацией в зависимости от древесной породы, возраста древостоя и условий произрастания. Наиболее важными вехами на этом пути были эмпирические обобщения о постоянстве положения в древостое дерева, среднего по диаметру (Вейзе, 1880), универсальная зависимость между редукционными числами и рангами деревьев (Шиффель, 1903) и одинаковость распределения деревьев по естественным ступеням толщины для всех древостоев (Тюрин, 1931).

Поскольку каждое из этих утверждений было многократно опровергнуто соответствующими контрпримерами, по общему мнению, не является универсальным и не может быть использовано в практической работе в авторской редакции, то все они стали достоянием учебников и упоминаются только в разделах, посвященных истории вопроса. В лесной биометрии сложилась определенная «табель о рангах», в которой эмпирическое обобщение Вейзе рассматривается в качестве очень грубого приближения, а естественные ступени толщины А. В. Тюрина, по существу, забыты. Несколько больше повезло редукционным числам Шиффеля. Локальные зависимости между редукционными числами и рангами используются в качестве иллюстрации закономерного строения древостоев, однако в каждом случае строится своя кривая для конкретного древостоя.

Происхождение и соответственно пределы применимости рассматриваемых эмпирических обобщений можно выяснить, используя явный вид функции распределения по диаметру и определения соответствующих величин. Действительно, положение дерева среднего по площади сечения можно вычислить для конкретной функции распределения, а анализ естественных ступеней толщины, зависимостей между редукционными числами и рангами сводится к построению этой функции для новых переменных.

Для иллюстрации предлагаемого подхода выберем двухпараметрическое распределение Вейбулла — одно из наиболее популярных в исследованиях строения древостоев, адекватно описывающее монотонно убывающие и унимодальные распределения деревьев по диаметру. Плотность распределения $f(x)$ и функция распределения $F(x)$ соответственно равны

$$f(x) = \frac{c}{b}\left(\frac{x}{b}\right)^{c-1} \exp\left(-\frac{x}{b}\right)^{c} \quad (1)$$

$$F(x) = 1 - e^{-\left(\frac{x}{b}\right)^{c}} \quad , \quad (2)$$

где b и c — параметры масштаба и формы. Для дальнейших рассуждений нам понадобятся стандартные выражения для среднеквадратического диаметра $D_q = b\sqrt{\Gamma_2}$ и коэффициента вариации $C_v = \Gamma^{-1}(\Gamma_2 - \Gamma_1^2)^{1/2}$, здесь Γ_r — гамма-функция от аргумента $(1 + r/c)$.

Правило Вейзе. Согласно этому правилу, 58 % деревьев в древостое имеют диаметры $d_i < D_q$, и для 42 % деревьев $d_i > D_q$, или $F(Dq) = 0{,}58$. Подставляя в (2) значение $x = D_q$, получим:

$$F(D_q) = 1 - \exp\left[\Gamma(1 + \frac{2}{c})\right]^{\frac{c}{2}} . \quad (3)$$

Из выражения (3) следует, что положение среднего дерева в ряду распределения по диаметрам зависит от параметра формы — c распределения Вейбулла и отличается для распределений разной формы. Поскольку коэффициент вариации диаметров C_v зависит только от параметра c, то $F(D_q)$ удобнее представить как функцию C_v (рис. 1, 2).

Кривая Шиффеля. Для анализа строения древостоев Шиффель ввел редукционные числа по диаметру $R_d = d_i / D_q$, специальным образом выбрав d_i, соответствующие последовательным процентным значениям функции распределения $F(x)$ с шагом в 10 %. Эти значения были названы им рангами — r_i. Зависимость между редукционными числами и рангами была получена всего лишь по данным обмеров 12 еловых древостоев, но оказалось, что выровненный полиномом третьего порядка ряд неплохо описывает строение не только еловых, но и древостоев других древесных пород. Многократные проверки и попытки использования данной закономерности значительно сузили представление о ее универсальности и привели к осознанию необходимости вычисления параметров полинома в каждом конкретном случае. Однако основная идея о важности соотношения между R_d и r осталась и была перенесена на другие таксационные показатели.

Для формализации построений Шиффеля преобразуем выражение (2), воспользовавшись соотношением между D_q и параметрами функции распределения b и c. Зависимость R_d от r определяется выражением:

$$\frac{x_i}{D_q} = \left[\ln(1 - F_i)\right]^{\frac{1}{c}} \left[\Gamma(1 + \frac{2}{c}\right]^{-\frac{1}{2}} . \quad (4)$$

Правая часть выражения (4) для фиксированных рангов F_i зависит от параметра c, и в общем случае мы получаем однопараметрическое семейство кривых, каждой из которых соответствует определенное значение параметра c (рис. 2).

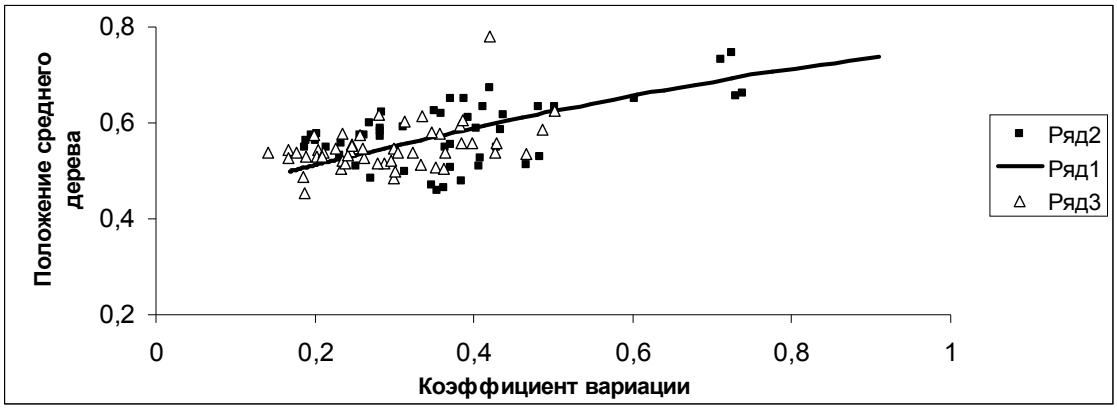


Рисунок 1. Зависимость положения среднего (по площади сечения) дерева в древостое от коэффициента вариации диаметров по материалам многолетних наблюдений динамики сосновых древостоев Минусинской котловины.
1 — теоретическая кривая, 2 — сосновые культуры — 50 пробных площадей, 3 — древостои естественного происхождения — 50 пробных площадей. Ряды 2 и 3 — это экспериментальные значения $F(D_q)$ и C_v, вычисленные для каждой пробной площади

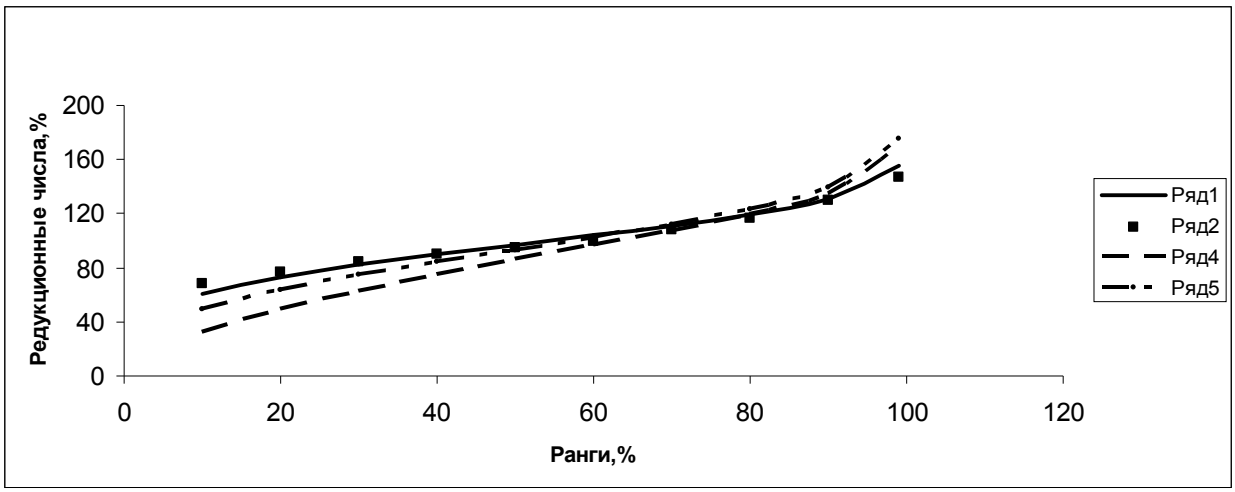


Рисунок 2. Теоретические зависимости редукционных чисел от рангов при различных значениях параметра c. Кривым 1, 4 и 5 соответствуют значения $c = 4$, 3 и 2. Ряд 2 — это значения редукционных чисел и рангов для еловых древостоев, рекомендованные Шиффелем в качестве универсальной закономерности строения насаждений (Schiffel, 1903; цит. по: Орлов, 1929)

Следовательно, кривая Шиффеля может быть использована только для древостоев, распределения по диаметру которых имеют одинаковую форму, соответствующую значениям параметра $c \approx 4$ (рис. 2). Вычислив значение коэффициента вариации для $c = 4$, получим $C_v(4) \approx 0{,}28$.

Естественные ступени толщины. Тщательно проанализировав работы предшественников и опираясь главным образом на данные перечетов, полученных на постоянных пробных площадях, А. В. Тюрин (1931) выдвинул положение об одинаковости строения нормальных насаждений разных древесных пород, возрастов и бонитетов по естественным ступеням толщины. По существу, он перестроил имеющиеся распределения в другом масштабе, используя новую переменную $y_i = x_i/D_q$, интервалы значений которой и были названы естественными ступенями. Фактически А. В Тюриным было также получено семейство кривых, для которых прямая оценка параметра c свидетельствует, что $3 < c < 5$. Этим значениям параметра c соответствует интервал значений коэффициента вариации $0{,}40 > C_v > 0{,}20$, и только в интервале $0{,}20 < C_v < 0{,}30$ распределения по естественным ступеням начинают сближаться и их можно считать приблизительно одинаковыми. Интересно, что все свои сопоставления рядов распределений А. В. Тюрин тщательно дополнял значениями C_v, объясняя полученные «шероховатости» большими значениями коэффициентов вариации для отклоняющихся рядов.

Для формализации утверждения А. В. Тюрина введем новую переменную $y = x/D_q$ и с учетом (1) получим:

$$f(y) = c\sqrt{\Gamma_2}(y\sqrt{\Gamma_2})^{c-1}\exp(-y\sqrt{\Gamma_2}) \quad . (5)$$

Из сравнения выражений (3) — (5) видно, что все три эмпирических обобщения эквивалентны и справедливы в приближении одинаковой формы распределений анализируемых рядов. Только в случае $c = const$ получается $F(D_q) = const$ (Вейзе), а семейства (3) и (4) редуцируются в одну кривую соответственно для плотности распределения (Тюрин) и функции распределения (Шиффель). Более того, утверждение Вейзе вопреки существующей «табели о рангах» является наиболее предпочтительным, поскольку в общем случае при $c \neq const$, т. е. для распределений одного типа, но разной формы мы получаем не семейства (3) и (4), а универсальную кривую (рис. 1), которая и является одним из вариантов адекватной формулировки «закона единства строения древостоев».

В рамках предлагаемого подхода удалось объяснить происхождение и пределы применимости классических эмпирических обобщений о строении древостоев, противоречивость и локальный характер которых обусловлены тем, что они основаны на представлении об одинаковости параметров, а не на сохранении типа распределения. Полученные зависимости дают возможность адекватной реконструкции строения древостоя без составления многочисленных местных таблиц рядов распределений деревьев по диаметру.

***

УДК 58.006:635.92

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДЕНДРОЛОГИЧЕСКОЙ КОЛЛЕКЦИИ ИНСТИТУТА ЛЕСА ИМ. В. Н. СУКАЧЕВА СО РАН

Р. И. ЛОСКУТОВ, М. И. СЕДАЕВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Дендрологическая коллекция Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН насчитывает 376 видов и 32 разновидности и формы древесных растений, относящихся к 40 семействам из разных ботанико-географических областей. Представители 211 таксонов находятся во взрослом состоянии, из них у 180 наблюдается плодоношение. В дендрарии Академгородка представлено 178 видов, в экспериментальном хозяйстве института «Погорельский бор» — 110 видов, в посевном отделении произрастают сеянцы 197 видов деревьев, кустарников и лиан.

Повышение качества жизни людей является одним из приоритетов современного общества. В комплексе мероприятий, направленных на создание комфортабельных условий в городах и других населенных пунктах, важное место занимают вопросы озеленения. Почвенно-климатические условия городов Сибири часто очень неблагоприятны, поэтому создание устойчивого ассортимента декоративных древесных растений для целей озеленения является необходимым условием при создании здорового микроклимата.

Число местных видов деревьев и кустарников весьма невелико, многие из них плохо переносят специфические городские условия. В связи с этим для решения задачи по расширению ассортимента растений, пригодных для озеленения жилых территорий Сибири, в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН проводятся исследования по интродукции и селекции древесных растений. В двух дендрариях Института накоплен большой опыт выращивания местных и инорайонных деревьев, кустарников и лиан.

К разработке вопросов интродукции новых для Сибири древесных растений Институт леса приступил по инициативе доктора биологических наук, профессора Л. Ф. Правдина. В начале 60-х годов прошлого столетия под руководством научного сотрудника института, кандидата биологических наук Е. Н. Протопоповой был заложен интродукционный питомник, а к концу 70-х годов сформирован дендрарий на территории экспериментального хозяйства института «Погорельский бор», находящегося в 40 км к северу от Красноярска. Здесь прошли испытание более 400 видов древесных растений из разных ботанико-географических областей [2]. К настоящему времени в дендрарии сохранились представители 110 видов деревьев и кустарников [3].

Дендрарий Института леса в красноярском Академгородке заложен в 1977 году по инициативе и под руководством академика РАН И. Ю. Коропачинского. Непосредственное исполнение и руководство работами при создании дендрария, организация исследовательской работы, просветительской и хозяйственной деятельности проводится старшим научным сотрудником института кандидатом сельскохозяйственных наук Р. И. Лоскутовым. К 1991 году коллекция этого дендрария насчитывала 406 видов,

разновидностей и форм древесных растений [1]. Сейчас в экспозиции дендрария имеются представители 178 видов деревьев, кустарников и лиан.

Дендрарий Института леса входит в Совет ботанических садов России, а с 1996 года — в Международный совет ботанических садов по охране растений. В соответствии с правилами этих организаций ежегодно с 2007 года в дендрариях института производится сбор семян около 100 видов, составляется и рассылается Delectus seminum (список семян для обмена, Seed List). Ведется переписка с 68 ботаническими учреждениями России и со 162 зарубежными. Ежегодно в соответствии с заявками рассылаются образцы семян и заказываются семена новых для коллекции института видов древесных растений. Полученные образцы семян высеваются в посевном отделении — к 2014 году здесь выращены сеянцы 197 новых видов и форм древесных растений. Впоследствии ими планируется пополнить экспозиции дендрариев института.

В 2013—2014 годах начато формирование небольшой коллекции голосеменных растений в закрытом грунте. Уже имеются растения таких видов, как *Ginkgo biloba* L., *Cryptomeria japonica* Don., *Sequoia gigantea* (Lindl.) Torr. ex A.Gray, *Metasequoia glyptostroboides* Hu & W.C. Cheng., *Cupressus arizonica* Greene, *Cupressus sempervirens* L. и *Platycladus orientalis* (L.) Franco.

В составе дендрологической коллекции Института леса присутствуют растения из разных областей Северного полушария (табл. 1). Здесь представлены различные жизненные формы древесных растений: деревья, кустарники и лианы (рис. 1). Больше всего (40 %) восточноазиатских видов. Среди них виды родов *Acer* L., *Quercus* L., *Juglans* L., *Schisandra* Michx., *Vitis* L. и многие другие. Много сибирских видов (16 %), которые вводятся в культуру в пределах своих естественных ареалов. К ним можно отнести *Atragene sibirica* L., *Rhododendron dahuricum «*Linn.» ex Dippel, *Swida alba* (L.) Opiz in Bercht. & Opiz и другие. Среди североамериканских видов (15 %) есть как давно ставшие привычными для сибиряков растения, например, такие как *Acer negundo* L., *Picea pungens* Engelm. или *Thuja occidentalis* L., так и экзотические, например, *Rubus odoratus* L., *Ptelea trifoliata* Bol., *Ampelopsis arborea* (L.) Koehne или *Celastrus scandens* L. Из европейских видов (22 %) имеются *Cotinus coggygria* Scop., *Euonymus verrucosus* Scop., *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Bush. Меньше всего среднеазиатских видов (7 %), например, *Halimodendron halodendron* (Pall.) Druce, *Berberis nummularia* Bunge, *Elaeagnus angustifolia* L. и другие.

Таблица 1. Распределение растений дендрологической коллекции Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН по областям их естественного распространения

Область естественного распространения	Число видов (%)
Восточная Азия	161 (40)
Северная Америка	64 (15)
Европа	89 (22)
Средняя Азия	29 (7)
Сибирь	65 (16)
Всего	**408 (100)**

Рисунок 1. Распределение растений дендрологической коллекции Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН по жизненным формам

Таким образом, в настоящее время дендрологическая коллекция Института леса представлена 376 видами и 32 более мелкими таксонами древесных растений, которые относятся к 40 семействам (табл. 2). Растения 211 таксонов находятся во взрослом состоянии (деревья старше 10 лет, кустарники старше 5 лет), а у представителей 180 видов и разновидностей наблюдается плодоношение.

Самым богатым по числу видов является семейство *Rosaceae*, к которому относятся 97 видов и 4 формы деревьев и кустарников. Среди представителей этого семейства много красиво цветущих растений, таких как *Amygdalus nana* L., *Armeniaca mandschurica* (Koehne) Kostina, *Armeniaca sibirica* (L.) Lam., *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl. ex Spach, *Pyrus ussuriensis* Maxim., *Rubus odoratus* L., а также виды родов *Amelanchier* Medik., *Cerasus* Mill., *Crataegus* L., *Malus* Mill., *Padus* Mill., *Physocarpus* Maxim., *Prunus* L., *Rosa* L., *Spiraea* L. и другие.

Традиционным для Института леса является интерес к представителям семейства *Pinaceae*. В дендрологической коллекции имеются растения 38 видов и 7 разновидностей из данного семейства. Вдоль здания института, а также на главной аллее дендрария в Погорельском бору произрастают декоративные формы деревьев *Picea obovata* Ledeb., имеющие хвою различных оттенков: от голубого до желто-зеленого. В дендрарии Академгородка имеются деревья нескольких видов лиственницы, такие как *Larix decidua* Wall., *Larix gmelinii* (Rupr.) Kusen., *Larix sibirica* Ledeb. и *Larix Sukaczewii* Djil. Из семян, полученных по обмену, выращены сеянцы такого перспективного для селекции вида, как *Larix leptolepis* (Siebold et Zucc.) Gord. На каменистой горке произрастает *Pinus mugo* Turra — хвойное растение

кустообразной формы. В дендрарии Погорельского бора сохранились взрослые экземпляры *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc., *Pinus pumila* (Pall.) Regel, а также *Picea glehnii* Mast., *Picea mariana* Britton, Sterns & Poggenb. и *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. В посевном отделении выращиваются сеянцы такого необычного для Сибири хвойного дерева, как *Tsuga canadensis* (L.) Carriere.

Таблица 2. Таксономический состав дендрологической коллекции Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

№	Семейство	Число	
		видов	таксонов подвидового ранга
1	*Aceraceae* Lindl.	14	3
2	*Actinidiaceae* Hutch.	2	0
3	*Anacardiaceae* Lindl.	1	2
4	*Araliaceae* Vent.	3	0
5	*Aristolochiaceae* Juss.	1	0
6	*Asclepiadaceae* Lindl.	1	0
7	*Berberidaceae* Juss.	18	5
8	*Betulaceae* S.F.Gray	13	0
9	*Caprifoliaceae* Juss.	22	5
10	*Celastraceae* R.Br.	16	1
11	*Cercidiphyllaceae* Tiegh.	1	0
12	*Cletraceae* Klotzsch	1	0
13	*Cornaceae* Dumort.	3	1
14	*Coryllaceae* Mirb.	5	0
15	*Cupressaceae* Bartl.	15	0
16	*Elaeagnaceae* Juss.	6	0
17	*Ericaceae* DC.	5	0
18	*Fabaceae* Lindl.	16	1
19	*Fagaceae* Dumort.	6	0
20	*Ginkgoaceae* Engelm.	1	0
21	*Grossulariaceae* DC.	6	0
22	*Hippocastanaceae* DC.	2	0
23	*Hydrangeaceae* Dumort.	7	1
24	*Juglandaceae* A.Rich. ex Kunth	6	0
25	*Menispermaceae* Juss.	1	0
26	*Oleaceae* Hoffmgg. et Link	17	1
27	*Pinaceae* Lindl.	38	7
28	*Punicaceae* Horan.	1	0
29	*Ranunculaceae* Juss.	13	0
30	*Rhamnaceae* Juss.	4	0
31	*Rosaceae* Juss.	97	4
32	*Rutaceae* Juss.	2	0
33	*Schisandraceae* Blume	1	0
34	*Salicaceae* Lindl.	11	1
35	*Solanaceae* Pers	1	0
36	*Taxodiaceae* F.W.Neger	3	0
37	*Thymelaeaceae* Juss.	2	0
38	*Tiliaceae* Juss.	2	0
39	*Ulmaceae* Mirb.	4	0
40	*Vitaceae* Juss.	8	0
	Всего	**376**	**32**

Довольно хорошо представлено семейство *Cupressaceae* Bartl., в коллекции имеется 15 видов из этого семейства. Семь видов произрастают в дендрарии Погорельского бора: *Juniperus chinensis* L., *Juniperus conferta* Parl., *Juniperus davurica* Pall., *Jniperus sabina* L., *Juniperus sibirica* Burgsd., *Microbiota decussata* Kom. и *Thuja occidentalis* L. Возле здания института растут колоновидные растения *Juniperus communis* Thunb. В посевном отделении выращиваются сеянцы таких видов, как *Chamaecyparis lawsoniana* (A.Murr.) Part., *Juniperus pseudosabina* Fisch. Et C.A. Mey., *Juniperus rigida* Siebold et Zucc., *Platycladus orientalis* (L.) Franco и *Thuja koraiensis* Nakai.

Исследования Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН по интродукции древесных растений позволили значительно увеличить ассортимент декоративных деревьев, кустарников и лиан для озеленения населенных пунктов в южных районах Средней Сибири и в аналогичных почвенно-климатических условиях Восточной и Западной Сибири. Положительные результаты исследований незамедлительно используются в практической работе. Наиболее стойкие и декоративные растения

высаживаются на территориях детских школьных и дошкольных учреждений, на городских улицах, в парках, скверах и на бульварах; создаются дендрарии при школах и лесничествах Красноярского края. Коллекции дендрариев служат источником исходного материала для массового размножения.

Значительная часть растений, выращенных в интродукционном питомнике, разослана по просьбе заинтересованных учреждений и граждан во многие города России. Сибирские кедры высажены в Болгарии на знаменитой Шипке в честь памяти погибших воинов Енисейских полков, сражавшихся за освобождение Болгарии от турецкого ига.

Дендрологическая коллекция Института является базой для разноплановых исследований. Проводятся фенологические наблюдения древесных растений. Изучаются репродуктивные процессы и возможность семенного размножения интродуцированных растений. Исследуются кариологические особенности и микроклональное размножение хвойных. Дендрарии являются тестовыми участками для исследования повреждаемости насекомыми и грибными фитопатогенами древесных растений-интродуцентов.

Следует отметить, что все образцы растений в дендрологической коллекции имеют подробную документацию о происхождении и о последующих наблюдениях, что составляет большую научно-практическую ценность этого объекта.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Лоскутов Р. И.* Интродукция декоративных древесных растений в южной части Средней Сибири. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1991. 189 с.
2. *Протопопова Е. Н.* Новые древесные породы Сибири. М.: Наука, 1966. 104 с.
3. *Седаева М. И.* Выживаемость декоративных древесных растений в условиях стационара Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН «Погорельский бор» // Структурно-функциональная организация и динамика лесов: Матер. всеросс. конф., посвященной 60-летию Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН и 70-летию образования Красноярского края, 1—3 сентября 2004 г., Красноярск. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2004. С. 345—346.

***

УДК 630*2

БЕРЕЗОВЫЙ СОК

М. А. НОВИКОВА, А. С. ЛЮБИМОВА

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова, Санкт-Петербург, Россия

АННОТАЦИЯ

Береза является одной из лучших древесных пород для облесения эродированных территорий, за исключением сухой степи. Она широко используется в защитном лесоразведении и зеленом строительстве. Кроме ценной древесины, береза дает капы, березовые почки, листья, чагу, сок и бересту (материал для плетения, мелких поделок и лесохимическое сырье для производства дегтя). Березовый сок издавна используется как полезный натуральный напиток, сырье для получения березового кваса, сиропа, вина и применяется в народной медицине для лечения и профилактики ряда заболеваний.

Береза белокорая является символом России, она олицетворяет Родину. С образом изящной стройной белоствольной березы у многих людей с детства связывается представление о нашей прекрасной природе, рождается особая любовь к родным местам, с ней у нас ассоциируется красота и богатство лесов. Много стихов и песен сложено о белоствольной березе, ее красоте и изяществе [2].

Основные виды этого древесного растения на территории нашей страны — береза повислая (*Betula pendula* Roth.) и береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.). Береза бородавчатая имеет большое лесохозяйственное значение как лесообразующая, быстрорастущая и почвоулучшающая порода. Береза является одной из лучших древесных пород для облесения эродированных территорий, за исключением сухой степи. Она широко используется в защитном лесоразведении и зеленом строительстве [8].

С давних времен человек использует такую особенность древесных растений, как соковыделение. Это положительное давление (корневое давление) проявляется в период отсутствия листвы и при отсутствии устьичной транспирации и отмечается в период ранневесеннего «пробуждения» древесных растений. Известно явление «плача» березы ранней весной. Крупное дерево березы в период сокодвижения (за 2—3 недели) может дать до 40 литров сока [9, 5, 7].

Пищевая ценность березового сока определяется содержанием сахаров (в среднем 0,5—1,2 %), органических кислот, разнообразных макро- и микроэлементов, дубильных веществ, ферментов [4, 3].

Березовый сок издавна используется как полезный натуральный напиток, сырье для получения березового кваса, сиропа, вина и применяется в народной медицине для лечения и профилактики ряда заболеваний. Добыча березового сока повышает экономическое значение березняков более чем в 10 раз.

Получают его методом подсочки березы повислой и березы пушистой. Заготовка сока березы повислой предпочтительнее, поскольку он имеет более высокое содержание сахара по сравнению с соком березы пушистой [6].

Ценность и полезность березового сока определяются его свойствами и составом: плотностью, зольностью, содержанием сухих веществ, сахаров, химических элементов, кислот и пр. Плотность сока характеризуется величиной, определяемой сравнением массы сока с массой дистиллированной воды. В зависимости от календарного времени подсочки и диаметра деревьев относительная плотность сока колеблется в пределах 1,0007—1,0046 г/см^3. При этом плотность возрастает в первую половину подсочки и уменьшается во вторую. Относительная плотность возрастает и с увеличением диаметра деревьев. Так, в 1 л березового сока содержится от 0,7 до 4,6 г сухих веществ. Сахаристость сока зависит от происхождения березняков. У порослевых березняков в первую половину сезона подсочки она составила 1,05, а во вторую — 0,47 %; у березы семенного происхождения — соответственно 1,1 и 0,5 %. На сахаристость сока существенное влияние оказывает тип лесорастительных условий. Так, опытами в Белоруссии установлено, что наибольшая сахаристость наблюдается в снытевом типе леса (1,64 %), несколько меньшая — в крапивном (1,30 %) и орляковом (1,26—1,31 %), самая низкая сахаристость обнаружена в сосняке вересковом с небольшим участием березы [1].

ЛИТЕРАТУРА

1. *Березовый* сок / И. И. Орлов, В. П. Рябчук. М.: Лесная пром-сть, 1982.
2. *Гроздова Н. Б.* Занимательная дендрология / предисл. акад. ВАСХНИЛ Н. А. Моисеева. М.: Лесная пром-сть, 1991. 208с.
3. *Косицын В. Н.* Использование недревесных ресурсов березовых лесов // Лесохозяйственная информация. 2008. № 6—7. С. 3—6.
4. *Недревесная* продукция леса / А. В. Грязькин, А. П. Смирнов. СПб.: Изд-во Политехн. ун-та, 2008. 417 с.
5. *Недревесная* продукция леса / В. В. Петрик, Г. С. Тутыгин, Н. П. Гаевский. М.: Изд-во МГУЛ, 2005. 251 с.
6. *Новицкая Л. Л., Николаева Н. Н., Веселкова Л. Л.* Сравнительная оценка соковыделения *Betula pendula* Var. *Pendula* и *B. pendula* Var. *Carelica* (*Betulaceae*) // Растительные ресурсы. Т. 42. Вып. 1. С–Пб.: Наука, 2006. С. 44—48.
7. *Подсочка* и побочное пользование лесом / А. В. Грязькин и др. М.: Экология, 1993. 307 с.
8. *Синандский Ю. А.* Береза. Ее вредители и болезни М.: Наука, 1973. С. 216.
9. *Цветков В. Ф.* Этюды экологии леса. Архангельск, 2009. 354 с.

***

УДК 58.018

СТАНОВЛЕНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ПРЯМОСТОЯЧИХ И СТЕЛЮЩИХСЯ ДЕРЕВЬЕВ НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА НА ПРИМЕРЕ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ 2-ХВОЙНЫХ (*PINUS SYLVESTRIS* L., *P. MUGO* TURRA) И 5-ХВОЙНЫХ (*P. SIBIRICA* DU TOUR, *P. PUMILA* (PALL.) REGEL) ВИДОВ СОСЕН

А. Г. ПОПОВ, С. Н. ГОРОШКЕВИЧ

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия

АННОТАЦИЯ

Проведен сравнительный анализ структуры и развития семенного потомства двух пар близкородственных прямостоячих и стелющихся 2-хвойных и 5-хвойных сосен. Уже на ранних этапах онтогенеза четко проявляются габитуальные признаки принципиально разных жизненных форм: прямостоячих деревьев и деревьев-стланцев. Обсуждаются различия и причины формирования жизненных форм прямостоячих и стелющихся деревьев на основе отличительных морфологических признаков побегов и их систем у 2-хвойных и 5-хвойных сосен.

Основоположник эколого-морфологической классификации жизненных форм И. Г. Серебряков [5] выделял две основные формы дерева: прямостоячее и стелющееся (стланец). В его работах и работах его последователей они описывались на примере как хвойных, так и лиственных деревьев. Основной отличительной особенностью прямостоячих деревьев от стелющихся является направление роста главных осей: ортотропное и плагиотропное соответственно. У прямостоячих деревьев лесного типа главная ось обычно одна. Это вертикальный ствол. У стелющихся деревьев ствол, как правило, не выражен, а скелетную основу кроны составляют более или менее одинаковые по размеру и структуре саблевидно изогнутые оси, которые мы вслед за В. Н. Моложниковым [3] будем называть стволами-ветвями (СВ).

В роде сосна (*Pinus*) имеются обе жизненные формы, причем стелющихся видов всего два: кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel) и сосна горная (*P. mugo* Turra). Эти виды являются

субальпийскими, а кедровый стланик еще и субарктическим. В горах южной части умеренного пояса они часто встречаются вместе с родственными прямостоячими бореальными видами — кедром сибирским (*P. sibirica* Du Tour) и сосной обыкновенной (*P. sylvestris* L.). До сих пор становление жизненной формы стланца у стелющихся видов на начальных этапах онтогенеза освещено не в полной мере [1, 3, 4]. Сравнительные же исследования таксономически близких видов сосны с принципиально разными жизненными формами и вовсе отсутствуют. Между тем в своей книге «Экологическая морфология растений» И. Г. Серебряков [5] писал: «представляло бы большой интерес сравнительное изучение морфогенеза у сибирского кедра и кедрового стланика» (с. 320). В настоящей работе делается попытка спустя полвека наконец-то реализовать эту идею, причем на примере не одной, а двух пар прямостоячих и стелющихся видов.

Цель настоящей работы — сравнительный анализ развития системы ветвления у стелющихся (кедровый стланик, сосна горная) и прямостоячих (кедр сибирский, сосна обыкновенная) видов на ранних этапах онтогенеза.

Исследование проводили в научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, который расположен на юго-востоке Западно-Сибирской равнины, в 30 км к югу от г. Томска, в южной части подзоны южной тайги (56°13’ с. ш. 84°90’ в. д.).

Объектами исследования послужило семенное потомство 2-хвойных (сосна обыкновенная и сосна горная) и 5-хвойных сосен (кедр сибирский и кедровый стланик), которое было представлено возрастными рядами 1-, 2-, 4- и 8-летних растений. В каждой возрастной группе, кроме последней, было 100 сеянцев, по 25 от каждого вида. В 8-летнем возрасте каждый вид был представлен 20 саженцами. Сеянцы и саженцы с повреждениями в анализ не брали.

Ход морфогенеза побегов восстанавливали, используя метод ретроспективного анализа [2]. Отмечали год появления скелетных осей, их количество и происхождение (из почек возобновления или из латентных почек), подсчитывали число порядков ветвления, число боковых почек возобновления и латентных почек на годичном побеге, измеряли длину годичных побегов, высоту растения и диаметр всех скелетных осей. Степень апикального доминирования определяли как отношение длины оси нулевого порядка ветвления к соответствующему по возрасту участку самой длинной оси первого порядка. Между этими же осями определяли соотношение по толщине. У стелющихся видов отмечали положение СВ на генетической спирали главного ствола. У каждого вида визуально сравнивали размеры терминальной, крупнейшей латеральной и латентной почек.

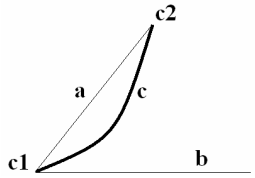


Рисунок 1. Метод определения угла наклона СВ. Угол наклона СВ (c) измеряли между линиями a и b, где a — это прямая, визуально проведенная от основания СВ (c1) до терминальной почки (c2), b — поверхность почвы

Кроме того, у 4- и 8-летних сеянцев измеряли ширину кроны. Оценивали угол отхождения ветвей от ствола и угол наклона ствола у стелющихся видов (рис. 1). Достоверность различий между вариантами сравнения определяли посредством однофакторного дисперсионного анализа (метод линейных контрастов Шеффе).

Структура однолетних сеянцев у всех видов мало различалась и соответствовала обычной схеме: гипокотиль, семядоли, ювенильный побег с одиночными листьями и латентными пазушными почками, терминальная почка. 5-хвойные виды в редких случаях закладывали одну боковую почку, 2-хвойные виды ее не имели. Сеянцы прямостоячих видов имели ортотропное направление роста. У стелющихся видов оно в значительной степени зависело от наличия наклона гипокотиля. Так, у стелющихся видов около половины сеянцев по этой причине имели незначительный наклон. У всех видов, кроме сосны обыкновенной, отмечалась пролиферация некоторых пазушных почек ювенильного побега и образование, как правило, одного бокового ювенильного побега небольшой по сравнению с терминальным побегом длины. Доля таких сеянцев была самой высокой у сосны горной. Прямостоячие виды по высоте сеянцев превосходили стелющиеся.

На втором году жизни у всех видов, кроме кедрового стланика, происходит увеличение линейного прироста годичного побега. Рост прямостоячих видов был ортотропным. У стелющихся видов происходило увеличение наклона (75—45º), тем не менее около половины сеянцев были ортотропными.

Ветвление 2-летних сеянцев у всех видов происходило преимущественно за счет увеличившихся латентных почек ювенильного побега. Образующиеся боковые побеги из этих почек участвовали в формировании скелетной основы дерева только у стелющихся видов. Наиболее крупные латентные почки в сравнении с латеральными почками возобновления имела сосна горная. Она также заметно выделялась по способности таких почек к прорастанию. Латеральные почки возобновления у прямостоячих видов всегда были меньше, а у стелющихся — нередко больше терминальной почки. Прямостоячие виды в этом возрасте превосходили по высоте стелющиеся.

В 4-летнем возрасте по большинству признаков, характеризующих ветвление и рост, 2-хвойные виды превосходили 5-хвойные. Прямостоячие виды имели четко выраженный единственный вертикальный ствол. У стелющихся видов в этом возрасте большая часть саженцев имела наклонное положение.

Приблизительно у 80 % саженцев сосны горной на третьем году жизни к концу лета происходило активное полегание стволика. Даже у тех саженцев, которые в 2-летнем возрасте были ортотропными, образовывался изгиб в районе верхней части гипокотиля, в результате которого нижняя половина стволика наклонялась, в некоторых случаях вплоть до полной параллельности к поверхности почвы. При этом побег текущего года имел направление роста, близкое к вертикальному, в результате чего формировался саблевидный изгиб. В итоге у сосны горной к 4-летнему возрасту доля саженцев с наклонным стволом увеличилась до 90 %, а угол наклона в среднем составлял уже 50—45º. У кедрового стланика, в отличие от сосны горной, наклон побегов и стволиков был пассивным и вызван, скорее всего, большим весом побега с хвоей при недостатке тканей, обеспечивающих механическую прочность стволика. Так, за счет отклонения роста осевого побега от вертикали доля наклонных саженцев к концу 4-го года жизни увеличилась на 20 % и достигла 70 %. Наклон у тех саженцев, которые его имели в 2-летнем возрасте, несколько увеличился и, как правило, составлял уже 20—25º.

У некоторых особей стелющихся видов уже к концу 4-го вегетационного периода сформировались боковые ветви, по длине и толщине не уступавшие стволу, т. е. СВ. В этом случае ствол становился номинальным и превращался в одну из двух или нескольких СВ. У кедрового стланика 80 % саженцев были одноствольными, остальные имели по 2 СВ. У сосны горной одноствольными были лишь 36 % саженцев, а остальные имели 2 или 3 равноценных СВ. Наличие наклона номинального ствола не оказывало влияния на развитие многоствольности ни у одного из стелющихся видов. СВ сосны горной имели, как правило, саблевидную форму, а у кедрового стланика они чаще были прямые или имели незначительный дугообразный изгиб. Угол отхождения осей первого порядка у сосны горной был обычно прямой, а у кедрового стланика — чаще острый.

Боковые побеги у прямостоячих видов развивались главным образом из почек возобновления. Число осей первого порядка у кедра сибирского было значительно меньше, чем у сосны обыкновенной. У обоих видов боковые ветви отходили от ствола практически под прямым углом. Стелющиеся виды формировали будущие скелетные ветви, как правило, за счет латеральных почек возобновления и реже — за счет латентных почек ювенильного побега. Последний вариант ветвления был более характерен для сосны горной. У сосны горной, в отличие от кедрового стланика, происходило увеличение размера латентных почек на ювенильном побеге и их пролиферация. На главном осевом побеге у сосны горной закладывалось почти в 2 раза больше боковых почек возобновления, чем у кедрового стланика. У нее также было в 2 раза больше осей первого порядка.

Прямостоячие и стелющиеся виды существенно различались по соотношению размеров осевого и бокового побегов. У прямостоячих видов терминальный побег заметно превосходил латеральные как по длине, так и по толщине. Степень этого доминирования у кедра сибирского была заметно выше, чем у сосны обыкновенной. У стелющихся видов доминирование осевого побега в большинстве случаев было слабым или отсутствовало, особенно у сосны горной, осевой побег которой иногда было сложно отличить от боковых.

К 8-летнему возрасту все саженцы стелющихся видов приобретают наклонное положение. Во всех без исключения случаях СВ формировались из наиболее крупного латерального ауксибласта, как правило, в 3—4 мутовке последнего на генетической спирали данного элементарного побега. Они могли появляться на любой стороне ствола. У обоих стелющихся видов наклон и изгибы СВ по сравнению с 4-летним возрастом стали более выраженными. Так, сосна горная, как правило, имела саблевидно изогнутые СВ, а форма СВ кедрового стланика была разнообразнее: от саблевидной или S-образной, с четко выраженными плагиотропной и ортотропной частями, до прямой. Угол наклона СВ у обоих стелющихся видов варьировал от 30° до 80°. СВ кедрового стланика были ориентированы, как правило, в одну сторону с углом расхождения СВ в горизонтальной проекции не более 60º. Поэтому крона имела тенденцию к билатеральной симметрии. У сосны горной СВ были ориентированы, как правило, в разных направлениях, образуя чашевидную форму кроны с тенденцией к радиальной симметрии. Соотношение одноствольных и многоствольных саженцев у сосны горной не изменилось. У кедрового стланика доля одноствольных саженцев уменьшилась с 80 до 50 %. По-прежнему кедровый стланик имел не более 2 СВ, а среди многоствольных саженцев сосны горной половина имела 2 СВ, треть — 3 СВ, остальные — 4—6 СВ. В возрасте с 5 до 8 лет формирование системы ветвления стелющихся видов происходило уже исключительно за счет боковых почек возобновления.

По всем признакам, характеризующим рост (высота, ширина кроны, диаметр основания ствола), сосна обыкновенная существенно превосходила кедр сибирский, а сосна горная — кедровый стланик. Ветвление боковых осей у 2-хвойных видов сильнее было выражено у сосны обыкновенной, а у 5-хвойных — у кедрового стланика.

Основными изменениями в системе апикального доминирования однолетних побегов у стелющихся видов было увеличение апикального доминирования лидерного побега над латеральным текущим побегом, в связи с чем к 8-летнему возрасту резко снизилась доля деревьев с низкими показателями апикального доминирования или его отсутствием. В системе многолетних ветвей апикальное доминирование у сосны обыкновенной было ниже, чем у кедрового стланика, что объясняет различие стелющихся видов по числу деревьев со СВ и по числу СВ на дерево.

Степень апикального контроля над побегами и ветвями у прямостоячих видов намного выше, чем у стелющихся. В среднем 2-хвойные отличались более низкими показателями апикального доминирования побегов и ветвей в сравнении с 5-хвойными видами.

Таким образом, у прямостоячих видов любые боковые ветви отставали от ствола по росту, а у стелющихся самые крупные боковые ветви не только не отставали, но даже и догоняли ствол. Словом, хотя бы одна из боковых ветвей становилась одинаковой по размеру с исходно главным лидирующим стволом.

Уже на ранних этапах формирования кроны четко проявляются габитуальные признаки принципиально разных жизненных форм: прямостоячих деревьев и деревьев-стланцев.

Характерные признаки прямостоячих деревьев: а) высокое апикальное доминирование лидерного побега ствола над ветвями, усиливающееся в процессе роста; б) ортотропный рост ствола; в) полное отсутствие вклада латентных почек в образование скелетных осей.

Характерные признаки деревьев-стланцев: а) низкое апикальное доминирование номинального ствола над некоторыми ветвями (избирательность апикального доминирования); б) образование равнозначных ветвей как из пазушных почек ювенильного побега в первые 2—3 года жизни, так и из латеральных ауксибластов начиная с 3 года жизни; в) изменение положения номинального ствола или СВ с вертикального на наклонное.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Барыкина Р. П., Кудряшов Л. В., Класова А. Н.* Строение и формирование стлаников у *Pinus mughus* Scop. и *Juniperus sibirica* Burgsd. в Восточных Карпатах // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 7. С. 949—964.
2. *Воробьев В. Н., Горошкевич С. Н.* Методика ретроспективного изучения динамики мужского «цветения» *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 554—557.
3. *Кедровый* стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья / В. Н. Моложников. М.: Наука, 1975. 203 с.
4. *Кедровый* стланик. Материалы к изучению и хозяйственному использованию / Г. Э. Гроссет. М.: Наука, 1959. 143 с.
5. *Экологическая* морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И. Г. Серебряков. М.: Высшая школа, 1962. 377 с.

***

УДК 630.*221.04

ВОЗОБНОВЛЕНИЕ СОСНЫ ПОСЛЕ ВЫБОРОЧНЫХ РУБОК В СОСНЯКАХ КРАСНОЯРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Р. С. СОБАЧКИН, Н. М. КОВАЛЕВА, В. В. ИВАНОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Дана характеристика возобновления *Pinus sylvestris* в сосновых насаждениях, пройденных выборочными рубками (4-летние) разной интенсивности (24 % и 40 % от общего запаса древостоя). При увеличении интенсивности рубки древесного полога количество возобновления увеличилось ($p < 0.05$). Возобновление сосны после выборочной рубки зависело от степени минерализации, захламленности поверхности почвы, а также проективного покрытия и фитомассы живого напочвенного покрова ($p < 0.001$).

Интенсивное ведение лесного хозяйства приводит к значительным нарушениям лесной экосистемы; в первую очередь это представляет угрозу для нижних ярусов растительности, которым необходимо адаптироваться к изменившимся условиям среды в результате антропогенных нагрузок. При увеличении антропогенной нагрузки сохранение видового разнообразия становится важной исследовательской задачей. Отклику растительности на выборочные рубки посвящен ряд работ [2, 4, 6, 10]. Главной особенностью выборочных рубок является то, что после очередного приема рубки древостой способен выполнять водоохранно-защитные функции, так как площадь всегда остается покрытой лесом (сомкнутость древостоя составляет не менее 0.4—0.5) [7, 8]. Показано, что выборочные рубки в меньшей степени оказывают негативное влияние на растительность, чем сплошные [11, 12, 13]. Однако неоднородность древесного полога, возникшая в результате частичной рубки, приводит к

разрастанию травяной и злаковой растительности, а также внедрению новых (случайных) видов. Это связано с изменениями в пологе древостоя, который является наиболее важным фактором, влияющим на микроклиматические условия.

Сосновые насаждения Погорельского бора территориально входят в Красноярскую островную лесостепь (56º22’ с. ш., 92º57’ в. д.). Рубка древостоя проведена в 2008 г. в спелом насаждении, сосняке бруснично-разнотравно-зеленомошном, на трех ПП (по 0.7 га каждая). ПП1 заложена в сосновом древостое, не подвергшемся рубке, и принята в качестве контроля. На ПП2 и ПП3 проведена рубка древостоя умеренной интенсивности (24 % от запаса), на ПП4 — умеренно высокой (40 %). До проведения рубки (в 2001 г.) пробные площади (3 и 4) пройдены беглым низовым пожаром, не повредившим древостой.

Рубка деревьев проводилась в весенне-летний период с валкой деревьев бензомоторными пилами и трелевкой трактором МТЗ-82. Древостои на пробных площадях имели сходные таксационные характеристики. Состав древостоя — 10С, возраст — 100—110 лет, бонитет — I. Средний диаметр составлял 28.5 см (на контроле) и 30.5—35.4 см (на ПП), средняя высота древесного полога — 24 м. Полнота насаждения на контроле (ПП1) составляла 1.3, в древостое, пройденном рубками, — 0.5, 0.6. Минерализация поверхности почвы после заготовки древесины на ПП в среднем составляла 28 %. Захламленность трелевочных волоков — от 13.2 % до 23.3 %.

Характер возобновления *Pinus sylvestris* в сосновых насаждениях различен, и объяснить эти различия можно как нарушениями на поверхности почвы в результате заготовки древесины (захламленность, степень минерализации), так и влиянием сформировавшейся травянистой растительности в результате рубки древостоя. Установлено, что при увеличении интенсивности рубки древесного полога количество возобновления увеличилось ($p < 0.05$). Наибольшее количество самосева и подроста сосны отмечено на ПП3 и ПП4, пройденных рубками разной интенсивности. На этих пробных площадях фитомасса трав и кустарничков была значительно ниже, чем на ПП2, моховой покров был неразвит в силу того, что участки были пройдены низовым пожаром до рубки древостоя. По сравнению с нарушенными насаждениями контроль (ПП1) характеризовался наименьшим количеством самосева и подроста ($p = 0.008$). В высокополнотном насаждении рост подроста подавлен, прирост замедленный. Общая численность самосева сосны под пологом леса не превышала 8.8 тыс. шт./га. Установлено, что с увеличением количества видов (на 1 м^2), проективного покрытия и фитомассы травяно-кустарничкового яруса количество самосева снижается как на пасеках, так и на волоках ($p < 0.001$).

В первые три года после рубки происходит гибель и угнетение подроста предварительной генерации в результате резкого изменения световых и температурных условий, вместе с тем появляются всходы хвойных пород, из которых развивается самосев, а затем и подрост последующей генерации [3]. Наибольшее количество всходов отмечено на контроле (ПП1), на 4-летних вырубках всходы встречаются единично. Наряду с резкими колебаниями температуры поверхностных слоев почвы и подстилки для всходов в первый год жизни существенное значение имеет усиленная конкуренция за влагу [9]. В результате конкуренции за влагу преимущественно с корнями видов травяно-кустарничкового яруса, пронизывающими всю подстилку, нарушается водный баланс всходов, которые гибнут в подсыхающей подстилке до того, как их корни достигнут почвы [1].

Высота естественного возобновления, особенно на вырубках, является одним из важных показателей его надежности, так как всходы и самосев в основном погибают в конкуренции с травяным покровом [5]. Оценка возобновления по высоте показала, что основное его количество в сосняках, пройденных рубкой, приходилось на низшие высотные группы 0.1—0.5 м (рис. 1 а). Наименьшее количество подроста в этой высотной группе отмечено на контроле (8.7 тыс. шт./га), в нарушенных насаждениях это значение варьирует от 29.3 до 54.6 тыс. шт./га. На контроле подрост высотой 0.5—1.0 м составлял 29 % (3.7 тыс. шт./га) от общего количества, на вырубках подрост этой высотной группы встречался только на ПП4 в незначительном количестве (0.7 тыс. шт./га). Крупный подрост (1.51—2.0) отмечен только на контроле в единичном количестве (0.2 тыс. шт./га) и отсутствовал на ПП, пройденных выборочными рубками.

Жизненное состояние подроста на 4-й год после рубки древостоя характеризовалось как здоровое. На участках, пройденных выборочными рубками, сухие особи отсутствовали (рис. 1 б). На контрольной ПП имели место ослабленные (1.7 тыс. шт./га) и усыхающие (0.8 тыс. шт./га) экземпляры, что говорит об угнетении подроста высокополнотным материнским древостоем. Сухостой подроста на контроле составлял 17 % от общего количества (1.8 тыс. шт./га).

Появление возобновления сосны после рубки деревьев зависело от степени минерализации и захламленности поверхности почвы ($p < 0.001$). При анализе характера размещения возобновления на технологических площадках лесосеки установлено, что всходы в нарушенных сосняках (ПП3, ПП4) были встречены в незначительном количестве только на трелевочных волоках, где отсутствовала конкуренция со стороны живого напочвенного покрова. Минерализация на волоках составляла 89 %, захламленность — 58 %. Всходы отсутствовали на ПП2, где отмечено увеличение захламленности (78 %)

и минерализации почвы (94 %). Также на волоках отмечена максимальная фитомасса живого напочвенного покрова по сравнению с другими ПП.

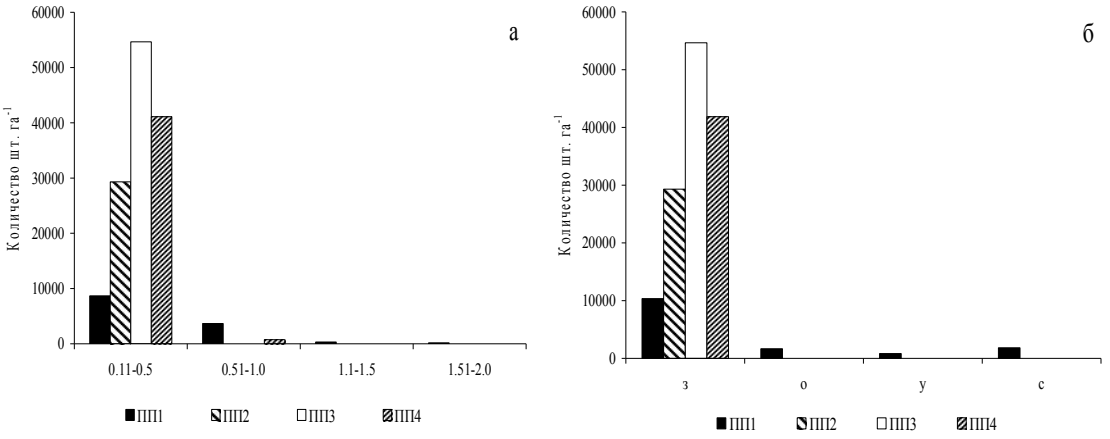


Рисунок 1. Распределение подроста в сосновых насаждениях по высотным группам (а) и категориям жизненного состояния (б). З — здоровые, о — ослабленные, у — усыхающие, с — сухие

Исследования показали, что основное количество подроста обнаружено на пасечных участках. Наибольшее его количество отмечено на пасеках ПП3 и ПП4 (46 тыс. шт./га и 41.5 тыс. шт./га соответственно), наименьшее — на ПП2 (28.6 тыс. шт./га). Это подрост высотной группы 0.1—0.5 м. На волоках максимальное количество подроста 15 % (8.2 тыс. шт./га) обнаружено на ПП3, на ПП2 и ПП4 количество подроста на волоках единично и составляло 2.4 % (0.7 тыс. шт./га) и 0.9 % (0.4 тыс. шт./га). Это уцелевший подрост по краям трелевочных волоков, а также подрост последующей генерации, сформировавшийся на минерализованных участках.

Наибольшее количество самосева, так же как и подроста, сосредоточено на пасеках. После рубки умеренной интенсивности (ПП3) количество самосева на волоках и пасеках было сходным (54 % и 46 % соответственно). После рубок умеренной и умеренно высокой интенсивности в сосняках, пройденных пожаром (ПП3 и ПП4), на волоках обнаружено максимальное количество самосева (26.8 и 11.1 тыс. шт./га соответственно), минимальное (1.7 тыс. шт./га) — после умеренной интенсивности без пожара (ПП2). Выявлено, что при уменьшении проективного покрытия и фитомассы живого напочвенного покрова количество самосева сосны на ПП увеличивается ($p < 0.001$).

Заключение. В лесостепных условиях в сосняках бруснично-разнотравно-зеленомошных, пройденных выборочными рубками, естественное возобновление протекает удовлетворительно. Количество самосева и подроста сосны в нарушенных сосняках значительно выше, чем в высокополнотном насаждении, не пройденном рубкой. При увеличении интенсивности рубки древесного полога количество возобновления увеличилось ($p < 0.05$). Жизненное состояние ценопопуляций всходов и самосева как на пасеках, так и на волоках оценивается как «здоровое». Возобновление сосны после выборочных рубок зависело от степени минерализации и захламленности поверхности почвы, а также проективного покрытия и фитомассы живого напочвенного покрова ($p < 0.001$). В целом в насаждениях, пройденными выборочными рубками, возобновление сосны можно считать достаточным для формирования хвойного молодняка и в дальнейшем материнского древостоя.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Виппер В. Н.* Влияние подлеска и травяно-кустарничкового покрова на возобновление лиственничных лесов Центральной Якутии. М.: Наука, 1973. 63 с.
2. *Варфоломеев В. В.* Динамика травяного покрова в дубравах, пройденных рубками ухода // Лесной журнал. 1972. № 1. С. 142—147.
3. *Горяева Е. В.* Влияние фактора времени на процесс лесовосстановления после рубок // Вестник КрасГау. 2006. № 15. С. 203—207.
4. *Данилик В. Н., Исаева Р. П.* Динамика живого напочвенного покрова при различных способах рубок в горных темнохвойных лесах Среднего Урала // Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1969. Вып. 3. С. 22—29.
5. *Ильичев Ю. Н., Бушков Н. Т., Маскаев И. В.* Лесовозобновление на вырубках по гарям Приобских боров лесостепной зоны: проблемы и перспективы. Новосибирск: Наука, 2009. 257 с.
6. *Набатов Н. М.* Динамика появления и рост хвойного подроста при постепенных рубках: Матер. науч. конф. по вопр. лесн. хоз. (секц. лесоводство). М., 1970. С. 109—112.
7. *Побединский А. В.* Изучение лесовосстановительных процессов. М.: Наука. 1966. 60 с.

8. *Побединский А. В.* Рубки главного пользования. М.: Лесная пром-сть, 1980. 192 с.
9. *Уткин А. И.* О естественном возобновлении лиственницы даурской в Центральной Якутии // Сообщ. лаборатории лесоведения АН СССР. Вып. 2. С. 44—68.
10. *Götmark F., Pallto H., Norden B., Götmark E.* Evaluating partial cutting in broadleaved temperate forest under strong experimental control: short-term effects on herbaceous plants. // For. Ecol. Manag. 2005. N 214. P. 124—141.
11. *Jalonen J., Vanha-Majamaa I.* Immediate effects of four different felling methods on mature boreal spruce forest understory vegetation in southern // Finland. For. Ecol. Manage. 2001. N 146. P. 25—34.
12. *Meier A. J., Bratton S. P., Duffy D. C.* Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests // Ecol. Appl. 1995. N 5. P. 935—946.
13. *Okland T., Rydgren K., Okland R. H., Storaunet K. O., Rolstad J.* Variation in environmental conditions, understorey species number, abundance and composition among natural and managed Picea abies forest stands // For. Ecol. Manag. 2003. N 177. P. 17—37.

БИОТЕХНОЛОГИЯ И ГЛУБОКАЯ ПЕРЕРАБОТКА ЛЕСНЫХ ПРОДУКТОВ

УДК 630*161.443.6 + 674.031.632.13

СОХРАНЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ЦЕННОГО ГЕНОФОНДА ЛИСТВЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ОСНОВЕ СОЗДАНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО БАНКА IN VITRO

О. С. МАШКИНА[1, 2], Т. М. ТАБАЦКАЯ[1]

[1] Всероссийский НИИ лесной генетики, селекции и биотехнологии, Воронеж, Россия
[2] Воронежский государственный университет, Воронеж, Россия

АННОТАЦИЯ
В условиях *in vitro* создан и длительно поддерживается (свыше 10—22 лет) генетический банк (коллекция микрорастений) ценных генотипов быстрорастущих лиственных древесных растений (видов, гибридов и полиплоидов березы, тополя, осины и ивы). Хранение коллекции осуществляется путем: 1) редкого субкультивирования на питательных средах без гормонов, что способствует сохранению генетической и хозяйственной ценности исходных деревьев; 2) депонирования при пониженной температуре, что способствует удлинению периода между пересадками до года.

Создание генетического банка *in vitro* (живой коллекции целых пробирочных растений, их отдельных органов, тканей и даже клеток) — один из современных подходов сохранения *ex situ* (в искусственных условиях) представителей ценного генофонда древесных растений для их последующего воспроизводства, использования в научных и практических целях.

Известно, что способ долговременного хранения коллекции накладывает отпечаток на ее качество. Так, частые пересадки культур (раз в 1—2 месяца) на питательные среды, обогащенные регуляторами роста, удорожают содержание коллекции и могут привести к изменению ее генетической стабильности, жизнеспособности и потере ценных признаков [1, 2]. Высокое содержание ретардантов или осмотически активных веществ (например, сахарозы) в питательной среде может привести к появлению мутаций [4]. Криосохранение в жидком азоте — довольно дорогостоящий и трудоемкий способ. К тому же методы криосохранения еще недостаточно разработаны для универсального применения, хотя и имеются положительные результаты для отдельных видов древесных растений [5, 7].

Ранее нами была создана коллекция из микрорастений ценных, но трудно размножаемых генотипов быстрорастущих лиственных древесных растений (по 10—15 пробирочных растений для каждого), которая регулярно пополняется новыми генотипами, видами и породами. Среди них — карельская береза с узорчатой текстурой древесины (*Betula pendula* Roth var. carelica Merkl.); береза повислая (*B. pendula* Roth); декоративные рассеченнолистные формы березы далекарлийской (*B. pendula* “dalekarlica” (L.f.); быстрорастущие, продуктивные и устойчивые разноплоидные гибриды тополя белого (*Populus alba* L.) и сереющего (*P. canescens* Sm.), осины (*P. tremula* L.); отселектированные формы и гибриды ивы (*Salix* L. spp.). Для сохранения коллекции используется два подхода: 1) длительное культивирование на питательных средах без гормонов в условиях нормального роста и 2) депонирование — лимитирование ростовых процессов и увеличение времени между пересадками. Рассмотрим более подробно каждый из них.

1. Ранее нами был предложен метод [3], уменьшающий вероятность возникновения сомаклональной изменчивости при многолетнем культивировании, что может обеспечить генетическую стабильность коллекции и способствовать сохранению ценных признаков исходных генотипов. Метод заключается в редком субкультивировании микрорастений (с интервалом раз в 5—6 месяцев) на специально подобранных (с учетом генотипических особенностей клонов) безгормональных питательных средах, дополненных активированным углем при обычных условиях климатического режима (16-часовой фотопериод, освещенность 2—3 клк, 24—26 °С). Таким способом коллекция клонов березы и тополя поддерживается нами свыше 10—22 лет с периодической высадкой растений в питомник. Установлено, что в процессе длительного культивирования все клоны сохраняли высокую жизнеспособность и регенерационную активность; плоидность, присущую исходным экземплярам: диплоиды (2n = 2x = 28 — береза) или полиплоиды (2n = 3x = 42, 2n = 4x = 56 — карельская береза; 2n = 3x = 57 — тополь); не проявляли видимых признаков онтогенетического старения и сомаклональной изменчивости. Клоны березы и тополя, высаженные в питомник после длительного культивирования *in vitro*, проявили все признаки полноценного развития: характеризовались высокой жизнеспособностью и адаптивностью, хорошим ростом и относительной внутриклоновой однородностью, сохраняли фенотипические особенности исходных деревьев. Независимо от длительности культивирования *in vitro* (от года до 11 лет) деревья одних и тех же клонов карельской березы характеризовались полным (у всех деревьев) проявлением признаков узорчатости древесины. Таким же способом в коллекции

поддерживаются клоны березы с аномальным фенотипом, представляющие интерес для изучения генетики морфогенеза.

2. Депонирование клонов тополя и осины проводилось при пониженной положительной температуре (+4 °С) на свету (1 клк) или в темноте на питательных средах без гормонов. Перед депонированием микропобеги с 2—3 пазушными почками культивировали на питательной среде ½ WPM [6] в течение 7— 10 дней до укоренения и начала роста, а затем помещали в условия пониженной температуры. В контрольном варианте микропобеги культивировали на той же среде при 24—26 °С, освещенности 1 клк, длине светового дня 16 ч. Для замедления роста культур в питательную среду добавлялись осмотики: маннит (4 %), сорбит (60 мг/л), повышалась концентрация сахарозы (до 4 % и 6 % при 2 % в норме). Для каждого клона и варианта высаживали по 15—20 микрочеренков. Полученные результаты представлены в таблицах 1—3.

Таблица 1. Жизнеспособность культур (%) триплоидного тополя белого при депонировании на питательной среде ½WPM, дополненной осмотиками. Условия культивирования: температура — 24–26 °С, интенсивность освещения — 1 клк, 16-часовой фотопериод

№ клона	Длительность хранения культур, мес.	Содержание осмотиков в питательной среде				
		сахароза 2 % (контроль)	сахароза 4 %	сахароза 6%	сахароза 2 %, маннит 4 %	сахароза 2 %, сорбит 60 мг/л
155/83	4	100,0	100,0	90,5	88,9	100,0
	6	81,8	50,0	33,3	0,0	62,5
101/83	4	90,0	70,0	54,5	40,0	84,6
	6	46,1	40,0	27,3	0,0	41,1

Таблица 2. Жизнеспособность культур (%) тополя белого (155/83 и 101/83) и сереющего (А и П) в зависимости от светового режима; депонирование при пониженной температуре (+4 °С) на питательной среде ½ WPM + сахароза 2 %

№ клона	Длительность хранения культур, мес.	Световой режим	
		Темнота	Свет (1 клк, 16-часовой фотопериод)
155/83	2	100,0	67,0
	4	86,6	0,0
101/83	2	100,0	70,0
	4	100,0	0,0
А	2	100,0	33,3
	4	93,3	0,0
П	2	100,0	25,0
	4	73,3	0,0

Таблица 3. Жизнеспособность культур (%) триплоидного тополя белого в зависимости от содержания сахарозы в питательной среде ½ WPM. Условия культивирования: первые 5 месяцев депонирование при пониженной температуре (+4 °С) с последующим культивированием на свету в обычных условиях (температура — 24—26 °С, интенсивность освещения — 1 клк, 16-часовой фотопериод) еще 4—6 месяцев

№ клона	Длительность хранения культур, мес.	Содержание сахарозы в питательной среде		
		2 % (контроль)	4 %	6 %
155/83	5	100,0	100,0	100,0
	10	100,0	25,0	12,5
	12	100,0	0,0	0,0
101/83	5	100,0	100,0	100,0
	10	100,0	12,5	0,0
	12	90,0	0,0	0,0

Из табл. 1 видно, что в условиях проведенного эксперимента добавление осмотиков в питательную среду не дало желаемого результата. Сильно ингибирующий эффект на рост и жизнеспособность (сохранность) культур оказал маннит в концентрации 4 %. Наблюдалось снижение укореняемости микропобегов (до 60—80 % против 100 % в контроле) и сильное замедление их роста. У растений быстро желтели и некротизировались листья, а к 6 месяцам хранения все растения засохли. С увеличением концентрации сахарозы в питательной среде наблюдалось замедление роста побегов, но одновременно уменьшалась жизнеспособность культур (в 2—3 раза по сравнению с контролем). Положительные результаты при обычных условиях культивирования получены лишь в контроле (содержание сахарозы в питательной среде 2 %). Тем не менее реакция различных генотипов тополя на

сходные условия культивирования была неоднозначной, и через 6 месяцев культивирования в зависимости от клоновой принадлежности жизнеспособность составила 81,8 % (155/83) и 46,1 % (101/83).

Депонирование культур при пониженной температуре (+4 °С) выявило существенное влияние светового режима (хранение в темноте или на свету), а также генотипа на их жизнеспособность. Из табл. 2 видно, что в целом у всех четырех проанализированных клонов жизнеспособность культур после двух месяцев хранения была в 1,5—4 раза выше в темноте, чем на свету (соответственно 100 % и 25—70 %). В последующие два месяца хранения на свету отмечена гибель всех культур (потеря тургора, некроз и пожелтение листьев), тогда как в условиях первого варианта (темнота) сохранность была достаточно высокой и составила в зависимости от генотипа от 73,3 % (П) до 100 % (101/83).

Наилучшие результаты показало хранение культур при пониженной температуре (+4 °С) в темноте на питательной среде ½ WPM (содержание сахарозы 2 %) в течение 5 месяцев с последующим культивированием на свету в обычных условиях климатического режима (температура — 24—26 °С, интенсивность освещения — 1 клк, 16-часовой фотопериод) еще 5—6 месяцев (табл. 3). Это способствовало удлинению периода между пересадками до года. Через 10—12 месяцев хранения выживало 90—100 % культур, тогда как при обычных условиях культивирования уже через 8 месяцев выживало не более 20 %. Исследования по оптимизации условий депонирования продолжаются.

Использование такого генетического банка микрорастений *in vitro* в лесном хозяйстве позволит:

— обеспечить сохранение *ex situ* представителей ценного генофонда лиственных древесных растений;
— провести при необходимости селективное тиражирование хозяйственно ценных биотипов и получить в массовом количестве качественный посадочный материал для создания лесных культур целевого назначения, лесоразведения быстрорастущих лиственных пород после пожаров, засухи, вырубок, техногенного загрязнения и др.;
— обеспечить сохранение генетической и хозяйственной ценности материнских деревьев (исходных генотипов), внутриклоновую однородность (стандартность) посадочного материала, что в свою очередь приведет к экономии площадей, материальных затрат и времени при создании лесных культур;
— снизить себестоимость посадочного материала (за счет сокращения, упрощения и удешевления отдельных этапов культивирования);
— перейти на сортовую основу лесовыращивания, внедрение селекционных достижений (направленных на сокращение сроков выращивания больших объемов древесины) и др.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Высоцкий В. А.* О генетической стабильности при клональном микроразмножении плодовых и ягодных культур // Сельскохозяйственная биология. 1995. 5. С. 57—63.
2. *Кузнецова О. И., Аш О. А., Гостимский С. А.* Изучение влияния продолжительности культивирования каллусов на накопление генетических изменений у регенерантов гороха (*Pisum sativum* L.) // Генетика. 2006. 42 (5). С. 684—692.
3. *Машкина О. С., Табацкая Т. М., Стародубцева Л. М.* Длительное микрочеренкование для массового клонального размножения карельской березы и тополя // Физиология растений. 1999. 46 (6). С. 950—953.
4. *Сафразбекян С. А., Урманцева В. В., Катаева Н. В.* Роль сахарозы в регуляции морфогенеза каперса *in vitro* // Биология культивируемых клеток и биотехнология растений. Сб. науч. тр. М.: Наука, 1991. С. 192—197.
5. *Chmielarz P., Michalak M.* Cryopreservation of genetic resources of forest tree species // Наука о лесе XXI века. Сб. науч. тр. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2010. С. 109—112.
6. *Lloyd G., McCown B.* Commercially-feasible micropropagation of Mountain laurel, Kalmia latifolia, by use of shoot tip culture // International Plant Propagation Society Proceedings. 1980. 30: 421—427.
7. *Ryynanen L., Aronen T.* Genome fidelity during short- and long-term tissue culture and differentially cryostored meristems of silver birch (*Betula pendula*) // Plant Cell., Tissue and Organ Culture. 2005. 83: 21—32.

***

УДК 573.6.086.83.582.28

LENTINUS EDODES (BERK): МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ В ПОВЕРХНОСТНОЙ И ГЛУБИННОЙ КУЛЬТУРЕ

Е. А. МЕЛЬНИКОВА, Ю. А. ЛИТОВКА, О. В. КИСЕЛЕВА, П. В. МИРОНОВ

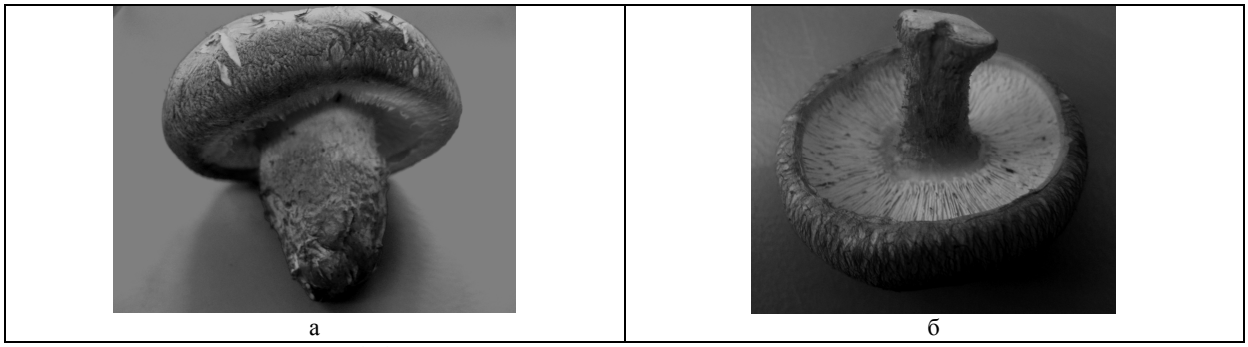
Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
В статье представлены результаты изучения биологических особенностей штамма LT-2.2 *Lentinus edodes* и оценки перспективы его глубинного и твердофазного культивирования в биотехнологических целях.

В структуре лесных биоценозов дереворазрушающие грибы занимают важное место в первичной переработке растительного органического субстрата биомассы леса. Представители этой группы обладают развитым ферментативным аппаратом, позволяющим разрушать лигниноцеллюлозный комплекс древесины, используя в своем питании как целлюлозу, так и лигнин. Это свойство дает возможность использовать их в биодеструкции растительных отходов сельского хозяйства и деревоперерабатывающей промышленности. Одним из представителей ксилотрофных базидиомицетов является гриб *L. edodes,* шиитаке, который в процессе своей жизнедеятельности синтезирует биологически активные вещества и тем самым не только является ценным продуктом питания, но и представляет интерес как продуцент биологически активных соединений. В настоящее время установлено, что среди метаболитов, продуцируемых шиитаке, имеются вещества, обладающие радиопротекторным, противоопухолевым, антивирусным, фунгицидным, бактериостатическим и иммуномоделирующим действием, а также снижающие содержание холестерина в крови [2,4].

В настоящее время *L. edodes* является одним из наиболее перспективных для культивирования видов съедобных грибов, который синтезирует комплекс экстрацеллюлярных ферментов, разрушающих трудногидролизуемые растительные полимеры. Выращивание биомассы шиитаке возможно методами поверхностного и глубинного культивирования, при этом одним из основополагающих аспектов производства является соблюдение чистоты продуцента. Изучение морфологических признаков в производстве грибной биомассы необходимо не только при первичной идентификации, но и на каждой стадии культивирования, поэтому при использовании базидиомицетов в биотехнологических процессах особое внимание должно уделяться культурально-морфологическим свойствам [1]. В связи с этим целью данной работы являлось комплексное изучение морфологии макро- и микроструктур поверхностного и глубинного мицелия *L. edodes.*

Объектом настоящего исследования являлся штамм LT-2.2 базидиального гриба *L. edodes*, чистая культура которого была выделена из коммерческих плодовых тел и хранится в музее кафедры ХТДиБТ СибГТУ. Выделение чистой культуры и получение спор проводили с использованием общепринятых микологических методов [3, 6]. Плодовое тело *L. edodes* состояло из шляпки и ножки; диаметр шляпки 4 см, форма полусферическая, выпуклая, цвет темно-коричневый. На нижней стороне шляпки располагался гименофор пластинчатого строения; пластинки белые, сначала ровные, а при созревании гриба зубчатые; на нижней поверхности шляпки отмечено наличие покрывала — тонкой мембраны, которая распространяется от ножки до краев шляпки (рис. 1 а). Ножка *L. edodes* волокнистая, центральная, слегка отогнута (рис. 1 б).



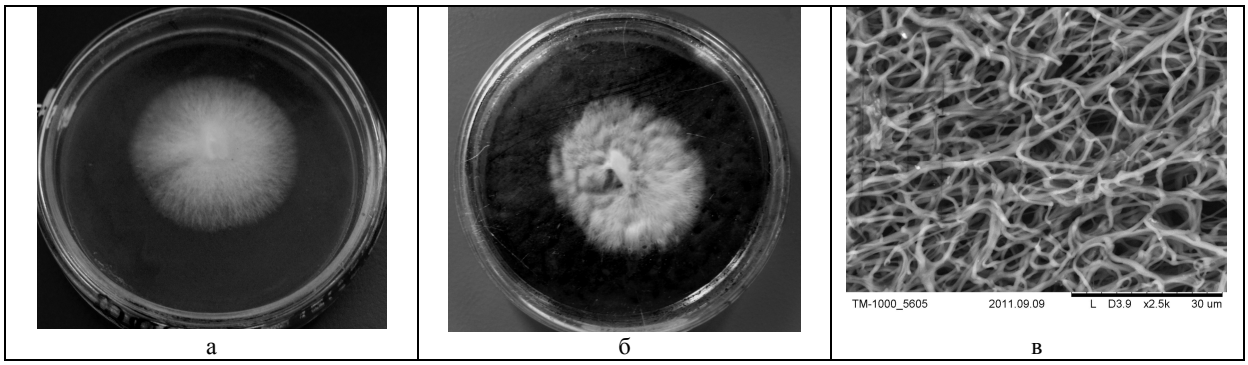
а б

Рисунок 1. Плодовое тело *L. Edodes,* из которого была выделена чистая культура (а — внешний вид гриба; б — внешний вид гименофора)

Еще одним надежным критерием видовой идентификации гриба и важным диагностическим признаком является особенность строения базидиоспор. Из плодового тела были выделены споры белого

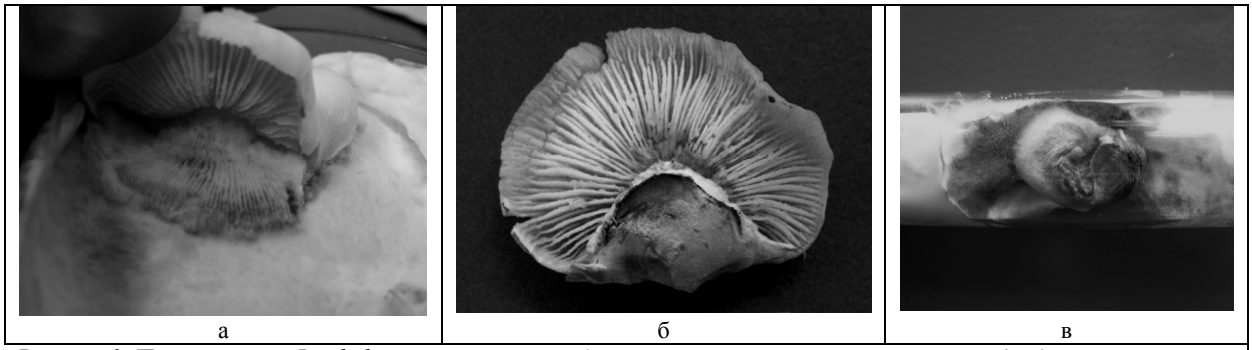
цвета, мелкие, размером 3 × 6 мкм; поверхность спор гладкая, форма яйцевидная или эллипсоидная.

Для изучения особенностей роста в различных биотехнологических системах и определения макро- и микроморфологических признаков *L. edodes* было проведено культивирование штамма в поверхностных и глубинных условиях. Поверхностное культивирование осуществляли на сусловом агаре в чашках Петри при температуре 27 ± 2 °С. При поверхностном культивировании штамм формирует колонию воздушного мицелия, состоящую из плотного слоя прямых гиф. Форма колонии округлая, цвет белый, край ворсинчатый, профиль плоский, структура волокнистая, мицелий паутинистый, стелющийся, трудно отделяемый от субстрата (рис. 2 а). Микроскопические исследования показали, что воздушный мицелий изучаемого штамма LT 2.2. имеет гифальное строение; гифы разветвленные (рис. 2 в), септированные, имеют многочисленные пряжки; со временем гифы могут объединяться в тяжи. Для воздушного мицелия изучаемого штамма характерно образование коричневой мицелиальной пленки (рис. 3 в), что является признаком процесса созревания мицелиального блока перед формированием плодового тела.



а б в

Рисунок 2. Морфологические особенности воздушного мицелия штамма *L. edodes* при поверхностном культивировании в чашке Петри (а — на сусловом агаре; б — на лигнине; в — микроморфологические особенности штамма на сусловом агаре)



а б в

Рисунок 3. Плодовое тело *L. edodes,* выращенное в лабораторных условиях на сусловом агаре (а, б — плодовое тело, в — гипертрофированная примордия)

По типу используемого субстрата *L. edodes* принадлежит к группе дереворазрушаюших грибов, образующих коррозионную гниль. В состав ферментных систем грибов, вызывающих коррозионный ксилолиз древесины, входят наряду с целлюлазами активные оксидоредуктазы. При совместном действии этих ферментов активно расщепляется как целлюлоза, так и лигнин [7]. Поэтому представляло интерес изучить возможность твердофазной ферментации гидролизного лигнина исследуемым штаммом.

На рис. 2 б приведена фотография колонии воздушного мицелия *L. edodes,* выросшего на такой среде, как лигнин. Показано, что макроморфологические признаки штамма LT-2.2, культивируемого на лигниновом субстрате (рис. 2 б), существенно не отличаются от таковых на сусловом агаре (рис. 2 а).

В результате поверхностного культивирования на агаризованной среде в чашке Петри было получено плодовое тело *L. edodes* (рис. 3 а), макроморфологические особенности (рис. 3 б) которого соответствуют ранее описанным признакам. Также в процессе поверхностного культивирования на скошенной поверхности суслового агара после образования коричневой мицелиальной пленки наблюдали образование гипертрофированной бесформенной примордии (рис. 3 в), которая, вероятно, в связи с пространственной ограниченностью и недостатком кислорода не сформировала плодовое тело.

При дальнейших исследованиях было проведено культивирование *L. edodes* в глубинных условиях. Культивирование проводили в стационарном лабораторном биореакторе CeCa (Gallenkamp controlled environment culture apparatus Cx650, made in England BY) при температуре 27 ± 2 °С в течение

96 часов при непрерывном перемешивании путем барботирования стерильным воздухом (расход воздуха 100 л/ч на 1 л среды). В качестве питательной среды использовали крахмало-аммонийную среду с содержанием крахмала 2 %. Используемая для культивирования среда содержала в своем составе источники азота (NH_4^+), источник углерода (крахмал) и комплекс минеральных солей (KCl, NaCl, $CaCl_2$, $MgSO_4$, KH_2PO_4, K_2HPO_4). Посевным материалом служила глубинная культура *L. edodes,* выращенная на аналогичной среде на лабораторном шейкере в колбах объемом 250 мл, с объемом питательной среды 150 мл. В результате глубинного культивирования была получена биомасса молочно-белого цвета, состоящая из скопления многочисленных структур округлой формы. С помощью светового микроскопа Olimpus SZX 41 были исследованы микроморфологические особенности полученной биомассы. Глубинный мицелий *L. edodes* имеет гифальную структуру, гифы разветвленные. На генеративных септированных гифах присутствуют регулярные одиночные пряжки (рис. 4).

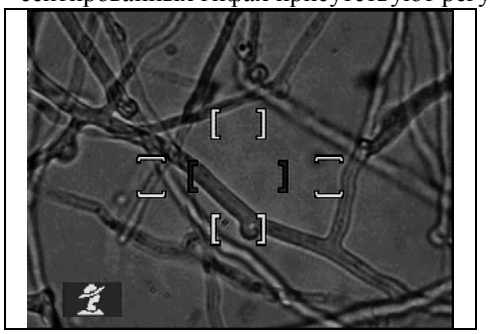


Рисунок 4. Микроморфологические особенности глубинной культуры *L. edodes*

Таким образом, были исследованы макро- и микроморфологические особенности поверхностного и глубинного мицелия *L. edodes*. Показано, что поверхностный и глубинный мицелий *L. edodes* имеет разветвленное гифальное строение; гифы септированы с одиночными пряжками. Воздушный мицелий в процессе своего развития образует коричневую мицелиальную пленку. Все описанные морфологические признаки могут быть применены в процессе промышленного культивирования *L. edodes* для контроля чистоты как посевного материала, так и получаемых продуктов на всех стадиях биотехнологического процесса. В результате проведенного эксперимента показана потенциальная возможность роста *L. edodes* на гидролизном лигнине, что представляет несомненный практический интерес.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Высшие* съедобные базидиомицеты в поверхностной и глубинной культуре / Н. А. Бисько, А. С. Бухало, С. П. Вассер и др. Под общ. ред. И. А. Дудки. Киев: Наукова думка, 1983. 312 с.
2. *Лекарственные* грибы в традиционной китайской медицине и современных биотехнологиях / под общ. ред. В. А. Сысуева. Киров: О-Краткое, 2009. 320 с.
3. *Методы* экспериментальной микологии. Справочник / отв. ред. В. И. Билай. Академия наук Украинской ССР, институт микробиологии и вирусологии им. Д. К. Заболотного. Киев: Наукова думка, 1982. 550 с.
4. *Морфология* грибов: Учеб. пособие. 2-е изд., испр. и доп. Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2003. 215 с.
5. *Морозов А. И.* Разведение перспективных видов грибов. М.: Изд-во АСТ; Донецк: Сталкер, 2003. 78 с.
6. *Практикум* по микробиологии: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / под ред. А. И. Нетрусова. М.: Издательский центр «Академия», 2005. 608 с.
7. *Ферментные* системы высших базидиомицетов / Н. И. Даниляк, В. Д. Семичаевский, Л. Г. Дудченко, И. А.Трутнева. Отв. ред. Е. Г. Судьина, И. А. Дудка. АН УССР. Ин-т ботаники им. Н. Г. Холодного. Киев: Наукова думка, 1989. 280 с.

***

УДК 630*865.1

КАТИОНООБМЕННЫЕ СВОЙСТВА МОДИФИЦИРОВАННОЙ КОРЫ ХВОЙНЫХ ПОРОД СИБИРИ

А. В. СЕМЕНОВИЧ, С. Р. ЛОСКУТОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Исследована сорбция катионов Cu^{2+}, Co^{2+}, Ca^{2+}, Zn^{2+} из индивидуальных растворов сорбентами, полученными путем химического модифицирования коры хвойных древесных пород в статическом и динамическом режимах. Установлена зависимость сорбционной способности модифицированной коры от ряда факторов. Изучен механизм сорбции катионов металлов модифицированной корой.

Одной из важнейших проблем защиты окружающей среды является проблема утилизации отходов производства деревообрабатывающей отрасли, в частности, коры хвойных древесных пород. Перспективным направлением утилизации коры является получение сорбентов, способных улавливать из сточных вод загрязняющие вещества. Из анализа около 500 литературных источников следует, что внимание исследователей из США, Франции, Японии, Индии и др. начиная с 1974 года и по настоящее

время обращено к разработке способов химического модифицирования коры. Ряд предложенных способов позволяет получать эффективные сорбенты. В России аналогичные исследования ранее не проводились.

Известно, что свойства модифицированной коры зависят от ряда факторов, которые связаны не только с принадлежностью к той или иной породе, но и с ботанико-географическими условиями произрастания деревьев.

Целью исследования было получение катионита путем химической модификации коры хвойных видов *Larix sibirica Ledeb*, *Pinus sylvestris L.*, *Abies sibirica L.*

Кору названных пород высушивали на воздухе, измельчали, выделяли фракцию 0.5—1.0 мм. Модифицирование осуществляли методом фенолформальдегидной конденсации. Способы модифицирования сырья различались продолжительностью обработки и типом катализатора (табл. 1).

Таблица 1. Способы модифицирования коры

Способ	Особенности модифицирования коры
1	Продолжительность обработки 15 мин., катализатор 0.2 N H_2SO_4, температура 50 °С
2	Продолжительность обработки 2 ч, катализатор 0.2 N H_2SO_4, температура 50 °С
3	Продолжительность обработки 15 мин., катализатор 3 % HNO_3, температура 50 °С
4	Продолжительность обработки 2 ч, катализатор 3 % HNO_3, температура 50 °С

Полученные катиониты исследовали с помощью растровой электронной микроскопии, рентгено-флуоресцентной спектрометрии, инфракрасной спектроскопии, потенциометрического титрования.

В результате модифицирования коры получен твердый сыпучий сорбент, при контакте которого с растворами солей вторичного загрязнения очищаемого раствора не происходит. Из сравнения результатов потенциометрического титрования, ИК-спектроскопии натуральной и модифицированной коры установлено, что в процессе модифицирования в коре происходит образование полимера, цепь которого содержит фенольные остатки, соединенные между собой метиленовыми мостиками; формируются дополнительные функциональные группы: гидроксильные, карбоксильные, карбонильные. Адсорбция катионов наиболее эффективна в интервале величины pH от 6.13 до 10.55.

Сорбционная способность полученных сорбентов по отношению к катионам Cu^{2+}, Co^{2+}, Ca^{2+}, Zn^{2+} в статических условиях эксперимента варьирует от 1.7 до 21.3 мгMe^{2+}/г сухого сорбента; степень извлечения достигает 100 %.

Из анализа полученных данных следует:

1. Модифицированная кора пихты извлекает катионы металлов из водных растворов в больших количествах по сравнению с корой сосны и лиственницы.
2. На сорбционную способность сорбентов оказывает существенное влияние продолжительность воздействия модифицирующего раствора. По этому признаку сорбенты можно разделить на две группы. К первой относятся препараты, для которых с увеличением продолжительности обработки возрастает сорбционная способность. Ко второй группе относятся препараты, сорбционная способность которых, напротив, уменьшается.
3. Величина сорбции катионов металлов препаратами зависит от типа катализатора, примененного при обработке. Модифицирование коры в присутствии азотной кислоты может приводить как к повышению сорбционной емкости сорбентов до 27 %, так и к ее снижению до 57 % по сравнению с этим показателем для образцов, модифицированных при использовании в качестве катализатора серной кислоты.
4. Сорбционная способность сорбентов зависит от типа катиона (Zn^{2+} сорбируются в несколько раз лучше, чем другие катионы всеми препаратами коры; хуже всего извлекаются из растворов катионы Ca^{2+}). В присутствии конкурирующих катионов металлов в водном растворе модифицированная кора всех пород преимущественно поглощает катионы Zn^{2+}, наименее эффективно — катионы Co^{2+}.

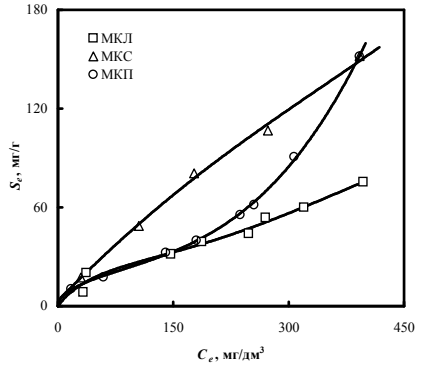


Рисунок 1. Изотермы сорбции Cu^{2+} из водных растворов модифицированной корой лиственницы (МКЛ), сосны (МКС) и пихты (МКП), полученной 2-м способом модифицирования

Изотермы сорбции катионов Cu^{2+} из водных растворов модифицированной корой иллюстрирует рис. 1. К изотермам сорбции были применены уравнения Ленгмюра, Фрейндлиха, Темкина, Дубинина — Радушкевича (Д-Р). Анализ опытных и теоретических изотерм сорбции показал, что сорбция Cu^{2+} большинством сорбентов наилучшим образом описывается уравнением Фрейндлиха.

Механизм сорбции катионов металлов

модифицированной корой достаточно сложен. Снижение pH раствора с увеличением продолжительности контактирования сорбента с сорбатом свидетельствует о том, что доминирующим механизмом сорбции является ионный обмен. Качественная оценка параметров сорбции, рассчитанных по уравнениям, и результаты ИК-спектроскопии показали, что ионный обмен осложнен физической адсорбцией, специфическим взаимодействием за счет образования водородных и ионных связей.

Изучение сорбции катионов Cu^{2+} из водного раствора модифицированной корой в динамическом режиме показало, что при скорости потока 5 $см^3$/мин. величины полной динамической обменной емкости, емкости до «проскока», а также объем очищенного раствора выше до 2 раз по сравнению с показателями, полученными при скорости потока 10 $см^3$/мин. (табл. 2).

Таблица 2. Результаты сорбционного опыта в динамическом режиме

Параметры	Объемная скорость потока раствора через колонку, $см^3$/мин.	
	5	10
Объем раствора, очищенного в колонке, $дм^3$	9.00	4.50
Точка проскока, мин.	338.35	105.56
Величина pH в точке проскока	2.9	2.93
Точка насыщения, мин.	636.09	565.71
Полная динамическая обменная емкость, мг/г	22.50	11.25
Емкость до проскока, мг/г	4.01	2.50

С увеличением объема раствора, очищенного в колонке, pH фильтрата снижается, что свидетельствует об ионообменном механизме сорбции в динамических условиях. При скорости потока раствора 10 $см^3$/мин. установлено, что содержание катионов Cu^{2+} в верхнем сечении слоя сорбента относительно высоты этого слоя в колонке выше (13.57 мг/г), чем в последующих секциях (от 10.68 до 5.94 мг/г).

Сравнение сорбционной способности полученных сорбентов с аналогичными применяемыми для очистки сточных вод от катионов металлов показало, что модифицированная кора основных лесообразующих пород Сибири обладает хорошими сорбционными свойствами по отношению к одному и тому же сорбату (табл. 3).

Таблица 3. Сорбционная способность некоторых сорбентов по отношению к катионам Cu^{2+}

Сорбент	S_e, мг/г	Литература
Сульфированная древесина ели (пиридинсульфотриоксидом в органической среде)	6.35	[1]
Кислотный гидролиз рисовой шелухи, 2-стадийный окислительный обжиг (300, 600 °C)	6.13	[2]
Модифицированная кора *Larix sibirica* L., *Pinus sylvestris* L., *Abies sibirica* L.	1.7—9.9	[данная работа]

Модифицированная кора, насыщенная катионами металлов, может подвергаться регенерации до 4 циклов с выделением коммерчески ценных металлов.

Основные выводы:

- Перспективным направлением утилизации многотоннажного отхода окорки древесины является химическое модифицирование коры *Larix sibirica Ledeb*, *Pinus sylvestris* L. и *Abies sibirica* L. для получения сорбентов, обладающих катионообменными свойствами.
- Из сравнения результатов ИК-спектроскопии и потенциометрического титрования натуральной и модифицированной коры установлено, что в процессе модифицирования в коре происходит увеличение концентрации кислородсодержащих функциональных групп: гидроксильных, карбоксильных, карбонильных.
- Сорбционная способность модифицированной коры по отношению к катионам металлов (Cu^{2+}, Zn^{2+}, Co^{2+}, Ca^{2+}) варьирует от 1.70 до 21.30 мг/г в зависимости от типа исходного сырья, продолжительности модифицирования, типа катализатора, pH среды, природы катиона, исходной концентрации катионов в водном растворе. Наиболее эффективным сорбентом является модифицированная кора пихты сибирской. Катионы Zn^{2+} извлекаются сорбентами из водных растворов в большем количестве, чем катионы Cu^{2+}, Co^{2+}, Ca^{2+}. В присутствии конкурирующих катионов модифицированная кора наиболее эффективно извлекает из водного раствора катионы Zn^{2+}, в меньшей степени — Co^{2+}. В динамическом режиме при скорости потока раствора через колонку 5 и 10 $см^3$/мин. значение полной динамической обменной емкости составляет 22.50 и 11.25 мг/г, а емкости до проскока — 4.01 и 2.50 мг/г соответственно.
- Межмолекулярное взаимодействие катионов металлов с активными центрами модифицированной

коры осуществляется по механизму ионного обмена, физической адсорбции, за счет образования водородных и ионных связей. Сорбция катионов Cu^{2+} сорбентами в статическом режиме описывается уравнением Фрейндлиха.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Лисова В. С., Резников В. М.* Сульфирование древесины пиридинсульфотриоксидом в органической среде // Химия древесины. 1983. 6. С. 87—89.
2. *Шевелева И. В., Холомейдик А. Н., Войт А. В. и др.* Сорбенты на основе рисовой шелухи для удаления ионов Fe(III), Cu(II), Cd(II), Pb(II) из растворов // Химия растительного сырья. 2009. 4. С. 171—176.

***

УДК 630*161.6: 582.475.2: 631.532

ПЕРСПЕКТИВЫ БИОТЕХНОЛОГИИ КЛОНАЛЬНОГО МИКРОРАЗМНОЖЕНИЯ ХВОЙНЫХ В СИБИРИ

И. Н. ТРЕТЬЯКОВА, А. С. ИВАНИЦКАЯ, Е. В. ВОРОШИЛОВА, М. Э. ПАК

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Разработана биотехнология получения длительно пролиферирующих эмбриогенных клеточных линий в культуре *in vitro* у видов *Larix и Pinus,* произрастающих на территории Сибири. В клеточных линиях шло массовое образование соматических зародышей с последующим их вызреванием и прорастанием. Полученные регенеранты будут использоваться в плантационном лесовыращивании хвойных в Сибири.

За последние годы за рубежом возникло новое перспективное направление в воспроизводстве лесных ресурсов — сортовое плантационное лесовыращивание на основе современных биотехнологий, таких как соматический эмбриогенез, который реализуется в программе Multu Variety Forest [1—3]. Этим работам предшествовали 30-летние объединенные исследования ученых Канады, США, Франции, Германии, Швеции и других стран.

В России исследования по микроклональному размножению хвойных начали проводиться в начале XXI века в Институте леса им. Сукачева СО РАН (ИЛ СО РАН). При этом разрабатывались биотехнологии микроклонального размножения в культуре *in vitro* через соматический эмбриогенез и андроклинию основных лесообразующих хвойных видов Сибири: *Larix sibirica, Larix sukaczewii, Pinus sibirica, Pinus pumila.* Для реализации соматического эмбриогенеза и андроклинии хвойных видов проводился отбор высокопродуктивных, устойчивых к повреждениям энтомовредителями генотипов деревьев, обладающих повышенной способностью к регенерации. При этом осуществлялись работы по гибридизации (контролируемому опылению) с использованием улучшенных (гетерозисных) материнских и отцовских деревьев, дающих высокопродуктивное потомство. Гибридные и самоопыленные зародыши семян и мегагаметофиты на разных стадиях развития (кливажного и глобулярного зародыша, инициации и развитых семядолей и зрелых зародышей) вводились в культуру *in vitro* на среды АИ, патент № 24563442456344; http://www.freepatent.ru/images/patents/5/2456344) и 1/2LV [4].

Результаты исследования показали, что наиболее активное образование каллуса у видов *Larix* происходило у эксплантов зиготических зародышей на стадии инициации семядолей (96—98 %), у видов *Pinus* у эксплантов мегагаметофитов — на стадии кливажа (90 %). Морфологические наблюдения за формированием эмбриогенного каллуса показали, что его индукция происходила на 8—14-е сутки культивирования. Образование каллуса происходило равномерно по всей поверхности зародыша или в области зародышевого корешка. Полученный эмбриогенный каллус имел белый цвет, рыхлую бугристую структуру.

В результате исследований были получены девять длительно пролиферирующих эмбриогенных каллусных культур у *Larix sibirica* и четыре у *Pinus pumila* (продолжительность культивирования более четырех лет). Цитологический анализ эмбрионально-суспензорной массы (ЭМС) (рис. 1 а) в таких культурах позволил идентифицировать эмбриологические структуры, морфологически сходные с зиготическими зародышами. Полученные эмбриогенные клеточные линии отличались продуктивностью соматических зародышей и сомаклональной изменчивостью. Количество глобулярных соматических зародышей у видов *Larix* колебалось у разных линий от 2180 до 11103 шт. на 1 г ЭМС, у видов *Pinus pumila* — от 203 до 1430 шт. Размеры глобулярных соматических зародышей разных клеточных линий отличались (табл. 1). Мультипликация соматических зародышей шла через кливаж, который, вероятно, был архивирован у эксплантов. Большинство эмбриогенных каллусов сохраняли жизнеспособность и

пролиферативную активность в течение двух-четырех лет. Число соматических зародышей в 1 г эмбриогенного каллуса оставалось высоким.

Вызревание соматических зародышей на базовой среде АИ и 1/2LV содержащими сахарозу (40 г/л) АБК (40 μМ), ИМК (1 μМ) и ПЭГ (10 %) происходило в течение 24 сут. (рис. 1 б). Число вызревших соматических зародышей значительно уменьшалось и составило у *Larix* 20—1221 шт., у *Pinus* 3—63 шт. на 1 г каллуса. При этом были отмечены мутанты с нарушениями в развитии апикального, центрального и базального доменов. Однако у ряда клеточных линий *Larix sibirica* наблюдались многочисленные хорошо развитые зародыши (до 83 %) без отклонений по фенотипу.

Таблица 1. Эмбриогенная продуктивность клеточных линий лиственницы сибирской

Клеточная линия	Содержание глобулярных зародышей, в 1 г ЭСМ	Размеры глобулярных зародышей, мкм		Число зрелых зародышей на 45 сут., в 1 г ЭСМ
		Диаметр глобулы	Длина суспензора	
Кл 1	3900	-	-	20
Кл 2	2180	201,17 ± 55,36	1169,53 ± 156,75	110
Кл 3	2100	-	-	-
Кл 4	3700	115,00 ± 28,45	592,07 ± 29,61	1221
Кл 5	3750	90,57 ± 18,1	126,42 ± 37,53	0
Кл 6	2040	282,00 ± 20,59	1124,05 ± 27,34	12
Кл 7	4090	126,76 ± 33,59	630,81 ± 319,97	196
Кл 9	7655	112,80 ± 28,12	634,57 ± 272,77	-
Кл 10	11103	97,00 ± 21,97	1241,29 ± 441,32	70

Рисунок 1. Основные этапы соматического эмбриогенеза у *Larix sibirica*: а — формирование эмбрионально-суспензорной массы; б — созревание соматических зародышей; в — прорастание соматических зародышей; г, д — растения, полученные путем соматического эмбриогенеза в условиях теплицы

Прорастание соматических зародышей происходило через 7—10 дней после помещения их на безгормональные среды и начиналось с растяжения гипокотиля и удлинения корешка. Зародыши активно прорастали и образовывали жизнеспособные регенеранты (рис. 1 в). Полученные регенеранты переносили в почву и выращивали в теплице Погорельского ОЭП (рис. 1 г, д).

Соматический эмбриогенез проходил под строгим генетическим контролем. Эмбриогенные клеточные линии и соматические зародыши были продуцированы только от отдельных деревьев-доноров с высоким репродуктивным потенциалом.

Таким образом, нами впервые в России были получены коллекционные клеточные эмбриогенные линии у видов *Larix и Pinus*, способные длительное время самоподдерживаться и продуцировать массовые соматические зародыши и растения, которые будут использованы в плантационном лесовыращивании хвойных в Сибири.

Работа была поддержана грантом 13-04-98045 p_siberia_a.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Park Y.-S.* Implementation of Conifer Somatic Embryogenesis in Clonal Forestry: Technical Requirements and Deployment Considerations // Ann. For. Sci. 2002. 59: 651—656.
2. *Lelu-Walter M. A., Bernier-Cardou M., Klimaszewska K.* Clonal plant production from self- and cross-pollinated seed families of *Pinus sylvestris* (L.) through somatic embryogenesis // Plant Cell Tiss. Organ Cult. 2008. 92: 31—45.
3. *Bonga J. M., Klimaszewska K., von Aderkas P.* Recalcitrance in clonal propagation, in particular of conifers // Plant cell. Tiss. Organ Cult. 2010. 1100: 241—254.
4. *Becwar M. R., Nagmani R., Wann S. R.* Initiation of embryogenic cultures and somatic embryo development in loblolly pine (*Pinus taeda*) // Can. J. For. Res. 1990. 20: 810—817.

***

УДК 630*161.6: 582.475.2: 631.532

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ *PINUS SIBIRICA* С ОДНОЛЕТНИМ ЦИКЛОМ ГЕНЕРАТИВНОГО РАЗВИТИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИХ РЕПРОДУКЦИИ

И. Н. ТРЕТЬЯКОВА, А. В. ЛУКИНА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В ходе работы изучалась цитоэмбриология семяпочек трех особей и прививок кедра сибирского с однолетним генеративным циклом, произрастающих в Западном Саяне. Акселерация репродуктивного процесса у данных особей обусловлена развитием женского гаметофита. Завершение гаметофитогенеза происходит через 1.5 месяца после опыления и сопровождается образованием архегониев. Однако оплодотворения не происходит, и формируются семена с развитым эндоспермом, но без зародыша. Для размножения деревьев с однолетним циклом развития предлагается использовать культуру мегагаметофитов *in vitro*.

У видов *Pinus* развитие семяпочек осуществляется в течение двух вегетационных периодов. В первый год внепочечной жизни протекают процессы опыления и макроспорогенеза, формируется свободноядерный мегагаметофит. Во второй вегетационный период завершается гаметофитогенез, осуществляются процессы оплодотворения и развития зародыша [5].

В естественных древостоях гор Южной Сибири (Западный Саян, Алтай, Хамар-Дабан) систематически встречаются уникальные особи сосны сибирской (кедра сибирского, *Pinus sibirica* Du Tour) с однолетним циклом развития женских шишек [2]. Исследованиями, проведенными ранее, было показано, что такие деревья характеризуются интенсивным ростом и мощным развитием кроны, нарушением хода морфогенеза побегов и полового процесса, склонностью к апомиксису [2, 3], что позволило расценивать данные особи как гибриды, обладающие свойствами гетерозиса [5].

Исследование феномена с однолетним циклом внепочечного развития имеет важное значение, поскольку такие генотипы являются уникальными природными моделями для изучения репродуктивных процессов, видообразования и эволюции у представителей рода *Pinus* и в целом семейства *Pinaceae.*

Цель настоящего исследования заключалась в изучении цитоэмбриологии генеративных органов у форм *Pinus sibirica* с ускоренным однолетним репродуктивным циклом и возможности репродукции данного вида в условиях культуры *in vitro*.

Объектами исследования служили деревья с однолетним циклом генеративного развития, «кедры-акселераты»: два 100-летних дерева (№ 106 и 107), одно 40-летнее дерево (№ 1к), произрастающие в древостое Западного Саяна, и пятнадцатилетние прививки (привой дерева № 106) из клонового архива Западно-Саянского опытного лесного хозяйства (Ермаковский район). В качестве контроля брались

«типичные» 100-летние деревья с двухлетним циклом развития (№ 277 и 110).

Материалом настоящего исследования служили макростробилы с однолетним и двухлетним генеративным циклом. Сборы макростробилов проводили в течение вегетационных периодов 2003—2013 гг. Семяпочки фиксировались в смеси этилового спирта и уксусной кислоты в соотношении 3 : 1. Дальнейшая обработка материала и приготовление постоянных препаратов проводились в соответствии с общепринятой методикой [4]. Микротомные срезы окрашивались проционовыми красителями [1]. Препараты просматривали на микроскопе «МИКРОМЕД-6» ЛОМО при увеличении 10 × 4, 10 × 10 и 10 × 40. Замеры эмбриональных структур проводили при помощи системы Scope Photo с последующим переводом полученных единиц в микрометры. Статистическую обработку данных проводили по стандартным методикам при помощи программы Microsoft Excel 2003.

Результаты исследования показали, что опыление макростробилов *Pinus sibirica* проходило, как правило, в конце первой декады июня. В этот период в семяпочках в центре нуцеллуса просматривалась макроспора материнской клетки или шел макроспорогенез (рис. 1 а). Через 1 неделю после завершения опыления большинство пыльцевых зерен прорастало. Ядро сифоногенной клетки (клетки-трубки) перемещалось из тела пыльцевого зерна в кончик пыльцевой трубки. Антеридиальная клетка располагалась в теле пыльцевого зерна. Пыльцевые трубки прорастали в ткань нуцеллуса на расстояние 200—220 мкм, и к концу июня рост их останавливался.

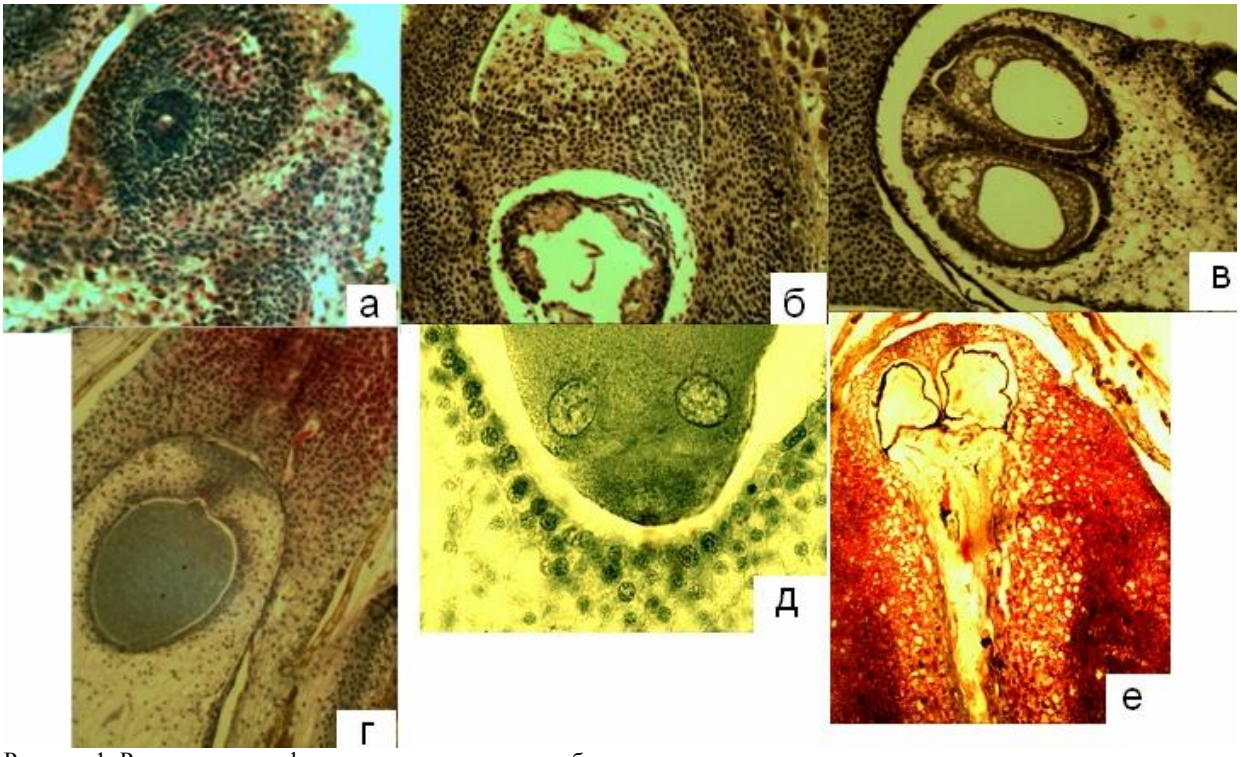


Рисунок 1. Развитие гаметофитов в семяпочке кедра сибирского с однолетним генеративным циклом:
а — общий вид семяпочки. В центре нуцеллуса видна макроспора, × 75; б — семяпочка через месяц после опыления, × 75; в — два вакуолизированных архегония, × 250; г — зрелая яйцеклетка, × 250; д — ядра проэмбрио в основании архегония, × 500; е — разрушенные архегонии и коррозийная полость, × 75

После опыления семяпочек типичных и аномальных форм деревьев формировался ценоцит женского гаметофита, который увеличивался в размере, и в нем шло синхронное деление свободных ядер. Различия в темпах развития семяпочек типичных деревьев и «кедров-акселератов» в указанный период находятся в пределах индивидуальной изменчивости этого признака [6].

В начале июля (через 1 месяц после опыления) активность женского гаметофита у «кедров-акселератов» значительно усиливается. В женском гаметофите просматривалось до 512 свободных ядер, в то время как у типичных деревьев только не более 64 ядер. Мужской гаметофит оставался без изменений, и пыльцевые трубки занимали 1/3 длины нуцеллуса до границы полости женского гаметофита (рис. 1 б). В этот же период у деревьев с однолетним циклом генеративного развития начиналось разрастание семенных чешуй.

В последующие 20 дней рост и развитие макростробилов форм с однолетним циклом развития характеризовались наиболее стремительным темпом и достигали стадии, которую в норме проходят типичные особи только в начале второго года генеративного цикла. Уже в начале третьей декады июля

женский гаметофит имел клеточную структуру, в микропилярной его зоне дифференцировались архегонии, центральная клетка которых вакуолизировалась (рис. 1 в). Число архегониев в семяпочке составляло от двух до четырех.

В начале августа семяпочки особей с ускоренным темпом развития по форме и размерам оказались сходными с созревающими семенами. О завершении роста семяпочек и семян деревьев с однолетним циклом развития в год опыления свидетельствует незначительное увеличение их размеров в последующий месяц.

В этот период в женском гаметофите «кедров-акселератов» созревала яйцеклетка, что свидетельствовало о завершении гаметофитогенеза и оогенеза во всех макростробилах (рис. 1 г), развивающихся по однолетнему циклу. Однако пыльцевые трубки в большей части семяпочек оставались в верхней части нуцеллуса, и только в единичных семяпочках они начинали вторичный рост. Сингамии не происходило. Лишь в единичных семяпочках пыльцевые трубки дорастали до архегониев, происходило оплодотворение и наблюдалось образование проэмбрио (рис. 1 д). В значительной части (около 50 %) яйцеклеток наблюдались тонкие и мелкие митотические хромосомы и нити веретена деления, т. е. шло гаплоидное деление неоплодотворенных яйцеклеток, явление, описанное нами ранее [5].

Через 1 неделю после созревания яйцеклетки в семяпочках «кедров-акселератов» в центральной части женского гаметофита начиналось формирование коррозийной полости (зародышевого канала) (рис. 1 е). Однако зародышей в таких коррозийных полостях обнаружено не было. Таким образом, размножить данные особи семенным путем не представляется возможным.

Для размножения деревьев кедра сибирского с однолетним циклом развития проводились опыты по контролируемому опылению типичных деревьев пыльцой деревьев с однолетним циклом развития [6]. Кроме того, мегагаметофиты данных особей были введены в культуру *in vitro* для получения соматических зародышей и репродукции уникальных деревьев.

Работа была поддержана грантом 13-04-98045 p_siberia_a. и интеграционным проектом № 140.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Иванов В. Б.* Проционовые красители в биологии. М.: Наука,1982. 214 с.
2. *Ирошников А. И.* Полиморфизм популяций кедра сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири: Сб. науч. тр. Красноярск, 1974. С. 77—103.
3. *Минина Е. Г., Ларионова Н. А.* Морфогенез и проявление пола у хвойных М.: Наука, 1979. 216 с.
4. *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1980. 340 с.
5. *Третьякова И. Н.* Эмбриология хвойных (Физиологические аспекты). Новосибирск: Наука, 1990. 154 с.
6. *Третьякова И. Н.* Репродуктивный потенциал сосны сибирской при контролируемом опылении на клоновой прививочной плантации в Западном Саяне // Лесоведение. 2013. № 3. С. 46—53.

***

УДК 581.1

ВЫСОКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ОЛЕИНОВОЙ КИСЛОТЫ В ЛИПИДАХ МОРФОГЕННЫХ КАЛЛУСОВ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ КАК МАРКЕР РАННЕГО СОМАТИЧЕСКОГО ЭМБРИОГЕНЕЗА

В. Н. ШМАКОВ[1], С. П. МАКАРЕНКО[1], Л. В. ДУДАРЕВА[1], А. В. СТОЛБИКОВА[1], Н. А. СОКОЛОВА[1], И. Н. ТРЕТЬЯКОВА[2], Ю. М. КОНСТАНТИНОВ[1]

[1] Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Россия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Изучен жирнокислотный состав (ЖК) липидов эмбриогенных и неэмбриогенных каллусов лиственницы сибирской (*L. sibirica*). В морфогенных каллусах обнаружено высокое содержание олеиновой кислоты (49.9—51.4 %). Для неморфогенных каллусов этот показатель составлял 12,0—14.8 %. Содержание полиненасыщенных жирных кислот в эмбриогенных клетках снижено в 2—3 раза. Обсуждается возможность использования высокого содержания моноеновых кислот в качестве маркера раннего соматического эмбриогенеза в каллусных тканях лиственницы сибирской.

Лиственничные леса Восточной Сибири являются одним из важнейших источников генетического разнообразия таких важнейших представителей рода *Larix*, какими являются *Larix sibirica* и *Larix gmelinii* [2, 3, 4, 5, 6, 12, 24]. Однако в связи с быстрыми темпами промышленного освоения Сибири площади, занятые лесами, стремительно сокращаются, что наносит необратимый урон генетическому

разнообразию ценных лесообразующих пород, в том числе и лиственнице. Сложившаяся ситуация, безусловно, оказывает негативное воздействие на лесные экосистемы в целом, вызывая их ослабление. Очевидно, что важную роль в сохранении генетического разнообразия лиственницы могут сыграть подходы, основанные на использовании методов биотехнологии и клеточной биологии и направленные на получение культуры клеток и изучение возможности вегетативного размножения этой ценной лесной породы. Для сохранения редких генотипов с уникальными признаками в качестве наиболее перспективного подхода может рассматриваться их клональное размножение путем соматического эмбриогенеза и органогенеза [1, 7, 13, 19, 21, 22, 23]. Однако биотехнология получения соматических зародышей остается проблематичной у большинства видов хвойных [9]. Эти трудности вызваны недостатком знаний об условиях и механизмах индукции соматического эмбриогенеза у голосеменных растений. Генетически детерминированный эмбриогенный потенциал может реализоваться через эмбриогенную клеточную компетентность [17]. Состояние такой компетентности может быть охарактеризовано особенностями биохимического состава клеток. Фундаментальной особенностью высших организмов является изменчивость качественного и количественного состава клеточных липидов и жирных кислот при постоянных изменениях внешних (окружающая среда) и внутренних (процессы роста и развития) факторов. До настоящего времени проводилось крайне мало детальных исследований особенностей состава жирных кислот и липидов в ходе отдельных стадий соматического эмбриогенеза [14, 18, 25]. Между тем из ранее полученных результатов изучения качественного и количественного состава липидов разных видов растений следует, что жирнокислотный состав отдельных липидов существенно изменяется в онтогенезе [10, 11, 15, 16, 20]. В связи с этим целью нашей работы были исследования особенностей жирнокислотного состава липидов клеток в культуре *in vitro* в ходе соматического эмбриогенеза лиственниц.

В работе были использованы 3 каллусные линии, полученные из изолированных зиготических зародышей на стадии инициации семядолей из семян лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) (КЛ23, КЛ2, КЛ6) и 1 каллусная линия, полученная из участка ауксибласта лиственницы того же вида (КЛ НЭ). КЛ23 — неэмбриогенная каллусная линия, КЛ2 и КЛ6 — эмбриогенные каллусные линии на стадии пролиферации эмбрионально-суспензорной массы [8]. Анализ метиловых эфиров ЖК проводили методом газожидкостной хроматографии с использованием хромато-масс-спектрометра 5973/6890N MSD/DS Agilent Technologies (США). Исследования проводили в 3—4 биологических повторностях, достоверность различий значений оценивали с помощью t-критерия ($P < 0.05$). Полученные результаты представлены в табл. 1.

В составе насыщенных жирных кислот присутствовали миристиновая (14 : 0), пентадециловая кислота (15 : 0), пальмитиновая (16 : 0), маргариновая (17 : 0), стеариновая (18 : 0), арахиновая (20 : 0), бегеновая (22 : 0) кислоты.

Общее содержание насыщенных ЖК в липидах неморфогенных линий (КЛ23 и КЛ НЭ) составляло 31.3 % и 35.2 % от суммы кислот, при этом содержание пальмитиновой кислоты составляло 21.2 % и 21.5 % соответственно. В составе морфогенных каллусов (КЛ2 и КЛ6) содержание насыщенных ЖК составляло и 20.5 %, и 19.9 %, при этом содержание пальмитиновой (С16 : 0) кислоты составляло 11.8 % и 11.3 %, что примерно в 2 раза ниже, чем в неморфогенных каллусах. Содержание стеариновой (С18:0) кислоты составляло 3.2 % и 2.9 % для КЛ23 и КЛ НЭ соответственно. Для линий КЛ2 и КЛ6 ее содержание было фактически одинаковым и составляло 2.6 % и 2.4 %. При исследовании эмбриогенных культур лиственницы сибирской в сравнении с неморфогенным каллусом было показано, что содержание ненасыщенных жирных кислот для этих образцов составляло 68.7 % и 64.8 % для КЛ23 и КЛ НЭ и 79.5 % и 80.1 % для линии КЛ2 и КЛ6. Особый интерес представляют значительные различия в содержании мононенасыщенных и полиненасыщенных ЖК (ПНЖК) между морфогенными и неморфогенными каллусами (табл. 1.). В составе липидов морфогенных каллусов содержание олеиновой (18:1Δ9) кислоты составляло 51.4 % и 49.9 % против 12.0 % и 14.8 % соответственно в неморфогенных каллусах. В составе ПНЖК липидов неморфогенных каллусов были идентифицированы линолевая — 40.9 % и 31.1 %, α-линоленовая — 5.9 % и 4.4 %, а также ряд реликтовых кислот Δ5-серии: таксолеиновая (Δ5.9 — С18:2) — 1.6 % и 1,1 %, пиноленовая (Δ5.9.12 — С18:3) — 6.3 % и 6.1 %, скиадоновая (Δ5.11.14 — С20:3) — 1.6 % и 2,2 % для каждой линии соответственно. При соматическом эмбриогенезе (табл. 1.) в составе ненасыщенных ЖК наблюдали значительное увеличение содержания мононенасыщенных кислот. Для олеиновой кислоты оно составляло 49.9—51.4 %, а для таксолеиновой — 6.3—7.4 % отн. В то же время в морфогенных каллусах наблюдали снижение уровня содержания линолевой (до 12.2—13.1 %) и пиноленовой (до 1.0—1.3 %) кислот. Такое изменение уровня олеиновой кислоты при соматическом эмбриогенезе, возможно, связано с изменением активности АПБ Δ9-десатуразы. Для подтверждения этого положения были определены стеароил (SDR)- и олеоил (ODR)-десатуразные отношения. Рассчитанные значения показали более чем трехкратное увеличение активности стеароил- АПБ Δ9-десатуразы при соматическом эмбриогенезе (табл. 1.). При этом уровень ODR снижался почти в 3 раза.

Таблица 1. Жирнокислотный состав липидов (вес. %) каллусов лиственницы сибирской

Жирные кислоты	Каллусные линии			
	КЛ НЭ*	КЛ23*	КЛ2*	КЛ6*
C12:0	0.2 ± 0.1			
C14:0	0.6 ± 0.1	0.4 ± 0,1	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1
C15:0	0.9 ± 0.2	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.3 ± 0.1
C16:0	21.5 ± 2.3	21.2 ± 1.3	11.8 ± 1.0	11.3 ± 0.7
C16:1 Δ7	0.2 ± 0.1			
C16:1Δ9	0.5 ± 0.1	-	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.1
C17:0	5.2 ± 0.7	4.0 ± 0.8	2.4 ± 0.2	2.4 ± 0.3
C18:0	2.9 ± 0.4	3.2 ± 0.3	2.6 ± 0.2	2.4 ± 0.2
C18:1ω9	14.8 ± 1.1	12.0 ± 5.0	51.4 ± 1.9	49.9 ±2.3
C18:1 ω7	1.4 ± 0.3	-	0.5 ± 0.1	0.4 ± 0.1
C18:2 Δ5.9	1.1 ± 0.1	1.6 ± 0.2	6.3 ± 0.1	7.4 ± 0.8
C18:2 ω6	31.1 ± 1.6	40.9 ± 3.3	12.2 ± 1.6	13.1 ± 1.4
C18:3 Δ5.9.12	6.1 ± 1.1	6.3 ± 1.0	1.0 ± 0.5	1.3 ± 0.3
C18:3 ω3	4.4 ± 0.5	5.9 ± 0.5	4.4 ± 0.1	3.3 ± 0.3
C18:4 Δ5.9.12.15	1.0 ± 0.3			
C20:0	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.1	1.3 ± 0.4	1.0 ± 0.1
C20:1 Δ9	1.0 ± 0.4			
C20:1Δ11	-	-	1.0 ± 0.2	1.5 ± 0.2
C20:2 ω6	-	0.4 ± 0.1	1.2 ± 0.1	0.9 ± 0.1
C20:3 Δ5.11.14	2.2 ± 0.4	1.6 ± 0.2	1.0 ± 0.1	1.8 ± 0.1
C20:3 Δ7.11.14	0.8 ± 0.2	-	-	-
C20:4 Δ7.11.14.17	0.2 ± 0.1			
C22:0	2.3 ± 0.9	1.4 ± 0.2	1.6 ± 0.2	2.2 ± 0.1
C23:0	0.4 ± 0.1			
C24:0	0.9 ± 0.4			
Насыщенные ЖК	35.2	31.3	20.5	19.9
Ненасыщенные ЖК	64.8	68.7	79.5	80.1
SDR	0.29	0.21	0.71	0.69
ODR	0.74	0.82	0.32	0.33

Примечание. * КЛ2 и КЛ6 — эмбриогенные линии, КЛ23 и КЛ НЭ — неэмбриогенная линия.

Таким образом, нами обнаружены значительные различия жирнокислотного состава липидов между группами неэмбриогенных и эмбриогенных каллусных линий лиственницы сибирской. Жирнокислотный состав липидов каллусов внутри этих групп практически не отличался вне зависимости от происхождения линий и условий культивирования. Мы предполагаем, что содержание олеиновой и линолевой кислот может быть использовано для дифференцирования морфогенных линий лиственницы сибирской на стадии раннего эмбриогенеза. Дальнейшее изучение закономерностей изменений липидного состава в ходе морфогенеза в культуре in vitro позволит выяснить биологическую роль перестроек липидного метаболизма на начальных стадиях формирования соматических эмбрионов. Результаты этих исследований будут иметь важное значение для разработки технологии клонального размножения хвойных.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Белоруссова А. С., Третьякова И. Н.* Особенности формирования соматических зародышей у лиственницы сибирской: Эмбриологические аспекты // Онтогенез. 2008. 39 (2). С. 106—115.
2. *Дылис Н. В.* Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Изменчивость и природное разнообразие. М: Наука, 1961. 210 с.
3. *Дылис Н. В.* Лиственница. Библиотечка: Древесные породы. М: Лесная пром-сть, 1981. 96 с.
4. *Круклис М. В., Милютин Л. И.* Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 210 с.
5. *Милютин Л. И., Муратова А. Я., Ларионова А. Я.* Генетико-таксономический анализ популяций лиственниц сибирской и Сукачева // Лесоведение. 1993. 5. С. 55—63.
6. *Путенихин В. П.* Лиственница Сукачева на Южном Урале (изменчивость, популяционная структура и сохранение генофонда). Уфа: УНЦ РАН, 1993. 195 с.
7. *Третьякова И. Н., Барсукова А. В.* Сохранение генофонда хвойных видов Сибири при помощи соматического эмбриогенеза in vitro — современного метода биотехнологии // Хвойные бореальной зоны. 2010. XXVII (1—2). С. 203—206.
8. *Третьякова И. Н., Барсукова А. В.*Соматический эмбриогенез в культуре *in vitro* трех видов лиственницы // Онтогенез. 2012. 43 (6). С. 425—433.
9. *Третьякова И. Н.* Эмбриогенные клеточные линии и соматический эмбриогенез в культуре *in vitro y* лиственницы сибирской // Доклады АН. 2013. 450 (1). С. 122—125.
10. *Розенцвет О. А., Макурина О. Н.* Сравнительная оценка экологической вариабельности мембранных

фосфолипидов водных растений // Самарская Лука. 2007. 16 (4). С. 660—676.
11. *Хотимченко С. В.* Липиды морских водорослей-макрофитов и трав: монография. Владивосток: Дальнаука, 2003. 234 с.
12. *Abaimov A. P., Lesinski J. A., Martinsson O., Milyutin L. I.* Variability and ecology of Siberian larch species. Umea: SLU, Grafiska Enheten, 1998. 123 p.
13. *Aderkas P., Bonga J. M.* Influencing micropropagation and somatic embryogenesis in mature trees by manipulation of phase change, stress and culture environment // Tree Physiol. 2000. 20: 921—928.
14. *Dahmer M. L., Collins G. B., Hildebrand D. F.* Lipid content and composition of soybean somatic embryos // Crop Science. 1991. 31: 741—746.
15. *Dembitsky V. M.* Betaine ether linked glycerolipids chemistry and biology // Progress Lipid Res. 1996. 35 (1): 1—51.
16. *Eichenberger W.* Betaine lipids in lower plants. Distribution of DGTS, DGTA and phospholipids, and the intracellular localization and site of biosynthesis of DGTS // Plant Physiol. Biochem. 1993. 31: 213—221.
17. *Feher A.* The initiation phase of somatic embryogenesis: what we know and what we don't // Acta Biologica Szegediensis. 2008. 52 (1): 53—56.
18. *Grigova M., Kubes M., Drazna N., Rezanka T., Lipavska H.* Snorage lipid dynamics in somatic embryos of Norway spruce (*Picea abies*): histochemical and quantitative analyses // Tree Physiology. 2007. 27: 1533—1540.
19. *Klimaszewska K., Cyr D. R.* Conifer somatic embryogenesis: I. Development // Dendrobiology. 2002. 48: 31—39.
20. *Künzler K., Eichenberger W., Radunz A.* Intracellular localization of two betaine lipids by cell fractionation and immunomicroscopy // Z Naturforsch C. 1997. 52 (7—8): 487—95.
21. *Lelu-Walter M.-A., Bernier-Cardou M., Klimaszewska K.* Clonal plant production from self- and cross-pollinated seed families of *Pinus sylvestris* (L.) through somatic embryogenesis // Plant Cell Tiss Organ Cult. 2008. 92: 31—45.
22. *Park Y.-S.* Implementation in conifers somatic embryogenesis in clonal forestry: technical requirement and development considerations // Ann. For. Sci. 2002. 59: 651—656.
23. *Rutledge R. G., Stewart1 D., Caron S., Overton C., Boyle B., MacKay J., Klimaszewska K.* Potential link between biotic defense activation and recalcitrance to induction of somatic embryogenesis in shoot primordia from adult trees of white spruce (Picea glauca) // BMC Plant Biology. 2013. 13:116. http://www.biomedcentral.com/1471-2229/13/116.
24. *Semerikov V. L., Lascoux M.* Genetic relationship among eurasian and american larix species based on allozymes // Heredity. 1999. 83: 62—70.
25. *Shoemaker R.C., Hammond E.G.* Fatt acid composition of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) somatic embryos // *In Vitro* Cellular and Developmental Biology. 1988. 24 (8): 829—832.

УДК 551.50

ВЗАИМОСВЯЗЬ ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМА ПОЧВЫ В ВЕРХНЕЧАРСКОЙ КОТЛОВИНЕ С ДИНАМИКОЙ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ЛИСТВЕННИЦЫ

А. С. БАЛЫБИНА, И. Е. ТРОФИМОВА

Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, Иркутск, Россия

АННОТАЦИЯ:
Описано влияние температурного режима почвы Верхнечарской котловины на радиальный прирост лиственницы, проведена реконструкция температуры почвы в доинструментальный период методами дендрохронологии.

Исследования отклика прироста древесных колец на температуру почвы проведены в Верхнечарской котловине (рис. 1), которая простирается на северо-восток от северной оконечности оз. Байкал и замыкает цепь крупных котловин байкальского типа. Среди горных ландшафтов Станового нагорья она рассматривается как участок равнинного рельефа с небольшими уклонами, поэтому играет определяющую роль в качестве территории, наиболее перспективной для заселения и хозяйственной деятельности человека. Несмотря на отличие природы котловины от окружающих ее хребтов (Кодар, Удокан), она, как и все крупные котловины байкальского типа, носит горные черты [1].

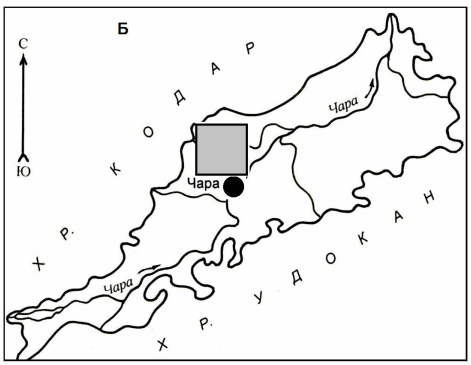


Рисунок 1. Карта-схема расположения Верхнечарской котловины (серым квадратом обозначено место отбора кернов)

Климат здесь резко континентальный. Его формирование проходит под влиянием котловинного эффекта, циркуляционного и инсоляционного факторов, мощной температурной инверсии. Для Верхнечарской котловины и ее горного обрамления характерна большая неоднородность распределения метеорологических элементов. Зимой самая низкая температура воздуха — на высоте 700—800 м н. у. м. (днище котловины). С высотой (до определенного уровня) она существенно повышается. Летом, наоборот, днище значительно теплее окружающих хребтов. Атмосферных осадков внутри котловины выпадает очень мало. Не превышает 19—21 см и высота снежного покрова, хотя уже на склонах хребтов она достигает 80—100 см. Тем не менее ее днище почти всегда находится в переувлажненном состоянии. Причина в том, что в котловину большое количество воды поступает по горным рекам. Кроме того, в пределах котловины определенный вклад в избыток влаги и недостаток тепла вносит многолетняя мерзлота, которая залегает здесь практически сплошь, а протаивает летом лишь на небольшую глубину [3].

Для определения отклика радиального прироста хвойных пород деревьев на изменение температуры почвы на глубине 0,8 м используются древесно-кольцевые хронологии лиственницы. Лиственница предпочтительнее**,** так как она обладает широким набором эколого-биологических свойств, которые определяют ее высокую чувствительность к климатическим колебаниям. Важным является также то, что лиственница способна произрастать в резко континентальном климате и на многолетнемерзлых породах [2]. В Верхнечарской котловине образцы лиственницы получены в подгорном местоположении, а данные о температуре почвы — на метеостанции Чара (1967—1998) (рис. 1). Здесь характерно весьма интенсивное охлаждение верхнего слоя почвы и слияние сезонного промерзания с многолетней мерзлотой. Отрицательная температура распространяется на большую часть года. Летом тепло проникает до глубины 1,6—1,8 м, причем температура 10 ^{o}C опускается только до 0,5 м [4, 5]. Следует отметить, что термический режим почвы на открытых участках и под лесом очень сильно различается. Наиболее холодная почва — под лиственничным лесом, где она протаивает лишь до глубины 0,9 м к сентябрю. Причина в том, что в Верхнечарской котловине огромное количество тепла расходуется на таяние замерзшей в почве воды, что и обусловливает слабое нагревание влагонасыщенных мерзлых почв, особенно под лиственничным лесом и на заболоченных участках [3].

К сожалению, режимные наблюдения за показателями климата и температурой почвы в естественных природных условиях (лесные сообщества) проводятся лишь эпизодически. Поэтому оценка функций отклика древесно-кольцевых хронологий на температуру почвы на глубине 0,8 м проводилась с использованием древесных кернов, взятых на указанном выше участке, и с учетом температуры почвы на

ближайшей к нему метеостанции.

Самая высокая связь прироста годичных колец лиственницы с температурой почвы отмечена в марте (коэффициент корреляции больше 0,6), и в многолетней динамике зафиксирован существенный рост температуры (рис. 2); уравнение регрессии для реконструкции температуры почвы на метеостанции Чара выглядит следующим образом:

$$y = -13{,}8 + 5{,}93*x, \text{ где}$$

y — температура почвы на метеостанции; x — индекс ШГК. Множественный коэффициент регрессии для данной модели составляет 0,66; коэффициент детерминации (R^2) = 0,43; средняя ошибка аппроксимации — 20 % (высокое значение ошибки, возможно, обусловлено существенными аномалиями температуры в отдельные годы, а также сложным механизмом отклика прироста древесных колец в условиях многолетней мерзлоты). Оценка статистической значимости уравнения регрессии по критерию Фишера показала его надежность на 95%-м уровне достоверности.

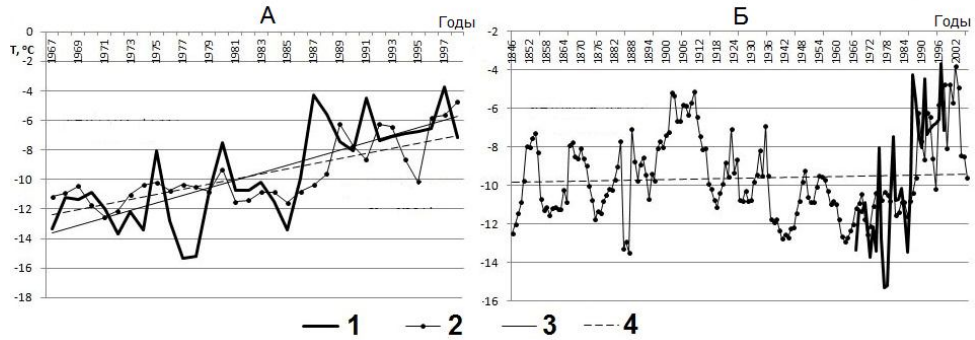


Рисунок 2. Фактические (1) и реконструированные (2) значения температуры почвы марта на глубине 0,8 м (метеостанция Чара): тренд фактической (3) и тренд реконструированной (4) температур почвы. А — период с 1967 по 2000 гг., Б — период с 1846 по 2006 гг.

Как мы видим, значения температуры почвы последнего цикла потепления существенно выходят за пределы повышений температуры в предыдущих циклах. Однако близкие по интенсивности потепления почвы были и в первом десятилетии 1900-х годов. Отличительной особенностью реконструированного ряда температуры на метеостанции Чара является наличие более продолжительных циклов ее повышения и понижения. К тому же перед последним циклом повышения температуры на метеостанции Чара наблюдалось длительное ее понижение.

Можно предположить, что при дальнейшем сохранении тенденции потепления климата температура почвы будет расти, а зона активной аккумуляции тепла расширится за счет смещения ее границы в более глубокие слои. Это может вызвать увеличение глубины летнего протаивания верхнего слоя многолетнемерзлых пород. Степень их деградации определяет возможные неблагоприятные последствия для природных и природно-технических систем.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-05-00819).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Верхнечарская* котловина / В. С. Михеев. Новосибирск: Наука, 1974. 142 с.
2. *Дендроклиматические* исследования в Урало-Сибирской Субарктике / Е. А. Ваганов. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1996. 246 с.
3. *Климат* и микроклимат района Кодар — Чара — Удокан / А. И. Караушева. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 128 с.
4. *Трофимова И. Е., Шеховцов А. И.* Оценка термического режима почв котловин Прибайкалья и Северного Забайкалья // География и природ. ресурсы. 2011. 4. С. 100—107.
5. *Trofimova I. E., Shekhovtsov A. I.* Assesing the Thermal Regime of Soils in the Depressions of the Predbaikalia and Northern Transbaikalia //Geography and natural Ressources. 2011. Vol. 32. 4. P. 363—369.

***

УДК 631.4

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВ В ЛИСТВЕННИЧНИКАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЭВЕНКИИ

И. Н. БЕЗКОРОВАЙНАЯ[1], С. Ю. ЕВГРАФОВА[2], А. С. ПРОКУШКИН[2], А. В. КЛИМЧЕНКО[2], Г. И. АНТОНОВ[2]

[1] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Для послепожарных лиственничников северной тайги Центральной Эвенкии проведен анализ динамики сезонно-талого слоя. Показано, что микроклиматические условия в криогенных экосистемах, обусловленные положением в рельефе и микрорельефом в пределах конкретного местообитания, отражаются на структуре и активности почвенной микрофлоры и беспозвоночных. Выявлены особенности биологических процессов в зависимости от глубины залегания многолетней мерзлоты. Показана неоднозначность влияния пирогенного фактора на почвенную биоту.

Глобальное экологическое значение лесных экосистем Сибири, сформированных на многолетней мерзлоте, заключается в сохранении биологического разнообразия и регулировании климата планеты и обусловлено адаптационными возможностями биоты к существованию в экстремальных условиях. К настоящему времени ряд климатических моделей показывает, что наиболее значимые изменения произойдут в бореальных и тундровых экосистемах, подстилаемых многолетнемерзлыми почвами. Показано сокращение «мерзлотных регионов», повышение температуры грунтов и увеличение активного слоя криогенных почв [1, 5]. Актуальность оценки отклика высокоширотных лесных экосистем на прогнозируемое изменение температуры обусловлена тем, что криогенные экосистемы являются важным депо и потенциальным источником парниковых газов. При этом анализ гетеротрофных процессов, локализованных в почвах, имеет ключевое значение.

Цель представленных исследований — провести анализ структуры основных групп почвенной биоты и выявить особенности биологической активности в послепожарных лиственничниках северной тайги Центральной Эвенкии.

Исследования проводились на постоянных пробных площадях, расположенных в зоне сплошного распространения многолетней мерзлоты в северной тайге на территории Эвенкийского МР Красноярского края (64° с. ш., 100° в. д.). Пробные площади представлены разновозрастными послепожарными лиственничниками, сформировавшимися на склонах северной, южной экспозиции и плакорных поверхностях. Почвы — маломощные хорошо дренированные подбуры с большим включением невыветрившегося материала и криоземами. Протаивание многолетней мерзлоты в теплый период на глубину почвенного профиля способствует нисходящей миграции веществ. Почвенный профиль характеризуется слабо выраженными минеральными горизонтами, накоплением органических остатков и грубого гумуса.

Для района исследований характерно значительное пространственное варьирование глубины сезонно-талого слоя (СТС) в зависимости от положения в рельефе и в пределах конкретного местообитания, обусловленное криогенным микрорельефом и мощностью мохово-лишайникового яруса. На северных склонах более выражено сочетание микроповышений (бугров) и микропонижений (западин). Склоны различаются по интенсивности солнечной радиации, густоте растительного покрова, мощности подстилочно-торфяного горизонта и толщине сезонно-талого горизонта почвы. Мощность мохово-лишайникового яруса колеблется от 17—30 см на северных до 10—18 см на южных склонах. Максимальное оттаивание почвы, наблюдающееся в сентябре, варьирует на буграх пучения от 20 до 96 см, в западинах — от 0 до 79 см. Наибольшие значение СТС, как правило, наблюдались на склонах южных экспозиций (70 ± 17 см) и хорошо дренированном участке с нарушенным пожаром древесным ярусом (106 ± 3 см). Анализ динамики глубины СТС для перестойного коренного лиственничника кустарничково-лишайниково-зеленомошного (возраст 220 лет) и его части, пройденной пожаром, показал, что высокая сомкнутость подроста уже через 19 лет после пожарного воздействия приводит к снижению глубины СТС в микроповышениях за счет затенения поверхности почвы древесным пологом. Эффект пожарной тепловой мелиорации почвы сохраняется в микропонижениях и в лиственничных послепожарных молодняках, где залегание мерзлоты наблюдается на 10—15 см глубже, чем в перестойном коренном насаждении, не затронутом пожаром. Постепенное накопление мощного теплоизолирующего мохово-лишайникового яруса и органогенного горизонта обусловливает подъем мерзлотного горизонта к дневной поверхности в западинных формах рельефа.

Микроклиматические условия в северотаежных лиственничниках отражаются на активности биологических процессов криогенных почв. Микроповышения характеризуются более высокой активностью почвенной биоты — биомасса гетеротрофной микрофлоры в 2—6 раз превышает таковую

микропонижений (рис. 1). При этом отмечена слабая зависимость от температурных условий (r = 0,38). Для микробных сообществ криогенных местообитаний выявлена зависимость их активности от экспозиции склона. Различия в распределении микробной биомассы на склонах разной экспозиции показаны только для верхнего слоя почвы 0—5 см, соответственно для южных склонов микробная биомасса составила 0,9 мг С/м^2, для северных склонов — 0,25 мг С/м^2. Вниз по профилю микробная биомасса снижается до 0,1 мг С/м^2 вне зависимости от экспозиции склона.

Пирогенная трансформация гидротермических условий в криогенных условиях стимулирует развитие микробной биомассы верхнего минерального слоя почвы 0—10 см. На микроповышениях отклик микрофлоры отмечен уже в первые месяцы после пожара, на микропонижениях она реагирует на меняющиеся условия с некоторой задержкой. По мере увеличения давности пожара происходит стабилизация микробных комплексов, что выражается близостью величин биомассы микроорганизмов гарей и контрольных участков. Дальнейшее развитие микробоценозов протекает в соответствии с естественными природными флуктуациями (рис. 1).

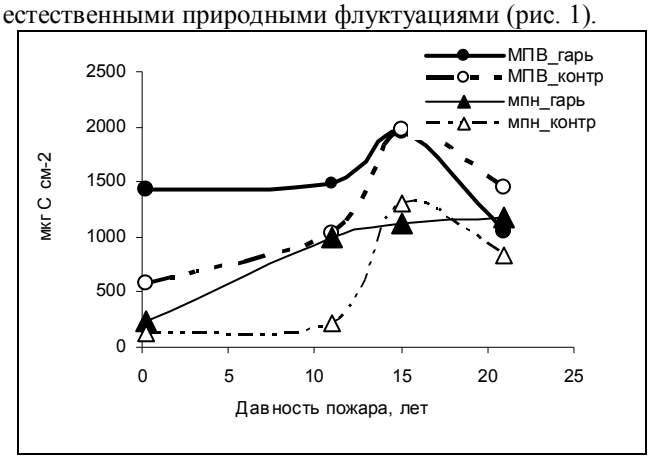


Рисунок 1. Динамика микробной биомассы в слое почвы 0—10 см на гарях разных возрастов и контрольных (не затронутых огнем) участках: мпв — микроповышения; мпн — микропонижения

В криогенных экосистемах основным местообитанием почвенных беспозвоночных является мохово-лишайниковая подушка с включениями растительных остатков, находящихся на разных стадиях разложения, — на нее приходится до 90 % беспозвоночных. Выявленное пространственное варьирование микроклиматических условий обусловливает пространственное распределение почвенных беспозвоночных. Структура комплексов почвенных животных отражает особенности экологических условий, складывающихся на разных элементах рельефа: биомасса крупных беспозвоночных на склонах южной экспозиции составляет 2322 мг/м^2, что в 10 раз больше, чем на северных склонах. Большие значения биомассы обусловлены присутствием в комплексе дождевых червей (*Dendrobaena octaedra)* — на них приходится более 80 % общей биомассы беспозвоночных. Плотность микроартропод на склонах отличается более чем в два раза — соответственно 77 тыс. экз./м^2 на южных и 24 тыс. экз./м^2 на северных. Около 82 % в комплексе приходится на панцирных клещей (Oribatei), что характерно для лесных экосистем бореального пояса. Среди коллембол (Collembola) доминируют почвенно-подстилочные морфо-экологические формы: на них приходится от 40 до 70 %, подстилочные составляют не более 40 % общей численности коллембол. Выявлена приуроченность крупных беспозвоночных (главным образом, подвижных представителей герпетобия) к микроповышениям, тогда как для микроартропод более благоприятными являются условия микропонижений. Разные размерные группы почвенных беспозвоночных показывают разную зависимость от глубины залегания многолетней мерзлоты (рис. 2).

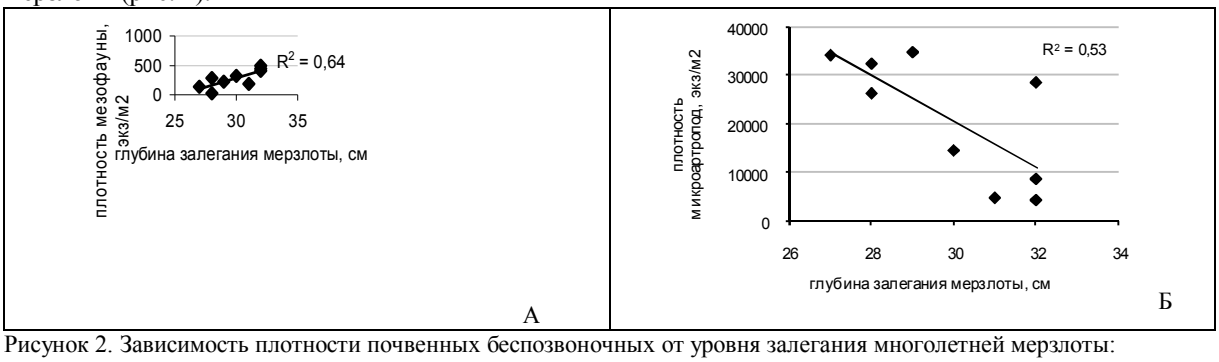


Рисунок 2. Зависимость плотности почвенных беспозвоночных от уровня залегания многолетней мерзлоты: А — для крупных беспозвоночных группы «мезофауна»; Б — для микроартропод

Влияние пирогенного фактора на комплексы почвенных беспозвоночных в криогенных экосистемах противоречиво: с одной стороны, пожары способствуют увеличению СТС, увеличивая тем самым мощность жизнеобитаемого слоя. С другой стороны, послепожарное изреживание древостоя, увеличение инсоляции на поверхности, трансформация подстилочно-торфяного горизонта и, как следствие, изменение гидротермических условий негативно отражаются на почвенных организмах. Их вертикальное распределение на гарях показывает, что потеря численности происходит за счет

подстилочных обитателей. Крупные беспозвоночные (мезофауна) показывают более высокую зависимость от гидротермических условий почвы, и основным лимитирующим фактором для них является влажность органогенного горизонта. Микроартроподы более адаптированы к таким жестким условиям среды, как низкие температуры и недостаток влаги [4, 7].

Одним из интегральных показателей биологической активности является трофическая активность почвенной биоты. Для характеристики данного показателя использован bait-lamina тест, когда активность оценивается по количеству перфорированных отверстий, заполненных пищевым субстратом (70 % целлюлозы микрокристаллической и 30 % стертой в порошок крапивы) в приманочных пластинках, и выражается в % [6, 8]. В перфорации принимает участие целый комплекс почвенных организмов — коллемболы, панцирные клещи, простейшие и представители сапротрофной микрофлоры. Считается, что основные потоки энергии и питательных элементов проходят между микроорганизмами и микроартроподами [2, 3]. По нашим данным, мелкие членистоногие непосредственно контролируют уровень микробиологической активности — 63 % варьирования суммарной численности микроорганизмов обусловлено варьированием их плотности.

Рисунок 3. Перфорирование отверстий приманочных пластинок, %

Согласно bait-lamina тесту, северотаежные лиственничники характеризуются крайне низкой активностью почвенной биоты — за 14 дней экспозиции отмечено не более 6 % перфорированных отверстий (рис. 3). В то же время в условиях южного склона активность биоты значительно превышает таковую на северном склоне.

Таким образом, анализ почвенной биоты в послепожарных лиственничниках Центральной Эвенкии показал, что пространственное варьирование активности основных агентов биологических процессов (микрофлоры и почвенных беспозвоночных) обусловлено глубиной залегания многолетней мерзлоты и особенностями гидротермических условий на разных элементах рельефа и криогенного микрорельефа в пределах конкретного местообитания. Различия затрагивают прежде всего подстилочно-торфяный горизонт и верхние минеральные слои почвы 0—5 см. Максимум микроартропод типичен для тех местообитаний, где мерзлотные условия лимитируют развитие крупных беспозвоночных. Роль пирогенного фактора в криогенных экосистемах неоднозначна: пожары приводят к локальному увеличению сезонно-талого слоя и активизации микробиологических процессов, особенно в первые послепожарные годы. В то же время пирогенное уничтожение подстилочно-торфяного горизонта приводит к депрессии подстилочного комплекса беспозвоночных и деградации сапротрофного блока, которые восстанавливаются по мере формирования напочвенного покрова и подстилки.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 13-04-01482 и № 14-04-10128.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Карелин Д. В., Замолодчиков Д. Г.* Углеродный обмен в криогенных экосистемах. М.: Наука, 2008. 344 с.
2. *Стриганова Б. Р.* Адаптивные стратегии освоения животными почвенного яруса // Почвоведение. 1996. 6. С. 714—721.
3. *Anderson J. M.* Food web functioning and ecosystems processes: problems and perception of scaling // Invertebrates as Webmasters in Ecosystems. CABI Publishing, 2000. P. 3—24.
4. *Colleman D. C., Crossley D. A.* Fundamentals of Soil Ecology // Academic Press, Elseviar Science (USA), 2003. 206 p.
5. *Hinzman L. D., Kane D. L., Gieck R. E., Everett K. R.* Hydrologic and thermal properties of the active layer in the Alaskan Arctic // Cold Region Sci. and Technol. 1991. 19 (2). P. 95—110.
6. *Kratz W.* The Bait-Lamina Test. General Aspects, Applications and Perspectives // Environ. Sci. & Pollut. Res. 1998. 5 (2). P. 94—96.
7. *Sjursen H., Michelsen A., Holmstrup M.* Effects of freeze–thaw cycles on microarthropods and nutrient availability in a sub-Arctic soil // Appl. Soil Ecol. 2005. 28. P. 79—93.
8. *Törne E.* Assessing feeding activities of soil-living animals. I. Bait-lamina-tests // Pedobiologia. 1990. 34. P. 89—101.

***

УДК 630.18:630.16

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ ЛИСТВЕННЫХ И ХВОЙНЫХ ПОРОД ДЕРЕВЬЕВ В УСЛОВИЯХ КРИОЛИТОЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

М. В. БРЮХАНОВА[1], В. В. СИМАНЬКО[1], Е. В. КАЛИНИНА[2], М. А. ТАБАКОВА[2]

[1] Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Исследования лиственницы Гмелина и березы пушистой проводились в подзоне северной тайги Средней Сибири. Получены хронологии по радиальному приросту, а также измерены параметры анатомической структуры для периода с 1936 по 2012 гг. Результат анализа длительной реакции древесных растений на прогнозируемое потепление климата показал изменение отклика.

Исследования лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) проводились в подзоне северной тайги Средней Сибири (пос. Тура Эвенкийского района Красноярского края, 64°18' с. ш., 100°11' в. д., 589 м н. у. м.).В соответствии с данными метеорологической станций Тура среднегодовая температура за период с 1928 по 2009 составила -9 °С, суммарное количество осадков за год — 370 мм.

Было выбрано 25 доминантных деревьев березы и 20 деревьев лиственницы. Измерения ширины годичных колец (рис. 1) и перекрестная датировка индивидуальных серий радиального прироста деревьев проведены в соответствии с общепринятой методикой [2]. Статистическая проверка качества датировки выполнена при помощи специализированной программы COFECHA [1]. Анализ влияния климатических факторов на погодичную изменчивость ширины годичных колец проводился на основе коэффициентов корреляции между обобщенными индексными хронологиями радиального прироста рассматриваемых видов и среднемесячными климатическими данными (количество осадков и температура воздуха) метеостанции Тура за период 1936—2012 гг. Расчеты проводились для 17 месяцев, с мая предшествующего года по сентябрь текущего.

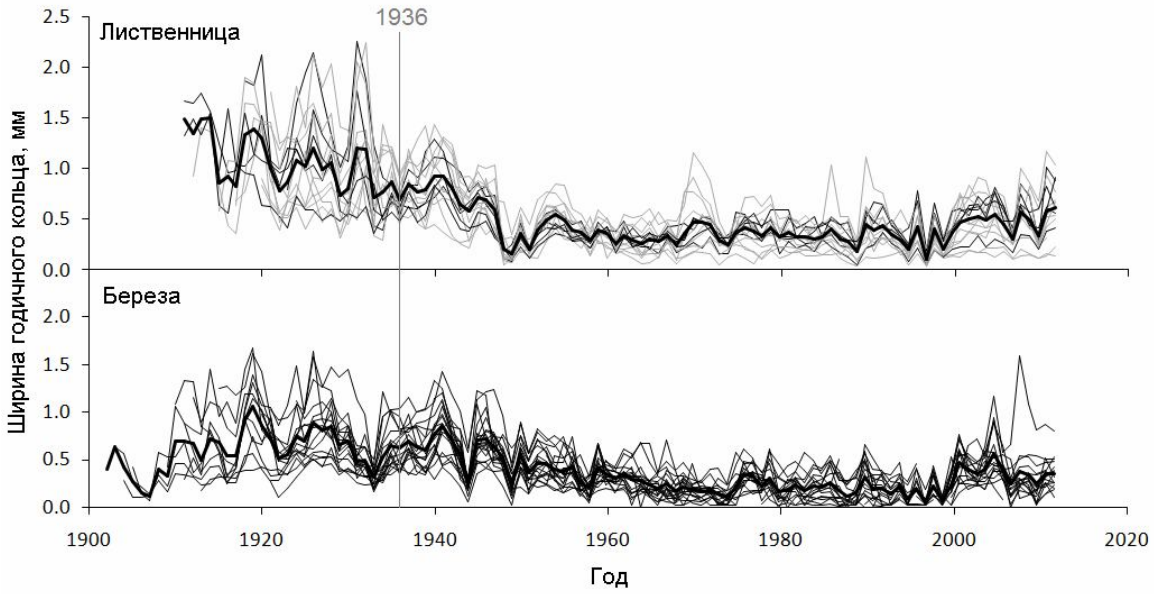


Рисунок 1. Хронологии по ширине годичных колец лиственницы Гмелина и березы пушистой. Черным выделены хронологии деревьев, которые использовались для анатомического анализа

Измерения параметров трахеид лиственницы (для 5 деревьев) были проведены в лаборатории структуры древесных колец ИЛ СО РАН при помощи системы анализа изображений (CarlZeiss, Jena, Германия) и программного пакета AxioVision 4.8.2. Для каждого кольца были измерены 5 рядов трахеид от внутренней границы к внешней (рис. 2б). Получены радиальные размеры трахеид (D), толщина клеточной стенки (CWT), тангентальные размеры клеток (T), по которым затем рассчитывались такие характеристики трахеид, как площадь клеточной стенки (CWA), характеризующая накопление органического вещества клеточной стенкой, и площадь люмена (LUM), характеризующая

водопроводящую способность трахеид. Измерения анатомических параметров березы (для 20 деревьев) были проведены в Швейцарском научно-исследовательском институте леса, снега и ландшафта (WSL, Бирменсдорф, Швейцария) с помощью системы анализа изображений и программного пакета Image-ProPlus, а также уникального программного обеспечения ROXAS [3] (рис. 2а). Было получено более 30 параметров с погодичным и внутрисезонным разрешением: количество (минимальное, среднее, максимальное) сосудов в кольце, плотность проводящих сосудов, процентное содержание проводящих элементов в ксилеме, аккумулятивный потенциал гидравлической проводимости (на основе закона Хагена — Пуазейля) и др. Все анатомические измерения были проведены для периода 1936—2012 гг.

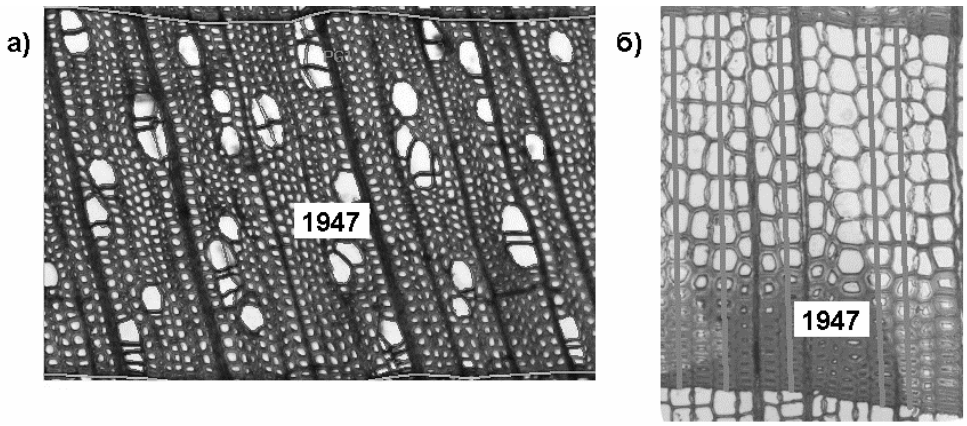


Рисунок 2. Пример измерений анатомических параметров годичных колец березы (а) и лиственницы (б) для 1947 года

Поскольку рост деревьев в зоне распространения многолетней мерзлоты определяется низкими температурами и содержанием доступной влаги в почве, неблагоприятные условия препятствуют развитию глубокой корневой системы и, как следствие, ограничивают наличие питательных веществ. Прогнозируемый рост температуры воздуха предполагает снижение влажности почвы из-за испарения и повышенного потребления воды растениями в процессе транспирации. Прямые доказательства увеличения поглощения воды наблюдаются в изменениях параметров водопроводящих трахеид ранней зоны древесины. Увеличение площади клеточной стенки показывает, что улучшение почвенных условий положительно влияет на рост, позволяя инвестировать больше ассимилятов в строительство клеточной стенки и формировать более плотную древесину.

Для того чтобы установить длительную реакцию древесных растений на прогнозируемое потепление климата, в работе был использован подход, когда все годы по метеонаблюдениям ранжировались от самых холодных (на основе среднемесячной температуры в течение сезона роста с мая по август) до самых теплых, а также от более сухих (сумма осадков за сезон роста) к влажным. Результат корреляционного анализа радиального прироста деревьев и параметров их анатомического строения со скользящим средним ранжированных климатических данных (усредненные данные за 10 лет с шагом 1 год) за длительный период (77 лет) показал четкое изменение отклика растений. При потеплении наблюдаются следующие изменения: положительные корреляции прироста деревьев с температурой воздуха в начале сезона роста сменяются значимым отрицательным влиянием высокой температуры в середине сезона; отмечается увеличение положительного влияния осадков на ширину годичных колец. Это позволяет сделать вывод, что потепление может способствовать росту продуктивности северных лесных экосистем в дальнейшем со сменой лимитирующего фактора (водный дефицит вместо температуры).

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ для молодых ученых МК-1589.2014.4.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Holmes R. L.* Dendrochronology Program Library, Version 2001. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA. 2001.
2. *Rinn F.* Tsap V.3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation. Bierhelderweg 20, D-69126, Heidelberg, Germany. 1996. 263 p.
3. *von Arx G., Dietz H.* Automated image analysis of annual rings in the roots of 193 perennial forbs // Int. J. Plant Sci. 2005. 166: 723—732.

***

УДК 581.1

МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЭКСТРЕМАЛЬНОЙ МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТИ БЕРЕЗ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

В. В. БУБЯКИНА, А. А. ПЕРК, Т. Д. ТАТАРИНОВА, И. В. ВАСИЛЬЕВА, А. Г. ПОНОМАРЕВ

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия

АННОТАЦИЯ

С помощью ДДС-электрофореза в ПААГ и иммуноблоттинга выявлен внутривидовой полиморфизм и изучена сезонная динамика дегидринов — белков осмотического стресса в почках березы повислой *Betula pendula* Roth в условиях экстремально холодного климата Центральной Якутии. Охарактеризованы две группы дегидринов: среднемолекулярные круглогодичные (мол. м. 56—73 кД) и низкомолекулярные «зимние» (мол. м. 15—21 кД). Предполагается связь последних с формированием морозоустойчивости растений.

Абсолютные минимумы температур на той или иной территории являются основными лимитирующими факторами выживаемости растений. Резко континентальный климат Центральной Якутии с зимними температурами до -68 °С является уникальным для всего Северного полушария. Такие суровые условия во многом определяют редкую встречаемость деревьев среди жизненных форм местных растений. Объект исследования — береза повислая (*Betula pendula* Roth), основной лесообразующий лиственный вид в Центральной Якутии. Вместе с тем часто местные растения из-за морфологических особенностей рассматриваются в качестве отдельного вида — березы плосколистной (*Betula platyphylla* Sukacz.). Экологическая пластичность березы во многом обусловливается ее генетическим полиморфизмом, создающим мобилизационный резерв вида и обеспечивающим оптимальную приспособленность отдельных популяций к экстремальным условиям произрастания.

Предполагается, что пусковым механизмом развития морозоустойчивости древесных растений служат короткий фотопериод и низкие закаливающие температуры, запускающие экспрессию специфических генов холодовой акклимации растений. В этой связи наибольший интерес вызывают защитные белки — дегидрины, накапливающиеся в клетках в ответ на осмотический стресс, вызванный разными факторами, в том числе низкой температурой [3, 6]. Дегидрины представляют собой высокогидрофильные белки, содержащие консервативные К-, Y- и S-сегменты. Вероятная функция дегидринов — участие в защите клеток от обезвоживания у зимующих видов растений на этапе формирования экстраклеточного льда [6], а их уровень может быть использован в качестве непрямых стресс-маркеров морозоустойчивости [3].

Ранее нами были изучены годовые изменения содержания дегидринов в побегах березы [1]. Целью настоящей работы явилось выявление особенностей внутривидового полиморфизма и сезонной динамики дегидринов почек — наиболее морозоустойчивого органа *B. pendula* в уникальных климатических условиях Центральной Якутии.

Сбор полевых материалов осуществляли в 2009—2013 гг. ежемесячно на постоянных пробных площадях в лесопарковой зоне на территории Ботанического сада ФГБУН Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, расположенного на второй надпойменной террасе долины р. Лены в 7 км к западу от г. Якутска (62°15′ с. ш., 129°37′ в. д.). Возраст берез — 40—50 лет. Использовали почки березы повислой (*Betula pendula* Roth), собранные в первой половине дня. У 6 растений (Ya3, Ya4, Ya6 и др.) подробно изучена сезонная динамика белков. Для исследования полиморфизма дегидринов образцы были собраны в ноябре с 40 индивидуальных деревьев (Ya1—Ya40).

Для выделения суммарных белков из почек и листьев березы (1—2 г) применяли методику [2]. Электрофорез проводили в 12,5 % SDS-PAGE [4]. На треки наносили равные количества белка (20 мкг). Иммуноблоттинг проводили в соответствии с методикой [5]. Белки из ПААГ переносили на ПВДФ (поливинилиденфторид) мембрану (Bio-Rad, США). Идентификацию дегидринов выполняли с помощью поликлональных антител против их консервативного К-сегмента (Agrisera, Швеция). Дегидрины визуализировали при помощи кроличьих антител, конъюгированных со щелочной фосфатазой (Sigma, США). Содержание воды в почках берез определяли весовым методом. Температуру воздуха в районе г. Якутска отслеживали по сайту URL http://www. wunderground.com. Данные сканирования мембран обрабатывали с помощью программы ImageJ 1.41o / Java 1.50_09 (США). Эксперименты проводили в трехкратной биологической повторности.

При сравнении экземпляров *B. pendula* берез выявлен внутривидовой полиморфизм дегидринов в период покоя (рис. 1). Дегидрины были представлены двумя группами: среднемолекулярные (мол. м. 56—73 кД) и низкомолекулярные (мол. м. 15—21 кД) полипептиды. Среднемолекулярные дегидрины имели множество форм, но среди них только мажорные 66 и 69 кД-дегидрины были выявлены у большинства растений. Среди низкомолекулярных дегидринов у всех исследованных берез в

достаточном количестве наблюдался лишь 17 кД-дегидрин, другие (15—21кД) встречались достаточно редко.

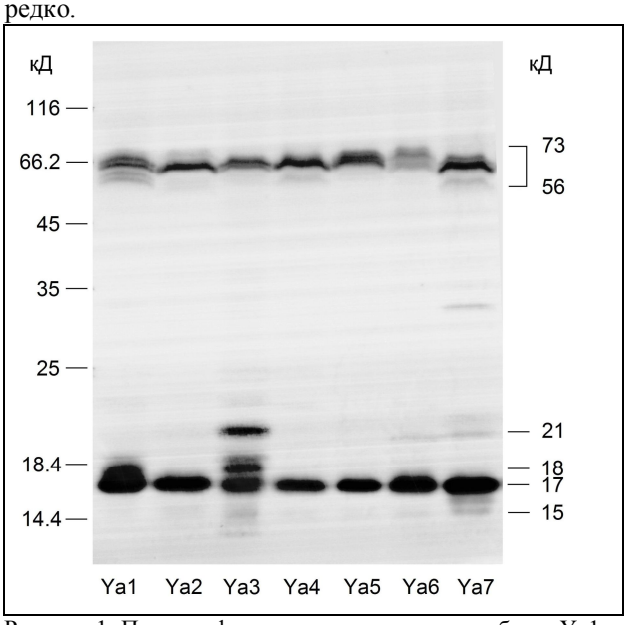


Рисунок 1. Полиморфизм дегидринов в почках берез Ya1—Ya7 *B. pendula* в период покоя (ноябрь 2009 г.) Дегидрины обнаружены антителами, полученными против консервативного K-сегмента. Слева указаны молекулярные массы стандартов, справа — молекулярные массы дегидринов

Особенности сезонной динамики обеих групп дегидринов позволяют выявить их связь с морозоустойчивостью растений (рис. 2). Динамика среднемолекулярных дегидринов (мол. м. 56—73 кД) отличалась от таковой низкомолекулярных дегидринов (мол. м. 5—21 кД). Первые присутствовали во все сезоны, не исчезали полностью, хотя их количество несколько уменьшалось летом. Напротив, низкомолекулярные дегидрины имели выраженную динамику, отсутствовали полностью во время пика вегетации и появлялись вновь только в начале цикла подготовки к покою. Они достигали относительно постоянного уровня в октябре, в конце фенологической осени в Центральной Якутии. У отдельных экземпляров растений наблюдались различия во времени появления и исчезновения низкомолекулярных дегидринов.

Исчезновение низкомолекулярных дегидринов происходит раньше видимых изменений у растений, например, сокодвижения и набухания почек. Анализ результатов показывает, что падение содержания наиболее распространенного 17-кД-дегидрина наблюдается еще при отрицательных дневных температурах воздуха (до 0 °C), хотя при этом не исключается локальный прогрев тканей прямыми солнечными лучами (рис. 3). Короткая вегетация растений Севера уравновешивается их интенсивным ростом в первой половине лета. Затем, с середины лета, уменьшение длины дня и температуры воздуха вызывает остановку роста растений и включает процесс дегидратации тканей. При этом отмечается падение содержания воды от максимального уровня в почках в первой половине вегетации (по нашим данным, в июле оно составляет 59 % от сырой массы) до минимального к концу зимы (39 %). С процессами обезвоживания коррелирует появление в почках изученных берез низкомолекулярных дегидринов, в том числе наиболее представленного мажорного дегидрина с мол. м. 17 кД. Интересно, что его синтез в конце вегетации происходит при более высоких средних температурах воздуха (от 10 до 0 °C), чем исчезновение весной, т. е. наблюдается температурный гистерезис. Стационарные уровни содержания дегидринов в зимние месяцы в разные годы могут не совпадать: это, вероятно, обусловлено конкретными погодными условиями акклимации.

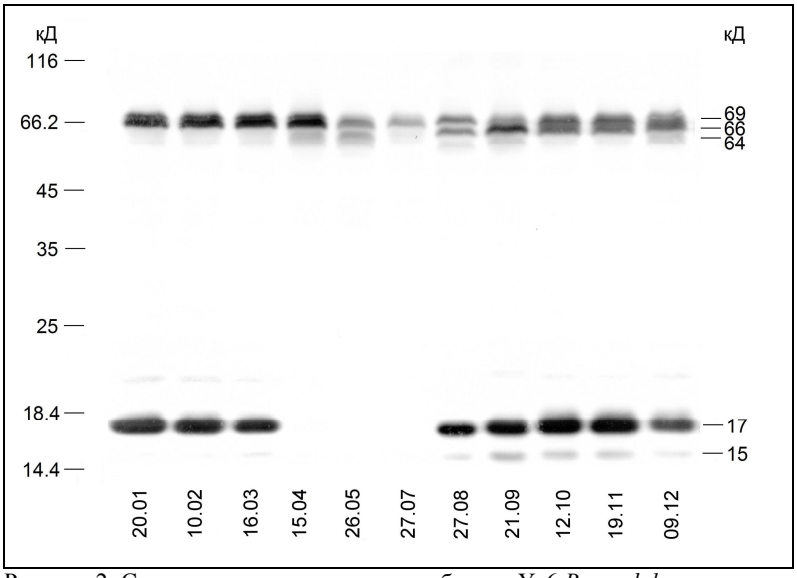
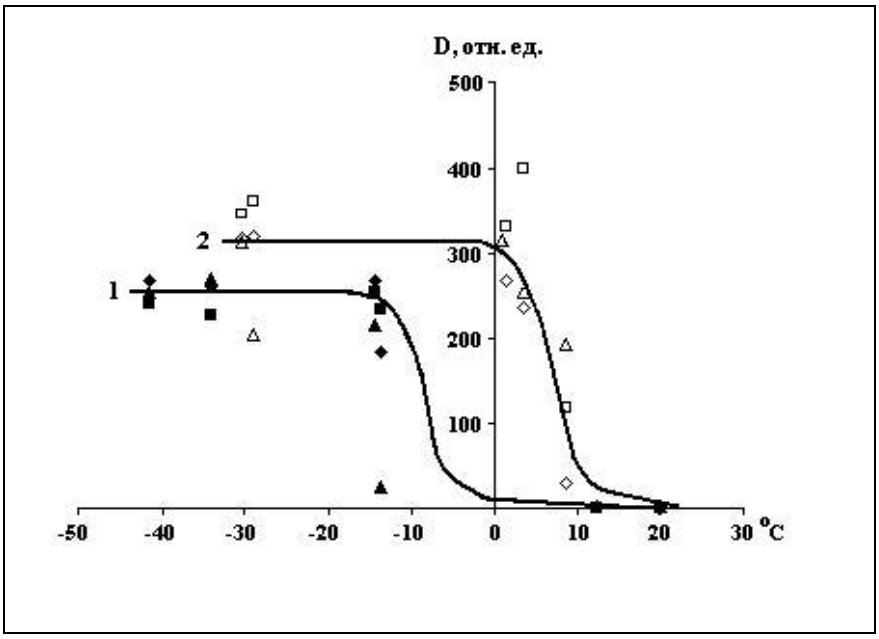


Рисунок 2. Спектры дегидринов в почках березы Ya6 *B. pendula* с января по декабрь 2009 г. Дегидрины обнаружены антителами, полученными против консервативного K-сегмента. Слева указаны молекулярные массы стандартов, справа — молекулярные массы дегидринов

Таким образом, впервые в почках берез *B. pendula* Якутии обнаружены стрессовые белки — дегидрины со стабильно высоким содержанием в период покоя — и выявлен их внутривидовой полиморфизм, который, вероятно, вносит определенный вклад в поддержание адаптационной пластичности вида при формировании экстремальной морозоустойчивости в Центральной Якутии.



Низкомолекулярный 17 кД-дегидрин может быть использован в качестве маркера морозо-устойчивости.

Рисунок 3. Зависимость исчезновения весной (1) и появления осенью (2) мажорного дегидрина с мол. м. 17 кД от средней температуры воздуха (°C), рассчитанная на основании денситометрической плотности (D, относительные единицы). Разные маркеры обозначают индивидуальные березы *B. pendula* (2009 г.)

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бубякина В. В., Татаринова Т. Д., Пономарев А. Г., Перк А. А., Соломонов Н. Г.* Особенности сезонной динамики дегидринов *Betula platyphylla* Sukacz., ассоциированные с формированием морозо-устойчивости в условиях криолитозоны // Доклады академии наук. 2011. 439. С. 844—847.
2. *Korotaeva N. E., Oskorbina M. V., Kopytova L. D., Suvorova G. G., Borovskii G. B., Voinikov V. K.* Variations in the content of stress proteins in the needles of common pine (*Pinus sylvestris* L.) within an annual cycle // Journal of Forest Research. 2011. DOI: 10.1007/s10310-011-0260-y.
3. *Kosova K., Prašil I. T., Vitamvas P.* Role of dehydrins in plant stress response // Handbook of plant and crop stress. Tucson: CRC Press., 2010. P. 239—285.
4. *Laemmli U. K.* Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of Bacteriophage T4 // Nature. 1970. 227: 680—685.
5. *Timmons T. M., Dunbar B. S.* Protein blotting and immunodetection // Methods Enzymol. 1990. 182: 679—701.
6. *Welling A., Palva E. T.* Molecular control of cold acclimation in trees // Physiol. Plantarum. 2006. 127: 167—181.

***

УДК 528.88

АНАЛИЗ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОВЕРХНОСТИ ПО ДАННЫМ MODIS (ПРОДУКТЫ MOD11)

А. С. ГОЛЮКОВ[1], Е. В. ФЕДОТОВА[1, 2]

[1] Сибирский федеральный университет. Институт космических и информационных технологий, Красноярск, Россия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Температура поверхности является ключевым параметром во многих процессах на Земле. Разработка соответствующего продукта MOD11 — LST — позволяет изучать арктические регионы планеты, где отсутствуют наземные данные. Проведение методических работ показало корреляцию LST MOD11 с температурой воздуха и почвы при условиях безоблачного неба и отсутствия снежного покрова. Настоящее исследование посвящено использованию LST MOD11 в изучении вечной мерзлоты северных регионов Сибири.

Температура поверхности является ключевым параметром, определяющим на локальном и глобальном уровнях физические процессы на земной поверхности. Она характеризует последовательность прямых и непрямых потоков энергии между Солнцем, атмосферой и поверхностью Земли. Температура является жизненно важным параметром в процессах изменения биогеохимических циклов, экосистем, энерго-, тепло- и массообменов и бюджетов, изменений климата во временных рамках от суточных до многолетних [1].

Данные о температуре поверхности Земли доступны после обработки результатов измерения в нескольких каналах спектрометра MODIS на базе платформы TERRA. Спектрорадиометр MODIS имеет высокую радиометрическую чувствительность с радиометрическим разрешением 12 бит в 36 спектральных каналах в интервале длин волн от 0,4 до 14,4 мкм. Данные MODIS по всей поверхности Земли поступают со спутника TERRA каждый день с разрешением 250—1000 м, что обеспечивает

моделирование в глобальном и региональном масштабе.

Полное название линейки продуктов MODIS с температурой поверхности — MOD11. Всего предоставляется 7 продуктов с разным пространственным и временным разрешением. Продукт MOD11_L2 имеет пространственное разрешение 1 км в надире, поставляется ежедневно в виде отдельных сцен. Следующий продукт, MOD11A1, имеет пространственное разрешение 1 км (точнее, 0,928 км) и ежедневное временное разрешение. Также ежедневным является продукт MOD11B1 с пространственным разрешением 6 км (точнее, 5,568 км). Продукт MOD11A2 L2 имеет пространственное разрешение 1 км (точнее, 0,928 км) и временное разрешение 8 дней. Оставшиеся 3 продукта (MOD11C1, MOD11C2, MOD11C3) поставляются с пространственным разрешением в 0.05° × 0.05° (5,6 × 5,6 км) и временными разрешениями ежедневно, 8 дней и месяц соответственно. В каждом продукте имеются слои радиационной температуры поверхности (Land surface temperature, LST), показатели качества (QA), ошибки определения температуры, коэффициенты излучения в каналах 31 и 32 MODIS (или 20, 22, 23, 29 и 31—33), зенитный угол и время, широта и долгота (каждый комплект широты и долготы на каждые 5 строк и 5 столбцов), локальные и глобальные атрибуты.

Существуют три типа методов для оценки LST из космоса:

— метод одного ИК-канала;

— метод расщепления окна, который используется в различных многоканальных алгоритмах;

— метод с использованием дневных и ночных измерений по данным MODIS и использованием уникальных особенностей аппаратуры этой системы.

Первый метод требует знания излучения поверхности и точной модели передачи излучения в атмосфере, а также знания атмосферного профиля. Второй метод делает коррекцию излучения поверхности и атмосферы на основе знания излучения поверхности, которое получается на различном поглощении в расщепляющихся окнах. Третий метод использует соотношение день / ночь в шести тепловых каналах MODIS для непосредственной оценки температуры поверхности и среднего по каналам излучения без знания температуры атмосферы и профиля водяного пара.

Для построения LST используются также и другие продукты MODIS: маска облаков, атмосферный профиль, карта снежного покрова и карта типов поверхности (land cover).

Точность оценки LST по данным MODIS — 1 К при пространственном разрешении 1 км в условиях чистого неба. Эти измерения могут быть проверены с помощью полевых измерений на плоских однородных поверхностях. После калибровки данных MODIS в тепловых каналах (TIR) возможно достичь точности 0.5 К для плоских поверхностей при условии сухой атмосферы.

Данные о температуре поверхности находятся в свободном доступе [http://earthexplorer.usgs.gov/].

Можно выделить две основные группы публикаций по вопросам использования LST.

К первой группе отнесем публикации, посвященные валидации, сравнению LST с данными из других источников [1, 5, 6]. В [1] рассматривается проблема увязки LST с другими температурными характеристиками: температурой воздуха, измеряемой на метеостанциях, очень редких в северных и арктических регионах, и температурой почвы (GST). Исследовались территории Северного Квебека и Аляски. Для изучения северных территорий, часто покрытых снегом, с облаками, вечной мерзлотой наиболее важным параметром является GST. Оказалось, что наиболее тесное соответствие между LST и GST наблюдается на каменистых участках, не содержащих влагу, и наименее тесное — на участках, покрытых снегом. Корреляция с температурой воздуха улучшается с увеличением интервала усреднения температур от ежесуточных до среднесезонных. Совместное использование LST от TERRA и AQUA также повышает корреляцию как с температурой воздуха, так и с температурой почвы. В целом авторы делают вывод о том, что LST является необходимым параметром для изучения северных территорий. В работе [6] говорится о постоянном смещении LST для территории Свальбарда в зимний период на величину от 1,5 до 6 °К. Смещение обусловлено наличием снежного покрова и облаками, которые не представляется возможным учесть на зимних снимках. В целом обосновывается использование LST для северных территорий с редкой сетью или отсутствием метеорологических станций, так как LST достаточно тесно коррелирует как с температурой воздуха, так и с температурой почвы, а также с температурой поверхности, измеряемой с помощью других приборов, например, микроволновых [5].

С учетом таких методических работ LST интенсивно используется для изучения северных арктических территорий. Например, в [4] показано, что за время существования продукта LST, с 2000 года, в арктическом регионе наблюдается увеличение количества дней с температурой выше, чем 1 °С. В [3] показано, что LST в районах вечной мерзлоты на севере Сибири коррелирует с данными прибора GRACE и показывает положительные тренды среднемесячных температур в мае и сентябре. Для этого же района в [2] показано, что для средненедельных LST разница для участков сухих и влажных тундр уменьшается, хотя пространственное разрешение данных не позволяет оценить всю мозаичность покрова северных территорий вечной мерзлоты.

В настоящей работе использовался продукт MOD11C3, формат продукта .hdr, работа производится с помощью ПО ENVI 4.8.

Для анализа возможностей данных MOD11 LST был проведен анализ данных на пустыню Сахару как тестовый участок с постоянным отсутствием снежного покрова и облаков. На рис. 1 показан результат кластеризации LST.

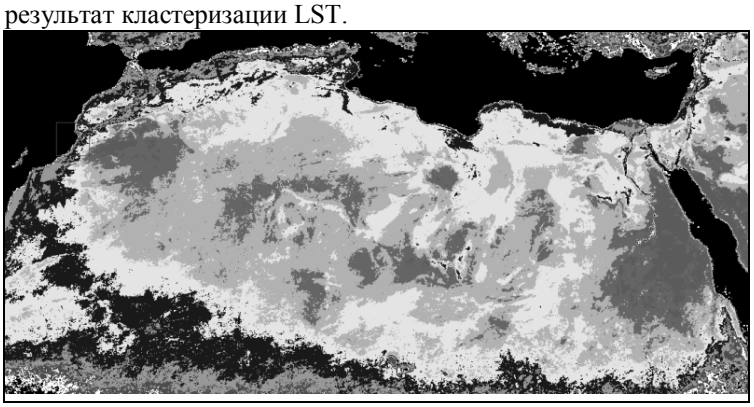


Рисунок 1. Сахара, летние LST

В итоге выделилось 13 кластеров. Чтобы узнать значение температуры, использовалась простая формула: значение пикселя из исходного слоя с температурой поверхности умножалось на коэффициент 0.02, полученный результат в градусах Кельвина оставалось перевести в градусы Цельсия. Самая высокая среднемесячная температура поверхности — 53—58 °С, на снимке данный класс расположен в центре Сахары. Самая низкая среднемесячная температура поверхности в данное время года — 25—28 °С, это зона вдоль побережья.

С использованием продуктов MOD11C3 со среднемесячными температурами были проанализированы территории вечной мерзлоты за период 2000—2012 гг. в северной части Сибири (от 80° в. д. до 130° в. д. и от 55° с. ш. до 75° с. ш.). Для этого с сайта earthexplorer.usgs.gov скачивались данные со среднемесячной температурой за каждый месяц. С помощью программы ENVI 4.8 отдельно были сохранены слой со среднемесячной температурой и слой QA (контроля качества).

Слой QA нужен, чтобы узнать, какие пиксели соответствуют нужному качеству для проведения анализа. Каждый слой QA представляет собой набор пикселей в диапазоне значений от 0 до 255. Чтобы проверить достоверность температуры в определенном пикселе, нужно перевести число, указанное в пикселе в слое QA, в двоичную систему счисления (к примеру, 9 в двоичной системе счисления будет записано как 1001) и сравнить побитно с таблицей ключей битов (если после перевода остались пустые старшие (слева в числе) биты, то их нужно заполнить нулями, к примеру, 9 = 00001001). Нам интересны только биты 0 и 1 (отвечают за качество LST) и 7 и 8 (отвечают за погрешность температуры в К). Для более точного анализа было решено использовать только те пиксели, чья погрешность составляет 1—2 К. Для их отбора в программе ENVI 4.8 была написана формула. Было также решено использовать в данной работе только летние месяцы (июнь — июль — август), так как в данных за осенне-весенний период присутствует много пикселей с погрешностью в 3—4 К, которые снижают точность анализа. Это решение было основано на работе ряда ученых [1], проверивших, насколько температура из продукта MOD11 отличается от той, что измеряется на наземных метеорологических станциях. В своей работе они отмечали, что все месяцы (особенно зимние) содержат отклонение температуры от действительной: летом отклонения минимальны (0—2 К), а зимой они могут быть до 50 К (из-за снежного покрова, льда, низкой температуры воды и т. п.). Были обработаны все летние месяцы (6—7—8) за период 2000—2012 гг. и получены слои со среднемесячной температурой, погрешность определения которой составляет 1—2 К. Затем полученные слои за 6—7—8 месяцы объединили в 1 файл (так же с каждым годом). Была проведена кластеризация методом IsoDate со следующими параметрами: число кластеров —10—30, минимальное количество пикселей в одном классе — 10, максимальное стандартное отклонение внутри класса — 50 и минимальное спектральное расстояние — 150 (чтобы получить разницу между кластерами по температуре в 1 К). Пример результата представлен на рис. 2.

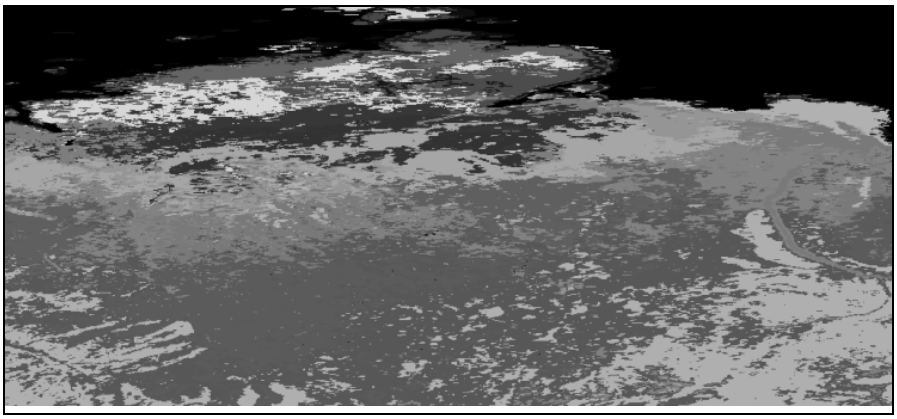


Рисунок 2. Пример кластеров LST на территории Сибири

В дальнейшем 2011 год был исключен из анализа, так как в нем получилось большое количество неточных измерений температуры. На данном этапе проводится анализ трендов температур в каждом кластере, а также сравнение полученных результатов с

данными CRU и NEESPI.

Работа выполнена при поддержке гранта Правительства РФ № 14.B25.31.0031.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Hachem S., Duguay C. R., Allard M.* Comparison of MODIS-derived land-surface temperatures with ground surface and air temperature measurements in continuous permafrost terrain // The Cryosphere. 2012. 6. P. 51—69.
2. *Langer M., Westermann S., Boike J.* Spatial and temporal variations of summer surface temperatures of wet polygonal tundra in Siberia — implications for MODIS LST based permafrost monitoring // Remote Sensing of Environment. 2010. 114. P. 2059—2069.
3. *Muskett R. R., Romanovsky V. E.* Energy and mass changes of the Eurasian permafrost regions by multy-satellite and *in-situ* measurements // Natural Science. 2011. 3 (10). P. 827—836.
4. *Muskett R. R.* MODIS-derived Arctic land-surface temperature trends // Atmospheric and Climate Sciences. 2013. 3. P. 55—60.
5. *Soliman A., Duguay C., Saunders W., Hachem S.* Pan-Arctic land surface temperature from MODIS and AATSR: product development and intercomparison // Remote Sensing. 2012. 4. P. 3833—3856.
6. *Westermann S., Langer M., Boike J.* Systematic bias of average winter-time land surface temperatures inferred from MODIS at a site on Svalbard, Norway // Remote Sensing of Environment. 2012. 118. P. 162—167.

***

УДК 579.222.4+551.312.2

МИКРОБНЫЕ КОМПЛЕКСЫ КРИОГЕННЫХ ПОЧВ ТУНДРОВОЙ И ЛЕСНОЙ ЭКОСИСТЕМ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

И. Д. ГРОДНИЦКАЯ, С. Н. СЫРЦОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Изучена микробная активность в торфяных почвах болот и заболоченных лиственничников Центральной Эвенкии и в полигональных болотах субарктической тундры (дельта р. Лены). В зависимости от климатических условий определены особенности функционирования микробных сообществ, различия в скорости трансформации органических веществ и эмиссии метана в гидроморфных криогенных почвах.

Широкая распространенность болотных экосистем в Сибири и их значимая роль в потоке газообразных соединений углерода диктует необходимость получения дополнительных знаний об их микробной активности. Важнейшим фактором лесорастительной способности почв являются биогеохимические функции микробных сообществ — мобилизация и трансформация азот- и углеродсодержащих комплексов, эмиссия диоксида углерода (CO_2) и метана (CH_4). Многоступенчатые процессы деградации высокомолекулярных органических веществ осуществляются различными группами микроорганизмов, связанных между собой сложными синтрофными связями [3].

В торфяной залежи болот в анаэробных условиях разложение органического вещества сопровождается выделением метана. По оценкам разных авторов, от 0.5 до 7 % первичной фитопродукции болотного фитоценоза превращается в CH_4, вклад болотных экосистем в глобальную эмиссию метана может достигать 15 %. Полевые измерения величин эмиссии метана в болотах Западной Сибири показали, что они высоки и варьируют от 0.5 до 40 мг CH_4-C/ ($чм^2$) [5, 7]. В современных тундровых почвах, болотах и осадках озер летом повсеместно происходит бактериальное метанообразование, сопровождающееся эмиссией метана с поверхности тундры — до 7 % глобального потока CH_4 в атмосферу, величина потока варьирует от 0 до 250 мг/($м^2$сут) [7]. При этом метанообразование в мерзлых отложениях может происходить при отрицательных температурах до -16.5 ^oC [6]. Количество выделяемого в атмосферу CO_2 и CH_4 зависит от температуры и влажности почвы, типа растительности, а также от активности почвенного микробного сообщества

В литературе имеются немногочисленные сведения о том, что в условиях Сибири процессы минерализации органического вещества в гидроморфных почвах значительно замедлены по сравнению с торфяными почвами европейской части России [1]. Однако численность микроорганизмов торфяных почв и их групповой состав мало отличаются от таковых европейских аналогов [2, 4].

Целью исследования являлось определение и сравнение микробной активности, в том числе и способности к метаногенезу и метанотрофии, в почвах болот и заболоченных территорий, расположенных в зоне распространения вечной мерзлоты двух регионов Сибири, отличающихся между собой климатическими условиями (резко континентальные и субарктические).

В Центральной Эвенкии изучали микробные сообщества заболоченных лиственничников из *Larix gmelinii* Rupr. и мезотрофного сфагнового болота, находящихся в условиях застойного увлажнения на

низкой и высокой надпойменных террасах рек Кочечум и Нижняя Тунгуска (64° с. ш., 100° в. д.). В субарктическом регионе, в дельте р. Лена на о. Самойловском (72° с. ш., 126° в. д.), исследовали полигональные болота. В исследуемых регионах в один и тот же вегетационный период отбирали почвенные образцы из болот и заболоченных участков по всему профилю. В почвенных образцах методом СИД на хроматографе GC Agilent 6890 N (USA) определяли микробную биомассу (БМ), интенсивность микробного дыхания (БД) и микробный метаболический коэффициент (QR); измеряли потенциальную способность к метаногенезу и метанотрофии.

Для заболоченных почв Эвенкии характерно развитие мощного мохово-лишайникового покрова, способствующего медленному оттаиванию деятельного слоя почвы. На уровень залегания многолетней мерзлоты влияют микрорельеф поверхности (бугор или западина), ориентация склонов бугра, количество выпадающих осадков. Как правило, мерзлота находится сразу под мощными моховыми подушками, поэтому низкие температуры почвы сохраняются в течение всего летнего периода, способствуя инактивации биологических процессов.

Ландшафт дельты р. Лены, расположенной в зоне сплошной мерзлоты (мощность 500—600 м), характеризуется полигональным рельефом с различными стадиями формирования полигонов. Самойловский является репрезентативным островом в активной и самой молодой части дельты р. Лены и занимает площадь около 1200 га. Остров состоит из различных геологических тел, образованных песками и органоминеральными массами (спрессованные отложения торфа) 3500—2500 лет назад в бассейновых условиях. Западный берег острова характеризуется современными аккумуляционными процессами (речные и эоловые процессы осаждения), восточный — эрозионный, образующий абразивную структуру побережья. Положительные температуры в верхнем 20-сантиметровом горизонте почвы отмечаются менее четырех месяцев. Мощность слоя оттаявшего торфа — от 20 до 50 см, ниже располагается мерзлота. Северо-западная часть острова представлена полигонально-бугристыми болотными комплексами двух типов: полигонально-бугристо-озерковыми и полигонально-бугристо-топяными. Торфы состоят из мхов, растительного детрита с переслаиванием песков и алевритов: это свидетельствует о том, что ранее бассейны отложений были проточными. Болота имеют кочковатую поверхность, на кочках доминируют мхи, в понижениях — осоки и пушица.

Установлено, что общая микробиологическая активность торфяных почв болот и заболоченных лиственничников Центральной Эвенкии выше, чем полигональных субарктических (табл. 1). Процессы микробной деструкции органического вещества интенсивнее в западинах, чем на буграх. Наиболее высокие значения микробной биомассы отмечены в мезотрофном болоте Б3 (на бугре — 671 и в западине — 511 мкг С/г почвы). В целом значения микробной биомассы в Б3 и в заболоченном лиственничнике Б4 выше в 5.5—6.5, а интенсивность микробного дыхания — в 28—90 раз по сравнению с таковыми полигональных тундровых болот (табл. 1, рис. 1).

Таблица 1. Микробная активность криогенных лесных (Б3, Б4) и тундрового (БС1) болот

Микрорельеф	Глубина, см	БД, мкгС-CO_2 / ч / г	БМ, мкг С / г	QR	Метанотрофия, $\times 10^{-4}$ мкг CH_4 / ч / г	Метаногенез, $\times 10^{-6}$ мл CH_4 / ч / г
Полигонально-бугристо-озерковое болото осоково-моховое (БС1)						
Бугор	0—10	0.601	149	0.02	350	1.52
	10—20	0.070	18	0.03	450	0.22
	20—35	0.101	13	0.04	0	3.60
Западина	0—10	0.283	175	0.05	795	0.11
	10—20	0.079	46	0.06	566	2.30
	20—35	0.042	14	0.11	50	0.21
Мезотрофное болото кустарничково-травяно-моховое (Б3)						
Бугор	0—10	10.64	671	0.31	91	0.06
	10—20	12.41	532	0.32	91	0.04
	20—30	16.61	431	0.52	104	0.04
	30—40	12.14	312	0.53	124	0.05
Западина	0—10	27.48	511	0.96	85	0.02
	10—20	10.46	317	0.45	110	0.04
Олиготрофная лиственничная редина кустарничково-сфагновая (Б4)						
Бугор	0—10	4.13	295	0.19	112	0.14
	10—20	2.42	252	0.13	92	0.11
Западина	0—10	8.01	495	0.22	108	0.03
	10—20	6.76	467	0.20	84	0.02

Показано, что функциональная активность почвенных микробоценозов всех болот зависит от близости залегания мерзлоты. Это проявляется в большей интенсивности микробиологических и биохимических процессов верхних почвенных горизонтов — микробная активность убывает с глубиной, достигая минимума в надмерзлотном слое, что особенно выражено в тундровых болотах. Найдены

высокие показатели корреляционной зависимости между БМ и температурой почвы (в БС1 r = 0.85; в Б3 r = 0.61; в Б4 r = 0.89). Низкие значения удельного дыхательного коэффициента (QR < 0.2) в полигональных болотах указывают на их низкую трофность (табл. 1, рис. 1).

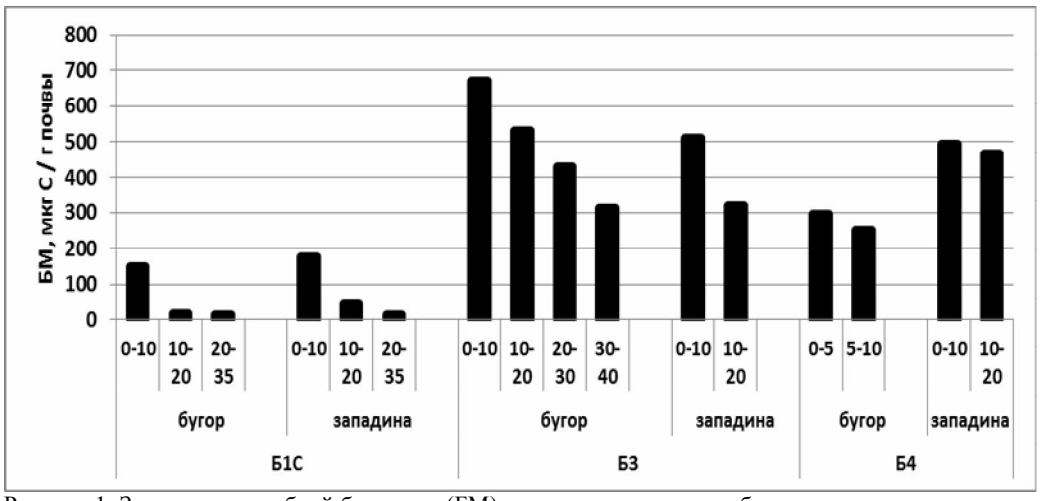


Рисунок 1. Значения микробной биомассы (БМ) в почвах исследуемых болот

В то же время количество выделяемого и потребляемого метана из почв полигональных болот значительно превышало таковое в лесных: в БС1 интенсивность метаногенеза в 14 и 33 раза, а потенциальная скорость потребления метана (метанотрофия) в 4.4 раза выше, чем в Б4 и Б3 соответственно (табл. 1). Метанотрофная активность приурочена к верхним почвенным горизонтам, в БС1 и Б4 на глубине 20 см происходит ее резкое снижение (табл. 1), в то время как деятельность метаногенных бактерий отчетливее выражена в нижних почвенных слоях (от 20 до 50 см). Отмечено, что метаногенез зависит больше от кислотности среды, чем от температуры [5], о чем свидетельствуют высокие коэффициенты корреляции (в БС1 r = 0.44; в Б4 r = -087; в Б3 r = -0.27) (рис. 2).

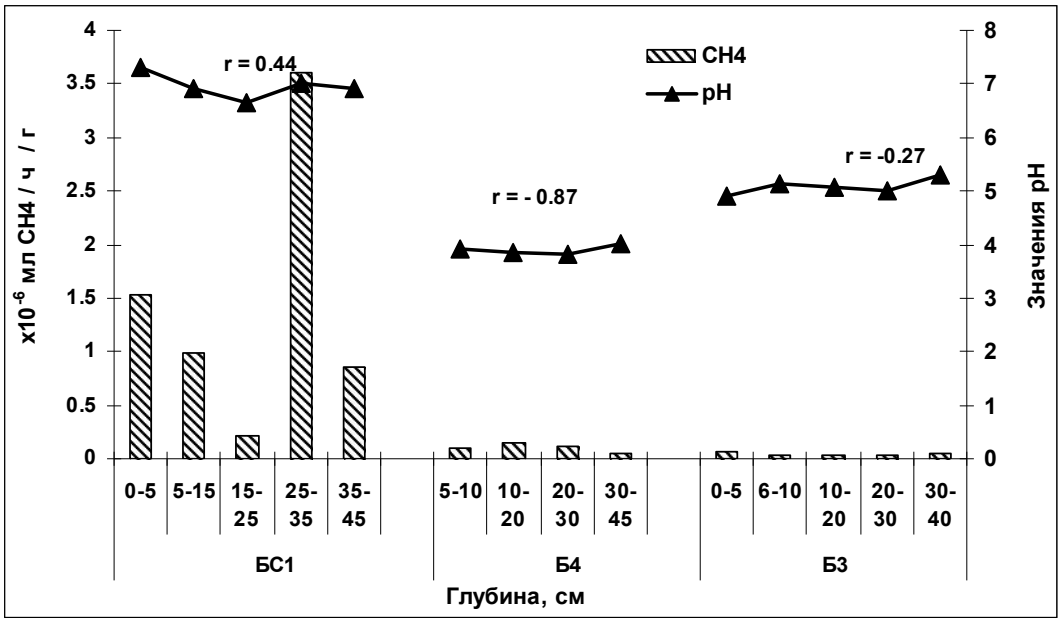


Рисунок 2. Зависимость метаногенеза от кислотности среды в исследуемых болотах

Таким образом, общая микробиологическая и биохимическая активности торфяных почв заболоченных лиственничников и переходного болота (Б3) Центральной Эвенкии выше, чем полигональных субарктических (БС1). Однако полигональные болота отличаются от лесных более выраженной способностью к метаногенезу. Потоки метана с поверхности почв изучаемых болот отличались вследствие различной мощности сезонно-талого горизонта и зависели от функциональной активности микробных сообществ. Основным лимитирующим фактором физиологической и биохимической деятельности микробных комплексов являлась температура почвы, а способности к метаногенезу и метанотрофии — кислотность почвенной среды. Экофизиологическое состояние

микробоценозов всех болот находится в пределах природной вариабельности и свидетельствует об их экологической устойчивости.

Работа поддержана проектом Президиума СО РАН № 30.17.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Гантимурова Н. И.* Микрофлора торфяно-болотных почв / Микрофлора почв Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1970. С. 148—170.
2. *Головченко А. В., Полянская Л. М., Добровольская Т. Г.* [и др.]. Особенности пространственного распределения и структуры микробных комплексов болотно-лесных экосистем // Почвоведение. 1993. № 10. С. 78—88.
3. *Гродницкая И. Д., Трусова М. Ю.* Микробные сообщества и трансформация соединений углерода в болотных почвах таежной зоны (Томская область) // Почвоведение. 2009. № 9. С. 1099—1107.
4. *Добровольская Т. Г., Полянская Л. М., Головченко А. В.* [и др.]. Микробный пул в торфяных почвах // Почвоведение. 1991. № 7. С. 69—77.
5. *Паников Н. С. Глаголев М. В., Кравченко И. Л.* [и др.]. Эмиссия метана из верховых болот Западной Сибири в зависимости от характера растительного покрова // Журн. экол. химии. 1997. Т. 6. № 1. С. 59—67.
6. *Ривкина Е. М., Краев Г. Н., Кривушин К. В.* [и др.]. Метан в вечномерзлых отложениях северо-восточного сектора Арктики // Криосфера Земли. 2006. Т. 10. № 3. С. 23—41.
7. *Dedysh S. N.* Methanotrophic bacteria of acid sphagnum bogs // Microbiology. 2002. V. 71. № 6. P. 638—649.

***

УДК 630*181.351

ВЗАИМОСВЯЗЬ СТРУКТУРЫ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ И СОСТАВА ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОЧВЫ КРИОГЕННЫХ ЛИСТВЕННИЧНИКОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЭВЕНКИИ

С. Ю. ЕВГРАФОВА, Л. В. МУХОРТОВА, В. В. ХОЛОДИЛОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Проанализирована связь микробной биомассы, числа фрагментов копий ДНК и гетеротрофной активности почвенных микробоценозов с запасами подвижного и стабильного органического вещества (ОВ) сезонно-талого горизонта почвы лиственничников Центральной Эвенкии. Показано, что большая часть микробоценозов исследуемых почв является гетеротрофной. Гетеротрофная активность исследуемых почв тесно связана с подвижной фракцией ОВ, в то время как запасы микробного пула зависят от доли стабильной фракции ОВ почвы.

Экосистемы высоких широт характеризуются экстремальными климатическими условиями и низкой продуктивностью в течение короткого вегетационного периода. Низкотемпературный режим почвы влечет за собой вялотекущую микробную активность и, как следствие, длительное время оборота органического вещества (ОВ), в результате чего происходит его накопление [8]. Основным препятствием в понимании процессов, лежащих в основе круговорота углерода в криогенных почвах, является неравномерное распределение ОВ в почвенном профиле вследствие криотурбации [9]. Кроме того, важным фактором утилизации почвенного органического вещества (ПОВ) является его доступность для микробного разложения. Связывая количественные и функциональные показатели микробных сообществ почв и качество ПОВ, используемого ими в качестве субстрата, мы сможем в дальнейшем прогнозировать величину и скорость мобилизации углерода криогенных экосистем при изменении климата [7].

Исследования проводились в Центральной Эвенкии, в районе п. Тура (64° N, 100° E). Территория исследований находится в границах сплошной криолитозоны, с мощностью промерзания до 300 м и температурой -3.5 °С. В почвенном покрове преобладают подбуры и криоземы, формирующиеся на суглинистом элювии. Климат континентальный, влажный, с умеренно теплым летом и суровой зимой. Среднегодовая температура воздуха -8.9 °С, температура января — -36 °С, июля — +16 °С. Продолжительность вегетационного периода — около 70—80 дней [2, 5].

Пробные площади были заложены в лиственничниках гомогенных. Объектами исследований являлись склоны южной и северной экспозиции, различающиеся интенсивностью солнечной радиации, густотой растительного покрова, мощностью подстилки и толщиной сезонно-талого горизонта почвы.

В почвенном профиле сезонно-талого горизонта определяли интенсивность гетеротрофного дыхания, микробную биомассу (кинетическими методами с определением CO_2 на газовом хроматографе [6, 10]), микробную биомассу регидратационным методом [3]; число копий фрагментов ДНК (методом полимеразно-цепной реакции (ПЦР) в реальном времени с флуоресцентным интеркалирующим красителем Sybr Green I. Выделение ДНК из почвенных образцов проводили согласно протоколу,

используя Power Soil™ DNA Isolation Kit (Mo Bio Laboratories Inc., Carlsbad, California, USA); содержание общего углерода в почве определяли по методу И. В. Тюрина [1], подвижного органического вещества — в вытяжках при последовательной суточной экстракции образца почвы дистиллированной водой и 0.1 н раствором NaOH, без предварительного декальцирования [4]. Содержание стабильного органического вещества почвы определяли по разности между содержанием общего углерода и углерода подвижного органического вещества.

Проанализирован состав (ОВ) почвы под лесными экосистемами на склонах северной и южной экспозиции. Установлено, что общие запасы органического углерода в почве на склоне северной экспозиции несколько выше и составляли 6.9 кг/м^2, в то время как на склоне южной экспозиции не превышали 4.5 кг/м^2. Концентрация общего углерода в верхнем 0—5 см слое почвы составляла 1.5—1.9 %, снижаясь вниз по профилю до 0.06 % в почве склона южной экспозиции и до 0.48 % на склоне северной экспозиции. Почва склона северной экспозиции отличалась более высокой концентрацией углерода во всем профиле.

На долю микробной биомассы, определяемой регидратационным методом, в почве на склоне северной экспозиции приходилось до 3 % общего содержания ОВ. На склоне южной экспозиции микробная биомасса определялась только в верхнем 0—5 см слое почвы, и ее вклад в общее содержание органического вещества не превышал 0.9 %. Основной причиной отсутствия действующей микробной биомассы в более глубоких слоях профиля почвы южного склона являлась, вероятно, критически низкая влажность — 10—12 % вследствие жаркого и сухого лета в период отбора образцов (2012 г.) (на склоне северной экспозиции влажность почвы в это же время составляла 19—42 %).

Склон северной экспозиции отличался тем, что основная аккумуляция запасов ОВ в слое 10—20 см происходила за счет стабильного гумуса ($C_{стаб}$), в то время как запасы подвижного органического вещества на этом склоне были относительно равномерно распределены до глубины 30—40 см (рис. 1). Возможно, более влажные условия северного склона благоприятствовали миграции подвижной органики вниз по профилю и аккумуляции более высоких запасов как подвижного органического вещества, так и стабильного гумуса в нижележащих горизонтах почвы.

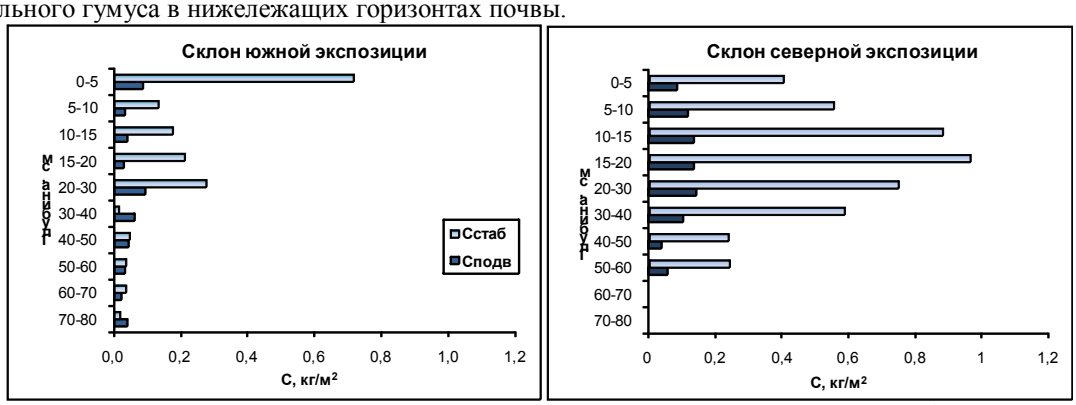


Рисунок 1. Распределение запасов подвижного и стабильного органического вещества в профиле почвы склонов северной и южной экспозиций

Число копий фрагментов ДНК в почве склона южной экспозиции снижалось вниз по профилю с резким увеличением в надмерзлотном горизонте, в то время как обнаруженное число копий фрагментов ДНК в почве склона северной экспозиции было достаточно равномерно распределено по всему профилю, с тенденцией к уменьшению в надмерзлотном горизонте (рис. 2). Вероятно, такое различие связано с различной влажностью почвы и ее промывным режимом на склонах. Также было обнаружено, что биомасса гетеротрофных микроорганизмов распределена в почвах склонов гомологично распределению числа копий фрагментов ДНК (рис. 3), что, по всей видимости, свидетельствует о том, что большая часть микробного пула этих почв является гетеротрофной, хотя и неактивной — гетеротрофное дыхание нижележащих горизонтов исследуемых почв было экстремально низким.

Таким образом, при равнозначных количественных запасах микробных фрагментов в почвах обоих склонов активность микробных сообществ почв склона северной экспозиции выше, что, вероятно, является следствием более высокой влажности почвы. Большая часть микробоценозов исследуемых почв является гетеротрофной. Гетеротрофная активность исследуемых почв тесно связана с подвижной фракцией ОВ, в то время как запасы микробного пула зависят от доли стабильной фракции ОВ почвы. Условия повышенной влажности почвы способствуют микробной трансформации стабильной фракции ОВ в лабильную. Увеличение скорости мобилизации ОВ в почвах исследуемого региона будет зависеть не столько от повышения температуры, сколько от повышения влажности, а также от способности почв удерживать влагу, что в свою очередь зависит от рельефа местности и промывного режима почв.

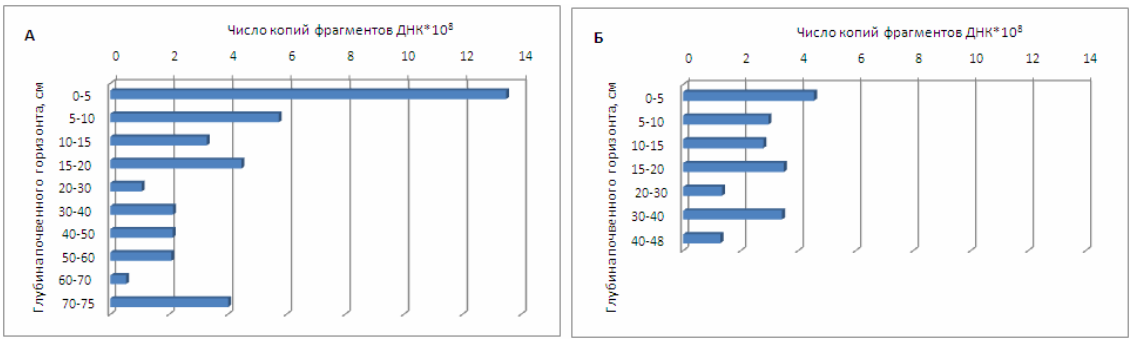


Рисунок 2. Число копий фрагментов ДНК в почвенном профиле склонов южной (А) и северной (Б) экспозиций

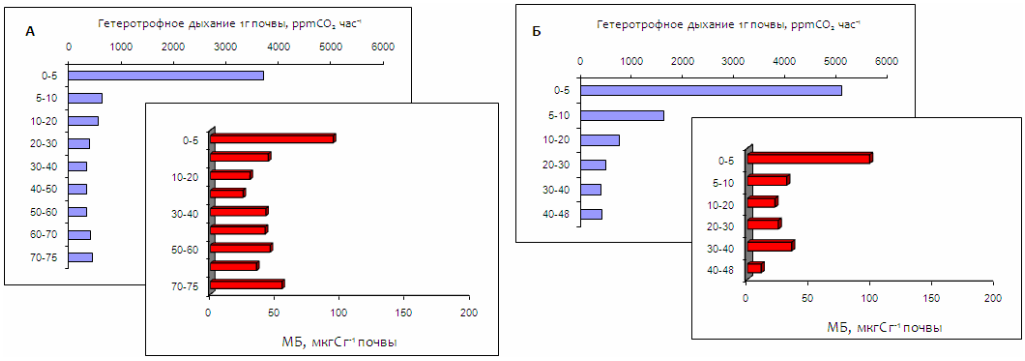


Рисунок 3. Гетеротрофное дыхание и микробная биомасса (МБ) в почвенном профиле склонов южной (А) и северной (Б) экспозиций

Работа выполнена при поддержке гранта Правительства РФ № 14.B25.31.0031.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Аринушкина Е. В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 487 с.
2. *Климатический* атлас СССР. Т. I. М.: Гидрометеоиздат, 1960. 181 с.
3. *Методы* почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д. Г. Звягинцева. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
4. *Пономарева В. В., Плотникова Т. А.* Методические указания по определению содержания и состава гумуса в почвах (минеральных и торфяных). Л.: Наука, 1975. 105 с.
5. Средняя Сибирь / Под. ред. И. П. Герасимова. М.: Наука, 1964. 480 с.
6. *Anderson J. P. E., and Domsch K.H.* (1978). A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soil. Soil Biol Biochem. 10: 215—221.
7. *Khvorostyanov D. V., Ciais P., Krinner G. and Zimov S. A.* (2008). Vulnerability of east Siberia's frozen carbon stores to future warming. Geophys. Res. Lett. 35. L 10703. DOI: 10.1029/2008GL033639.
8. *Rodionow A., Flessa H., Kazansky O. & G. Guggenberger* (2006). Organic matter composition and potential trace gas production of permafrost soils in the forest tundra in northern Siberia. Geoderma. 135. P. 49—62.
9. *Schuur E. A. G., et al.* (2008). Vulnerability of permafrost carbon to climate change: Implications for the global carbon cycle. BioScience. 58. 701—714. DOI: 10.1641/B580807.
10. *Sparling G. T.* (1995) The substrate-induced respiration method / Sparling G. T. In: Alef K., Nannipieri P. (eds). Methods in applied soil microbiology and biochemistry. Academic Press. P. 397—404.

***

УДК 581.552:581.9

РАСТИТЕЛЬНЫЕ АССОЦИАЦИИ ФОРМАЦИИ LARIX GMELINII (RUPR.) RUPR.: РАЗНООБРАЗИЕ, СТРУКТУРА, ХОРОЛОГИЯ

О. А. ЗЫРЯНОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Рассматриваются географические аспекты типологического разнообразия экосистем, сформированных лиственницей Гмелина, некоторые особенности структуры растительных сообществ и их распространения в пределах ареала формации.

Лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. — одна из самых распространенных древесных пород Северной Евразии. Площадь ее ареала составляет около 1.9 млн км^2 [1]. Насаждения с преобладанием этого вида занимают 35 % площади всех лиственничных лесов России [8].

Ареал лиственницы Гмелина целиком находится на территории Восточной Сибири [7], имея распространение в основном в двух ее морфоструктурных областях: на Восточно-Сибирской равнине, в структурном отношении отвечающей Сибирской платформе, и в горном поясе Южной Сибири, в пределах Байкальской складчатой области [9]. На равнине расположены северная и центральная части ареала, в горах — южная треть. Рельеф Восточно-Сибирской равнины в пределах ареала *Larix gmelinii* представлен низменностями, плоскогорьями и различными типами плато, сформировавшимися в мезо-кайнозойское время [5]. Байкальская складчатая область в тектоническом плане отвечает байкальской рифтовой зоне, орографически она включает различные по размерам нагорья, среднегорья, плоскогорья и равнины [9].

Большая часть ареала лиственницы Гмелина находится в пределах области сплошной криолитозоны, захватывая на юге и юго-востоке районы прерывистой и островной многолетней мерзлоты. Благодаря холодостойкости и нетребовательности к почвенно-грунтовым условиям лиственница формирует разнообразные растительные ассоциации, в которых ее кодоминантами могут быть ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), ель аянская (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch.ex Carr.), сосна лесная (*Pinus sylvestris* L.), сосна сибирская кедровая (*Pinus sibirica* Du Tour), береза повислая (*Betula pendula* Roth).

Ни одна лесообразующая порода Сибири не занимает такого многообразия местообитаний, как лиственница Гмелина. Ее ареал простирается от равнинной лесотундры на севере Средней Сибири до широколиственно-хвойнотаежных лесов в континентальной части Дальнего Востока. Такой характер распространения позволяет позиционировать лиственницу Гмелина как гипоаркто-бореальный вид.

Типологическое разнообразие лиственничных ассоциаций в разное время изучалось в различных частях ареала лиственницы Гмелина [2, 3, 4, 6, 10, 11, 13, 14 и др.]. Однако проведенные исследования носили региональный характер и не затрагивали географических аспектов экосистемного разнообразия, структуры растительных сообществ и их распространения в пределах всего ареала. Чтобы восполнить этот пробел и выявить некоторые закономерности пространственного распределения лиственничных экосистем, проведено исследование, результаты которого частично изложены в настоящем сообщении.

В пределах ареала лиственница Гмелина формирует разнообразные по видовому составу и структуре ассоциации, которые четко дифференцированы поясно-зонально. Отмеченные орографические особенности территории ареала позволяют говорить об определенной выраженности широтной зональности лишь на равнинах (Северо-Сибирской, Муруктинской, Аганылийской) и плато (Вилюйском, Тунгусском, Приленском) умеренной высоты. Распределение лиственничных ассоциаций в горных условиях подчиняется закономерностям вертикальной поясности: для северных плато (Путорана и Анабар) характерны субарктический, а для гор юга — бореальный (Становое нагорье, Витимское плоскогорье) и суббореальный (Баргузинский хребет, бассейны рек Селенги и Ингоды) типы поясности. На части территории (к востоку от 100^o в. д.) широтная зональность сочетается с элементами вертикальной поясности.

Спектр лиственничных ассоциаций, сформированных лиственницей Гмелина, довольно однообразен на всем пространстве ареала и включает следующие основные группы типов леса: лишайниковую, кассиоповую, дриадовую, осоковую, голубичную, ерниковую, багульниковую, брусничную, душекиевую, толокнянковую, рододендроновую, кедровостланиковую, зеленомошную, аулакомниевую, моховую, сфагновую, а также группы, образованные их различными сочетаниями. Как следует из названий групп, выделены они с учетом доминирующей роли в сообществах видов подлеска, травяно-кустарничкового яруса и мохово-лишайникового покрова. При этом важно отметить, что именно хорологические и экологические особенности доминантов следует принимать во внимание при

типизации лиственничных ассоциаций того или иного широтного биоклиматического пояса. Так, на Анабарском плато в лиственничниках рододендроновой группы доминирует *Rhododendron adamsii* Rehd., в горах юга — *Rhododendron dauricum* L., поэтому ареал рододендроновых лиственничников является дизъюнктивным. Доминантами подлеска в лиственничниках ерниковой группы, одной из наиболее широко распространенных в формации, являются виды кустарниковых берез: *Betula divaricata* Ledeb., *B. fruticosa* Pall., *B. nana* L., отличающихся своими экологическими предпочтениями. Соответственно, лиственничные ассоциации с березкой растопыренной избегают переувлажненных и плохо дренированных почв, ассоциации с березкой кустарниковой, наоборот, предпочитают влажные, сырые и даже заболоченные почвы с высоким содержанием органического вещества, а лиственничники с березкой карликовой связаны в своем распространении с известняками. В данном случае, вероятно, по аналогии с экологическими вариантами формации, следует говорить о своеобразных экологических вариантах группы типов ассоциаций. Моховая группа типов включает ассоциации, доминантами которых являются как типичные бореально-таежные (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis* и др.), так и тундровые (*Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium palustre*, *Ptilidium ciliare* и др.) виды мхов. Можно привести и другие примеры.

Вместе с тем следует отметить и некоторые географические особенности в распространении лиственничных ассоциаций. Так, группа душекиевых лиственничников, встречающихся на территории всего ареала, оптимального развития достигает на траппах в северо-западной части (плато Путорана и Сыверма): здесь и в северотаежном горно-лесном, и в подгольцовом поясах частота встречаемости ассоциаций с доминированием *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar наиболее высока. На северо-востоке ареала лиственницы Гмелина, также в пределах северотаежной подзоны, но на выходах карбогатных пород, ассоциации душекиевой группы встречаются редко и только при условии достаточного увлажнения и хорошего дренажа [6]. Ассоциации брусничных лиственничников, которые находят оптимум своего развития в средней тайге, в северотаежной подзоне распространены исключительно по нижним частям склонов южных экспозиций, представляя собой наиболее северные фрагменты этой группы ассоциаций. Распространение лиственничных ассоциаций багульниковой группы тесно связано с экологическими особенностями ее доминанта *Ledum palustre* L., являющегося типичным кальцефобом. На некарбонатных породах (траппы), когда багульник болотный является основным и очень широко распространенным компонентом кустарничкового яруса растительных сообществ, багульниковые ассоциации распространены в ландшафтах повсеместно. Высока встречаемость этих ассоциаций в районах с мощными четвертичными отложениями и выровненным рельефом. На территориях, сложенных карбонатными породами, багульниковая группа ассоциаций встречается только на почвах с близким к поверхности (не ниже 50 см) уровнем мерзлоты, которая изолирует корнеобитаемый горизонт от вскипающего горизонта [12]. На равнинах в северной части ареала формации (Таймырская, Аганылийская, Муруктинская) с выраженной широтной зональностью растительности прослеживается снижение встречаемости зеленомошных и возрастание встречаемости лиственничных ассоциаций моховой группы при переходе от северотаежной подзоны к лесотундре.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Абаимов А. П.* Лиственницы Гмелина и Каяндера (систематика, география, изменчивость, естественная гибридизация): Автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса и древ. СО РАН, 1980. 24 с.
2. *Ары-Мас.* Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.: Наука, 1978. 192 с.
3. *Горные* фитоценотические системы Субарктики / отв. ред. Б. Н. Норин. Л.: Наука, 1986. 292 с.
4. *Зырянова О. А.*, *Милютин Л. И.* Экосистемы *Larix gmelinii* / Биоразнообразие лиственниц Азиатской России / ред. С. П. Ефремов, Л. И. Милютин. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2010. С. 100—112.
5. *Коржуев С. С.* Морфотектоника и рельеф земной поверхности. М.: Наука. 1974. 259 с.
6. *Лукичева А. Н.* Растительность северо-запада Якутии и ее связь с геологическим строением местности. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 168 с.
7. *Мерзлотно*-гидрогеологические условия Восточной Сибири / отв. ред. П. И. Мельников. Новосибирск: Наука, 1984. 192 с.
8. *Милютин Л. И.* Взаимоотношения и изменчивость близких видов древесных растений в зонах контакта их ареалов (на примере лиственниц сибирской и даурской): Автореф. дис. … докт. биол. наук: 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса и древ. СО РАН, 1983. 48 с.
9. *Никитина Н. М.* Рельеф / Мерзлотно-гидрогеологические условия Восточной Сибири / отв. ред. П. И. Мельников. Новосибирск: Наука, 1984. С. 7—15.
10. *Панарин И. И.* Типы лиственничных лесов Читинской области. М.: Наука, 1965. 104 с.
11. Растительность бассейна реки Вилюя. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 136 с.
12. *Тюлина Л. Н.* Лесная растительность среднего и нижнего течения р. Юдомы и низовьев р. Маи. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 222 с.
13. *Тюлина Л. Н.* Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела / Тр. АНИИ. Т. 63. Л., 1937. С. 83—180.

14. *Zyryanova O. A.*, *Shitova S. A.* Spatial distribution regularities of the central Evenkian larch forests: a cartographic model. In: Fukuda M. (ed.) Proc. of the fourth symp. on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1995. Japan, Sapporo, 1999. P. 65—70.

***

УДК 528.88, 556

ИССЛЕДОВАНИЕ КРИОЛИТОЗОНЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ ПО ДАННЫМ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ GRACE

С. Т. ИМ[1, 2, 3]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия
[3] Сибирский государственный аэрокосмический университет им. М. Ф. Решетнева, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Проведено исследование изменений водной массы в зоне вечной мерзлоты Центральной Сибири по данным дистанционного зондирования GRACE за период 2003—2013 годов. Выделено одиннадцать зон с однородными временными сериями водного эквивалента массы. В период 2003—2009 гг. для восьми зон выделены значимые положительные тренды водной массы (4—21 мм в год, $\alpha < 0{,}05$). На участках, расположенных в тундре в зоне сплошной мерзлоты, наблюдается достоверный рост дисперсии водной массы в период 2010—2013 гг. по сравнению с 2003—2009 гг. Указанные аномалии водной массы связаны с климатическими изменениями.

Введение. Зона вечной мерзлоты покрывает примерно 25 % северного полушария (23 млн кв. км) и 63 % территории России (10 млн кв. км) [5, 7].

Состояние Арктики и субарктики значительно зависит от температур [10]. За последние 30 лет в северной части России температура возросла на 1—2 °С [10, 19]. Климатические модели предсказывают дальнейший рост температуры в арктической зоне на 7—8 °С к концу XXI века [4]. Рост температур в арктической зоне приведет к изменению активного слоя и водного баланса [5, 11, 20]. Анисимов [1] определил, что к 2050 году глубина оттаивания мерзлоты в северной части Сибири может увеличиться более чем на 50 %, а в южной части — до 30 %.

Рост глобальной температуры на 0,5—1,0 °С приведет к деградации только зоны островной вечной мерзлоты, а потепление на 1,5 °С может вызвать значительное оттаивание зоны сплошной мерзлоты севернее 60° с. ш. [24].

В течение трех десятилетий XX века изменение климата сопровождается сокращением площадей и количества водных поверхностей в некоторых регионах Сибири [2, 22].

Таким образом, изменения климата в последние десятилетия оказывает значительное влияние на состояние зоны вечной мерзлоты. Климатические изменения приведут к значительным изменениям в ее водном балансе.

Гравитационная спутниковая съемка GRACE позволяет вести мониторинг за изменениями водной массы при решении различных задач. Эти данные успешно использовались в исследованиях интенсивного таяния ледников в Антарктике и Гренландии [6, 8], в Канадском Арктическом Архипелаге [9] и других регионах [12] и позволяли решать другие гидрологические задачи [13, 14, 16, 17,18, 25). В настоящее время длительность наблюдений по спутниковой съемке GRACE составляет 10 лет, что дает возможность наблюдать за менее выраженными явлениями, такими как деградация вечной мерзлоты [13, 26], засухи [16] и сокращение запасов воды [18].

Целью данной работы являлся анализ изменений водной массы по гравитационным данных дистанционного зондирования GRACE на территории криолитозоны Средней Сибири в связи с климатическими изменениями.

Материалы и методы. В исследовании использованы материалы дистанционного зондирования GRACE (Gravity Recovery and Climate Experiment, http://www.csr.utexas.edu/grace/, http://grace.jpl.nasa.gov/) за период 2003—2013 гг. Система GRACE позволяет получать оценки аномалий водного эквивалента массы на основе гравиметрических измерений. В работе использованы материалы, полученные с сайта GRACE Tellus (http://grace.jpl.nasa.gov). Снимки представляют собой сеточные растровые данные с пространственным разрешением в один градус по широте и долготе. Данные представляют собой помесячные ряды водного эквивалента массы [15].

Объект исследования покрывает территорию в 5,5 млн кв. км. (55°—82° с. ш., 80°—130° в. д.). Большая часть исследуемой территории расположена на плато центральной Сибири. Плато охватывает территории с большим разнообразием ландшафтов между реками Енисей и Лена и распространяется на площадь в 3.5 млн км^2 [3]. Большая часть территории расположена в зоне вечной мерзлоты [5, 24].

В пределах анализируемой территории выделены однородные зоны, объединяющие пиксели с похожими временными сериями изменений водного эквивалента массы. Для выделения однородных зон использован метод кластеризации ISODATA [21], реализованный в программном пакете Erdas Imagine (http://geospatial.intergraph.com).

Для анализа динамики температур и осадков использованы данные CRU TS 3.21 [23]. Это сеточные месячные данные с 1901 по 2012 гг. с пространственным разрешением 0,5 градуса по широте и долготе. Для статистического анализа временных рядов данных использована программа Stat Soft Statistica (https://www.statsoft.ru).

Результаты и обсуждение. Выделено одиннадцать однородных зон с различным временным ходом изменений водного эквивалента массы (рис. 1). Семь из них расположены преимущественно в зоне тундры, с преобладанием сплошной мерзлоты. Зона 9 в большей части расположена вне зоны мерзлоты. Остальные зоны расположены на лесопокрытых территориях сплошной и фрагментарной мерзлоты.

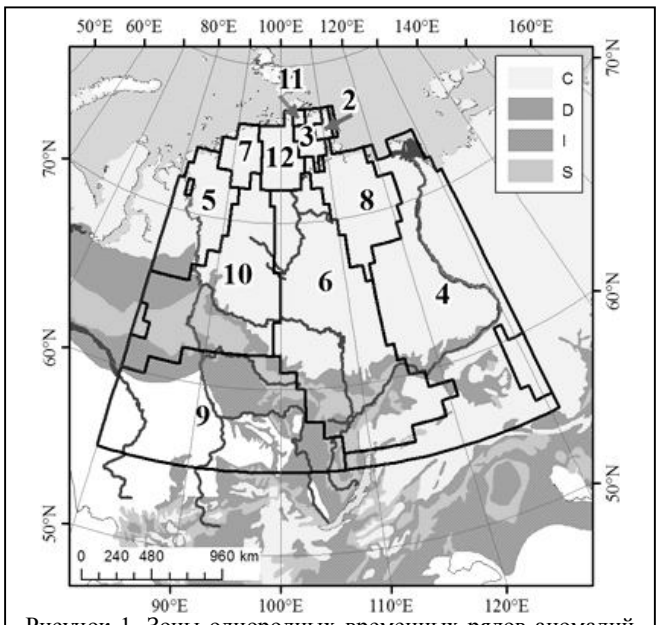


Рисунок 1. Зоны однородных временных рядов аномалий водной массы за период 2003—2013 гг. Зоны вечной мерзлоты: C — сплошная, D, S — фрагментарная, I — изолированная

Для семи из выделенных зон найдены статистически значимые тренды ($\alpha < 0,05$) аномалий водной массы (табл. 1). Эти зоны расположены в пограничных районах между сплошной и фрагментарной мерзлотой и в гористой местности. Наблюдаются положительные тренды аномалий водной массы в период 2003—2008 гг. (табл. 1). Наибольший рост водной массы в этот период наблюдается в тундровых зонах и связан с ростом температур и осадков. Предположительно рост водной массы связан с увеличением деятельного слоя и, следовательно, увеличением накопления влаги почвами.

Для 5 и 7 зоны найдены значимые положительные корреляции между среднегодовыми температурами и среднегодовыми аномалиями водной массы ($r^2 > 0,6$; $\alpha < 0,1$), а также годовыми осадками и среднегодовыми аномалиями водной массы ($r^2 > 0,6$, $\alpha < 0,05$).

Начиная с 2008 года в зонах тундры наблюдается рост вариабельности аномалий водной массы по сравнению с предыдущим периодом, что, вероятно, связано с увеличением активного слоя.

Таблица 1. Тренды водного эквивалента массы в пределах выделенных однородных зон

N	Линейный тренд 2003—2008			Линейный тренд 2003—2013			Полиномиальный тренд 2003—2013	
	R^2	Скорость, мм в год	Уровень значимости	R^2	Скорость, мм в год	Уровень значимости	R^2	Уровень значимости
2	0.06	+20	0.04	0.00	+1	0.88	0.05	0.05
3	0.12	+16	0.00	0.00	+1	0.63	0.08	0.01
4	0.39	+10	0.00	0.20	+4	0.00	0.33	0.00
5	0.05	+10	0.07	0.04	+6	0.03	0.04	0.07
6	0.11	+11	0.00	0.04	+4	0.02	0.10	0.00
7	0.03	+8	0.18	0.03	+6	0.05	0.03	0.15
8	0.04	+5	0.09	0.00	+0	0.78	0.07	0.02
9	0.18	+4	0.00	0.28	+11	0.00	0.31	0.00
10	0.06	+10	0.04	0.05	+5	0.01	0.06	0.04
11	0.06	+21	0.04	0.00	-3	0.61	0.05	0.07
12	0.07	+9	0.02	0.00	+1	0.49	0.03	0.13

Заключение. Таким образом, показано, что в криолитозоне Центральной Сибири в начале XXI века наблюдался значимый рост водной массы (2003—2009 гг.), связанный с климатическими изменениями. Тундровые и лесопокрытые зоны имеют различные изменения в зависимости от

расположения в зонах сплошной и фрагментарной мерзлоты. В последние годы наблюдается значимый рост вариации водной массы в зоне тундры, вероятно, связанный с увеличением деятельного слоя.

Работа подержана грантом Правительства РФ №14.B25.31.0031.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Анисимов О. А.* Современные и будущие изменения вечной мерзлоты: синтез наблюдений и моделирования // Проблемы Арктики и Антарктики. 2008. № 1 (78). С. 7—16.
2. *Кравцова В. И., Тарасенко Т. В.* Динамика термокарстовых озер центральной Якутии при изменениях климата с 1950 года // Криосфера Земли. 2011. Т. XV. № 3. С. 31—42.
3. *Раковская Э. М., Давыдова М. И.* Физическая география России [Текст]; учебник для студентов педагогических высших учебных заведений: в 2 ч. Ч. 2. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2001. 304 с.
4. *ACIA*. Arctic Climate Impacts Assessment. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 1042 p.
5. *Anisimov O. A., Lobanov V. A., Reneva S. A., Shiklomanov N. I., Zhang T., Nelson F. E.* Uncertainties in gridded air temperature fields and effects on predictive active layer modeling // Journal of Geophysical Research: Earth Surface (2003—2012). 2007. Vol. 112 (F2). URL: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2006JF000593/pdf (дата обращения: 28.04.2014).
6. *Barletta V. R., Sørensen L. S., Forsberg R.* Scatter of mass changes estimates at basin scale for Greenland and Antarctica // The Cryosphere. 2013. Vol. 7. P. 1411—1432.
7. *Callaghan T.V.,Jonasson S.*Arctic ecosystems and environmental change // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. A., 1995. Vol. 352. P. 259—276.
8. *Chen J. L. Wilson C. R., Tapley B. D.* Satellite Gravity Measurements Confirm Accelerated Melting of Greenland Ice Sheet // Science. Vol. 313 (5795). 2006. P. 1958—1960.
9. *Gardner A. S., Moholdt G., Wouters B., Wolken G. J., Burgess D. O., Sharp M. J., Cogley J. G., Braun C., Labine C.* Sharply increased mass loss from glaciers and ice caps in the Canadian Arctic Archipelago // Nature. 2011. Vol. 473. P. 357—360.
10. *IPCC* AR4. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Core Writing Team, R. K. Pachauri, A. Reisinger (Eds.). Geneva: IPCC, 2007. 104 p. URL: http://www.ipcc.ch/publications_and_data/ar4/syr/en/contents.html (дата обращения: 28.04.2014).
11. *IPCC* Technical Paper VI – June 2008 / Bates B. C., Kundzewicz Z. W., Wu S. and Palutikof J. P. (Eds). Geneva: IPCC Secretariat, 2008. 210 p. URL: http://www.ipcc.ch/publications_and_data/_climate_change_and_water.htm (датаобращения: 28.04.2014).
12. *Jacob T., Wahr J., Pfeffer W. T., Swenson S.* Recent contributions of glaciers and ice caps to sea level rise // Nature. 2012. Vol. 482. P. 514—518.
13. *Muskett R. R., Romanovsky V. E.* Energy and mass changes of the Eurasian permafrost regions by multi-satellite and in-situ measurements // Natural Science. 2011. Vol. 3(10). P. 827—836.
14. *Landerer F. W., Dickey J. O., Güntner A.* Terrestrial water budget of the Eurasian pan-Arctic from GRACE satellite measurements during 2003—2009 // Journal of Geophysical Research: Atmospheres (1984—2012). 2010. Vol. 115 (D23).
15. *Landerer F. W., Swenson S. C.* Accuracy of scaled GRACE terrestrial water storage estimates // Water Resources Research, 2012, Vol. 48 (4).
16. *Long D., Scanlon B. R., Longuevergne L., Sun A. Y., Fernando D. N., Save H.* GRACE satellite monitoring of large depletion in water storage in response to the 2011 drought in Texas // Geophysical research letters. 2013.Vol. 40 (13).
17. *Reager J. T., Famiglietti J. S.* Characteristic mega-basin water storage behavior using GRACE // Water Resources Research. 2013. Vol. 49 (6).
18. *Rodell M., Velicogna I., Famiglietti J. S.* Satellite-based estimates of groundwater depletion in India // Nature. 2009. Vol. 460. P. 999—1002.
19. *Romanovsky V. E.,Drozdov D. S., Oberman N. G., Malkova G. V., Kholodov A. L., Marchenko S. S., Moskalenko N. G., Sergeev D. O., Ukraintseva N. G., Abramov A. A., Gilichinsky D. A., Vasiliev A. A.* Thermal state of permafrost in Russia // Permafr. Periglac. Process. 2010. Vol. 21. P. 136—155.
20. *Romanovsky V. E., Shender I., Sazonova T. S., Balobaev V. T., Tipenko G. S., Rusakov V. G.* Permafrost Temperatures in Alaska and East Siberia: Past, Present and Future // In: Proceedings of the Second Russian Conference on Geocryology (Permafrost Science), Moscow, June 6—8, 2001. P. 301—314.
21. *Schowengerdt R. A.* Remote Sensing. 3rd Edition. Models and Methods for Image Processing. Waltham: Elsevier, Academic Press, 2006. 560 p.
22. *Smith L. C., Sheng Y., MacDonald G. M., Hinzman L. D.* Disappearing Arctic Lakes // Science. 2005. Vol. 308 (5727). P. 1429.
23. *University* of East Anglia Climatic Research Unit (CRU). CRU TS3.21: Climatic Research Unit (CRU) Time-Series (TS) Version 3.21 of High Resolution Gridded Data of Month-by-month Variation in Climate (Jan. 1901 — Dec. 2012). Phil J., Ian H. NCAS British Atmospheric Data Centre, 2013. URL: http://badc.nerc.ac.uk/view/badc.nerc.ac.uk__ATOM__ACTIVITY_0c08abfc-f2d5-11e2-a948-00163e251233 (дата обращения: 28.04.2014).
24. *Vaks A., Gutareva O. S., Breitenbach S. F. M., Avirmed E., Mason A. J., Thomas A. L., Osinzev A. V., Kononov A. M., Henderson G. M.* Speleothems Reveal 500,000-Year History of Siberian Permafrost // Science. 2013. Vol. 340 (6129). P. 183—186.
25. *Velicogna I., Tong J., Zhang T., Kimball J. S.* Increasing subsurface water storage in discontinuous permafrost areas of the Lena River basin, Eurasia, detected from GRACE // Geophysical Research Letters. 2012. Vol. 39(9).
26. *Vey S., Steffen H., Müller J., Boike J.* Inter-annual water mass variations from GRACE in central Siberia // Journal of

Geodesy. 2013. Vol. 87 (3). P. 287—299.

***

УДК 630.18:630.16

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА ПРОЦЕССЫ ФОРМИРОВАНИЯ КСИЛЕМЫ ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА

Е. В. КАЛИНИНА[1], М. В. БРЮХАНОВА[2], А. В. КИРДЯНОВ[2]

[1] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Изучены процессы формирования ксилемы лиственницы Гмелина, произрастающей в криолитозоне Средней Сибири в разные по климатическим условиям годы. Результаты анализа показали, что пониженная температура воздуха в начале вегетационного периода является причиной поздней инициации камбиальной активности. Установлено запаздывание каждой фазы формирования ксилемы (образования, растяжения и лигнификации трахеид) от 7 до 14 дней в течение года с более холодными условиями начала сезона роста.

Параметры анатомической структуры древесных колец представляют большой интерес для проведения экологических и дендроклиматических исследований. Несмотря на большое количество работ о влиянии климата на радиальный прирост деревьев северных экосистем [1—3], до настоящего времени достаточно немного известно о механизмах формирования годичных колец, о сроках и темпах их роста.

Исследования сезонной динамики формирования годичных колец лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) поводились в подзоне северной тайги Средней Сибири (пос. Тура Эвенкийского района Красноярского края, 64°18' с. ш. 100°11' в. д.). В соответствии с данными метеорологической станции Тура среднегодовая температура за период с 1928 по 2009 гг. составила -9 ºС, суммарное количество осадков — 370 мм/год. В работе мы рассматриваем процессы ксилогенеза в течение 2011 и 2012 гг., а также изменчивость параметров анатомической структуры годичных колец, сформированных в эти годы. На рис. 1 представлены фотографии, сделанные вначале сезонов роста, и приведены колебания суточной температуры воздуха и количества осадков за период с апреля по сентябрь.

В течение двух сезонов роста (еженедельно с конца мая по конец августа) сбор образцов древесины проводился в лиственничнике бруснично-зеленомошном (пос. Тура Эвенкийского района Красноярского края, 64°18' с. ш. 100°11' в. д.). Возраст деревьев составлял 60 лет, высота деревьев — около 18 м, диаметр стволов — 28.8 см. Образцы древесины были взяты из стволов деревьев (4 дерева) возрастным буром диаметром 5 мм на высоте 1.3 м от поверхности почвы последовательно на расстоянии 5 см. Всего в течение вегетационного периода 2011 и 2012 гг. сбор сезонных образцов древесины проводился 13 и 17 раз соответственно.

Измерения параметров формирующихся годичных колец лиственницы были проведены на тонких (10 мкм) поперечных срезах древесины, полученных с помощью микротома. Размеры различных зон формирующихся колец, число и размеры клеток были определены при помощи системы анализа изображений (Image analysis system) (CarlZeiss, Jena, Германия) и программного пакета AxioVision 4.8.2. Срезы были помещены в раствор астра-голубого и сафранина для контрастного окрашивания лигнифицированных и нелигнифицированных тканей. В каждом годичном кольце измерялись 5 рядов клеток от внутренней границы к внешней. В работе была выбрана следующая схема разделения клеток на зоны: 1) камбиальная зона; 2) зона растяжения трахеид; 3) зона утолщения и лигнификации клеточной стенки (живые клетки); 4) зона зрелых трахеид (мертвые клетки).

Измерения анатомических параметров годичных колец были проведены для 5 рядов трахеид от внутренней границы к внешней. Были измерены радиальные размеры трахеид (D), толщина клеточной стенки (CWT), тангентальные размеры клеток (T), по которым затем рассчитывались такие характеристики трахеид, как площадь клеточной стенки (CWA), характеризующая накопление органического вещества клеточной стенкой, и площадь люмена (LUM), характеризующая водопроводящую способность трахеид.

Результаты анализа показали, что пониженная температура воздуха в начале вегетационного периода является причиной поздней инициации камбиальной активности. Установлено запаздывание каждой фазы формирования ксилемы (образования, растяжения и лигнификациитрахеид) от 7 до 14 дней в течение года с более холодными условиями начала сезона роста. Было установлено, что несмотря на разные погодные условия в начале вегетационного периода и «сдвижку» сезона роста, деревья сформировали одинаковое количество трахеид. Данные анатомического строения годичных колец в

разные по климатическим условиям годы в сочетании с данными о внутрисезонном формировании ксилемы существенно расширяют знания о процессах адаптации деревьев к меняющимся условиям среды.

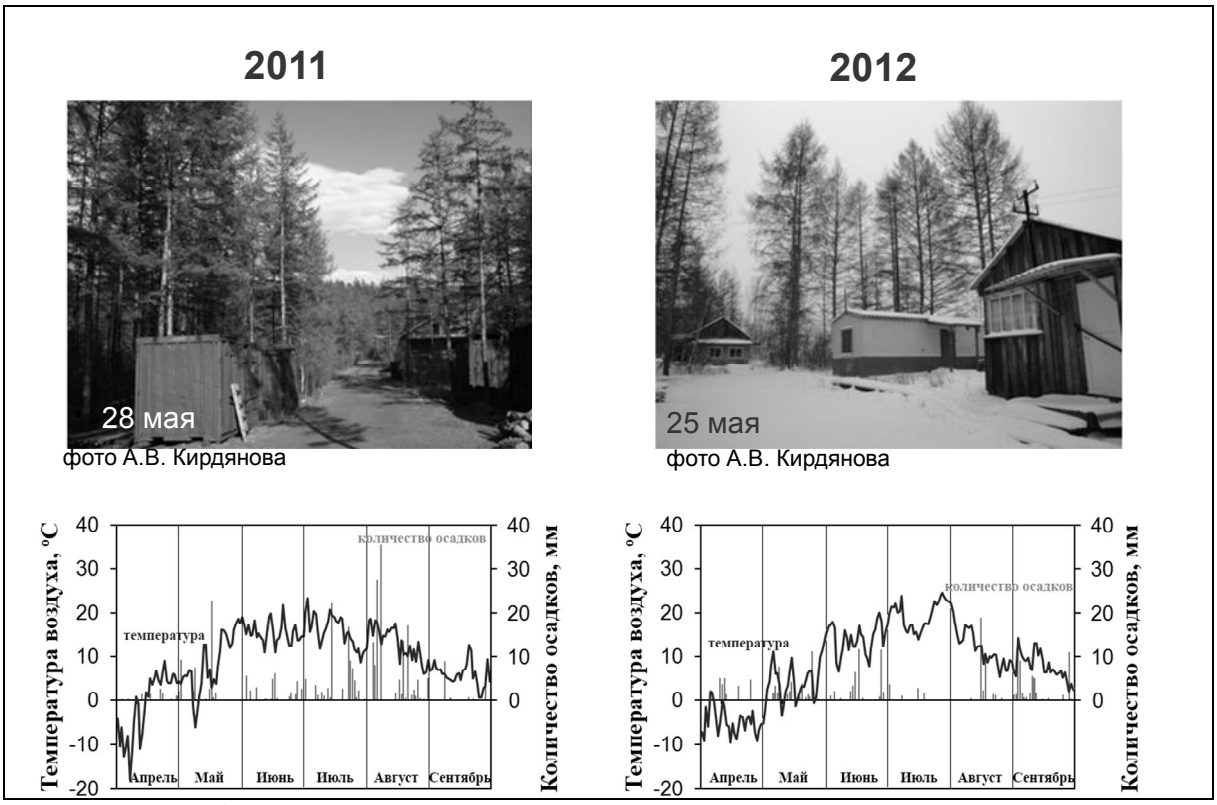
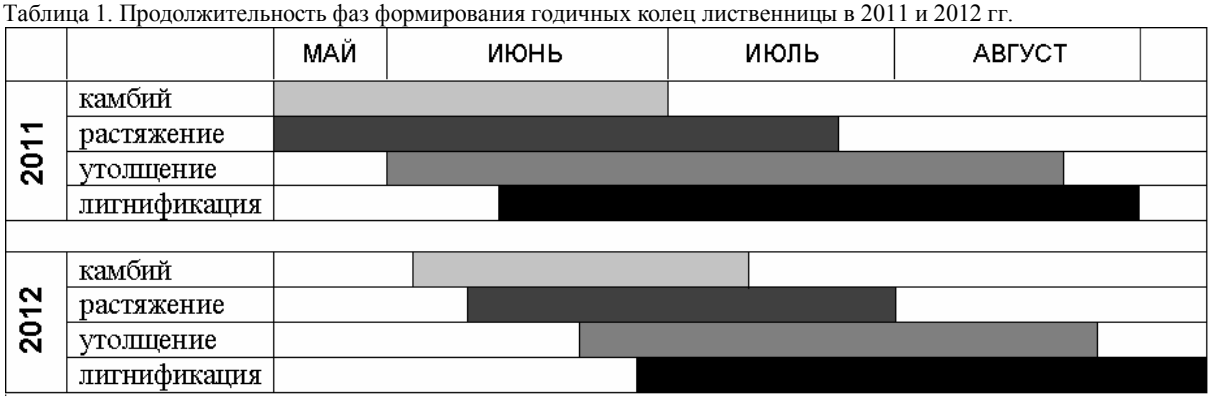


Рисунок 1. Фотографии прилегающей к участку исследования территории, сделанные в мае 2011 и 2012 гг., и погодные условия для периода с апреля по сентябрь

Таблица 1. Продолжительность фаз формирования годичных колец лиственницы в 2011 и 2012 гг.



Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 12-04-00542-аи гранта Президента РФ для молодых ученых МК-1589.2014.4.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Briffa R. R., Schweingruber F. H., Jones P. D., Osborn T. J., Shiyatov S. G., Vaganov E. A.* Reduced decadal thermal response in recent northerntreegrowth // Nature. 1998. V. 391: 678—682.
2. *Esper J., Frank D., Büntgen U., Verstege A., Hantemirov R. M., Kirdyanov A. V.* Trends and uncertainties in Siberian indicators of 20th century warming // Global Change Biology. 2010. V. 16: 386—398.
3. *Vaganov E. A., Hughes M. K., Kirdyanov A. V., Schweingruber F. H., Silkin P. P.* Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia // Nature. 1999.V. 400: 149—151.

***

УДК 630.181

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ ЛИСТВЕННИЦЫ В РАЙОНЕ Р. КОЛЫМЫ

А. И. КОЛМОГОРОВ, А. Н. НИКОЛАЕВ

Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова, Якутск, Россия

АННОТАЦИЯ

Северо-восток России вызывает определенный интерес для проведения комплексных исследований северных экосистем. Нами выполнены дендрохронологические исследования на территории Нижнеколымского района Республики Саха (Якутия). Сделан сравнительный анализ влияния температуры воздуха, количества выпадающих осадков на радиальный прирост лиственницы Каяндера в районе исследований. Показано, что основным лимитирующим фактором является температура воздуха.

В последние десятилетия ввиду глобальных изменений климата и интенсивного освоения северных территорий одной из актуальных тем является изучение состояния северных экосистем. Для более эффективного и углубленного их изучения проводятся комплексные научные исследования. Зная динамику роста и развития лесообразующих пород и их реакцию на влияние климатических факторов, можно построить модели прогноза ситуаций, возникающих при различных изменениях климата и экологических условий.

В период между июлем и сентябрем 2012 года была организована международная российско-германская экспедиция Polygon-2012. Район наших исследований находится в северо-восточной части Якутии и охватывает долину реки Колымы.

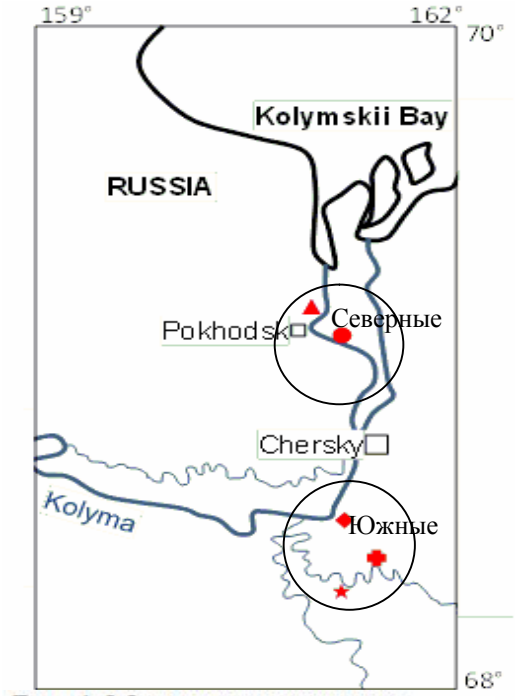


Рисунок 1. Месторасположение участков сбора дендрохронологического материала

Одним из направлений экспедиционных работ явилось проведение дендрохронологических исследований, направленных на выявление лимитирующих радиальный прирост деревьев климатических факторов. Данный метод позволяет при помощи изучения ширины годичных колец древесных пород характеризовать условия внешней среды, существовавшие в предыдущие эпохи.

Для северо-востока России подобные исследования проводились более 20 лет назад во время совместных российско-швейцарских экспедиций [1, 3, 11]. Наиболее широко изученным районом на северо-востоке Якутии является Аллаиховский район [2, 4, 6]. На территории Нижнеколымского улуса подобных исследований ранее не проводилось.

Во время маршрутных исследований было изучено пять точек, начиная с южной точки в верховьях р. Анюй и заканчивая самой северной — п. Походск (рис. 1). Общая длина трансекты с юга на север — около 150 км. Сбор материала был проведен вдоль р. Колымы: 12-CHE-01, 12-CHE-02, 12-CHE-03, 12-KO-01, 12-KO-N. Эти участки были выбраны для анализа особенностей роста и развития лиственницы в переходе от лесотундры до редколесья. Построение древесно-кольцевых хронологий осуществлялось при помощи метода перекрестной датировки. Всего было проанализировано 264 древесных образцов из 10 различных исследованных точек. Сбор образцов, первичная обработка и датировка дендрохронологических данных были сделаны при помощи традиционных дендрохронологических методов [7—10, 12].

Наиболее длительная хронология (304 года, с 1709 по 2012 гг.) получена на втором участке CHE 2-2, который характеризуется как лиственничное редколесье, расположенное на сухом участке. Наиболее короткая хронология — CHE 3-1 (37 лет, с 1976 по 2012 гг.). Молодой лес вырос на месте сильного пожара, который, по словам местных жителей, произошел в 1970-е годы и уничтожил предыдущий древостой.

Анализ древесно-кольцевых хронологий деревьев на некоторых участках показывает, что начиная с 1980-х годов наблюдается увеличение радиального прироста деревьев. Это можно объяснить

глобальным потеплением климата, которое сильнее всего сказалось на арктических территориях. В первую очередь были построены региональные древесно-кольцевые хронологии с условными названиями Северный и Южный (рис. 2). Был проведен сравнительный анализ между северными и южными участками. Для анализа влияния климатических факторов нами использованы данные по температуре воздуха и количеству выпадающих осадков метеорологической станции Черский.

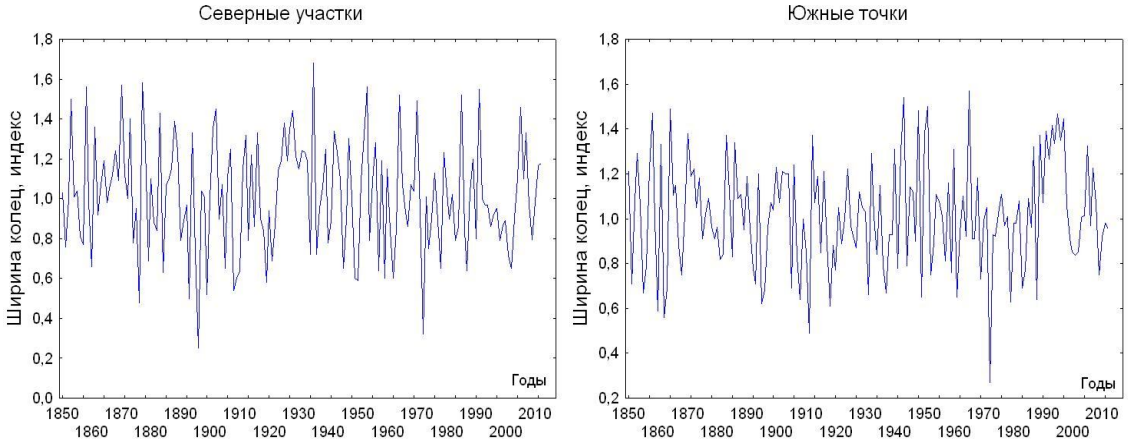


Рисунок 2. Обобщенная древесно-кольцевая хронология для северных и южных участков

На рис. 3 представлены результаты корреляционного анализа ширины годичных колец со среднемесячной температурой воздуха. Видно значимое влияние летних температур воздуха на ширину годичных колец деревьев. В целом реакция радиального прироста лиственницы на температуру воздуха на северных и южных участках схожа, однако для северных участков температуры июня и июля наиболее значимы для роста деревьев. Для более южных участков наибольшее влияние на ширину годичных колец оказывает температура июня, а в июле корреляционная связь значительно снижается. Видно, что несмотря на относительную близость участков температурный градиент вдоль трансекты сильно меняется.

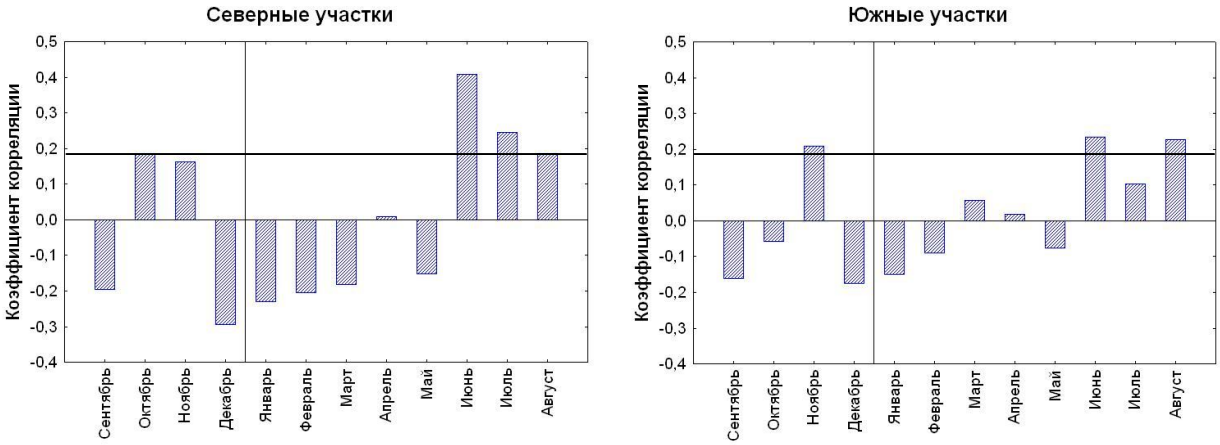


Рисунок 3. Корреляционный анализ между древесно-кольцевыми хронологиями северных и южных участков с температурой воздуха метеостанции Черский. На гистограммах линией указан значимый предел достоверности ($p < 0,05$)

На рис. 4 представлен корреляционный анализ древесно-кольцевых хронологий по лиственнице со среднемесячным количеством выпадающих осадков. В отличие от температуры воздуха, реакция радиального прироста лиственницы на количество осадков на северных и южных участках разная. Так, значимое влияние на годичный прирост деревьев южных участков оказывали осадки июня текущего года, тогда как для северных участков большую корреляционную связь показали осадки октября предыдущего года. Следует отметить при этом, что осадки октября выпадают уже в виде снега. Ранний высокий снежный покров предохраняет почву от сильного переохлаждения в зимний период. Поэтому логично, что именно в период становления снежного покрова в начале зимнего периода радиальный прирост показывает значимую корреляционную связь с погодными условиями. Подобная реакция радиального прироста на осадки в период промерзания почвы согласуется с данными А. Н. Николаева и Ю. Б. Скачкова по Центральной Якутии [5]. В летние месяцы корреляционной связи с количеством

осадков на северных участках не наблюдается.

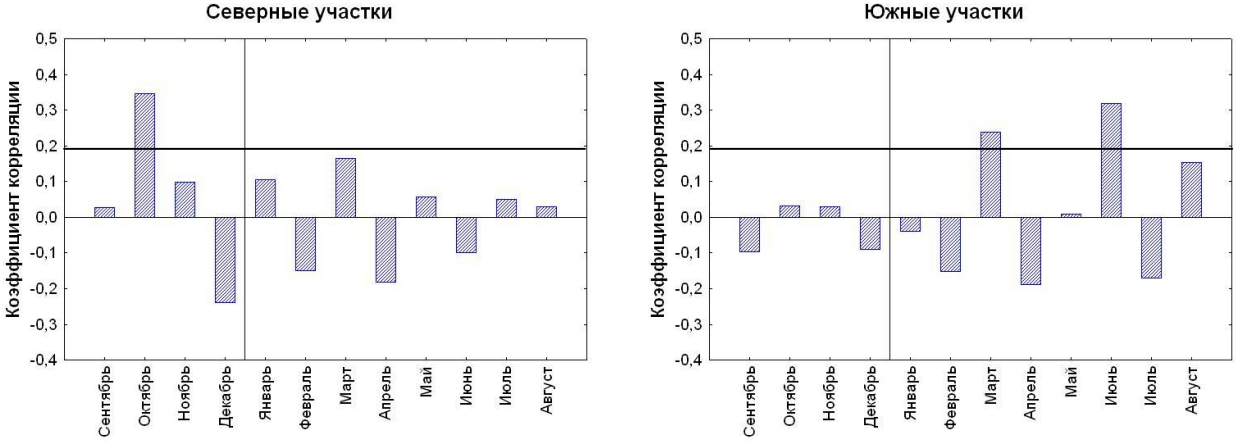


Рисунок 4. Корреляционный анализ между древесно-кольцевыми хронологиями северных и южных участков с количеством выпадающих осадков по метеостанции Черский. На гистограммах линией указан значимый предел достоверности ($p < 0,05$)

Главным лимитирующим фактором для всех участков района исследований является температура. Для деревьев, произрастающих в южной части района, большое количество июньских осадков сказывается положительно. Однако характер этого влияния еще следует изучить. Вполне вероятно, что весенние осадки способствуют быстрому оттаиванию мерзлых грунтов и более раннему началу роста лиственницы Каяндера. Влияние на смену древостоя оказали массовые вырубки середины 1940-х годов и сильные пожары, полностью уничтожившие господствующий древостой. Столь масштабные вырубки, которые сопровождались пожарами, вполне объясняются историческими фактами: в этот период большое количество переселенцев проживало по всей территории северо-востока России.

Летние температуры воздуха оказывают значимое влияние на радиальный прирост лиственницы как северных, так и южных участков. Вместе с тем для деревьев, произрастающих севернее, наиболее значимы температуры июня. Это подтверждают выводы многих исследователей [1—8, 11], изучавших радиальный прирост лиственницы на северном пределе произрастания деревьев.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ваганов Е. А., Бриффа К. А., Наурзбаев М. М., Швейнгрубер Ф. Г., Шиятов С. Г., Шишов В. В.* Длительные климатические изменения в арктической области Северного полушария // ДАН. 2000. 375 (1): 1—3—106.
2. *Ваганов Е. А., Наурзбаев М. М., Егерь И. В.* Предельный возраст деревьев лиственницы в Сибири // Лесоведение. 1999. № 6. С. 65—75.
3. *Ваганов Е. А., Шиятов С. Г., Мазепа В. С.* Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
4. *Наурзбаев М. М., Ваганов Е. А., Сидорова О. В.* Изменчивость приземной температуры воздуха на севере Евразии по данным тысячелетних древесно-кольцевых хронологий // Криосфера Земли. 2003. Т. VII. № 2. С. 84—91.
5. *Николаев А. Н., Скачков Ю. Б.* Влияние динамики снежного покрова на рост и развитие лесов в Центральной Якутии // Криосфера Земли. 2011. № 3. С. 71—80.
6. *Сидорова О. В., Наурзбаев М. М.* Реконструкция температуры воздуха за последние 2000 лет по данным годичных колец лиственницы востока Таймыра и северо-востока Якутии // Сибирский экологический журнал. 2005. № 1. С. 51—60.
7. *Шиятов С. Г.* Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
8. *Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазепа В. С., Наурзбаев М. М., Хантемиров Р. М.* Методы дендрохронологии. Ч. 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: учебн. методич. пособие. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
9. *Holmes R. L.* Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-ring Bulletin. 1983. Vol. 44. P. 69—75.
10. *Holmes R. L.* Dendrochronology program library — users manual. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA. Updated September 2004. Электронная версия.
11. *Hughes M. K., Vaganov E. A., Shiyatov S. G., Touchan R., Funkhuoser G.* Twentieth-century summer warmth in nothern Yakutia in a 600-year context // The Holocene. 1999. Vol. 9. P. 629—634.
12. *Rinn F.* TSAP version 3.5. Referense Manual. Computer program for tree ring analysis and presentation. Frank Rinn, Heidelberg, Germany, 1996. 264 p.

***

УДК 581.9 (571.51)

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, ТИПОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ЛИСТВЕННИЧНЫХ ЛЕСОВ ПОДЗОНЫ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ (ТУРА, ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЭВЕНКИЯ)

Л. В. КРИВОБОКОВ[1], А. А. ЗВЕРЕВ[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия

АННОТАЦИЯ
Выделены основные типы леса окрестностей пос. Тура в подзоне северной тайги Средней Сибири (Центральная Эвенкия). Ведущие экологические факторы, формирующие типологическое разнообразие лесов, рассмотрены с использованием непрямой DCA-ординации.
Выявлен и проанализирован общий состав флоры лесных сообществ и особенности ценофлор типов леса по экологическим факторам с помощью программы IBIS.

Изучение состава и структуры растительного покрова имеет особое значение для выявления разнообразия растительных сообществ и их территориальных комплексов как отдельных природных районов, так и крупных географических регионов, разработки научной методологии природно-экологического районирования, исследования современных динамических процессов в экосистемах. Лиственничный биом занимает в Северной Евразии огромные территории, где главными экологическими факторами формирования растительного покрова выступают резко континентальный климат и вечная мерзлота в почвах. До настоящего времени обобщающими ботанико-географическими исследованиями экосистем бореальных лиственничных лесов охвачены в основном восточные регионы Сибири и Дальнего Востока [12]. Цель настоящего исследования — выявить фитоценотическое и флористическое разнообразие лесной растительности Центральной Эвенкии на примере модельного участка в районе пос. Тура. Для этого разработана система эколого-фитоценотической классификации, выполнена ординация типов леса на осях основных градиентов среды. Также выявлен состав флоры, в сравнительном плане проанализированы особенности ценофлор типов леса. В прошлом на территории Среднесибирского плоскогорья уже проводились флористические исследования [1, 13].

Район исследований расположен на Среднесибирском плоскогорье (64° с. ш., 100° в. д.). Рельеф исследуемой территории эрозионно-денудационный, низкогорный с пологими склонами, в пределах 120—600 м н. у. м. В геологическом строении преобладают основные изверженные породы палеозоя — траппы, которые составляют фундамент почвообразования. Территория исследований находится в границах сплошной криолитозоны. В почвенном покрове преобладают подбуры и криоземы, формирующиеся на суглинистом элювии. Климат континентальный, влажный. Среднегодовая температура воздуха — -8.9 °С, температура января — -36 °С, июля — +16 °С, сумма температур воздуха за период с температурой выше 10 °С составляет 1000 °С, годовая амплитуда температур — 52 °С. Среднегодовая сумма осадков составляет 369 мм, распределение их по сезонам года сравнительно равномерное, высота снежного покрова — 50—60 см. Продолжительность вегетационного периода — около 70—80 дней. Климатические показатели изменяются с увеличением абсолютной высоты, что связано с высотными инверсиями климата [3, 6].

Исследования флоры и растительности были проведены на базе ОЭП «Эвенкийский» ИЛ СО РАН в 2011 г. Для характеристики растительности выполнено 47 полных геоботанических описаний, расположенных по профилям от вершин локальных водоразделов к долинам рек. Классификация растительности выполнена в русле эколого-фитоценотического подхода [7]. Обработка массива флористических и геоботанических данных проведена с использованием программы IBIS [2]. Экологические группы видов использованы согласно работам [4, 9].

Согласно лесорастительному районированию [5], территория исследований расположена в Среднесибирской плоскогорной лесорастительной области. Район в среднем течении р. Нижняя Тунгуска входит в Ангаро-Тунгусскую лесорастительную провинцию, внутри нее — в Нижне-Тунгусский округ. Растительность здесь представлена в основном северотаежными светлохвойными лесами из *Larix dahurica* Turcz. ex Trautv., находящимися в разных стадиях восстановительных постпирогенных сукцессий. Межпожарный интервал оценивается в среднем в 200 лет [10]. Были выделены следующие типы леса.

Лиственничник разнотравно-лишайниковый (Лрл). Редкостойные сообщества на выходах коренных пород, на склонах различной крутизны и экспозиции, в пределах 150—250 м н. у. м. Древостой разновозрастный, сомкнутостью 0.25—0.35 из *Larix dahurica*, высотой 7—15 м. Кустарниковый ярус хорошо развит, с проективным покрытием 5—15 %, высотой 0.5—3 м, состоит из 7—11 видов, преобладать могут *Rosa acicularis* Lindl. или *Juniperus communis* L. Травяно-кустарничковый ярус с

проективным покрытием 10—15 % и высотой 5—20 см слагают *Vaccinium vitis-idaea* L. и петрофитное разнотравье, в среднем 20—23 вида. Мохово-лишайниковый покров — с проективным покрытием 35—45 %, сложен в среднем 20 видами мхов и лишайников. Доминируют *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. и лишайники рода *Cladonia* P. Browne. Характерными видами типа леса являются *Lonicera caerulea* L., *Ribes nigrum* L., *Gymnocarpium jessoense* (Koidz.) Koidz., *Viola brachyceras* Turcz., *Dryopteris fragrans* (L.) Schott., *Potentilla inquinans* Turcz., *Rubus matsumuranus* Levl. ex Vaniot, *Sorbus sibirica* Hedl., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Holub., *Ribes triste* Pall.

Лиственничник грушанково-бруснично-зеленомошный (Лгбз). Сомкнутые сообщества высоких надпойменных террас р. Кочечум на легких суглинистых отложениях (подбур оподзоленный), на высотах 120—140 м н. у. м. Древостои двухъярусные, с *L. dahurica* в 1-м ярусе, высотой 10—20 м, и *Betula pendula* Roth во 2-м, высотой 7—10 м, общей сомкнутостью 0.5—0.7. Возраст лиственницы — 100—250 лет, березы в среднем — 50 лет. Подлесок слабо развит, 5—15 %, слагают его 7—10 видов, в том числе подрост высотой 1—3 м, доминируют *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar или *Salix saposhnikovii* N. Bolschakov. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса — 35—45 %, высота 1-го подъяруса, сложенного брусникой и грушанкой, — 5—15 см, 2-го из багульника и трав — 30—40 см. Мохово-лишайниковый покров куртинами, 5—30 %, слагают его 2—5 видов, преобладают *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. Характерными видами являются *Pyrola rotundifolia* L., *Lonicera caerulea*, *Salix saposhnikovii*, *Sorbus sibirica*, *Chamaenerion angustifolium*, *Ribes triste*, *Equisetum pratense* Ehrh., *Vicia cracca* L., *Orthilia obtusata* (Turcz.) Jurtzev, *Rubus arcticus* L., *R. humilifolius* C.A. Meyer, *Betula pendula*.

Лиственничник багульниково-зеленомошный (Лбз). Лиственничники северных пологих склонов, на тяжелых суглинках (криозем грубогумусный) каменистых, с мерзлотой на глубине 30—40 см, 140—250 м абс. выс. Древостой из лиственницы, возрастом 100—300 лет, высотой 6—13 м, сомкнутостью 0.2—0.3. Кустарниковый ярус 2—15 %, высотой 1—3 м, сложен в основном *Duschekia fruticosa*, в примеси 3—5 видов, в основном ив. В напочвенном покрове, имеющем проективное покрытие 20—35 % и состоящем из 10—20 видов, доминируют обычно *Ledum palustre* L. в 1-м подъярусе и *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum* L., *Carex globularis* L. — во 2-м. Мохово-лишайниковый покров 100 %, мощностью10—15 см, сложен 10—16 видами, с доминированием *Pleurozium schreberi*, реже *Hylocomium splendens* или *Aulacomnium* sp., содоминируют *Cladonia rangiferina* L. (Web.), *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vezda. Характерные виды — *Salix saposhnikovii*, *Poa sergievskajae* Probat., *Arctagrostis latifolia* (R.Br.) Griseb., *Carex vaginata* Tausch.

Лиственничник бруснично-зеленомошный (Лбрз). Лиственничники на световых пологих склонах, 160—220 м абс. выс. Почвы каменистые, тяжелосуглинистые криоземы и литоземы. В древостое из лиственницы возрастом 100—200 лет, сомкнутостью 0.25—0.5 и высотой 8—18 м почти всегда есть примесь *Betula pendula* и *Picea obovata* Ledeb. Кустарниковый ярус хорошо развит, 5—30 %, высота 1—3 м, слагают его обычно 5—7 видов, с доминированием *Duschekia fruticosa* или *Spiraea media* Franz Schmidt, реже *Betula exilis* L. В напочвенном покрове 15—25 видов, доминирует брусника, образуя основной подъярус высотой 10—15 см, содоминируют *Pyrola rotundifolia* и *Arctous alpina* (L.) Niedenzu. Мохово-лишайниковый покров сложен 8—15 видами, с проективным покрытием в среднем 50 %, доминируют чаще всего *Rhytidium rugosum* и *Pleurozium schreberi.* Характерные виды — *Pyrola rotundifolia*, *Lonicera caerulea*, *Juniperus communis*, *Betula pendula*, *Picea obovata*, *Spiraea media*, *Carex reventa* V. Krecz., *Cypripedium guttatum* Sw.

Березняк голубично-бруснично-зеленомошный (Бгбз). Сообщества из *Betula pubescens* Ehrh. всегда с примесью лиственницы, иногда ели, на вершинах сопок, 530—580 м абс. выс. Почвы — криоземы тяжелосуглинистые каменистые, с мерзлотой на глубине 30—45 см. Возраст березы обычно 30—70 лет, лиственницы — 100—200 лет, общая сомкнутость 0.3—0.5, высота 4—11 м. Подлесок из подроста и душекии, высотой 1—4 м, покрытием 10—40 %, которое слагают 4—7 видов. Травяно-кустарничковый ярус из 10—18 видов, 2-ярусный, доминируют голубика (30—50 см) и брусника (5—15 см), в примеси *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) Hartm. и *Rubus arcticus*. Мохово-лишайниковый покров из 12—15 видов, с проективным покрытием 40—100 %. Доминируют *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*, содоминируют виды рода *Cladonia*. Характерные виды — *Betula pubescens*, *Lycopodium annotinum* L., *Vaccinium myrtillus* L.

Результаты DCA-ординации (рис. 1) показали четкую зависимость распределения типов леса по оси 1, которую можно интерпретировать как комплексный градиент увлажнения и континентальности климата, находящихся под контролем рельефа и абсолютной высоты. Ксерофильностью характеризуются ***Лрл*** на скальных выходах, а наиболее влажными являются ***Бгбз*** вершин сопок, они же являются и наименее континентальными за счет мощности снежного покрова и инверсий зимних температур. Ось 2 может быть интерпретирована как градиент летней теплообеспеченности. Самыми теплыми являются ***Лрл***, затем располагаются сообщества надпойменных террас ***(Лгбз)*** и южных склонов ***(Лбрз)***, самые холодные — лиственничники северных склонов ***(Лбз)***, березняки занимают

промежуточное положение.

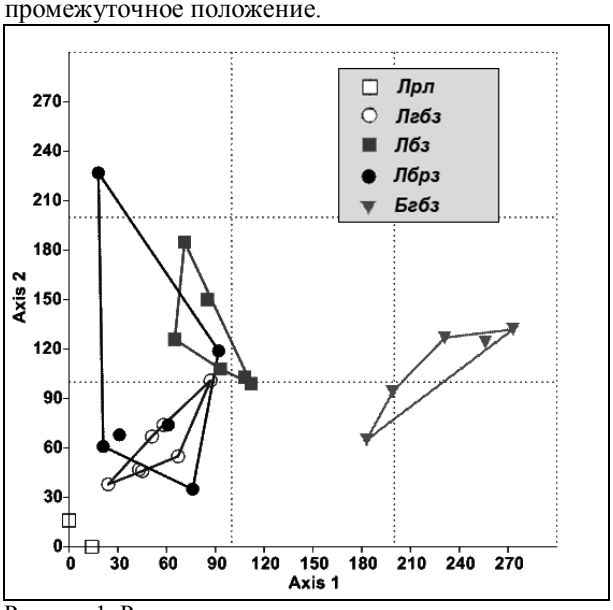


Рисунок 1. Распределение типов леса в первых двух осях DCA-ординации

Важную информацию об экологии и географии растительных сообществ может дать анализ их флористического состава. В процессе работы был выявлен состав парциальной флоры лесов окрестностей пос. Тура, включающий 132 вида сосудистых растений из 87 родов и 40 семейств. Велико количество семейств, представленных одним родом (25—62.5 %) и одним (16—40 %) или двумя (10—25 %) видами, что свойственно флорам, развивающимся в экстремальных условиях существования [8]. В семейственно-видовом спектре первые шесть семейств располагаются в порядке, характерном для бореальных лесных флор: *Poaceae* (13 видов), *Asteraceae* (12), *Rosaceae* (11), *Cyperaceae* (9), *Salicaceae* (8), *Ranunculaceae* (8). Ведущими родами флоры являются *Carex* (9), *Salix* (8), *Betula* (5), *Poa* (4), *Viola* (4), *Saxifraga* (4). Совершенно другие соотношения показывают те же самые взвешенные спектры, где вес семейства или рода есть сумма процентных встречаемостей таксонов во всех сообществах. В семейственно-видовом взвешенном спектре первые шесть позиций распределились так: *Ericaceae* (325), *Rosaceae* (233), *Poaceae* (221), *Betulaceae* (171), *Salicaceae* (131), *Pinaceae* (120). В родо-видовом взвешенном спектре ведущую роль играют *Vaccinium* (186), *Salix* (129), *Calamagrostis* (99), *Larix* (96), *Betula* (94), *Equisetum* (92), *Rosa* (92). Взвешенные спектры дают представление о реальной ценотической роли таксонов в изучаемых сообществах. По этим показателям исследуемая флора является переходной от северотаежной к лесотундровой [11].

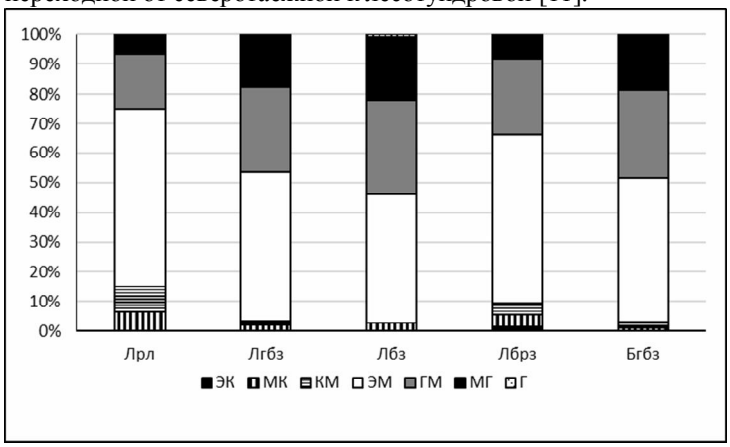


Рисунок 2. Спектр экологических групп типов леса

Для подтверждения экологических особенностей типов леса был проведен сравнительный анализ ценофлор типов по поясно-зональным, биоморфологическим и экологическим группам. Наиболее информативным оказался анализ экологических групп по увлажнению (рис. 2).

Схожими соотношениями отличаются ***Лбз*** и ***Бгбз***, где около половины видов ценофлор составляют гигромезофиты и мезогигрофиты — самые влажные типы леса района исследований. Наименее ксерофитным типом ожидаемо показал себя ***Лрл***, где 15 % видов — ксерофиты и мезоксерофиты, характерные для петрофитных условий, а основную часть флоры составляют мезофиты. Схожий спектр показывает ***Лбрз***, встречающийся на южных склонах. Промежуточным типом выступает ***Лгбз*** на легкосуглинистых аллювиальных отложениях.

Проведенные исследования показали, что ценотическое разнообразие лесов Центральной Эвенкии зависит главным образом от мезо- и макроклиматических условий, трансформируемых рельефом района. Пожары оказывают очень незначительное и кратковременное влияние на состав и более длительное — на структуру сообществ. Бедный флористический состав и нивелирующее влияние пожаров и мерзлоты в почвах являются факторами незначительного как альфа-, так и бета-разнообразия.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 14-04-01239 и № 13-04-01128).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Водопьянова Н. С.* Зональность флоры Среднесибирского плоскогорья. Новосибирск: Наука, 1984. 158 с.
2. *Зверев А. А.* Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
3. *Климатический* атлас СССР. Т. I. М.: Гидрометеоиздат, 1960. 181 с.
4. *Кривобоков Л. В., Зверев А. А.* Конспект локальной флоры на западном макросклоне Икатского хребта в бассейне

реки Ины (Западное Забайкалье) // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. 2013. 6 (1). С. 17–31.
5. *Коротков И. А.* Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР // Углерод в экосистемах лесов и болот России / под. ред. В. А. Алексеева и Р. А. Бердси. Красноярск: Изд-во ИЛ СО РАН, 1994. С. 29—47.
6. *Средняя* Сибирь / под. ред. И. П. Герасимова. М.: Наука, 1964. 480 с.
7. *Сукачев В. Н.* Общие принципы и программа изучения типов леса / Избранные труды. Т. 1. Л.: Наука, 1972. С. 259—310.
8. *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.
9. *Флора Сибири*. Т. 1—14. Новосибирск: Наука, 1987–2003.
10. *Цветков П. А.* Пирофитность лиственницы Гмелина с позиции жизненных стратегий // Экология. 2004. 4. С. 259—265.
11. *Юрцев Б. А.* Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. XIX. М.—Л.: Наука, 1966. 93 с.
12. *Krestov P., Ermakov N., Osipov S., Nakamura Y.* Classification and Phytogeography of Larch Forests of Northeast Asia // Folia Geobot. et Phytotax. 2009. 44 (4): 323—363.
13. *Zyryanova O. A., Abaimov A. P., Daimaru H., Matsuura Y.* Floristic Diversity and its Geographical Background in Central Siberia // Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests / A. Osawa, O. A. Zyryanova, Y. Matsuura, T. Kajimoto, R. W. Wein (Eds.). Ecological Studies. 2009. 209: 17—39.

***

УДК 630*581.13; 581.5

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОГЛОЩЕНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СТАБИЛЬНОГО ИЗОТОПА ^{13}C В ТКАНЯХ ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА В НАЧАЛЕ И В КОНЦЕ ВЕГЕТАЦИИ

О. В. МАСЯГИНА[1], А. С. ПРОКУШКИН[1], А. А. АРТЮХОВ[2], Т. А. УДАЛОВА[2], С. А. СЕНЧЕНКОВ[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] НИЦ «Курчатовский институт», Москва, Россия

АННОТАЦИЯ
Проведены эксперименты по внесению импульсной метки (^{13}C) в отдельные ветви и крону лиственницы в начале (июнь 2013 г.) и в конце (август 2013 г.) вегетационного периода. Проведены исследования динамики $\delta\ ^{13}C$ в тканях и органах у контрольных и опытных деревьев лиственницы в течение всей вегетации вплоть до расцвечивания и опада хвои. Анализ полученных данных показал различные скорости усвоения углекислоты и распределения метки по органам и тканям для начала и конца вегетации.

Несмотря на широкое географическое распространение на территории Сибири и доминирование в криолитозоне, на настоящий момент имеется крайне незначительный объем данных о вкладе лиственницы в процессы депонирования углерода атмосферы на уровне биогеоценозов [3]. Слабо изучены также ее фотосинтетическая активность в течение вегетационного периода, зависимости ассимиляции углерода атмосферы от факторов окружающей среды, а также распределение и транспорт фотоассимилятов на уровне дерева. С целью исследования поглощения CO_2 атмосферы лиственницей, произрастающей на мерзлотных почвах, и переноса фотоассимилятов по ее органам мы использовали метод внесения импульсной метки стабильного изотопа ^{13}C. Данный подход наиболее полно и корректно оценивает включение CO_2 в фитомассу, транспорт и распределение новообразованных ассимилятов (сахаров, крахмала, липидов и т.д.) в тканях и органах древесных растений [4]. Работа направлена на изучение механизмов фиксации и транспорта фотосинтетически ассимилированного углерода в северных лиственничных лесах Сибири.

Исследования проводились на базе Эвенкийского ОЭП ИЛ СО РАН (64°17'13" с. ш., 100°11'55" в. д., 148 м н. у. м., п. Тура, Красноярский край), где была заложена постоянная пробная площадь (табл. 1) в коренном лиственничном древостое (*Larix gmelinii* [Rupr.] Rupr.). Особенности климата района исследований приведены в работе А. С. Прокушкина и др. [2]. В исследуемом древостое выполнены геоботаническое описание и инвентаризация древостоя с полным перечетом деревьев и их маркировкой; проведены измерения диаметра на высоте груди (DBH), высоты деревьев (H) и их жизненного состояния. Проведен анализ распределения фитомассы по фракциям (ствол, ветви, хвоя, корни) при помощи деструктивного метода с оценкой массы фракций у модельных деревьев по ступеням толщины с

Таблица 1. Характеристика постоянной пробной площади ПП ^{13}C

Тип леса	Площадь, $м^2$	Древостой					Тип почвы
		Возраст, (лет)	Плотность, шт. $га^{-1}$	Среднее		Запас, $м^3га^{-1}$	
				H, м	$D_{1,3}$, см		
Лиственничник кустарничково-осоково-зеленомошный с подлеском из ивы	116	105	9052	4.89 (макс. 8.1 м)	4.44 (макс. 9.8)	42.6	Криометаморфические грубогумусовые, подтип типичные АО-CRM-C [1]

последующим построением аллометрических уравнений и расчетом биомассы фракций. На долю стволовой древесины приходится 79 ± 3 % от надземной фитомассы дерева, ветвей — 11 ± 2 %, хвои — 8 ± 1 %.

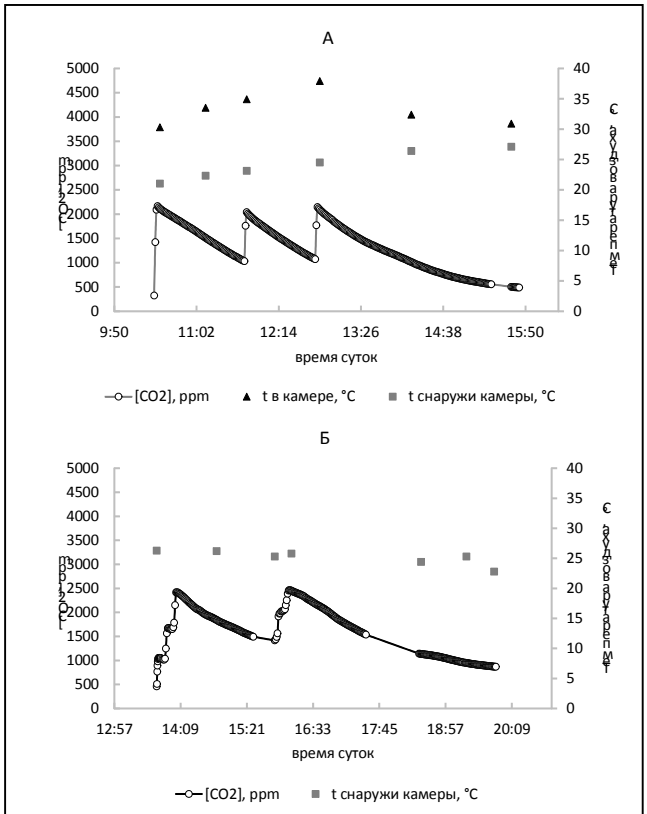


Рисунок 1. Поведение концентраций CO_2 в камере при внесении ^{13}C (стрелки) и его усвоение отдельными ветвями в середине кроны (А) и кроной целого дерева (Б)

В каждом эксперименте по внесению стабильного изотопа ^{13}Cв июне (начало вегетации) и августе (конец вегетации) использовали по 3 дерева, наиболее удовлетворяющих средним значениям по высоте и диаметру на высоте 1.3 м для всего древостоя. В качестве контроля также использовали 3 дерева этого же древостоя и того же габитуса. В июньском эксперименте в кроне каждого дерева были выбраны 3 ветви в средней части кроны световой экспозиции. В августе использована вся крона лиственниц. Каждую ветку (июнь) или дерево (август) герметично накрывали ПЭ камерой (толщина пленки 125 μm) общим объемом V = 0.3 $м^3$ и 7 $м^3$ соответственно. Метку ^{13}C вносили в дневное время (с 11:00 местного времени) при благоприятных для фотосинтеза условиях (высокая освещенность и отсутствие осадков). Внесение метки осуществлялось на основе введения CO_2 с 30%-м содержанием ^{13}C. Сам CO_2 был получен в процессе химической реакции раствора $K_2{}^{13}CO_3$ (7%-й раствор, предоставленный НИЦ «Курчатовский институт», Москва) с 20%-й серной кислотой и доставлялся в центр камеры при помощи силиконовых трубок (Ø 5 мм). Для постоянного перемешивания воздуха внутри камеры были размещены 3 вентилятора в верхней части камеры и 1 в нижней. Размещенные внутри и снаружи камеры термодатчики позволяли отслеживать разность температур. Концентрацию CO_2 внутри камеры отслеживали при помощи ИК-газоанализатора WalzGFS-3000. Максимальная концентрация CO_2 при его введении в камеру составляла в среднем около 2500 ppm (рис. 1). Для поглощения лиственницей достаточных количеств метки использовались несколько (2—3) последовательных импульсных введений CO_2 — каждое после снижения его концентрации в камере до 1000 ppm (рис. 1). Общая продолжительность эксперимента по внесению метки варьировала от 3 до 5 часов в зависимости от скорости поглощения введенного CO_2. В ходе эксперимента углекислота поглощалась хвоей, и фотоассимилированный ^{13}C распределялся по тканям и органам растения. Образцы тканей (хвоя, брахибласты, веточки, ауксибласты и высечки ствола с разделением на флоэму и ксилему, корни (проводящие—более 2 мм в диаметре, всасывающие—менее 2 мм в диаметре и ростовые)) отбирали, соответственно, до внесения ^{13}C, непосредственно после и затем на 1-й, 4-й, 8-й, 18-й, 28-йдень и т.д. после внесения метки. Последний отбор образцов тканей производился после пожелтения хвои (17 сентября 2013 г.). Содержание $\delta\ ^{13}C$ в образцах тканей определяли на автоматизированном приборе HeliView (НИЦ «Курчатовский институт», г. Москва), состоящем из масс-спектрометра и газового хроматографа. Для привязки данных HeliView к абсолютным величинам каждая сессия масс-спектральных измерений в начале и конце сопровождалась замером $\delta\ ^{13}C$ эталонных веществ с известным фиксированным содержанием ^{13}C: картофельного крахмала с естественным содержанием $\delta\ ^{13}C = –26.53$ ‰ и тростникового сахара с $\delta\ ^{13}C = –12.10$ ‰.

Скорость поглощения CO_2 хвоей лиственницы в июне была несколько выше по сравнению с августом (рис. 1). Количество внесенной метки оказалось сходным в июне и в августе, и в среднем величина $\delta\ ^{13}C$ в хвое сразу после внесения составила 658 ± 322 ‰ и 780 ± 315 ‰ соответственно. Анализ динамики изотопного состава хвои показал быстрое снижение значений $\delta\ ^{13}C$ со временем, прошедшим с момента внесения метки в обеих фазах вегетации (рис. 2).Данный факт отражает отток/расходование меченых^{13}C фотоассимилятов, а скорости процесса описываются обратной экспоненциальной функцией, что согласуется с данными Streitetal. [5]. При этом в августе зафиксированы существенно более высокие скорости оттока ^{13}C из хвои (рис. 2), а его повышенные уровни выявлены в ветках и

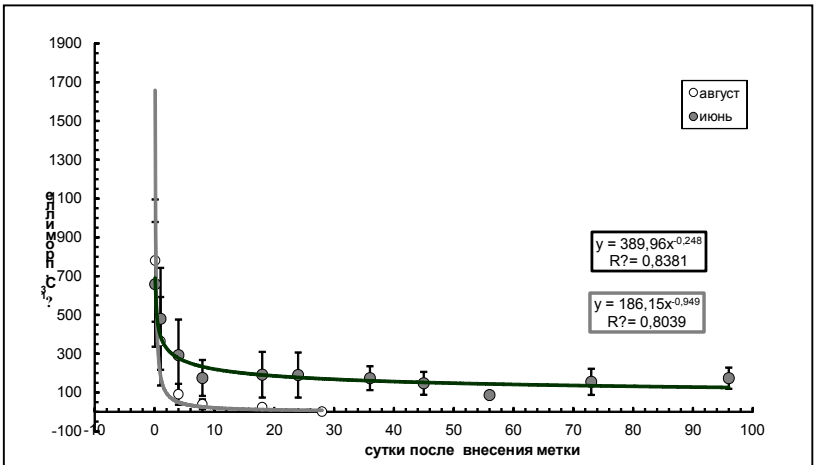


Рисунок 2. Динамика δ ^{13}C в хвое лиственницы после внесения метки стабильного изотопа ^{13}C в начале и в конце вегетации 2013 г.

стволе уже через сутки после внесения метки (рис. 3).

Следует отметить, что в образцах хвои, меченной в июне, метка в августе и сентябре оставалась на том же уровне, что и в конце июня — июле, то есть на уровне 150—180 ‰, что указывает на встраивание углерода, усвоенного в начале вегетации, в структурные элементы тканей хвои. В августе поглощенный ^{13}C транспортировался из хвои и перераспределялся в другие ткани, о чем свидетельствует постепенное снижение содержания ^{13}C в хвое с 780 ‰ до 1.5 ‰ к концу вегетации. Различная скорость оттока метки из хвои в течение вегетации указывает на важность учета фазы фенологического развития фотосинтетического аппарата хвои и, собственно, направленности метаболических процессов: ростовые процессы формирования листового аппарата и прочих структур в начале и накопление запасающих веществ в конце вегетации для обеспечения роста в следующем году.

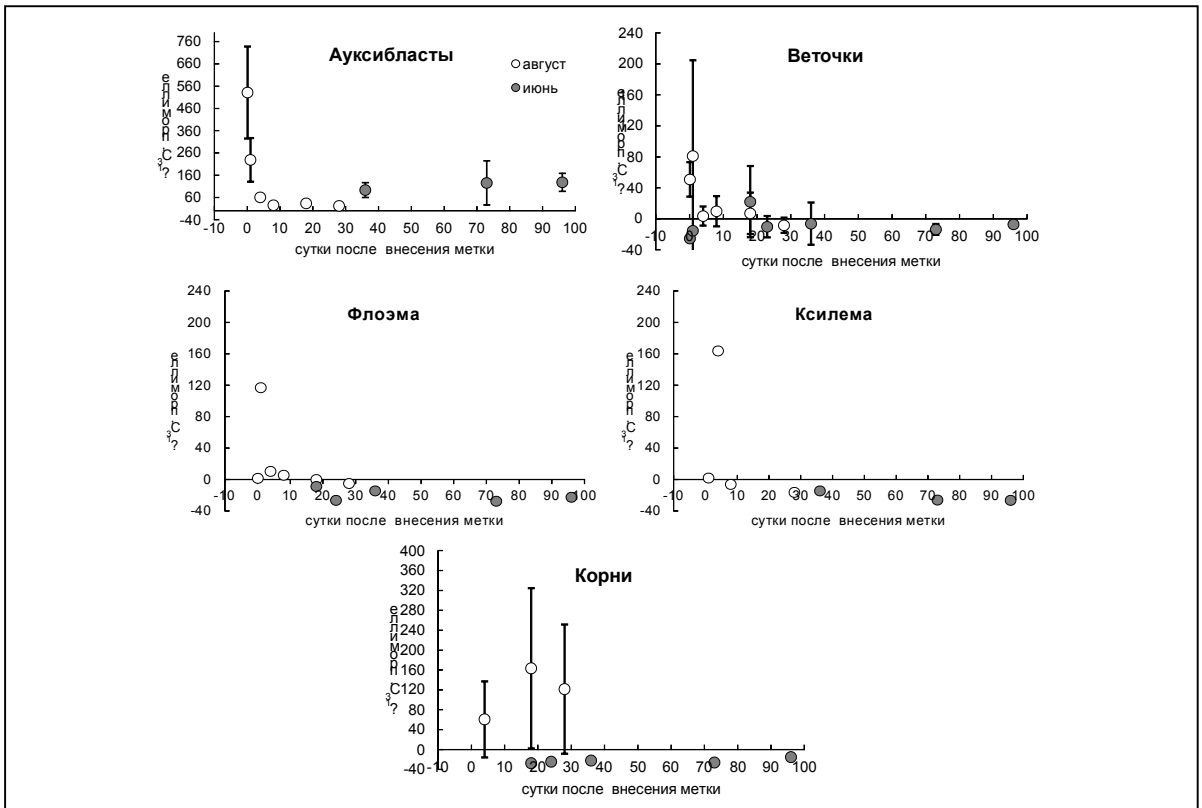


Рисунок 3. Динамика δ ^{13}C в органах и тканях лиственницы после внесения $^{13}CO_2$ в начале и в конце вегетации 2013 г.

Работа проведена при поддержке РФФИ (проекты № 13-04-00659-а, № 14-04-10069-к).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Классификация* и диагностика почв России / Л. Л. Шишов, В. Д. Тонконогов, И. И. Лебедева, М. И. Герасимова. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342с.
2. *Прокушкин А. С., Богданов В. В., Евграфова С. Ю., Бугаенко Т. Н., Безкоровайная И. Н., Кирдянов А. В., Кнорре А. А., Прокушкин С. Г.* Влияние низовых пожаров на запасы и состав почвенного органического вещества в криолитозоне Средней Сибири // Пожары в лесных экосистемах Сибири. Матер. Всеросс. конф. с междунар. участием. Красноярск: ИЛСОРАН, 2008. С. 169—172.

3. *Jarvis P. G., Dewar R. C.* Forests in the global carbon balance: from stand to region. In Scaling Physiological Processes, Leaf to Globe. Physiological Ecology. Eds. J. R. Ehleringer and C. B. Field. Academic Press. San Diego, CA, 1993. P. 191—222.
4. *Kagawa A., Sugimoto A., Maximov T. C.* CO_2 pulse-labelling of photoassimilates // Plant, Cell and Environment. 2006. 29. P. 1571—1584.
5. *Streit K., Rinne K. T., Hagedorn F., Dawes M. A., Saurer M., Hoch G., Werner R. A., Buchmann N., Siegwolf R. T. W.* Tracing fresh assimilates through *Larix decidua* exposed to elevated CO_2 and soil warming at the alpine treeline using compound-specific stable isotope analysis // New Phytologist. 2013. 197. P. 838—849.

***

УДК 630*561.24

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАДИАЛЬНЫЙ РОСТ НА РАЗНЫХ УРОВНЯХ ВЫСОТЫ СТВОЛА ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА НА СКЛОНАХ РАЗНОЙ ЭКСПОЗИЦИИ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЭВЕНКИЯ)

Д. А. МАШУКОВ, А. В. БЕНЬКОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Исследована динамика радиального роста на разной высоте ствола деревьев лиственницы Гмелина в контрастных условиях северного и южного склонов (криолитозона, Центральная Эвенкия). На северном склоне наблюдается меньший радиальный прирост деревьев, но более высокая его чувствительность к изменению температуры воздуха в начальной стадии сезонного роста. Радиальный прирост на верхних частях стволов деревьев на обоих склонах оказался чувствительным к количеству осадков (на северном склоне чувствительность к осадкам намного выше).

Введение. Природные условия в зоне сплошного распространения многолетней мерзлоты неблагоприятны для роста леса: короткий вегетационный период, ограниченная доступность питательных веществ в связи с небольшой глубиной оттаивания почвы, крайне сильное угнетение самосева и подроста; сравнительно неблагоприятный гидротермический режим сезонно-талого слоя почвы и слабо развитый фотосинтетический аппарат деревьев криолитозоны обусловливает низкая поступающая энергия Солнца [1]. Экспозиция склона является одним из основных факторов, определяющих распределение падающей солнечной радиации на поверхности, а вместе с ним и температуру и влажность почвы, испарение и другие явления и процессы [2]. Особенно сильно влияние этого фактора проявляется на противоположных северном и южном склонах, сказываясь на режиме замерзания — оттаивания — прогрева почвы, который в свою очередь обусловливает разные характеристики ценозов [6]. Можно предположить, что сравнительно неблагоприятные условия роста северного склона отражаются на строении водопроводящей системы в стволах деревьев. Индикатором этого могут служить отличительные особенности динамики радиального роста на разной высоте стволов у деревьев на северном склоне по отношению к деревьям на южном склоне. Выявлению упомянутых особенностей у деревьев лиственницы Гмелина, сформировавших древостои на северном и южном склонах в северотаежных лесах зоны сплошного распространения многолетней мерзлоты, посвящена настоящая работа.

Материалы и методы. Исследование проводилось на базе Эвенкийского опорного экспедиционного пункта Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, расположенного вблизи пос. Тура (64°10' с. ш., 100°15' в. д.). Объектами исследования были лиственничники кустарничково-зеленомошного типа, которые сформировались после низового пожара 1902 года на двух противоположно расположенных склонах северной и южной экспозиции, в нижнем течении ручья Кулингдакан.

На пробных площадях расположенных в средней части склонов отобрали по 10—15 деревьев лиственницы (102 ± 2 года), которые представляли собой большинство в древостоях: средний диаметр на высоте ствола 1.3 м на северном склоне — 30 мм, на южном — 43 мм; средняя высота составила 8 м на северном и 10.5 м на южном склонах. Образцы древесины были взяты в виде спилов на высоте ¼, ½, ¾ ствола от поверхности почвы и в вершинной части на 10—30 см ниже апекса. На спилах была измерена ширина годичных колец. Измерение ширины годичных колец и перекрестная датировка проведены в соответствии с общепринятой методикой на установке LINTAB v3.0 [4].

С целью выделения периодов времени в пределах сезона вегетации со значимым влиянием климатических факторов на радиальный рост лиственницы мы применили метод расчета и анализа скользящих корреляционных функций отклика, эффективный для районов с коротким вегетационным сезоном [3]. Рассчитана корреляция индексов ширины годичных колец с сериями скользящих (с окном в 20 дней и шагом в 5 дней) среднесуточных температур и суточных осадков.

Результаты. Для детального сравнительного анализа древостоев по чувствительности радиального роста деревьев к влиянию погодных условий использованы индексированные древесно-кольцевые хронологии и скользящие корреляционные функции отклика ширины годичных колец на влияние климатических факторов. Древесно-кольцевые хронологии были построены для промежутка времени 1935—2009 гг., сопровождаемые суточными метеоданными по ближайшей к месту исследования метеостанции Тура. Показано, что погодные факторы оказывают разное по степени и продолжительности влияние на радиальный прирост стволов лиственницы Гмелина на разной высоте от поверхности почвы. В результате анализа были получены следующие различия в динамике радиального роста деревьев, произрастающих на северном и южном склонах, и их реакции на влияние климатических факторов. На северном склоне радиальный прирост стволовой древесины на всех уровнях ствола (за исключением «вершинки») синхронно реагирует на изменение температуры в начале и конце сезона роста. На южном склоне радиальный прирост на ¼ высоты ствола положительно реагирует на увеличение температуры в течение всего сезона роста, а прирост на ½, ¾ высоты ствола — только в конце сезона роста (рис.1). Вершинная часть нечувствительна к температуре воздуха (рис.3).

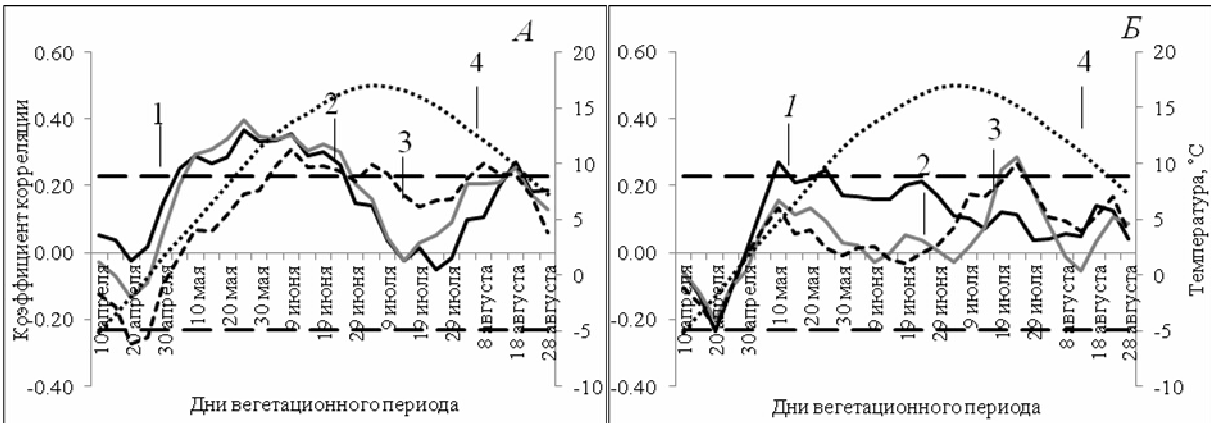


Рисунок 1. Скользящие 20-дневные функции отклика индексов радиального прироста деревьев, произрастающих на ПП1 (А) и ПП2 (Б), на изменение температуры воздуха на разных уровнях высоты ствола от поверхности: 1, 2, 3 — ¼, ½, ¾ части ствола, 4 — среднемноголетние значения температуры воздуха по данным метеостанции Тура за 1935—2009 гг. (предел достоверности R = 0.23; при $p < 0.05$)

На северном склоне радиальный прирост древесины на ½, ¾ высоты ствола и «вершинной части» синхронно реагирует на количество осадков в начале сезона роста (рис.3), а прирост древесины на более низких уровнях высоты ствола нечувствителен к осадкам (рис.3). На южном склоне радиальный прирост древесины на ¾ высоты ствола положительно реагирует на увеличение атмосферных осадков в течение всего сезона, а «вершинная часть» — в середине сезона роста.

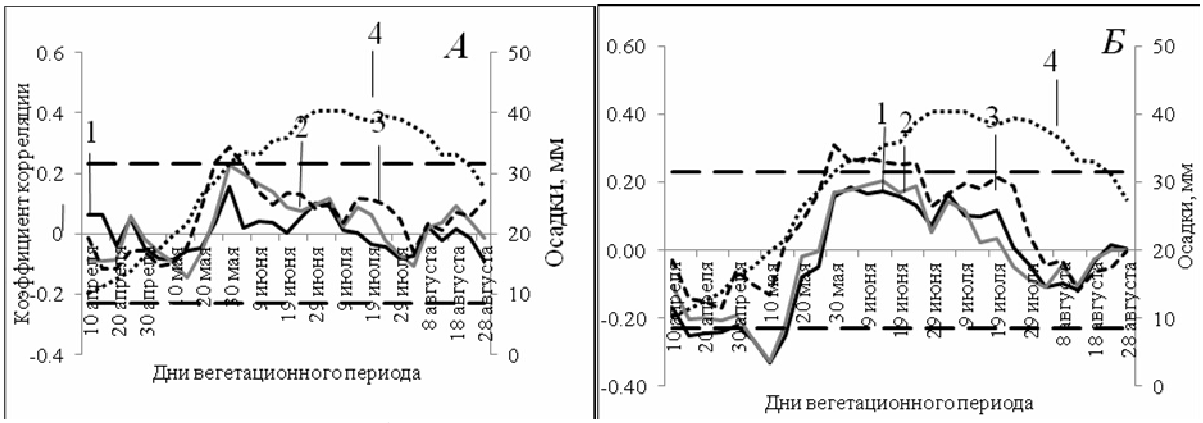


Рисунок 2. Скользящие 20-дневные функции отклика индексов радиального прироста деревьев, произрастающих на ПП1 (А) и ПП2 (Б), на изменение осадков на разных уровнях высоты ствола от поверхности: 1, 2, 3 — ¼, ½, ¾ части ствола, 4 — среднемноголетние значения температуры воздуха по данным метеостанции Тура за 1935—2009 гг. (предел достоверности R = 0.23; при $p < 0.05$).

В результате анализа были получены следующие различия в динамике радиального роста деревьев, произрастающих на северном и южном склонах, и их реакции на влияние климатических факторов:

*Северный склон:*1. Радиальный прирост стволовой древесины на всех уровнях ствола (за исключением «вершинки») синхронно реагирует на изменение температуры в начале и конце сезона роста. 2. Радиальный прирост древесины на ½, ¾ высоты ствола и «вершинной части» синхронно реагирует на количество осадков в начале сезона роста, а прирост древесины на более низких уровнях высоты ствола нечувствителен к осадкам.

*Южный склон:*1. Радиальный прирост на ¼ высоты ствола положительно реагирует на увеличение температуры в течение всего сезона роста, а прирост на ½, ¾ высоты ствола — только в конце сезона роста. Вершинная часть нечувствительна к температуре воздуха. 2. Радиальный прирост древесины на ¾ высоты ствола положительно реагирует на увеличение атмосферных осадков в течение всего сезона, а «вершинная часть» — в середине сезона роста.

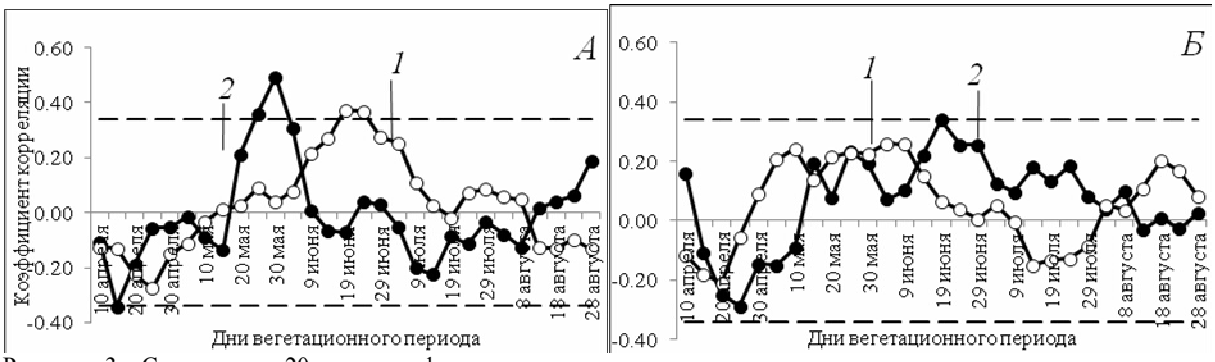


Рисунок 3. Скользящие 20-дневные функции отклика индексов радиального прироста верхушек деревьев, произрастающих на ПП1 (А) и ПП2 (Б), на температуру воздуха (1) и осадки (2) (предел достоверности ПП1 R = 0.27, ПП2 R = 0.34 при $p < 0.05$)

Таким образом, в ходе исследования выявлено, что на формирование древесных колец лиственницы оказывают влияние не только погодные факторы, но и разная экспозиция склонов. Известно, что экспозиция склона является одним из основных факторов, определяющих количество поступающей солнечной радиации, содержание почвенной влаги, испарение с поверхности почвы и другие явления, которые в свою очередь определяют ход радиального роста деревьев. Ландшафтные разности определяют и степень развития мохово-лишайникового покрова. В условиях мерзлотных почв мохово-лишайниковый покров благодаря своим термоизоляционным свойствам влияет на процессы прогрева и оттаивания активного горизонта почвы [5]. На склоне южной экспозиции протаивание происходит интенсивнее, чем на северном склоне: развитый мохово-лишайниковый покров препятствует прогреву почвы, отодвигая на более позднее время начало сезона роста. Этим и объясняется высокая чувствительность радиального роста деревьев на склонах северной экспозиции к изменению температуры почвы, которая в свою очередь связана с температурой воздуха и следствием этого — разницей в приходящей солнечной радиации. Различие между северным и южным склонами по чувствительности радиального прироста на разных уровнях высоты деревьев к количеству осадков, вероятно, отражает приспособление системы водопроведения от корней к кроне к разному гидротермическому режиму почвы.

Заключение. Выявлены различия в динамике радиального роста деревьев в контрастных условиях многолетней мерзлоты. Показано, что погодные факторы оказывают разное по степени и продолжительности влияние на радиальный прирост стволов лиственницы Гмелина на разной высоте от поверхности почвы. Установлено, что худшие гидротермические свойства почвы в условиях пониженного поступления солнечной радиации на северном склоне обеспечили меньший радиальный прирост, но лучшую его чувствительность к изменению температуры воздуха в начальной стадии сезонного роста. Радиальный прирост на ¾ высоты и у «вершинной части» ствола деревьев, произрастающих на склонах обеих экспозиций, оказался чувствительным к осадкам. Высказано предположение, что различия в чувствительности радиального прироста деревьев, произрастающих на южном и северном склонах, к погодным факторам на разных уровнях высоты деревьев, количеству осадков и температуре воздуха отражают приспособление системы водопроведения к разному гидротермическому режиму почвы.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Абаимов А. П., Бондарев А. И., Зырянова О. А., Шитова С. А.* Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск: Наука, 1997. 208 с.
1. *Павлов А. В.* Мониторинг криолитозоны. Новосибирск: Гео, 2008. 229 с.
2. *Симанько В. В, Бенькова А. В., Шашкин А. В.* Применение метода «скользящих функций отклика» для выявления влияния климатических факторов на радиальный рост деревьев. Вестник КрасГАУ, 2013. 7: 188—194.

3. *Cook E. R., Peters K.* (1981) The smoothing spline: A new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. Tree-Ring Bulletin. 41: 45—53.
4. *Prokushkin A. S., Kajimoto T., Prokushkin S. G., McDowell W. H., Abaimov A. P., Matsuura Y.* Climatic factors influencing fluxes of dissolved organic carbon from forest floor in a continuous-permafrost Siberian watershed. Can. J. For. Res. 2005. 35: 2130—2140.
5. *Yasue K., Kujansuu J., Kajimoto T., Nakai Y., Koike T., Abaimov A. P., Matsuura Y.* (2010) Seasonal Changes in Stem Radial Growth of *Larix gmelinii* in Central Siberia in Relation to its Climatic Responses. Permafrost ecosystem: Siberian Larch Forest, Ecological studies. Vol. 209. Springer. P. 331—345.

***

УДК 574.45

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗАПАСОВ ТОНКИХ КОРНЕЙ И КОРНЕВОГО ДЕТРИТА ПОД ЛИСТВЕННИЧНИКАМИ НА МЕРЗЛОТНЫХ ПОЧВАХ

Л. В. МУХОРТОВА, Э. Ф. ВЕДРОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Установлены особенности распределения запасов тонких корней лиственницы и напочвенного покрова, запасов растительного детрита в верхнем активном слое мерзлотных почв под лиственничными лесами в условиях северной тайги Центральной Сибири и в горно-таежных лиственничниках Южной Сибири.

Почвы бореальных лесов в последнее время вызывают большой интерес у мирового научного сообщества, поскольку в глобальном масштабе они функционируют как значительный сток углерода. До недавнего времени основными факторами, определяющими долгосрочную аккумуляцию органического вещества почвы, признавались качество наземной растительной подстилки и скорость ее разложения. Однако исследования последних лет показывают, что от 50 до 70 % углерода, аккумулированного в почве, образуется при разложении корней и деятельности микроорганизмов, ассоциированных с корнями [10].

Биомасса корней в зависимости от вида, возраста и условий произрастания может составлять от 18 до 45 % общей древесной фитомассы [5, 11, 16]. Более чем 50 % ежегодной продукции может располагаться в подземной сфере лесных экосистем [13, 17]. Последние исследования показывают также, что гумификация органического материала корней при их разложении выше, чем надземных растительных остатков [14]. Поэтому корневые системы и подземные растительные остатки, возможно, являются основным источником аккумуляции органического углерода в почве [15].

Тонкие корни (корни с диаметром < 2 мм) составляют небольшую часть общей биомассы в лесу, но при этом играют ведущую роль в функционировании лесных экосистем. Благодаря короткой продолжительности жизни и быстрому обороту тонкие корни представляют собой основной сток для ежегодно производимых растением углеводородов и играют центральную роль в динамике углерода в почве. Было установлено, что на прирост тонких корней может тратиться до одной трети глобальной ежегодной чистой первичной продукции [12], что подчеркивает важную роль динамики тонких корней в глобальном цикле углерода.

Задачей наших исследований было установить особенности распределения тонких корней и корневого детрита в толще почвы под лиственничными лесами, произрастающими на почвах, подстилаемых вечной мерзлотой.

Исследования проводили на пробных площадях, заложенных в северной тайге Центральной Сибири (Эвенкия) и в Южной Сибири, в высотно-поясных комплексах гор Прибайкалья. Основными макроэкологическими факторами, оказывающими влияние на формирование ценозов в этих регионах, в том числе и в педосфере, являются наличие мерзлоты в почвах и господство в зимнее время над изучаемой территорией арктического антициклона.

Пробные площади в северной тайге были заложены в 5—7 км от пос. Тура в контрастных условиях на склонах южной и северной экспозиции. Район исследований расположен на Среднесибирском плоскогорье (64° с. ш., 100° в. д.). Рельеф исследуемой территории эрозионно-денудационный, низкогорный, в пределах 130—600 м н. у. м. Территория исследований находится в границах криолитозоны. В почвенном покрове преобладают подбуры и криоземы, формирующиеся на суглинистом элювии. Климат континентальный, влажный. Среднегодовая температура воздуха — -8.9 °С, сумма температур за период с температурой выше 10 °С составляет 1000 °С. Среднегодовая сумма осадков составляет 369 мм, распределение их по сезонам года сравнительно равномерное. Продолжительность вегетационного периода — около 70—80 дней [3].

Пробные площади в горно-таежных лиственничниках были заложены на Икатском хребте (точка Ина) и на территории Джергинского государственного заповедника (точка Джерга) на севере Республики Бурятия. Икатский хребет является составной частью крупной орографической области — Саяно-Байкальского станового нагорья, входит в систему гор Прибайкалья [2]. Рельеф исследуемой территории эрозионно-денудационный, среднегорный, в пределах 1200—1450 м н. у. м. Среднегодовая температура воздуха — 6,7 °С. Среднегодовая сумма осадков — 600 мм [7]. В горно-таежном поясе в почвенном покрове распространены подбуры.

Территория Джергинского государственного заповедника расположена в верхней части бассейна реки Баргузин, где сходятся Икатский, Баргузинский и Южно-Муйский хребты. Климат региона резко континентальный. Среднегодовая температура воздуха — -5,3 °С. Среднегодовое количество осадков изменяется от 300—400 мм в долинах до 1000 мм на вершинах хребтов. Сумма активных температур (> 0 °С) изменяется от 2000 °С в долинах до 1200 °С на вершинах хребтов. Безморозный период длится 68—117 дней в зависимости от высоты над уровнем моря [8]. Почвы района исследований характеризуются как длительно сезонно-мерзлотные и вечномерзлые [1].

В Туре тип леса на южном склоне представлен лиственничником бруснично-зеленомошным, а на северном склоне — лиственничником багульниково-зеленомошным. Горно-таежный лиственничник в Ине относится к типу брусничных, а в Джергинском заповеднике — к типу бруснично-разнотравно-зеленомошных.

Запасы живых и мертвых корней, а также растительного детрита определяли методом монолитов [4, 18]. Почвенные монолиты диаметром 5 см отбирали раздельно по глубинам с шагом 5 см на всю глубину активного слоя почвы. В условиях северной тайги активный слой почвы в августе составлял 15—20 см на склоне северной экспозиции и до 50 см на склоне южной экспозиции. В условиях горно-таежного лиственничника на Икатском хребте (точка Ина) глубина активного слоя составляла не более 25—30 см, а в Джергинском заповеднике — не более 20 см.

Общие запасы растительного материала (корни живые + корневой детрит) в 20-сантиметровом слое почвы под лиственничниками составляют 3427—7066 г/м^2. До 67—79 % этих запасов представлено растительным детритом. На долю тонких корней деревьев и напочвенного покрова приходится от 10—12 % (в почве горных лиственничников) до 18—20 % (в северотаежных лиственничных лесах) общих запасов растительного материала. Относительно общих запасов тонких корней в активном слое почвы в верхних 0—20 см почвенной толщи сосредоточено до 67—96 % их количества. Для запасов растительного детрита эта величина составляет 84—98 %. Наибольшие запасы тонких корней во всех экосистемах наблюдаются в верхнем слое почвы 0—5см (рис. 1). В распределении запасов подземного детрита в большинстве случаев наблюдается два пика: на глубине 0—5 и 10—15 см (рис. 2). Если запасы растительного детрита в слое 0—5 см могут формироваться за счет поступления растительных остатков из подстилочного горизонта, то на глубине 10—15 см, скорее всего, основным источником формирования запасов служат корневые системы растений.

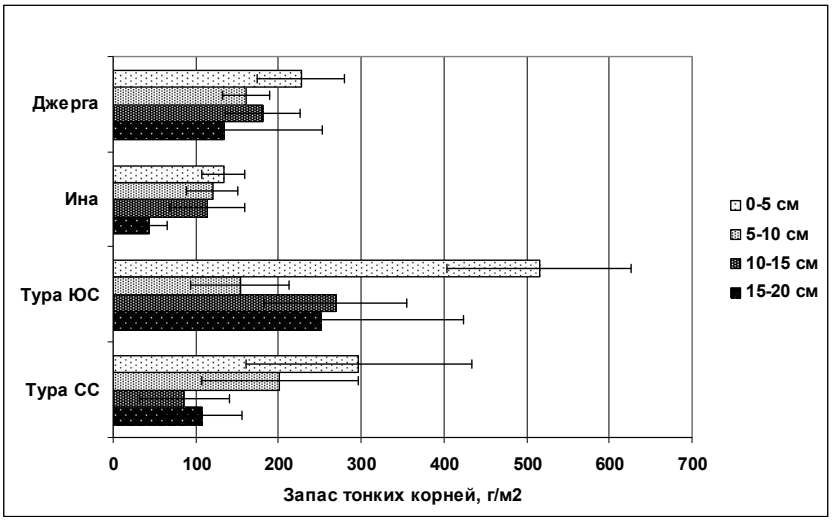


Рисунок 1. Распределение запасов тонких корней в почве лиственничных лесов: Тура СС — северотаежный лиственничник на склоне северной экспозиции; Тура ЮС — северотаежный лиственничник на склоне южной экспозиции; Ина — горно-таежный лиственничник на Икатском хребте; Джерга — горно-таежный лиственничник в Джергинском заповеднике

В составе запасов тонких корней в пределах 0—20 см толщи почвы наблюдается увеличение доли древесных корней и значительное снижение доли корней напочвенного покрова, в основном кустарничков (рис. 3). Распределение корней травянистой растительности отличается для исследованных пробных площадей.

Биомасса тонких корней деревьев в этом слое составляет в среднем 216—495 г/м^2, еще 194—755 г/м^2 приходится на долю тонких корней напочвенного покрова. Около 70—80 % тонких корней кустарничков располагается в верхнем слое 0—10 см, в то время как 70—80 % тонких корней лиственницы расположены глубже, в слое 10—20 см. Тонкие корни трав составляют не более 2.5—3.0 % от общих запасов тонких корней в этих экосистемах, и

80—90 % их запасов сосредоточено ниже 5 см.

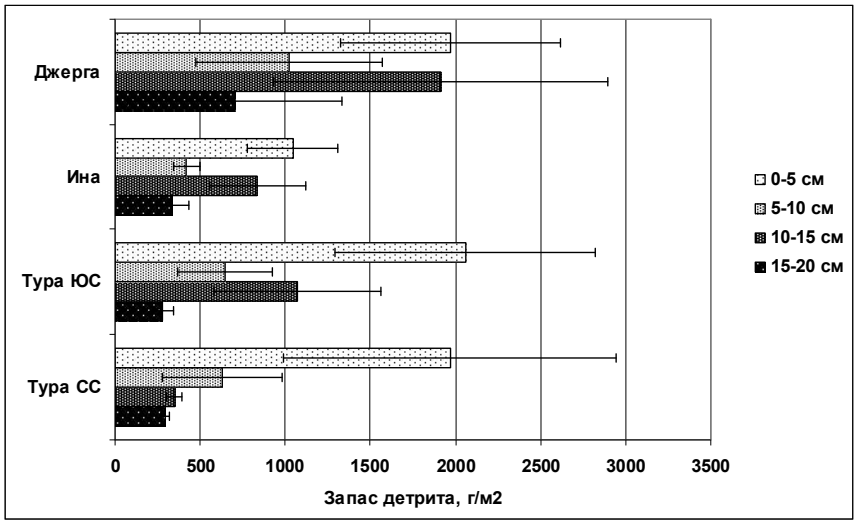


Рисунок 2. Распределение запасов растительного детрита в почве лиственничных лесов

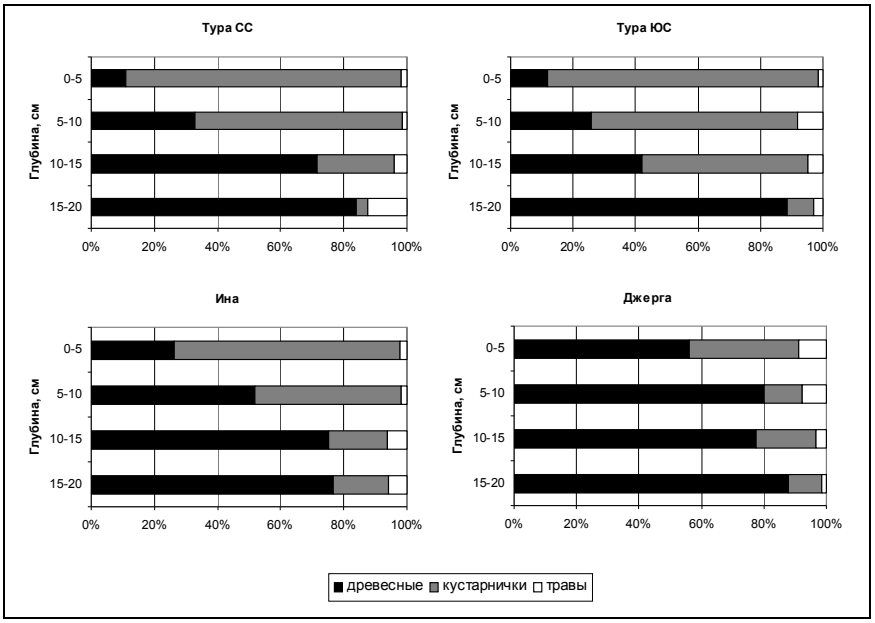


Рисунок 3. Структура запасов тонких корней в слое почвы 0—20 см

Такие различия в распределении тонких корней могут быть обусловлены разной жизненной стратегией этих биоморф растений. Кустарнички являются вегетативно-подвижной биоморфой, которой необходимо иметь поверхностную корневую систему для вегетативного размножения. Кроме того, кустарнички, произрастающие в этих лиственничных лесах, являются олиготрофными ксероморфными видами и способны существовать в условиях с низким содержанием или доступностью элементов минерального питания. Это заставляет их размещать основную часть своей корневой системы в слое подстилки, которая может быть к тому же подвержена сезонному пересыханию. Лиственница, напротив, относится к мезотрофной долгоживущей биоморфе дерева, которая нуждается в более значительном обеспечении водой и элементами минерального питания для транспирации и роста дерева. Кроме этого, корни лиственницы очень хорошо приспособлены к росту и функционированию в гипотермических условиях почвы [5, 6]. Травянистая растительность, произрастающая в этих сообществах, в основном также относится к мезотрофным видам. Помимо отношения к трофности подстилки и различных горизонтов почвы, такая стратификация биомассы тонких корней в верхней толще почвы обусловливает, вероятно, различную устойчивость этих форм жизни к воздействию пожаров. Кустарнички и травы способны к вегетативному размножению и расселению после пожаров, у лиственницы же повреждение корневой системы может привести к гибели целого дерева. Поэтому размещение корней лиственницы в более глубоких слоях почвы может быть одним из элементов стратегии этого вида, необходимых для выживания. Формирование запасов растительного детрита за счет жизнедеятельности этих корней, в свою очередь, обеспечивает специфику аккумуляции органического вещества в толще мерзлотных почв под лиственничными лесами.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-04-01128 и 14-04-01239) и гранта Правительства РФ № 14.B25.31.0031.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Васеева Г. Л., Колдышева Р. Я., Орлова Л. М.* Распространение многолетней мерзлоты // Атлас Забайкалья. Москва—Иркутск: ГУГК, 1967. С. 73.
2. *Геоморфологическое* районирование СССР и прилегающих морей. М.: Высшая школа, 1980. 343 с.
3. *Климатический* атлас СССР. Т. I. М.: Гидрометеоиздат, 1960. 181 с.

4. *Орлов А. Я.* Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы // Лесоведение. 1967. № 1. С. 64—70.
5. *Прокушкин С. Г., Абаимов А. П.* Толерантность лиственницы Гмелина к гипотермии // Хвойные бореальной зоны. XXV. № 3—4. 2008. С. 196—202.
6. *Прокушкин С. Г., Каверзина Л. Н.* Корневые экзометаболиты и сапролины сосны обыкновенной. Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1988. 129 с.
7. *Справочник* по климату СССР. Иркутская область и западная часть Бурятской АССР. Л., 1968. Вып. 22. Ч. 4. 340 с.
8. *Справочник* по климату СССР. Л.: Гидрометеоиздат. 1966—1970. Ч. 4. Вып. 7—27.
9. *Средняя* Сибирь / под. ред. И. П. Герасимова. М.: Наука, 1964. 480 с.
10. *Clemmensen K. E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R. D., Wardle D. A. & Lindahl B. D.* Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest // Science. Vol. 339. 2013. P. 1615—1618.
11. *Fogel R.* 'Root turnover and productivity of coniferous forest // Plant Soil. Vol. 71. 1983. P. 75—85.
12. *Jackson R. B., Mooney H. A. & Schulze E. D.* A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents / Proceedings of the National Academy of Sciences United States of America, 94, 1997. P. 7362—7366.
13. *Harris W. F., Kinerson R. S. & Edwards N. T.* Comparison of belowground biomass of natural deciduous forest and loblolly pine plantations // Pedobiologia. 17. 1977. P. 369—381.
14. *Katterer T., Bolinder M. A., Andren O., Kirchmann H. & Menichetti L.* Roots contribute more to refractory soil organic matter than above-ground crop residues, as revealed by a long-term field experiment // Agriculture, Ecosystems and Environment. 141. 2011. P. 184–192.
15. *Perry D. A., Amaranthus M. P., Borchers J. G., Borchers S. L. & Brainerd R. E.* Bootstrapping in ecosystems // BioScience. 39. 1989. P. 230—237.
16. *Santantonio D., Hermann R. K. & Overton W. S.* Root biomass studies in forest ecosystems // Pedobiologia. 17. 1977. P. 1—31.
17. *Steele S. J., Gower S. T., Vogel J. G. & Norman J. M.* Root mass, net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forest in Saskatchewan and Manitoba, Canada// Tree Physiol. 17. 1997. P. 557—587.
18. *Weaver J. E., Voigt J. W.* Monolith method of root-sampling in studies on succession and degeneration // Hot. Gaz. 111. 1950. P. 286—299.

***

УДК 630.181 581.5:551.34

ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

А. Н. НИКОЛАЕВ

Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова, Якутск, Россия

АННОТАЦИЯ
Представлена краткая история дендрохронологических исследований на территории Республики Саха (Якутия). Применение дендроклиматологических методов исследования при изучении роста деревьев в пределах распространения многолетнемерзлых пород позволило выявить их тесную взаимосвязь с климатическими факторами. Рост и распространение древесных пород, произрастающих в зоне распространения многолетней мерзлоты, во многом зависит от гидротермических условий почвогрунтов. При этом особенно большая корреляция показана с содержанием воды в почве осенью предыдущего года.

Республика Саха (Якутия) находится на северо-востоке Российской Федерации. Занимая территорию 3,1 млн км^2, республика — самый большой субъект нашей страны. Основными лесообразующими породами здесь являются лиственница Гмелина (*Larix gmelini.* Rupr.), лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Мауг.) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Ель сибирская (*Pisea obovata* Ledeb.), ареал которой заходит далеко на север, в условиях многолетней мерзлоты произрастает узкими лесными массивами вдоль долин рек и вокруг аласов. Исследование динамики роста и развития древесных пород в условиях вечной мерзлоты является одной из актуальных задач, стоящих перед широким кругом исследователей не только в России, но и в мире в целом.

Одним из направлений изучения характера роста древесных пород являются дендрохронологические исследования. При помощи методов дендрохронологии можно проследить динамику изменений радиального прироста деревьев за длительный период времени. Кроме этого, используя вышеуказанные методы, можно рассмотреть рост и развитие не только отдельно стоящих деревьев, но и лесных экосистем в целом. Первые данные о дендрохронологических исследованиях в Якутии появились в научной литературе в 70-е годы XX века [4, 5]. В 1979 году Н. В. Ловелиусом совместно с Н. П. Босиковым (Институт мерзлотоведения СО АН СССР) была опубликована работа о дендроиндикации уровня воды аласных озер [6]. Это были первые работы по использованию дендроклиматологических методов исследования в изучении взаимосвязи древесных колец и повышения уровня воды в аласных озерах. В те же годы Н. В. Ловелиус изучал состояние ледников на хребте Сунтар-Хаята [5]. В 1973 г. был сделан дендроиндикационный анализ наледей в районе Южного

Верхоянья [8]. Однако основной целью этих работ было проведение индикации изменения различных природных факторов, но не изучение радиального прироста деревьев в зависимости от изменения внешних условий.

К началу 1990-х гг. субарктические районы северо-востока Сибири оказались наименее изучены в дендроклиматическом аспекте [3]. Только в 1992 и 1994 гг. были проведены экспедиционные работы по сбору современной и полуископаемой древесины. По кернам ныне живущих деревьев лиственницы Каяндера для этого района был построен ряд древесно-кольцевых хронологий длительностью более 600 (1400—1994 гг.) лет. Проведенные экспедиционные работы показали большой потенциал продолжения дендрохронологических исследований на территории Якутии.

С 1996 по 1998 гг. А. Н. Николаевым и П. А. Тимофеевым проведены сборы лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr.), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestrius* L.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в районах Центральной Якутии и в южной части Центрального Верхоянска [9]. На основе собранных материалов были построены 32 обобщенные древесно-кольцевые хронологии по Центральной и Восточной Якутии. Далее сборы были продолжены в Южной Якутии.

В период с 1997 по 1999 гг. во время российско-американской экспедиции, организованной Институтом леса им. В. Н. Сукачева СО РАН и Аризонским университетом, был обнаружен массив лиственничного редколесья в окрестностях горы Ат-Хая на современной верхней границе леса в долине ручья Кусаган-Мастах. Здесь был найден массив деревьев-долгожителей, возраст которых достигал 1100-летнего возрастного рубежа [2]. В 2004 году проводилась совместная экспедиция сотрудников Института леса СО РАН (Красноярск) и Института мерзлотоведения СО РАН (Якутск) в этот регион. За время этой экспедиции были обнаружены лиственницы рекордного возраста, 1216 лет по остаткам древесины и 945 лет из образца живого дерева. По результатам этих работ была построена сверхдлительная хронология и проведена реконструкция летних температур воздуха за более чем двухтысячный период времени [20]. Таким образом, к концу XX века была создана сеть дендрохронологических участков, построены длительные, до 2500 лет для северной части Якутии и до 600 лет для центральной и южной части Якутии, древесно-кольцевые хронологии по ширине годичных колец лиственницы и сосны, оценен вклад отдельных климатических переменных в изменчивость радиального прироста [1, 3, 7, 12, 13, 19, 20].

При изучении закономерностей радиального прироста стволов лиственницы и сосны в лесах Якутии в зависимости от внешних факторов особое внимание было уделено метеорологическим условиям: температуре воздуха и количеству выпадающих осадков, а также гидротермическим условиям почвы. Исследования показали, что радиальный прирост лиственницы и сосны по-разному реагирует на изменения температуры воздуха и осадков. В северной части основным лимитирующим рост деревьев фактором является температура, а в центральной части — количество осадков.

В условиях криолитозоны одним из важных факторов нормального роста древесных пород являются гидротермические условия почвогрунтов [17, 18, 22]. Нами были проведены исследования по выяснению влияния температурных условий почвогрунтов на радиальный прирост деревьев. Корреляционный анализ древесно-кольцевых хронологий с температурными условиями почвы на разных глубинах свидетельствует о значимой корреляционной связи в зимний период. Летние значения температуры почвогрунтов не лимитируют радиальный прирост деревьев. Однако в более сухих местах произрастания деревьев на некоторых глубинах в летние месяцы наблюдается отрицательное воздействие высоких значений температуры почвогрунтов. Это объясняется большим дефицитом влаги на более сухих почвах, где высокие температуры вызывают иссушающий эффект.

Проведен корреляционный анализ древесно-кольцевых хронологий по лиственнице с динамикой влажности почвогрунтов [18]. Результаты показывают, что хорошая корреляционная связь с влажностью верхних слоев почвогрунтов наблюдается в течение всего вегетационного периода. Однако следует отметить высокую корреляционную связь с количеством влаги в грунтах в осенний период предыдущего сезона ($r = 0,80$ и выше при $p < 0,05$). Наиболее высокую корреляционную связь с радиальным приростом лиственницы дают значения влажности в верхних слоях почвогрунтов (до 50—80 см). Деревья в начале вегетационного периода используют накопленный в предыдущем году запас почвенной влаги. Поскольку в летнее время оттаивание почвогрунтов происходит постепенно, то к середине этого периода года влага, накопленная на нижних границах сезонно-талого слоя, начинает использоваться корнями лиственницы.

В отличие от проведенных исследований на лиственничниках, где проанализированы данные до глубины 100 см, нами сделан анализ данных до глубины 200 см. Содержание почвенной влаги в сентябре показывает высокую корреляционную связь. Следует отметить, что наиболее высокие значения коэффициента корреляции приходятся на осенний период предыдущего сезона ($r = 0,60$ и выше при $p < 0,05$). В сентябре наблюдается хорошая корреляционная связь радиального прироста сосны с влажностью почвогрунтов на всех изученных слоях. Интересные результаты показаны в вегетационный период. В начале летнего периода, в июне, наибольшую корреляционную связь радиальный прирост сосны показал на глубинах до 120 см. В этот период на сосняках грунты успевают оттаять до этой глубины. В

дальнейшем в июле за счет усиления испарения с поверхности верхние слои песчаных почв значительно иссушаются. В этот период до глубины 40 см корреляционная связь значительно снижается. В сухие годы пески могут значительно иссушаться. Радиальный прирост деревьев чутко реагирует на такие изменения условий почвогрунтов. При этом усиливается влияние содержания влаги на глубинах ниже 60 см до 130 см. В августе до глубины 100 м положительной корреляции радиального прироста сосны с содержанием влаги не наблюдается. В это время усиливается связь с влажностью почвы более нижних слоев почвогрунта.

Кроме исследований в вышеуказанных работах, в течение последнего десятилетия нами проводились исследования о влиянии различных экологических факторов на радиальный прирост деревьев. Далее при помощи дендрохронологических методов была сделана оценка динамики развития термокарстовых озер Центральной Якутии [14]. Проведены работы о характере влияния пожаров на радиальный прирост древесных пород Центральной Якутии, а также о последствиях послепожарных изменений параметров мерзлоты и реакции роста деревьев на эти изменения [11]. При помощи анализа древесно-кольцевых хронологий проведена оценка влияния наледи на рост древесных пород, а также сделана реконструкция мощности наледи в течение последних 200 лет [10]. Проводились исследования о роли мерзлотных ландшафтов в динамике развития древесных пород Центральной Якутии [16, 18]. Проведены исследования о связи ширины радиального прироста древесных пород с динамикой снежного покрова [15].

Начиная с первых работ изучение лесов Якутии показало уникальную особенность роста и развития лесных сообществ на многолетнемерзлых породах. Исследователи выявили, что в условиях недостаточного количества выпадающих атмосферных осадков только наличие многолетней мерзлоты обеспечивает рост древесной растительности на территории Якутии. Проведенные нами дендрохронологические исследования позволили рассмотреть результаты, которые были получены рядом исследователей при изучении лесов Якутии, с другого ракурса. Многолетняя мерзлота не только создает условия для произрастания лесов, но и в зависимости от характера почвогрунтов является одним из главных факторов в распределении разных типов лесов в данной территории. Дендрохронологические методы позволяют сделать пространственно-временно анализ процессов лесовозобновления, сукцессионных изменений, динамики криогенных процессов и изменения многих других факторов, влияющих на радиальный прирост деревьев.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ваганов Е. А., Бриффа К. А., Наурзбаев М. М., Швейнгрубер Ф. Г., Шиятов С. Г., Шишов В. В.* Длительные климатические изменения в арктической области Северного полушария // ДАН. 2000. 375 (1): 1—3—106.
2. *Ваганов Е. А., Наурзбаев М. М., Егерь И. В.* Предельный возраст деревьев лиственницы в Сибири // Лесоведение. 1999. № 6. С. 65—75.
3. *Ваганов Е. А., Шиятов С. Г., Мазепа В. С.* Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
4. *Ловелиус Н. В.* Колебания прироста годичных колец лиственницы и ели в Центральной Якутии // Изв. ВГО. 1972. Т. 104. Вып. 3. С. 217—220.
5. *Ловелиус Н. В.* Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация приростных процессов и антропогенных воздействий. Л.: Наука, 1979. 232 с.
6. *Ловелиус Н. В., Босиков Н. П.* О дендроиндикации озер Центральной Якутии // Изв. ВГО. 1979. Т. 111. Вып. 1. С. 64—66.
7. *Наурзбаев М. М., Ваганов Е. А., Сидорова О. В.* Изменчивость приземной температуры воздуха на севере Евразии по данным тысячелетних древесно-кольцевых хронологий // Криосфера Земли. 2003. Т. VII. № 2. С. 84—91.
8. *Некрасов И. А., Максимов Е. В., Климовский И. В.* Последнее оледенение и криолитозона Южного Верхоянья. Якутск: ИМЗ СО АН СССР 1973. 151 с.
9. *Николаев А. Н.* Влияние климата на пространственно-временную изменчивость радиального прироста хвойных в Северной и Центральной Якутии / Автореф. Красноярск, 1999. 23 с.
10. *Николаев А. Н.* Дендрохронологические исследования наледей Центральной Якутии // Лед и снег (материалы гляциологических исследований). 2010. № 1 (109). С. 93—102.
11. *Николаев А. Н.* Дендрохронологические исследования послепожарной реакции древесных пород в Центральной Якутии // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2010. Т. 12. № 1 (3). С. 888—891.
12. *Николаев А. Н., Кирдянов А. В., Шлезер Г., Хелле Г.* Вариации параметров древесных колец и содержание изотопов $\delta^{13}C$ у лиственницы Каяндера в Восточной Якутии // Лесоведение. 2006. № 2. С. 51—70.
13. *Николаев А. Н., Наурзбаев М. М., Егерь И. В., Силкин П. П.* О возрасте лиственницы в среднетаежной подзоне Якутии // Флора и фауна особо охраняемых природных территорий республиканской системы Ытык Кэрэ Сирдэр. Якутск: Кудук, 2001. С. 190—191.
14. *Николаев А. Н., Петров Р. Н.* Влияние криогенных процессов на лесные экосистемы Центральной Якутии // Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса: Матер. Всеросс. конф. с участием иностранных ученых. Красноярск, 23—25 сентября 2009 г. Красноярск: Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2009. С. 124—127.
15. *Николаев А. Н., Скачков Ю. Б.* Влияние динамики снежного покрова на рост и развитие лесов в Центральной Якутии // Криосфера Земли. 2011. № 3. С. 71—80.

16. *Николаев А. Н., Угаров И. С.* Различия режима увлажнения мерзлотных ландшафтов Центральной Якутии и его влияние на рост лиственниц // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13. № 1 (4). С. 1016—1019.
17. *Николаев А. Н., Федоров П. П.* Влияние климатических факторов и термического режима мерзлотных почв Центральной Якутии на радиальный прирост лиственницы и сосны (на примере стационара «Спасская Падь») // Лесоведение. 2004. № 6. С. 51—55.
18. *Николаев А. Н., Федоров П. П., Десяткин А. Р.* Влияние гидротермического режима почв на радиальный прирост лиственницы и сосны в Центральной Якутии // Сибирский экологический журнал. 2011. № 2. С. 189—201.
19. *Сидорова О. В., Наурзбаев М. М.* Реконструкция температуры воздуха за последние 2000 лет по данным годичных колец лиственницы востока Таймыра и северо-востока Якутии // Сибирский экологический журнал. 2005. №1. С. 51—60.
20. *Hughes M. K., Vaganov E. A., Shiyatov S. G., Touchan R., Funkhuoser G.* Twentieth-century summer warmth in nothern Yakutia in a 600-year context // The Holocene. 1999. Vol. 9. P. 629—634.
21. *Kirdyanov A. V., Treydte K. S., Nikolaev A. N., Helle G., Schleser G. H.* Climate signals in tree-ring width, density and δ ^{13}C from larches in Eastern Siberia (Russia) // Chemical geology. 2008. Vol. 252. P. 31—41.
22. *Nikolaev A., Fedorov P., Desyatkin A.* Influence of climate and soil hydrothermal regime on radial growth of *Larix cajanderi* and *Pinus sylvestris* in Central Yakutia, Russia // Scandinavian Journal of Forest Research. 2009. Vol. 24. Issue 3. P. 217—226. DOI: 10.1080/02827580902971181.

***

УДК 574.45

ДИНАМИКА ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА В СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛИСТВЕННИЧНИКАХ

А. С. ПРОКУШКИН, С. Г. ПРОКУШКИН, А. В. КИРДЯНОВ, А. В. КЛИМЧЕНКО, О. В. МАСЯГИНА, С. В. ТИТОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Проведен анализ запасов углерода в северотаежных лиственничниках среднего течения р. Нижняя Тунгуска, сформированных на мерзлотных почвах. Обобщенные для насаждений разного возраста и положения в рельефе запасы $C_{орг}$ в фитомассе и почвенном пуле (органический горизонт и верхние 20 см минеральной почвы) составили 8.1 ± 1.8 кгС/м^2. На долю древесины лиственницы (фитомасса, сухостой и КДО) приходится 33.7 ± 9.9 %, травяно-кустарничковый ярус — 4.9 ± 3.2 %, мохово-лишайниковый ярус — 4.2 ± 2.6 %, органический горизонт — 13.9 ± 6.7 %, минеральную почву (верхние 20 см) — 43.7 ± 7.0 % от общих запасов углерода. С учетом всего сезонно-талого слоя на долю запасов $C_{орг}$, сосредоточенных в подземном пуле, приходится около 80 % углерода экосистем. Низовые пожары существенно снижают запасы $C_{орг}$ в подчиненных ярусах растительного покрова и органических горизонтах почвы, тогда как его пул в древесном ярусе и минеральной почве не претерпевает достоверных изменений. Во временном масштабе максимальные запасы $C_{орг}$ в лиственничных экосистемах среднего течения р. Нижняя Тунгуска достигаются в период 40—60 лет после пожарного воздействия. Восстановление исходных запасов углерода в основных компонентах лиственничных биогеоценозов наблюдается через 100 лет после пожарного воздействия, а его структура сохраняется вплоть до возраста перестойных насаждений (> 200 лет).

Для биома бореальных лесов прогнозируется существенное изменение пожарного режима, что выражается в снижении продолжительности межпожарного интервала и росте интенсивности пирогенного воздействия. Периодически возникающие лесные пожары определяют существенную трансформацию углеродного баланса лесного биогеоценоза, влияя как на прямые потери $C_{орг}$ при горении, так и на повышенные послепожарные эмиссии CO_2 из почвы в результате интенсификации минерализационных процессов. Как следствие, бореальные экосистемы на протяжении первых десятилетий после прохождения пожаров из стоков углерода переходят в его источник.

Территории Центральной и Восточной Сибири как в географическом, так и в биогеохимическом плане играют существенную роль в глобальном климате. Так, лиственничные леса и редины, подстилаемые мерзлотой, занимают > 20 % территории бореального пояса, а на водосборных бассейнах крупнейших рек Евразии, дренируемых в Северный Ледовитый океан, их доля составляет > 60 %. Продуктивность, запасы углерода и направленность процессов круговорота С в лиственничных биогеоценозах определяются суровыми климатическими условиями и наличием мерзлоты в почвенном профиле. В свою очередь, состояние лесного / растительного покрова в криолитозоне через формирование специфического гидротермического и мерзлотного режима определяет аккумуляцию С в почвенных горизонтах, его стабильность или даже консервацию в мерзлоте. Низовые пожары, характерные для территории доминирования лиственницы, через минерализацию органических горизонтов почвы и увеличение сезонно-талого слоя вызывают, как правило, повышение продуктивности насаждений, одновременно обусловливая и рост минерализационных потоков С из почвы в атмосферу. В текущих условиях эти эффекты имеют относительно кратковременный характер, тогда как при

прогнозируемом потеплении климата снижение продолжительности межпожарного интервала и рост интенсивности пожаров способны коренным образом перестроить углеродный баланс этих территорий. В связи с этим очевидной является необходимость количественной оценки пулов углерода в лиственничниках мерзлотной зоны, а именно их пространственная вариабельность на ландшафтном уровне, изменения, вызываемые пожарами, и динамика в процессе лесовосстановления.

Анализ запасов углерода в северотаежных лиственничниках среднего течения р. Нижняя Тунгуска (64° с. ш., 100° в. д.) проведен для 34 древостоев, пройденных пожарами 1, 15, 25, 50, 80, 100, 150 и около 200 лет назад. Выбранные насаждения сформированы в ландшафтных разностях: склонах северной (n = 8), южной (n = 5) экспозиции и выположенных участках траппов и речных террас (n = 21). Использованы данные, полученные на вновь заложенных пробных площадях, и результаты, представленные ранее в работах [1, 2, 3]. Пулы углерода оценивались в древесине (живая фитомасса; сухостой и крупные древесные остатки (КДО)); кустарниковом ярусе; травяно-кустарничковом (ТКЯ) и мохово-лишайниковом (МЛЯ) ярусах, органическом слое почвы (подстилке) и минеральной почве для слоя 0—20 см. Общие запасы почвенного $C_{орг}$ в сезонно-талом слое представлены на основе анализа 30 почвенных разрезов, заложенных в лиственничниках ландшафтных разностей и стадиях лесовосстановительной сукцессии.

Обобщенные для насаждений разного возраста и положения в рельефе запасы $C_{орг}$ в фитомассе и почвенном пуле (органический горизонт и верхние 20 см минеральной почвы) составили 8.1 ± 1.8 кгС/м^2 при варьировании от 5.0 кгС/м^2 на пожарищах (≤ 25 лет после пожара) до 11.9 кгС/м^2 в 50-летних молодняках (рис. 1). Следует подчеркнуть относительно незначительное варьирование (CV = 13 %) экосистемных запасов углерода в коренных лиственничниках (> 100 лет после пожара), сформированных в разных элементах рельефа. Данный факт обусловлен перераспределением углерода между его пулами вследствие локальных эдафических и гидротермических условий: снижение одного (напрмер, почвенного С) компенсируется увеличением в другом (например, в древесном ярусе).

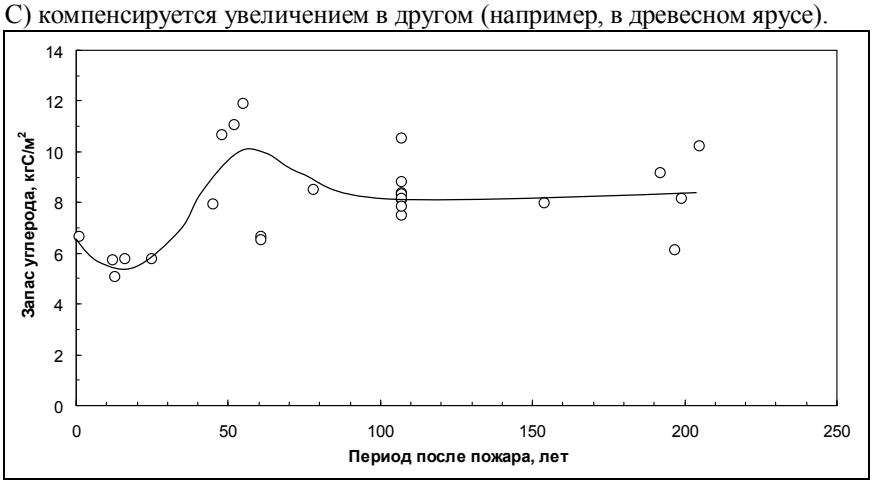


Рисунок 1. Динамика общих запасов углерода в лиственничных биогеоценозах среднего течения р. Нижняя Тунгуска после воздействия низовых пожаров

Для лиственничных биогеоценозов района исследований, включая послепожарные молодняки, выявлено, что на долю древесины лиственницы, включая живую фитомассу, сухостой и КДО, приходится 33.7 ± 9.9 %, фитомассу кустарничкового яруса — 4.9 ± 3.2 %, мохово-лишайникового яруса — 4.2 ± 2.6 %, органический горизонт — 13.9 ± 6.7 %, минеральную почву (собственно почвенный С, корни и корневой детрит) — 43.7 ± 7.0 % от общих запасов углерода. На пожарищах и в молодняках (≤ 25 лет) отмечено снижение запасов углерода на 30 %, обусловленное существенным изъятием кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, а также органического горизонта почвы. Запасы $C_{орг}$ в этих пулах претерпевали как непосредственное воздействие пожаров (снижение на 40—80 % в зависимости от элемента микрорельефа), так и постпирогенную минерализацию остаточного органического вещества и снижение до 27 % на 25-летнем пожарище от исходного запаса. В пуле древесины лиственницы изменений на ранних стадиях лесовосстановления относительно коренных насаждений (> 100 лет после пожара) не отмечено: 2.3 ± 0.2 и 2.3 ± 0.8 кгС/м^2 соответственно. Данный факт тем не менее обусловлен включением в эту фракцию как живой фитомассы, так и сухостоя и КДО. Как следствие, при воздействии пожаров наблюдается их перераспределение, т. е. переход из категории живой фитомассы в сухостой / КДО.

Низовые пожары не оказывали достоверного влияния ($p >> 0.05$) на суммарный запас $C_{орг}$ в минеральном слое почвы (0—20 см), который варьировал в исследованных насаждениях в пределах 2.3—4.8 кгС/м^2. Тем не менее при анализе варьирования $C_{орг}$ в пределах единицы ландшафта выявлен рост его запасов в горизонте гумификации (А) почв молодняков под буграми пучения и положительный тренд в западинных формах микрорельефа для всего диапазона возрастов насаждений (рис. 2).

Максимум аккумуляции $C_{орг}$ в лиственничниках исследуемого региона приходится на возраст молодняков (40—70 лет), когда его общие запасы в биогеоценозах возрастают на 20 % (до 10.0 ± 1.7 кгС/м^2) относительно коренных лиственничников (8.4 ± 1.1 кгС/м^2). Основной вклад в это повышение вносит надземная фитомасса: древесина лиственницы (рост на 80 % относительно коренных сообществ, $p < 0.01$) вследствие формирования «новой» биомассы и сохранения значительных запасов сухостоя и КДО

предыдущей генерации, а также кустарничковый ярус (рост на 180 %, $p < 0.01$). Соответственно соотношение надземного и подземного пула $C_{орг}$, как правило, превышает 1.0 (0.9—2.0), тогда как в древостоях с возрастом свыше 100 лет эта величина существенно ниже ($p < 0.05$), в среднем составляя 0.57 ± 0.16. Запасы $C_{орг}$ в МЛЯ и органическом горизонте тем не менее остаются на 30—50 % ниже допожарных величин ($p < 0.05$).

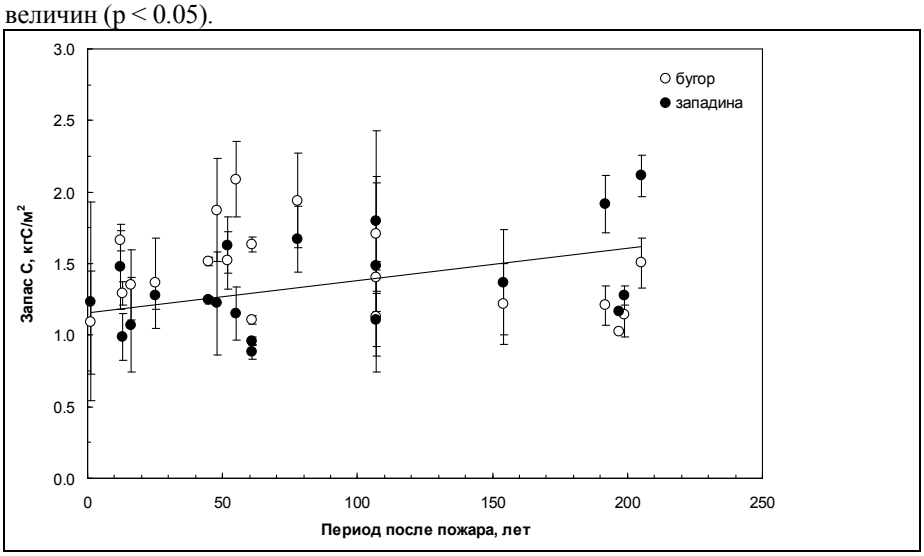


Рисунок 2. Динамика запасов углерода в горизонте А почв элементов криогенного микрорельефа в лиственничных биогеоценозах среднего течения р. Нижняя Тунгуска после низовых пожаров

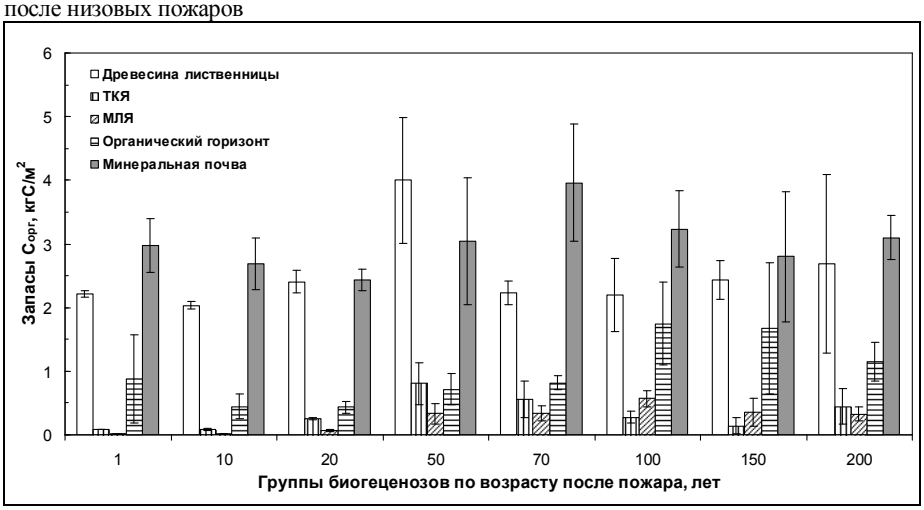


Рисунок 3. Изменения запасов углерода в компонентах лиственничных биогеоценозов, приведенных по группам возраста с момента последнего пожара

Восстановление исходных запасов углерода в основных компонентах лиственничных биогеоценозов наблюдается через 100 лет после пожарного воздействия, а его структура сохраняется вплоть до возраста перестойных насаждений (> 200 лет) при условии отсутствия пожаров (рис. 3). Основными компонентами экосистемного пула $C_{орг}$ являются в порядке убывания почва (включая органический горизонт) и древесный ярус, на долю которых приходится свыше 80 % от общих запасов, составляющих 8.4 ± 1.1 кгС/м^2 в зрелых и перестойных лиственничниках.

С учетом всего сезонно-талого слоя почва является основным (80 ± 5 % от общих запасов экосистем) резервуаром $C_{орг}$ лиственничных экосистем района исследований. Пространственное варьирование почвенных запасов обусловлено положением биогеоценоза в ландшафте и составляет в порядке возрастания 9.0 ± 0.9 для склонов южных экспозиций, 12.0 ± 2.3 — для пологих участков траппов, 15.4 ± 2.1 — для склонов северных экспозиций и 20.7 ± 13.0 кгС/м^2 — для предсклоновых депрессий рельефа, характеризующихся перестойным увлажнением и малыми глубинами СТС.

Таким образом, можно выделить несколько сценариев ответной реакции лиственничных лесов на снижение межпожарного интервала, вызванное потеплением климата, а именно повышение углерод-депонирующей роли лиственничников в хорошо дренированных условиях (например, на склонах южных экспозиций и пологих участках рельефа) вследствие увеличения продуктивности древесного и подчиненных ярусов растительного покрова и необратимое снижение запасов $C_{орг}$ в экосистемах, формирующихся на холодных и переувлажненных почвах, в результате минерализации почвенного пула. В дальнейших исследованиях необходимы анализ пространственного распределения лиственничных биогеоценозов и оценка возможных потерь углерода для территории исследований в результате климатических изменений.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-05-00420) и гранта Правительства РФ № 14.B25.31.0031.

ЛИТЕРАТУРА
1. *Прокушкин С. Г., Абаимов А. П., Прокушкин А. С., Масягина О. В.* Биомасса напочвенного покрова и подстилки в лиственничных лесах криолитозоны Средней Сибири // Сиб. экол. журнал. 2006. 2. С. 131—139.
2. *Структурно-функциональные* особенности лиственницы Гмелина в криолитозоне Центральной Эвенкии / Прокушкин С. Г., Абаимов А. П., Прокушкин А. С. Красноярск: Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2008. 161 с.
3. *Kajimoto N., Osawa A., Usoltsev V. A., Abaimov A. P.* Biomass and productivity of Siberian larch forest ecosystems. In Permafrost ecosystems Siberian larch forests. Eds. Osawa A., Zyryanova O.A., Matsuura Y., Kajimoto T., Wein R.W. Ecological Studies. Vol. 209. Springer, 2010. P. 99—122.

***

УДК 630*582:630*182.3+681.3

КЛАССИФИКАЦИЯ И КАРТОГРАФИРОВАНИЕ ЛЕСНОГО ПОКРОВА КРИОЛИТОЗОНЫ ПРИЕНИСЕЙСКОЙ СИБИРИ НА ОСНОВЕ ГИС

В. А. РЫЖКОВА, И. В. ДАНИЛОВА, М. А. КОРЕЦ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
На примере тестовой территории в северной части приенисейской Сибири с использованием данных дистанционного зондирования Landsat, цифровой модели рельефа SRTM, лесоинвентаризационных и полевых данных составлены карты лесорастительных условий и актуальной растительности с учетом ее сукцессионной динамики. Разработанная система сопряженного анализа разнородных данных в ГИС позволяет оперативно проводить редактирование и актуализацию картографических моделей.

В настоящее время в связи с возрастающим антропогенным влиянием растительный покров стремительно изменяется. Картографирование является важным аспектом изучения растительного покрова, эффективным методом его пространственной инвентаризации, оценки динамики и биоразнообразия. Карты, составленные традиционными методами 50—60 лет назад, существенно устарели. В настоящее время для территории Сибири нет карт актуальной растительности, разработанных на основе данных дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ). Для территории Красноярского края существует обзорная мелкомасштабная карта растительности масштаба 1 : 7 500 000 из атласа Красноярского края и Республики Хакасии, составленная традиционными методами[1].

Современный этап развития тематического картографирования связан с развитием ГИС-технологий, позволяющих объективизировать процесс картографирования, повысить точность и достоверность карт путем разработки алгоритмов автоматизированной обработки дистанционной и наземной информации в сочетании с традиционными картографическими методами. Карты растительного покрова разной степени детальности фактически являются пространственными моделями, отражающими разнообразие лесорастительных условий и растительности, и могут быть использованы как основа для пространственного представления и моделирования различных параметров экосистем.

Целью работы является разработка автоматизированных подходов к систематизации и картографированию растительного покрова на основе ГИС, данных ДЗЗ и материалов наземных исследований.

Для достижения поставленной цели разработана система сопряженного анализа разнородных данных в ГИС, в которой поэтапно решаются следующие задачи:

1. Инвентаризация и классификация разнообразия растительного покрова с учетом закономерностей его естественной и антропогенной динамики.
2. Автоматизированная систематизация и картографирование лесорастительных условий.
3. Автоматизированное дешифрирование космических мультиспектральных изображений.
4. Формирование карт лесорастительных условий и актуального растительного покрова с учетом его сукцессионной динамики.

Изучаемая территория в северной части приенисейской Сибири (65°—70° с. ш., 81°—95° в. д.) расположена на стыке двух физико-географических стран — Западной и Средней Сибири — и очень разнообразна по геоморфологическим, геологическим, почвенным, климатическим условиям, а также растительному покрову, представленному тундровыми, лесотундровыми, лесными и болотными типами растительности.

Автоматизированное картографирование растительного покрова — комплексная и очень сложная задача, для успешного решения которой мы применили междисциплинарный подход с привлечением специалистов технических и биологических дисциплин. Для тестовой территории реализована разработанная ранее [5, 8, 9] и модифицированная применительно к данному исследуемому объекту

методика автоматизированной классификации и картографирования восстановительной динамики лесной растительности на основе сопряженного анализа цифровой модели рельефа местности (ЦМР), космических снимков и материалов наземных исследований.

Основные этапы работы

I. Систематизация растительного покрова, разработка предварительной сопряженной классификации растительности и лесорастительных условий как основы легенды карты.

Для классификации растительного покрова использованы принципы географо-генетического подхода к классификации Б. П. Колесникова [3]. Одним из важных преимуществ этого подхода является то, что разнообразие лесных сообществ систематизируется не по изменчивым внешним признакам (например, видовой состав), а по сходству условий местопроизрастания. Анализ исследуемой территории проводился с помощью топографических профилей, построенных на основе ЦМР. Для их интерпретации использовалась информация, содержащаяся в банке данных ГИС (тематические карты, литературные данные, материалы наземных исследований). Выявлены закономерности распределения растительности по основным элементам рельефа, приуроченность природных комплексов растительных сообществ к определенным интервалам абсолютных высот, формам и элементам мезорельефа. В результате разработана предварительная сопряженная классификация растительности и лесорастительных условий для подзон лесотундры и северной тайги на уровне групп типов леса и их сочетаний.

II. Автоматизированная классификация и картографирование потенциальных лесорастительных условий.

На основе разработанной системы анализа разнородных данных в ГИС [2] выделены классы земной поверхности, однородные по морфометрическим параметрам рельефа, а также гидроклиматическим и почвенным характеристикам, комплекс которых и определяет специфику лесорастительных условий.

Для автоматизации процесса выделения лесорастительных условий была разработана предикатная система правил в модуле Knowledge Engineer / ERDAS IMAGINE [6].Входными переменными дерева решений являлись растровые слои абсолютных высот и углов наклона земной поверхности, а также векторный слой, характеризующий приуроченность ландшафтных единиц к природно-климатическим зонам [4]. В результате реализации системы правил было выделено восемь классов, относительно однородных по климатическим и морфометрическим показателям. С использованием полевых, литературных и фондовых данных полученные классы были интерпретированы как геоморфологические комплексы типов лесорастительных условий (ГМК ТЛУ). Более детальные единицы лесорастительных условий были выделены в пределах каждого ГМК ТЛУ по заданным интервалам углов наклона поверхности и идентифицированы как типы лесорастительных условий. Карты потенциальных лесорастительных условий сформированы в виде слоев разных уровней детализации.

III. Автоматизированное дешифрирование космических снимков.

Для классификации растительного покрова было подобрано 12 разносезонных (летние и осенние) безоблачных спутниковых сцен серии Landsat за 2006—2013 гг. По результатам анализа наземных данных определено возможное количество классов, созданы обучающие выборки, проведена управляемая классификация снимков с использованием метода максимального правдоподобия [7].

В результате по спектральным характеристикам получено 43 элементарных класса расчленения земной поверхности: из них 17 классов — леса и редколесья, 10 классов — лесо-болотные комплексы, 4 класса — болота, 1 класс — тундрово-лесные комплексы, 8 классов — тундры, 3 класса — курумники и каменистые россыпи. На основе разработанной на первом этапе предварительной сопряженной классификации растительности и лесорастительных условий была проведена интерпретация полученных классов на уровне групп типов леса и их сочетаний с учетом сукцессионных закономерностей.

IV. Формирование карты актуального растительного покрова.

Для автоматизированного формирования карты выполнен сопряженный анализ растровых слоев, характеризующих лесорастительные условия разных уровней детализации и классов лесной растительности, полученных при классификации спутниковых изображений. Для этого в созданную ранее предикатную систему правил был добавлен блок для формирования карты актуальной растительности. Решающие правила для формирования пунктов легенды карты задавались на основе предварительно разработанной экспертом-геоботаником сопряженной классификации растительности и лесорастительных условий. В результате для тестовой территории были получены растровые и векторные карты, отражающие пространственное разнообразие растительного покрова с учетом его сукцессионной динамики в разных лесорастительных условиях.

Разработанная система сопряженного анализа разнородных данных позволяет осуществлять автоматизированную систематизацию и картографирование лесорастительных условий и растительности, а также оперативно модифицировать и обновлять картографические модели в результате пополнения банка данных дополнительной информацией. На примере тестовой территории на основе сопряженного анализа данных космической мультиспектральной съемки, ЦМР и наземных исследований

получены векторные карты, отражающие пространственное разнообразие лесорастительных условий и растительного покрова.

Автоматизированные классификации ЦМР и космических изображений с использованием наземных и фондовых данных, тематических карт в сочетании с экспертными оценками позволяют выявлять и картографировать характеристики растительного покрова, которые не отображаются непосредственно на космических снимках, но являются объектами тематического картографирования (типы лесорастительных условий, типы леса, сукцессионные стадии).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Атлас* Красноярского края и Республики Хакасии / Новосибирск: Новосибирская картографическая фабрика. Роскартография, 1994. 84 с.
2. *Данилова И. В., Рыжкова В. А., Онучин А. А.* Использование спутниковых данных, цифровой модели рельефа и наземной информации для картографирования восстановительной динамики лесов // Геодезия и картография. 2013. 9. С. 25—32.
3. *Колесников Б. П.* Кедровые леса Дальнего Востока. М.—Л.: Наука, 1956. 262 с.
4. *Ландшафтная* карта СССР. Масштаб: 1:2 500 000. Отв. ред. И. С. Гудилин. М., 1987.
5. *Рыжкова В. А., Данилова И. В., Корец М. А., Михайлова И. А.* Принципы и методика составления карты растительного покрова юга Приенисейской Сибири на основе ГИС-технологий // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Матер. Всеросс. науч. конф. с междунар. участием, 20—24 сент. 2011 г. Санкт-Петербург, 2011. С. 411—415.
6. *ERDAS* Field Guide. Fifth edition. Atlanta, Georgia: USA: ERDAS Inc., 1999. 672 p.
7. *Richards J. A., Xiuping J.* Remote Sensing Digital Image Analysis: An Introduction. Birkhäuser, 2005. 439p.
8. *Ryzhkova V., Danilova I.* GIS-based classification and mapping of forest site condition and vegetation // BOSQUE. 2012. 33 (3): 293—297.
9. *Ryzhkova V., Danilova I., Korets M. A.* GIS-based mapping and estimation the current forest landscape state and dynamics // Journal of Landscape Ecology. 2011. 4 (1): 42—55.

***

УДК 630*181.1

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА В ЭКОТОНЕ ПОЛЯРНОЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА

В. В. СИМАНЬКО, А. В. ШАШКИН, В. Е. БЕНЬКОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Исследована изменчивость радиального прироста лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) в лесотундровом экотоне, удаленном от границы с тундрой. Показаны различия в интенсивности радиального роста между деревьями в лиственничнике на границе с тундрой и деревьями в лиственничном лесу, отображающие разное влияние микроэкологических условий на рост.

Введение. Современные изменения климата неизбежно влекут за собой последствия, в том числе изменения экосистем, часто непредсказуемые. Особую озабоченность вызывают субарктические территории, где климатические изменения проявляются наиболее ярко. В первую очередь это относится к полярной границе леса, изменение положения которой в значительной степени определяется тенденцией повышения температуры воздуха [4, 5, 10, 12]. В течение последних десятилетий накоплен фактический материал о проникновении древесной растительности в тундру, увеличении сомкнутости притундровых лесов и их продуктивности, изменении видового состава биоценозов [1, 6, 11]. Однако вопросы установления различий в динамике радиального роста деревьев, развивающихся в пределах одного экотона полярной границы древесной растительности, остаются актуальными. Очевидно, что эти вопросы напрямую связаны с проблемой продвижения северной границы леса в тундру. Решению означенных вопросов посвящена настоящая работа.

Объекты и методы исследования. Исследование проводилось на территории Таймырского автономного округа. Климат резко континентальный. Субарктический термический режим. Сплошное распространение многолетней мерзлоты. Средняя температура января — -29.6 °С, июля — +12.5 °С, среднегодовая температура — -13 °С, значения годовых осадков — 247 мм год$^{-1}$. Вегетационный период длится 60—65 дней.

Для оценки пространственно-временного изменения границы древесной растительности использовались два участка в лесотундровом экотоне — в полосе между границей распространения отдельных деревьев в тундре и границей распространения сомкнутых лесов. Участок «Котуй» (КОТ)

расположен на стыке плато Путорана и Анабарского плато, в долине р. Котуй (70°52’53’’ с. ш., 102°58’26” в. д.). Участок «Ары-Мас» (АМ) — на п-ове Таймыр, на правобережье р. Новая (72°27’16’’ с. ш., 101°53’26” в. д.) На склонах участка «Котуй» сформировалась сплошная граница с тундрой, а на более пологих склонах «Ары-Мас» — диффузная. Объектом исследования являлась лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), образующая границу леса.

Профиль КОТ заложен на северо-северо-восточном склоне (уклон 4—7°). В верхней части профиля (303 м н. у. м.) растительное сообщество представлено лиственничным редколесьем кустарниково-кустарничково-моховым. Для средней части склона (283 м н. у. м.) характерно произрастание лиственничника кустарничково-мохового. В нижней части склона (71 м н. у. м.) представлен лиственничный лес осоково-хвощово-моховой.

Профиль АМ имеет северную экспозицию (уклон 2—4°). На выровненной поверхности в верхней части склона (58—60 м н. у. м.) заметен переход от дриадово-лишайниково-птилидиевой тундры, где встречаются единичные деревья лиственницы Гмелина одноствольной и многоствольной форм роста, к лиственничному редколесью пушицево-осоково-моховому. В средней части склона (40—43 м н. у. м.) сообщество представлено лиственничником кассиопово-голубично-моховым. В нижней части склона (19—24 м н. у. м.) характерен лиственничный лес кустарничково-разнотравно-моховый.

Пробная площадь 1 (КОТ-1, АМ-1) заложена на границе редколесье — тундра. Пробная площадь 2 (КОТ-2, АМ-2) заложена в средней части — в лиственничном редколесье. Пробная площадь 3 (КОТ-3, АМ-3) заложена в лиственничном лесу.

Дендроэкологический анализ проводили по кернам и спилам (15—30 деревьев с каждой пробной площади) на высоте 1.3 м от поверхности почвы. Измерение ширины последовательных годичных колец проводили с точностью 0.01 мм на измерительном комплексе LINTAB v3.0 с пакетом программного обеспечения TSAP v3 (Frank Rinn, Германия). По стандартной методике [7, 8] для каждой пробной площади строили индексированные древесно-кольцевые хронологии.

Результаты. Выявлено два основных тренда в характеристиках древостоев снизу вверх по профилю (пр. пл. 3→ пр. пл. 1):

1) Омоложение древостоев. Возраст большинства деревьев в верхней части склонов, на границе с тундрой, составляет 20—70 лет (КОТ-1, АМ-1) (встречаются отдельные деревья возраста 220 лет), в лиственничном редколесье (КОТ-2, АМ-2) — 70—150 лет (отдельные деревья достигают возраста 250 лет) и в нижней (КОТ-3, АМ-3) — 120—250 лет (отдельные деревья достигают возраста 300 лет и более).
2) Возрастание интенсивности радиального роста. За последние 50 лет средний прирост древесины ствола деревьев составил 0.14 мм/год (КОТ-3) и 0.21 мм/год (АМ-3) в лиственничном лесу, 0.52 мм/год (КОТ-1) и 0.43 мм/год (АМ-1) — на границе с тундрой. Деревья на границе с тундрой с таким же диаметром ствола, что и в лиственничном лесу, оказались значительно моложе.

Для каждого дерева проведена реконструкция изменения радиуса стволов со временем (в календарных датах) с использованием данных по ширине годичных колец. На рис. 1 кривые представляют большинство исследованных деревьев. Анализ динамики радиального роста стволов показал, что рост и развитие древостоев в нижних точках профилей в прошлом (вторая половина XVII — XVIII в.) происходили в более суровом климате, чем климат современный (XX — начало XXI в.), в условиях которого древостои в верхних точках профилей сформировали современную границу с тундрой. Об этом свидетельствуют периоды заметного изменения скорости роста (по изменению угла наклона линейных отрезков кривых к оси абсцисс на рис. 1). Ширина годичных колец в 1660—1710 гг. (т. е. первые 20—70 лет жизни) сравнительно низкая у старых на момент наблюдения (2009 г.) деревьев, произрастающих на КОТ-2, АМ-2 и КОТ-3, АМ-3. Судя по малой ширине годичных колец, можно утверждать, что в нижней и средней частях склонов в это время были неблагоприятные условия для развития подроста и молодого древостоя (это и суровые климатические условия, и жесткая конкуренция с мохово-лишайниковым покровом). По мере взросления растения адаптировались к суровым условиям, и это отразилось на значениях радиального прироста. Так, в период 1700—1800 гг. ширина годичных колец деревьев на КОТ-2, АМ-2 и КОТ-3, АМ-3 (рис. 1) увеличилась в среднем в 2—3 раза по сравнению с предыдущим периодом. В последующие годы (1780—1915 гг.) деревья вновь сформировали очень узкие годичные кольца. Период 1900—1940 гг. характеризуется интенсивным возобновлением древостоя по всему профилю — появляется молодое поколение со сравнительно высокой интенсивностью радиального роста. Кроме того, именно в этот период начинается интенсивное продвижение лиственницы в тундру — древостой, произрастающий на пробных площадях КОТ-1 и АМ-1, начал сформировываться с 1900-х годов.

Судя по значениям радиуса ствола деревьев и средней скорости его изменения (рис. 1), условия произрастания в период с 30-х гг. XX в. до второй декады XXI в. у сравнительно молодых деревьев на КОТ-1 и АМ-1, на границе с тундрой, значительно более благоприятные, чем условия со второй половины XIX в. до второй декады XX в., в которых росли деревья соответствующего возраста в

прошлом.

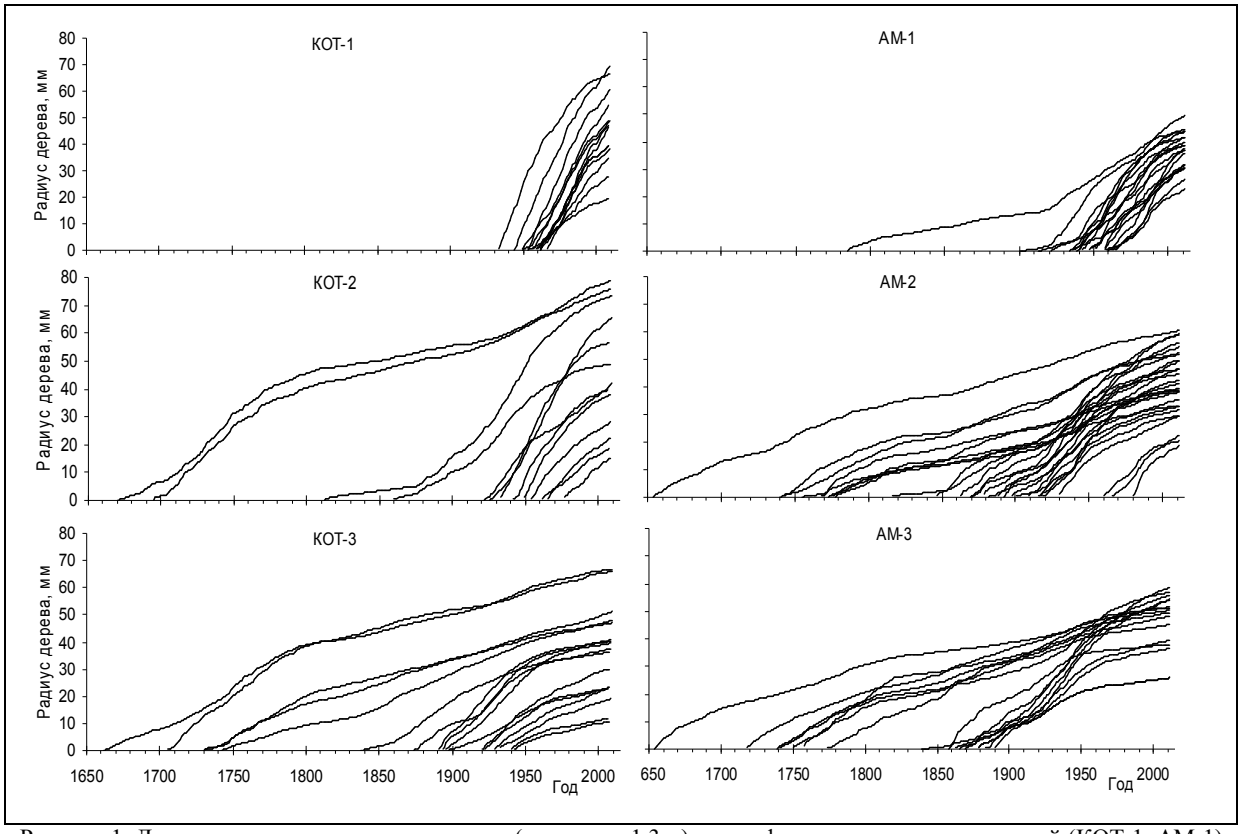


Рисунок 1. Динамика радиуса стволов деревьев (на высоте 1.3 м) по профилям: на границе с тундрой (КОТ-1, АМ-1), лиственничном редколесье (КОТ-2, АМ-2) и в лиственничном лесу (КОТ-3, АМ-7)

Период уменьшения скорости радиального роста с 1770 по 1880 гг. и период ее увеличения с 1900 по 1940 гг. синхронно отображаются на кривых всех пробных площадей. Это может быть обусловлено изменением климата на Таймыре и притаймырской территории в указанный период. Действительно, период с конца XVIII века до начала XIX века в восточной части Таймыра по результатам дендроклиматических исследований был охарактеризован как «Малый ледниковый период» [2, 3]. В то же время эти исследования выявили кратковременное потепление в середине XX века с экстремально теплым 1941 годом, что согласуется с инструментальными наблюдениями по метеостанции Хатанга. В целом XX столетие характеризуется как более теплое по сравнению с XIX в. и отличается повышенным вкладом региональных особенностей климата в общем влиянии потепления на биогеоценозы [2, 3].

При сравнении деревьев одного или близкого класса возраста, произрастающих на пробных площадях, показано, что интенсивность радиального роста деревьев на границе с тундрой существенно выше по сравнению с онтогенетически одинаковыми деревьями в нижней части профиля. Те и другие на протяжении своей жизни развивались в одном и том же климате, однако на момент наблюдения деревья на границе с тундрой имели в два раза больший диаметр. Можно предположить, что высокую интенсивность роста деревьев границе обеспечили сравнительно благоприятные гидротермические условия. По мере удаления границы леса в тундру изменяется взаимодействие древостоя с мерзлотой. В результате постепенно меняется напочвенный покров, а вслед за ним и гидротермические условия почвы, что негативно сказывается на радиальном росте деревьев. Таким образом, меняющиеся локальные условия роста деревьев при удалении границы с тундрой могут модифицировать влияние климатических факторов на радиальный прирост.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Кнорре А. А., Кирдянов А. В., Федотова Е. В., Наурзбаев М. М.* Изменчивость видового разнообразия и надземной биомассы вдоль высотного трансекта северо-западной оконечности плато Путорана // География и природные ресурсы. 2006. 3. С. 75—81.
2. *Наурзбаев М. М., Ваганов Е. А., Сидорова О. В.* Изменчивость приземной температуры воздуха на севере Евразии по данным тысячелетних древесно-кольцевых хронологий // Криосфера Земли. 2003. Т. VII. 2. С. 84—91.
3. *Сидорова О. В., Наурзбаев М. М.* Реконструкции температуры воздуха за последние 2000 лет по данным годичных колец лиственницы востока Таймыра и северо-востока Якутии // Сибирский экологический журнал. 2005. 1. С. 51—60.

4. *Хантемиров Р. М., Сурков А. Ю., Горланова Л. А.* Изменения климата и формирование возрастных поколений лиственницы на полярной границе леса на Ямале // Экология. 2008. 5. С. 323—328.
5. *Хантемиров Р. М., Шиятов С. Г.* Основные этапы развития древесной растительности на Ямале в голоцене // Экология. 1999. 3. С. 163—169.
6. *Харук В. И., Им С. Т., Рэнсон К. Дж., Наурзбаев М. М.* Временная динамика лиственницы в экотоне лесотундры // ДАН. 2004. Т. 398. 3. С. 1—5.
7. *Шиятов С. Г.* Методы дендрохронологии. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебно-методическое пособие. Красноярск: Изд-во КрасГУ, 2000. Ч. I. 80 с.
8. *Fritts H. C.* Tree-rings and climate. London; N.-Y.; San-Francisco: Acad. Press, 1976. 576 p.
9. *Kullman L.* Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the southern Swidish Scandes 1915—1975 // Acta Phytogeogr. Suec. 1979. 65: 1—21.
10. *Lloyd A. H., Fastie C. L.* Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska // Climatic change. 2002. 52: 481—509.
11. *Suarez F., Binkley D., Kaye M. W.* Expansion of forest stands into tundra in the Noatak National Preserve, northwest Alaska // Ecoscience. 1999. 6: 465—470.
12. *Payette S., Lavoie C.* The arctic tree line as a record of past and recent climatic changes // Environmental Rev. 1994. 2: 78—90.

***

УДК 630.181

ИЗУЧЕНИЕ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД ОЛЕКМИНСКОГО РАЙОНА

В. Н. СОКОРУТОВА, А. Н. НИКОЛАЕВ

Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова, Якутск, Россия

АННОТАЦИЯ
Проведены дендрохронологические исследования на территории Олекминского района Республики Саха (Якутия). В данном районе дендрохронологические исследования до настоящего времени не проводились. Построены древесно-кольцевые хронологии для основных лесообразующих пород деревьев. Сделан сравнительный анализ радиального прироста лиственницы Гмелина, сосны обыкновенной, сосны сибирской и ели сибирской.

Олекминский район — один из самых густонаселенных и больших по площади районов Республики Саха (Якутия) (рис. 1). Район обладает уникальными запасами леса: лесопокрытая площадь составляет 1,1 млн га, или 92 % всей территории. Исследования лесов региона проводились В. Н. Сукачевым, В. А. Поварницыным, Л. К. Поздняковым, В. Б. Чугуновым, И. П. Щербаковым, П. А. Тимофеевым, А. П. Исаевым и другими [5—13, 16—18]. С точки зрения дендрохронологии в настоящее время юго-западный регион изучен не был. На территории Якутии дендрохронологические работы начали вести с начала 1990-х годов, однако больше всего исследований было проведено на территории Северной и Центральной Якутии [1—4, 21].

К главным лесообразующим хвойным породам района относятся лиственница, сосна обыкновенная, ель сибирская, пихта сибирская, сосна сибирская и кедровый стланик. Из лиственных древесных пород распространены береза плосколистная, береза каменная шерстистая, береза байкальская, осина, тополь душистый и чозения.

Лиственничные леса. Лиственничные леса образованы повсеместно лиственницей Гмелина — *Larix gmelinii* и лиственницей сибирской — *L. sibirica*. Оптимальными местами для ее произрастания являются суглинистые средне- и повышенно увлажненные почвы. Лиственница произрастает и на крайне бедных каменистых почвах у верхней границы леса, повсеместно рединами или отдельными чахлыми деревцами в подгольцовой зоне вместе с зарослями кедрового стланика или непосредственно под ними.

Сосновые леса. В юго-западных и приленских районах сосняки встречаются не только на песчаных и супесчаных почвах, но также и на щебнистых и каменисто-суглинистых. Сосняки из группы сухих, или толокнянковых, занимают вершины увалов с относительно небольшой площадью, плоские или слабопокатые к разным сторонам света, склоны увалов и коренных берегов рек южной экспозиции и различной крутизны — и иногда песчаных релок в крупных долинах рек. Почвы в большинстве случаев слабо оподзоленные, песчаные и супесчаные, несколько реже — каменисто-суглинистые, свежие, временами суховатые, увлажняющиеся осадками.

Еловые леса. Ельники образованы в подавляющем большинстве елью сибирской — Picea obovata. Ельники приурочены к высоким пойменным террасам долин крупных рек: Лены, Олекмы, обычно к участкам, вышедшим из зоны регулярного затопления, затопляемым изредка, на некоторое время, или не затопляемым вообще. Почвы под долинными ельниками — молодые, нейтральные, лесные на слоистом

суглинисто-супесчаном речном аллювии; на более старых участках такие почвы могут быть слабо оподзоленными. Важно отметить, что почвы под ельниками всегда рыхлые, хорошо аэрируемые и увлажненные в степени от свежих до сырых.

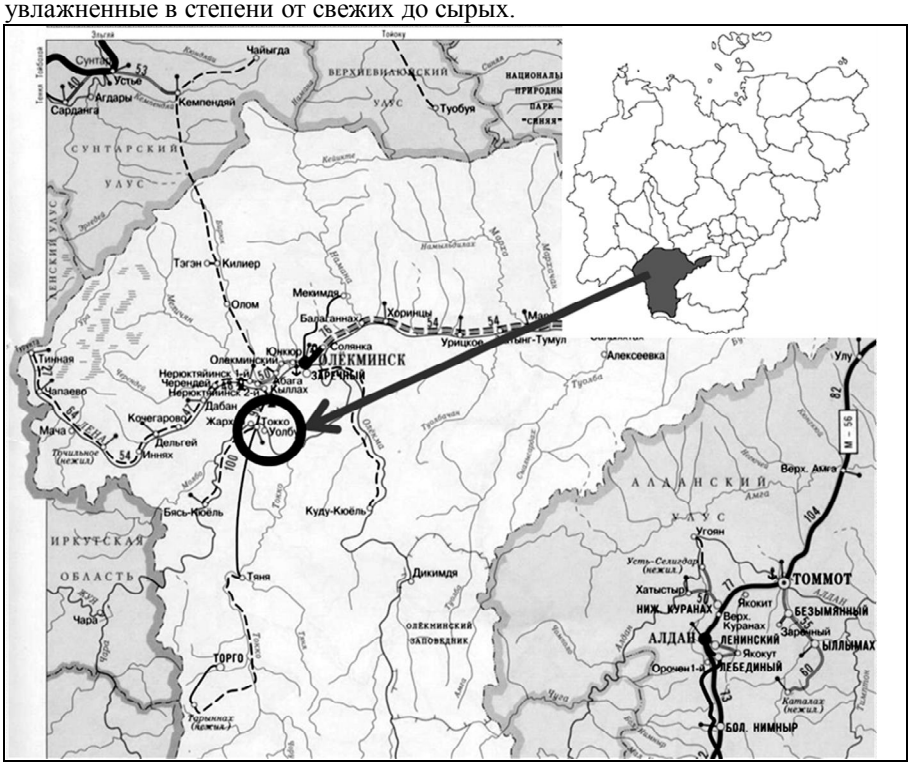


Рисунок 1. Район исследований. Олекминский район Республики Саха (Якутия). Круг обозначает место сбора дендрохронологического материала

Кедровые леса. Образованные кедром сибирским — Pinus sibirica леса в Якутии довольно редки, они занимают 0,25 % лесопокрытой площади в юго-западных приленских районах и 0,12 % в лесах Южной Якутии. Значительно чаще кедр сибирский встречается не в кедрачах, т. е. древостоях с его преобладанием в составе, а в листвягах, в примеси к ним, от единичной до 0,2—0,3 состава. В древостоях всегда есть примесь лиственницы, а в составе подроста она отсутствует или обнаруживается единично. Такие участки приурочены главным образом к склонам и полого-покатым вершинам увалов и хребтиков в предгорьях, с высотами 350—700 м.

Для детального изучения роли микроклиматических условий в радиальном приросте лесообразующих пород были взяты образцы — керны древесины из 3 участков лиственничников, в 3 типах сосняков, ельнике и кедровом лесу. Сборы образцов кернов проводились по общепринятой методике на высоте 1,3 м от поверхности земли [14—15]. Для построения хронологий отбирались старовозрастные и средневозрастные деревья.

Измерения ширины годичных колец сделаны на полуавтоматической установке LINTAB V-3.0. [22]. Посредством сочетания кросс-корреляционного анализа [19] и графической перекрестной датировки определялись относительная или абсолютная даты индивидуальных серий. Древесно-кольцевые хронологии были построены в специализированном пакете дендрохронологических исследований DPL-04 [20], графическая перекрестная датировка — в программном пакете TSAP-V3.5 [22]. Построенные древесно-кольцевые хронологии полностью отвечают общепринятым в дендроклиматическом анализе требованиям.

Нами был проведен корреляционный анализ древесно-кольцевых хронологий по всем четырем породам деревьев (табл. 1). Выявлена тесная корреляционная связь между участками лиственницы 1 и 3 и низкая связь с участком 2. Видимо, сказываются различия условий произрастания деревьев. Такая же связь наблюдается и на участках по сосне. Между радиальным приростом сосны и лиственницы, которые произрастают рядом в сходных условиях, наблюдается значимая корреляционная связь.

Таблица 1. Корреляция между древесно-кольцевыми хронологиями

Участок	Листв1	Листв2	Листв3	Сосна1	Сосна2	Сосна3	Кедр	Ель
Листв1	1,00	0,29	0,63	0,57	0,23	0,29	0,29	-0,59
Листв2	0,29	1,00	0,26	0,32	0,73	0,25	-0,19	-0,14
Листв3	0,63	0,26	1,00	0,65	0,37	0,63	0,18	-0,36
Сосна1	0,57	0,32	0,65	1,00	0,41	0,64	0,13	-0,48
Сосна2	0,23	0,73	0,37	0,41	1,00	0,45	-0,04	-0,03
Сосна3	0,29	0,25	0,63	0,64	0,45	1,00	-0,01	-0,10
Кедр	0,29	-0,19	0,18	0,13	-0,04	-0,01	1,00	-0,24
Ель	-0,59	-0,14	-0,36	-0,48	-0,03	-0,10	-0,24	1,00

Годичный радиальный прирост кедра и ели не коррелирует не только между собой, но и с другими

породами деревьев. Это указывает на значимое отличие роста и развития этих пород. Известно, что еловые леса в условиях криолитозоны произрастают на участках с хорошо прогреваемой, увлажненной и плодородной почвой. Сосна сибирская также является типичным мезофитом, предпочитая супесчаные и суглинистые почвы, богатые гумусом, но может произрастать и на песчаных, каменистых почвах и даже сфагновых болотах. Однако дерево не любит холодные почвы, предпочитая наиболее «теплые» и дренированные участки.

Корреляционный анализ древесно-кольцевых хронологий показал, что есть видовая связь между отдельными породами деревьев. Несмотря на это, условия произрастания оказывают значимое воздействие на рост древесных пород. Между лиственницей и сосной, произрастающими рядом в смешанном лесу, корреляционная связь выше, чем между деревьями одной породы, произрастающими на разных участках или в разных условиях.

Сосна сибирская (кедр) показала отличный от других пород деревьев ход радиального прироста. Данный факт подтверждается низкой корреляцией древесно-кольцевой хронологии кедра с древесно-кольцевыми хронологиями других пород деревьев. Радиальный прирост ели сибирской показывает отрицательную корреляционную связь со всеми другими хвойными породами. Причиной этого могут быть значимые отличия условий произрастания ели.

Нами проведен статистический анализ по лиственнице и сосне. Были исследованы средняя и максимальная ширина колец, межсериальный коэффициент корреляции, чувствительность древесно-кольцевых хронологий и автокорреляция 1-го порядка. Статистический анализ показал, что древесно-кольцевые хронологии лиственницы и сосны можно использовать в дальнейшей работе — при анализе влияния климатических факторов на радиальный прирост деревьев, при изучении влияния различных экологических факторов и т. д. По ели и кедру мы не смогли провести подобный анализ и получить статистически достоверные данные, так как количество образцов было недостаточным для продолжения научных исследований по изучению влияния внешних факторов на ход радиального прироста деревьев.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ваганов Е. А., Шиятов С. Г., Мазепа В. С.* Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
2. *Наурзбаев М. М., Ваганов Е. А., Сидорова О. В.* Изменчивость приземной температуры воздуха на севере Евразии по данным тысячелетних древесно-кольцевых хронологий // Криосфера Земли. 2003. Т. VII. № 2. С. 84—91.
3. *Николаев А. Н.* Влияние климата на пространственно-временную изменчивость радиального прироста хвойных в Северной и Центральной Якутии / Автореферат. Красноярск, 1999. 23 с.
4. *Николаев А. Н., Исаев А. П., Федоров П. П.* Радиальный прирост лиственницы и сосны в Центральной Якутии в связи с изменением климата за последние 120 лет // Экология. 2011. № 4. С. 243—250.
5. *Поварницын В. А.* Леса Лено-Алданского водораздела на Саныяхтатской тропе // Труды СОПС АН СССР: Лесные ресурсы Якутии. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. Вып. 3. С. 103—119.
6. *Поздняков Л. К.* Леса Якутской АССР. Леса СССР. Т. IV. М.: Наука, 1969. С. 469—537.
7. *Поздняков Л. К.* Даурская лиственница. М.: Наука, 1975. 312 с.
8. *Поздняков Л. К.* Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука, 1986. 201 с.
9. *Сукачев В. Н.* Растительность верхней части бассейна р. Тунгир Олекминского округа Якутской области (фитосоциологический очерк) // Тр. Амурской экспедиции: бот. исследования. СПб, 1912. Т. 18. 286 с.
10. *Тимофеев П. А.* Леса Якутии. Якутск: Кн. изд-во, 1980. 150 с.
11. *Тимофеев П. А.* Леса Якутии: состав, ресурсы, использование и охрана. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 194 с.
12. *Тимофеев П. А., Исаев А. П., Щербаков И. П., Шурдук И. Ф., Волотовский К. А., Бойченко А. М., Медведева Н. С., Михалева Л. Г., Ситников Н. М.* Леса среднетаежной подзоны Якутии. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 1994. 140 с.
13. *Чугунов Б. В.* Возобновление леса Юго-Западной Якутии // Материалы о лесах Якутии. Тр. Института биологии ЯФ СО АН СССР. Якутск: Якут. кн. изд-во, 1961. Вып. 7. С. 260—323.
14. *Шиятов С. Г.* Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
15. *Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазепа В. С., Наурзбаев М. М., Хантемиров Р. М.* Методы дендрохронологии. Ч. 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебн. методич. пособие. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
16. *Щербаков И. П.* Лесной покров Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1975. 344 с.
17. *Щербаков И. П., Михалева В. М., Чугунова Р. В., Карпель Б. А.* Формирование растительного покрова в связи с рубками в лесах Юго-Западной Якутии. Новосибирск: Наука, 1977. 296 с.
18. *Щербаков И. П., Чугунова Р. В.* Леса юго-западных приленских районов Якутии и меры содействия лесовозобновлению на лесосеках и гарях // Материалы о лесах Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 5—161.
19. *Holmes R. L.* Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-ring Bulletin. 1983. Vol. 44. P. 69—75.
20. *Holmes R. L.* Dendrochronology program library — users manual. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona USA Updated September 2004. Электронная версия.
21. *Hughes M. K., Vaganov E. A., Shiyatov S. G., Touchan R., Funkhuoser G.* Twentieth-century summer warmth in nothern Yakutia in a 600-year context // The Holocene. 1999. Vol. 9. P. 629—634.
22. *Rinn F.* TSAP version 3.5. Referense Manual. Computer program for tree ring analysis and presentation. Frank Rinn,

Heidelberg, Germany, 1996. 264 p.

***

УДК 614.841.2:630*114.351:631.41:631.46

ВЛИЯНИЕ НАГРЕВАНИЯ НА ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА И МИКРОБНУЮ АКТИВНОСТЬ ОРГАНИЧЕСКИХ ГОРИЗОНТОВ КРИОГЕННЫХ ПОЧВ

И. В. ТОКАРЕВА, О. В. МАСЯГИНА, А. С. ПРОКУШКИН

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Установлено, что термическое воздействие на органическое вещество подстилок при низовых пожарах вызывает краткосрочное повышение эмиссий CO_2 с поверхности почвы в постпирогенных сообществах за счет деструкции пула органических соединений. В условиях высокоинтенсивных пожаров и в долгосрочной перспективе (> 1 мес. после пожара) термическое воздействие на органические горизонты лиственничных лесов криолитозоны будет определять уменьшение эмиссий CO_2 на свежих гарях по сравнению с интактными древостоями.

Пожары являются непременным атрибутом функционирования лиственничных биогеоценозов криолитозоны Средней Сибири. Как правило, здесь преобладают низовые пожары, различающиеся по силе и продолжительности [1, 3, 6]. Ежегодная площадь пожаров может составлять более 1 % от общего распространения лиственничных биогеоценозов [2, 3, 6]. Пожары являются основным фактором, определяющим количественные и качественные характеристики почвенного органического вещества, ведут к значительному изъятию углерода из экосистемы. Потери углерода происходят не только в момент самого пожара, но и продолжаются во время восстановления экосистемы. Целью данной работы было оценить в лабораторных условиях влияние пирогенного фактора различной интенсивности на следующие параметры органического вещества лесных подстилок основных типов лиственничных биогеоценозов криолитозоны Средней Сибири:

1) физико-химические свойства (кислотность, удельная электропроводность, содержание водорастворимого органического углерода);
2) биологическую активность (базальное и субстрат-индуцированное дыхание микроорганизмов).

Исследования проводились на базе Эвенкийского ОЭП ИЛ СО РАН (п. Тура) в Центральной Эвенкии, на пробных площадях, находящихся в низовьях р. Кочечум — правого притока р. Нижняя Тунгуска в подзоне северной тайги. Объектами изучения были подстилки, отобранные в лиственничниках багульниково-брусничном зеленомошном (ПП1, «холодный») и бруснично-голубичном зеленомошно-лишайниковом (ПП2, «теплый»). Исследуемые лиственничники отличались между собой по температурным параметрам почвы (в связи с этим они и были выделены как холодный и теплый варианты) и, как следствие, лесоводственно-таксационным характеристикам, биологическому разнообразию напочвенного покрова и толщине подстилки.

В лабораторных условиях полученный материал подстилок нагревали при температурах 200, 300 и 400 °С в муфельной печи в фарфоровых чашках в течение 3 ч. Навески (50 г) исходных, а также подвергшихся нагреву подстилок помещали в конические колбы объемом 300 $см^3$. Далее материал в колбах инокулировали (из расчета 1 г инокулята на 50 г подстилки) и затем доводили дистиллированной водой до 60 % от полной влагоемкости. Инкубирование проводили в термостате при температуре 22 °С в течение 60 суток в темноте. В течение периода инкубации на 1, 3, 7, 15, 30 и 60-е сутки из каждой колбы отбирали образцы подстилки массой 1.5 г (для оценки биологической активности) и 5 г (для изучения физико-химических свойств). Измеряли следующие параметры:

- Кислотность и удельную электропроводность (на иономере-кондуктометре Анион-7051 Инфраспак-Аналит, г. Новосибирск);
- Концентрацию водоэкстрагируемого органического углерода (ВЭОУ) в водной вытяжке (экспозиция в течение 24 ч) после фильтрации (0.45 мкм, Millipore, Ирландия) — мокрым сжиганием по методу Тюрина;
- Базальное дыхание путем инкубирования 0.5 г подстилки в течение 24 ч в герметично закрытых флаконах объемом 250 мл. В начале и конце инкубации определяли концентрацию углекислоты во флаконе при помощи газового хроматографа Agilent 6890N (Hewlet-Packard, США) на базе центра коллективного пользования Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН;
- Субстрат-индуцированное дыхание (СИД) микрофлоры — через 3 ч после добавления глюкозо-минеральной смеси аналогично определению базального дыхания.

Анализ интактных подстилок двух исследованных типов леса показал, что они не различаются по содержанию углерода и биологической активности — базальное дыхание у инокулированных подстилок

в среднем составило около 0.14 ± 0.02 мг CO_2/г в час, а величина СИД — около 0.13 ± 0.02 мг CO_2/г в час, однако значение C/N в «теплом» варианте уже по сравнению с «холодным», что свидетельствует о большей степени разложения этих подстилок. Изучение термоустойчивости подстилок при нагревании до 550 °C показало, что в «холодном» варианте подстилки уже при температуре 200 °C теряли до 70 % своей массы, в то время как образцы из «теплого» бруснично-голубичного зеленомошно-лишайникового лиственничника — около 30 %, что связано с разрушением целлюлозы и гемицеллюлоз [4]. Для подстилок склона северной экспозиции характерно два четких максимума потерь массы при температуре 200 и 400 °C, а в «теплом» варианте пик потери массы наблюдался в диапазоне 250—350 °C. Полученные результаты свидетельствуют о преобладании терморезистентных органических соединений (например, лигнина) в подстилках лиственничника бруснично-голубичного зеленомошно-лишайникового (ПП2), что согласуется с данными о преобладании сосудистых растений в составе насаждения.

При максимальной температуре нагревания в нашей работе (400 °C) потеря массы подстилок достигала 79 % на ПП1 и 49 % на ПП2.

В результате нагревания кислотность остаточного вещества подстилок существенно снижалась, переходя в щелочную область (pH > 8) в обоих вариантах. При температуре 200 °C происходит 5—8-кратное увеличение ионной активности экстрактов всех типов подстилок по сравнению с интактными образцами подстилок, что говорит об образовании оксидов, гидроксидов и карбонатов калия и кальция при пиролизе органического вещества почв.

Изначальное содержание ВЭОУ в подстилках лиственничника багульниково-бруснично зеленомошного («холодный» вариант) составило 1.2 мг C/г, а в лиственничнике бруснично-голубичном зеленомошно-лишайниковом («теплый» вариант) — почти в 2 раза больше, 2.1 мг C/г. Значительные различия выявлены между подстилками этих типов леса и в поведении ВЭОУ в ответ на нагревание. В подстилках «теплого» варианта после воздействия температуры 200 °C обнаружено увеличение содержания ВЭОУ в 1.5 раза (с 2.1 до 3.1 мг C/г), тогда как для «холодного» достоверного эффекта на концентрацию ВЭОУ не отмечено [5]. При максимальном температурном воздействии (400 °C) в остаточном веществе подстилок обоих типов леса происходило снижение содержания ВЭОУ в 6—12 раз по сравнению с его исходной концентрацией в интактных образцах.

Величина СИД в опытных подстилках, подвергшихся термодеструкции, превышала таковую в интактных подстилках в 1.5—4.5 раза в обоих типах леса. Обнаруженное увеличение СИД в опытных подстилках объясняется кратковременным стимулирующим эффектом (прайминг-эффект) при добавлении легкоусваиваемых органических веществ в виде глюкозо-минеральной смеси.

В ходе инкубации подстилки, предполагающей изучение послепожарного восстановления, было выявлено снижение содержания ВЭОУ за счет его потребления микроорганизмами как основного питательного субстрата. В целом к 60-му дню инкубации его содержание снизилось в 3—10 раз (рис. 1).

Исследование микробной активности на примере базального дыхания выявило резкое увеличение активности микробиоты подстилок обоих типов леса в первые дни инкубации как у интактных образцов, так и у подвергнутых нагреванию (рис. 1). Можно предположить, что в термически обработанных подстилках поступление с золой минеральных питательных элементов, увеличение pH и образование низкомолекулярных лабильных органических соединений стимулировали рост микрофлоры.

Наличие субстрата, образуемого при температурном воздействии, и рост базального дыхания предполагают моментальное увеличение послепожарных эмиссий CO_2 в естественных условиях. Вместе с тем на гарях процесс восстановления микробного сообщества при реколонизации субстрата после температурного воздействия может быть растянут во времени, что определяется скоростью заселения микрофлоры. При максимальном температурном воздействии в 400 °C небольшая эмиссия наблюдалась лишь у подстилок на ПП2, что, вероятно, свидетельствует об образовании лабильного углерода из термоустойчивых гумусовых соединений. Для подстилок «холодного» варианта в течение первых двух недель инкубации наблюдался процесс поглощения атмосферного CO_2, причем максимальная скорость в первые сутки эксперимента достигала 0.03 мг CO_2/г в час. Природа данного явления связана, вероятно, не с микробиологической активностью, а с новообразованием вторичных карбонатов в присутствии оксидов, гидроксидов щелочных и щелочноземельных металлов озоленного материала подстилок. К концу инкубации подстилки после термовоздействия в 400 °C в лиственничнике багульниково-брусничном зеленомошном (ПП1) содержание карбонатов достигло 6 %, а в ПП2 их было в 2 раза меньше (около 3 %). Данный факт может иметь важное значение при оценке пожарных и особенно послепожарных эмиссионных потоков CO_2 в бореальной зоне Сибири. То есть помимо потерь углерода, вызванных пожарами, на свежих гарях может наблюдаться и обратный процесс — поглощение CO_2 из атмосферы за счет новообразования вторичных карбонатов.

На 7—14 день инкубирования базальное дыхание существенно снижалось (30—40 % от максимума). Данный факт указывает на исчерпание доступного для почвенных микробов субстрата, что подтверждается уменьшением содержания ВЭОУ. При этом величины эмиссий на каждый день измерений CO_2 закономерно убывают в ряду интактные подстилки — подстилки, подвергшиеся

температурному воздействию 200, 300 и 400 °С, что также соответствует динамике концентраций ВЭОУ в этих образцах. Данный факт свидетельствует, с одной стороны, о различной доступности остаточного ОВ подстилок с вариантами температурного воздействия, с другой — об установлении равновесного состояния микробного сообщества, а именно о постоянных скоростях деструкции ОВ и формирования пула ВЭОУ, а также его минерализации до CO_2.

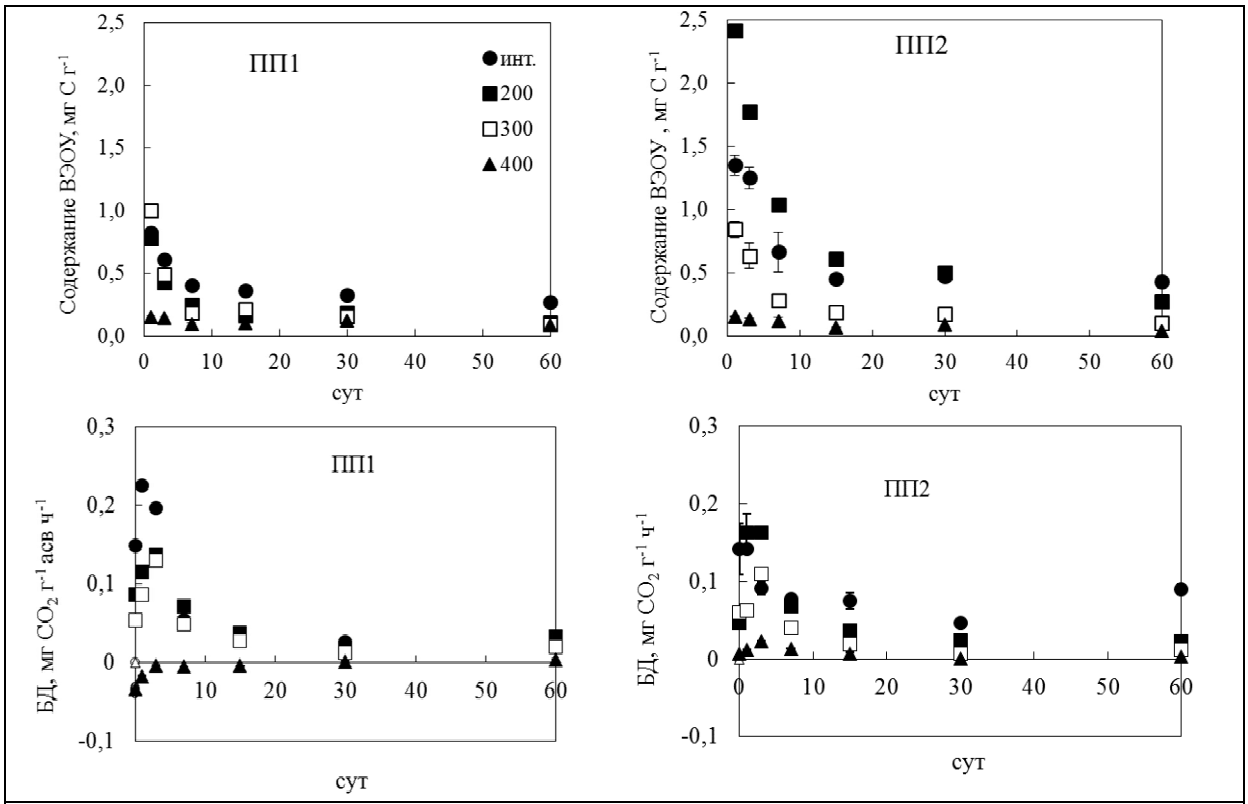


Рисунок 1. Изменение содержания водоэкстрагируемого органического углерода и базального дыхания в интактных, а также подверженных термодеструкции подстилках в течение инкубации

Проведенные исследования позволяют сделать следующие выводы:

- В условиях криолитозоны физико-химические свойства вещества, аккумулируемого в органических горизонтах почв, определяются теплообеспеченностью склонов, на которых происходит развитие древостоев. Так, в более прогреваемых местообитаниях ОВ подстилок характеризуется большей гумификацией и, соответственно, большей термоустойчивостью.
- Высокие температуры, имитирующие влияние пожаров разной интенсивности, вызывают изменения физико-химических свойств подстилок вследствие минерализации ОВ и высвобождения электролитов.
- Образование значительного пула подвижных органических соединений за счет разрушения биополимеров, наблюдаемое в диапазоне 200—300 °С, может вызывать краткосрочное повышение эмиссий CO_2 в постпирогенных сообществах за счет микробиологической деструкции.
- В условиях высоких температур (> 400 °С) и/или высокоинтенсивных пожаров со значительной минерализацией подстилок, а также в долгосрочной перспективе (> 1 мес. после пожара) пирогенное воздействие на органические горизонты лиственничных лесов криолитозоны определяет уменьшение эмиссий CO_2 на свежих гарях по сравнению с не пройденными огнем участками леса.
- В отдельных случаях может наблюдаться поглощение атмосферного CO_2 почвами вследствие реакции с оксидами щелочных и щелочноземельных металлов, образованных при полной минерализации ОВ подстилок.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Абаимов А. П., Прокушкин С. Г., Суховольский В. Г., Овчинникова Т. М.* Оценка и прогноз послепожарного состояния лиственницы Гмелина на мерзлотных почвах Средней Сибири // Лесоведение. 2004. № 2. С. 3—11.
2. *Конард С. Г., Иванова Г. А.* Дифференцированный подход к количественной оценке эмиссии углерода при лесных пожарах // Лесоведение. 1998. № 3. С. 28–35.
3. *Харук В. И., Двинская М. Л., Рэнсон К. Дж.* Пространственно-временная динамика пожаров в лиственничных лесах северной тайги средней Сибири // Экология. 2005. № 5. С. 1—10.

4. *Fernandez I., Cabaneiro A., Carballas T.* Organic matter changes immediately after a wildfire in an Atlantic forest soil and comparison with laboratory soil heating // Soil Biol. Biochem. 1997. V. 29. № 1. P. 1—11.
5. *Prokushkin A. S., Tokareva I. V.* The influence of heating on organic matter of forest litters and soils under experimental conditions // Eurasian Soil Science. 2007. V. 40. № 6. P. 628—635.
6. *Sofronov M. A., Volokitina A. V., Shvidenko A. Z., Kajimoto T.* On area burnt by wild fires in the northern part of Central Siberia // Proc. of the 6th Symp. on the Joint Siberian Permafrost Studies between Japan and Russia in 1997. Tsukuba: NIES, 1998. P. 139—146.

***

УДК 630*181.351

ТРАНСФОРМАЦИЯ ПОЧВЕННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ РЕЖИМА ВЕЧНОЙ МЕРЗЛОТЫ НА ПРИМЕРЕ ЭКОТОНА ЛЕСОТУНДРЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

О. Б. ШИБИСТОВА[1], Г. А. ГУГГЕНБЕРГЕР[2], Д. БАЛДОК[3]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Институт почвоведения Университета им. Лейбница, Ганновер, Германия
[3] Государственное объединение научных и прикладных исследований, Аделаида, Австралия

АННОТАЦИЯ
Исследовались запасы органического вещества и степень его трансфрмации в почвах экотона лесотундры, отличающихся по мощности деятельного горизонта. Методами ядерно-магнитного резонанса и химического окисления показано, что степень биодеградации лигнина зависит от гидротермического режима почв.

Вечная мерзлота — один из основных факторов, контролирующих углеродный обмен в бореальных и субарктических экосистемах. Режим вечной мерзлоты определяет абиотические условия, в которых происходят процессы микробной декомпозиции, и тем самым опосредованно воздействует на интенсивность трансформации органического вещества в почве.

Исследования выполнены на территории небольшого (площадью 0.46 км^2) водосборного бассейна р. Малая Гравийка, расположенного на левом берегу р. Енисей в 10 км к северу от г. Игарки Красноярского края (67°29.90’ с. ш., 86°25.26’ в. д.) в пределах экотона лесотундры. По данным Игарской метеостанции, средние годовые температуры воздуха составляют -7.4 °С, годовая сумма осадков — 510 мм, причем примерно половина из них приходится на летние и раннеосенние месяцы. Материнские породы в районе исследования представлены четвертичными отложениями Каргинского межледниковья и Зырянской ледниковой эпохи. На равнинной части водосбора расположены верховые болота, образовавшиеся на озерных отложениях в период голоцена. Вечная мерзлота отличается относительно высокими температурами, от -0.5 до -1.0 °С, что может свидетельствовать о ее реликтовом характере [1].

Ландшафт водосборного бассейна мозаичен. В восточной части экотона преобладают верховые болота и термокарстовые озера различного возраста и площади (от нескольких квадратных метров до 5000 м^2) с ярко выраженной береговой эрозией. Почвы экотона неоднородны по степени дренированности, гидротермическому режиму и мощности органического горизонта. Мощность сезонно-талого горизонта почв на территории водосбора варьирует в зависимости от расположения и экспозиции, что позволило выделить три основных экспериментальных участка, различающихся по режиму залегания вечной мерзлоты: (1) хорошо дренированные почвы южной и юго-западной экспозиции с мощным деятельным слоем (> 2 м), (2) почвы северных и северо-восточных склонов с ограниченным дренажем и глубиной залегания мерзлотного слоя от 60 до 90 см, (3) органические почвы заболоченных равнинных участков с малой мощностью сезонно-талого слоя (30—60 см).

Южные и юго-восточные склоны характеризуются густой (проекция кроны > 50 %) лесной растительностью с доминированием лиственных пород, в то время как в составе фитоценозов склонов северной экспозиции преобладают хвойные насаждения значительно меньшей густоты (проекция кроны < 25 %). Запасы древесной биомассы в целом невысоки: средний диаметр составляет 6.5 см (Fuchs et al., 2009). Растительная ассоциация на органических почвах заболоченных равнинных участков с малой мощностью сезонно-талого слоя относится к плоскобугристым тундровым сообществам (ерник кустарничково-политрихово-лишайниковый).

Почвы северной и южной экспозиции различались по гидротермическому режиму и были классифицированы как Haplic Cryosol и Haplic Cambisol соответственно. Почвы экспериментального участка, расположенного в пределах ассоциации ерника кустарничково-политрихово-лишайникового, были представлены типичными для тундровых сообществ Histic Cryosol. Близкое залегание вечной мерзлоты, повышенная влажность и, как следствие, вызванная анаэробными условиями сниженная

скорость трансформации органического вещества отразились в аккумуляции торфов под толщей подушки, состоящей из живых и отмерших мхов. Запасы органического углерода и общего азота в генетических горизонтах почв характеризовались высокой пространственной вариабельностью и в существенной степени зависели от мощности деятельного горизонта, снижаясь с ростом границы залегания подстилающей мерзлоты.

Лигнин — один из основных компонентов органического вещества почвы, в значительной степени влияющий на величину его запасов и скорость оборота. Количество лигнина и степень его трансформации в почвах оценивали с помощью метода химического окисления в щелочной среде в присутствии оксида меди с последующим анализом конечных продуктов посредством газовой хроматографии. Степень трансформации лигнина была значительно выше в минеральных горизонтах почв, расположенных на участках южных экспозиций с отсутствием вечной мерзлоты, по сравнению с мерзлотными почвами. Почвы северных и северо-восточных экспозиций с малой мощностью деятельного горизонта характеризовались монотонным распределением суммы однокольцевых фенольных компонентов (VSC): C — ванилинового, S — сирингилового и C — циннамилового рядов по глубине почвенного профиля, что свидетельствовало о слабой степени биодеградации лигнина. Подтверждением этому служило и относительно постоянное соотношение кислотных и альдегидных групп ванилиновых единиц**.** Напротив, снижение суммы VSC и рост соотношения кислотных и альдегидных ванилиновых групп с глубиной в почвах склонов южной и юго-западной экспозиции с мощностью сезонно-талого слоя более 2 метров доказывали более высокую степень деградации лигнина. В условиях временной дренированности и, как следствие, повышенной аэрированности поверхностных горизонтов почв заболоченных участков была отмечена значительная степень деградации лигнина, что подтверждалось как высокими значениями соотношения кислотных и альдегидных ванилиновых групп, так и большой долей алифатических соединений в спектре, полученном методом ядерного резонанса.

Сравнение профилей жирных кислот микробных клеточных стенок показало, что в почвах южных склонов и дренированных горизонтах заболоченных участков пропорция грибов, ответственных за трансформацию лигнина, в составе микробной популяции была выше по сравнению с анаэробными почвами, расположенными на северных склонах в присутствии вечной мерзлоты.

Работа выполнена при поддержке гранта Правительства РФ № 14.B25.31.0031.

1. *Rodionow A., Flessa H., Grabe M., , Kazansky O. A., Shibistova O., Guggenberger G. //* Organic carbon and total nitrogen variability in permafrost-affected soils in a forest tundra ecotone // European Journal of Soil Science. 2007. 58. P. 1260—1272.
2. *Fuchs H., Magdon P., Kleinn Ch., Flessa H.* Estimating aboveground carbon in a catchment of the Siberian forest tundra: Combining satellite imagery and field inventory // Remote Sensing of Environment. 2009. 113. P. 518—531.

***

УДК 630*

PREDICTIONS OF CARBON AND OXYGEN ISOTOPE RATIOS IN TREE WOOD AND CELLULOSE FROM ECO-PHYSIOLOGICAL MODELS

O. V. CHURAKOVA (SIDOROVA)[1, 2, 3], A. V. SHASHKIN[3], R. SIEGWOLF[2], E. A. VAGANOV[4], C. BIGLER[1]

[1] ETH Zurich, Switzerland
[2] Paul Scherrer Institute, Switzerland
[3] V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
[4] Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia

АННОТАЦИЯ
На примере хронологий, полученных по ширине годичных колец деревьев и соотношению стабильных изотопов углерода и кислорода в древесине и целлюлозе лиственниц Каяндера (*Larix cajanderi* Мауг), произрастающих на северо-востоке Якутии, применены различные эко-физиологические модели с целью выявления ключевых механизмов, оказывающих влияние на лесные экосистемы под воздействием изменения климата.

Forests are of great ecological, economic and social importance worldwide. In many regions they are seriously endangered by water deficit during summer droughts due to an increasing temperature and shortage of precipitation [IPCC 2007, CH 2011]. The full consequences of rapid climatic changes for global ecosystems are not well understood and research on the underlying processes is therefore necessary. Thus the need for the analysis of plants response to extreme climatic events in the past is key to understanding and predicting the consequences of anticipated environmental changes in the future.

Stable isotopes in tree-rings are widely used for the reconstruction of environmental conditions, but more information could be extracted when using mechanistic models for their interpretation. The goal of this work is to compare the spatial response and adaptation patterns of conifer trees to drought conditions under recent climatic changes in Siberian, subalpine and alpine forest ecosystems with different eco-physiological models. This comparison will help to reveal the adaptation and survival potential of these ecosystems exposed to drought stress.

Based on a biochemical model of photosynthesis and modified model of stomatal conductance our work provides intra-annual dynamics of ^{13}C and ^{12}C content in photoassimilates and isotope composition in tree-rings depending on climatic factors. Here, we consider only one example based on tree-ring width and stable carbon and oxygen isotope data sets, which were obtained for the northeastern Yakutia site for the period from 1945 to 2000.

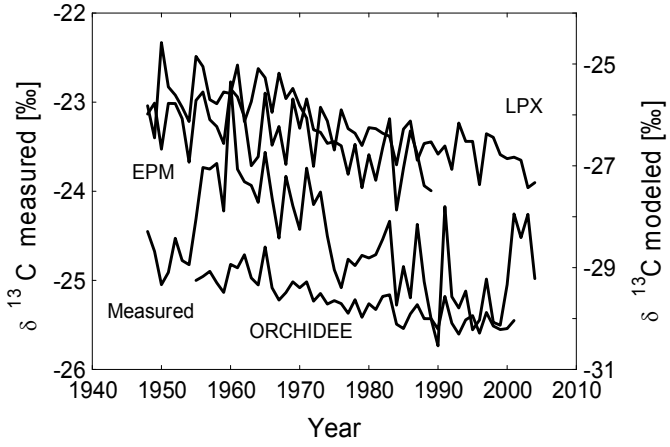


Figure 1. Measured and modeled carbon isotope ratios

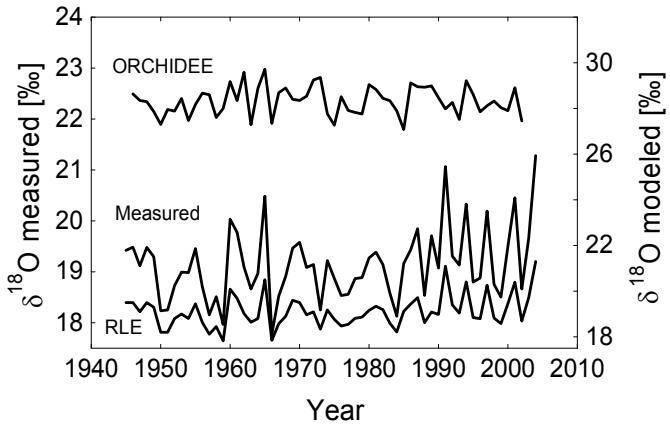


Figure 2. Measured and modeled oxygen isotope ratios

Predictions of carbon isotope ratios from eco-physiological model (EPM) [3], ORCHIDEE [6] and LPX [4] models were consistent with measured data (Fig. 1).

The mechanistic oxygen model [5] allowed the prediction of humidity and source water enrichment as well as oxygen isotope effects associated with leaf water enrichment (Fig. 2).

With the validated models various scenarios of tree responses to climatic variations on different spatial scales were simulated. Particularly interesting are discrepancies between modeled and measured isotope patterns and chronologies. These deviations show the gap between theoretical assumptions and reality, allowing further improvements. Our research will enhance our understanding of tree radial growth response to climate variations and promote more realistic predictions of possible vegetation shifts in forest ecosystems. Thus we will gain deepened insights into tree response to spatial — and temporary climatic and environmental changes strengthening our scientific understanding supporting the socio-economic assessment of the risk of human-induced climate change.

This work was supported by Marie Curie Fellowships (EU-ISOTREC 235122; 909122) and SNSF Marie-Heim Voegtlin grant (PMPDP2_145507) awarded to Olga Sidorova.

1. *CH 2011* Swiss Climate Change Scenarios. In. C2SM, MeteoSwiss, ETH, NCCR Climate, and OcCC. 2007. P. 88.
2. *IPCC* report. 4th Assessment report Intergovernmental panel on climate change. In. P. 434—497.
3. *Hemming D., Fritts H. C., Leavit, S. W., Long A., Shashkin A.* Modelling of tree ring ^{13}C, 2001. Dendrochronologia, 19: 23—38.
4. *Spahni R., Joos F., Stocker B. D., et al.* Transient simulations of the carbon and nitrogen dynamics in northern peatlands: from the Last Glacial Maximum to the 21st century // Climate of the Past, 2013. 9: 1287—1308.
5. *Roden J. S., Guanghui L., Ehleringer J. R.* (2000). A mechanistic model for interpretation of hydrogen and oxygen isotope ratios in tree-ring cellulose // Geochimica et Cosmochimica Acta. Vol. 64. No. 1. P. 21—35.
6. *Risi C., Bony S., Vimeux F., Jouzel J.* (2010) / Water stable isotopes in the LMDZ4 general circulation model: Model evaluation for present day and past climates and applications to climatic interpretation of tropical isotopic records, J. Geophys. Res. 115. D 12118. DOI: 10.1029/2009JD013255.

***

EFFECT OF N FERTILIZATION AND ROOT CUT TREATMENT ON SOIL RESPIRATION IN A *LARIX GMELINII* FOREST NEAR TURA TOWN

T. MORISHITA[1], Y. MATSUURA[2], T. KAJIMOTO[2], A. OSAWA[3], O. A. ZYRYANOVA[4], A. S. PROKUSHKIN[4]

[1] Shikoku Research Center, Forest Products Research Institute, Kochi, Japan
[2] Forest Products Research Institute, Ibaraki, Japan
[3] Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kyoto, Japan
[4] V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

SUMMARY
To separate soil respiration (SR) to microbial and root component in related to N input difference, we established trenching plot, and measured SR at N fertilization plots (urea of 60 kg N ha^{-1} y^{-1}) and controls in a larch forest in central Siberia. Soil temperature and moisture were not different among the plots. In contrast, SR (unit: mg CO_2-C m^{-2} h^{-1}) in July was higher in the fertilization plots (167 ± 55) than in control (106 ± 27), and decreased by 21 and 39 % after root cutting in control and N fertilization plots, respectively. We found N fertilization increased root respiration rather than microbial respiration.

Introduction. Boreal forest soils in Russia acts as an important sink of carbon [12]. Larch trees are the major conifer species of boreal forests in Russia [5]. Larch forest in central Siberia is characterized by low temperature and precipitation, and the presence of continuous permafrost, and N input increasing in near future is predicted [15]. The process of soil respiration is an important component of soil carbon dynamics [14]. Soil respiration is roughly composed of root respiration and microbial respiration, and separating of soil respiration to each component is a critical step toward mechanistic understanding of soil respiration itself [9]. Furthermore increasing N input will change soil respiration due to the changes in microbial activity [1]. Some methods of partitioning soil respiration in boreal forest have been developed, those are trenching [6], clear-cutting [2], tree girdling [3], and soil incubation [13], and isotopes of ^{13}C and ^{14}C [9]. Trenching method minimizes disturbance soils and it takes lower costs among the methods. The magnitude of soil respiration was estimated in regions throughout Russia referring to about 100 sites [8]. However, the report included few data from the Larix forests located on the region of continuous permafrost. There are a few studies of soil respiration was conducted in Central and Northeastern Siberia [4, 13, 16]. The purpose of this study is to separate soil respiration to root and microbial components using trench method in relation to nitrogen fertilization.

Materials and methods. This study was conducted near the settlement of Tura (64°16' N, 100°13' E) in central Siberia, Russia. The annual mean temperature and precipitation are –9.2 and 317 mm, respectively [10]. The forest consists of *L. gmelinii* trees those are about 100 years old, which last experienced a fire 1890s, the stand density, mean stem diameter at breast height and mean height are 5390 trees ha^{-1}, 4.52 cm, and 5.54 m, respectively [7]. The slope aspect and inclination are north-west facing and 10—15 degrees, respectively. The forest floor vegetation is mainly composed of the dwarf woody shrubs *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, and *Ledume palustre*, and under the schrubs, the moss species of *Pleurozium schreberi* accounts for more than 50 % of the cover. Nitrogen fertilization plots was established in 2004 and the fertilization as granular urea of 60 kg N ha^{-1} y^{-1} was applied in from 2004 to 2008 by hand.

We measured soil respiration rate in July and September 2007, September 2008, and July 2011. For soil respiration measurements, we established six plots (50 × 50 cm) each in control and N fertilization sites. The control plots (C and RC) was located upper part of N fertilization plots (F and FRC) to avoid the effect of N input. Trenching treatment was conducted at each three plots (RC and FRC) in September 2007 after the soil respiration measurements. We dug trenches to a depth of 50 cm below the mineral soil surface (about 30 cm below the rooting depth) and a width of 15 cm around the plots. Then, a mesh sheet which prevents root invasion but allows water infiltration were inserted between the plots and outside, and the dug hole was filled up by the dug soil. Closed chamber method was used for measuring soil respiration rate [11, 13]. At each plot, cylindrical stainless steel chambers (25 cm high, 20 cm in diameter) were inserted into the organic layer to a depth of 3—5 cm. To prevent live *P. schreberi* respiration, the moss was removed carefully. To determine the soil respiration rate, a 500 ml gas sample was collected from the chamber in to a Tedlar bag before the lid was closed and six minutes after the lid was closed. At the same time, soil temperature by a digital thermometer at a depth of 5 cm and soil moisture by a TDR at a depth of 0—12 cm were measured. CO_2 concentration was analyzed by using infrared gas analyzer. The soil respiration was then calculated from two-point regression of CO_2 concentration following a previous study [13].

Results and discussion. Before root cutting treatment, the mean soil temperature in July (12.6—13.4 °C) was higher than in September (4.2—4.7 °C), and was not different among the plots (fig. 1 a). Soil moisture in July and September ranged from 0.22 to 0.27 and 0.24 to 0.32 m^3 m^{-3}, respectively, and was not different among the plots and there was not clear difference in soil moisture between July and September (fig. 1 b). In contrast, soil respiration rate in July was higher in fertilization plots (combined F and FRC; 167 ± 55 mg CO_2-C m^{-2} h^{-1})

than in no fertilization plots (combined C and RC; 106 ± 27 mg CO_2-C m^{-2} h^{-1}) before the treatment ($P < 0.001$) (fig. 1c). However, there was not different in soil respiration rate in September before the treatment between no fertilization (49 ± 10 mg CO_2-C m^{-2} h^{-1}) and fertilization (50 ± 14 mg CO_2-C m^{-2} h^{-1}) plots. Soil respiration rate at each plot positively correlated with soil temperature (fig. 2) not with soil moisture (fig. 3).

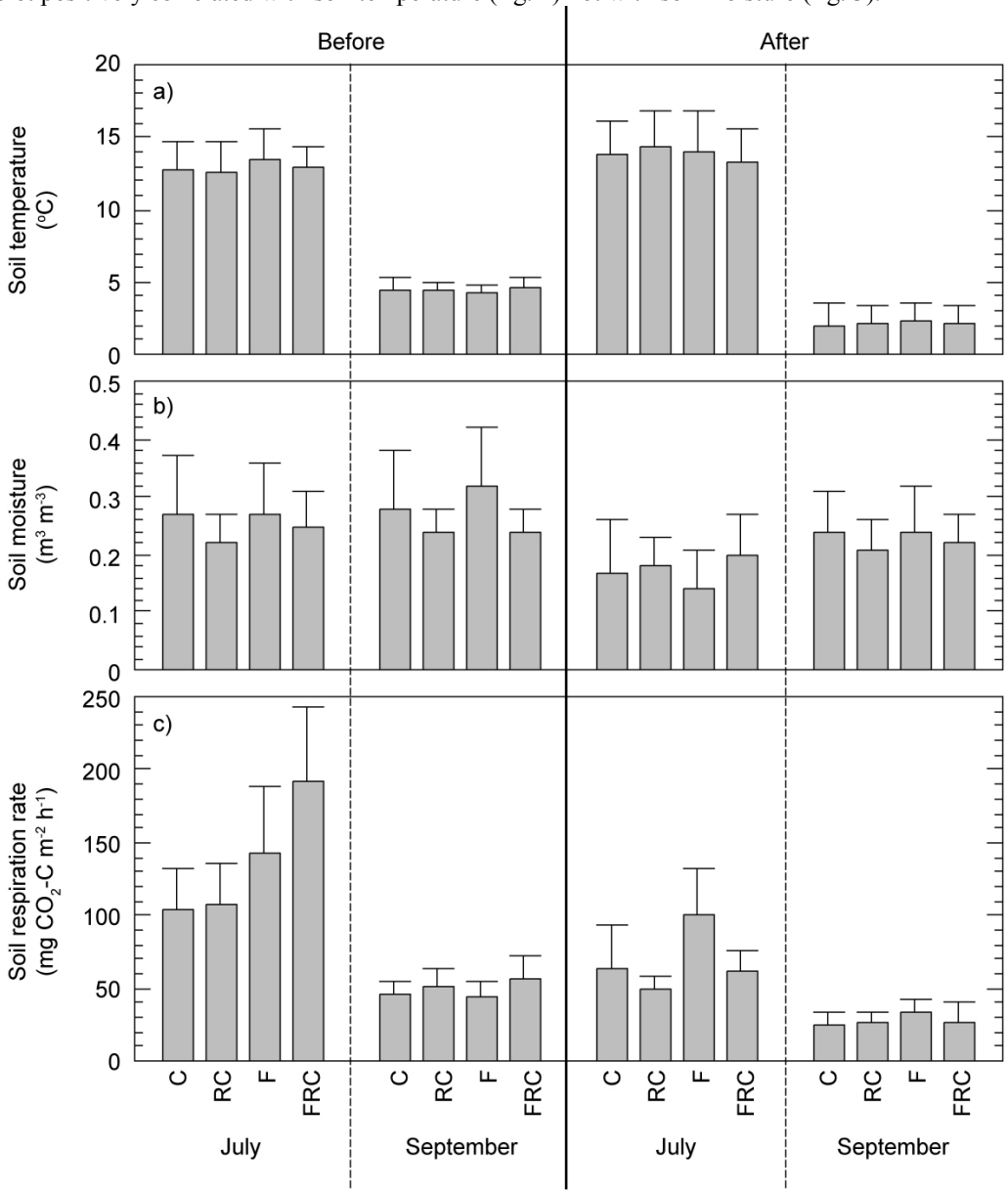


Figure 1. Mean ± SD of a) soil temperature, b) moisture, and c) soil respiration rate in this study

After the treatment, the mean soil temperature was different in July (13.2—14.7 °C) and September (2.0—2.3 °C), but there was no difference between root cut treatments (fig. 1 a). There was also not different in soil moisture between no root cut plots (0.16 ± 0.08 m^3 m^{-3} in July and 0.24 ± 0.07 m^3 m^{-3} in September) and root cut plots (0.19 ± 0.06 m^3 m^{-3} in July and 0.22 ± 0.05 m^3 m^{-3} in September) in both months (fig. 1 b). Although, it was summarized advantage and disadvantage in the partitioning methods of soil respiration [9] and they indicated that soil water condition tended to be different between control and trenching treatments, there was no clear difference in our study maybe due to using the sheet which allows water filtration. On the other hand, soil respiration rate was statistically different among the plots ($P < 0.001$). Soil respiration rate at F (101 ± 31 mg CO_2-C m^{-2} h^{-1} in July and 33 ± 10 CO_2-C m^{-2} h^{-1} in September) was higher than at C (63 ± 32 mg CO_2-C m^{-2} h^{-1} in July and 24 ± 10 CO_2-C m^{-2} h^{-1} in September), but not different between RC and FRC. Furthermore, soil respiration rate was lower at RC and FRC than at F and C, and the difference was higher at nitrogen fertilization plots (fig. 1c). Soil respiration after root cutting increased with soil temperature increasing (fig. 2) ($P < 0.01$), not changes in soil moisture (fig. 3). Soil respiration rate after root cutting decreased at both RC and FRC, when soil temperature was higher condition compared with no root cutting condition (fig. 2). Therefore, the difference of soil respiration rate between root cut treatments was due to disappearance of plant root,

especially larch trees. It was estimated that the contribution of tree root respiration to soil respiration was to exceed 50 % in a larch forest in Yakutia region by using the soil incubation methods [13]. From our results in July, the contribution was estimated 20.6 % and 38.6 % in no fertilization plots and fertilization plots, respectively. The values in our study were lower than that was previously reported [13]. We couldn't determine exact reason, but the difference of soil organic matter accumulation may affect the contribution. A depth of organic layer was apparently deeper in our study (10 to 20 cm) than in a previous study [13] (less than 10 cm). They also found soil respiration rate in organic layer was smaller than mineral soil. In addition, soil respiration rate in September was not different or very small difference between the treatments. It means nitrogen fertilization increased root respiration rather than microbial respiration from our results. Thus, the effect of root cut and nitrogen fertilization on soil respiration decreased in autumn due to lower temperature condition.

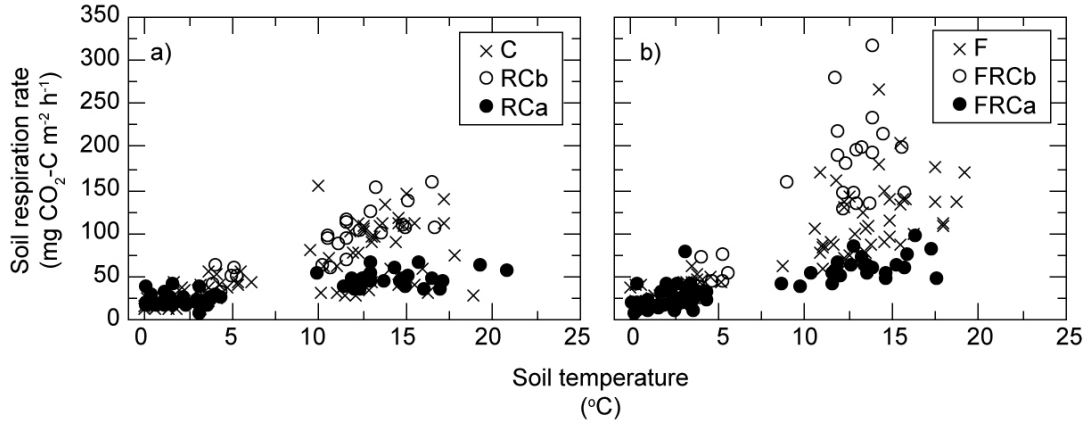


Figure 2. Relationship between soil respiration rate and soil temperature in a) control and b) N fertilization plots. Small letters of «b» and «a» indicate before and after root cutting treatment at each plot

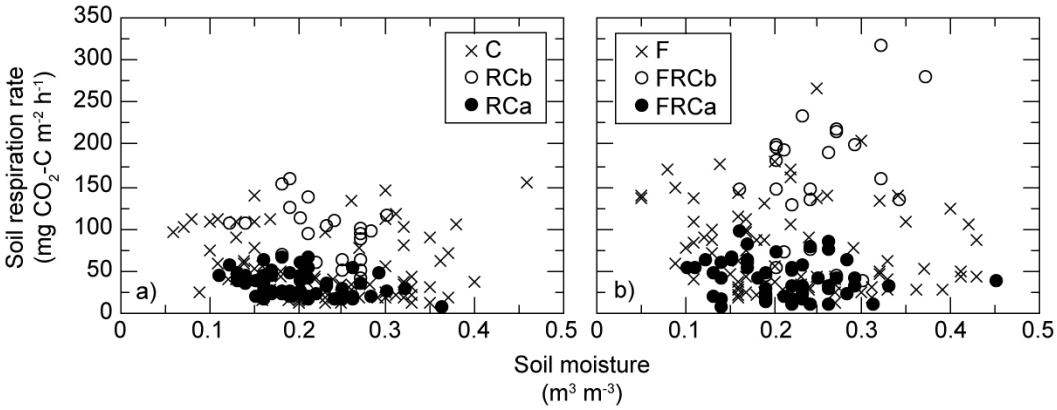


Figure 3. Relationship between soil respiration rate and soil moisture in a) control and b) N fertilization plots. Small letters of «b» and «a» indicate before and after root cutting treatment at each plot

REFERENCES

1. *Burton A. J., Pregitzer K. S., Zogg G. P., et al.* Drought reduces root respiration in sugar maple forests // Ecol. Application.1998. 8: 771—778.
2. *Hendrickson O. Q., Chatarpaul L., Burgess D.* Nutrient cycling following whole-tree and conventional harvest in northern mixed forest // Can. J. Forest Res. 1985. 19: 725—735.
3. *Hogberg P., Nordgren A., Agren G. I.* Carbon allocation between tree root growth and root respiration in boreal pine forest // Oecologia. 2001. 132: 579—581.
4. *Hollinger D. Y., Kelliher F. M., Schulze E. D., et al.* Forest-atmosphere carbon dioxide exchange in eastern Siberia // Agri. Forest Meteorol. 1998. 90: 291—306.
5. *Hytteborn H., Maslov A. A., Nazimova D. I., et al.* Boreal forests of Eurasia // Coniferous Forests: Ecosystem of the World. Vol. 9. Elsevier, Amsterdam, 2005. P. 23—100.
6. *Jiang L., Shi F., Li B., et al.* Separating rhizosphere respiration from total soil respiration in two larch plantations in northeastern China // Tree Physiol. 2005. 25: 1187—1195.
7. *Kajimoto T., Osawa A., Usoltsev V. A., et al.* Biomass and productivity of Siberian larch forest ecosystems, in: Osawa A., Zyryanova O. A., Matsuura Y., Kajimoto T., Wein R. W. (Eds.). Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forests, 2010. Springer, Berlin. P. 99—122.
8. *Kudeyarov V. N., Kurganova I. N.* Respiration of Russian soils: Database analysis, long-term monitoring, and general estimates // Eurasian Soil Sci. 2005. 38: 983—992.
9. *Luo Y., Zhou X.* Soil respiration and the environment. 2006. Academic Press, New York.

10. *Lydolph P. E.* Climate of the Soviet Union // World Survey of Climatology. Vol. 7. 1977.
11. *Morishita T., Matsuura Y. Kajimoto T. et al.* CH_4 and N_2O dynamics of a Larix gmelinii forest in a continuous permafrost region of central Siberia during the growing season // Polar Sci. 2014. http://dx.doi.org/10.1016/j.polar.2014.01.004.
12. *Roslev P., Iversen N., Henriksen K.* Oxidation and assimilation of atmospheric methane by soil methane oxidizers // Appl. Environ. Microb. 1997. 63: 874—880.
13. *Sawamoto T., Hatano R., Yajima T., et al.* Soil respiration in Siberian taiga ecosystems with different histories of forest fire // Soil Sci. Plant Nutr. 2000. 46: 31—42.
14. *Schlesinger W.H., Andrews J.A.* Soil respiration and the global carbon cycle // Biogeochemistry. 2000. 48. P. 7—20.
15. *UNEP 2001* Global assessment of acidification and eutrophication of natural ecosystems. http://www.unep.org/geo2000.
16. *Yanagihara Y., Koike T., Matsuura Y., et al.* Soil respiration rate on the contrasting north- and south-facing slopes of a larch forest in central Siberia // Eurasian J. Forest Res. 2000. 1: 19—29.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЖАРОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ИХ ПОСЛЕДСТВИЙ: АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ, ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

УДК 630*3:43/432.16

ЛЕСНЫЕ ПОЖАРЫ В ЕВРАЗИИ: ПРОБЛЕМЫ И ПУТИ ИХ РЕШЕНИЯ

Э. Н. ВАЛЕНДИК, Е. К. КИСИЛЯХОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Рассматриваются проблемы лесных пожаров и пути их решения в плане организации эффективной и малозатратной охраны и проведения научных исследований.

Бореальные леса в современном виде сформировались 10—12 тыс. лет назад, и все это время их сопровождают пожары. Пожары в бореальных лесах — это постоянно действующий природный фактор, под воздействием которого формируются леса, их морфоструктура, устойчивость и биоразнообразие.

Очевидно, что пожар в лесу — это естественный процесс, который в большинстве случаев определяет и тип экосистемы, и ее длительно-временную динамику. В свою очередь на возникновение и распространение пожара влияют эколого-фитоценотические, климатические и физико-географические факторы, которые определяют условия возникновения, развития пожаров и степень воздействия их на окружающую среду. Антропогенный фактор лишь увеличивает масштабы этого воздействия.

Исходя из этих предпосылок лесной пожар для экономики и социальной жизни людей следует рассматривать и как отрицательный, и как положительный природный фактор формирования растительных сообществ. В бореальных лесах невозможно полностью исключить лесные пожары. Политика полного их исключения здесь приводит к доминированию темнохвойных лесов, которые после пожаров полностью отмирают.

Установлено, что каждая лесорастительная формация имеет свой «пожарный режим, характеризующийся определенным видом и интенсивностью пожара, его максимальным размером, интервалами повторяемости, степенью повреждаемости растительных ресурсов и послепожарной динамикой лесовосстановительных процессов» [1].

Пожарный режим в лесах — исторически сложившийся процесс, определяющий условия возникновения, распространения и развития пожаров и их длительно-временные последствия в экосистемах лесного ландшафта.

В Сибири можно выделить три типа пожароопасных сезонов: 1) короткий непрерывный, когда горимость территории очень высокая в течение 2—3 летних месяцев (он характерен для северных регионов Сибири и Дальнего Востока); 2) продолжительный, когда горимость периодически возникает в течение 5—7 месяцев (типичен для южной тайги); 3) двойной с короткими весенними и осенними максимумами горимости (характерен для некоторых южных горных районов Средней Сибири и Забайкалья) [2].

Проблему в охране лесов от пожаров представляют крупные лесные пожары, на которые приходится до 90 % причиненного ущерба. Развитие лесных пожаров до крупных размеров обусловлено рядом факторов, в т. ч. природных и организационно-технических. Они взаимосвязаны, и определенные их сочетания создают те условия, когда небольшой пожар развивается до крупного. Лесной покров чрезвычайно мозаичен, и когда такой пожар распространяется после длительной засухи на десятки и сотни тысяч гектаров, то горению подвергаются все многочисленные лесные формации, присущие данной лесной зоне. Развитие и распространение пожара определяется уже не отдельными типами или группами типов леса и отдельных элементов рельефа, а их совокупностью, характерной для данной лесорастительной зоны.

Например, в Якутии в 2002 г. возникшие пожары охватили площади около 4 млн га. Отдельные гари имеют площади более 0,5 млн га.

В Западной Сибири крупные пожары возникают 1 раз в 2—3 года, но устойчивые и на большой площади повторяются 1—2 раза в десятилетие. В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке такие пожары возникают ежегодно, а устойчивые наблюдаются 1 раз в 3—4 года, часто повторяясь при этом в одном и том же регионе 2—3 года подряд. Редкая повторяемость пожаров Западной Сибири определяется пожарным режимом заболоченных лесов. И наоборот, высокая горимость лесов и частая периодичность пожаров присущи низкогорным светлохвойным лесам Восточной Сибири.

В северной тайге наибольшее число пожаров возникает в период продолжительной и интенсивной засухи с недобором осадков от 64 до 80 % при температурах воздуха до 30 °С.

В средней тайге крупные пожары, как и в северной тайге, сосредоточены восточнее 95° в. д. В том и в другом случае это связано с тем, что осадков здесь выпадает вдвое меньше, чем в западной части территории. Пожары в средней тайге более многочисленны, чем в северной тайге, так как лесной покров более ксерофитный, и пожары могут возникать при засухе с недобором осадков от 66 до 72 %.

В южной тайге большая часть пожаров наблюдается в ее северной части (бассейн р. Ангары). Эта территория тщательно охраняется, но пожары площадью более тысячи гектаров нередки. В засушливые годы они могут возникать со второй половины мая и продолжаются до сентября. В такие годы пожары беспрепятственно распространяются на большие площади.

В южной горной тайге пожары приурочены к низкогорным, среднегорным и высокогорным ландшафтам. Пожароопасный сезон длится с апреля по сентябрь. В обычные годы пожары возникают в мае — июне в травяных типах леса. Летом пожары почти не возникают из-за нарастания травяного покрова, а в засушливые годы они могут возникать и распространяться по всей горной системе независимо от экспозиций склонов и характера растительного покрова [3].

Одним из постоянно действующих природных факторов возникновения лесных пожаров являются грозы. Грозовая активность повышается в направлении с севера на юг. Если на широте 66° с. ш. число дней с грозой за сезон не превышает 11, то на широте 50° с. ш. их количество достигает 35 [4].

В северных районах грозовая активность в два-три раза ниже, чем в южных. Пожары от гроз возникают из-за засух, которые наблюдаются 2—3 раза в десятилетие. Последствия их не столь губительны, так как преобладающие светлохвойные леса достаточно хорошо приспособлены к пожарам.

В то же время, несмотря на то, что в регионе горных темнохвойных лесов юга Сибири существует высокая грозовая активность, крупные пожары от гроз возникают здесь лишь в экстремальные пожароопасные сезоны один раз за десятилетие. В этих условиях действие пожаров приводит к полной гибели темнохвойных лесов. В обычных метеорологических условиях из-за большого количества осадков и разрастания травяной растительности пожары не возникают, за исключением ранневесенних пожаров на южных необлесенных склонах.

Таким образом, природная система биогеоценоза направлена на сбалансированность и сохранность в целом. Даже в экстремальных погодных условиях могут складываться щадящие пожарные режимы. В одном случае — при обилии в напочвенном покрове зеленой растительности, во-втором — из-за устойчивости древесных пород (сосна и лиственница) к воздействию высоких температур.

Эти природные особенности распространения пожаров необходимо учитывать в планах охраны лесов от пожаров.

На протяжении всей истории охраны лесов от пожаров во всех странах все возникающие лесные пожары воспринимались как чрезвычайные ситуации и даже как стихийные бедствия. И единственно возможным откликом на них была ликвидация в короткие сроки. Однако жизнь показала, что затраты на тушение всех лесных пожаров с точки зрения получаемых результатов не оправдываются, так как расходы на тушение зачастую превосходят ущерб, который они наносят.

Колоссальные затраты на тушение всех лесных пожаров заставили правительства многих стран изменить политику борьбы с ними. С 80-х годов во многих лесных странах Северного полушария политика «пожаротушения» сменилась на «пожароуправление». Пожароуправление предусматривает принятие мер от ликвидации пожара, его контролирования в намеченных границах, где он не наносит реального экологического или экономического ущерба, до допущения распространения пожара — при определенных условиях и в пределах конкретного ландшафта.

Система базируется на трех фундаментальных элементах пожароуправления — тушении пожаров, профилактике и использовании предписанных выжиганий, что соответствует принципам устойчивого лесоуправления.

Стратегия пожароуправления в России заключается в организации эффективной охраны лесов от пожаров на обширных территориях при минимальном государственном финансировании. В этом плане для обеспечения сохранности лесных биоресурсов принцип пожароуправления менее затратен и более эффективен, так как предусматривает дифференцированный подход к борьбе с пожарами, возникающими и распространяющимися в разных экосистемах под влиянием различных факторов среды.

В связи с отмеченным систему пожароуправления необходимо разрабатывать для каждой лесорастительной зоны с учетом ее природных особенностей и длительно-временных эколого-экономических и социальных последствий пожаров, принимая во внимание направленность лесообразовательного процесса.

Предлагаются варианты организации пожароуправления для четырех подзон тайги Сибири.

На территории России, леса которой на 90 % представлены бореальными лесами повышенной природной пожарной опасности, ряд отечественных и зарубежных исследователей отмечают, что особенности климатических изменений последних десятилетий в сторону потепления существенно усиливают угрозу возникновения крупных и катастрофических пожаров.

Возникновение и распространение крупных и катастрофических пожаров в подзонах тайги

обусловлены особенностями лесного покрова и аномальными гидрометеорологическими условиями, связанными с планетарными атмосферными циркуляциями в Северном полушарии. За последние десятилетия в Центральной Сибири засухи разной продолжительности и интенсивности ежегодно наблюдались поочередно во всех подзонах тайги и как отклик на них — массовое возникновение крупных пожаров. Наиболее продолжительными засухи были в подзонах средней тайги, менее продолжительными, но более частыми, — в южной тайге. В горно-таежных темнохвойных лесах юга Сибири длительные засухи редки. Особенности климатических изменений в сторону потепления могут провоцировать эскалации крупных пожаров в северные широты, а также увеличить частоту засух в горных лесах юга Сибири, отличающихся в настоящее время обилием осадков, и повысить здесь угрозу разрушительных пожаров.

Основным фундаментальным направлением исследований в будущем должно быть изучение воздействия пожаров на лесные экосистемы на региональном и глобальном уровнях и на биосферу в целом при аномальных климатических изменениях.

Коренное усовершенствование системы охраны лесов от пожаров является неотложной государственной задачей сегодняшнего дня. Эта комплексная проблема должна включать:

1. Изучение влияния лесных пожаров как природного постоянно действующего фактора на экосистемы в бореальных лесах при аномальных климатических условиях.
2. Разработку предельно допустимых норм естественного воздействия пожаров на лесные ресурсы и биоразнообразие.
3. Разработку научных основ долгосрочного прогнозирования воздействия пожаров на лесные биоресурсы крупных экосистем и биосферу в целом.
4. Проведение системного анализа и оценки региональных пожарных режимов и разработку нормативной базы региональной системы охраны лесов России от пожаров.

Это позволит оценить будущее бореальных лесов под непрерывным воздействием антропогенного пресса при аномальных климатических условиях.

В организационно-правовом аспекте необходимо:

1. Разработать новую доктрину охраны лесов от пожаров и отказа от политики тушения всех пожаров и перехода к политике признания положительной роли пожаров в бореальных лесах.
2. Разработать новое / усовершенствованное законодательство и институциональные структуры пожароуправления, ориентированные на вызовы меняющегося климата.
3. Внедрить эффективную систему лесного мониторинга послепожарного состояния лесов и динамики лесных экосистем под влиянием антропогенного пресса и возможного потепления климата.
4. Узаконить на федеральном уровне технологии контролируемых выжиганий участков лесных территорий (целевых палов) с целью уменьшения угрозы возникновения катастрофических пожаров (вблизи населенных пунктов, ценных лесных массивов и т. д.).
5. Разработать технологии лесопожарной паспортизации лесных массивов, вовлекаемых в хозяйственную деятельность. Цель ее — оптимальное пожароуправление в арендуемых лесах, обеспечивающее их охрану и восстановление.

Задачи в области лесоуправления и лесопользования со временем меняются и соответственно должны меняться варианты и приоритеты пожароуправления. В целях снижения затрат на тушение пожаров необходимо вести поиск экономически эффективных и экологически приемлемых стратегий пожароуправления, которые должны соответствовать всем задачам в области лесоуправления и лесопользования. Но роль пожара как существенного экологического процесса и агента естественных природных изменений должна всегда включаться в процессы планирования лесоуправления и лесопользования.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Валендик Э. Н., Иванова Г. А.* Экстремальные пожароопасные сезоны в бореальных лесах Средней Сибири // Лесоведение. 1996. № 4. С. 12—19.
2. *Валендик Э. Н.* Борьба с крупными пожарами. М.: Наука, 1990. 193 с.
3. *Софронов М. А.* Лесные пожары в горах Алтая. М.: Наука, 1967. 147 с.
4. *Иванов В. А., Иванова Г. А.* Пожары от гроз в лесах Сибири. Новосибирск: Наука, 2010. 164 с.

***

УДК 630.43

ПРОГНОЗ ПИРОЛОГИЧЕСКИХ СИТУАЦИЙ В БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСАХ

А. В. ВОЛОКИТИНА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Рассматриваются методические подходы в решении проблемы прогноза пирологических ситуаций в бореальных лесах, базирующиеся на природном пирологическом районировании [6]. Обсуждается необходимость создания информационной базы для расчетов и приведены ее основные компоненты: характер растительности, пирологическая расчлененность территории, динамика горимости лесов, оценка засушливости пожароопасных сезонов и др.

Рассматривается возможность управления пожарами растительности, включая лесные, на основе прогноза их поведения.

Введение. Лесные экосистемы бореальной зоны всегда находились в прошлом и находятся в настоящее время под влиянием пожаров, поэтому почти все лесные участки в этой зоне или представляют собой стадии послепожарных сукцессий, или имеют следы давнего воздействия огня. Современное освоение лесов человеком резко увеличивает число загораний, что вызывает необходимость развития и совершенствования лесопожарной охраны. При этом малоосвоенные леса на севере Сибири, занимающие более 30 % территории, совсем не охраняются.

Горимость лесов в каждом регионе бореальной зоны имеет значительные колебания по годам в зависимости от засушливости пожароопасных сезонов. В России почти 95 % площади пожаров приходится на Сибирь.

Согласно существующим прогнозам, к середине XXI века ожидается повышение средней глобальной температуры на 1—2 °С, что может привести к изменению климата и перестройке биоты. Ожидаемое потепление климата может усилить засухи в бореальной зоне и вызвать массовые лесные пожары. Вполне возможно, что сильнейшая засуха в Средней Сибири летом 1994 года и выгорание огромной площади лесов, а также последующие засухи и катастрофические вспышки лесных и торфяных пожаров в европейской части России (2010 г.), на Дальнем Востоке (2011 г.), в Центральной Сибири (2012 г.) — это симптомы глобального потепления. Сложно себе представить совершенствование лесопожарной охраны в России без прогноза пирологических ситуаций в бореальных лесах [1].

Проблема прогнозирования пирологических ситуаций. Проблема прогнозирования природных явлений всегда многогранна и требует регионального подхода. В лесных пожарных сукцессиях можно выделить четыре стадии [11, 7]:

1) пожар (период горения), когда запас органики очень быстро уменьшается, бурно выделяется CO_2 и поглощается кислород; эта стадия короткая: измеряется минутами и часами;
2) послепожарное разрушение биогеоценозов, когда преобладает гниение погибших растений, запас органики продолжает уменьшаться, преобладает выделение CO_2 и поглощение кислорода; продолжительность стадии измеряется годами;
3) послепожарное восстановление, когда запас органики возрастает, преобладает поглощение CO_2 и выделение кислорода; продолжительность стадии измеряется десятками лет;
4) «климакс», когда процессы образования и окисления органики уравновешены, ее запас стабилен, а баланс по CO_2 и кислороду практически «нулевой»; стадия может длиться неопределенно долго, но фактически этого не происходит из-за нового вмешательства огня. Получается, что в лесах почти всегда преобладает по площади третья стадия.

При глобальном потеплении климата выгорание огромных площадей бореальных лесов (особенно на севере Сибири, где они не охраняются) и массированные выбросы CO_2 в атмосферу могут привести к усилению «парникового эффекта», которое сделает засухи, пожары и выделение CO_2 еще интенсивнее и т. д. Таким образом, под влиянием лесных пожаров может возникнуть опасное саморазвитие, эскалация «парникового эффекта» на планете. Желательно заранее уточнить возможность подобной эскалации и рассчитать варианты ее сценариев, чтобы при реальной угрозе мировое сообщество смогло принять какие-то меры.

Методические подходы в решении проблемы. С целью прогноза пирологических ситуаций в бореальных лесах вначале необходимо создать информационную базу для расчетов. По нашему мнению, она должна включать следующие компоненты:

1. Пирологическое районирование территории бореальных лесов. Это специальный вид природного районирования, отражающий: а) характер растительного покрова как объекта горения и его пирологическую характеристику в виде карт растительных горючих материалов разного масштаба; б) характер взаимного расположения различных участков растительности; в) пирологическую

расчлененность территории реками, озерами, верховыми болотами и дорогами; г) горимость лесов; д) последствия пожаров. Принципы и методы пирологического районирования разработаны; выполнено деление бореальной зоны бывшего СССР на пирологические области, округа и дана их характеристика; разработана классификация растительных горючих материалов и методы их картографирования [6, 2].

2. Динамику горимости лесов (по суммарной площади пожаров за сезон) в разрезе пирологических округов и областей за последние 10—15 лет. Следует учесть, что почти половина бореальных лесов в Сибири не охраняется от пожаров, а на охраняемой территории информация о размерах крупных пожаров нередко бывает искаженной. О действительной горимости лесов за каждый сезон можно судить по метеорологическим безоблачным космоснимкам масштаба 1 : 2 — 3 000 000, желательно осенним (за август — сентябрь). Правда, на таких снимках не видны гари от мелких и средних пожаров, но вклад этих пожаров в суммарную выгоревшую площадь невелик: в среднем около 15 %.
3. Региональную оценку засушливости каждого пожароопасного сезона за последние 10—15 лет. Методика такой оценки разработана [6]. Для оценки необходимы метеорологические сведения по станциям или данные о величине лесопожарных показателей засухи по оперативным авиаотделениям.
4. Установление региональных связей между засушливостью пожароопасных сезонов и горимостью лесов (т. е. площадью пожаров за сезон).
5. Определение средней горимости по регионам и ее тенденции (тренда) с помощью уравнений регрессии.

Известно, что пирологические характеристики участков, природно-территориальных комплексов (лесные биогеоценозы, ландшафты) и их множеств можно получать тремя методами.

1. Метод сплошного картирования — очень точный, но и очень трудоемкий, применим на небольших участках (например, на пробных площадях).

2. Статистический метод — менее трудоемкий, он обеспечивает заданную точность; но в условиях северных редколесий, не освоенных человеком, очень трудно передвигаться на большие расстояния к заданным точкам.

3. Ключевой метод — наименее трудоемкий, но имеет ряд недостатков: 1) в подборе ключевых объектов велика доля субъективизма; 2) подобранные ключевые объекты представляют собой так называемые «типичные» участки, характеризующиеся внутренней однородностью, в то время как большую часть территории занимают «нетипичные», т. е. внутренне неоднородные участки; распространять характеристики с типичных участков на нетипичные недостаточно корректно; 3) не существует способа для оценки точности характеристик, полученных ключевым методом. По нашему мнению, характеристику, полученную ключевым методом, необходимо давать в виде интервала, в пределах которого варьирует значение ее величины. Интервал определяется по среднеквадратичному отклонению.

Мы разработали четвертый, более совершенный метод, который назвали линейным. По пространственной детальности характеристик он мало уступает методу сплошного картирования, но трудоемкость его сравнительно невысока. В отличие от ключевого метода, он дает характеристику также и «нетипичным» участкам [8].

Если расчет сценариев по дополнительному поступлению CO_2 от массовых лесных пожаров при потеплении климата подтвердит возможность опасной эскалации «парникового эффекта», то встанет вопрос о жестком контролировании пожаров в бореальных лесах и управления ими [4], в том числе и на неохраняемой ныне территории.

В условиях сильных засух, благоприятных для неограниченного распространения лесных пожаров, успешное контролирование их сводится, по сути, к тушению и надежной локализации пожаров на малых площадях сразу после их возникновения. Такое возможно только при совершенной оценке пожарной опасности и ее постоянном прогнозировании на 5—7 дней вперед по всей лесной территории. Тогда можно будет проводить успешное маневрирование силами и средствами лесопожарной охраны, заблаговременно перебрасывая их в угрожаемые районы или мобилизуя на месте.

При этом необходимо прежде всего усовершенствовать метеообслуживание лесопожарной охраны, а именно: 1) сгустить очень редкую сеть метеостанций в бореальной зоне или хотя бы дополнить ее автоматическими дождемерами со сбором информации о них через спутники и 2) ввести в практику ежедневный «скользящий» метеопрогноз на 5—7 дней вперед.

В Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН разработана более совершенная в практическом плане оценка пожарной опасности по вероятной плотности действующих пожаров [6], а также методика прогнозирования пожарной опасности на основе метеопрогнозов и среднемасштабных карт растительных горючих материалов [9]. К настоящему времени также разработана программа автоматизированного составления усовершенствованных местных шкал пожарной опасности, что позволит оперативно создавать сопоставимые в разных районах шкалы пожарной опасности и успешно маневрировать силами и средствами лесопожарной охраны [10].

Прогноз поведения пожаров растительности для управления ими. Для успешного контролирования отдельных крупных или сильных высокоинтенсивных пожаров необходимо иметь прогноз поведения каждого такого пожара. Прогноз поведения возможен лишь при наличии крупномасштабных карт растительных горючих материалов (карт РГМ), которые содержат прежде всего характеристику главной группы РГМ — основных проводников горения (ОПГ), а также характеристику других групп РГМ, отраженную в прилагаемом к карте пирологическом описании. С целью быстрого составления таких карт на нужные участки полезно заранее создавать информационные базы данных, в том числе в ГИС [3, 5]. Пример такой информационной базы был создан нами на Чунское лесничество площадью около 1 млн га в рамках Госконтракта № 82 между Институтом леса им. В. Н. Сукачева СО РАН (ИЛ СО РАН) и Агентством лесной отрасли Красноярского края (2008—2010 гг.). Вполне реально создание подобной информационной базы на все лесничества РФ, имеющие лесоустроительную информацию на ГИС-основе. Для прогноза поведения пожаров в горных лесах была создана информационная база данных на территорию заповедника «Столбы» площадью 50 тыс. га в рамках договора между ИЛ СО РАН и Институтом космических исследований (ИКИ) № 1263/10 в 2009 году. Оперативно такие информационные базы данных можно составить на все особоохраняемые природные территории, поскольку все они устраиваются по 1 разряду лесоустройства и имеют информацию на основе ГИС. На другие территории, не имеющие информации на ГИС-основе, также можно создавать информационные базы данных для прогноза поведения пожаров растительности, но не так оперативно.

Прогноз поведения пожара должен включать:

— прогноз скорости распространения тактических частей кромки пожара (фронтальной, тыловой, фланговых);
— прогноз интенсивности горения кромки низового пожара;
— прогноз развития пожара (возможность перехода из низового в верховой или почвенный);
— прогноз возможных последствий (для лесных участков это прогноз отпада в древостое в зависимости от его состава, среднего диаметра древесных пород и интенсивности горения кромки низового пожара).

С помощью такого прогноза можно выявлять потенциально опасные пожары и целенаправленно тушить их на ранних стадиях малыми силами. Также возможно выявлять те пожары, которые не смогут нанести ощутимого ущерба или будут даже в какой-то степени полезными для лесного хозяйства, что позволит не отвлекать на них силы и средства. И, наконец, прогноз поведения крупных и катастрофических пожаров может служить основой для разработки планов мероприятий по их эффективному контролированию. Кроме того, при выборе оптимальных сроков для проведения целевых палов также необходимо прогнозировать возможные распространение и интенсивность горения и его последствия при различных метеорологических условиях. Необходим прогноз поведения пожара и для оптимального расчета сил и средств пожаротушения [2, 5].

Заключение. Для прогноза пирологических ситуаций в бореальных лесах необходимо создание специальной информационной базы, включающей прежде всего природное пирологическое районирование, т. е. разделение территории на пирологические природно-территориальные комплексы (ПТК) всех рангов (от областей до фаций). В Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН разработаны принципы и методы природного пирологического районирования, частью которого является картографирование растительных горючих материалов (РГМ). При мелкомасштабном картографировании территория разделяется на ПТК в ранге местностей, при крупномасштабном — биогеоценозов (фитоценозов) и их комплексов (таксационных выделов). Разработана классификация растительных горючих материалов, позволяющая давать точную пирологическую характеристику любому участку растительности. Для практического использования в лесопожарной охране разработана технология составления карт РГМ на основе лесоустроительной информации. Карты РГМ позволяют выполнять прогноз поведения действующих пожаров растительности [4], а следовательно, и прогноз возникающих пирологических ситуаций на той или иной территории.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Волокитина А. В.* К вопросу об управлении пожарами растительности // Лесное хозяйство. 2013. № 1. С. 36—38.
2. *Волокитина А. В., Софронов М. А.* Классификация и картографирование растительных горючих материалов. Новосибирск: СО РАН, 2002. 314 с.
3. *Волокитина А. В., Тартаковская Т. М., Шевчук Э. Г.* Формирование банка данных для оперативного составления карт лесных горючих материалов. Красноярск: ИЛиД, 1989. 20 с.
4. *Волокитина А. В., Корец М. А., Софронова Т. М.* Управление действующими лесными пожарами. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. 78 с.
5. *Волокитина А. В., Софронов М. А., Корец М. А., Софронова Т. М., Михайлова И. А.* Прогноз поведения лесных пожаров. Красноярск: СО РАН, 2010. 211 с.
6. *Софронов М. А., Волокитина А. В.* Пирологическое районирование в таежной зоне. Новосибирск: Наука, 1990. 204 с.
7. *Софронов М. А., Волокитина А. В.* Методика оценки баланса углерода по динамике биомассы в пирогенных

сукцессиях // Лесоведение. 1998. № 3. С. 36—42.
8. *Софронов М. А., Волокитина А. В.* О «линейном» методе описаний и измерений при изучении лесной растительности // Лесной журнал. 2000. № 3. С. 52—57.
9. *Софронов М. А., Волокитина А. В., Фомина О. А., Тартаковская Т. М.* Методические рекомендации по оценке и прогнозу текущей пожарной опасности на основе карт лесных горючих материалов и метеопрогнозов. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1992. 47 с.
10. *Софронова Т. М., Волокитина А. В., Першин К. С.* Автоматизированное составление усовершенствованных местных шкал пожарной опасности // Вестник КрасГАУ. Красноярск, 2013. С.157—163.
11. *Sofronov M. A.,Volokitina A. V.* Forecasting regional pyrological situations in boreal forests under global climate warming. Global and regional ecological problems. Soros Foundation, the Program «East-East». Krasnoyarsk, 1994. P. 40—47.

***

УДК 630*431

КЛАССИФИЦИРОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ ПО СТЕПЕНИ ПРИРОДНОЙ ПОЖАРНОЙ ОПАСНОСТИ И АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ НА ЛЕСНЫЕ УЧАСТКИ

В. А. ИВАНОВ[1], Е. И. ПОНОМАРЕВ[2], Н. А. КОРШУНОВ[3]

[1] Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[3] Всероссийский институт повышения квалификации руководящих работников и специалистов лесного хозяйства, Пушкино, Россия

АННОТАЦИЯ
Предложена технология классификации лесничеств РФ по степени природной пожарной опасности и антропогенной нагрузки, влияющих на пожарную опасность лесных участков. Приведены картосхемы природной пожарной опасности и антропогенной нагрузки в масштабах лесничеств, полученные на основе классификации инвариантных показателей, вычисленных для каждого лесничества РФ. Полученные характеристики позволили обоснованно перейти к зонированию лесного фонда по видам мониторинга и охраны.

Внедрение нового Лесного кодекса требует решения сложившихся в лесной отрасли проблем посредством внедрения новых технологий управления. Одним из направлений совершенствования управленческих механизмов является «Разработка современных организационно-технологических решений для комплексного противопожарного устройства лесов и планирования противопожарных мероприятий».

Противопожарное устройство лесов невозможно без проведения лесопожарного районирования, основой которого служит классификация территории по степени природной пожарной опасности и антропогенной нагрузки на лесные участки. Исходя из этого было проведено классифицирование территории Российской Федерации по антропогенной нагрузке на лесные участки и их природной пожарной опасности по рангам*: «Лесничество» — «Лесной район в субъекте федерации» — «Субъект федерации» — «Лесной район» — «Федеральный округ» — «Российская Федерация».*

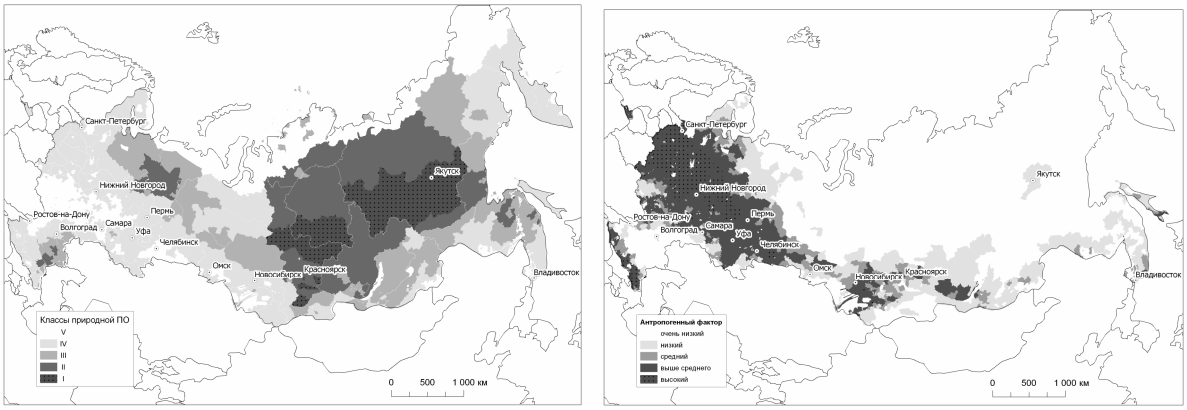
В рамках этой схемы для низшего ранга (лесничество) были установлены степень антропогенной нагрузки на лесные участки и степень природной пожарной опасности лесов. Для классифицирования лесного фонда по антропогенной нагрузке учитывалось восемь классификационных факторов (плотность населения, чел./1 км^2; густота дорожной сети, км/100 тыс. га; объемы побочного пользования лесом, т/га, и т. п.). Для классификации по природной пожарной опасности лесов также учитывали 8 классификационных факторов (рельеф, преобладающие растительные формации; гидротермический коэффициент; площади вырубок и т. п.). Вычисление интегрального показателя степени влияния рассматриваемых факторов на степень антропогенной нагрузки и природную пожарную опасность участков лесного фонда проводилось с использованием многофакторных регрессионных соотношений. В результате классифицирования получили векторные геоинформационные слои лесничеств с рассчитанными атрибутивными характеристиками, а также картосхемы классификации по степени антропогенной нагрузки (рис. 1 б) на участки лесного фонда и их природной пожарной опасности (рис. 1 а).

Данный подход позволил оперировать инвариантными показателями, характеризующими лесничества РФ. Таким образом, выработка стратегий управления и охраны лесов, базирующаяся на полученных данных, может быть использована как на уровне субъектов РФ, так и на федеральном уровне.

Анализ полученных данных показал, что 44 % лесничеств РФ имеют невысокую природную

пожарную опасность лесов. Из них 22 % лесничеств расположены в Центральном и Приволжском федеральных округах. Наибольшее количество лесничеств с высокой природной пожарной опасностью (свыше 18 % от общего количества лесничеств по РФ) находится в Сибирском и Дальневосточном федеральных округах.

Пространственное распределение населенных пунктов по территории России показало, что 9987 населенных пунктов (31 % от общего количества) примыкают к лесным участкам с повышенной или с высокой степенью пожарной опасности. Антропогенная нагрузка в основном приходится на лесные участки европейской территории РФ (рис. 2).



а б

Рисунок 1. Картосхемы классификации лесного фонда РФ по степени антропогенной нагрузки и природной пожарной опасности в масштабе лесничеств

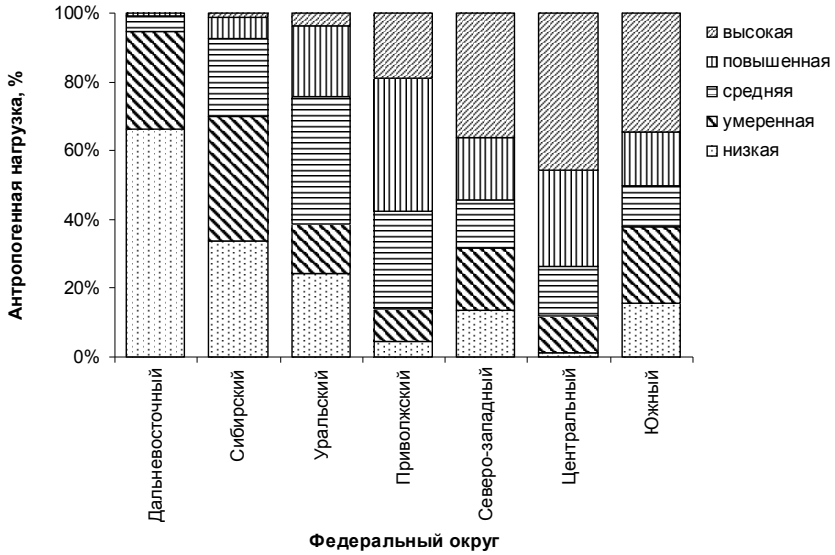


Рисунок 2. Распределение антропогенной нагрузки на лесные участки по федеральным округам

Доступность территории повышает степень антропогенной нагрузки и определяет вид охраны территории. В зависимости от вида охраны разрабатывается комплекс организационно-технических решений по противопожарному устройству лесов. В основу решения, какой вид использовать при охране лесной территории лесничеств, положена природная пожарная опасность и степень антропогенной нагрузки на лесные участки лесничества. Для определения, к какому виду охраны отнести то или иное лесничество, а также с целью установления границ для различных видов охраны применили перекрестное классифицирование, или решетку.

На рис. 3 представлена результирующая картосхема районирования территории Российской Федерации по видам охраны, полученная на основе расчетных данных.

Пространственное распределение видов обнаружения пожаров, предложенное по результатам анализа антропогенной и природной пожарной опасности, во многом согласуется с официальными данными обнаружения пожаров, собранными по лесничествам.

Предлагаемая картосхема по видам охраны детализирует пространственное распределение видов охраны, которое может служить основой для организации системы охраны лесов от пожаров по

лесничествам с учетом региональных особенностей.

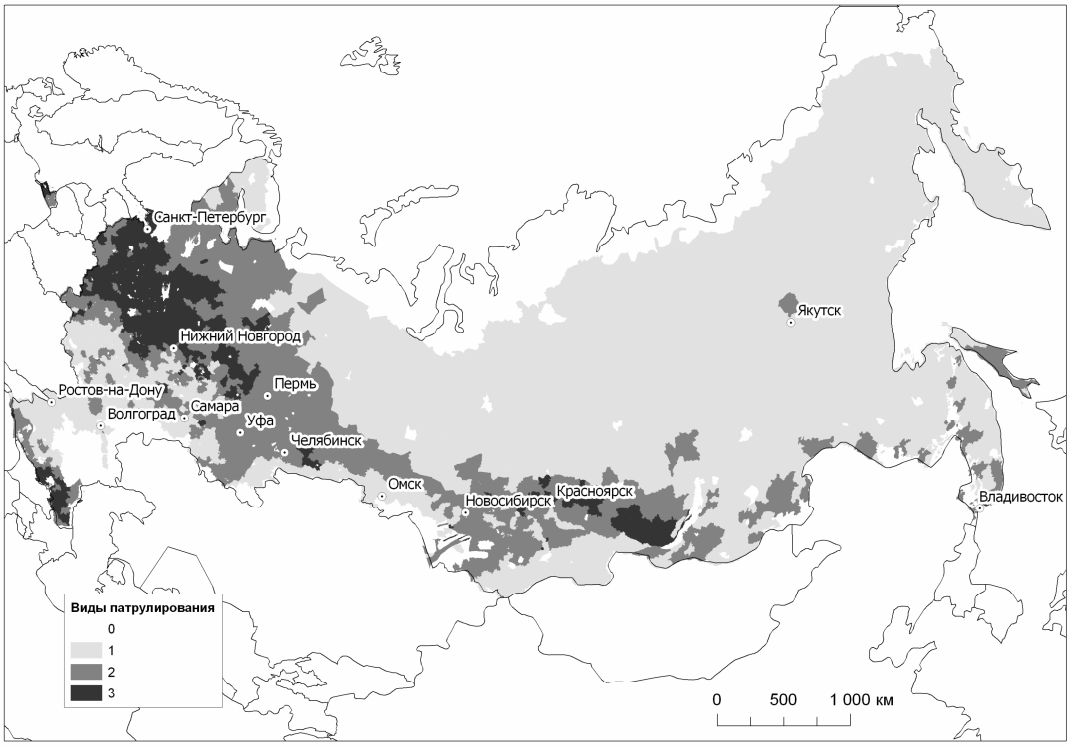


Рисунок 3. Районирование территории Российской Федерации по видам охраны. Условные обозначения: 0 — территории, не относящиеся к лесному фонду; 1 — зона космического мониторинга; 2 — зона авиационной охраны; 3 — зона наземной охраны

В отдельные годы при чрезвычайных погодных условиях и складывающихся лесопожарных ситуациях регионы с интенсивным освоением лесных территорий в Сибири и на Дальнем Востоке требуют привлечения дополнительных средств мониторинга пожаров. Например, в зоне, отнесенной к космомониторингу на юге Эвенкии, требуется привлечение средств авиационной охраны. Предлагаемое районирование и картосхемы, как и любые другие аналогичные продукты, не могут рассматриваться как статические характеристики территорий и требуют систематического уточнения и детализации в связи с изменяющимися экономическими условиями, интенсивным хозяйственным освоением и развитием объектов инфраструктуры на лесных территориях.

***

УДК 630

РАЗРАБОТКА ИНТЕРНЕТ-СЕРВИСА «ЭНЦИКЛОПЕДИЯ ПРИРОДНЫХ ПОЖАРОВ»

А. В. БРЮХАНОВ[1], В. С. КОМОРОВСКИЙ[2], П. А. ОСАВЕЛЮК[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Сибирская пожарно-спасательная академия — филиал Санкт-Петербургского университета ГПС МЧС России, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
В статье рассматриваются некоторые аспекты разработки нового информационного сервиса, обобщающего информацию о методах и средствах борьбы с природными пожарами. Сервис основан на функциональности «вики».

Разработка различных информационных сервисов, посвященных проблеме борьбы с природными пожарами, ведется достаточно давно. Над разными аспектами данной проблемы работают различные группы специалистов как в России, так и за рубежом. Наибольшее распространение в настоящее время в мире получили терминологические словари и глоссарии [4—8]. Более универсальными и новыми информационными ресурсами, которые освещают не только терминологическую часть, но и техническую, законодательную, методическую, являются различные энциклопедии и справочники,

электронные информационные системы. В связи с быстрым развитием компьютерной техники и современных средств связи данные энциклопедии и справочники все реже делаются в бумажном варианте и изначально создаются в более современном электронном формате. Практически первым таким ресурсом в нашей стране стала созданная в 2008 г. Справочно-информационная система (СИС) «Природные пожары, способы и средства борьбы с ними» [1, 3], которая в дальнейшем была переведена в online-формат [2]. Данный интернет-продукт получил у разработчиков (Институт леса им. Сукачева СО РАН и Центр НИОКР Сибирской пожарно-спасательной академии — филиала Санкт-Петербургского университета ГПС МЧС России) сокращенное название СИС «Ландшафтные пожары» и функционирует с 2010 года на сайте Центра НИОКР (http://cniokr.igps.ru/sis_pp.php).

Однако и у данных продуктов есть свои слабые места. Главным недостатком подобных информационных ресурсов является высокий уровень их статичности. Жизненный цикл таких ресурсов, как правило, включает четыре последовательных стадии: разработка, публикация, использование, устаревание и утилизация. Гибкие изменения в структуре, дополнение, обновление ресурса при таком подходе требуют привлечения больших сил на его содержание. При этом любая современная отрасль, в том числе охрана лесов от пожаров и управление пожарами, меняется достаточно быстро и требует оперативных обновлений в информационной поддержке. Таким образом, разработка информационно-справочных сервисов нового типа является весьма актуальной.

В современном мире все большую популярность набирают проекты, подобные проекту «Википедия». Концепция свободной, общедоступной, мультиязычной энциклопедии является очень привлекательной для создания информационных сервисов в различных отраслях. Так называемые «вики» (от сокращенного английского названия «Википедии» — WiKi), как специализированные, так и универсальные, создаются организациями и сообществами по всему миру. С помощью данной технологии проводится документирование разработки программных продуктов и изделий, создаются корпоративные базы знаний (например, вики-функциональность предоставляет компания IBM в своем продукте IBM Notes Social Edition).

Преимущества информационных ресурсов, созданных с использованием парадигмы «вики», весьма существенны. К таким преимуществам можно отнести распределенность, доступность, возможность редактирования всеми участниками проекта, ориентация на многоязычность, возможность контроля версий и отката правок. Недостатком такого типа проектов является возможность недобросовестных и некомпетентных правок, что нивелируется настройками контроля доступа и отката правок.

Ключевым преимуществом вики-проектов является возможность создавать и редактировать статьи широкому кругу заинтересованных пользователей. При этом нет необходимости в глубоких познаниях информационных технологий, достаточно базовых навыков работы с текстовыми редакторами.

Учитывая изложенные выше соображения, был разработан проект «Энциклопедия природных пожаров». В качестве платформы для разработки была выбрана бесплатная среда Doku Wiki. Основной целью проекта является систематизация и обобщение знаний по различным аспектам проблемы природных пожаров. Проект доступен в сети Интернет по адресу http://landfires.ru. Главная страница сайта приведена на рис. 1. Энциклопедия включает в себя следующие разделы:

- Главная страница
- **Средства борьбы с пожарами**
  - Авиация
  - Наземная техника
  - Лесопожарный инструмент
  - Химические вещества
  - Средства спасения
- **Способы борьбы с пожарами**
  - Мониторинг пожаров
  - Локализация пожаров
  - Тушение пожаров
  - Моделирование пожаров
- Термины и определения
- Публикации
- Персоналии
- Ссылки
- О проекте

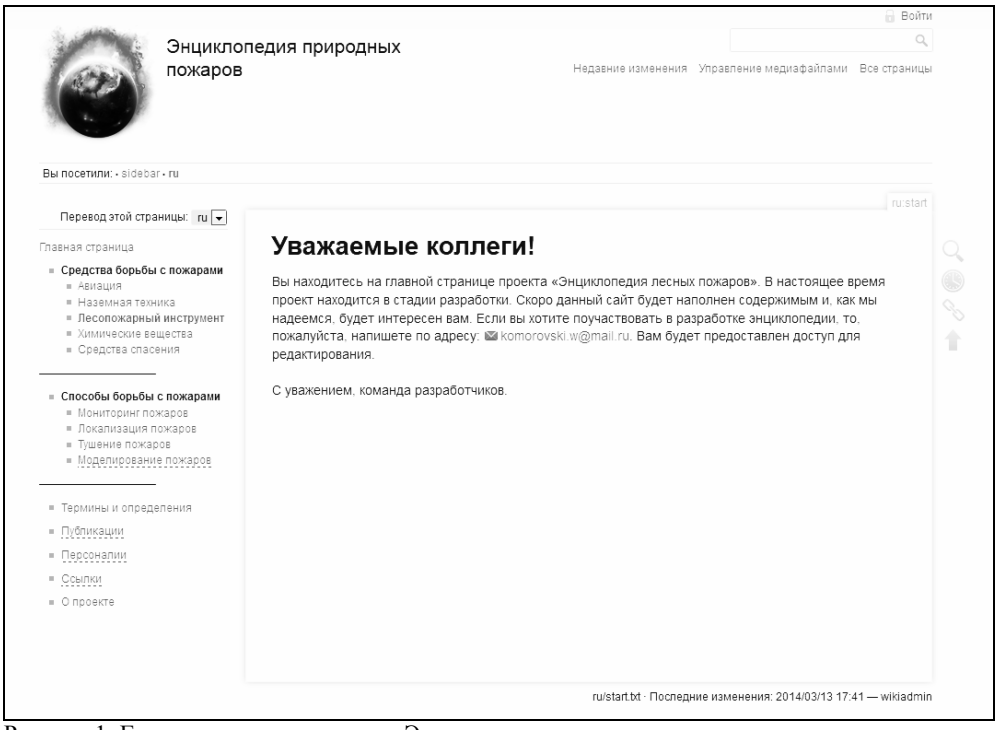


Рисунок 1. Главная страница проекта «Энциклопедия природных пожаров»

В настоящее время созданы макеты сайта на русском, английском, немецком, польском и украинском языках. Наибольшее наполнение имеется в русскоязычной версии. Внешний вид страницы приведен на рис. 2. Цифрами на рисунке обозначены:

1. Автоматическое содержание страницы;
2. Кнопка редактирования (доступна для зарегистрированных пользователей);
3. Кнопка просмотра версий страницы;
4. Кнопка просмотра страниц, связанных с данной;
5. Кнопка быстрой навигации.

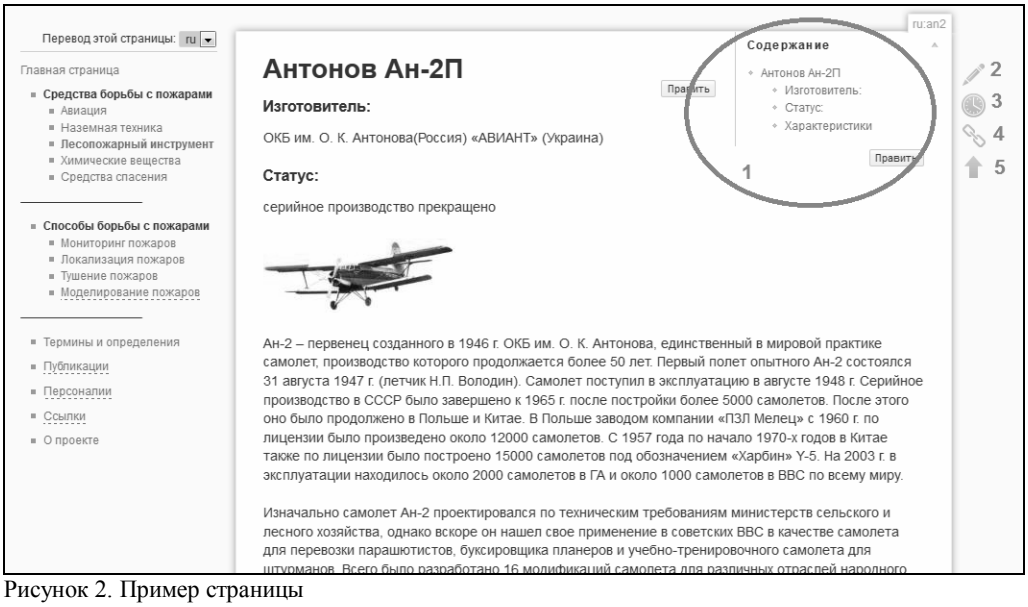


Рисунок 2. Пример страницы

«Энциклопедия природных пожаров» — это информационный сервис, основанный на современных технологиях. В настоящее время он находится на этапе первичного наполнения информацией. Коллектив авторов приглашает всех заинтересованных лиц к сотрудничеству как в качестве пользователей, так и в качестве экспертов и редакторов.

ЛИТЕРАТУРА
1. *Брюханов А. В., Осавелюк П. А.* Справочно-информационная система по природным пожарам, средствам и способам борьбы с ними // Пожарная безопасность. 2009. 3. С. 119—125.
2. *Брюханов А. В., Осавелюк П. А., Калюжина Ж. С.* Информационный ресурс по ландшафтным пожарам, способам и средствам борьбы с ними // Матер. всеросс. заочной конференции по теоретическим основам проектирования и разработке распределенных информационных систем, «ПРИС-2011». Красноярск: СибГТУ. С. 67—70.
3. *Свидетельство* о государственной регистрации программ для ЭВМ № 2011611951: «Справочно-информационная система “Природные пожары, способы и средства борьбы с ними”». Зарегистрирована в реестре программ для ЭВМ Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам (Роспатент) 03 марта 2011 г. Авторы: А. В. Брюханов, П. А. Осавелюк, Е. В. Гуляева, Е. Н. Хозяинов.
4. *European* Glossary for Wildfires and Forest Fires, 1st Edition. European Forest Fire Networks Project (2012) 138 p. http://www.fire.uni-freiburg.de/literature/EUFOFINET-Fire-Glossary.pdf.
5. *Europejski* słownik dotyczący pożarów lasu. Wydanie pierwsze. Instytut Badawczy Leśnictwa, Sękocin Stary, 2013. 148 str.
6. *Glossary* of Wildland Fire Terminology. National Wildfire Coordinating Group (NWCG). 2012. 369 p. http://www.nwcg.gov/pms/pubs/glossary/pms205.pdf.
7. *International* Multi-Lingual Fire Management Terminology (English - Russian - Mongolian - German) (status: 16 March 2011; PDF, 2.5 MB) http://www.fire.uni-freiburg.de/literature/RUS-MON-GER-ENG-Glossary-Web.pdf.
8. *Wildfire* Glossary. Australasian Fire Authorities Council (AFAC) — East Melbourne Victoria, 2009. 35 p. http://www.fire.uni-freiburg.de/literature/AFAC-Wildfire-Glossary-Indexed-2009.pdf.

***

УДК 630

ПРАКТИЧЕСКОЕ ВНЕДРЕНИЕ НОВЫХ ПОДХОДОВ И ТЕХНОЛОГИЙ ДЛЯ БОРЬБЫ С ПОЖАРАМИ НА ОСОБООХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

А. В. БРЮХАНОВ[1], А. С. ШИШИКИН[1], В. А. ИВАНОВ[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
В работе приведен обзор ситуации с пожароуправлением на различных категориях особоохраняемых природных территорий (ООПТ) как в РФ, так и за рубежом. Приводятся основные положения, соблюдение которых позволит снизить количество антропогенных пожаров на заповедных территориях, а также значительно уменьшить риск разрастания пожаров до катастрофических размеров независимо от причины их возникновения.

Ситуация с организацией пожароуправления на особоохраняемых природных территориях различается в зависимости от климатических, лесорастительных и экономических возможностей того или иного государства. В развивающихся странах (большинство стран Латинской Америки, Африки и Азии) целенаправленно ведется борьба со ВСЕМИ пожарами, но в связи с тем, что ряд ООПТ имеют значительные площади и достаточно высокую частоту возгораний, а силы пожаротушения малочисленны, плохо обучены или недостаточно оснащены, заповедники и природные парки данных государств имеют высокую горимость. Это приводит к тому, что ежегодные площади пожаров в заповедниках и национальных парках в большинстве случаев не особо отличаются от площадей пожаров обычных (не заповедных) территорий.

Страны Европы по-прежнему стараются бороться со всеми источниками возгораний как на особоохраняемых природных территориях, так и в окружающих их районах. Однако в ряде густонаселенных европейских стран на ООПТ в последние два-три десятилетия начали использовать предписанные пожары и контролируемые выжигания растительности для разных целей. Например, в Испании и Португалии в природных парках контролируемый огонь используют для снижения природной пожарной опасности и предотвращения стихийного распространения горения, а в Германии и странах Скандинавии — для восстановления естественного видового разнообразия на участках, где благодаря отлаженной деятельности лесопожарных служб огонь как экологический фактор был на долгие годы исключен из охраняемых природных комплексов. В экономически развитых странах за пределами Европы (США, Канада, Австралия, Новая Зеландия и др.), как и в лесном хозяйстве, большинство ООПТ перешли от тотального тушения всех пожаров к политике пожароуправления на территории природных и национальных парков, поняв, что большинство видов животных и растений в своем онтогенезе так или иначе во многом зависят от пирогенного фактора.

По вопросам использования средств и способов борьбы можно отметить, что разница в техническом оснащении и экипировке противопожарных служб между богатыми и бедными странами на особоохраняемых природных территориях постепенно сокращается, и во многих развивающихся странах

уровень подготовки и оснащения рейнджеров в заповедниках и парках гораздо выше, чем на окружающих незаповедных территориях (в данных странах), а в ряде случаев подготовка вообще находится на достаточно высоком мировом уровне (Малайзия, Кения, Танзания, Эквадор, Мексика и т. д.). Данная ситуация обусловлена прежде всего тем, что национальные и природные парки, заповедники получают значительную финансовую, техническую и методическую помощь от национальных и международных природоохранных организаций, особенно в тех случаях, когда от пожаров зависит состояние популяций исчезающих видов животных или растений.

Российские ООПТ федерального статуса организуют контроль за пожарами на собственной территории самостоятельно. Федеральные заказники, национальные парки и заповедники могут привлекать на платной и безвозмездной основе к профилактическим и мониторинговым работам и даже к пожаротушению сторонние организации, однако они самостоятельно принимают решения, насколько опасен тот или иной пожар и в какую очередь нужно тушить пожары при одновременном возникновении нескольких очагов на их территории.

По используемым техническим средствам и способам тушения и профилактики существует целый ряд ограничений для ООПТ. Например, на природных охраняемых территориях по всему миру есть строгие запреты по кратности и высоте полетов, а также по созданию искусственных противопожарных барьеров (напашка минполос, создание противопожарных разрывов и дорог и т. д.). Данные ограничения даже для одной страны могут существенно различаться в зависимости от природоохранного статуса территории. Например, в нашей стране над территорией заповедников рекомендуемая высота полета составляет не менее 2 км, а над природными и национальными парками этот показатель уже уменьшен до 1 км. В заказниках и природных парках возможно создание противопожарных минерализованных полос и дорог, в российских нацпарках и заповедниках эти способы профилактики от пожаров запрещены для уменьшения антропогенного влияния человека на естественную среду. Практически во всех странах категорически запрещено использовать для борьбы с пожарами различные химические соединения (красители, смачиватели и пенообразователи для воды), которые могут быть токсичны хотя бы в минимальной степени или очень долго разлагаются в природных условиях.

Учитывая имеющийся отечественный и зарубежный опыт контроля пожаров на ООПТ, а также проведенные исследования Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН (разработка «Стратегии по снижению пожарной опасности на ООПТ Алтае-Саянского экорегиона»), пожароуправление должно базироваться на следующих принципах:

1. Согласованность основных мониторинговых и других работ ООПТ с мероприятиями по пожароуправлению. Комплекс противопожарных мероприятий и других работ позволяет более эффективно использовать финансовые затраты и технические средства ООПТ.

2. Определение допустимого уровня горимости территории по типам ландшафтов и растительности. Полное исключение огня в лесах ООПТ невозможно, поскольку это приведет к нарушению естественных восстановительно-динамичных процессов и исчезновению пирогенных видов растений и животных.

3. Установление максимально допустимой площади одного пожара. Ведущими параметрами для оценки влияния пожара на животных или восстановление растений являются размер и конфигурация гари. Для семенных растений также важно наличие источников обсеменений. Мелкоконтурные гари вытянутой формы приводят к увеличению мозаичности условий обитания, повышают общую экологическую емкость территории, поддерживают богатство опушечных видов и повышают продуктивность зоокомплексов. Гари после высокоинтенсивных низовых или верховых крупных по площади пожаров (более 200 га) в свою очередь значительно затрудняют естественное восстановление до пожарного видового и количественного состава флоры и фауны, формируя монодоминантные пирогенные сообщества.

4. Приоритетно выборочная очередность тушения природных пожаров по типам ландшафтов, растительности, их распространению исходя из основных целей организации ООПТ. При сложной пожарной обстановке на территории ООПТ одновременно могут действовать несколько пожаров и возникать новые очаги загорания, в то время как силы и средства пожаротушения ограничены. Теория и многолетняя практика показывают, что прежде всего необходимо тушить пожары, возникшие на малых площадях. При выборе первоочередности тушения необходимо учитывать пирогенное состояние ландшафтного контура и возможное распространение пожара на другие типы растительности исходя из оценки вероятных последствий пожаров и пожароопасности для других биоценозов. Необходимо проводить экономическую и административную оценку возможности и целесообразности тушения каждого очага возгорания. При ограниченном размере сил и средств тушатся прежде всего те очаги, приближение которых опасно для объектов инфраструктуры ООПТ (кордоны, визит-центры, ЛЭП и т. д.), а также пожары, угрожающие населенным пунктам, близлежащим к границам заповедников и национальных парков.

5. Снижение количества и плотности антропогенных источников возгораний. Данное положение

подразумевает прежде всего активную агитационную и информационно-разъяснительную работу среди населения в районах месторасположения ООПТ. Для данных целей должны активно использоваться современные методы информирования, включая телевидение и оповещение средствами мобильной связи (SMS-информирование о высокой пожарной опасности и ограничение доступа в рекреационные зоны).

Кроме того, данное положение подразумевает активную противопожарную работу. На ООПТ, где возможно разведение костров (региональные ООПТ, буферные и туристско-экскурсионные зоны нацпарков), должны специальным образом обустраиваться места стоянок и баз отдыха. Для обеспечения безопасности имеющихся построек и объектов инфраструктуры на прилегающих к ним участках или под ними должны проводиться профилактические противопожарные мероприятия (окашивание, прокладка минерализованных полос, организация сосредоточения средств пожаротушения и т. д.), разрешенные законодательно.

6. Оптимизация системы обнаружения и тушения (*маршрутов доставки сил и средств*, *мест хранения пожарного оборудования*, *тренировок и т. д.*) *прогнозируемых пожаров.* Широкое использование пожарных наблюдательных вышек и господствующих высот с телеметрическим оборудованием. Проведение наземного и водного патрулирования на участках с высокой антропогенной нагрузкой. Использование данных авиапатрулирования и космического слежения.

7. Создание мобильных пожарных бригад в пожароопасный сезон и их размещение в наиболее опасных зонах. Целесообразно привлечение местного населения (хорошо знакомого с районом охраны) на пожароопасный сезон для создания мобильных противопожарных отрядов на контрактной основе, заключение договоров на обнаружение и тушение со специализированными подразделениями Авиалесоохраны, силами ГПС МЧС, работниками лесного и сельского хозяйства, а также предприятиями, осуществляющими хозяйственную деятельность в охранной зоне ООПТ.

8. Использование малогабаритного противопожарного оборудования и вездеходов общего пользования. Предпочтение следует отдавать малой механизации. Среди наземной техники наиболее перспективно использование квадроциклов и мини-тракторов с навесным оборудованием. Основное их достоинство — в мобильности и легкости транспортировки к месту пожара, а также высокая проходимость. Малогабаритная техника направлена на повышение эффективности мобильных пожарных бригад, а также должна использоваться при проведении режимных мероприятий и научных исследований.

9. Использование управляемого огня при создании противопожарных барьеров и профилактических выжиганий. Для создания противопожарных барьеров и разрывов в степных зонах и светлохвойных лесах необходимо использовать управляемый огонь. По границе с особо опасными участками с частым возгоранием (дороги, поля и т. п.), а также по периметру площадей, достигших пожарной спелости, рекомендуется проводить профилактические выжигания (предписанные палы). Данные работы должны производиться только специалистами, прошедшими специальную подготовку, при необходимом количестве средств сдерживания огня и подходящих погодных условиях.

10. Оптимизация размещения и способов наблюдения за пожароопасной обстановкой, *раннее обнаружение пожаров на ООПТ и ведение мониторинга пожаров на сопредельных территориях.* ООПТ классифицируются по степени угрозы возникновения пожаров на основе природной пожарной опасности и фактической горимости. Разработка маршрутов доставки сил и средств к месту пожара проводится с учетом фактической доступности и требуемого обустройства территории не только для тушения пожара, но и для осуществления других работ. Согласовывается противопожарное патрулирование на сопредельных территориях и организуются совместные наблюдательные пункты по границе ООПТ.

11. Реализация системы пожароуправления должна быть неотъемлемой частью постоянной охранной и научной деятельности ООПТ. Это предполагает устройство ООПТ с созданием базы данных и электронных карт эколого-ландшафтных контуров, обустройство доступности территории, оценку климаксового пожарного состояния и ведение постоянного мониторинга послепожарного состояния биоценозов.

На основании данных принципов должны подготавливаться стратегии пожароуправления, планы противопожарного обустройства ООПТ и организовываться работы по противопожарному мониторингу, профилактике и борьбе с пожарами. Использование данных положений позволит снизить количество антропогенных пожаров на заповедных территориях, а также значительно уменьшить риск разрастания пожаров до катастрофических размеров независимо от причины их возникновения.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Стратегия* по снижению пожарной опасности на ООПТ Алтае-Саянского экорегиона / А. С. Шишикин и др. Отв. ред. А. А. Онучин. Сиб. отд-е РАН, Ин-т леса им. В. Н. Сукачева. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2013. 265 с.
2. *Shishikin A. S., Ivanov V. A., Ponomarev E. I. et al.* Fire Danger Mitigation: A strategy for Protected Areas of the Altai-Sayan Ecoregion. Krasnoyarsk, 2012. 60 p.

***

УДК 630*439

ВОЗДЕЙСТВИЕ ПОЖАРОВ НА ЛЕСНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

Л. В. БУРЯК, О. П. КАЛЕНСКАЯ

Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Рассмотрены особенности пожарной опасности и горимости территории Восточного Забайкалья. Приведена оценка воздействия пожаров на состояние древостоев и процессы лесовозобновления в насаждениях и на нарушенных участках лесных земель в различных типах условий местопроизрастания региона.

В последние десятилетия вследствие сложившегося комплекса факторов в ряде регионов России наблюдаются увеличение продолжительности пожароопасного сезона, рост частоты пожаров и горимости лесов [4, 6, 7]. Увеличение активности пожаров может привести к усугублению их последствий [3]. При этом наиболее чувствительными к изменениям являются территории юга Сибири [5]. Создаются иные условия, делающие актуальным осмысление последствий этих изменений, в первую очередь в регионах, отличающихся наиболее высокой степенью горимости.

Вследствие климатических и природных особенностей для насаждений Восточного Забайкалья характерна самая высокая степень горимости не только по территории Сибири, но и в целом по России. Регион характеризуется резко континентальным климатом, основными чертами которого являются небольшое количество осадков, малое количество снега, раннее снеготаяние и жаркое лето. Наблюдающееся изменение климата в регионе сопровождалось многолетними устойчивыми засухами, длительными пожароопасными сезонами с высокими показателями пожарной опасности по условиям погоды. В значительной степени увеличивает пожарную опасность не соответствующая правилам рубка лесов. Незаконные рубки с уборкой самых крупных деревьев, когда забирается лишь первый 4-метровый сортимент, обусловливают увеличение природной пожарной опасности данных насаждений или уже редин. Кроме того, происходит накопление большого запаса напочвенного горючего материала, прежде всего за счет брошенных крон и разросшегося травостоя. С учетом совокупности этих факторов возрастает и так высокая природная пожарная опасность. Кроме того, они способствуют увеличению интенсивности горения и развитию низовых пожаров в верховые.

Наблюдается устойчивый рост количества возникших пожаров и площади, пройденной ими по десятилетиям (табл. 1). Пики горимости в регионе наблюдаются через 3—4 года, а в отдельные периоды и каждый год, например, в 2007—2008 гг. За последний период самой высокой степенью горимости в Забайкальском крае характеризовался пожароопасный сезон 2003 года, отличающийся от предыдущих лет массовостью пожаров, чрезвычайной и непрерывной горимостью в течение 4 месяцев. Максимальный комплексный показатель ПВ-1 11 июля достигал 40,8 тыс. единиц. По данным агентства лесной отрасли, в 2003 году пожарами пройдена площадь 903 375 га, горимость по краю составила 2,56 %. При этом, например, в Верхне-Читинском лесничестве пожарами было пройдено 25 % от охраняемой территории**.** В 2007 году пожароопасный сезон длился более 7 месяцев. В середине октября комплексный показатель пожарной опасности по условиям погоды ПВ-1 достигал 26 тыс. единиц. В результате этого в центральных и южных районах Забайкальского края сложилась чрезвычайная ситуация. Так, например, на территории Беклемишевского лесничества наблюдалось три пика горимости — весенний, летний и осенний. Пожары, возникавшие в осенние месяцы, характеризовались устойчивой формой и сопровождались вывалом древостоев. В 2008 году первые пожары были зафиксированы уже в феврале — начале марта, причем мартовские и апрельские пожары характеризовались также устойчивой формой с полным прогоранием подстилки и вывалом деревьев. Весной 2008 года повторно (в третий раз за 8 лет) пройдены огнем обследованные нами гари 2000 и 2001 гг. Верхне-Читинского лесничества, погиб поселившийся на гарях подрост, подстилка прогорела полностью до минерального слоя почвы. В весенний период при сильных ветрах это привело к образованию пыльных бурь и сильной ветровой эрозии почв. Последующие ливневые осадки привели к сильной водной эрозии и образованию глубоких (до 4—7 м) оврагов.

Таблица 1. Количество и площади пожаров в Забайкальском крае по десятилетиям

Годы	Количество пожаров, шт.	Лесная площадь, пройденная пожарами, га
1980—1989	4100	97 815
1990—1999	8611	527 734
2000—2009	12 725	1 985 572

Лесные ландшафты в Забайкальском крае вследствие суровости и сухости климата приурочены к горным условиям (хребтам), долины представлены в основном степными ландшафтами. Лесные

ландшафты оказались пространственно несплошными, разобщенными смежными природными комплексами и находятся в крайне лимитируемых рамках существования. Для Забайкалья в настоящее время характерна все увеличивающаяся аридизация климата, наблюдаются процессы опустынивания. Процесс опустынивания затронул, кроме степных, и лесостепные ландшафты [1].

Проведенные нами исследования захватили все лесные районы, выделенные на территории Восточного Забайкалья. Исследования показали, что в регионе факторами, в значительной степени определяющими характеристики насаждений и последствия пожаров в них, являются климатические и погодные условия, рельеф (приуроченность насаждений к различным высотным поясам), степень антропогенного вмешательства (незаконные рубки), тип условий местопроизрастания ТУМ (богатство и влажность почвы), характеристики самих пожаров и повторяемость воздействия огня.

В Байкальском горном лесном районе и Забайкальском горномерзлотном районе сосновые насаждения приурочены к песчаным и супесчаным сухим и свежим почвам (ТУМ – A_0, A_1 B_1), обычно к нижним частям склонов, чаще световых экспозиций. Молодняки, как правило, перегущенные, средневозрастные и приспевающие древостои также характеризуются достаточно высокой полнотой (0,7—1), а спелые и перестойные обычно среднеполнотные. Древостои группово-разновозрастные, преобладающие классы бонитета — III—IV (чаще IV), запас спелых и перестойных древостоев, как правило, не более 260 м^3/га. Перегущенные до возраста спелости сосняки часто мертвопокровные, распространены разнотравные, рододендроновые, злаково-разнотравные и брусничные типы леса. В подлеске кроме рододендрона встречаются шиповник, ива Беббе, спирея. В составе травяного покрова преобладают полыни, горичник байкальский, астрагал, костяника, дендрантема Завадского, из кустарничков встречается брусника.

Сосновые насаждения характеризуются высокой степенью горимости и частой повторяемостью пожаров. Спелые и перестойные деревья, как правило, имеют следы неоднократных предыдущих пожаров (нагар, выгоры, подсушины, засмоления). При этом следует отметить, что несмотря на частую повторяемость воздействия огня в данных условиях древостои повреждаются низовыми пожарами незначительно (табл. 2). Это обусловлено малым запасом напочвенных горючих материалов, беглой формой пожаров и незначительным временем воздействия огня. В случае возникновения верховых пожаров древостои гибнут полностью. В насаждениях, пройденных пожарами, увеличивается доля участия злаков и осок, поселяется ива. Гари зарастают чаще по вейниковому типу. На участках с сильно прогоревшим напочвенным покровом разрастается дикранум.

Таблица 2. Отпад спелых древостоев по запасу в различных типах условий местопроизрастания (ТУМ)

ТУМ		A_0, A_1 B_1	B_2, B_3, C_2 , C_3	B_4, B_5, C_4 , C_5
верхняя строка — беглые пожары, нижняя — устойчивые пожары, $x \pm m_x$, %				
Сила пожара	слабая	4,0 ± 0,45	6,5 ± 0,67	**
		*	32,0 ± 2,68	-
	средняя	6,0 ± 2,68	18,5 ± 2,45	**
		*	39 ± 0,7	82,2 ± 3,3
	до сильной	35,0 ± 1,34	36 ± 1,05	**
		*	67,2 ± 4,52	100

* — пожары не переходят в устойчивую форму из-за малого запаса напочвенного горючего материала.
** — пожары возникают при высоких классах пожарной опасности по погоде и имеют устойчивую форму.

Процессы лесовозобновления в сосновых насаждениях достаточно успешны и протекают без смены пород (табл. 3). Количество подроста достаточное, но доля благонадежного не превышает 50 %. Низовые пожары умеренной силы стимулируют более успешное поселение подроста. На крупных гарях в этих условиях местопроизрастания процессы лесовозобновления затруднены, успешное поселение подроста наблюдается лишь вблизи со стенами сохранившихся древостоев. Гари зарастают вейником. Повторные пожары оказывают отрицательное влияние на возобновительные процессы.

Насаждения с преобладанием лиственницы приурочены к склонам теневых экспозиций, средним и верхним частям склонов, а также к пониженным элементам рельефа. В средних частях склонов и на склонах теневых экспозиций на суглинистых свежих и влажных почвах (ТУМ — B_2, B_3, C_2 , C_3) произрастают смешанные сосново-лиственничные насаждения, возможно, со значительным участием мелколиственных пород рододендроновых, брусничниковых, голубичниковых, зеленомошных, разнотравных и ольховниковых типов леса. Данные насаждения чаще характеризуются IV классом бонитета, средне- и высокополнотные, с запасом в спелых древостоях 110—250 м^3/га, чаще группово-разновозрастные. Горномерзлотные области и пониженные элементы рельефа с переувлажненными мерзлотными почвами (ТУМ — B_4, B_5, C_4 , C_5) заняты чистыми лиственничными насаждениями, как правило, низкополнотными, IV—V классов бонитета. Типы леса — голубичные, разнотравные, моховые, багульниковые. Среди подлесочных пород широко распространен рододендрон, встречаются ольховник, шиповник, таволга, курильский чай, ерник.

Таблица 3. Характеристика лесовозобновления в различных типах условий местопроизрастания (ТУМ)
Состав / количество $x \pm m_x$ (тыс. экз./га) / варьирование V (%) благонадежного подроста

ТУМ	Категории участков лесных земель							
	длительно негоревшие насаждения	пожарище (горельник)	крупные гари (вейниковые, разнотравные)	кипрейные гари	участки гари около стен леса	гарь повторно горевшая	вырубка не-горевшая	вырубка, пройденная пожаром
A_0, A_1	10С 1,2 ± 0,35/121	10С 0,9 ± 0,42/185	10С 0,5 ± 0,09/63	-	10С 7,1 ± 1,29/76	подроста нет	-	подроста нет
B_2, C_2	5С2Л2Б1Ос 4,1 ± 1,00/124	4С3Л3Б 8,0 ± 1,45/92	5Б2С1Л2Ос 5,39 ± 1,13/107	4Л1С5Б 15,3 ± 3,00/76	6Л2С1Б1Ос 21,0 ± 1,41/26	10Б 0,4 ± 0,21/216	7Б2Ос1С+Л 3,5 ± 0,14/16	7Б3Л 2,4 ± 0,49/78
B_{3-5}, C_{3-5}	6Л3Ос+Б 6,2 ± 1,19/90	6Б2Л2Ос 2,8 ± 0,85/131	6Б3Л1Ос 17,1 ± 4,46/2	8Б2Л 391,7 ± 86,60/83	6Б2Л2Ос 31,8*	5Б5Ос 1,0 ± 0,26/87	6Б4Л 68,5 ± 7,41/46	7Б3Л1Ос 5,4*

Примечание. В таблицах данные приведены без учета всходов.
- — такие участки либо отсутствуют, либо мало представлены; * — в данных категориях участков была исследована одна пробная площадь.

В случае распространения низовых пожаров беглой формы отпад по запасу в древостоях, как правило, не превышает 10—25 % (табл. 2). Однако для насаждений, произрастающих на суглинистых почвах, более характерен переход пожаров в устойчивую форму, на переувлажненных почвах на участках со значительной мощностью подстилки возможно развитие подстилочно-гумусовых пожаров. После воздействия устойчивых пожаров отпад составляет более 40 % от запаса. На переувлажненных мерзлотных почвах в результате прогорания поверхностных корневых систем уже в год пожара начинается вывал деревьев. В последние десятилетия для данного региона вследствие усиления засух и увеличения их длительности развитие сильных устойчивых пожаров с полным прогоранием напочвенного слоя горючих материалов даже в переувлажненных условиях местопроизрастания стало закономерным.

Гари в данных условиях местопроизрастания представлены чаще вейниковым и кипрейным типами. Насаждения, пройденные низовыми пожарами до средней силы, представлены разнотравными, разнотравно-осоковыми, разнотравно-злаковыми, брусничными, кустарничковыми типами леса. На переувлажненных почвах на участках гарей с сильно прогоревшим напочвенным покровом разрастается маршанция. В подлеске появляются ивы, по пониженным элементам рельефа разрастается ерник (береза кустарниковая), наблюдается быстрое послепожарное восстановление рододендрона даурского. Естественное возобновление чаще происходит со сменой пород на мелколиственные (табл. 3). Количество поселившихся после пожаров всходов березы и осины на переувлажненных почвах может превышать 400 тыс. экз./га. На крупных гарях, заросших по вейниковому типу, процессы лесовосстановления затруднены, возможно, до полного отсутствия возобновления, особенно после воздействия повторных пожаров.

Сукцессионные процессы многовариантны. Восстановительные ряды чаще длительно-производные со сменой пород. Возможны дигрессия лесных экосистем и переход земель, покрытых лесной растительностью, в непокрытые, в случае повторных пожаров преобразование лесных земель в нелесные (пустыри), а на переувлажненных участках, возможно, с заболачиванием почв. На повторно прогоревших участках крупных гарей наблюдается эрозия почв.

В целом по результатам исследования можно сказать, что в настоящее время вследствие изменения климата и ужесточения и без того крайне жестких климатических и природных условий Забайкальского края, а также из-за увеличения степени антропогенного вмешательства наблюдается значительный рост частоты пожаров и горимости лесных земель Восточного Забайкалья. При этом пожары выступают как мощный экологический фактор, определяющий возможность существования значительной части лесных экосистем региона. В случае дальнейшего потепления климата и

возникновения повторных пожаров возможно преобразование части лесных земель в нелесные. В регионе это проявляется в остепнении участков гарей в южных лесостепных регионах и в нижних частях склонов южной экспозиции на границе со степными ландшафтами или их опустынивании в центральных районах края, а также заболачивании участков гарей на переувлажненных почвах в горномерзлотном районе Забайкальского края. При этом на участках крупных гарей наблюдается интенсивная ветровая и водная эрозия почв.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Волошин А. Л.* География опустынивания Забайкалья // Матер. науч. конф. «Природные ресурсы Забайкалья и проблемы природопользования». Чита: ЧИПР СО РАН, 2001. С. 197.
2. *Flannigan M. D., Krawchuk M. A., de Groot W. J. et al.* Implications of changing climate for global wildland fire // International Journal of Wildland Fire. 2009. 18: 483—507.
3. *Furyaev V. V., Vaganov E. A., Tchebakova N. M. et al.* Effects of fire and climate on successions and structural changes of the Siberian Boreal forest // *Eurasian J. Forest Res.* 2001. 2: 1—15.
4. *Groisman P. Y., Sherstyukov B. G., Razuvaev V. N. et al.* Potential forest fire danger over Northern Eurasia-Changes during the 20th century // Global and planetary change. 2007. 56: 371—386.
5. *Gustafson E. J., Shvidenko A. Z., Sturtevant B. R. et al.* Predicting global change effects on forest biomass and composition in south-central Siberia // Ecol. Appl. 2010. 20 (3): 700—715.
6. *Kasischke E. S., Turetsky M. R.* Recent changes in the fire regime across the North American boreal region — spatial and temporal patterns of burning across Canada and Alaska // Geophys. Res. Lett. 2006. 33: L09703.
7. *Soja A. J., Shugart H. H., Sukhinin A. et al.* Satellite-derived mean fire return intervals as indicators of change in Siberia (1995—2002) // Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change. 2006. 11: 75—96.

***

УДК 630.432

УПРАВЛЕНИЕ ДЕЙСТВУЮЩИМИ ПОЖАРАМИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

А. В. ВОЛОКИТИНА[1], М. А. КОРЕЦ[1], Т. М. СОФРОНОВА[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Красноярский государственный педагогический университет им. В. П. Астафьева, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Рассматриваются вопросы управления действующими пожарами растительности на основе прогноза их поведения, то есть прогноза скорости распространения кромки пожара, его интенсивности, развития и последствий. Разработан метод прогноза поведения действующих пожаров растительности для управления ими. Созданы примеры информационных баз в системе ГИС по прогнозу поведения пожаров растительности в равнинных и горных условиях.

Введение. Проблема природных пожаров (т. е. пожаров растительности, к которым относятся лесные, кустарниковые, болотные, степные, тундровые и другие пожары, возникающие и действующие на территории Гослесфонда) — одна из наиболее важных проблем в лесном хозяйстве России [8].

В настоящее время в связи с развитием экологических взглядов на роль огня как периодически действующего природного фактора ставится задача управления пожарами с учетом их разнообразных последствий. Поэтому термины «борьба с лесными пожарами», «контролирование лесных пожаров» заменяются в мировой практике терминами «управление природными пожарами» или «управление пожарами растительности» [2]. В России также наметился переход от концепции пожаротушения к концепции пожароуправления.

Не умаляя экологической роли пожаров растительности, включая лесные, надо, однако, признать, что пожары растительности в настоящее время следует рассматривать в первую очередь как антропогенный фактор. Так, еще М. А. Софронов и А. Д. Вакуров в книге «Огонь в лесу» (1981) писали: «Следует особо подчеркнуть, что с появлением на Земле человека характер лесных пожаров стал меняться, и они все в большей степени превращаются из природного фактора в антропогенный, вредный не только для человека, но и для природы в целом» [7]. Зачем человеку уповать на ту иногда даже значительную пользу от пожара на отдельных участках, если она в большом количестве случаев перекрывается непоправимым ущербом для других территорий с растительностью, для особоохраняемых природных территорий, для населенных пунктов и т. д.? Очевидно, что человеку лучше самому без пожара в положенные сроки снимать урожай в лесу: вырубать спелые древостои и тут же их восстанавливать с учетом накопленных знаний по лесовыращиванию. В крайнем случае, при необходимости можно проводить контролируемые выжигания с учетом прогноза поведения пожара в определенных метеорологических условиях.

Профилактика пожаров растительности, которой в последнее время уделяется главное внимание, — это очень хорошо, но, к сожалению, совсем исключить пожары в природных условиях невозможно. Они возникали и будут возникать, и не только по вине человека. А вот научиться управлять возникающими пожарами растительности на основе достижений современной лесной пирологии и реальных возможностей получения необходимой информации при дистанционном зондировании — задача ближайшего будущего. В России имеются для этого все предпосылки.

Состояние вопроса. Для управления пожарами растительности необходим прогноз их поведения, то есть определение возможности распространения пожара по территории, прогноз динамики скорости и интенсивности пожара, прогноз развития пожара (переход низового пожара в верховой или почвенный) и возможных его последствий, который очень важен для принятия решения: тушить или не тушить тот или иной пожар, а если тушить, то каким способом и сколько для этого потребуется сил и средств. Для прогноза поведения пожара очень важен выбор модели распространения горения по территории, покрытой растительностью. Анализ существующих моделей, как российских, так и зарубежных, показал, что они в большинстве своем не имеют необходимой информационной базы. В Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН (ИЛ СО РАН) была разработана модель, отвечающая всем требованиям при ее практическом использовании [9].

Системы по прогнозу поведения лесных пожаров давно созданы и развиваются в США и Канаде [11, 12, 13]. Разрабатываются они и в других странах. Но указанные системы соответствуют природным и хозяйственным особенностям этих стран и поэтому малопригодны для специфических условий нашей страны. России нужна своя национальная система по прогнозу поведения пожаров, созданная на основе анализа и обобщения отечественных исследований по природе пожаров, но с учетом опыта разработки таких систем за рубежом.

В Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН отдельные элементы системы прогноза поведения пожаров разрабатываются давно (начиная с 60-х годов прошлого века) и базируются на многолетних фундаментальных пирологических исследованиях (как то классификация растительных горючих материалов (РГМ), оценка пожарной опасности в природных условиях, моделирование процесса распространения пожаров и т. д.). В настоящее время указанные разработки продолжаются на высоком научном уровне в системе ГИС. Этому способствовали стажировки ведущих пирологов (ИЛ СО РАН) в Канаде и США [3, 4, 8].

Управление пожарами растительности: понятия и термины. Впервые в России учебная дисциплина «Пожароуправление» была введена в учебный процесс на лесохозяйственном факультете СибГТУ в 2000 году. Это сложнейшая дисциплина, находящаяся на стыке географических, биологических, физических, химических, технических, экономических и других наук, научной основой которой является лесная пирология [8].

Прежде всего рассмотрим, что следует понимать под терминами «пожароуправление», «управление пожаром растительности», включая управление лесными пожарами. В терминологии по лесной пирологии, разработанной Н. П. Курбатским в 1972 г. [5], данные термины отсутствуют, в Лесной энциклопедии [6] их тоже нет.

По мнению некоторых пирологов-физиков, управлять лесными пожарами нельзя, так как это стихийный процесс распространения огня по территории, зависящий не только от характера растительности, но и в большой степени от метеорологических условий. По нашему мнению, можно управлять пожарами растительности, в том числе и лесными, если управлять огнем не непосредственно, а косвенно, используя знания природы пожаров растительности, условий их возникновения, распространения, развития и возможных последствий.

Считаем также, что термин «управление пожарами» следует понимать как в широком, так и в узком плане. В *широком плане* он включает устранение антропогенных причин возникновения пожаров (противопожарная пропаганда), условий их распространения (противопожарное устройство территории, целевые контролируемые выжигания), создание благоприятных условий для своевременного обнаружения пожаров и борьбы с ними (авиапатрулирование, сеть пожарно-наблюдательных пунктов, дорожная сеть) и т. д. Управление *в узком плане* следует понимать как контролирование развития всех возникающих пожаров на основе прогноза их поведения, включая прогноз последствий. С помощью такого прогноза можно выявлять потенциально опасные пожары и целенаправленно тушить их на ранних стадиях малыми силами. Также возможно выявлять те пожары, которые не смогут нанести ощутимого ущерба или будут даже полезными для лесного хозяйства, что позволит не отвлекать на них силы и средства. И, наконец, прогноз поведения крупных и катастрофических пожаров может служить основой для разработки планов мероприятий по их эффективному контролированию. Кроме того, при выборе оптимальных сроков для проведения целевых палов также необходимо прогнозировать возможные распространение и интенсивность горения и последствия при различных метеорологических условиях [2, 3, 1].

В литературе имеется следующее определение термина, согласно которому *«пожароуправление в*

лесу — это баланс между практическими задачами охраны леса от пожаров и необходимостью выполнения пожарами их природной роли» [10], но конкретных пояснений по сути предлагаемого термина авторы не приводят.

Управление действующими пожарами растительности. Итак, мы придерживаемся понимания пожароуправления в широком и узком смыслах, рассмотренных выше. При этом для управления пожарами растительности, включая лесные, как в широком, так и в узком смыслах прежде всего необходим прогноз их поведения, который включает: прогноз скорости распространения тактических частей кромки пожара (фронтальной, тыловой, фланговых); прогноз интенсивности горения; прогноз развития пожара (возможность перехода из низового в верховой или почвенный); прогноз возможных последствий (для лесных участков это прогноз отпада в древостое в зависимости от его состава, среднего диаметра древесных пород и интенсивности горения).

Имея такой прогноз, руководитель тушения пожара сможет составить оптимальный план управления конкретным пожаром или несколькими пожарами, если они возникли на данной территории одновременно, что позволит точнее рассчитать необходимые силы и средства, правильно их расставить, чтобы не рисковать жизнью людей. А пока, по признанию сотрудников авиабаз, тушение лесных пожаров идет зачастую вслепую: мешает задымление; отсутствует достоверная информация о пожарной зрелости участков растительности вокруг пожара, о возможности развития низового пожара в верховой; часто наблюдается непредсказуемое изменение метеоусловий (например, резкое повышение скорости ветра, а иногда и резкая смена его направления). Поэтому информация о пирологической характеристике растительности очень важна для руководителя тушения пожара. Но необходимо ознакомить с ней и лесных пожарных, принимающих решения в критические моменты. Трагично, когда при тушении лесных пожаров гибнут люди, порой и обученные… Хотя анализ качества занятий при повышении квалификации сотрудников лесопожарной охраны показывает, что уровень их подготовки недостаточный. Мы сильно отстаем в этом плане от США и Канады, где на должном техническом уровне организуются ежегодные занятия для руководителей тушения лесных пожаров, которые проводят ведущие пирологи, разработчики систем прогноза поведения пожаров [11, 12, 13].

К настоящему времени в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН разработаны принципиальная схема прогноза поведения пожара и система прогноза поведения действующих пожаров растительности, созданы примеры информационных баз для прогноза поведения пожаров в равнинных и горных условиях в системе ГИС на основе карт растительных горючих материалов и базовой модели распространения горения по территории [4, 3]. Разработанная система прогноза поведения действующих пожаров растительности включает прежде всего информационную базу в виде карт РГМ по периодам пожароопасного сезона, созданных по специально разработанной компьютерной программе в системе ГИС. Поскольку примеры информационных баз создавались для зоны южнотаежных лесов с участием травяных типов леса, карты РГМ выполнялись отдельно для весны, осени и лета, так как типы основных проводников горения (типы ОПГ) на отдельных участках растительности претерпевали значительные изменения по своим пирологическим характеристикам. На самих картах цветом показаны основные проводники горения, определяющие возможность распространения горения по территории. Информация о других группах РГМ помещается в прилагаемые к картам РГМ пирологические описания в виде таблиц, где дается необходимая для прогноза информация для каждого контура на карте.

На основе карт РГМ были созданы карты текущей природной пожарной опасности в разрезе классов засухи по условиям погоды. В отличие от создаваемых при лесоустройстве лесопожарных карт, они точнее отражают природную пожарную опасность участков растительности, так как основываются на пирологических характеристиках основных проводников горения.

Затем была разработана программа прогноза поведения пожара, которая отражала прогнозы: скорости распространения тактических частей пожара, его интенсивности, развития, последствий пожара, а также расчет необходимых для тушения сил и средств (на основе расчета периметра пожара и производительности труда лесных пожарных). Мы выполнили ретроспективную проверку работы программы и для этого проанализировали данные по распространению прошлых пожаров как в равнинных, так и в горных условиях. При этом наш прогноз готовности участков к горению подтвердился во всех случаях. Но реальные и прогнозируемые контуры (периметры) пожаров совпадали не всегда. Мы объясняем это тем, что у многих пожаров отдельные части кромки тушились лесными пожарными, однако эта информация не всегда отражалась в отчетных материалах. Для большинства пожаров имелась информация только по окончательному контуру, а промежуточные контуры не были зафиксированы или не были сохранены.

В настоящее время планируется опытно-производственная проверка разработанных методических рекомендаций «Управление действующими лесными пожарами» [3] на действующих пожарах Красноярского Приангарья. В этих целях для сотрудников лесопожарной охраны разрабатывается обучающая программа по прогнозу поведения действующих лесных пожаров. Обученные специалисты совместно с учеными-разработчиками проведут опытно-производственную проверку методических

рекомендаций. Затем на основе результатов опытно-производственной проверки будут разработаны практические рекомендации для их широкого использования после утверждения Рослесхозом.

Заключение. Итак, управление действующими пожарами растительности возможно на основе использования знаний о природе пожаров растительности, то есть условиях их возникновения, распространения, развития и возможных последствиях. В Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН выполнены разработки по прогнозу поведения пожаров растительности в ГИС для управления ими. Внедрение указанных разработок в практику лесного хозяйства после их опытно-производственной проверки будет способствовать совершенствованию лесопожарной охраны в России.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Волокитина А. В.* К вопросу об управлении пожарами растительности // Лесное хозяйство. 2013. 1. С. 36—38.
2. *Волокитина А. В., Софронов М. А.* Классификация и картографирование растительных горючих материалов. Новосибирск: СО РАН, 2002. 314 с.
3. *Волокитина А. В., Корец М. А., Софронова Т. М.* Управление действующими лесными пожарами. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. 78 с.
4. *Волокитина А. В., Софронов М. А., Корец М. А., Софронова Т. М., Михайлова И. А.* Прогноз поведения лесных пожаров. Красноярск: СО РАН, 2010. 211 с.
5. *Курбатский Н. П.* Терминология лесной пирологии // Вопросы лесной пирологии. Красноярск: ИЛиД, 1972. С. 171—231.
6. *Лесная* энциклопедия. М., 1985. 484 с.
7. *Софронов М. А., Вакуров А. Д.* Огонь в лесу. Новосибирск: Наука, 1981. 128 с.
8. *Софронов М. А., Волокитина А. В., Софронова Т. М.* Пожароуправление. Учеб. пособие. Красноярск: СибГТУ, ИЛ СО РАН, 2005. 144 с.
9. *Софронов М. А., Софронова Т. М., Волокитина А. В.* Анализ моделей распространения лесных пожаров // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2010. Вып. 191. С. 78—85.
10. *Управление* лесными пожарами на экорегиональном уровне. Матер. науч.-практ. семинара. 9—12 сентября 2003 г., Хабаровск. М., 2004. 208 с.
11. *Alexander M. E.* Calculating and interpreting forest fire intensities. Can. J. Bot. 1980. Vol. 60. № 4. P. 349—357.
12. *Deeming J. E., Lancaster G. W., Fosberg M. A., et. al.* The national fire danger rating system. N.Y.: London, Toronto. USDA. Forest Service. 1972. 165 p.
13. *Forestry Canada.* Fire Danger Group. Development and structure of the Canadian Forest Fire Behavior Prediction System. Science and Sustainable Development Directorate. Inf. Rep. ST-X-3. Ottawa, 1992. 63 p.

***

УДК 630.43

ГИБРИДНЫЙ ПОДХОД К СОЗДАНИЮ КОМПЬЮТЕРНЫХ МОДЕЛЕЙ ЛЕСНЫХ ПОЖАРОВ НА БАЗЕ ВЫСОКОПРОИЗВОДИТЕЛЬНЫХ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫХ СИСТЕМ

Г. А. ДОРРЕР, П. С. ШАТАЛОВ

Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Предлагается метод расчета параметров лесного пожара, основанный на комбинировании двух типов математических моделей: физически обоснованной, требующей огромных вычислительных затрат, и более простой, позволяющей рассчитывать конфигурацию пожара. Показано, что при такой комбинации получается приемлемая скорость расчетов в сочетании с достаточной точностью прогнозирования.

В результате развития методов математического моделирования и вычислительных технологий к настоящему времени созданы системы, позволяющие детально и достаточно адекватно описывать физико-химические процессы при горении растительных горючих материалов в открытом пространстве. Одной из таких систем является WFDS-PB (Wildland-urban interface Fire Dynamics Simulator — Physics based) [7—8]. Однако время моделирования лесного пожара во всех существующих информационных системах этого типа даже при использовании высокопроизводительных кластерных вычислительных систем в 500—5000 раз продолжительнее, чем реальное время распространения пожара. Это не позволяет использовать данные системы в оперативном режиме при принятии решений по борьбе с пожарами. Поэтому актуальной является задача создания систем моделирования, которые сочетали бы точность физически обоснованных моделей с быстродействием более простых, основанных на построении конфигурации горящей кромки.

В настоящем докладе предлагается один из возможных подходов, позволяющих соединить результаты расчетов WFDS-PB с построением фронта пожара на основе геометрических моделей. В частности, решается задача уточнения эффекта воздействия на скорость распространения фронта пожара

скорости ветра и уклона местности.

Ветер и уклон местности обычно являются природными факторами, которые оказывают наибольшее влияние на распространение лесных пожаров [2]. Ветер влияет на пламя, наклоняя его вперед, увеличивая конвективный и радиационный перенос энергии на еще не сгоревшее горючее, что в свою очередь увеличивает скорость распространения пожара. Эффект уклона местности обладает схожим эффектом, потому что он сближает землю и горючее вместе с пламенем. Большинство математических моделей поведения лесных пожаров и информационных систем, созданных на их основе (BehavePlus, FARSITE, WFDS-LS, CFFBPS), учитывают эффект влияния ветра и уклона при расчете скорости распространения кромки пожара с помощью относительно простых формул. Некоторые из моделей рассматривают влияние ветра и уклона как аддитивный эффект (модель Р. Ротермела [9]), а некоторые как мультипликативный (модель МакАртура [5], М. А. Софронова [3]). В канадской системе CFFBPS используются более сложные зависимости, так как там с эффектом уклона сопоставляется эквивалентная скорость ветра, которая затем складывается с текущей скоростью ветра.

В существующих компьютерных реализациях экспериментальных моделей, таких как FARSITE или WFDS-LS [6], ветер задается только направлением и скоростью. Таким образом, векторы поля ветра предполагаются постоянными во всех точках вычислительной области по величине и направлению и не зависящими от геометрии ландшафта.

Известно, что во время процесса горения, происходящего при лесном пожаре, огонь, влияя на атмосферу, создает турбулентные потоки, которые изменяют скорость и направление ветра и тем самым оказывают воздействие на распространение пожара. Отметим, что теоретическое исследование турбулентных вихрей перед фронтом пожара в свое время было выполнено Ю. А. Гостинцевым с сотрудниками [1].

В настоящей работе предложен метод совместного использования некоторых элементов аналитической модели в экспериментальной модели лесного пожара для создания реалистичного эффекта турбулентности внешних и локальных потоков.

В качестве аналитической модели использовалась математическая модель WFDS-PB, реализованная в системе WFDS. Она реализует вычислительную гидродинамическую модель (CFD) тепломассопереноса при горении. Данная система базируется на продукте FDS (Fire Dynamics Simulator), разработкой которого занимается Национальный институт стандартов и технологий (NIST, США) уже 25 лет. В WFDS численно решаются уравнения Навье — Стокса для низкоскоростных температурно-зависимых потоков, особое внимание уделяется распространению дыма и теплопередаче при пожаре. В WFDS также реализована экспериментальная модель процесса распространения фронта пожараWFDS-LS (LevelSet) [8]. Система WFDS имеет открытый исходный код (Fortran 90) и распространяется по лицензии MIT, т.е. является свободно распространяемой.

Так как в системе WFDS одновременно реализованы две математические модели лесного пожара, то возможно использовать некоторые функции модели WFDS-PB в WFDS-LS. Таким образом, моделирование воздушных потоков может выполняться в WFDS-PB, а построение контура пожара с учетом ветра, моделируемого аналитической моделью, выполняет модуль WFDS-LS.

Для кромки пожара можно задать значение теплового потока q, который будет оказывать воздействие на атмосферу, создавая локальные турбулентные потоки, оказывающие влияние и на сам пожар, т.е. образуя обратную связь.

В общем виде алгоритм работы гибридной модели WFDS-LS можно описать следующим образом:

Шаг 1. Модуль WFDS-LS строит контур пожара исходя из параметров источника возгорания и текущих параметров ветра и передает параметр q в модуль WFDS-PB.

Шаг 2. Модуль WFDS-PB производит расчет параметров локальных турбулентных потоков при заданном q, в результате записывая полученные значения скоростей и векторов поля ветра в массив данных.

Шаг 3. Модуль WFDS-LS, считывая данные из массива, перестраивает кромку пожара исходя из новых значений скорости и направления ветра. Возврат на Шаг 1.

Необходимо отметить, что значение параметра q возможно задавать во входном файле WFDS-LS. Таким образом, если задать $q = 0$, то горящая кромка пожара не будет оказывать никакого влияния на локальный ветер, т.е. обратная связь будет отсутствовать. Тем не менее ветер в каждой точке уже не будет иметь одну и ту же силу и направление, а станет меняться в зависимости от геометрии местности, тем самым изменяя форму кромки пожара.

Вычислительные эксперименты проводились на кластерных вычислительных системах Лесной службы США (US Forest Service) и Сибирского федерального университета.

На рис. 1 (а, б, в) показаны контуры кромки пожара, полученные в модели WFDS-LS и гибридной модели WFDS-LS для $q = 0$ и $q = 700$ *кВт/м*^{2}, для моментов времени 100, 200 и 300 секунд соответственно.

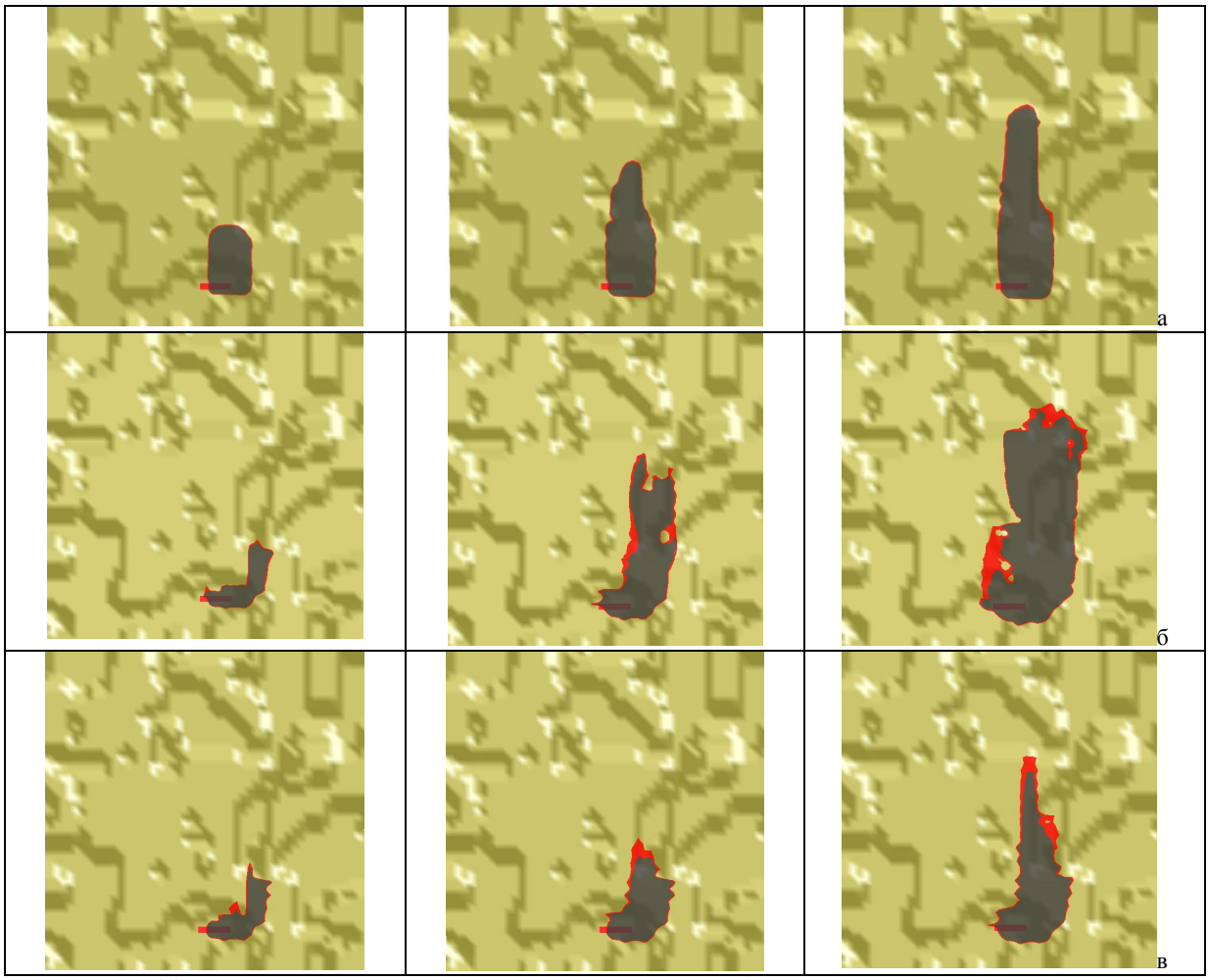


Рисунок 1. Эффект учета теплового потока при моделировании конфигурации пожара в гибридной модели: а) исходная модель в системе WFDS-LS, б) гибридная модель при q = 700 кВт/м^2, в) гибридная модель при q = 0, однако учитывается структура ветрового потока

Значение теплового потока q = 700 кВт/м^2 для кромки пожара было получено при проведении экспериментов в WFDS-PB на *Themeda australis*. Для этого горючего собрано большое количество экспериментальных данных, полученных во время полевых экспериментов в Австралии [9] для верификации модели WFDS-PB, в том числе значение теплового потока на горящей кромке.

Как можно видеть из рис. 1 (б, в), контур пожара в гибридной модели имеет более хаотичную и нелинейную форму и больше соответствует контуру пожара, полученному в WFDS-PB. Вычисления проводились на области размерами 1000 × 1000 × 100 м, полученной на основе обработки космических снимков, размер узла вычислительной сетки составлял 20 × 20 × 5 м. Время вычисления на одном узле суперкомпьютера для каждого из подходов приведено в табл. 1.

Таблица 1. Сравнительное время вычислений с помощью различных моделей

	WFDS-PB	WFDS-LS	Гибридная WFDS-LS	
			q = 0	q = 700 кВт/м^2
Время вычислений	7 часов	4 с	89 с	97 с

В силу того, что в гибридном подходе используются элементы аналитической модели WFDS-PB, точность результатов моделирования зависит в том числе и от размера узла вычислительной сетки. Однако при меньшем размере узла сетки, например, 2 × 2 × 2 м, время вычислений существенно увеличивается. Например, если при размере ячейки 20 × 20 × 5 м время расчета на одном узле суперкомпьютера составляло 97 секунд, то при уменьшении ячейки до 2 × 2 × 2 м время расчета увеличивается до 30 минут. На сегодняшний момент поддержка библиотеки OpenMPI не включена в WFDS-LS, поэтому расчеты для нескольких вычислительных узлов не проводились, однако работа в этом направлении ведется.

Подход, реализованный в гибридной модели WFDS-LS, нуждается в дальнейшем изучении и

доработке, однако можно уверенно сказать, что его применение может существенно повысить эффективность прогнозирования динамики лесного пожара для оперативных систем управления пожарными рисками.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Гостинцев Ю. А.* Аэродинамика среды при больших пожарах. Линейный пожар / Ю. А. Гостинцев, Л. А. Суханов. Препринт ИХФ АН СССР. Черноголовка, 1977. 51 с.
2. *Курбатский Н. П.* Техника и тактика тушения лесных пожаров. М.: Гослестехиздат, 1962. 153 с.
3. *Софронов М. А.* Лесные пожары в горах Южной Сибири. М.: Наука, 1967. 150 с.
4. *Coen J.* Simulation of the Big Elk Fire using coupled atmosphere-fire modeling // International Journal of Wildland Fire. 2005. Vol. 14. P. 49—59.
5. *McArthur A.* Forest Fire Danger Meter MkV // Technical report, CSIRO Australia, Division of Forestry, Bushfire Research Unit, 1973.
6. *Mell W.* Models for fire spread in the wildland-urban interface. Technical Report JFSP Project Number 07-1-5-08 / W. Mell, A. Bova, G. Forney, R. Rehm, R. McDermott. 2012. [Электронный ресурс]. URL: http://www.firescience.gov/projects/07-1-5-08/project/07-1-5-08-finalreport.pdf.
7. *Mell W.* Wildland fire behavior modeling: perspectives, new approaches and applications / W. Mell, R.J. McDermott, G. P. Forney // Proceedings of 3rd Fire Behavior and Fuels Conference, Spokane, Washington, USA, 2010. P. 45—62.
8. *Mell W.* Wildland fire behavior modeling: perspectives, new approaches and applications / W. Mell, R.J. McDermott, G. P. Forney // Proceedings of 3rd Fire Behavior and Fuels Conference, Spokane, Washington, USA, 2010. P. 45—62.
9. *Rothermel R. C.* A mathematical model for fire spread predictions in wildland fuels // USDA forest Service Research Paper INT-115, Ogden, 1972. 40 p.

***

УДК 581.55:57.063.7(234.851)

ПИРОГЕННАЯ ДИНАМИКА ТАЕЖНЫХ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ В УСЛОВИЯХ ЗАПОВЕДНОГО РЕЖИМА (РЕСПУБЛИКА КОМИ, ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКИЙ ЗАПОВЕДНИК)

Ю. А. ДУБРОВСКИЙ, С. В. ДЁГТЕВА, А. Б. НОВАКОВСКИЙ

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

АННОТАЦИЯ

Исследована послепожарная динамика восстановления таежных темнохвойных лесов в условиях заповедного режима природопользования (Печоро-Илычский биосферный заповедник). На примере серии березовых и еловых лесов зеленомошного типа показаны основные закономерности изменения структуры и состава древостоев. Также с применением коэффициента IndVal выявлены виды, по-разному реагирующие на изменения экотопических условий, происходящие в результате пожаров.

Печоро-Илычский государственный заповедник является ключевым объектом системы особоохраняемых территорий Европейского Севера России. Лесные экосистемы резервата, включенные в состав объектов списка Всемирного наследия ЮНЕСКО «Девственные леса Коми», развиваются в режиме спонтанной динамики и рассматриваются как эталонные для таежной зоны Европы. Целью данной работы являлось изучение особенностей восстановительного процесса в лесных экосистемах заповедника, а именно исследование особенностей трансформации структуры древостоев, изучение изменений видового состава, ценотической роли растений травяно-кустарничкового яруса и мохового покрова в процессе послепожарных демутационных сукцессий. Для анализа процессов восстановления коренных лесов на территории северной части резервата наиболее удобным объектом являются сообщества ельников и березняков зеленомошного типа леса, который занимает в заповеднике наибольшие площади. После пожаров на выгоревших участках ельников зеленомошных происходит активная инвазия *Betula pubescens* с последующим развитием березовых древостоев и их сменой на березово-еловые, а затем и еловые фитоценозы.

Описания выполняли с использованием стандартных методик [8] с использованием шкалы господства Ипатова [5] на площадях размером 20 × 20 м. Тип леса выделяли по [9], использовали термин тип насаждения в понимании В. С. Ипатова [6, 7]. Ценотическую приуроченность каждого вида, зарегистрированного в массиве геоботанических описаний, оценили, применив коэффициент индикаторных значений IndVal [11, 12], реализованный в программе PC-ORD.

В результате проведения длительных полевых исследований (1989—2013 гг.) мы располагаем описаниями производных березняков зеленомошного типа насаждений с древостоями разных классов возраста (от I до XIII), выполненными в сообществах сходных экотопов верхнего и среднего течения р. Илыч. Их можно рассматривать как гипотетический временной ряд, отражающий демутационную сукцессию на гарях.

Древостои в производных насаждениях различного возраста претерпевают закономерные изменения (табл. 1). С увеличением класса возраста увеличиваются значения таких параметров, как высота и диаметр стволов деревьев. Значения показателя сомкнутости крон незначительно снижаются. По-видимому, это связано с тем, что одновременно с естественным изреживанием березы происходит постепенное усиление позиций видов хвойных деревьев, что приводит к усложнению состава яруса и оформлению в нем вертикальных пологов. При этом с увеличением возраста насаждений число стволов березы снижается с 36—76 тыс. шт./га в древостоях I класса возраста до 64—232 шт./га в насаждениях XIV класса возраста. С X—XI класса возраста начинается распад производного лиственного насаждения и его замена сначала лиственно-хвойным (XII—XIV классы возраста), а затем и хвойным древостоем. Наиболее активная дифференциация насаждений березы (период наибольшего сокращения числа стволов) происходит в молодых древостоях. В результате описанных процессов формируются еловые древостои с типичной для темнохвойной тайги разновозрастной структурой. Активное возобновление *Picea obovata* уже на ранних стадиях формирования древостоев (12—31 тыс. шт. подроста ели на 1 га в молодняках березы I класса возраста) свидетельствует об ускоренном процессе восстановления климаксового сообщества.

Таблица 1. Таксационные параметры березовых насаждений зеленомошного типа леса, сформировавшихся на гарях в бассейне р. Илыч

Возрастная группа насаждения	Класс возраста насаждения	Амплитуда высоты стволов, м	Амплитуда диаметра стволов, см	Общая сомкнутость крон
Молодняки	I	0.5—3	2—4	0.7—0.9
	II—III	6—12	6—15	0.4—0.8
Средневозрастные	IV	8—12	8—24	0.4—0.7
	V	12—16	10—24	0.4—0.8
Приспевающие	VI	14—18	16—26	0.4—0.8
Спелые	VII—VIII	18—22	24—44	0.4—0.8
Перестойные	XIII—XIV	22—24	24—70	0.5—0.7

Примечание. Римскими цифрами указаны классы возраста древостоев. Класс возраста составляет 10 лет.

Другим аспектом изучения сукцессий растительного покрова средней тайги являются исследования изменений ценотической роли видов на разных стадиях восстановления растительного покрова [10, 2, 1]. Нами ранее с использованием коэффициента участия В. С. Ипатова [5] были выявлены группы видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, по-разному реагирующие на изменение биотопических условий в процессе смены пород на гарях [3]. В дальнейшем анализ данных, проведенный с использованием коэффициента IndVal, позволил обобщить результаты с учетом представителей всех вертикальных ярусов исследуемых сообществ (табл. 2).

В результате лишь один вид, а именно представитель мохообразных *Pleurozium schreberi*, показал статистически значимое постоянство своих ценотических позиций на протяжении всех стадий сукцессии (табл. 2). Это типичный доминант таежных лесов зеленомошного типа, который в наших исследованиях подтвердил высокую степень ценотической устойчивости в процессе смен растительного покрова.

Наибольшее внимание обращают на себя виды, присутствие которых в составе травяно-кустарничкового яруса на ранних стадиях восстановительных сукцессий усиливается (табл. 2). Среди древесных это подрост видов, способных быстро возобновляться, — березы, осины и сосны. Большинство видов травяно-кустарничкового яруса в данной группе являются светолюбивыми (*Chamaenerion angustifolium, Rubus arcticus, Deschampsia cespitosa*) и получают преимущества в условиях открытых пространств на начальных этапах формирования древостоев. В напочвенном покрове наибольшее усиление ценотической роли зафиксировано для *Polytrichum commune*, что косвенно свидетельствует об увеличении влажности почвы в некоторых экотопах на первой и второй стадии развития насаждений. Наличие лишайников (*Cladonia arbuscula*, *C. furcata*) является специфическим показателем молодых и средневозрастных березняков послепожарного происхождения. При этом тот факт, что уже по достижении 9-летнего возраста гари общее проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляет 70—80 % [3], свидетельствует о его достаточно быстром восстановлении в условиях модельных участков растительного покрова заповедника.

С развитием сообществ происходит постепенное усиление ценотических позиций типичных лесных видов (табл. 2). В древостое наблюдается закономерное вытеснение лиственных деревьев хвойными. В составе травяно-кустарничкового яруса происходит статистически значимое увеличение показателей коэффициента IndVal для таких видов таежно-лесной эколого-ценотической группы [4], как *Dryopteris carthusiana* и *Lycopodium annotinum*, *Orthilia obtusata* и *Equisetum pratense,* которые в условиях Печоро-Илычского заповедника также тяготеют к старовозрастным хвойным лесам. В напочвенном покрове тенденция усиления ценотической значимости видов мхов, характерных для ассоциаций темнохвойных таежных лесов зеленомошного типа, сохраняется, как видно из табл. 2.

Таким образом, в результате изучения трансформации структуры древостоев в ходе демутационной сукцессии на примере сообществ березняков разного возраста, березово-еловых и еловых лесов зеленомошного типа показано, что на ранних стадиях пирогенной демутации формируется сомкнутый древостой из *Betula pubescens*, который затем сменяется сначала лиственно-хвойным (XII—XIV классы возраста), а затем и хвойным древостоем. Распад производного лиственного насаждения начинается с X—XI класса возраста. С использованием коэффициента IndVal выявлены виды, получающие преимущество на начальных стадиях пирогенных сукцессий, и виды, восстанавливающие свои ценотические позиции с развитием насаждения и усложнением его структуры. Лишь один вид показал статистически достоверную устойчивость к походу пирогенных демутационных смен растительности на модельных участках в условиях Печоро-Илычского заповедника. Возможно, при получении дополнительного фактического материала число толерантных с ценотической точки зрения видов будет увеличиваться, поскольку данные, свидетельствующие об этом, были ранее получены нами с использованием коэффициента участия В. С. Ипатова [3].

Таблица 2. Значения коэффициента IndVal видов на разных этапах демутационной сукцессии в лесах зеленомошного типа

Название группы	Ярус	Б I	Б II—III	Б IV	Б V—VI	Б VII	Б VIII—XIII	Ельник	p*
Число описаний		3	16	6	9	9	6	67	
Виды, не меняющие ценотические позиции на разных стадиях сукцессии									
Pleurozium schreberi	5	11	16	17	18	12	14	12,6	0,057
Виды, усиливающие свои позиции на начальных стадиях сукцессии									
Pinus sylvestris	2	63	0,4	0	0	0	0	0	0,003
Betula pubescens	2	44	19,7	13	2,6	2	0,2	6	0,001
Populus tremula	2	35,5	0,1	0,9	4,6	1,5	8	0,3	0,025
Rubus idaeus	3	43,6	0,9	0	2	2	0	4,8	0,01
Chamaenerion angustifolium	4	54	10,5	8,3	3,4	2,6	0,3	4,3	0,001
Deschampsia cespitosa	4	50,3	6,1	0	0,4	0	0	0,4	0,002
Carex brunnescens	4	32,7	0	0	0	0	0	0	0,026
Rubus arcticus	4	1,7	34,8	12,1	10,7	2	0,5	7,4	0,016
Vaccinium vitis-idaea	4	3,4	26	10	17,8	12,5	9,1	9,4	0,059
Polytrichum commune	5	35	18,8	4	16	2,2	6,7	4	0,001
Cladonia furcata	5	0	19	0	0	0	0	0	0,1
Dicranum sp.	5	0	19	0	0	0	0	0	0,099
Cladonia arbuscula	5	0	0	21	24,6	0	0	0	0,041
Виды, усиливающие свои позиции на завершающих стадиях сукцессии									
Picea obovata	1	0	13	8	8	21	22	27	0,001
Abies sibirica	1	0	0,2	4,5	4,7	21,1	34	20,5	0,009
Pinus sibirica	1	0	0,4	2	2,4	11,9	10,7	25,1	0,1
Pinus sibirica	2	0	8,3	6,7	11,6	15,6	27	15,3	0,037
Abies sibirica	2	0	8,3	13	6,7	16	25	20,7	0,002
Hieracium vulgatum	4	0	0	0	19,1	0	4,9	0,9	0,094
Dryopteris carthusiana	4	0	1,3	1,5	2,6	0,7	36,5	6,6	0,014
Lycopodium annotinum	4	0	2,3	9,4	4,8	17,2	33	7,5	0,009
Orthilia obtusata	4	0	0	0	0	0	31,7	0	0,018
Equisetum pratense	4	0	0	0	0	1,1	2,6	27,4	0,067
Rhythidiadelphus triquetrus	5	0	0	3,9	0,4	29,7	1	2,7	0,048
Hylocomium splendens	5	5,4	3,8	15	7	24	16,6	18,4	0,003
Ptilidium ciliare	5	0	0	0	1,5	5,1	36,9	1,2	0,02
Brachythecium sp.	5	0	0	0	0,6	15,8	30,2	2,9	0,041

Примечание. Римскими цифрами указан класс возраста; серым — максимальные значения коэффициента; Б — березняк; p* — уровень значимости; ярусы: 1 — древесный ярус, 2 — подрост, 3 — подлесок, 4 — травяно-кустарничковый ярус, 5 — мохово-лишайниковый ярус.

Исследования выполнены при поддержке программы президиума РАН № 12-П-4-1018 и гранта РФФИ 13-04-00570 А.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Восточноевропейские* леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. / под ред. О. В. Смирновой. М.: Наука, 2004.
2. *Дёгтева С. В.* Лиственные леса подзон южной и средней тайги Республики Коми. Автореф. дис. … докт. биол. наук. Сыктывкар, 2002. 37 с.
3. *Дёгтева С. В., Дубровский Ю. А.* Динамика растительного покрова при восстановительных сукцессиях на гарях темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2010. Вып. XVI. С. 35—41.

4. *Дёгтева С. В.*, *Новаковский А. Б.* Эколого-ценотические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 180 с.
5. *Ипатов В. С.* Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 93 с.
6. *Ипатов В. С., Герасименко Г. Г.* Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. 1992. № 4. С. 3—9.
7. *Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А., Трофимец В. И.* Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном II. Экотопическая система ассоциаций // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 8. С. 23—34.
8. *Полевая* геоботаника. Т. III. М.—Л., 1964. 530 с.
9. *Рысин Л. П., Савельева Л. И.* Еловые леса России. М.: Наука, 2002. 355 с.
10. *Ценотическая* и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера / С. В. Дёгтева, Г. В. Железнова, Т. Н. Пыстина, Т. П. Шубина. СПб.: Наука, 2001. 269 с.
11. *Dufrêne M., Legendre P.* Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach // Ecological Monographs. 1997. Vol. 67. № 3. P. 345—366.
12. *McCune B., Grace J. B., Urban D. L.* Analysis of ecological communities. Oregon, 2002. 285 p.

***

УДК 631.445.2:631.417:630*231 (470.1)

ВЛИЯНИЕ НИЗОВЫХ ПОЖАРОВ В СОСНЯКАХ ЛИШАЙНИКОВЫХ НА ПОЧВЫ И ПОЧВЕННОЕ ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО (СРЕДНЯЯ ТАЙГА, РЕСПУБЛИКА КОМИ)

А. А. ДЫМОВ, Ю. А. ДУБРОВСКИЙ, Д. Н. ГАБОВ

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

АННОТАЦИЯ
Показано, что низовые пожары в сосняках лишайниковых существенно влияют на морфологические свойства почв. Морфологические пирогенные признаки проявляются до глубины 20 (30) см и четко диагностируются на участках 14-летних горельников. В верхних минеральных горизонтах (Qpir) пирогенных почв происходит возрастание углерода и азота за счет элементов, сосредоточенных во фракциях свободного и окклюдированного вещества с плотностью менее 1.6 г/см^3. Пожары приводят к возрастанию содержания полиароматических углеводородов в верхних горизонтах почв.

Пожары являются одним из основных естественно циклических факторов, способствующих изменению и современной эволюции таежных ландшафтов. Для регионов России, расположенных в таежной зоне, в том числе и Республики Коми (РК), включающей около 50 % лесопокрытых земель европейского северо-востока России, пожары являются одним из основных факторов, определяющих экологическое состояние экосистем. Общее число пожаров в течение пожароопасного сезона и площади, пройденные пожаром, в существенной степени зависят от ряда факторов, важнейшими из которых являются климатические условия летнего периода. В отдельные годы площади лесных земель, подвергающиеся воздействию пожаров, сравнимы с территориями проведения промышленных рубок [5]. Общепризнанной является значительная роль бореальных лесов в поддержании баланса углерода на Земле. При этом пул углерода почв существенно возрастает в бореальных ландшафтах и в среднем составляет от 40 до 60 % запасов органического углерода, накапливаемого в биогеоценозах [11]. Пожары могут существенно влиять на особенности распределения углерода и азота, сосредоточенного в почвах [10]. Большинство исследований, направленных на изучение изменений фитоценозов и почв под воздействием пожаров, проведены на территории Сибири. На Европейском Севере России изучению лесных пожаров посвящено значительно меньшее число работ [1]. В основном преобладают исследования динамики растительности в ходе постпирогенных сукцессий. Наиболее подвержены пожарам в европейской части России сосновые леса. Цель работы заключалась в изучении изменения морфологических и физико-химических свойств почв и особенностей почвенного органического вещества сосновых фитоценозов, пройденных низовыми пожарами.

Описание растительности проводили согласно общепринятым методикам [3] с использованием эколого-фитоценотического подхода к классификации растительности. Классификационное положение почв определяли согласно [6] с рекомендациями [4, 7]. Цветовые характеристики почв были определены по шкале Манселла во время отбора образцов. Образцы почв для качественного химического анализа готовили по стандартной методике. Количественный химический анализ почв выполняли в экоаналитической лаборатории «Экоаналит» ИБ Коми НЦ УрО РАН, аккредитованной в Системе аккредитации аналитических лабораторий (центров) Росстандарта России (аттестат РОСС RU.0001.511257 от 16 апреля 2009). Общее содержание органического углерода и азота определяли на анализаторе EA-1100 (Carlo Erba), обменные катионы — вытеснением NH_4Cl с последующим определением на ICP Spectro Ciros, pH — потенциометрически со стеклянным электродом. Плотность

сложения подстилок и минеральных горизонтов, используемых для оценки запасов элементов, определяли в 3-кратной повторности для каждого горизонта. Качественное и количественное определение содержания ПАУ в почвах осуществляли методом обращеннофазовой высокоэффективной жидкостной хроматографии на хроматографе «Люмахром» («Люмэкс», Россия). Денсиметрическое фракционирование проводили с использованием поливольфрамата натрия согласно методическим разработкам [8, 9]. Органическое вещество верхних горизонтов разделяли на четыре фракции: фракцию свободного органического вещества (FPOM), окклюдированного органического вещества (OPOM) и фракции, связанные с минеральной составляющей, — HF_1 (плотность от 1.6—2.2 г/см^3) и HF_2 (плотность более 2.2 ± 0.03 г/см^3). Таким образом, органические соединения можно разделить по устойчивости и возрасту на активный молодой углерод, входящий в состав фракций свободного и окклюдированного вещества, и устойчивый, прочно связанный с минеральной матрицей в составе фракций HF_1 и HF_2.

В качестве объектов исследования подобраны участки, расположенные в средней тайге РК. Были исследованы участки сосняков лишайниковых (10 С), пройденных низовыми пожарами за 2, 10 и 14 лет до времени проведения исследований. В качестве условно фонового участка был подобран участок сосняка лишайникового, не подвергавшийся пожару в течение предыдущих 50 лет. Почвы всех участков формируются на песчаных отложениях. Почва условно фонового участка характеризуется типичным для подзолов иллювиально-железистых морфологическим строением: маломощной подстилкой (О), мощным подзолистым (Е) и иллювиально-железистым (BF) горизонтами, подстилающими горизонтами (ВС).

Проведенные исследования показали, что при низовых пожарах напочвенный покров лишайниковых сосняков выгорает практически полностью. Исчезают такие обычные для фоновых участков виды кустистых лишайников, как *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*. Из типичных видов лишь *Cladonia arbuscula* продолжает встречаться на участках, пройденных пожарами. Характерной для восстанавливающихся лишайниковых сообществ является заметная роль таких пирофитных видов, как *Cladonia crispata*, *C. cornuta*, *C. gracilis*, *C. sulphurina*, *C. botrites*, в основном представленных лишайниками бокальчатой и шиловидной формы. Стадия с их доминированием, по литературным данным, в лесных сообществах может длиться до 40 лет [2]. Более влажные участки микрорельефа в исследованных послепожарных сообществах заняты мхами. В первую очередь это *Polytrichum peliferum* и *P. stritum*.

Морфологические пирогенные признаки в почвах фитоценозов, пройденных низовыми пожарами, прослеживаются до глубины 20 (30) см. Пирогенные изменения в существенной степени обусловлены полным выгоранием подстилок, включением в биогеохимический цикл продуктов горения крупных древесных остатков, формированием на границе с минеральными горизонтами серии пирогенных горизонтов, характеризующихся высокой долей углистых включений и угольной пыли (Qpir/L). Наибольшие отличия от почвы условно фонового участка выявлены для почвы сосняка, пройденного пожаром два года назад. Верхние минеральные горизонты почвы имеют более серую окраску по сравнению с однотипным горизонтом почвы условно фонового участка. Иллювиально-железистый горизонт более плотный, характеризуется более интенсивной ярко-бурой окраской по сравнению с горизонтом BF контрольного участка. Для почв 10- и 14-летних горельников сохраняется пирогенный горизонт Qpir в верхней части профиля.

В почвах фитоценозов, пройденных пожаром, существенных изменений в гранулометрическом составе не выявлено. Влияние пожара на физико-химические свойства почв наиболее четко проявляется на участке сосняка, пройденного пожаром 2 года назад. Для почвы этого участка выявлены подщелачивание верхних горизонтов почв, существенное уменьшение гидролитической кислотности, возрастание степени насыщенности основаниями по сравнению с однотипными горизонтами почв условно фонового участка. По истечении 10 и 14 лет после пожара в почвах сосняков, пройденных пожарами, не выявлено существенных различий в физико-химических свойствах по сравнению с почвой условно фонового участка. Полученные данные по запасам углерода не позволяют однозначно оценить изменение запасов углерода и азота в почвах фитоценозов, пройденных пожарами. Для почв фитоценозов, пройденных пожарами за 2 и 10 лет до проведения исследований, выявлены большие запасы углерода и азота по сравнению с почвой условно фонового участка. Возрастание в общих запасах углерода и азота почв рассматриваемых участков происходит преимущественно за счет верхних пирогенных горизонтов (Qpir), поскольку именно в этих горизонтах выявлено возрастание общего углерода и азота по сравнению с верхними минеральными горизонтами почвы условно фонового участка. Запасы углерода и азота в почве 14-летнего горельника близки к запасам в условно фоновой почве.

Результаты денсиметрического разделения горизонтов Е и BF почвы условно фонового участка показали, что основную долю (97—98 % масс.) составляют фракции с плотностью более 2.2 г/см^3 (HF_2), содержание фракции свободного органического вещества (FPOM) и окклюдированного материала (OPOM) крайне низкое. Но при этом основной вклад в общее содержание углерода вносят именно фракции свободного и окклюдированного органического вещества. В верхних минеральных горизонтах

почв фитоценозов, пройденных пожарами, происходит существенное изменение содержания углерода и азота. Доля свободного органического вещества (FPOM) возрастает до 3—8 % масс., доля окклюдированного органического вещества (OPOM) составляет от 1.8 до 2.4 % масс., доля тяжелых (HF_1 и HF_2) фракций составляла от 88—92 % масс. Оценка распределения углерода и азота во фракциях свободного и окклюдированного органического вещества пирогенных почв показала, что содержание углерода в них составляет 32—44 %, азота — от 0.7 до 1.2 %. Таким образом, можно предположить, что возрастание общего содержания углерода и азота в верхних пирогенных горизонтах почв происходит за счет увеличения биофильных элементов, сосредоточенных во фракциях свободного и окллюдированного органического вещества с плотностью <1.6 г/см^3.

Анализ содержания канцерогенных полициклических углеводородов в исследуемых почвах показал, что в почвах сосняков, пройденных лесными пожарами, происходит возрастание общего содержания ПАУ в 1.5—8 раз по сравнению с почвами условно фонового участка. Возрастание происходит преимущественно в верхних горизонтах почвы, при этом в почвах 10- и 14-летних горельников концентрации ПАУ существенно уменьшаются за счет миграции наиболее растворимых полиаренов. Возрастание суммарного содержания ПАУ в почвах фитоценозов, пройденных пожарами, происходит за счет двух- и трехъядерных полиаренов, наибольший вклад вносят флуорен, фенантрен и нафталин.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 13-04-00570-а и МК-1027.2013.4.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Дымов А. А., Дубровский Ю. А., Габов Д. Н.* Пирогенные изменения подзолов иллювиально-железистых (средняя тайга, Республика Коми) // Почвоведение. 2014. 2. С. 144—154.
2. *Замараева Т. А.* Возобновление шиловидных и бокальчатых лишайников после пожаров в лиственничных лесах лесотундры Западной Сибири / Вестник Тюменского гос. ун-та. 2012. 6. С. 104—108.
3. *Ипатов В. С.* Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 93 с.
4. *Краснощеков Ю. Н.* Трансформация серогумусовых почв сосновых лесов под влиянием пожаров в юго-западном Прибайкалье // Лесоведение. 2011. 2. С. 3—12.
5. *Лесное* хозяйство Республики Коми. 2012. Стат. сб. / Комистат. Сыктывкар, 2012. 114 с.
6. *Полевой* определитель почв России. М., 2008. 182 с.
7. *Сапожников А. П., Карпачевский Л. О., Ильина Л. С.* Послепожарное почвообразование в кедрово-широколиственных лесах // Лесной вестник — Вестник МГУЛ. 2001. 1. С. 132—164.
8. *Cerli C., Celi L., Kalbitz K., Guggenberger G., Kaiser K.* Separation of light and heavy organic matter fractions in soil — Testing for proper density cut-off and dispersion level // Geoderma. 2012. 170. P. 403—416.
9. *Grunewald G., Kaiser K., Jahn R., Guggenberger G.* Organic matter stabilization in young calcareous soils as revealed by density fractionation and analysis of lignin-derived constituents // Organic Geochemistry. 37. 2006. P. 1573—1589.
10. *Knicker H., Hilscher A., Rosa J. M., Conzalez-Perez J. A., Gonzalez-Vila F. J.* Modification of biomarkers in pyrogenic organic matter during the initial phase of charcoal biodegradation in soils // Geoderma. 2013. 197—198. P. 43—50.
11. *Lal R.* Forest soils and carbon sequestration // Forest ecology and Management. 2005. 220. P. 242—258.

***

УДК 630*435

ХОЗЯЙСТВЕННАЯ ИСТОРИЯ ПИРОГЕННЫХ НАРУШЕНИЙ В БАЙКАЛЬСКИХ ЛЕСАХ

М. Д. ЕВДОКИМЕНКО

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Лесные массивы бассейна Байкала исторически отличались от лесов сопредельных регионов высокой горимостью, что обусловлено специфическим климатом и своеобразием высотно-поясной структуры растительных комплексов. В прошлом горимость лесных массивов нарастала по мере их хозяйственного освоения: охотничьи промыслы, поселенческие рубки, Транссиб, промышленные лесозаготовки. В 1970—1980 гг. лесопожарная ситуация нормализовалась в результате модернизации, предпринятой в лесопользовании и охране лесов. Но либеральные реформы в лесном комплексе обернулись архаичной альтернативой наметившемуся прогрессу.

Высокий биосферный статус байкальских лесов как важнейшего компонента природного комплекса озера Байкал, являющегося признанным объектом мирового природного наследия, предполагает их надежную охрану, в особенности от лесных пожаров. Проблематичность пирогенного фактора в данном регионе обусловлена неблагоприятными природными предпосылками. В составе лесных массивов господствующее положение занимают светлохвойные насаждения, известные присущей им высокой пожароопасностью. Предельная удаленность территории от морей и океанов

предопределяет специфический засушливый климат в регионе.

При недостаточной противопожарной охране лесов, произрастающих в столь неблагоприятных условиях, неизбежны их большие повреждения и потери, о чем еще сто лет тому назад сообщал В. Н. Сукачев [8], исследовавший лесные массивы на севере региона. В частности, он отмечал, что верхняя граница леса в долине р. Якчей обычно снижается после пожаров, уничтожающих подгольцовые лиственничные редколесья с густым подлеском из кедрового стланика.

Задолго до начала индустриального освоения лесные массивы Северного Прибайкалья заметно страдали от палов, применяемых местным тунгусским населением с целью привлечения зверя на гари и в послепожарные молодняки. В начале 1930-х гг. экспедицией под руководством В. Н. Сукачева были получены данные о последствиях такого рода хозяйствования аборигенов. Гари сосны в долине Верхней Ангары занимали 17,6 тыс. га, а гари лиственницы — 103,1 тыс. га. Пирогенные потери в кедровниках отягощались необратимостью, несмотря на умеренные площади гарей [6]. Примечательно также, что в светлохвойном поясе отмечался сравнительно низкий (160—200 лет) предельный возраст сосняков, что объясняется их последовательным изреживанием до полного отмирания в результате регулярных выжиганий интенсивным огнем [9].

В южных и центральных районах бассейна Байкала происходили локальное обезлесение и смена состава лесов после пожаров, сопутствовавших поселенческим рубкам XVII—XIX вв. С появлением Транссибирской железной дороги (Транссиба) пирогенные трансформации лесов становились более масштабными. Так, в Южном Прибайкалье на месте коренной темнохвойной тайги образовалась зримая и весьма протяженная полоса прибрежных мелколиственных лесов как результат селективного воздействия своеобразной череды пожаров в начале прошлого столетия [4]. По данным А. В. Побединского [5], пожары в байкальских лесах на протяжении указанного периода возникали примерно вдвое чаще, чем в лесах Приангарья.

В индустриальную эпоху лесопожарная обстановка в регионе осложнилась в связи с концентрированными лесозаготовками. Их технологическое несовершенство и лесоводственно-экологическая несостоятельность общеизвестны. Тогда же в лесопожарной статистике появилась специфическая категория — «пожары в районах лесозаготовок».

По данным А. В. Побединского [5], одни и те же сосновые насаждения в регионе подвергались воздействию огня от 11 до 17 раз в течение 100 лет. В подобной обстановке складываются предпосылки для перманентной дигрессии сосняков.

Отрицательное влияние пожаров на текущий прирост уцелевших деревьев во многом обусловлено изменениями почвенно-экологических условий сообразно степени огневого воздействия на данный участок леса. При этом неизбежны нарушения гидротермического режима почвы, в особенности — *аномальный поверхностный сток осадков на горных склонах, который обостряет лимитирующую роль увлажнения в районах произрастания большей части сосняков и лиственничников* [2]. Почвенное плодородие деградирует от физических потерь (выгорания) гумуса [2, 7].

Деревья лиственницы находятся в преимущественном положении перед сосной, поскольку они лучше защищены от термических повреждений толстым слоем корки. Кроме того, кроны лиственниц способны к регенерации хвои и побегов, поврежденных пожаром. Однако в ряде типов леса (ерниковый, багульниковый, голубичный и др.) на многолетней мерзлоте с мощной дерниной и торфянистым горизонтом при интенсивных пожарах неизбежны значительные ожоги и подгары корневых лап, у которых толщина корки составляет всего 1—2 см. В этих типах леса после устойчивых пожаров, когда горение внедряется вглубь органического субстрата, отпад деревьев приобретает особенно разрушительный характер с последующим массовым вывалом лиственниц от сильных ветров, а далее — сменой березовыми насаждениями и ерниками. Впрочем, независимо от типа леса при интенсивном пирологическом режиме, который детерминирует формирование лесов в светлохвойном таежном ВПК, лиственничники тоже подвержены пирогенной дигрессии. Низовые пожары средней и высокой интенсивности повторяются в них регулярно через каждые 15—30 лет, что обусловлено высокой антропогенной нагрузкой и слабой противопожарной охраной.

В сосняках, которые горят чаще лиственничников, интенсивные пожары на крутых инсолируемых склонах сопровождаются локальным обезлесением с образованием так называемых «солнцепеков». Обширные ландшафтные пожары с присущей им неравномерностью пирогенных последствий оставляют за собой хаотическую мозаику из участков погибших насаждений на фоне поврежденного, но жизнеспособного леса. Далее в процессе послепожарного лесовозобновления формируется сложная мелкоконтурная чересполосица группово- или куртинноразновозрастных древостоев, периодически модифицируемых повторными пожарами.

Данные лесоустройства [3] свидетельствуют, что к шестому классу возраста в светлохвойных древостоях, подверженных регулярным пожарам, запасы древесины снижены примерно вдвое от нормы (табл. 1). Таковы пирогенные потери древесины, происходящие еще до назначения сосняков и лиственничников в рубку. В таблице приведены цифры по III—IV классам бонитета как наиболее

типичным в регионе. К 200-летнему рубежу пирогенные сосняки уступают нормальным более чем втрое, а затем неизбежно превращаются в редины или вовсе отмирают.

Таблица 1. Запасы древесины ($м^3$/га) в спелых и перестойных насаждениях сосны и лиственницы в Прибайкалье (по данным лесоустройства 1960-х годов)

Возраст древостоев	III класс бонитета				IV класс бонитета			
	Сосняки		Лиственничники		Сосняки		Лиственничники	
	Сомкнутые насаждения	Модальные (пирогенные) насаждения	Сомкнутые насаждения	Модальные (пирогенные) насаждения	Сомкнутые насаждения	Модальные (пирогенные) насаждения	Сомкнутые насаждения	Модальные (пирогенные) насаждения
100	366	193	395	198	288	170	317	150
110	388	199	410	203	306	171	337	157
120	406	202	424	207	321	167	354	162
130	421	203	435	210	334	160	365	164
140	424	202	442	212	345	153	372	164
150	446	198	446	212	355	146	375	162
160	456	192	446	210	364	139	372	159
170	465	184	443	206	371	132	365	154
180	472	175	435	201	375	125	356	148
190	476	164	427	193	377	118	347	142
200	474	151	419	185	373	111	337	136

Лесные насаждения верхних ВПК, которые при обычной метеоситуации находятся в условиях умеренного и благополучного пирологических режимов, горят сравнительно редко. Однако в особенно засушливые годы, когда светлохвойные леса после крайне длительной засухи подвержены экстремальному пирологическому режиму, в кедрово-пихтовых лесах, а далее и в субальпийском поясе пожарная обстановка также осложняется до интенсивного или умеренного уровня. В подобной ситуации неизбежны значительные потери темнохвойных насаждений, как это произошло в 2003 г. в Юго-Западном Прибайкалье. То же происходило в начале прошлого века в полосе Транссиба по южному берегу Байкала на Хамар-Дабане, как и понижение верхней границы леса в Северном Прибайкалье, на что обратили внимание В. Н. Сукачев [8] и В. А. Поварницын [6].

Переход на региональные правила рубок и экологичные технологии, разработанные Институтом леса и древесины СО АН СССР [1963] и совершенствуемые далее в процессе целенаправленных исследований по проблеме лесов Байкала [1973, 1983], позитивно отразились на пожарной обстановке в эксплуатируемых лесных массивах. Пожары в районах лесозаготовок стали редкими. Одновременно развивалась инфраструктура для их тушения: дорожная сеть, техническая оснащенность. Лесозаготовители оперативно тушили пожары в насаждениях своих сырьевых баз, а также помогали лесхозам при напряженной обстановке в смежных лесах. В те же годы создавались модернизированные системы наземной охраны лесов, а также достаточно эффективная сеть территориальных отделений авиалесоохраны. К 1980-м годам общий уровень противопожарной охраны байкальских лесов был вполне адекватен сложным природным условиям региона, что позволяло оперативно обнаруживать и своевременно тушить пожары при обычной метеообстановке, соответствующей многолетней норме. Соответственно в лесопирологическом отношении отпадали препятствия для положительного решения об отнесении озера Байкал к объектам мирового природного наследия.

Либеральные реформы деструктивно отразились на всем лесном комплексе, а в особенности — на противопожарной охране лесов.

Ныне к возникновению в байкальских лесах обширных пожаров, способных за короткое время охватить от нескольких местностей до целого ландшафта, появились новые предпосылки: некошеные луга по бескрайним горным падям, а также безнадежное запустение лесных поселков. Если прежде околицы поселений и окружающие их выпасы, как правило, были практически свободны от травяной ветоши благодаря регулярным потравам от многочисленного скота, то теперь от поселковых окраин до лесных опушек к началу пожароопасного сезона простирается непрерывный вал из сухой травы с бурьяном.

Весенние профилактические выжигания, проводимые на скошенных или потравленных лугах, не представляли серьезной опасности для поселений и лесных насаждений, поскольку скудная ветошь из отавы могла гореть лишь слабым огнем, а по большей части — фрагментарно. К тому же действовала достаточно отлаженная система противопожарной профилактики, в т. ч. окарауливание выжигаемых площадей. Нынешняя архаичная альтернатива рациональному хозяйству на лесных землях стала

беспрецедентно рискованной и опасной.

В ветреную погоду, а сильные ветры весной в Прибайкалье бывают часто, по заброшенным лугам и степям огненная стихия распространяется стремительно. Пламенные вихри срывают верхушки горящих трав и разбрасывают их на десятки метров перед фронтом пожара, чем форсируют его продвижение в темпе, который мало уступает скорости ветра. В результате за считанные часы огонь устремляется к многокилометровым лесным опушкам, а прежде может смести со своего пути само селение, где он возник. Такова цена поспешных земельной и лесной реформ, порушивших *вековой уклад жизни селян, который был экологически сбалансирован и рационален в лесопожарном отношении*.

Рассмотренные пирогенные флуктуации структуры лесного покрова, нарушение общего состояния и продуктивности насаждений, а в особенности дигрессия сопровождаются существенным ослаблением их водоохранных и средообразующих функций, что несовместимо с высоким биосферным статусом природного комплекса оз. Байкал. Аномальный сток с ландшафтных пожарищ и подтопленных безлесных территорий (в дождливые сезоны) сопровождается загрязнением прибрежных вод оз. Байкал.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ведрова Э. Ф., Евдокименко М. Д., Безкоровайная И. Н., Мухортова Л. В., Чередникова Ю. С.* Запасы углерода в органическом веществе послепожарных сосняков Юго-Западного Прибайкалья // Лесоведение. 2012. 1. С. 3—13.
2. *Евдокименко М. Д.* Пирогенная дигрессия светлохвойных лесов Забайкалья // География и природные ресурсы. 2008. 2. С. 109—115.
3. *Козловский В. Б., Павлов В. М.* Ход роста основных лесообразующих пород СССР (справочник). М.: Лесн. пром-сть, 1967. 327.
4. *Панарин И. И.* Леса Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1979. 264 с.
5. *Побединский А. В.* Сосновые леса Средней Сибири и Забайкалья. М.: Наука, 1965. 268 с.
6. *Поварницын В. А.* Почвы и растительность бассейна р. Верхней Ангары // Бурят-Монголия (почвенно-ботанический, лесоводственный и охотоведческий очерки Северо-Байкальского района). М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 7—132.
7. *Правдин Л. Ф.* Естественное возобновление сосны и лиственницы в Бурятской АССР. Тр. Ин-та леса АН СССР, 1962. Т. 54. С. 158—188.
8. *Сукачев В. Н., Поплавская Т. И.* Ботанические исследования северного побережья Байкала // Изв. Импер. Акад. наук. Сер. VI. СПб., 1914. Т. 8. № 7. С. 1309—1328.
9. *Шинкарев И. Н.* Лесоводственный очерк Северо-Байкальского района // Бурят-Монголия (почвенно-ботанический, лесоводственный и охотоведческий очерки Северо-Байкальского района). М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 175—185.

***

УДК 630*

ПОСЛЕПОЖАРНАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ ФИТОМАССЫ В СВЕТЛОХВОЙНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ НИЖНЕГО ПРИАНГАРЬЯ

С. В. ЖИЛА, Г. А. ИВАНОВА, Е. А. КУКАВСКАЯ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Проведена оценка трансформации фитомассы в сосновых и лиственничных насаждениях Нижнего Приангарья после пожаров разной интенсивности. На первые два-три года после пожаров приходится основной отпад деревьев (90 %). Послепожарное накопление надземной фитомассы в светлохвойных насаждениях определяется интенсивностью горения.

Лесные пожары являются одним из главных факторов, оказывающих мощное влияние на лесные экосистемы, их биологическое разнообразие и устойчивость [2, 10, 11, 12]. В Нижнем Приангарье преобладают сосново-лиственничные насаждения, на которые приходится наибольшее количество лесных пожаров. В связи с этим целью наших исследований являлась оценка трансформации фитомассы южнотаежных сосняков и лиственничников зеленомошных в условиях Нижнего Приангарья под воздействием лесных пожаров разной интенсивности.

Основным горючим материалом при пожарах в лесном биогеоценозе является вся совокупность органической массы, преимущественно растения и их отмершие части, на формирование которых влияет ряд природных и антропогенных факторов, таких как условия местопроизрастания, тип леса, увлажненность, периодичность лесных пожаров [4, 5, 6, 7, 8].

Исследования проведены в сосняках и лиственничниках, репрезентативных для лесов Нижнего Приангарья. Экспериментальные участки площадью 1—4 га каждый были заложены в бассейне р. Ангары. Сосновые насаждения (участки № 1—4) относятся к зеленомошной группе типов леса.

Древостои 10С одновозрастные (90 лет), средний диаметр — 24—32 см, средняя высота — 18—22 м. Относительная полнота насаждений — 0,6—0,9. Разнотравно-зеленомошные лиственничные насаждения (участки № 5—10) являются сложными по структуре и составу, разновозрастными, со II ярусом из темнохвойных пород. Первый ярус древостоя представлен лиственницей и сосной (140 лет), средний диаметр которых — 26—44 см, средняя высота — 26—27 м. Второй ярус представлен деревьями хвойных и лиственных пород (лиственница, сосна, пихта, ель, кедр, береза, осина) со средним диаметром 16—22 см, средней высотой 16—20 м, с достаточно густым подростом и подлеском под пологом. Относительная полнота насаждений — 0,7—1,0.

Для оценки структуры и запаса живого напочвенного покрова, опада и подстилки на экспериментальных участках применяли методики Н. П. Курбатского и D. J. McRae et al. [5, 13]. На каждом участке закладывали не менее 25 площадок размером 25 × 20 см. Лишайники, мхи и подстилку отбирали по 2-сантиметровым слоям. Образцы живого напочвенного покрова, опада и подстилки на экспериментальных участках отбирали до пожаров и ежегодно после с целью мониторинга. Запас упавших ветвей и валежа определяли методом пересеченных линий до пожара и ежегодно после пирогенного воздействия [13].

Общая фитомасса живых деревьев в сосняках составила от 123 до 171 т/га, в лиственничниках — от 93 до 126 т/га. На ствол в среднем приходится 65—89 % от общей фитомассы, живые ветви — до 22 %, хвою и листву — 4—10 %. Доля фитомассы пихты, ели, кедра в лиственничниках варьировала от 2,5 до 25 % общей фитомассы. Полученные данные сопоставимы со значениями, ранее приведенными для насаждений южной тайги Средней Сибири [1, 9]. Фитомасса подроста в сосняках составила от 1,03 до 1,67 т/га в сосновых насаждениях и от 3,60 до 11,89 т/га в лиственничных насаждениях. Известно, что наличие крупномерного подроста в хвойных насаждениях способствует переходу низовых пожаров в верховые [4, 7]. Фитомасса подлеска варьировала от 0,57 до 2,69 т/га.

В связи с длительным отсутствием пожаров (более 50 лет) накопился большой запас мхов, лишайников, опада, валежа и подстилки, который в сосняках варьировал от 42,56 до 49,46 т/га, в лиственничниках — от 48,66 до 65,03 т/га (табл. 1). Варьирование запасов по площади в значительной степени определялось мозаичностью живого напочвенного покрова. Лиственничники характеризуются большей фитомассой на поверхности почвы по сравнению с сосняками (более 23 %).

Общая надземная фитомасса на экспериментальных участках составила в сосняках от 172 до 221 т/га, в лиственничниках — от 160 до 198 т/га. В сосняках на долю древостоя приходится более 70 % общей надземной фитомассы, на напочвенный покров — около 29 %, доля подроста не превышала 1 %. В лиственничниках фитомасса древостоя составила более 50 % общей фитомассы, напочвенный покров — более 30 %, подрост — 7 %, а подлесок — около 3 %.

Таблица 1. Фитомасса напочвенного покрова в светлохвойных насаждениях Нижнего Приангарья, т/га

Участок	Травы и кустарнички	Опад	Ветки и валеж	Мхи и лишайники	Подстилка	Всего
Сосняки						
1	0.32 ± 0.07	1.60 ± 0.30	5.81 ± 0.13	6.97 ± 2.05	27.86 ± 2.61	42.56
2	0.56 ± 0.11	1.10 ± 0.18	8.31 ± 0.25	11.8 ± 3.10	27.51 ± 3.67	49.28
3	0.36 ± 0.05	5.32 ± 0.59	23.5 ± 8.68	3.01 ± 0.42	17.08 ± 1.69	49.27
4	0.55 ± 0.05	4.64 ± 0.18	16.9 ± 4.14	7.39 ± 1.12	19.98 ± 2.77	49.46
Лиственничники						
5	0.27 ± 0.04	2.51 ± 0.31	18.80 ± 5.22	11.70 ± 2.50	27.19 ± 3.54	60.43
6	0.27 ± 0.05	2.25 ± 0.28	31.00 ± 5.56	9.14 ± 1.45	22.37 ± 2.17	65.03
7	0.27 ± 0.04	2.86 ± 0.28	20.70 ± 4.69	3.72 ± 0.62	21.11 ± 1.43	48.66
8	0.35 ± 0.05	2.65 ± 0.59	28.50 ± 8.68	3.98 ± 0.78	18.11 ± 1.69	53.59
9	0.32 ± 0.05	2.60 ± 0.18	19.90 ± 4.14	7.59 ± 1.35	22.78 ± 2.77	53.19
10	0.35 ± 0.05	1.50 ± 0.18	27.90 ± 9.94	13.70 ± 3.10	15.24 ± 4.42	58.69

В 2002—2007 гг. на исследуемых участках были проведены эксперименты по моделированию поведения пожаров разной интенсивности. Эксперименты представляли собой контролируемые выжигания [3, 14]. Экспериментальные пожары были в большинстве случаев низовыми — репрезентативными для светлохвойных лесов Средней Сибири. При высокоинтенсивных пожарах на участках № 2 и № 6 наблюдался переход огня в кроны деревьев. На участках № 3—4 пожар носил устойчивый характер распространения. Средняя глубина прогорания варьировала от 0,9 до 6,6 см в зависимости от интенсивности горения. Глубина прогорания напочвенного покрова существенно различалась для сосновых (от 3 до 7 см) и лиственничных (от 0,5 до 4,2) насаждений, что объясняется разнообразием напочвенного покрова и скоростью его высыхания в зависимости от типа леса.

При высокоинтенсивных пожарах в сосняках и лиственничниках на экспериментальных участках

полностью сгорели: опад, лишайники и мхи, ветви и валеж диаметром до 0,5 см, а также травы и кустарнички. Подстилка сгорела лишь частично. На остальных участках при пожарах средней и низкой интенсивности наблюдалось мозаичное сгорание напочвенного покрова.

Отпад деревьев в сосняках и лиственничниках после воздействия пожаров варьировал от 5 до 62 % в сосняках и от 8 до 49 % в лиственничниках. Выявлена связь между интенсивностью горения и величиной отпада, коэффициент корреляции 0,93. На первые два-три года после пожаров приходится основной отпад деревьев (90 %), как в сосняках, так и в лиственничниках. Спустя три года после пожара высокой интенсивности в сосновых насаждениях отпад составил 62 %, а после средней и низкой — 22 и 17 % соответственно от общего числа деревьев. В лиственничных насаждениях после пожара высокой интенсивности отпад деревьев первого яруса составил 49 %. После пожаров средней и низкой интенсивности отпад достигал 35 и 20 % соответственно. Отпад деревьев второго яруса в лиственничниках варьировал от 18 до 34 % при низкоинтенсивном, до 62 % при среднеинтенсивном и до 100 % при высокоинтенсивном пожаре.

Послепожарный мониторинг фитомассы на экспериментальных участках в сосняках и лиственничниках выявил, что процесс накопления фитомассы на поверхности почвы определяется интенсивностью горения, которая обусловливает степень воздействия на компоненты экосистемы. Установлено, что пожары высокой интенсивности обусловили значительное снижение фитомассы напочвенного покрова (на 49 %). По мере отпада деревьев и поступления на поверхность почвы опада, хвои, коры, а также сухих веток и валежа происходит накопление фитомассы, которое наиболее интенсивно идет в первые 2—3 года после пожара как в сосняках, так и в лиственничниках. Пожары высокой интенсивности способствуют перераспределению фитомассы в мортмассу в результате отпада сухостоя, а также увеличению запаса напочвенного покрова за счет опада с поврежденных пожаром деревьев (рис. 1).

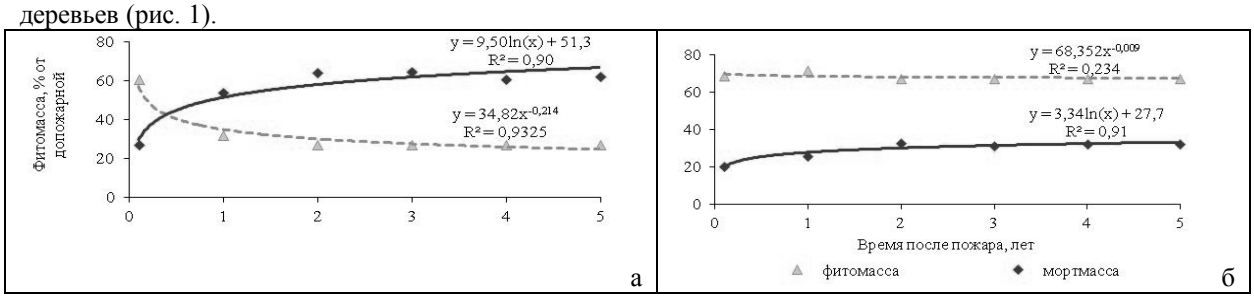


Рисунок 1. Динамика надземной фитомассы после пожаров высокой (а) и низкой (б) интенсивности в сосняках

Таким образом, установлено, что лиственничники Нижнего Приангарья характеризуются большей массой горючего материала на поверхности почвы по сравнению с сосняками. Пожары высокой интенсивности обусловили значительное снижение фитомассы напочвенного покрова. Накопление надземной фитомассы после пожаров в сосновых и лиственничных насаждениях определяется интенсивностью горения. Выявлена прямая связь между интенсивностью горения и величиной отпада. Основной отпад деревьев приходится на первые 2—3 года после пожара. После пожаров высокой интенсивности выявлено снижение живой надземной фитомассы до 70 %.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Углерод* в экосистемах лесов и болот России / В. А. Алексеев, Р. А. Бердси. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 1994. 218 с.
2. *Иванова Г. А., Перевозникова В. Д., Иванов В. А.* Трансформация нижних ярусов лесной растительности после низовых пожаров // Лесоведение. 2002. 2. С. 30—35.
3. *Иванова Г. А.* Зонально-экологические особенности лесных пожаров в сосняках Средней Сибири: Автореф. дис. … докт. биол. наук: 03.00.16. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2003. 40 с.
4. *Техника* и тактика тушения лесных пожаров / Н. П. Курбатский. М.: Гослесбумиздат, 1962. 155 с.
5. *Курбатский Н. П.* Исследование количества и свойств лесных горючих материалов // Вопр. лесной пирологии. Красноярск, 1970. С. 5—58.
6. *Пожароопасность* сосняков лесостепи и пути ее снижения / Н. П. Курбатский, Г. А. Иванова. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1987. 113 с.
7. *Природа* леса и лесные пожары / И. С. Мелехов. Архангельск: ОГИЗ, 1947. 60 с.
8. *Пирологическое* районирование в таежной зоне / М. А. Софронов, А. В. Волокитина. Новосибирск: Наука, 1990. 204 с.
9. *Биологическая* продуктивность лесов Северной Евразии. Методы, база данных и ее приложения / В. А. Усольцев. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 635 с.
10. *Роль* пожаров в процессе лесообразования / В. В. Фуряев. Новосибирск: Наука, 1996. 253 с.
11. *Kasischke E. S., Christensen N. L., Stocks B. J.* Fire, global warming, and the carbon balance of boreal forests // Ecol. Appl. 1995. 5. P. 437—451.
12. *Le Goff H., Flannigan M. D., Bergeron Y. et al.* Historical fire regime shifts related to climate teleconnections in the

Waswanipi area, central Quebec, Canada // International Journal of Wildland Fire, 2007. 16. P. 607—618.
13. *McRae D. J., Alexander M. E., Stocks B. J.* Measurement and description of fuels and fire behavior on prescribed burns: a hand-book // Sault Ste. Marie, Ontario: Environ. Can., Can. For. Serv., Great Lakes, For. Res. Cent., 1979. 44 p.
14. *McRae D. J., Ivanov V. A. et al.* Variability of Fire Behavior Fire Effects and Emissions in Scotch Pine Forests of Central Siberia // Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change, 2006. Vol. 11 (1). P. 45—74.

***

УДК 634.0.434+551.04:634.0.11

СМЕНА ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ МЕЛКОЛИСТВЕННЫМИ В ГОРНЫХ ЛАНДШАФТАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ СРЕДНЕСИБИРСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ

Л. П. ЗЛОБИНА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Проанализирована смена темнохвойных и светлохвойных лесов в горных ландшафтах южной тайги под воздействием пожаров. Выявлено, что этот процесс зависит от климатических условий, литологического состава горных пород и экологического режима природных территориальных комплексов.

Выявление масштабов смены хвойных лесов на производные мелколиственные под воздействием пожаров позволит прогнозировать лесообразовательные процессы, распределение и динамику углерода [1].

Для анализа особенностей последствий лесных пожаров рассматривались горные ландшафты южной тайги Среднесибирского плоскогорья, выделенные Д. М. Киреевым и В. Л. Сергеевой [2]. Коренные и условно коренные лиственничные, сосновые и темнохвойные леса, сменившиеся на смешанные хвойно-лиственные, лиственно-хвойные и лиственные сообщества в границах горных ландшафтов, стали объектами исследования.

Понятие «нарушенность» характеризует долю площади ландшафта, занятую старыми невозобновившимися гарями, лесами, возникшими вследствие пожаров за прошедшие 200 лет и находящимися на разных стадиях восстановительно-возрастной динамики. Площади с «послепожарной сменой пород» являются лишь частью общей площади лесов горных ландшафтов, нарушенных пожарами, но это очень существенное воздействие лесных пожаров на состояние лесов в рамках природных территориальных комплексов [3].

Для определения соотношения коренных и производных лесов в рамках горных ландшафтов южной тайги Средней Сибири использовались разномасштабные аэрокосмические снимки. При выборочном (на маршрутах) наземном обследовании ландшафтов уточнялось, являются ли пожары причиной формирования производных лесов.

На рассматриваемой территории подзона южной тайги Среднесибирского плоскогорья представлена четырьмя горными ландшафтами (табл. 1.).

Таблица 1. Послепожарная смена лесов в горных ландшафтах подзоны южной тайги (здесь и далее сокращенные названия и нумерация ландшафтов по [2])

Номер индивидуального ландшафта	Название ландшафта	Площади послепожарной смены лесов, %
Горный		
7. 8. 1	Гаревка-Нижнепитско-Енисейское низкогорье с темнохвойными лесами	30
7. 8. 3	Тея-Питское низкогорье с темнохвойными лесами	20
7. 8. 4	Каменско-Тейское низкогорье с сосновыми и лиственничными лесами	30
7. 8. 5	Южно-Енисейское низкогорье с темнохвойными и сосновыми лесами	40
Средневзвешенное значение послепожарной смены лесов		30

Масштаб послепожарной смены лесов в группе горных ландшафтов южнотаежной подзоны, расположенных на Енисейском кряже, составляет в среднем 30 %. Из-за особенностей климатического режима горного кряжа его западные склоны под влиянием обильных осадков покрыты темнохвойными лесами. На восточных, более сухих склонах произрастают лиственничные и лиственнично-сосновые леса. На юго-восточной окраине кряжа широко представлены травяные лиственничники. Имеющиеся

здесь же крупные массивы производных послепожарных березняков и осинников в ландшафтах изменяются от 20 % (Тея-Питское низкогорье с темнохвойными лесами) до 40 % (Южно-Енисейское низкогорье с темнохвойными и сосновыми лесами). Для Южно-Енисейского ландшафта наиболее характерны высокая трофность почвенного субстрата и хороший дренаж, способствующие формированию высокопродуктивных лиственнично-сосновых сообществ и их смене в результате пожаров на производные мелколиственные леса.

Масштабы послепожарной смены пород в каждом ландшафте определяются составом горных пород, различной огнестойкостью деревьев, пожароустойчивостью насаждений и пирофитностью лесных формаций, под которой понимается способность древесной породы успешно восстанавливаться на гарях и сохранять свой ареал. Способность к восстановлению обусловлена многими факторами экологического режима природных территориальных комплексов, слагающих ландшафты [4,5].

Данные об особенностях смены хвойных лесов мелколиственными в горных ландшафтах южной тайги Среднесибирского плоскогорья и знания о послепожарных изменениях структуры лесов в них должны войти составляющим звеном в информационную базу данных для управления пирогенным фактором. Информационная база данных об экологии пожаров, их последствиях в различных экосистемах должна быть положена в основу системного подхода к проблеме повышения пожароустойчивости лесов. Системный подход к решению указанной задачи заключается в комплексном сочетании лесоводственных, лесокультурных и профилактических противопожарных мероприятий.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Исаев А. С., Коровин Г. Н.* Депонирование углерода в лесах России // Углерод в биогеоценозах: Чтения памяти В. Н. Сукачева. XV. М., 1997. С. 59—98.
2. *Экологическая* оценка земель Красноярского края / Д. М. Киреев, В. Л. Сергеева. М.—СПб.: Изд-во ВНИИЦлесресурс, 1995. 34 с.
3. *Изучение* послепожарной динамики лесов на ландшафтной основе / В. В. Фуряев, Д. М. Киреев. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1979. 162 с.
4. *Фуряев В. В.* Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1996. 253 с.
5. *Фуряев В. В., Злобина Л. П., Фуряев Е. А., Цыкалов А. Г.* Зональные и ландшафтные особенности послепожарной смены пород в лесах Средней Сибири // Лесоведение. 2001. 6. С. 14—21.

***

УДК 630.431

ОЦЕНКА И МОНИТОРИНГ ВОЗДЕЙСТВИЯ ПОЖАРОВ НА ЭМИССИЮ УГЛЕРОДА И КОМПОНЕНТЫ ЭКОСИСТЕМЫ СОСНЯКОВ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Г. А. ИВАНОВА[1], Н. М. КОВАЛЕВА[1], Е. А. КУКАВСКАЯ[1], С. Г. КОНАРД[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Лесная служба США

АННОТАЦИЯ

Проведен мониторинг воздействия пожаров разной интенсивности на компоненты экосистемы сосняков Средней Сибири. Получены экспериментальные данные по параметрам горения, изменению фитомассы, воздействию пожаров на древостой и нижние ярусы растительности, трансформации свойств почв, микробоценозов и почвенных беспозвоночных после пожаров в зависимости от их интенсивности.

Воздействие лесных пожаров на растительность тесно связано с особенностями лесорастительных условий, которые определяют возможность возникновения, распространения и силу огня, а также послепожарное изменение лесной растительности и водно-теплового режима почв [6]. В настоящее время существует целый ряд моделей для описания различных последствий пожаров в североамериканских [11—13] и российских лесах [3, 6, 7, 8, 10].

Необходимо разделять последствия воздействия пожара, возникающие непосредственно в процессе горения, и последствия, проявившиеся после пожара через какой-то период времени. В первом случае это результат непосредственного теплового воздействия процесса горения на компоненты лесных экосистем (сгорание биомассы, ожоги или гибель растений или животных, нагрев почвы и гибель почвенной флоры и фауны). Во втором случае это последствия, возникающие после пожара в течение более длительного периода времени (послепожарная трансформация почвы, почвенной фауны и флоры, отпад деревьев, накопление биомассы, послепожарная сукцессия).

Возникновение горения при лесных пожарах определяется видом, структурой и запасом лесных горючих материалов (ЛГМ) и их влагосодержанием. Полнота сгорания горючих материалов, скорость

распространения огня, интенсивность пожара и другие характеристики в значительной степени зависят от свойств горючих материалов, от их количества, структуры, влажности и химического состава. Вполне понятно, что естественные лесные пожары, возникающие от неизвестных источников возгорания и стихийно распространяющиеся по территории, не могут служить базой для оценки и моделирования последствий. Экологические последствия таких пожаров трудно сопоставимы с параметрами огневого воздействия и также классифицируются по косвенным показателям.

В связи с необходимостью получения параметров огневого воздействия пожаров на компоненты экосистемы в 2000—2007 гг. была проведена серия крупномасштабных экспериментов по моделированию поведения лесных пожаров на 13 участках площадью 4 га в сосняках Красноярского края при различных погодных условиях. Во всех случаях пожары низовые, разной интенсивности, репрезентативные для сосняков Средней Сибири. Проведение экспериментов по моделированию пожаров разной интенсивности в среднетаежных и южнотаежных сосняках позволило получить информацию по параметрам поведения пожара, включая данные о глубине прогорания и количестве сгоревших горючих материалов. Кроме того, получены данные о состоянии компонентов экосистемы сосняков до пожаров и сразу после их воздействия.

Эмиссия углерода составила в сосняках при низовом пожаре высокой интенсивности 15,4, средней — от 6,5 до 12,0 и низкой — от 4,8 до 10,5 тС/га. Эмиссия углерода при пожарах определяется интенсивностью горения на кромке (рис. 1 а), которая зависит прежде всего от погодных условий, влияющих как прямо, так и косвенно на влагосодержание ЛГМ и полноту их сгорания. Корреляционный анализ выявил наличие связей между величиной эмиссии углерода и интенсивностью горения на кромке пожара (r = 0,77). Выявлена также тесная прямолинейная связь эмиссии углерода при низовых пожарах в сосняке лишайниково-зеленомошном от погодных условий, характеризуемых показателем ПВ-1 (коэффициент корреляции 0,80) (рис. 1 б).

В среднетаежных и южнотаежных сосняках, где проводились эксперименты по моделированию поведения пожаров, был заложен долговременный эксперимент по исследованию воздействия пожаров на отдельные компоненты экосистемы. В последующие годы осуществлялся мониторинг устойчивости и восстановления компонентов экосистемы после воздействия пожаров разной интенсивности с известными параметрами их поведения.

Установлено, что степень воздействия пожара определяется допожарными условиями, влияющими на состояние горючих материалов, метеоусловиями и самим процессом горения. Сгорание биомассы напочвенного покрова во время пожара определяет целый ряд других последствий. Так, сгорание подстилки вызывает огневые или тепловые повреждения камбия ствола и корней и является причиной отпада деревьев. Сгорающая биомасса является источником теплоты и вызывает нагревание почвы, которое может вызвать гибель почвенной флоры и фауны.

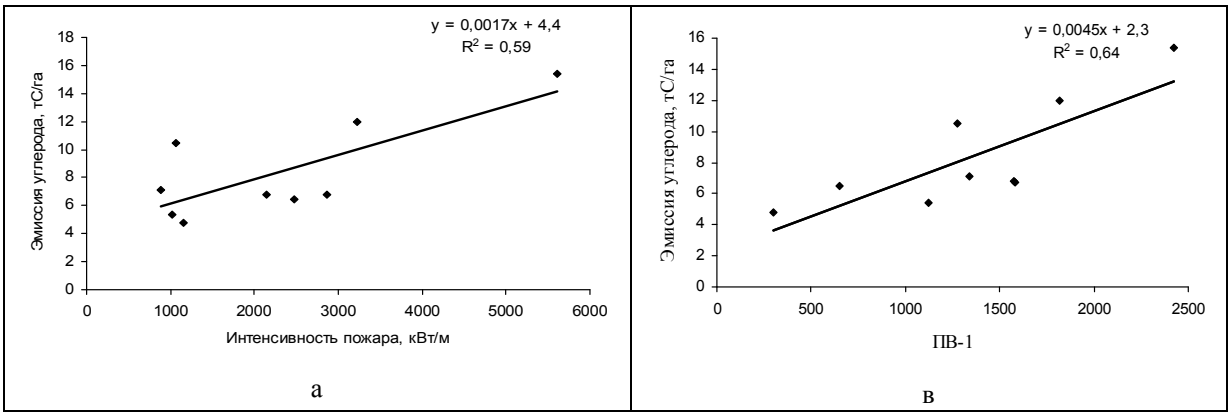


Рисунок 1. Зависимость эмиссии углерода при низовых пожарах в среднетаежных сосняках от интенсивности горения (а) и условий погоды (в)

Направленность послепожарного восстановления лесов во многом зависит от начального этапа, который определяется степенью повреждения лесной экосистемы, характером заселения освободившихся территорий, составом и сложением инициальных сообществ. На начальных этапах лесовосстановления более четкими индикаторами как лесорастительных условий, так и сукцессионных рядов являются виды растений нижних ярусов. Однако скорость и темпы сукцессионных процессов на прогоревших участках могут существенно различаться в пределах не только лесных формаций, но и отдельных экотопов [4, 5].

Экологическая неоднородность нижних ярусов растительности мало проявляется в послепожарных сукцессиях, приводит к частичной или полной смене напочвенного покрова и создает

типологическое разнообразие вариантов зарастания прогоревших участков. После пожаров независимо от их интенсивности мохово-лишайниковый покров в сосняках полностью деградирует от пирогенного воздействия уже в первый год после пожара. Степень повреждения почвенно-растительного покрова определяет на начальном этапе сукцессионного процесса формирование видового разнообразия и структуры растительного покрова. Послепожарное формирование напочвенного покрова также детерминируется структурой нижних ярусов исходного (допожарного) типа. В первый год низовые пожары независимо от их интенсивности приводят к снижению проективного покрытия и фитомассы живого напочвенного покрова.

Высокоинтенсивные пожары (>4000 кВт/м) в сосняках кустарниково-лишайниково-зеленомошных приводят к значительному нарушению живого напочвенного покрова, изменяя его структуру, образуя мелкоконтурные микроассоциации. Ведущая роль в структуризации напочвенного покрова принадлежит виду-эксплеренту (*Calamagrostis arundinacea)*. В то же время проективное покрытие и фитомасса напочвенного покрова за 8-летний период наблюдений еще не восстановились до допожарного уровня. При пожарах средней (от 2001 до 4000 кВт/м) и низкой (менее 2000 кВт/м) интенсивности, когда повреждения травяно-кустарничкового яруса незначительны, дальнейшее его восстановление происходит в прежних границах допожарных микроассоциаций с постепенным восстановлением зеленых мхов. Доминантные кустарнички (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*) восстанавливают свое проективное покрытие к 6—8 годам. На данном этапе сукцессионного процесса лишайниковый покров еще не восстановился [5].

Отпад деревьев после пожаров в среднетаежных и южнотаежных сосняках происходит в первые два-три года и определяется интенсивностью пирогенного воздействия. При этом на первый год приходится до 90 % всех отпавших деревьев после пожаров высокой интенсивности и до 70—75 % при средней и низкой. В последующие годы величина отпада деревьев значительно снижается. Отпад деревьев составил 71.1—89.3 % от числа живых деревьев до пожара при высокой интенсивности горения и 14.3 и 8.2 % соответственно при средней и низкой. Наибольший отпад приходится на деревья диаметром 10 см и менее. Величина послепожарного отпада деревьев в сосняках в зависимости от интенсивности пожара аппроксимируется уравнением экспоненциальной функции: $y = 3{,}8272\ e^{0{,}0004x}$ ($R^2 = 0{,}84$), которое может быть использовано при прогнозе отпада деревьев после пожаров разной интенсивности.

Процесс накопления фитомассы после пожаров в сосняках также зависит от интенсивности горения, определяющей степень воздействия на компоненты экосистемы. Пожары высокой интенсивности обусловливают значительное снижение (на 44—62 %) запасов напочвенного покрова сосняков. После пожаров низкой интенсивности снижение живой надземной фитомассы составило до 14 %, а после пожаров высокой интенсивности — до 70 % от ее количества до пожара. По мере отпада деревьев происходит накопление опада, подстилки, ветвей и валежа. Фитомасса напочвенного покрова в сосновых насаждениях, пройденных пожарами низкой интенсивности, восстанавливается за 2—3 года, а после высокоинтенсивного пожара через 8 лет достигает лишь 66 % от ее количества до пожара.

Мониторинг воздействия пожаров на свойства почвы, комплексы почвенных беспозвоночных и микробоценозы в сосняках показал, что глубина их трансформации зависит от интенсивности пирогенного воздействия, обусловливая в будущем активность процессов восстановления. Установлено, что через восемь лет лишь некоторые показатели достигли уровня контроля [1, 2, 9].

Таким образом, в результате мониторинга воздействия пожаров разной интенсивности с известными параметрами на компоненты экосистемы сосняков получены экспериментальные данные по изменению биомассы и отпаду деревьев, трансформации живого напочвенного покрова, свойств почв, комплексов почвенных беспозвоночных и микробоценозов. Отклик компонентов экосистемы сосняков на воздействие пожаров определяется интенсивностью пирогенного воздействия.

В настоящее время развивается концепция дифференцированного подхода к тушению лесных пожаров, предусматривающая контролирование возникновения и развития лесных пожаров на основе прогноза их поведения и последствий, то есть управление лесными пожарами. Полученные данные могут быть использованы при прогнозировании и оценке экологического ущерба от пожаров в лесах Сибири.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Богородская А. В., Краснощекова Е. Н., Безкоровайная И. Н., Иванова Г. А.* Послепожарная трансформация микробоценозов и комплексов беспозвоночных в почвах сосняков Центральной Сибири // Сиб. экол. журн. 2010. 6. С. 893—901.
2. *Богородская А. В., Иванова Г. А., Тарасов П. А.* Послепожарная трансформация микробных комплексов почв лиственничников Нижнего Приангарья // Почвоведение. 2011. 1. С. 56—63.
3. *Воинов Г. С., Софронов М. А.* Прогнозирование отпада в древостоях после низовых пожаров // Современные исследования типологии и пирологии леса. Архангельск: АИЛиЛх, 1976. С. 115—121.
4. *Иванова Г. А., Перевозникова В. Д., Иванов В. А.* Трансформация нижних ярусов лесной растительности после низовых пожаров // Лесоведение. 2002. 2. С. 30—35.

5. *Ковалева Н. М., Иванова Г. А.* Восстановление живого напочвенного покрова на начальной стадии пирогенной сукцессии // Сиб. экол. журн. 2013. 2. С. 205—215.
6. *Попов Л. В.* Южнотаежные леса Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та, 1982. 330 с.
7. *Санников С. Н.* Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье // Горение и пожары в лесу: Матер. координационного совещания. 18—22 мая 1971 г., Красноярск. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1973. С. 236—277.
8. *Санников С. Н.* Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов // Экология. 1981. 6. С. 24—33.
9. *Тарасов П. А., Иванов В. А., Иванова Г. А., Краснощекова Е. Н.* Постпирогенные изменения гидротермических параметров почв среднетаежных сосняков // Почвоведение. 2011. 7. С. 795—803.
10. *Фуряев В. В., Киреев Д. М.* Изучение послепожарной динамики лесов на ландшафтной основе. Новосибирск: Наука, 1979. 160 с.
11. *Keane R. E., Arno S. F., Brown J. K.* FIRESUM — an ecological process model for fire succession in western conifer forests // USDA FS General Techn. Report INT-266. Ogden UT: USDA FS, 1989. 76 p.
12. *Reinhard E. D., Keane R. E., Brown J. K.* Modeling fire effects // Wildland Fire. 2001.10 (3—4): 373—380.
13. *Ryan K. C., Reinhardt E. D.* Predicting post-fire mortality of seven western conifers // Can. J. of F.Res. 1988. 18: 1291—1297.

***

УДК 630.43: 662.519.6

ПРОГРАММНОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ДЛЯ ПРОГНОЗА ПОВЕДЕНИЯ ПОЖАРА РАСТИТЕЛЬНОСТИ

М. А. КОРЕЦ, А. В. ВОЛОКИТИНА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
В Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН разработан пакет программного обеспечения (ПО) для автоматизации методики составления карт растительных горючих материалов (РГМ), карт текущей пожарной опасности и прогноза поведения лесного пожара. ПО включает два основных блока: расчет пирологического описания выделов (программа PGM) и прогноз распространения пожара (программа PGM2).

В ИЛ СО РАН в рамках ряда научно-исследовательских работ и целевых государственных контрактов был разработан пакет программного обеспечения для автоматизации методики [1] составления карт растительных горючих материалов (РГМ), карт текущей пожарной опасности и прогноза поведения лесного пожара на основе стандартной лесоустроительной информации (векторной карты выделов и их таксационного описания). Разработанное ПО нетребовательно к характеристикам компьютера и может быть установлено практически на любой персональный компьютер под управлением операционной системы MS Windows любой версии (SE, 2000, XP, Vista, W7, W8).

Расчет пирологического описания выделов (программа PGM). Формирование пирологического описания таксационных выделов является составной частью методики составления карт растительных горючих материалов (РГМ) и прогноза поведения пожара растительности (рис. 1) [1]. Методика включает определение базовых пирологических характеристик выделов, а именно типов основных проводников горения (ОПГ) и критических классов засухи (ККЗ). Для автоматизации этой процедуры было разработано программное обеспечение с условным названием PGM. Программа автоматически формирует таблицу пирологического описания лесоустроительных выделов на основе исходной стандартной таблицы таксационного описания [1]. На основе результирующей таблицы пирологического описания выделов с использованием базовых функций ГИС-приложений (ArcGIS или MapInfo) формируются карты растительных горючих материалов (РГМ) для двух сезонов (весны — осени и лета). При этом полигональный картографический слой выделов, связанный с таблицей пирологического описания, классифицируется и отображается в соответствии с легендой типов ОПГ [1]. Для создания карт текущей пожарной опасности используются рассчитанные значения ККЗ также для весны — осени и лета. Таким образом, для каждого сезона и заданного класса засухи (КЗ) может быть сформирована своя градационная карта пожарной опасности, легенда которой формируется по следующему принципу: 1) горимые выделы; 2) выделы в стадии пожарного созревания; 3) негоримые выделы.

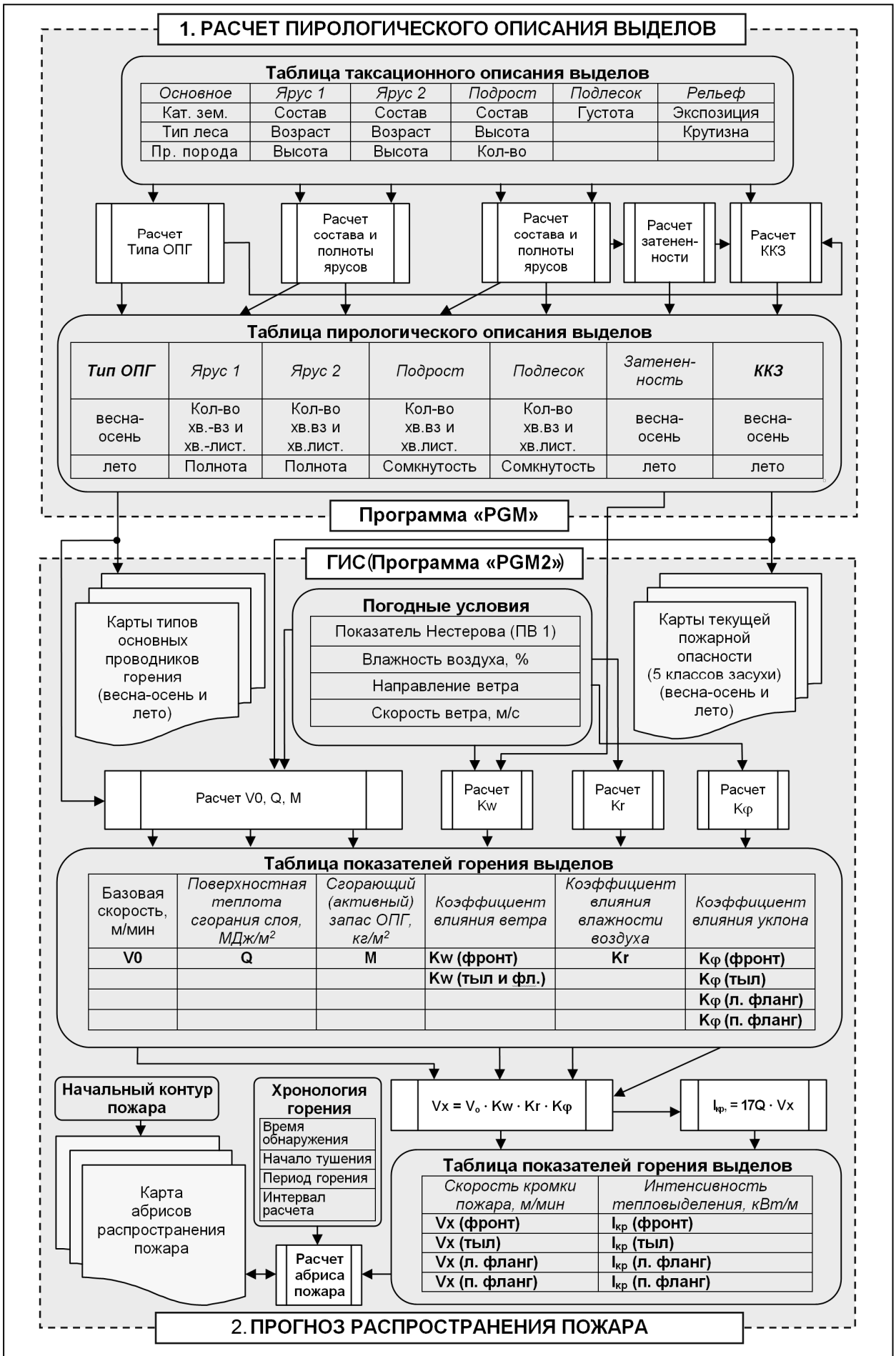


Рисунок 1. Блок-схема структуры и функционирования программного обеспечения (PGM и PGM2) для расчета пирологического описания выделов и прогноза поведения низового пожара

Прогноз распространения пожара (программа PGM2). Для автоматизации методики прогноза распространения пожара растительности разработано дополнительное ПО с условным названием PGM2 (рис. 1). Программа реализована на базе ГИС-приложения ESRI ArcView GIS 3.2 в форме модуля-расширения. Управление картографическими и табличными данными при работе программы PGM2 осуществляется через интерфейс ГИС-приложения ArcView и основное диалоговое окно программы (рис. 2). Программа PGM2 использует пирологическое описание выделов, создаваемое в ПО PGM, и позволяет формировать таблицу показателей горения для заданного сезона и погодных условий (показатель пожарной опасности, влажность воздуха, направление и скорость ветра), при необходимости с учетом рельефа местности (уклон и экспозиция выдела). Затем по нарисованным пользователем начальным абрисам распространения пожара программа PGM2 позволяет в интерактивном режиме проследить дальнейшую динамику распространения низового пожара в форме временного ряда векторных абрисов кромки пожара. По запросу пользователя в любой момент времени горения формируется подробный отчет о состоянии пожара: площадь, периметр, скорость изменения, интенсивность на кромке пожара (рис. 2). Дополнительно выдается прогноз возможных последствий пожара (отпад в древостое по породам), вероятность развития пожара в верховой, а также расчет сил и средств, необходимых для тушения пожара (ширина противопожарного барьера, скорость и продолжительность тушения, необходимое количество людей и техники). Программа PGM2 позволяет использовать площадные и линейные барьеры, останавливающие кромку распространения пожара, например, защитные противопожарные полосы и водоемы.

Пример прогнозных абрисов пожара в различные моменты времени приведен на рис. 3. Проверка и доработка программы PGM2 выполнялись с использованием ретроспективных данных о пожарах в заповеднике «Столбы» (2001—2004 гг.) и Чунском лесничестве (2006—2009 гг.).

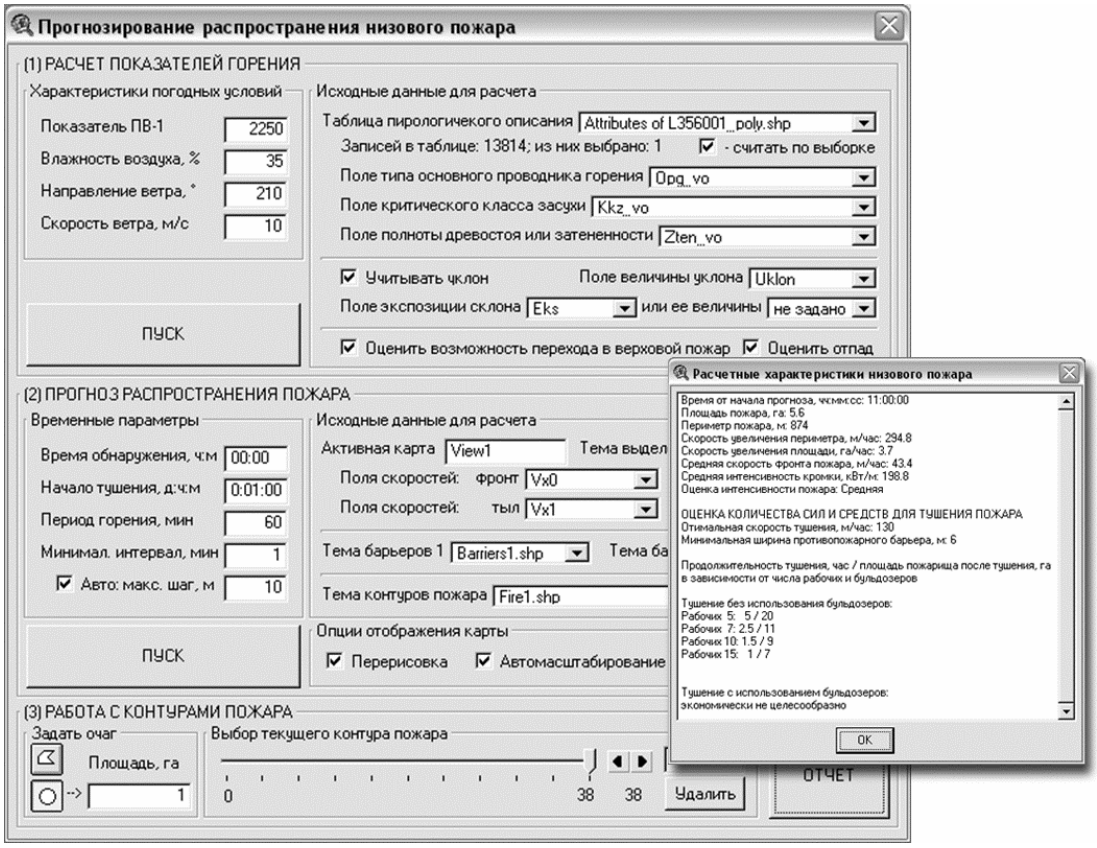


Рисунок 2. Основные окна управления программы PGM2

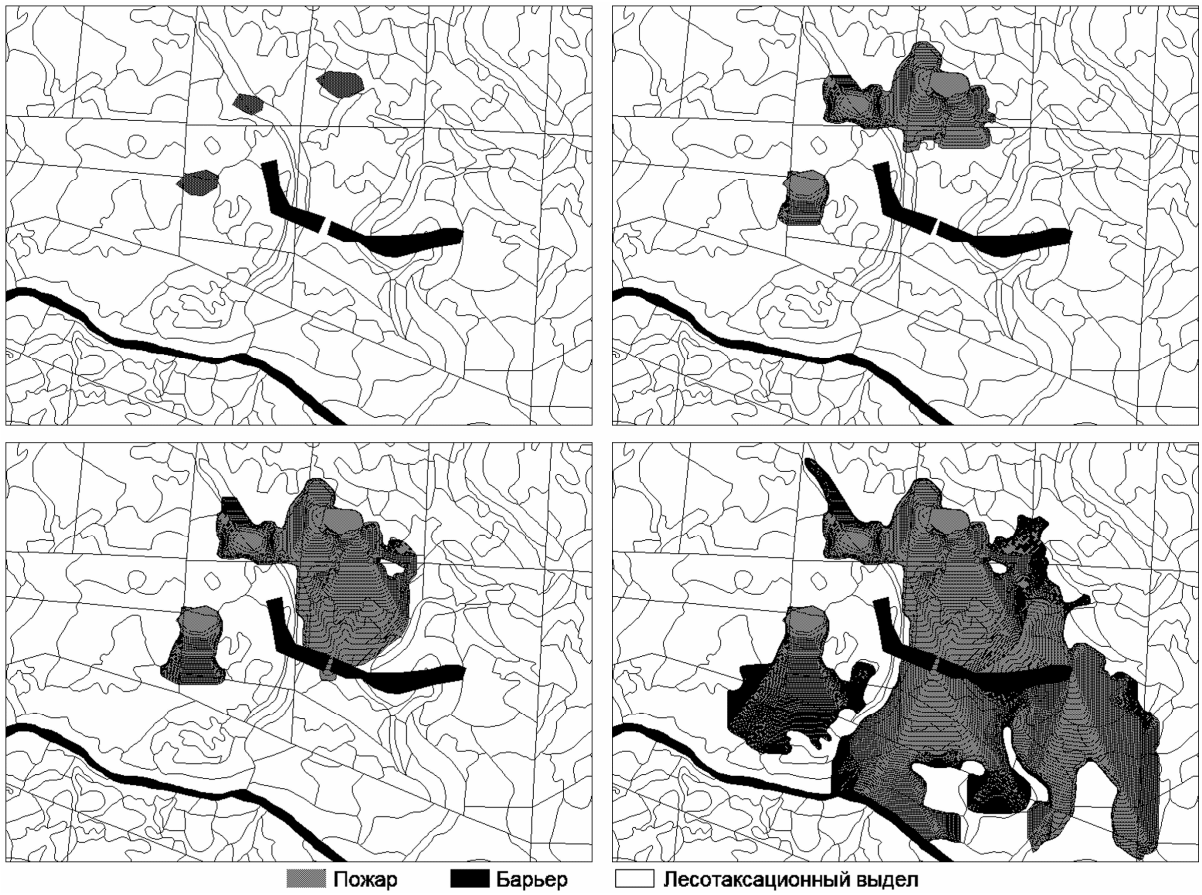


Рисунок 3. Пример прогнозных абрисов пожара в различные моменты времени горения

ЛИТЕРАТУРА

1. *Волокитина А. В., Софронов М. А., Корец М. А., Софронова Т. М., Михайлова И. А.* Прогноз поведения лесных пожаров. Красноярск: СО РАН, ИЛ СО РАН, 2010. 211 с.

***

УДК 630.43:546.26

ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ И РУБОК НА ЛЕСНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ СИБИРИ

Е. А. КУКАВСКАЯ[1], Л. В. БУРЯК[2], Г. А. ИВАНОВА[1], С. Г. КОНАРД[3], О. П. КАЛЕНСКАЯ[2], С. В. ЖИЛА[1], Д. ДЖ. МАКРАЕ[4]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия
[3] Лесная служба США
[4] Лесная служба Канады

АННОТАЦИЯ

Дана оценка воздействия пожаров и рубок на древостои, напочвенный покров и лесовозобновление в трех регионах Сибири (Нижнее Приангарье, Забайкалье и ленточные боры Красноярского края). В ходе исследования выявлена большая вариабельность последствий пожаров и рубок в зависимости от региона и категории участка, характера лесопользования, формы и силы пожаров. Получены данные по выходу углерода при пожарах растительности на вырубках и в светлохвойных насаждениях Сибири.

Пожары и рубки являются основными факторами, дестабилизирующими лесные экосистемы. Пожары ежегодно охватывают до 30 млн га территории России, при этом на площадь, занятую древесной растительностью, приходится до 55 % [7]. При дальнейшем изменении климата ожидаются сокращение межпожарных интервалов, возрастание количества экстремальных пожаров и пожаров от молний, а также увеличение пройденной пожарами площади, продолжительности пожароопасного сезона и интенсивности горения [8]. В последние десятилетия бореальные леса России подвергаются интенсивной

рубке. Во многих лесных районах Сибири происходит увеличение площадей как законных, так и незаконных рубок [11]. Вырубки являются чрезвычайно пожароопасными в связи с присутствием на них большого запаса горючих материалов и условий для их быстрого высыхания. Нередко пожары начинаются на вырубках, а затем переходят в лесонасаждения. Структура и запасы горючих материалов, параметры и последствия пожаров, возникающих на вырубках, отличаются от таковых в насаждениях. Последствия пожаров в насаждениях и на вырубках широко варьируют в зависимости от лесорастительных условий и метеорологических показателей до и во время горения [5].

В период с 2009 по 2013 гг. проведены исследования воздействия рубок и пожаров на лесные экосистемы части лесных районов юга Сибири: Нижнего Приангарья (Приангарский лесной район), Восточного Забайкалья (Забайкальский горно-таежный и горно-лесостепной районы) и ленточных боров Красноярского края (горно-лесостепной район). Данные районы были выбраны в связи с их значительной нарушенностью пожарами и рубками [6, 9], а также в связи с различной практикой лесопользования, распространенной в регионах. Для сравнительной оценки воздействия рубок и пожаров были заложены 23 пробные площади, на каждой из которых выделены четыре категории участков (площадью не менее 4 га каждый): насаждение (контроль); насаждение, пройденное пожаром; вырубка; вырубка, пройденная пожаром. Участки располагались в непосредственной близости друг от друга в одном лесном массиве и одинаковых лесорастительных условиях, а древостои изначально имели одинаковые таксационные характеристики. Таксацию насаждений, описание живого напочвенного покрова и оценку структуры и запасов лесных горючих материалов проводили с использованием общепринятых в мировой практике лесоведения, лесной таксации и пирологии методик [1, 2, 4, 10].

Влияние рубок и пожаров на древостой и подрост. Естественный отпад деревьев в светлохвойных насаждениях с преобладанием сосны и лиственницы варьировал от 3 до 12 % от запаса. После пожаров слабой силы отпад деревьев составил от 8 до 15 %, средней силы — до 25 % и сильной — до 100 % от запаса древостоев. На участках леса, пройденных сплошной рубкой в Нижнем Приангарье, на пасеках оставляется сухостой и тонкомер, а также отдельные семенники (3—7 % от запаса до рубки). После пожаров на вырубках отпад семенников и тонкомера составил 60—100 %. В ленточных борах, относящихся к особоохраняемым природным территориям, проводятся несплошные рубки с выборкой деревьев до 25 % запаса древостоя. В связи с высокой горимостью Забайкалья для данного региона характерно проведение сплошных санитарных рубок с объемом выборки до 100 % на территориях, пройденных пожарами. Кроме того, в последнее время насаждения в наиболее освоенных районах региона пройдены незаконными несплошными рубками.

Во всех изученных районах в ненарушенных насаждениях размещение подроста неравномерное. В составе подроста в Нижнем Приангарье доминируют пихта и кедр, в остальных районах исследований — светлохвойные породы, размещение которых приурочено к окнам в пологе древостоя. Наибольшее количество подроста (33,4 тыс. шт.) выявлено в ленточных борах, что обусловлено благоприятными климатическими условиями региона и отсутствием конкуренции со стороны травяно-кустарничкового яруса. Во всех регионах исследования пожары стимулируют появление большего количества подроста и увеличение в составе подроста доли светлохвойных и мелколиственных пород. Естественное возобновление леса наиболее затруднено на участках крупных гарей, где ему препятствует разрастание травяного покрова, в первую очередь — вейников. Повторные пожары на вырубках приводят к уменьшению количества подроста до 1,5 тыс. экз./га и менее, что является недостаточным для успешного восстановления леса (табл. 1). Согласно руководству по проведению лесовосстановительных работ в лесах Восточной Сибири [3], на вырубках, пройденных пожарами, требуется проведение мероприятий по содействию естественному возобновлению, а на участках, пройденных повторными пожарами, посадка лесных культур.

Таблица 1. Количество благонадежного подроста на различных участках (тыс. шт./га ± ошибка)

Регион	Насаждение	Насаждение, пройденное пожаром	Вырубка	Вырубка, пройденная пожаром	Вырубка, повторно пройденная пожаром
Нижнее Приангарье	21,2 ± 4,2	24,5 ± 3,8	44,3 ± 8,2	6,3 ± 1,7	1,5 ± 0,6
Ленточные боры Красноярского края	33,4 ± 3,2	63,8 ± 9,7	38,2 ± 3,2	2,4 ± 0,4	0,8 ± 0,5
Забайкалье	6,1 ± 1,5	29,0 ± 1,4	5,1 ± 0,2	2,2 ± 1,4	0,4 ± 0,2

Влияние рубок и пожаров на структуру и запасы напочвенных горючих материалов. Запасы напочвенных горючих материалов (травы и кустарнички, опад, подстилка, ветви и валеж различной степени деструкции) в светлохвойных насаждениях Нижнего Приангарья составляют в среднем 42 т/га,

при этом на подстилку приходится 45—70 % от общего запаса (рис. 1). Пожары снижают запасы напочвенного покрова на 25—60 % в зависимости от интенсивности пирогенного воздействия. Сосновые насаждения ленточных боров характеризуются наибольшими запасами напочвенных горючих материалов (40—85 т/га) в связи с высокой продуктивностью насаждений и долгим отсутствием пожаров вследствие хорошо организованной службы охраны лесов. В Забайкалье запасы напочвенных горючих материалов в насаждениях варьируют от 20 до 55 т/га и снижаются в среднем до 30 и 16 т/га после пожаров низкой и высокой интенсивности соответственно. Наименьшие запасы выявлены на повторно прогоревших участках, где они, как правило, не превышают 3—6 т/га.

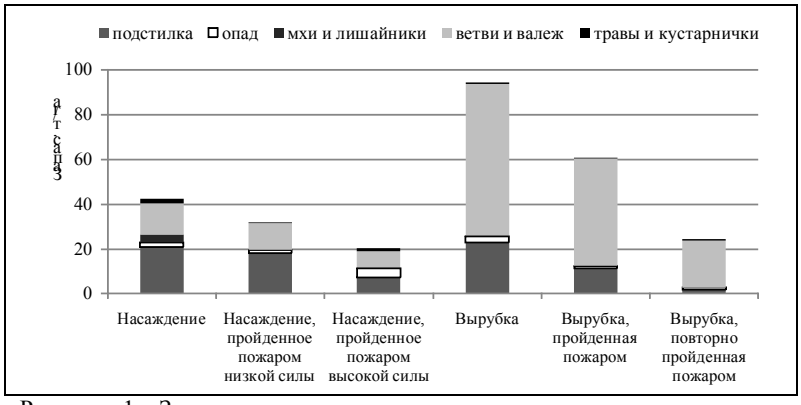


Рисунок 1. Запас напочвенных горючих материалов на различных категориях участков в светлохвойных насаждениях Нижнего Приангарья

Вырубки в Нижнем Приангарье характеризовались наибольшими запасами горючих материалов (в среднем 95 т/га) в связи с плохой очисткой лесосек от порубочных остатков (ветви и валеж составляли до 80 % от общего запаса напочвенных горючих материалов). Вырубки в ленточных борах юга Красноярского края и Забайкалье отличаются хорошей очисткой лесосек и меньшим запасом горючих материалов на поверхности почвы (35—60 т/га). Нелегальные рубки, распространенные в Забайкалье, обусловливают наличие значительного запаса ветвей и валежа (в 1,5—6 раз больше, чем на легальных вырубках), вследствие чего увеличивается пожарная опасность территории. Наибольшие запасы горючих материалов (до 70 т/га) на территории Забайкалья выявлены на повторно прогоревших невырубленных участках, где деревья начали вываливаться спустя 5—10 лет после пирогенного воздействия.

Эмиссия углерода при пожарах на вырубках и в светлохвойных насаждениях Сибири. Эмиссия углерода при пожарах в насаждениях изученных лесных районов Сибири варьировала от 0,7 до 25,0 тС/га (рис. 2). Наибольшее количество углерода (до 95 %) выделилось при сгорании мхов, лишайников и подстилки. Эмиссия углерода в регионе ленточных боров (Шушенское / Минусинск) в среднем на 55 % ($p < 0.05$) выше, чем в Нижнем Приангарье и Забайкалье. Выход углерода при пожарах на вырубках существенно варьирует в различных регионах, что в основном связано с различиями в способах рубок и очистки лесосек. Максимальная эмиссия углерода зарегистрирована на вырубках в Нижнем Приангарье — 5,0—40,9 тС/га, что на 55—560 % ($p < 0.05$) превышает выход углерода при пожарах в насаждениях. Хорошая очистка лесосек при выборочных рубках в ленточных борах обусловила небольшие запасы горючих материалов на поверхности почвы и, как следствие, невысокую величину эмиссии углерода — 4,2—8,2 тС/га. В Забайкалье выход углерода при пожарах составил 1,2—16,0 тС/га на легальных вырубках и 10,0—18,5 тС/га — на нелегальных. Эмиссия углерода при повторных пожарах на вырубках Забайкалья в 4—20 раз меньше, чем в насаждениях.

Эмиссия углерода в Нижнем Приангарье при пожарах в насаждениях в значительной степени ($r = 0,72$) зависела от погодных условий, характеризующихся показателем ПВ-1, в то время как величина выхода углерода при пожарах на вырубках в большей степени определялась запасом горючих материалов ($r = 0,68$). В летний период обильное разрастание травяного покрова на вырубках с давностью рубки 3 и более лет способствует снижению интенсивности горения, вследствие этого эмиссия углерода здесь в 1,2—1,4 раза меньше, чем на свежих вырубках.

Последствия пожаров на вырубках широко варьируют в зависимости от лесного района, характера лесопользования и метеорологических показателей до и во время горения. Изменения в характере лесопользования усложняют структуру ландшафтов, замедляют естественное возобновление экосистем и усиливают негативное влияние пожаров на меняющийся климат и качество окружающей среды. Оценка последствий пожаров при различных видах лесопользования является основой для моделирования динамики лесных экосистем в связи с наблюдаемым изменением климата и увеличением антропогенного воздействия на экосистемы, а также дает возможность прогноза последствий лесных пожаров, что необходимо при организации охраны лесов от пожаров и внедрении системы устойчивого лесопользования.

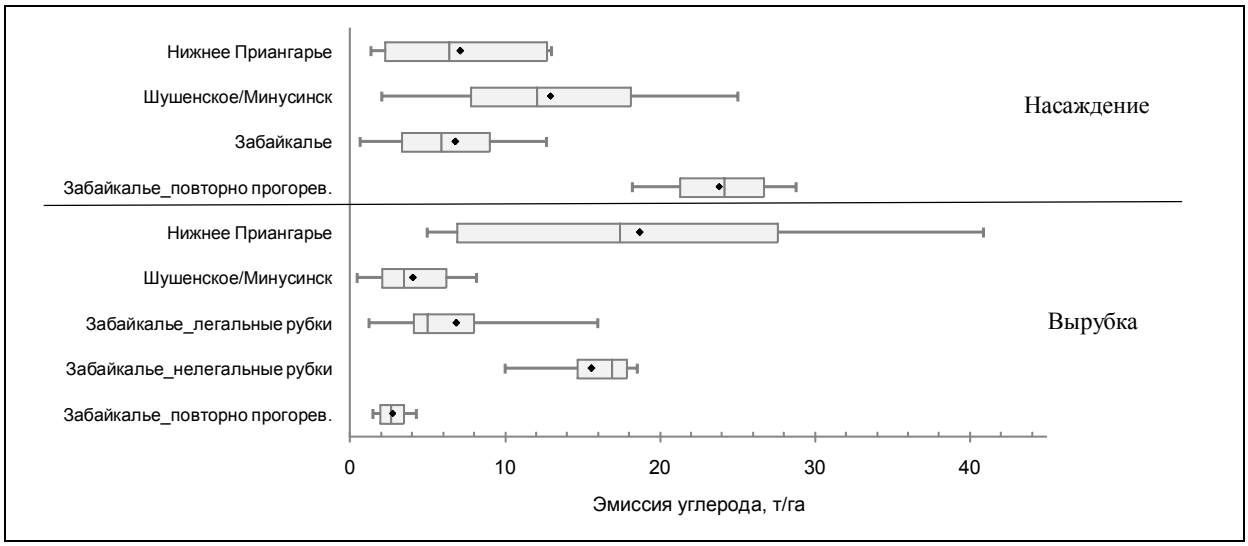


Рисунок 2. Эмиссия углерода в различных регионах Сибири. Прямоугольник показывает нижний и верхний квартили; линии за пределами прямоугольника — минимальное и максимальное значения; линия внутри прямоугольника — медиана; точка — среднее значение

ЛИТЕРАТУРА

1. *Анучин Н. П.* Лесная таксация. М.: Лесная пром-сть, 1982. 552 с.
2. *Курбатский Н. П.* Исследование количества и свойств лесных горючих материалов // Вопр. лесной пирологии. Красноярск: ИЛиД, 1970. С. 5—58.
3. *Руководство* по проведению лесовосстановительных работ в лесах Восточной Сибири (утверждено Рослесхозом 22.01.1997 г.).
4. *Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П.* Методические указания к изучению типов леса. М.: Наука, 1957. 60 с.
5. *Технологии* контролируемых выжиганий в лесах Сибири / Э. Н. Валендик, С. В. Верховец, Е. К. Кисиляхов и др. Красноярск: СФУ, 2011. 160 с.
6. *Achard F., Mollicone D., Stibig H.-J. et al.* Areas of rapid forest-cover change in boreal // Eurasia For. Ecol. Manag. 2006. 237: 322—234.
7. *Bartalev S. A., Egorov V. A., Efremov V. Yu. et al.* Assessment of burned forest areas over the Russian federation from MODIS and landsat-TM/ETMC imagery // Global Forest Monitoring from Earth Observation Boca Raton, FL: CRC Press, 2012. P. 259—286.
8. *Flannigan M., Stocks B., Turetsky M. et al.* Impacts of climate change on fire activity and fire management in the circumboreal forest // Glob. Change Biol. 2009. 15: 549—560.
9. *Kukavskaya E. A., Soja A. J., Petkov A. P. et al.* Fire emissions estimates in Siberia: evaluation of uncertainties in area burned, land cover, and fuel consumption // Can. J. Forest Res. 2013. 43: 493—506.
10. *Van Wagner C. E.* The line intersect method in forest fuel sampling // For. Sci. 1968. 1: 20—26.
11. *Vandergert P., Newell J.* Illegal logging in the Russian Far East and Siberia // International Forestry Review. 2003. 5: 303—306.

***

УДК 630*187: 582. 475 : 630* 43 (234.851)(470.13)

РОЛЬ ПОЖАРОВ В СТРОЕНИИ СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ СЕВЕРНОГО ПРИУРАЛЬЯ (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

И. Н. КУТЯВИН

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

АННОТАЦИЯ

Приводятся результаты исследований возрастной структуры коренных сосновых древостоев в юго-восточной части Республики Коми. Выявлены древостои 4 типов возрастной структуры. В процессе развития сосновых экосистем древостои могут переходить из одного типа возрастной структуры в другой.

Познание закономерностей строения лесных фитоценозов позволяет объективно подходить к оценке продукционного процесса, биогенного круговорота веществ, вносить дополнения в положения и правила ведения хозяйства в них, в частности, в малоизученных, незатронутых хозяйственной деятельностью природных зонах [2, 5, 10, 11 и др.]. Следует учесть, что строение древесного яруса коренных светлохвойных лесов во многом зависит от частоты и интенсивности проходящих по

территории лесных пожаров [2, 4, 6, 8, 13 и др.]. В процессе исторического развития на территории Республики Коми сформировались устойчивые коренные таежные фитоценозы. Наибольшие площади современных массивов девственных лесов на всем Европейском Севере сосредоточены в Республике Коми. Значительный спектр экологических условий — равнинные и террасные леса вдоль рек Печоры, Мезени, Вычегды, предгорные и горные леса Северного и Приполярного Урала, Тиманского кряжа, притундровые леса — обусловливает уникальное природное разнообразие лесного генофонда республики.

Целью нашей работы было выявление закономерностей возрастного строения сосновых древостоев, развитых в фоновых условиях под воздействием пирогенного фактора.

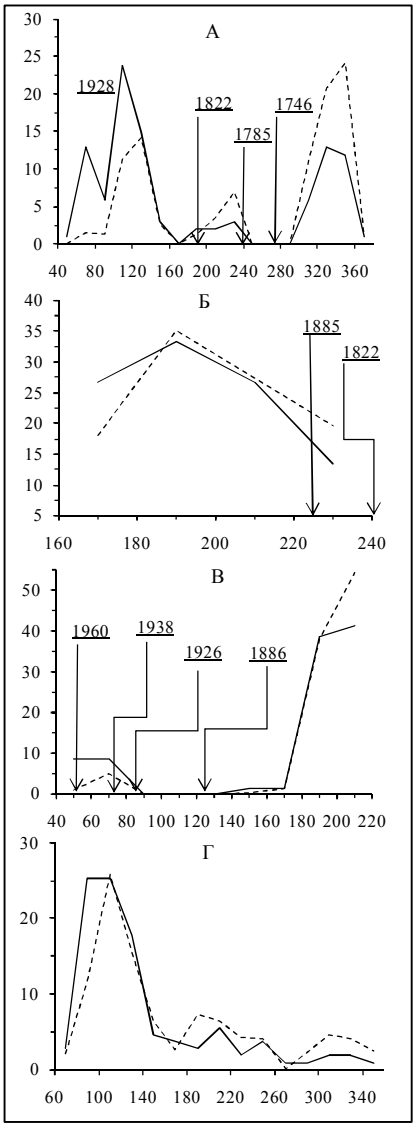


Рисунок 1. Распределение деревьев сосны и запасов стволовой древесины по классам возраста в сосняках: А — ступенчато-разновозрастном; Б — условно-разновозрастном; В — относительно-разновозрастном с демутациоными фазами динамики (с поколением нисходящего ряда); Г— абсолютно разновозрастном. Сплошная линия — число деревьев; прерывистая линия — запас стволовой древесины. Вертикальными стрелками указывается дата пожаров

Исследования были выполнены в юго-восточной части Республики Коми, в сосновых насаждениях, произрастающих на территории Печоро-Илычского государственного биосферного природного заповедника и его буферной зоны, которые расположены в бассейне верхнего течения р. Печоры (61°39 с. ш., 58°12 в. д.) и ее притока р. Уньи (61°32 с. ш., 58°12 в. д.). Исследования проводились в типичных для данного региона сосняках с закладкой в них постоянных пробных площадей (ППП) по общим нормативным требованиям [9]. Размер (0.25—0.5 га) и форма исследуемых площадок зависели от числа стволов доминирующей породы, не менее 100—150 штук, с целью определения таксационных показателей с точностью 2—5 % [7]. На каждой ППП для определения возраста и средней высоты древостоя у 30—120 деревьев доминирующей породы и 15—30 деревьев сопутствующих древесных растений в разных ступенях толщины при помощи возрастного бурава отбирались керны с одновременным измерением диаметра дерева и его высоты.

Исследуемые нами сосновые фитоценозы равнинной и предгорной частей Предуралья формируют как чистые, так и смешанные по составу древостои. При господстве в древесном ярусе сосны присутствуют ель, кедр, береза, реже — осина. Древостои III—Va классов бонитета, с относительной полнотой 0.5—0.9. Максимальный возраст сосны достигает 400 лет. Запасы стволовой древесины изменяются от 92 до 367 $м^3га^{-1}$. Объем сухостойных деревьев в некоторых типах сосняков достигает 40 % от общего запаса древесины, что свидетельствует о довольно интенсивном отпаде в древостоях.

На 15 ППП было выявлено четыре типа возрастной структуры. Согласно Г. Е. Комину и И. В. Семечкину [5], они отнесены к ступенчато-, условно-, абсолютно-разновозрастным типам возрастной структуры, по С. А. Дыренкову [1] был выделен относительно-разновозрастный тип структуры с демутационными фазами динамики.

Ступенчато-разновозрастные сосняки формируют от двух до пяти поколений сосны с разрывом между поколениями, как это показано на рис. 1 А в сосняке бруснично-лишайниковом. Одной из основных причин образовавшихся разрывов в распределении деревьев сосны и их запасов по классам возраста являются низовые пожары различной интенсивности. При пожарах уничтожается подрост ели, березы и сосны, происходит частичное изреживание верхнего полога с параллельной минерализацией почвы, при этом создаются условия для возникновения нового поколения сосны [8, 10]. Согласно математическим показателям средний возраст в ступенчато-разновозрастных сосняках изменяется от 73 до 362, основное отклонение от среднего возраста — в пределах 70—106 лет. Данный показатель возрастает с увеличением числа поколений в древостое. Амплитуда колебаний возраста в поколении изменяется от 30 до 70 лет. Коэффициент вариации составляет 46—61 %, что свидетельствует о его высокой изменчивости. В пределах отдельных поколений сосны коэффициент вариации возраста уменьшается и не превышает 26 %. Асимметрия положительная или близка к нулю и изменяется в пределах -0.2—2.5. Эксцесс

представлен в основном отрицательными показателями (-1.72 — -1.32), что свидетельствует о сильной растянутости возраста в древостоях и наличии большого числа поколений.

Пирогенный фактор не всегда приводит к формированию ступенчато-разновозрастных древостоев [4]. На четырех пробных площадях нами был установлен условно-разновозрастный тип структуры. Данные сосняки могут сформироваться при двух сценариях пирогенного воздействия. Древостои, подвергшиеся неоднократному воздействию огня, при этом не образуют разрывов между поколениями, как в ступенчато-разновозрастных сосняках. Такое явление объясняется быстрым возобновлением сосны после пожара и ее пирогенной устойчивостью. При втором сценарий, когда сосняки сформировались после интенсивных пожаров, которые уничтожили большую часть материнского полога, затем в течение 40—60 лет произошло обильное заселение территории сосной (рис. 1 Б). По данным С. С. Зябченко [3], древостои такой возрастной структуры возникают в двух случаях: при растянутом во времени 60—80 лет заселении сосной открытых участков, образовавшихся на гарях, и при формировании древостоев после выборочных рубок. В дальнейшем данные древостои под воздействием пожаров начинают приобретать черты циклично- или ступенчато-разновозрастных древостоев [4, 11]. Для условно-разновозрастных древостоев сосняков характерно близкое к нормальному распределение деревьев по возрасту (табл. 4.1). Средний возраст изменяется от 78 до 277 лет. Амплитуда колебания возраста составляет 26—80 лет. Коэффициент вариации данной возрастной структуры, в отличие от ступенчато-разновозрастных сосняков, представлен малой изменчивостью, от 6.5 до 12.9 %. Асимметрия изменяется от -1.3 до 0.25 или близка к нулю. Эксцесс колеблется от
-1.06 до 3.23.

Относительно-разновозрастные сосняки с демутационными фазами динамики формируют от двух до трех поколений сосны, при этом во всех древостоях выделяется одно четко выраженное поколение, в котором сосредоточивается от 50 до 70 % деревьев и запасов стволовой древесины (рис. 1 В). Анализ статистических данных показывает, что с увеличением разрывов между поколениями увеличивается варьирование возраста от 16 до 30 %. С положительной асимметрией (3.35 и 4.46) преобладает молодое поколение деревьев сосны. В сосняке лишайниковом (рис. 1 Г) преобладают деревья старших поколений, соответственно в таких древостоях асимметрия представлена отрицательными показателями (-1.6 и -1.9). Такая структура древостоев определяется активным распадом старого поколения насаждения и пожарами, которые вызывают демутацию молодого поколения древостоев сосняков. В будущем данный тип возрастной структуры с распадом старых материнских деревьев или накоплением нового поколения деревьев может перейти в ступенчатый или условно-разновозрастный типы.

Абсолютно-разновозрастные сосняки формируются без воздействия пирогенного фактора, что отражает постоянную (непрерывную) передвижку деревьев по возрастам. В таких древостоях при естественном развитии идет постоянный процесс отмирания старых и появления новых деревьев (рис. 1 Г). При этом таксационтаксационные показатели древостоев с течением времени изменяются незначительно. Циклы возобновления составляют менее 20 лет, и при выделении коротких циклов поколения можно установить только условно [4]. Данный тип возрастной структуры довольно широко распространен в темнохвойных лесах [1], а также в сосняках, произрастающих на полугидроморфных почвах и в не затронутых пожарами насаждениях [3, 4 и др.]. В абсолютно-разновозрастных сосняках нами выделено (условно) два и четыре поколения. Средний возраст древостоев данных сосняков составляет 154 и 124 лет. Варьирование возраста представлено средней изменчивостью — 26.3 %, с увеличением числа поколений этот показатель увеличивается и достигает 38.5 %. Асимметрия и эксцесс представлены положительными значениями, что говорит о большом количестве молодого поколения в древостоях.

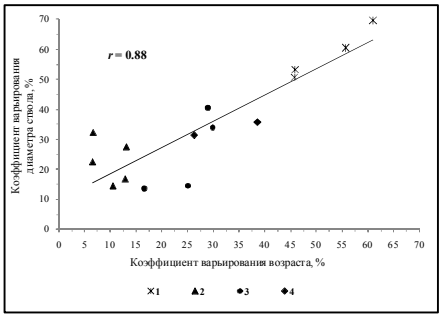


Рисунок 2. Связь коэффициента варьирования возрастного ряда с рядом распределения по диаметру в сосняках: 1 — ступенчато-разновозрастных; 2 — условно-разновозрастных; 3 — относительно-разновозрастных с демутационными фазами динамики; 4 — абсолютно-разновозрастных

Для оценки возрастной структуры древостоев проанализирована взаимосвязь между диаметром, высотой и возрастом деревьев, которая описывается логарифмическими кривыми. Довольно высокая связь между возрастом деревьев и диаметром на высоте 1.3 м отмечается в ступенчато-разновозрастных древостоях сосняков, в которых корреляционное отношение изменяется в пределах 0.61—0.91. В остальных типах корреляционное отношение изменяется от слабого до значительного (η = 0.05—0.69). Согласно И. В. Семечкину [12], с ростом связи между толщиной ствола и возрастом увеличивается разновозрастность древостоя, тогда как в одновозрастном насаждении она отсутствует. Это же самое подтверждают данные рис. 2, из которого видно, что в ступенчато-разновозрастных сосняках коэффициент вариации как возрастного ряда, так и ряда по диаметру выше, чем в остальных типах возрастной структуры.

Таким образом, сосняки Северного Приуралья могут формировать в древесном ярусе пять поколений сосны. С увеличением числа поколений, растянутости возрастов происходит повышение варьирования возраста от 6.5 до 61 % и диаметра от 13.6 до 70 %. Выявлено четыре типа возрастной структуры сосняков: ступенчато-, условно-, абсолютно-разновозрастные и относительно-разновозрастные с демутационными фазами динамики (с поколениями нисходящего и восходящего рядов), последние со временем могут перейти в условно- или ступенчато-разновозрастные типы строения. Выявлены тесные связи между возрастом и диаметром на высоте 1.3 м в ступенчато-разновозрастных сосняках (η = 0.75—0.93), в остальных типах возрастной структуры эта связь изменяется от слабой до значительной. Одним из важных факторов формирования возрастной структуры девственных сосняков являются лесные пожары, но не следует исключать и эндогенные факторы, создающиеся внутри фитоценозов. Приведенные материалы не охватывают всех возможных вариантов возрастного строения естественных насаждений. Дальнейшее накопление фактического материала позволит уточнить классификацию строения сосняков региона.

Работа выполнена при поддержке проекта программы Президиума РАН, раздел: «Живая природа» (рег. № 12-П4-1018).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Дыренков С. А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.
2. *Ермоленко П. М.* Сосновые леса Восточного Саяна. Красноярск: ИЛиД, 1987. 148 с.
3. *Зябченко С. С.* Сосновые леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1984. 244 с.
4. *Комин Г. Е.* К вопросу о типах возрастной структуры // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 1963. 3. С. 37—42.
5. *Комин Г. Е., Семечкин И. В.* Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. 2. С. 24—33.
6. *Кутявин И. Н.* Возрастная структура древостоев старовозрастных сосняков в верховьях Печоры // Вестник МГУЛ — Лесной вестник. 2013. 3. С. 45—52.
7. *Лесотаксационный* справочник для Северо-Востока европейской части СССР (нормативные материалы для Архангельской, Вологодской областей и Коми АССР) / отв. сост. Г. С. Войнов. Архангельск: АИЛ и ЛХ, 1986. 558 с.
8. *Мелехов И. С.* Влияние пожаров на лес. М.—Л., 1948. 126 с.
9. *ОСТ* 56-69-83 Пробные площади лесоустроительные. Метод закладки. М.: ЦБНТИ гослесхоза СССР, 1983. 60 с.
10. *Побединский А. В.* Сосновые леса Средней Сибири и Забайкалья. М.: Наука, 1965. 268 с.
11. *Семенов Б. А., Цветков В. Ф., Чибисов Г. А., Елизаров Ф. П.* Притундровые леса европейской части России (природа и ведение хозяйства). Архангельск: ООО «Пресс А», 1998. 334 с.
12. *Семечкин И. В.* Строение разновозрастных кедровых древостоев и особенности их таксации // Матер. по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск: Кн. изд-во, 1963. С. 217—224.
13. *Engelmark O., Kullman L., Bergeron Y.* Fire and age structure of Scots pine and Norway spruce in northern Sweden during the past 700 years // New Phytol. 1994. 126. P. 163—168.

***

УДК 630*43:519.23(571.56)

АНАЛИЗ ГОРИМОСТИ ЛЕСОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ТУНКИНСКИЙ»

А. А. ЛАЗАРЕВА, Т. Е. АФОНИНА

Иркутская государственная сельскохозяйственная академия, Иркутск, Россия

АННОТАЦИЯ

В статье проведен анализ горимости лесов национального парка «Тункинский». Приведены сведения о количестве и площади лесных пожаров за период с 2003 по 2013 гг. По каждому году вычислена средняя площадь пожаров, рассчитаны характеристики фактической горимости леса и дана их оценка. Выявлены основные причины возникновения пожаров.

Лесные пожары ежегодно наносят огромный ущерб народному хозяйству и окружающей среде. Масштаб воздействия лесных пожаров на биосферу Земли относит их к глобальным явлениям. В России в зоне активной охраны лесов ежегодно регистрируется от 10 до 30 тыс. лесных пожаров площадью от 0,5 до 2,1 млн га.

В современных условиях управления лесами необходимо иметь полноценные сведения о динамике горимости лесов в различных природно-географических условиях. Такие данные позволяют оценивать степень пожарных нагрузок на леса, планировать мероприятия по хозяйственному использованию и уходу за насаждениями, осуществлять профилактические работы по предупреждению и

ликвидации загораний. Такого рода работы являются основой для оценки экологических последствий лесных пожаров и прогнозирования изменений в лесном фонде [4].

Цель исследования — провести анализ горимости лесов на территории национального парка «Тункинский» (НПТ) за период с 2003 по 2013 годы.

Тункинский национальный парк был создан в 1991 году на территории Тункинского района Республики Бурятия. Целью образования национального парка является охрана рекреационного использования малонарушенных экологических систем (от горных тундр до степей) Тункинской котловины. На территории парка устанавливается дифференцированный режим особой охраны с учетом его природных, историко-культурных и иных особенностей. Общая площадь земель лесного фонда на территории НПТ составляет 1 070 809 га, из них лесные земли занимают 789 159, или 74 % от общей площади лесного фонда. Леса, расположенные на территории НПТ, отнесены к защитным лесам [1]. Основной лесообразующей породой НПТ является кедр. Кедровые леса занимают 51.9 % от площади лесов, 25.8 % лесной площади приходится на долю лиственничников, сосновые насаждения составляют 8.1 %, еловые — около 1 %, незначительные площади занимает пихта. В парке произрастает более 10 редких и исчезающих видов растений, ранее занесенных в Красную книгу СССР (1984) и Красную книгу Российской Федерации (1988).

Анализ горимости позволяет определить основные причины возникновения лесных пожаров и другие показатели для обоснования противопожарных мероприятий и оценки уровня организации охраны лесов от пожаров. Главными характеристиками фактической горимости лесов являются:

1) относительное число пожаров (частота пожаров), т. е. число пожаров, возникших на единице площади района (100 тыс. га) в среднем за сезон по многолетним данным (или за один конкретный сезон);
2) относительная площадь пожаров, т. е. площадь пожаров, приходящаяся на единицу площади района (100 тыс. га) в среднем за сезон по многолетним данным (или за один конкретный сезон).

Нередко класс оценки по частоте пожаров не совпадает с классом оценки по их относительной площади. Поэтому необходимо определить еще и интегральный критерий фактической горимости, связанный как с частотой, так и с площадью пожаров. Таким интегральным критерием может служить относительный суммарный периметр пожаров, или индекс горимости (км на 100 тыс. га за сезон) [3].

Основу для нашего исследования составляли наблюдения, проводимые за изменением площадей, занятых лесом с 2003 по 2013 год. Общая площадь, покрытая лесом, сократилась на 9332,84 га, площадь, непокрытая лесом, сократилась на 4995,42 га. Как показали результаты исследования, наблюдается динамика сокращения лесного фонда в национальном парке (рис. 1).

Рисунок 1. Динамика сокращения площади лесных пожаров с 2003-2013 гг.

Для анализа динамики фактической горимости нами использованы материалы по общей площади и количеству пожаров в национальном парке в 2003—2013 гг. По каждому году вычислены средняя площадь пожаров, рассчитаны характеристики фактической горимости и дана их оценка (табл. 1).

По данным табл. 1, общее число пожаров на территории лесного фонда НПТ составило 441. Наибольшее количество пожаров было зафиксировано в 2003 году — 134. Минимальное количество возгораний отмечено в 2013 году — 12 (2.72 %). По сравнению с 2012 годом количество пожаров уменьшилось в 2 раза, а площадь, пройденная огнем, уменьшилась в 12 раз. Общая площадь пожаров в НПТ за анализируемый период времени составила 14328,26 га.

Одним из важных показателей горимости и уровня организации охраны лесов от пожаров является ежегодная средняя площадь одного пожара [2]. Наибольшая средняя площадь одного пожара за наблюдаемый период была отмечена в 2007 году (табл. 1). Как показал анализ пожароопасной ситуации,

лесные пожары на территории НПТ приобретали катастрофический характер и распространялись на заповедные и воспроизводственные участки леса, были уничтожены огнем элитные участки и урочища. Например, подобный пожар случился в мае 1996 года. Пожар действовал на территории урочища Бадары (размеры 10 × 17 км): его очаг находился между двумя притоками р. Иркут — р. Енгарга (с запада) и р. Тунка (с востока). Под влиянием сильного ветра лесной пожар стал быстро распространяться на северо-восток и приобрел высокую интенсивность, на многих участках он развивался в верховой пожар. Около 19 часов пожар в форме верхового огня с шириной фронта более 2 км (общая ширина фронта — 5—6 км) достиг восточной границы соснового массива, в полукилометре находилось село Улбугай, которое было уничтожено лесным пожаром [3].

Таблица 1. Показатели фактической горимости лесов национального парка «Тункинский» с 2003 по 2013 гг.

Год	Количество пожаров	Площадь пожаров, га	Средняя площадь пожара, га	Частота пожара, шт. / 100 тыс. га	Относительная площадь, га / 100 тыс. га за сезон
2003	134	4310,27	32	11,37	365,58
2004	23	92,1	4	1,95	7,81
2005	39	199,8	5	3,31	16,95
2006	53	1078,3	20	4,50	91,46
2007	35	4067,03	116	2,97	344,95
2008	43	1211,8	28	3,65	102,78
2009	27	316,9	12	2,29	26,88
2010	22	642,3	29	1,87	54,48
2011	28	639,5	23	2,37	54,24
2012	25	1637,16	65	2,12	138,86
2013	12	133,1	11	1,02	11,29

Основной причиной возникновения лесных пожаров являются поджоги для рубки древесины и несоблюдение гражданами правил пожарной безопасности в лесах. Всего по причине неосторожного обращения с огнем в парке возникло 419 пожаров: это 95 % всех возникших пожаров, от неконтролируемых сельхозпалов — 13 пожаров (2,9 %), на другие причины пришлось 1,8 % всех возникших пожаров.

Оценка многолетней фактической горимости лесов национального парка «Тункинский» в 1974—2002 гг. была проведена А. М. Лехатиновым в 2005 году. Для анализа многолетней динамики фактической горимости лесов нами было добавлено еще 2 периода (2003—2009, 2009—2013 гг.), а также рассчитаны характеристики фактической горимости и дана их оценка (табл. 2).

Из приведенного материала следует, что до 1988 года горимость лесов характеризуется оценками «низкая» и «пониженная», но начиная с 1989 года наблюдается возрастание горимости лесов, причем особенно значительное (до оценок «повышенная» и «высокая») [3]. Начиная с 2003—2013 гг. оценка горимости постепенно снижается (от «средней» до «пониженной»).

Таблица 2. Многолетняя динамика фактической горимости и ее оценки национального парка «Тункинский»

Периоды	Частота пожаров (Ч)		Относительная площадь пожаров		Индекс горимости	
	пож. / 100 тыс. га за сезон	оценка	га / 100 тыс. га за сезон	оценка	км / 100 тыс. га за сезон	оценка
1974—1980	1,2	понижен.	4,1	низкая	0,7	низкая
1981—1988	0,5	низкая	1,8	низкая	0,3	низкая
1989—1995	2,2	средняя	84	средняя	4,1	средняя
1996—2002	7,1	повышен.	394	повышен.	15,9	высокая
2003—2009	2,7	средняя	93	повышен.	4,8	средняя
2009—2013	1	понижен.	29	понижен.	1,6	понижен.

Отмечена тенденция снижения показателей фактической горимости лесов в последние одиннадцать лет. Однако по сравнению с предыдущими годами анализируемый период 2003—2009 гг. характеризуется повышенной оценкой относительной площади пожаров. В период 1996—2002 гг. произошло наибольшее количество пожаров, соответственно больше была площадь, пораженная огнем. Основные причины возникновения пожаров в НПТ происходят по вине человека: это более 90 %. Умышленные поджоги леса с целью его дальнейшей вырубки в национальном парке стали единственным способом вырубки лесов. Как показал анализ фактического материала, снижение горимости произошло за счет уничтожения доступности лесных ресурсов — другими словами, все доступные леса были сожжены, списаны как гари и вырублены.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Лесохозяйственный* регламент лесничества «Национальный парк «Тункинский». Кырен, 2008. 52 с.

2. *Мелехов И. С.* Лесная пирология: учеб. пособие для вузов / И. С. Мелехов, С. И. Душа-Гудым, Е. П. Сергеева. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та леса, 2007. 291 с.
3. *Тункинский* национальный парк (Эколого-рекреационная и демографическая обстановка, проблемы лесоустройства и лесовосстановления) / А. М. Лехатинов, Р. А. Зинганшин, Э. Б. Лехатинова // Красноярск: Изд-во «Поликом», 2005. 168 с.
4. *Шубин Д. А.* Анализ горимости лесов и послепожарные последствия в сосняках Приобского водоохранного сосново-березового лесохозяйственного района Алтайского края: Автореф. дис … канд. с.-х. наук: 06.03.03. Екатеринбург: Ун-т лесотехники, 2009. 31 с.

***

УДК 630*531

ФОРМИРОВАНИЕ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА ПОСЛЕПОЖАРНОГО ФИТОЦЕНОЗА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ГУСТОТЫ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ ПИРОГЕННОЙ СУКЦЕССИИ

Б. М. МУКАНОВ, А. В. ПОРТЯНКО

Казахский научно-исследовательский институт лесного хозяйства и агролесомелиорации, Щучинск, Республика Казахстан

АННОТАЦИЯ
Использование характеристики крон деревьев для объективной оценки состояния деревьев и древостоев приобретает значение основного диагностического признака, широко используемого в научных и практических целях.

Введение. Изучение морфологического строения и архитектоники крон деревьев и закономерностей распределения фитомассы в них имеет большое значение, поскольку именно в кроновой части деревьев происходят процессы фотосинтеза, в результате которых минеральные элементы трансформируются в органическое вещество под действием энергии солнца. Выявление закономерностей строения, роста крон деревьев и распределения фитомассы в них, особенно на ювениальных стациях развития, имеет важный практический аспект с точки зрения оптимизации строения фитоценозов по густоте и максимального повышения динамики их роста и продуктивности и, следовательно, виталитета и устойчивости лесной экосистемы к внешним факторам воздействия [2]. Пространственные параметры крон необходимы при обосновании и практическом осуществлении самых различных лесохозяйственных мероприятий [3].

Объекты и методы исследований. Объектом исследований явились сформированные биогруппы комбинированного и естественного типов лесовосстановления молодых насаждений сосны на гари южного склона г. Кокше кв. 7 Боровского лесничества ГНПП «Бурабай» после верхового повального пожара, произошедшего в сосновом насаждении летом 1999 года на площади 21,7 га. В 2001—2002 гг. в нижней части склона г. Кокше сотрудниками ГНПП «Бурабай» были посажены лесные культуры сосны на площади 21,7 га.

Сбор морфоструктурных показателей для двух типов лесовосстановления гарей (комбинированного и естественного) проводился на 29 учетных площадках общей площадью 116 м^2, заложенных на учетных лентах через равное расстояние по всей исследуемой территории по методике В. Г. Нестерова [5]. На учетной площади проводился сплошной перечет всего подроста с разделением его по высотным группам на две категории: высотой до 1,0 м и более 1,0 м. Подросту высотой более 1,0 м присваивался номерной знак; производился сбор необходимого объема лесоводственно-таксационных показателей общепринятыми в таксации приборами и инструментами. Каждой особи сосны на учетной площади была дана оценка жизненного состояния по методике [1].

Результаты и обсуждение. Лесорастительные условия исследуемой гари южного склона г. Кокше крутизной 40—45^0 способствуют интенсивному процессу фотосинтеза ассимиляционного аппарата молодых насаждений сосны, в результате происходит увеличение доли световой хвои и хвои текущего года.

Важнейшим таксационным показателем, влияющим на характер роста и устойчивость формирующихся древостоев сосны, является количество деревьев на единице площади, или густота насаждений. При изучении закономерностей роста молодых насаждений сосны авторы [4] отмечали, что большая густота является особенностью насаждений данного региона.

По результатам проведенных исследований, в основу которых было положено изменение параметров кроны в зависимости от густоты формирующейся лесной экосистемы двух типов лесовосстановления гари, получены средние показатели (табл. 1).

В результате сравнительного анализа параметров кроны двух типов лесовосстановления при

диапазоне густоты 2,5—13,0 тыс. шт./га получена значимая величина различия только по величине протяженности кроны $t_s = 3,35 > t_{0.05} = 2,12$ при n = 16. Величина без сучковой части в обоих случаях составила 0,08—0,09 м, что подтверждает отсутствие процесса очищения ствола от сучьев.

На основании полученных данных можно заключить, что на данном этапе развития лесной экосистемы насаждения находятся в оптимальной величине диапазона густоты. Отмечаются отсутствие конкурентных взаимоотношений, ухудшение роста в высоту и приростных показателей по высоте и, самое главное, увеличение параметров кроны.

Графическое построение зависимости площади кроны с диаметром ствола на высоте 1,3 м двух типов лесовосстановления (рис. 1) имеет прямолинейный характер кривой. Сохраняется такая же зависимость для диаметров, замеренных у основания ствола, однако прослеживается некоторая криволинейность комбинированного типа лесовосстановления в начальном периоде ее формирования. С увеличением возрастных показателей и, как следствие, параметров кроны кривая принимает прямолинейную зависимость, т. е. с увеличением показателей диаметров пропорционально возрастает площадь ассимиляционного аппарата, что является немаловажным фактом для молодых сосновых насаждений, формирующихся в максимально жестких лесорастительных условиях.

Таблица 1. Зависимость послепожарного формирования параметров ассимиляционного аппарата сосны двух типов лесовосстановления при изменении густоты от 2,0 до 13,0 тыс. шт./га

№ п/п	Показатели	Величина среднего показателя и ее ошибка M ± m		Величина критерия Стьюдента t_s	
		комбинированный тип лесовосстановления	естественный тип лесовосстановления	расчетная	табличная
1	Возраст, лет	10,60 ± 0,44	9,13 ± 0,54	3,03	$t_{0.05} = 2,12$ $t_{0.01} = 2,92$ при n = 16
2	Высота, м	2,42 ± 0,14	1,72 ± 0,16	3,29	
3	Средний прирост по высоте за 5 лет, см	34,53 ± 1,93	26,05 ± 1,78	3,54	
4	Класс роста	1,50 ± 0,22	2,75 ± 0,25	3,75	
5	Протяженность кроны, м	2,34 ± 0,14	1,63 ± 0,16	3,35	
6	Диаметр кроны, м	1,23 ± 0,13	0,99 ± 0,08	1,60	
7	Балл густоты кроны	1,28 ± 0,16	1,11 ± 0,06	1,00	
8	Протяженность кроны от длины ствола, %	96,70 ± 0,67	93,73 ± 1,18	2,19	
9	Площадь кроны, $м^2$	1,29 ± 0,29	0,85 ± 0,12	1,40	
10	Объем кроны, $м^3$	1,49 ± 0,26	0,99 ± 0,17	1,61	
11	Плотность кроны	0,95 ± 0,19	0,61 ± 0,07	1,68	
12	Оценка жизненного состояния, %	85,30 ± 11,16	90,94 ± 2,55	0,49	

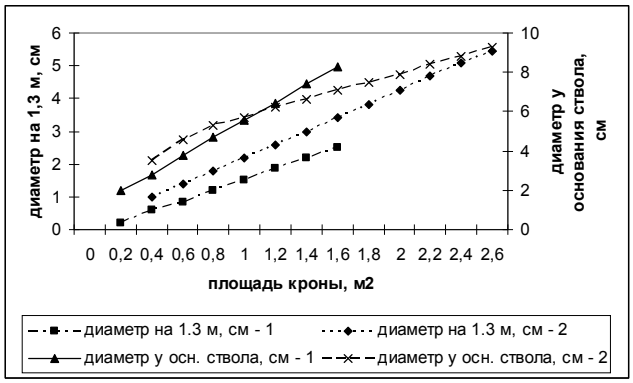


Рисунок 1. Зависимость площади кроны от диаметра на высоте 1,3 м и у основания ствола двух типов лесовосстановления гари при изменении густоты от 2,0 до 13,0 тыс. шт./га. 1 — диаметр на 1,3 м естественного типа лесовосстановления; 2 — диаметр на 1,3 м комбинированного типа лесовосстановления; 1 — диаметр у основания ствола естественного типа лесовосстановления; 2 — диаметр у основания ствола комбинированного типа лесовосстановления

По результатам поведенного обследования не был отмечен ни один экземпляр сосны с признаками ослабления, несмотря на то, что два предшествующих года (2010—2011 гг.) были аномально засушливыми, повлекшими за собой усыхание лесных культур старших возрастов на значительных площадях.

Опираясь на полученные данные, можно заключить, что на начальном этапе формирования лесной экосистемы формирование древесного ствола под воздействием физиологических процессов происходит наиболее интенсивно и имеет прямо пропорциональную зависимость с формированием параметров кроны.

Зависимость высоты и приростных показателей высоты от площади кроны, показанные на рис. 2, имеют четко выраженную криволинейную зависимость, причем с увеличением площади кроны

отмечается снижение показателей высоты и средних приростных показателей по высоте за 5-летний период двух типов лесовосстановления. Полученные результаты также сочетаются с выводами, сделанными авторами [5]: «…Между поперечником кроны и приростом в высоту связь криволинейная, значительная».

Согласно графическим данным, в естественном типе лесовосстановления темпы прироста по высоте и ее приростных показателей сохраняются в сравнении с комбинированным типом.

В результате исследуемые насаждения двух типов лесовосстановления при диапазоне густоты произрастания 2,0—13,0 тыс. шт./га оцениваются как здоровые, без каких-либо признаков отклонения, следовательно, являются устойчивой лесной экосистемой на данном этапе формирования.

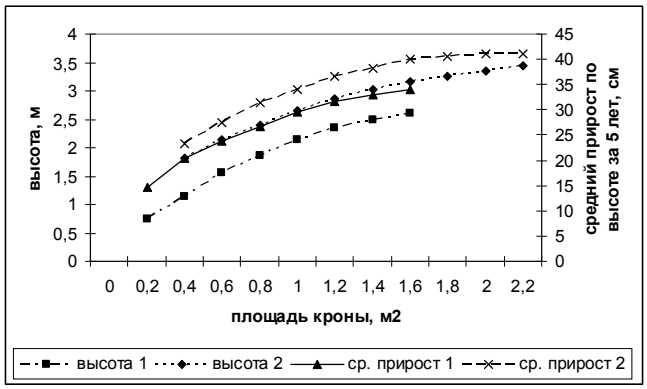


Рисунок 2. Зависимость высоты и среднего прироста по высоте за 5-летний период от площади кроны двух типов лесовосстановления при изменении густоты от 2,0 до 13,0 тыс. шт./га. 1 — высота естественного типа лесовосстановления; 2 — высота комбинированного типа лесовосстановления; 1 — средний прирост по высоте естественного типа лесовосстановления; 2 — средний прирост по высоте комбинированного типа лесовосстановления

Заключение. Таким образом, изучение влияния густоты сосновых молодняков на морфоструктурные показатели кроны деревьев сосны в условиях очень сухих сосняков на гари г. Кокше, кв. 7 Боровского лесничества ГНПП «Бурабай» в диапазоне изменения густоты от 2,0 до 55,0 тыс. деревьев на 1 га показало, что наибольшие показатели по размерности деревьев (диаметры на 1,3 м и у основания ствола, высоты, средние приросты по высоте за 5 лет), а также морфоструктурные показатели кроны отмечаются при наименьшей из рассмотренных густот.

На момент проведения исследований не наблюдалось процесса дифференциации деревьев по классам роста и размерам, что тесно связано с перегруппировкой и отсутствием величины естественного отпада в сосновых насаждениях двух типов лесовосстановления высотой более 1,0 м.

На основании полученных данных можно заключить, что на данном этапе роста и развития послепожарной лесной экосистемы отсутствуют конкурентные взаимоотношения, не наблюдается ухудшения роста в высоту и приростных показателей по высоте, а самое главное, происходит увеличение параметров кроны, то есть рассматриваемые насаждения находятся в оптимальной величине диапазона густот.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Алексеев В. А.* Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесное хозяйство. 1980. 4. С. 51—57.
2. *Данилин И. М., Целитан И. А.* Закономерности строения и биопродуктивность лиственничного фитоценоза послепожарного формирования в Эвенкии // Пожары в лесных экосистемах Сибири: Матер. всеросс. конф. с междунар. участием. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2008. С. 109—120.
3. *Лебединский В. В.* Определение пространственных параметров крон растущих деревьев //Лесоведение. 1972. 11. С. 69—76.
4. *Макаренко А. А., Смирнов Н. Т.* Формирование сосновых и сосново-березовых насаждений. Алма-Ата: Изд-во «Кайнар», 1973. 188 с.
5. *Нестеров В. Г.* Общее лесоводство. М.: Гослесбумиздат, 1954. 463 с.

***

УДК 630.432.1

СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ ОЦЕНКИ ПОЖАРНОЙ ОПАСНОСТИ В ЛЕСУ: ПРОГРАММНОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ

К. С. ПЕРШИН[1], Т. М. СОФРОНОВА[2], А. В. ВОЛОКИТИНА[1]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Красноярский государственный педагогический университет им. В. П. Астафьева, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Предлагается автоматизировать процесс составления усовершенствованных местных шкал пожарной опасности. С этой целью разработаны методика и программа автоматизации обработки информации на примере данных о пожарах и метеоусловиях Слюдянского лесничества Иркутской области.

Введение. В настоящее время сложилась парадоксальная ситуация, когда количественно измеряются факторы пожарной опасности в лесу, а сама пожарная опасность как функция не имеет количественного выражения. Таким образом, важнейшим вопросом в совершенствовании ежедневной оценки пожарной опасности является выбор абсолютного критерия для выражения величины пожарной опасности, т. е. такого критерия, который можно измерить на другой день, после реализации действительной пожарной опасности [4, 5].

Методика. Пожарная опасность по условиям погоды может оцениваться с помощью лесопожарных показателей засухи, например: комплексного показателя В. Г. Нестерова [2], показателя ПВ-1 [1] и показателя ПВГ М. А. Софронова [3].

Наличие определенной пожарной опасности в любом районе свидетельствует о вероятности развития на его территории пожарной ситуации с конкретным количеством действующих природных пожаров, которые могут причинить тот или иной ущерб.

Проведенный нами анализ [7, 4, 8] показал, что совершенной общепризнанной системы ежедневной оценки пожарной опасности лесов пока не существует, в каждой стране используется своя система.

Эффективность методов ежедневной оценки пожарной опасности (российских и зарубежных) можно значительно повысить за счет косвенного учета всех факторов пожарной опасности (а не только одного погодного фактора) через составление местных шкал, имеющих сопоставимые классы пожарной опасности, которые связаны с абсолютным критерием пожарной опасности на территории района, а именно с *вероятной ежедневной плотностью действующих пожаров* (количество пожаров на миллион гектаров) [4].

Средняя плотность действующих пожаров в пределах одного класса засухи не превышает 50 пожаров на млн га по многолетним данным оперативных авиаотделений Северной, Забайкальской, Красноярской, Западно-Сибирской и Томской авиабаз. Этот диапазон плотности действующих пожаров (от 0 до 50) мы разделили на 5 классов, которым соответствует следующая вероятная плотность действующих пожаров. Первому КПО должна соответствовать вероятная плотность действующих пожаров менее 0,2 пож./млн га; второму КПО — 0,2—0,8; третьему КПО — 0,81—3,2; четвертому КПО — 3,21—12,8; пятому КПО — более 12,8 [6].

Для составления местной шкалы по предлагаемой нами методике необходимо вначале определить связь между величиной метеорологического показателя пожарной опасности и ежедневным количеством действующих пожаров, а также закономерное изменение этой связи, ее динамику в течение пожароопасного сезона. Связь устанавливается на основании анализа сведений о погоде и о пожарах за многолетний период.

Подробно используемая методика описана в статье [5].

Разработка. Для автоматизации расчета местных шкал пожарной опасности была разработана программа FSC v 0.9, которая позволяет кроме непосредственно классов пожарной опасности пошагово рассчитать все сопутствующие величины. Разработка велась на языке C++, для расчета графика корреляции использовалась библиотека ALGLIB [9]. Приложение написано для систем семейства Windows и представляет собой исполняемый файл.

Исходными данными для программы является информация о пожарах, произошедших на данной территории (величина показателя засухи ПН, ПВ-1 или ПВГ), и информация о погодных условиях в виде лесопожарных показателей за 8—10 лет. Данные могут быть представлены в свободной форме; поскольку на данный момент не существует устойчивого формата отображения для подобных данных, то форматирование данных в таблицы осуществляется уже внутри приложения. Кроме того, для расчета необнеобходимы: площадь лесничества в млн га и границы пожароопасных периодов в сезоне (например, весна 15.04 — 20.06 и лето — осень 21.06 — 30.09) по количеству действующих пожаров в

течение сезона при II классе засухе общесоюзной шкалы. Выходными данными является таблица местных шкал пожарной опасности в виде таблицы и графика.

Алгоритм программы включает в себя следующий порядок действий:

1) сгруппировать данные по равномерно расширяющейся градации величин показателей засухи;
2) выполнить расчеты среднего количества ежедневно действующих пожаров в пределах каждой градации и определить плотность ежедневно действующих пожаров в пересчете на миллион га;
3) построить корреляционный график (с пересечением в нуле) зависимости средней ежедневной плотности пожаров от градации показателя засухи и по нему найти для каждого периода сезона градации показателя засухи, соответствующие шкале с сопоставимыми классами пожарной опасности: I КПО — до 0,2; II КПО — 0,2—0,8; III КПО — 0,81—3,2; IV КПО — 3,2—12,8; V КПО — более 12,8 пож./млн га;
4) построить шкалу в виде схемы или пирамиды.

Функциональная схема работы программы представлена на рис. 1.

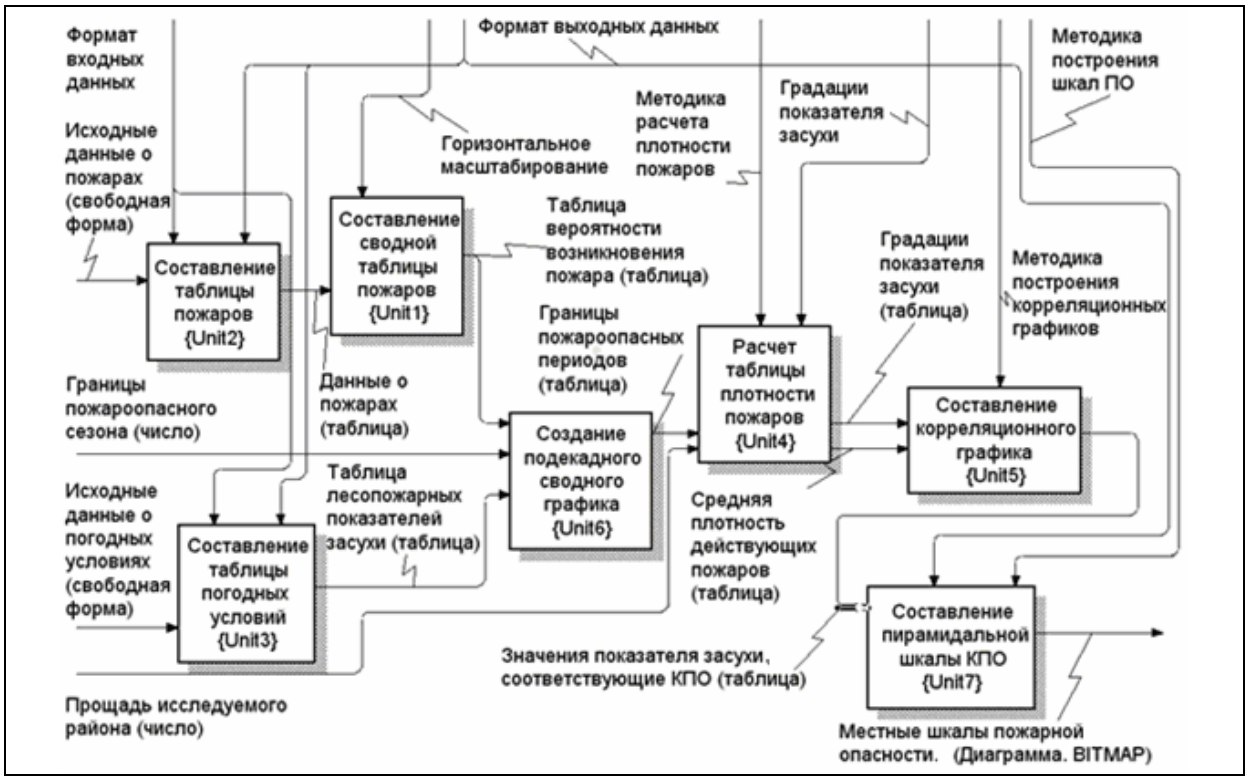


Рисунок 1. Схема работы приложения с указанием функциональных модулей (декомпозиция общей функциональной схемы приложения)

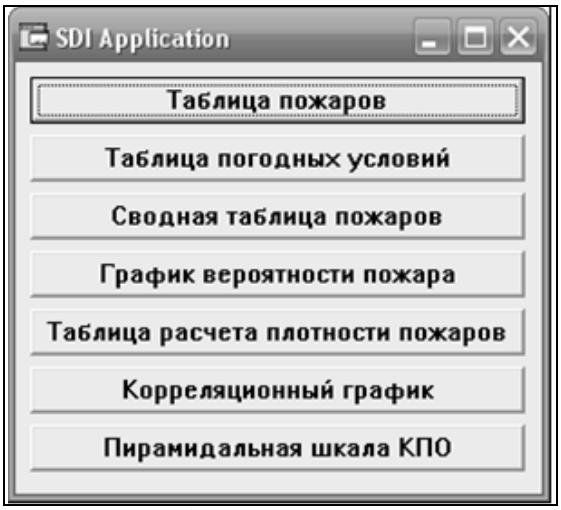


Рисунок 2. Интерфейс приложения

Интерфейс программы. На рис. 2 изображено главное навигационное окно программы. Каждая кнопка соответствует определенному шагу алгоритма расчета шкал местной пожарной опасности. Например, при нажатии кнопки «Таблица пожаров» активируется окно ввода данных о пожарах и т. д. Дается описание способов ввода данных и получения результатов.

Работа программы была проверена на имеющейся базе данных по Слюдянскому лесничеству Иркутской области и показала хорошие результаты.

Заключение. В результате проведенных исследований разработаны методика и программа автоматизированного составления усовершенствованных местных шкал пожарной опасности. Внедрение данных разработок в практику лесопожарной охраны значительно повысит ее уровень, так как позволит принимать оптимальные решения при маневрировании силами и средствами пожаротушения.

ЛИТЕРАТУРА
1. *Вонский С. М., Жданко В. А.* Принципы разработки метеорологических показателей пожарной опасности в лесу. Л.: ЛенНИИЛХ, 1976. 48 с.
2. *Нестеров В. Г.* Горимость леса и методы ее определения. М.: Гослесбумиздат, 1949. 76 с.
3. *Софронов М. А., Гольдаммер И. А., Волокитина А. В., Софронова Т. М.* Пожарная опасность в природных условиях. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2005. 330 с.
4. *Софронова Т. М., Волокитина А. В., Софронов М. А.* Совершенствование оценки пожарной опасности по условиям погоды в горных лесах Южного Прибайкалья. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, ГОУ ВПО «Красноярский государственный педагогический университет им. В. П. Астафьева», 2007. 236 с.
5. *Софронова Т. М., Волокитина А. В., Першин К. С.* Автоматизированное составление усовершенствованных местных шкал пожарной опасности // Вестник КрасГАУ. 2013. С. 157—163
6. *Cheney N. P.* Models used for fire danger rating in Australia // Proceedings of the Conference on bushfire modeling and fire danger rating systems (Eds N. P. Cheney and A. M. Gill). Canberra, 1991.
7. *Goldammer J. G.* Feuer in Waldoekosystemen der Tropen und Subtropen. Birkhauser-Verlag. Basel-Boston, 1993. 251 p.
8. *Viegas X., Bovio G., Ferreira A., Nosenzo A., Sol B.* Comparative study of various methods of fire danger evaluation in southern Europe // International Journal of Wildland Fire. 1999. N 9. P. 235—246.
9. *Электронный* ресурс. URL: http//alglib.sources.ru/.

***

УДК 630*181:614.841.2

ДИСТАНЦИОННЫЙ МОНИТОРИНГ ПОЖАРОВ: КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ И КАЧЕСТВЕННЫЕ ОЦЕНКИ ВОЗДЕЙСТВИЯ ПОЖАРОВ НА ЛЕСА

Е. И. ПОНОМАРЕВ, Е. Г. ШВЕЦОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Обсуждаются результаты дистанционного мониторинга пожаров в азиатской части РФ за период 1996—2013 гг. Разработана технология нормировки данных о площадях пожаров, зафиксировано снижение степени неопределенности при дистанционной оценке площадей, пройденных огнем. Выявлены пределы вариации мощности теплоизлучения от пожаров на основе дистанционных измерений. Исследована повторяемость пожаров в лесах Сибири в современных условиях на основе геопространственного анализа долговременного банка данных в ГИС.

В лесном фонде РФ более 51 % лесов отнесено под спутниковые методы мониторинга лесных пожаров [1, 3], которые активно развиваются и применяются на практике на протяжении последних двадцати лет. С середины 2000-х годов спутниковые данные включены в систему учета лесных пожаров ИСДМ-Рослесхоз [2, 3] и в систему «Каскад» МЧС РФ [7]. Начиная с 1996 года в исследовательских целях формируется банк данных о лесных пожарах (рис. 1), фиксируемых спутниковыми методами, в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН [3, 8, 9]. В публикациях отмечается [6, 10, 12] востребованность такой информации при решении глобальных задач, связанных с оценками степени нарушенности лесов, моделированием углеродного баланса в современных условиях или с мониторингом пожарных эмиссий. При этом констатируется необходимость повышения точности оценок пространственных, площадных и энергетических характеристик пожаров.

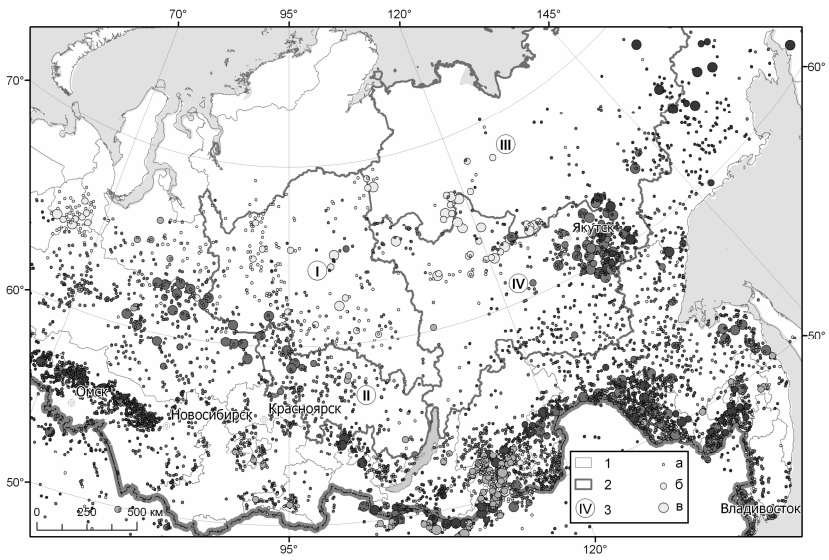


Рисунок 1. Распределение наиболее крупных пожаров в 2007—2013 гг. Обозначения: 1 — лесорастительные районы; 2 — территория выборки данных; 3 — номер лесорастительного района; категории площадей пожаров: а — более 2 тыс. га, б — до 50 тыс. га, в — более 50 тыс. га

В данной работе обсуждаются результаты многолетнего дистанционого мониторинга пожаров, включая: 1) оценку площадей

и методов их нормировки; 2) оценку энергетических параметров пожаров на различных стадиях; 3) геопространственный анализ повторяемости пожаров по территории.

1. При широких возможностях спутникового мониторинга пожаров, обеспечивающих многократность съемки, охват территории, мультиспектральность съемки, основным ограничением является пространственная разрешающая способность данных. В используемых для обнаружения пожаров спектральных каналах она составляет не выше 500— 1000 м. Это техническое ограничение определяет точность пространственной привязки термически активных зон и точность оценки площадей пожаров. Наши исследования, проведенные на основе сопряженного анализа результатов дешифрирования съемки Landsat (разрешение ~ 30 м) и полигональных слоев пожаров по данным TERRA/Modis (разрешение 250 м) средствами ГИС, позволили оценить масштаб неопределенности и предложить вычислительную методику нормировки данных. При обработке выборки (~ 100 сцен Landsat, >500 полигонов пожаров) были вычислены значения относительной ошибки при дистанционной оценке площади (S_{Modis}) в отношении к «истинному» значению гари ($S_{Landsat}$), в качестве которого принимались результаты дешифрирования сцен Landsat с точностью геометрических характеристик гарей не ниже 10 м и достоверностью оценки площади не ниже 0,95. В табл. 1 представлены исходные данные общей площади пожаров за сезон (S_1) и значения после процедуры нормировки для пожаров различных категорий площади (S_2). Итоговые значения снизились в среднем на 36 % при достоверности аппроксимации на уровне 0,76—0,89.

Таблица 1. Результат применения процедуры нормировки площадей пожаров, полученных дистанционными методами: S_1 — исходные данные, S_2 — после процедуры пересчета

Год	S_1, млн га	S_2, млн га				
		Категории пожаров по верхней границе площади, тыс. га				Итого
		<0,2	<2	<50	>50	
2007	16,7	1,4	2,1	4,5	0,9	9,0
2008	28,6	1,6	3,3	9,9	2,3	17,1
2009	18,4	1,1	2,2	6,0	1,5	10,8
2010	21,1	1,5	2,7	5,9	1,8	11,9
2011	32,7	1,5	3,2	12,3	4,0	21,0
2012	40,0	1,3	3,5	17,5	9,8	32,1
2013	21,5	0,8	2,3	7,7	3,2	14,0

Полученные результаты согласуются с приводимыми в литературе данными [5, 12, 13]. В частности, эмпирическое соотношение [2], также предложенное для нормировки площадей пожаров, дает сопоставимый уровень коррекции.

2. Энергетическая характеристика полигонов пожаров — важная и информативная часть атрибутивных данных о пожарах. Для базы данных пожаров в Сибири впервые получены оценки вариации интегральной мощности теплоизлучения от пожаров на основе методики определения показателя FRP (Fire Radiative Power) по данным TERRA/Modis в среднем инфракрасном ($\lambda \sim 4$ мкм) диапазоне [11]. Построены временные ряды, отражающие суточную, а также долгопериодическую динамику изменения показателя FRP в течение времени развития пожара на основе более чем $2{,}6 \cdot 10^5$ записей о термически активных зонах в Сибири.

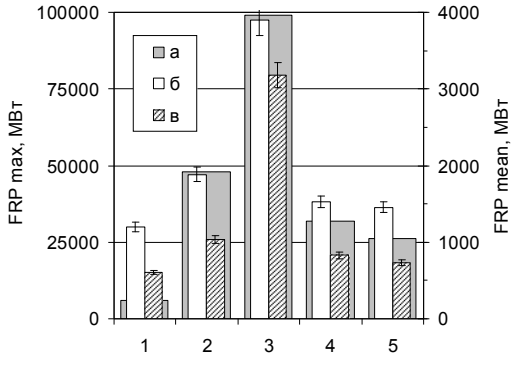


Рисунок 2. Максимальные (а) и средние значения FRP (б) в дневной период, (в) — в ночной период для пожаров на территориях с преобладанием: 1 — нелесных участков, 2 — сосняков, 3 — лиственничников, 4 — кедровых насаждений, 5 — лиственных лесостепи

Средняя с учетом суточной и долгопериодической динамики интегральная мощность теплоизлучения от пожаров зафиксирована на уровне 1200—1900 МВт. Наименьшие значения мощности теплоизлучения соответствовали горению нелесных территорий (степь и земли сельхозназначения). На 20 % среднее значение показателя FRP выше у пожаров в темнохвойных и в лиственных лесах. Величина 1900 МВт соответствовала мощности теплоизлучения для пожаров в сосновых насаждениях. Существенно выше среднее значение FRP для пожаров в лиственничниках — до 3800 МВт (рис. 2). Фиксировались также единичные экстремально высокие показатели мощности теплоизлучения — 48000 МВт и более. Установлено, что при одинаковых

внешних условиях и высоких классах пожарной опасности значения FRP пожаров в лиственничниках вдвое превышают теплоизлучение от пожаров в сосняках [14]. Классификация отдельных участков пожаров по мощности позволяет перейти к решению обратных задач оценки количества сгорающих горючих материалов и уровня воздействия огня на лес.

3. Долговременная база данных ГИС о пожарах позволяет рассмотреть пространственно-временные вариации распределения пожаров растительности (рис. 3, 4). Эти результаты продолжают исследования пожарных режимов отдельных лесорастительных формаций [4], а также характерных особенностей развития пожаров в различных условиях и зонах. Наш результат основан на использовании данных последних лет (1996—2013 гг.), что важно для понимания динамики пожарных режимов, складывающихся в современных климатических условиях, при данном уровне хозяйственного освоения лесов и антропогенной нагрузки. На территорию РФ средствами ГИС была построена сеть кластеров (более 21,5 тыс. кластеров) с размером ячейки 30′ × 20′ (площадь ~ 60 тыс. га). Количество кластеров с повторением лесных пожаров более одного раза в течение сезона варьировало от 1000 до 6700, в среднем — 3450.

Для каждого кластера методом геопространственной статистики определено количество пожаров, зафиксированных за весь рассматриваемый период и по пятилетним периодам: 1996 —2000, 2001—2005, 2006—2010, включая экстремальные пожароопасные сезоны 2011—2013 (рис. 4).

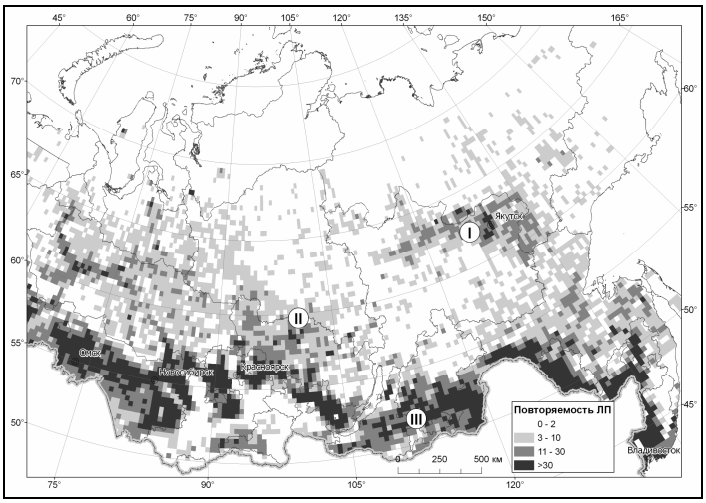


Рисунок 3. Картосхема геопространственного распределения повторяемости пожаров в кластерах регулярной сети. I, II, III — зоны, для которых показана динамика на рис. 4

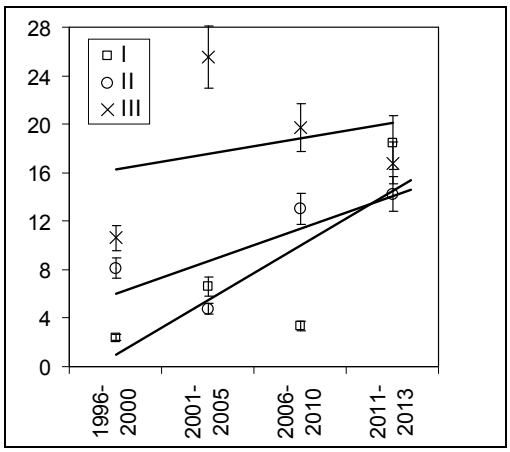


Рисунок 4. Среднемноголетние показатели повторяемости пожаров по зонам: I — центральная часть Якутии, II — Приангарье, юг Эвенкии, III — горные леса Забайкалья

Прослеживается общая тенденция роста повторяемости пожаров (рис. 4) на единице площади, а при рассмотрении динамики отдельных регионов за пятилетние периоды проявляются фазовые сдвиги гармоник, что является важной характеристикой для последующего моделирования пожарных режимов современности.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Андреев Ю. А., Брюханов А. В.* Профилактика, мониторинг и борьба с природными пожарами (на примере Алтае-Саянского экорегиона): справ. пособие. Красноярск, 2011. 272 с.
2. *Барталев С. А., Егоров В. А., Ефремов В. Ю., Лупян Е. А., Стыценко Ф. В., Флитман Е. В.* Оценка площади пожаров на основе комплексирования спутниковых данных различного пространственного разрешения MODIS и Landsat-TM/ETM+ // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. М., 2012. Т. 9. 2. С. 9—26.
3. *Барталев С. А., Ершов Д. В., Коровин Г. Н., Котельников Р. В., Лупян Е. А., Щетинский В. Е.* Информационная система дистанционного мониторинга лесных пожаров Федерального агентства лесного хозяйства РФ (состояние и перспективы развития) // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. М., 2008. 5. Т. II. С. 419—429.
4. *Валендик Э. Н., Иванова Г. А.* Пожарные режимы в лесах Сибири и Дальнего Востока // Лесоведение. 2001. 4. С. 69—73.
5. *Егоров В. А., Барталев С. А., Лупян Е. А., Стыценко Ф. В.* Сравнительный анализ результатов детектирования пройденных огнем площадей территории Северной Евразии по данным SPOT-Vegetation и Terra-MODIS // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. М., 2008. 5. Т. II. С. 292—296.
6. *Замолодчиков Д. Г., Грабовский В. И., Шуляк П. П., Честных О. В.* Влияние пожаров и заготовок древесины на углеродный баланс лесов России // Лесоведение. 2013. 5. С. 36—49.
7. *Кудрин А. Ю., Резников В. М.* Аэрокосмическая система мониторинга пожарной обстановки // Технологии гражданской безопасности. 2006. 4 (10). С. 56—62.

8. *Пономарев Е. И., Швецов Е. Г.* Характеристики категорий пожаров растительности в Сибири по данным спутниковых и других наблюдений // Исслед. Земли из космоса. 2013. 5. С. 45—54.
9. *Сухинин А. И.* Система космического мониторинга лесных пожаров в Красноярском крае // Сиб. экол. журнал. 1996. Т. 3. 1. С. 85—92.
10. *Швиденко А. З., Щепащенко Д. Г.* Климатические изменения и лесные пожары в России // Лесоведение. 2013. 5. С. 50—61.
11. *Kaufman Y. J., Kleidman R. G., King M. D.* SCAR-B fires in the tropics: Properties and remote sensing from EOS-MODIS // Journal of Geophysical Research. 1998. 103. D24: 31955—31968.
12. *Kukavskaya E., Soja A., Petkov A., Ponomarev E., Ivanova G., and Conard S.* Fire Emissions Estimates in Siberia: Evaluation of Uncertainties in Area Burned, Land Cover, and Fuel Consumption // Canadian Journal of Forest Research. 2013. 43 (5): 493—506.
13. *Petkov A., Wei Min Hao, Nordgren B., Corley R., Urbanski S., Ponomarev E.* Evaluating the accuracy of a MODIS direct broadcast algorithm for mapping burned areas over Russia // 16 IBFRA Conf., 2013: A56.
14. *Ponomarev E. I.* Radiative Power of Wildfires in Siberia on The Basis of TERRA/Modis Imagery Processing // Folia Forestalia Polonica, Seria A, 2013, 55 (2): 102—110. DOI: 10.2478/ffp-2013-00011.

***

УДК 630.431

ПИРОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕРТИЗА НЕФТЕГАЗОВЫХ КОМПЛЕКСОВ

А. В. СОФРОНОВА, А. В. ВОЛОКИТИНА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Предлагается дополнить оценку воздействия на окружающую среду (ОВОС) нефтегазовых комплексов пирологической экспертизой. Определены задачи пирологической эспертизы и предложен метод ее проведения на примере Юрубчено-Тохомского месторождения. Выполнена карта растительных горючих материалов на район исследований, которая служит основой для оценки природной пожарной опасности, прогноза поведения пожаров и принятия мер по их локализации и тушению.

Введение. Освоение природных ресурсов, как правило, сопровождается увеличением количества антропогенных источников загорания. Экологическое влияние «дополнительных» пожаров на природу может превышать влияние промышленного загрязнения среды, а в некоторых ситуациях — создавать угрозу самим промышленным объектам и населенным пунктам. Поэтому одним из компонентов экологической экспертизы нефтегазовых комплексов в лесной зоне и в зоне тундры должна быть *пирологическая экспертиза*.

Официальным началом деятельности по оценке воздействия на окружающую среду (ОВОС) в России принято считать 1985 год, когда в проектной документации по строительству предприятий, зданий и сооружений было рекомендовано выполнять «комплексную оценку по рациональному использованию природных ресурсов и предотвращению отрицательного воздействия на флору и фауну» [4]. В 1992 году было принято решение Госкомприродой СССР: «не принимать на государственную экологическую экспертизу проекты без ОВОС» [5, 6]. Для проведения ОВОС прежде всего готовятся проект заявления о воздействии на окружающую среду и само заявление. Затем проводятся общественные слушания по намечаемому объекту. Только после этого выполняется согласование с Министерством природных ресурсов и экологии России перечня экологических условий для завершения выработки и реализации решений по объекту. Именно на данном этапе целесообразно выяснить необходимость проведения дополнительно пирологической экспертизы для территории планируемого объекта. Прежде всего это касается нефтегазодобывающих и лесозаготовительных предприятий. Поэтому в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН разрабатывается метод проведения пирологической экспертизы, основанный на многолетних фундаментальных исследованиях природы пожаров растительности, с целью определения и прогнозирования влияния ресурсодобывающих предприятий на горимость лесов, а также для повышения уровня лесопожарной охраны в зоне их воздействия.

Пирологическая экспертиза имеет своеобразие в разных природных зонах и при различных типах предприятий. Поэтому необходима разработка методического руководства, которое сложно подготовить без специальных пирологических полевых исследований.

Особенности воздействия нефтегазовых комплексов на окружающую среду. Строительство и эксплуатация нефтегазовых комплексов (НГК) изменяет характер растительных горючих материалов (РГМ), условия их увлажнения и высыхания, повышает пирологическую расчлененность территории, ее доступность и количество антропогенных источников огня на ней. При создании НГК происходит

вырубка леса на трассах дорог и трубопроводов, на строительных площадках наблюдается частичное или полное сдирание напочвенного покрова гусеницами тракторов, появляются карьеры и канавы.

На открытых участках, где вырублен лес, высыхание основных проводников горения (ОПГ), главной группы растительных горючих материалов, определяющей возможность возникновения и распространения горения по территории, происходит быстрее, чем под пологом леса, что повышает пожарную опасность.

Сдирание напочвенного покрова (минерализация) затрудняет распространение горения, но на обнаженной поверхности довольно быстро может развиться осоковый или злаковый покров, что, напротив, значительно увеличивает пожарную опасность, поскольку весной и засушливой осенью может образоваться достаточный для распространения горения запас травяной ветоши, «созревающей» уже при первом классе засухи по условиям погоды.

Откачивание воды из скважин при нефтегазодобыче может понизить уровень грунтовых вод и провоцировать процессы разболачивания, что сопровождается высыханием мха и подстилки на заболоченных участках и повышением природной пожарной опасности (ППО).

Дороги и трубопроводы, проложенные поперек даже слабых склонов, препятствуют поверхностному стоку и вызывают переувлажнение и заболачивание, особенно при тяжелосуглинистых подстилающих грунтах, и усыхание насаждений. Если в процессе заболачивания разрастаются мхи (политрихум, сфагнум), то ППО снижается, а если разрастаются осоки и злаки, то ППО возрастает. Ниже дороги по склону может происходить пересыхание почвы и увеличение пожарной опасности.

Особую роль играют потери нефти. С одной стороны, они отравляют среду, уничтожают растительность, то есть часть растительных горючих материалов, но с другой стороны, сама нефть является горючим материалом.

Дороги и трубопроводы могут играть роль противопожарных барьеров на пути распространения лесных пожаров (если не зарастают злаками и осоками) и тем самым облегчают борьбу с ними. Но таежные дороги служат также путями проникновения в лес людей — носителей источников огня. Кроме наземного транспорта, в нефтегазовой отрасли очень широко используется авиатранспорт, особенно вертолеты, поэтому практически любая, самая удаленная точка тайги в районе стала доступной. Современное кризисное состояние экономики, безусловно, усилит посещаемость лесов людьми в целях сбора ягод, грибов, охоты и рыбной ловли, что еще больше увеличит количество источников огня.

В критические погодные периоды (в особо засушливое и жаркое лето) может появиться опасность возникновения крупных пожаров в зонах разработки нефтегазовых месторождений и возле трубопроводов. Это создает угрозу уничтожения важных хозяйственных объектов, возможность возникновения пожаров на нефтяных и газовых скважинах, гасить которые очень трудно. Пожары могут распространяться на большие лесные площади, а также угрожать населенным пунктам. И, наконец, выгорание торфяных залежей в районах НГД и по трассам трубопроводов может привести к последующему широкому обводнению территории и значительному удорожанию работ [1].

Задачи пирологической экспертизы. Пирологическая экспертиза нефтегазовых комплексов должна включать прежде всего оценку природной пожарной опасности территории. Необходимы также: оценка распределения как по территории, так и во времени источников загорания; прогноз поведения пожаров растительности в зависимости от метеорологических условий; прогноз последствий пожаров; расчет необходимых сил и средств пожаротушения; рекомендации по совершенствованию противопожарного устройства территории.

Оценка природной пожарной опасности. Необходимо различать *природную пожарную опасность леса* и *реальную пожарную опасность в лесу*. Природная пожарная опасность участка растительности отражает готовность к загоранию растительных горючих материалов (РГМ) и распространению горения по участку («пожарная зрелость»). Иными словами, *природная пожарная опасность* (ППО) определяется природой объекта горения, то есть характером и состоянием РГМ.

Характер у многих видов РГМ закономерно изменяется в течение сезона с отрастанием и отмиранием растений и их частей, т. е. зависит от фенологических периодов. Важнейшим состоянием РГМ в плане горения является их влагосодержание. Влагосодержание растительных горючих материалов определяется балансом увлажняющих и иссушающих факторов (метеофакторов) и выражается уровнем засухи. Уровень засухи оценивается величиной лесопожарного показателя засухи, который рассчитывается таким образом, чтобы отражать влагосодержание принятого за эталон слоя зеленых мхов на дренированных почвах в среднетаежных лесах [8].

Следовательно, природная пожарная опасность участка растительности — это как бы его потенциальная пожарная опасность. Реализоваться в виде пожара она может только в случае появления источника огня. Таким образом, если к факторам природной пожарной опасности (комплекс РГМ, фенологический период, уровень засухи) добавить вероятность появления источника огня, то получим уже *реальную пожарную опасность*.

Для рациональной организации лесопожарной охраны в районе, включая противопожарное

устройство территории и лесопожарную профилактику, необходимы: 1) анализ горимости лесов, включая ее динамику по годам и на территории района, изучение факторов, определивших именно такую динамику горимости: а) характера растительности; б) климатического фактора (фенологической периодичности); в) погодного фактора (засухи, дождливые периоды); г) специфичных местных факторов (НГК, их разведка, строительство и эксплуатация); 2) совершенствование оценки природной пожарной опасности; 3) составление прогноза горимости на будущие годы.

Для своевременного обнаружения возникающих пожаров необходимы: 1) данные аэрокосмического мониторинга пожаров; 2) деление пожароопасного сезона на периоды и подбор типовых районных шкал пожарной опасности по условиям погоды для леса [7].

Для управления действующими пожарами необходим прогноз их поведения, т. е. скорости распространения, интенсивности, развития (переход низового пожара в верховой и почвенный), последствий (в виде отпада в древостое), а также расчет необходимых сил и средств пожаротушения. Для этого необходимо создание информационной базы данных для составления карт растительных горючих материалов [2, 3].

Результаты исследований. Итак, главной задачей пирологической экспертизы является детальная оценка природной пожарной опасности, в том числе текущей, связанной с метеорологическим условиями. Исследования проводились по методике, разработанной в ИЛ СО РАН и включающей составление карты растительных горючих материалов на район исследований по материалам лесоустройства. С этой целью анализировалась «Схема типов леса», использованная при лесоустройстве Байкитского лесничества. Составлялась пирологическая характеристика каждого таксационного выдела, которая включала тип леса, полноту древостоя, местоположение, тип основного проводника горения (ОПГ) и критический класс засухи (ККЗ). ККЗ — это класс засухи по условиям погоды, при котором достигается возможность распространения пламенного горения по слою ОПГ.

Для определения типа ОПГ для каждого типа леса использовался определитель типов ОПГ, а также описание мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов напочвенного покрова, характеристики рельефа, почвы, древостоя, подлеска и подроста. При создании карты РГМ использовалась геоинформационная технология в среде программного обеспечения MapInfo Professional.

Общая площадь картографируемого участка Юрубчено-Тохомского месторождения составила 7635,02 га. На исследуемой территории широко представлен сухомшистый тип, созревающий в низкополнотных древостоях (до 0,4) при условиях погоды, соответствующих уже I ККЗ. В лесах с полнотой древостоя 0,5—0,7 этот проводник горения созревает при II ККЗ. Сухомшистый тип занимает 51 % от общей площади типов ОПГ. Он встречается в различных лесах: лиственничных и смешанных лиственнично-елово-кедровых мелкотравно-, голубично-, бруснично-зеленомошных, кедровых чернично-зеленомошных и др.

В весенний и осенний периоды очень пожароопасным является травяноветошный тип, распространенный в осоково-сфагновых кедровых редколесьях (0,3—0,4), а также в разнотравных смешанных лиственнично-кедрово-еловых редколесьях (до 0,3).

Влажномшистый тип имеет небольшое распространение. Он относится к малогоримому типу ОПГ, но низкая полнота среднетаежных лесов также повышает скорость его созревания, он может проводить горение при условиях погоды, соответствующих III ККЗ.

Широко представлен болотно-моховый тип, который занимает 29 % территории. Болотно-моховый 1 тип является также малогоримым типом ОПГ, созревает при IV ККЗ. Распространен в низкополнотных осоково-сфагновых кедровых древостоях, на болотах, по долинам и склонам рек.

Составленная карта РГМ является основой для подготовки карт текущей природной пожарной опасности в зависимости от класса засухи по условиям погоды и для прогноза поведения возникающих пожаров растительности.

Заключение. Освоение природных ресурсов и развитие нефтегазовых комплексов сопровождаются увеличением количества антропогенных источников загорания. Возникающие пожары представляют угрозу для промышленных объектов и населенных пунктов. Поэтому в целях экологической безопасности и уменьшения воздействия на окружающую среду необходимо проводить пирологическую экспертизу. В Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН разрабатывается руководство по пирологической экспертизе нефтегазовых комплексов. Необходимые исследования проводятся на территории Юрубчено-Тохомского месторождения (Байкитское лесничество): их результатом должно стать методическое руководство по проведению пирологической экспертизы нефтегазовых комплексов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Волокитина А. В*. Пирологическая экспертиза ресурсодобывающих предприятий // Вестник КрасГАУ. 2012. 6. С. 67—72.
2. *Волокитина А. В., Софронов М. А.* Классификация и картографирование растительных горючих материалов. Новосибирск: СО РАН, 2002. 314 с.
3. *Волокитина А. В., Софронов М. А., Корец М. А., Софронова Т. М., Михайлова И. А.* Прогноз поведения лесных

пожаров. Красноярск: СО РАН, Ин-т леса им. В. Н. Сукачева, 2010. 211 с.
4. *Максименко Ю. Л., Горкина И. Д.* Оценка воздействия на окружающую среду (Пособие для практиков). М.: РЭФИА, 1996. 92 с.
5. *Методика* оценки воздействия промышленных предприятий на окружающую среду по техногенным факторам. М.: ЭкоНИИПроект, 1992. 115 с.
6. *Пешков А. С., Беляновский Е. С.* Оценка воздействия на окружающую среду при обустройстве месторождений нефти на примере пробной эксплуатации Тяновского месторождения // ОВОС. Практический опыт. Сб. Центрального российского Дома знаний. М., 1992. С. 104.
7. *Софронова Т. М., Волокитина А. В., Софронов М. А.* Совершенствование оценки пожарной опасности по условиям погоды в горных лесах Южного Прибайкалья. Красноярск: ИЛ СО РАН, КГПУ, 2007. 236 с.
8. *Софронов М. А., Гольдаммер И. Г., Волокитина А. В., Софронова Т. М.* Пожарная опасность в природных условиях. Красноярск: СО РАН, Ин-т леса им. В. Н. Сукачева, 2005. 330 с.

***

УДК 634.0.434+551.04:634.0.11

СМЕНА ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ МЕЛКОЛИСТВЕННЫМИ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ПОЖАРОВ В ПЛАТООБРАЗНЫХ ЛАНДШАФТАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ СРЕДНЕСИБИРСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ

В. В. ФУРЯЕВ[1], Д. М. КИРЕЕВ[2], С. Д. САМСОНЕНКО[3], И. В. ФУРЯЕВ[1]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Санкт-Петербургский лесотехнический университет, Санкт-Петербург, Россия
[3] Управление лесами Алтайского края, Барнаул, Россия

АННОТАЦИЯ
Выявлена смена темнохвойных и светлохвойных лесов в платообразных ландшафтах южной тайги под воздействием пожаров. Установлено, что масштабы этого процесса определяются экологическими режимами и климатическими условиями ландшафтов.

Воздействие пожаров на бореальные леса Сибири является общепризнанным фактором. Однако актуальным остается выявление масштабов этого воздействия в связи с ландшафтной структурой и зонально-географическими изменениями климата в прошлом, настоящем и особенно в будущем [1]. Актуальность этой задачи обусловлена тем, что воздействие пожаров трансформирует биогеохимические циклы в лесных экосистемах, изменяет их экологический режим, стабильность и продуктивность. Совместно с рельефом и почвами оно определяет размещение лесных сообществ по территории, возрастную и пространственную структуру древостоев. По своей роли пожары являются важным лимитирующим и контролирующим фактором лесообразовательных процессов, распределения и динамики углерода [2].

Исследуемая территория включает подзону южной тайги, расположенную в границах Среднесибирского плоскогорья.

Объектами исследования являлись лиственничные, сосновые и темнохвойные леса различных ландшафтов, сменившиеся в результате воздействия пожаров на производные смешанные хвойно-лиственные, лиственно-хвойные сообщества, а также чистые березняки и осинники.

В качестве природной основы для географического анализа масштабов послепожарной смены пород использованы ландшафты, выделенные на исследуемой территории Д. М. Киреевым и В. Л. Сергеевой [3].

К категории площадей с «послепожарной сменой пород» отнесены площади, на которых вследствие воздействия пожаров бывшие коренные темнохвойные и светлохвойные леса сменились на производные сообщества с преобладанием в составе березы или осины. Эта категория лесопокрытой площади представляет собой лишь часть общей площади лесов, нарушенных пожарами. Вместе с тем очевидно, что с лесоводственных и экологических позиций она характеризует наиболее существенные длительно-временные последствия пожаров и их воздействие на состояние лесов [4, 5].

Для выявления послепожарной смены лесов использовали разномасштабные аэрокосмические фотоснимки, в результате дешифрирования которых в пределах каждого ландшафта определено соотношение коренных и производных ценозов, возникших и сформировавшихся в результате лесных пожаров. При наземном обследовании ландшафтов уточнялась история формирования производных лесов, предварительно выявляемых на аэрокосмических снимках. Маршруты обследования намечали таким образом, чтобы они пересекали рельеф от пойм рек до водоразделов. При описании сообществ особое внимание обращали на возрастную структуру древостоев, их состав, наличие пожарных подсушин на стволах и валежнике, а также углей в подстилке и верхних горизонтах почвы. По пожарным

подсушинам определяли годы действия пожаров и рассчитывали их повторяемость.

Как показал детальный анализ соотношения коренных (не горевших более 200 лет) и производных сообществ, значительная часть последних обязана своим происхождением хозяйственной деятельности переселенческого населения, которое с начала освоения Сибири развивало здесь подсечно-огневое земледелие. Этот вид хозяйственной деятельности сопровождался широкомасштабной сменой лесов по долинам рек, а также переходом значительной части лесной площади в сельхозугодья. В последующем часть таких площадей не использовалась в сельском хозяйстве, и на них сформировались производные мелколиственные леса, которые мы условно относим к послепожарным. Определенная доля производных мелколиственных лесов сформировалась на вырубках прошлого столетия. Однако подавляющее большинство площадей вырубок так или иначе было пройдено пожарами, поэтому сформировавшиеся на них производные леса также относим к послепожарным. Отмеченные здесь особенности влияния хозяйственной деятельности на происхождение производных лесов и масштабы послепожарной смены в той или иной степени характерны для каждой подзоны тайги, но наиболее выражены они в южнотаежной подзоне.

На рассматриваемой территории подзона южной тайги представлена шестью платообразными ландшафтами (табл. 1).

Таблица 1. Послепожарная смена лесов в платообразных ландшафтах подзоны южной тайги (здесь и далее сокращенные названия и нумерация ландшафтов по [3])

Номера ландшафтной страны, ландшафтной области и индивидуального ландшафта	Название ландшафта	Площади послепожарной смены лесов, %
Платообразные		
7. 13. 1	Приенисейское плато трапповое с южнотаежными сосновыми, лиственничными и темнохвойными лесами	30
7. 13. 2	Кова-Ангарское плато структурное с южнотаежными сосняками и лиственничниками	10
7. 13. 3	Чуно-Бирюсинское плато структурное и трапповое с сосновыми и темнохвойными лесами	50
7. 13. 4	Усолка-Бирюсинское структурное плато с сосновыми, темнохвойными лесами и сельскохозяйственными угодьями	10
7. 9. 3	Камондо-Иркинеевское плато трапповое с лиственничными и темнохвойными лесами	10
7. 9. 4	Иркинеево-Ангарское плато трапповое и структурное с сосновыми и лиственничными лесами	20
Средневзвешенное значение послепожарной смены лесов		21,6

Послепожарная смена лесов в этой группе ландшафтов произошла в среднем на 21,6 % лесопокрытой площади. Однако масштабы ее по различным ландшафтам изменяются от 10 (Кова-Ангарское плато) до 50 % (Чуно-Бирюсинское плато). Чуно-Бирюсинское и Приенисейское плато имеют наибольшую площадь производных послепожарных мелколиственных лесов. Плато характеризуются слабым расчленением, господствуют лиственнично-сосновые и сосновые леса. Наиболее распространены пирофитные сосняки брусничники, характеризующиеся хорошей возобновляемостью. В ландшафтах сформировались высокопроизводительные лиственнично-сосновые леса суходолов, прирусловых пойм и проточных ложбин стока. Послепожарные сообщества возникли здесь на месте бывших темнохвойных лесов, произрастающих на суглинистых почвах, в том числе на водораздельных пространствах и склонах террас. В этих ландшафтах наиболее важными факторами, лимитирующими производительность лесов, является наличие плохо дренированных почвогрунтов в ложбинах и сточных котловинах, а также, хотя и маломощной, многолетней мерзлоты. Эти условия в значительной степени сдерживают послепожарную смену лесов, поскольку природные территориальные комплексы с указанными экологическими режимами являются, как правило, малогоримыми. В то же время многие ландшафты характеризуются оптимальными режимами почвенного субстрата по трофности, обеспеченности влагой, отсутствием мерзлоты и затопляемости, наличием хорошего дренажа. Указанный экологический режим способствует формированию природных комплексов с высокой продуктивностью сообществ и высокой вероятностью смены темнохвойных лесов под воздействием пожаров на производные мелколиственные. Однако фактические масштабы смены пород в платообразных ландшафтах относительно умеренные. Объясняется это высокой огнестойкостью деревьев, пожароустойчивостью и пирофитностью популяций сосны и лиственницы [4, 7—9].

Полученные знания о послепожарных изменениях структуры лесов должны служить информационной базой данных для управления пирогенным фактором. Оно должно быть дифференцированным по отношению к ландшафтам. Систематизация знаний об экологии пожаров в широком смысле этого понятия позволит определить гибкий подход к очередности тушения пожаров при

недостаточном уровне финансирования, принимать решения об использовании профилактических выжиганий, их интенсивности и повторяемости для регулирования массы горючих материалов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ваганов Е. А., Арбатская М. К.* История климата и частота пожаров в центральной части Красноярского края. 1. Климатические условия сезона роста и распределения пожаров в сезоне // Сибирский экологический журнал. 1996. 1. С. 9—18.
2. *Исаев А. С., Коровин Г. Н.* Депонирование углерода в лесах России // Углерод в биогеоценозах: Чтения памяти В. Н. Сукачева. XV. М., 1997. С. 59—98.
3. *Экологическая* оценка земель Красноярского края / Д. М. Киреев, В. Л. Сергеева. М.—СПб.: Изд-во ВНИИЦлесресурс, 1995. 34 с.
4. *Санников С. Н.* Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления сосны в Зауралье // Горение и пожары в лесу. Сб. науч. тр. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1973. С. 236—277.
5. *Изучение* послепожарной динамики лесов на ландшафтной основе / В. В. Фуряев, Д. М. Киреев. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1979. 162 с.
6. *Фуряев В. В.* Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1996. 253 с.
7. *Пожароустойчивость* сосновых лесов / В. В. Фуряев, В. И. Заблоцкий, В. А. Черных. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. 160 с.
8. *Цветков П. А.* Пирофитность лиственницы Гмелина с позиций жизненных стратегий // Экология. 2004. 4. С. 259—265.
9. *Шешуков М. А., Пешков В. В.* О соотношении понятий «огнестойкость», «пожароустойчивость» и «пирофитность» // Лесоведение. 1984. 5. С. 60—63.

***

POST-FIRE RECOVERY OF REMOTELY SENSED VEGETATION INDICES IN AREAS OF RECRUITMENT FAILURE IN ZABAIKALYE, RUSSIA

K. BARRETT[1], E. A. KUKAVSKAYA[2], L. V. BURYAK[3]

[1] University of Leicester, Leicester, Great Britain
[2] V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
[3] Siberian State Technological University, Krasnoyarsk, Russia

INTRODUCTION

Boreal wildfire disturbance is integral to maintaining the structure and function of forests in this region around the globe. Normal fire disturbance in boreal conifer stands is generally followed by 50 to 300 years of ecosystem recovery. This recovery may occur in the form of self-replacement of aboreous vegetation or may also involve successional phases including deciduous species. In recent decades, the interval between fires has become shorter due to higher fire frequency associated with warmer weather and larger burns. When the fire interval is extremely brief (e. g., < 10 years), arboreous vegetation may not sufficiently recover due to the consumption of plant reproductive material by fire, soil warming and drying, and increased soil erosion. Areas underlain by permafrost may be vulnerable to recruitment failure if there is sufficient degradation of permafrost structure and thawing of ground ice. The fraction of the burned area that fails to regenerate after extremely brief fire intervals is currently unknown. Remote sensing of fire disturbance and monitoring of ecosystem recovery can be used to study the patterns of fire-driven recruitment failure at a landscape scale.

METHODS AND DATA

Several sites in Zabaikalye that burned between 2000 and 2012 were assessed in this study using remotely sensed data: two sites underlain by permafrost, one site that appeared to be recovering normally after burning once, and four sites that experienced recruitment failure after burning multiple times. We used the locations of these sites that were visited in the field to derive a time series of vegetation indices.

We used MODIS Nadir BRDF Adjusted Reflectance data product (MCD43A4) to create indices of live vegetation (Normalized Differenced Vegetation Index, NDVI) and fire severity (Normalized Burn Ratio, NBR). The time series of MODIS data is available from 2000 to the present, which allowed us to study several burned areas in the Zabaikalye region that burned in permafrost areas or areas that burned multiple times within < 10 years of the previous fire. Vegetation and burn indices were compared with surrounding areas that did not burn to account for inter-annual variations in growing conditions unrelated to fire disturbance. We used a time series of vegetation and burn index anomalies to identify when sites burned and to evaluate recovery post-disturbance. NDVI and NBR anomalies were averaged prior to disturbance, and this value was compared with average NDVI and NBR values five years after the disturbance. We hypothesized that areas that were recovering normally would have higher index anomaly values relative to pre-fire levels than areas suffered recruitment failure, and this information could be used to identify areas that do not recover normally post-fire.

RESULTS

The site that exhibited a normal recovery trajectory was used as a «baseline» to compare with burned areas underlain by permafrost and those where recruitment failure was observed in the field. The normal recovery trajectory is shown in Figure 1. It is possible to see the fire event that occurred in 2003, which appears as a sharp reduction in NDVI and NBR anomaly values. The disturbance is followed by a gradual recovery of these values to pre-fire levels after approximately five years, in accordance with values reported in the literature [1, 2].

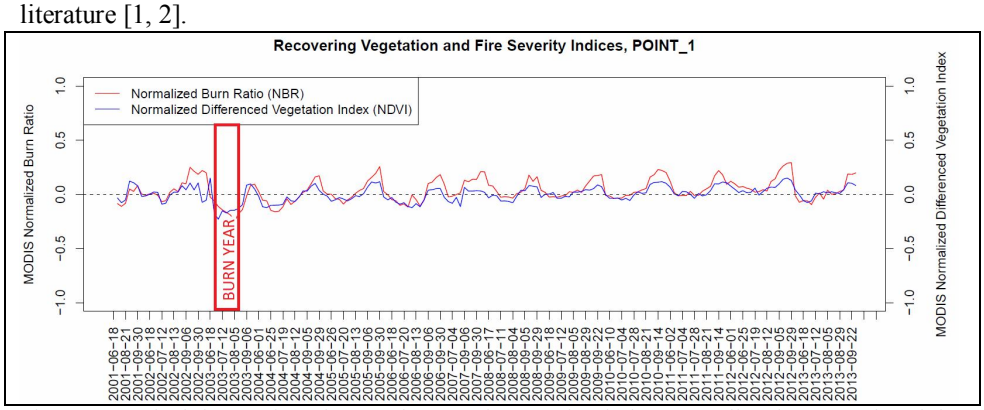


Figure 1. Typical time series of remotely sensed vegetation index anomalies that are reduced due to fire activity, but recover over subsequent years

The sites where recruitment failure was observed in the field exhibit are shown in Figure 2. These sites exhibit a much slower recovery, and most do not appear to be approaching the pre-fire NDVI or NBR anomaly levels. Overall, the post-fire vegetation index anomaly values from recovery failure sites match the levels that were observed in a case study of recruitment failure in Alaska. It appears that differences in pre- and post-fire values above 0.1 seem to be indicative of recruitment failure (Figure 3).

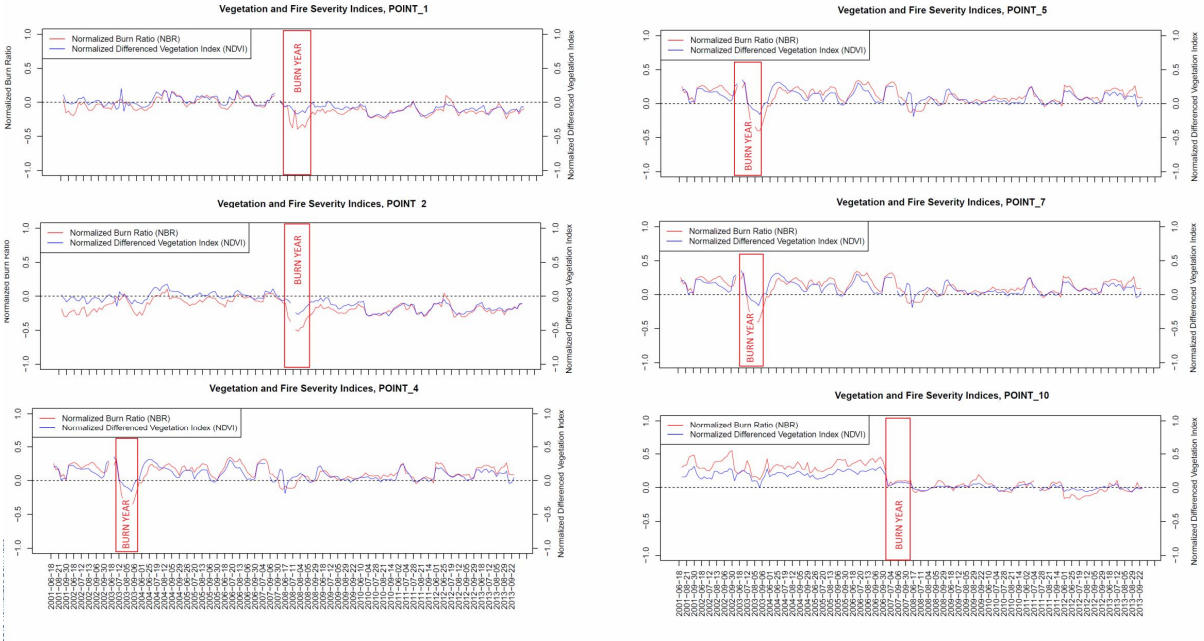


Figure 2. Recovery of vegetation index anomaly values for sites where recruitment failure appears to have occurred

Finally, the sites underlain by permafrost also appear to have slowed or stalled recovery based on the time series of NDVI and NBR anomalies (Figure 4). These sites were not identified as recruitment failure sites during the field observations, which may be because a comparison with pre-fire conditions was not possible. Based on the time series of index anomalies, these sites appear very similar to the areas of recruitment failure in as much as the values recover very slowly and have not recovered to pre-fire levels fire years after the burn.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Based on the distinct recovery signals presented by sites that recover normally and those that experienced recruitment failure, it appears that remotely sensed reflectance data can be useful in identifying those areas that do not recover normally post-fire at a landscape scale. To do so would also require a method of detecting burned area, as the sites visited for this study have been identified by the researchers. Methods for generating burned

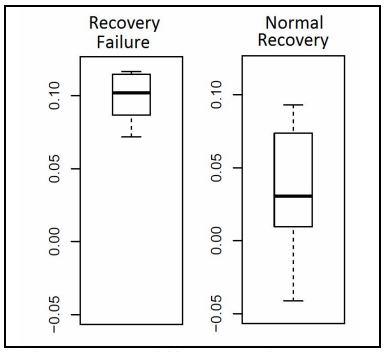


Figure 3. Differences in NDVI anomalies for failed and normal recovery sites in Alaska

area products using remotely sensed data exist [3, 5], but a regular and reliable burned area data product specific to the boreal forest will likely require further development and refinement [4].

The similarities between permafrost sites and areas of recruitment failure in terms of NDVI and NBR anomalies are striking, the reasons for which bear further investigation. It is possible that areas underlain by permafrost are vulnerable to recruitment failure post-fire, similar to areas with extremely short fire return intervals. This could be caused by permafrost degradation leading to improved drainage and subsequent soil drying and warming, as in areas that burn multiple times in short succession. It is also possible that recovery of permafrost-underlain stands naturally takes much longer than areas without permafrost due to colder and wetter soils and deeper organic layers that provide a much poorer quality seedbed than in stands without permafrost.

The results of this study are an indication that remotely sensed data can be used to detect anomalies in port-fire recovery that may be indicative of recruitment failure. We plan to develop these methods further and to look at a broader scale to determine the impact of short-interval fires across the landscape. To do so, we will incorporate additional data from other burned areas as well as more sophisticated methods of comparing the recovery signal from sites exhibiting different NDVI and NBR anomaly patterns post-fire. We also hope to develop more explicit relationships between the remotely sensed data and characteristics of the burned area observed in situ, to maximize the utility of the remotely sensed data product.

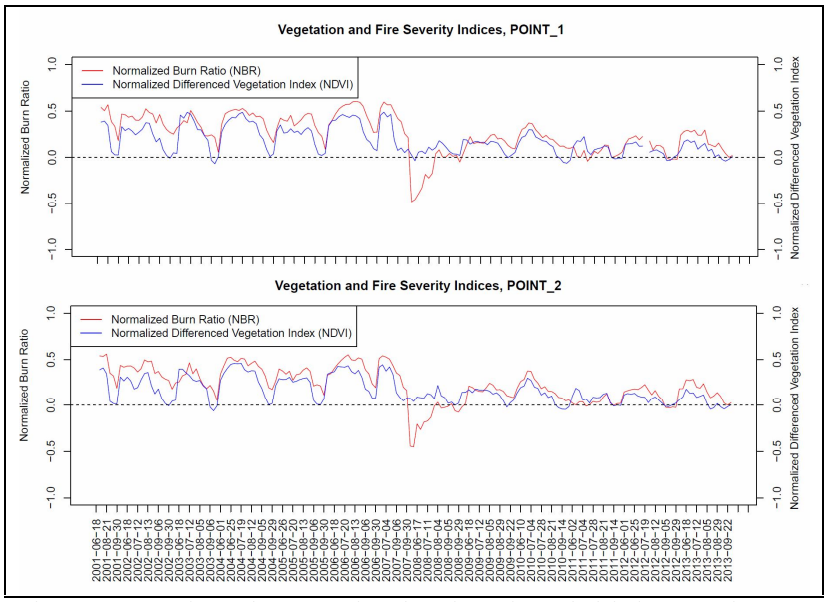


Figure 4. Vegetation Index Anomaly values from site underlain by permafrost

REFERENCES

1. *Cuevas-González M., Gerard F., Balzter H., et al.* Analysing forest recovery after wildfire disturbance in boreal Siberia using remotely sensed vegetation indices // Global Change Biology, 2009, 15 (3), 561—577.
2. *Goetz S. J., Fiske G. J., Bunn A. G.* Using satellite time-series data sets to analyse fire disturbance and forest recovery across Canada // Remote Sensing of Environment, 2006, 101 (3), 352—365.
3. *Korets M. A., Ryzhkova V. A., Danilova I. V., et al.* Forest Disturbance Assessment Using Satellite Data of Moderate and Low Resolution // Environmental Change in Siberia. Dordrecht: Springer Netherlands, 2010.
4. *Loboda T. V., Hoy E. E., Giglio L., et al.* Mapping burned area in Alaska using MODIS data: a data limitations-driven modification to the regional burned area algorithm // International Journal of Wildland Fire, 2011, 20 (4), 487.
5. *Sukhinin A. I., French N. H. F., Kasischke E. S. et al.* AVHRR-based mapping of fires in Russia: New products for fire management and carbon cycle studies // Remote Sensing of Environment, 2004, 93 (4), 546—564.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЛЕСНОЙ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

КОНЦЕПЦИЯ БИОГЕОЦЕНОЗА ОСТАЕТСЯ В ИСПЫТАНИИ

С. Э. ВОМПЕРСКИЙ

Институт лесоведения РАН, Москва, Россия

АННОТАЦИЯ

Подчеркивается, что главным в концепции биогеоценоза является представление об определенном типе обмена вещества и энергии, адекватном однородным биоценозу и экотопу. Для биогеоценозов низкого таксономического ранга такие критерии не разработаны. Они остаются задачей будущего. Методологическое несовершенство и дороговизна определения потоков вещества и энергии ограничивают развитие функциональной биогеоценологии, но не опровергают ее первостепенной научно-практической значимости.

Руководящей идеей в концепции биогеоценоза В. Н. Сукачева [18, 19] служит понятие об однородных наземных экосистемах, не только сходных по структуре, но и имеющих «определенный тип обмена веществ и энергии», который выражает собой биогеоценотический процесс.

По сути, ради выявления функциональных различий экосистем, измеряемых материально-энергетическими потоками, предложены сама концепция биогеоценоза (БГЦ) и соответствующее новое научное направление. «Хотя биогеоценология должна изучать биогеоценозы во всех отношениях, но основной задачей является всестороннее выяснение обмена веществ и энергии между всеми компонентами биогеоценоза и между ним и окружающей средой» [18].

Автор концепции полагал, что знание различий в функционировании биогеоценозов должно быть положено в основу их классификации и, что важно, методы ресурсного природопользования сводятся, в сущности, к регулированию потоков вещества и энергии биогеоценозов соответственно целям практики. То же относится к оценке биосферной и средообразующей (кроме эстетической) роли экосистем [2]. Понимая сложность и беспредельность достижения таких конечных целей, В. Н. Сукачев тем не менее [20] считал, что «всякий шаг вперед» в этом направлении «обогащает нас познанием, … дает новое орудие управления…» закономерностями для решения практических задач. Время подтвердило в целом правоту надежд ученого.

За прошедшие более чем полвека биогеоценология накопила громадный и разнообразный материал: по биологической продуктивности [1], по особенностям компонентов различных биогеоценозов, их соответствию друг другу, специфике взаимосвязей, механизмам ряда физиологических и биофизических процессов и другим вопросам. Но потоковым определениям вещества и энергии экосистем в реальном масштабе времени отводилось значительно меньшее место, кроме разве что изучения во второй половине прошлого века водного цикла (осадки, их удерживание пологом растительности, сток, динамика почвенных влагозапасов и т. п.). Исследования охватывали разные регионы и имели важное практическое значение. Они позволили по малым водосборам рассмотреть проблему водорегулирующей роли лесов, оптимальной лесистости территорий [11, 12, 13, 21], предложить новые системы защитного лесоразведения, в частности, освоения полупустыни Прикаспия [14], а также обосновать степень осушения и методы гидролесомелиорации болот и лесов [3, 4, 8, 15, 17].

Несмотря на обилие разного рода материалов о природе биогеоценозов, главные теоретические основы концепции остаются слабо проверенными «опытом». Не сформулированы представления и критерии, что есть «однородный» по устройству и что — «определенный тип обмена веществом и энергией» биогеоценоз низкого таксономического ранга в пределах одной природной зоны. Поскольку маркирование границ биогеоценоза принимается по контуру однородной растительности, то последняя выступает его «образом», идентификатором. То есть в первом приближении считается, что фитоценозу — трансформатору и накопителю энергии, созидателю органического вещества соответствует свой шлейф потребителей, деструкторов, редуцентов этого вещества, что весь биоценоз адекватен достаточно однородному экотопу и что круговорот веществ и энергии такой экосистемы находится в некоторых рамках.

Действительность сложнее. Еще много неизвестного и неоднозначного в структурно-функциональной организации биогеоценозов. Лесные фитоценозы иногда бывают сходными и при разном климате на разных по механическому составу почвах [6, 9, 16], не говоря о других, более мобильных их свойствах. В кризисном представлении оказалось наше знание биоразнообразия почвенных органотрофов, особенно микроорганизмов и грибов, вследствие освоения генно-молекулярных методов определения видов [5]. Организмы разных филогенетических групп и царств, образующих биоценоз и выполняющих нередко сходные функции [7], имеют разные жизненные циклы, что усложняет круговорот веществ. Его оценка зависит от временного масштаба. Важны предыстория,

сукцессионное состояние ценоза, выработанность, полночленность его и влияние других воздействий.

Суть испытания концепции сводится к опытному выявлению критериев структуры биогеоценоза, которым соответствует определенный тип обмена веществ и энергии внутри него и с окружающей средой. Многообразие показателей структуры и процессов требует ранжирования их по природной сущности и значимости для людей. В частности, это вынуждает сначала ограничиться изучением некоторых из важнейших циклов, например, радиации и тепла, воды, углерода, азота и др. Сравнительно большой материал накоплен в этом отношении. Но помимо указанных выше сложностей в оценке каждого изучаемого цикла делается много допущений, снижающих качество результатов.

Заметим, что в близкой к биогеоценотическому содержанию функциональной роли экосистем разного объема, в т. ч. «in situ», малых водосборов, элементарных ландшафтов и др. за рубежом интенсивные исследования ведутся уже давно, выходят различные специализированные журналы — Functional Ecology, Journal of applied Ecology, Biogeosciences и др. Однако, как нам кажется, ориентация на однородность экосистем в концепции биогеоценоза лучше соответствует ожиданию специфичности функций.

К сожалению, еще при жизни В. Н. Сукачева количественному определению потоков веществ и энергии в разных биогеоценозах уделялось недостаточное внимание, главным образом из-за трудностей исследования. Н. В. Дылис [6] вообще считал, что о «работе» биогеоценоза можно «легко» судить по косвенным признакам — состоянию компонентов биогеоценоза, недооценивая значимость экспериментального определения баланса круговорота веществ, уделяя больше внимания «структурно-функциональной организации биогеоценозов». Позднее понятие «функционирования»-работы предлагалось расплывчатым. Например, А. С. Керженцев [10] считает, что функциональная экология «изучает механизмы функционирования экосистем, динамику и ритмику режима их функционирования..., изменчивость экосистем во времени и устойчивость их к негативным воздействиям» (с.17, 18), т. е. без установления величины собственно материальной «работы» экосистем.

Наконец, предложено исключить из дефиниции «биогеоценоз» главный его признак — «определенный тип обмена веществом и энергией» [16, 22]. Это принципиально меняет саму концепцию биогеоценоза, и наука о нем становится похожей на фитоценологию. Согласно Л. П. Рысину, «…изучение обменных процессов вещества и энергии — не венец, а только один из аспектов биогеоценотических исследований, не обязательный и не основной» (стр. 6), но тут же предлагаемый как особое направление теоретической биогеоценологии?

Согласно диалектике философская категория «форма и содержание» рассматривается как единство при главенстве содержания. В биогеоценозе им отвечают компонентная структура (форма) и обмен веществ и энергии (содержание). Изъятие из дефиниции «биогеоценоз» его содержательной части — «типа обмена веществ и энергии» — не позволяет использовать прежний термин в другом понимании по требованию формальной логики. Без биогеоценотического процесса нет и самого понятия биогеоценоза. Изучение компонентов биогеоценоза, их взаимодействия и даже механизмов подчинено цели определения обменных потоков вещества и энергии. В этом фундаментальная цель лучшего понимания природы лесов, болот и других биомов и обоснование методов практики их использования.

Сложность задач изучения биогеоценотических процессов опередила уровень знаний, возможности методов исследований, а в России и возможности материально-технического обеспечения и трудозатрат.

Ощущается явная недостаточность использования общих фундаментальных законов физики, а также применения математического моделирования в описании структурно-функциональной организации биогеоценозов. Пространственно-временная изменчивость процессов, протекающих в биогеоценозах — открытых биокосных системах, необратимость этих процессов ограничивают возможность использования для их описания аппарата классической термодинамики закрытых физических систем. Эффективность математического моделирования оказывается крайне низкой вследствие пока недостаточного понимания сущности процессов накопления, удержания, превращения и освобождения вещества и энергии в биогеоценозах, а также недостаточной репрезентативности и достоверности полевых экспериментальных данных исследований этих процессов. Воспроизводимость опытных данных, столь нормальная в точных науках, в биогеоценологии, в природных условиях допускает лишь интервальную оценку.

Многие биогеоценотические процессы для исследования крайне дорогие или не поддаются пока прямым методам измерения в естественных условиях: определение прироста и опада органического вещества подземных частей фитоценоза, включая корневые выделения живых корней; разделение в натуре потока CO_2 из почвы на его автотрофную, ризосферно-микробную и собственно гетеротрофную составляющие; принос-вынос растворенных соединений углерода, азота и других элементов; функциональная оценка различных групп низших организмов в почве (азотофиксаторов, метаногенов и метанотрофов и др.); измерение грунтового притока воды, инфильтрации, эвапотранспирации и т. д. и т. п. Поэтому даже в сравнительно несложных моделях и расчетах циклов (потоков) того или иного

элемента в конкретном биогеоценозе и тем более в региональных оценках используются многочисленные допущения. Научная и прикладная значимость таких моделей и расчетов оказывается весьма ограниченной.

Важные для понимания механизмов лабораторные и полулабораторные опыты обычно нельзя по масс-переносу распространять на экосистемные характеристики. Например, лабораторное определение скорости разложения органических остатков растений, активности микрофлоры (Bag-method, чашечные культуры на питательных средах) или разделение составляющих эмиссию CO_2 из почвы на автотрофную и гетеротрофную (выборкой из образцов почв корней либо изотопными опытами и т. п.) обречены на артефакты оценок скоростей процессов, действительно имеющих место в природе.

Мы убеждены, что биосферный (региональный) вклад в углеродный цикл лесов, болот или всего «зеленого» покрова должен базироваться на надежных экспериментальных исследованиях элементарных единиц — эталонных биогеоценозов, где пулы углерода, NPP, NEP, как и баланс потоков углерода, должны определяться как можно более точно с минимизацией допущений. Экстраполяции же из разнородных исследований со множеством переносов данных опыта с одним растением (ветвью) на ценозы и даже целые природные зоны, с травяных (сельскохозяйственных культур) на разные естественные леса, с распространением минутных измерений динамических процессов на сутки, месяцы и более, результатов лабораторного опыта непосредственно на экосистемы — чреваты умножением неопределенностей. Эталонные биогеоценозы стационарного наблюдения (хотя бы редкая сеть) за динамикой процессов должны служить контролем или не противоречить данным дистанционных определений показателей более крупных экосистем.

Трудности и даже невозможность в данное время познания природы биогеоценоза не отменяет потребности в таком знании. Оно посвящено наиболее высокому уровню организации живого — биокосным системам, — без исследования которого невозможно рациональное природопользование.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Базилевич Н. И.* Биологическая продуктивность экосистем северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.
2. *Вомперский С.Э.* Функциональная биогеоценология как основа оценок биосферной роли лесов и болот // Болота и биосфера. Матер. VII всеросс. научной школы с междунар. участием. Томск, 2010. С. 24—30.
3. *Вомперский С. Э.* Биологические основы эффективности лесоосушения. М.: Наука, 1968. 312 с.
4. *Вомперский С. Э., Рубцов В. В., Дудоров А. В.* Методы определения параметров лесной осушительной сети посредством моделирования грунтовых вод // Гидротехника и мелиорация. 1987. № 12.
5. *Дедых С. Н., Серкебаева Ю. И.* Ацидобактерии — неизвестные доминанты наземных экосистем? // Природа. 2013. 39. С. 42—48.
6. *Дылис Н. В.* Основы биогеоценологии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. 151 с.
7. *Заварзин Г. А.* Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2004. 347 с.
8. *Залитис П. П.* Основы рационального лесоосушения в Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1983. 228 с.
9. *Карпачевский Л. О.* Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ, 1977. 312 с.
10. *Керженцев А. С.* Функциональная экология. М.: Наука, 2005. 259 с.
11. *Коваль И. П., Битюков Н. А.* Водный режим горных лесных экосистем // Биохимические процессы в биогеоценозах. Чтения памяти акад. В. Н. Сукачева. Вып. 16. М.: Биоинформсервис, 1999. С. 83—106.
12. *Лебедев А. В., Горбатенко В. М., Краснощеков Ю. Н., Решеткова Н. Б., Протопопов В. В.* Средообразующая роль лесов бассейна озера Байкал. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1979. 256 с.
13. *Молчанов А. А.* Гидрологическая роль леса. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 487 с.
14. *Роде А. А.* Биогеоценотические основы освоения полупустыни Северного Прикаспия. М.: Наука, 1974. 360 с.
15. *Рубцов М. В., Дерюгин А. А., Салмина Ю. Н., Гурцев В. И.* Водорегулирующая роль таежных лесов. Агропромиздат, 1990. 223 с.
16. *Рысин Л. П.* Биогеоценологические аспекты изучения леса. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2013. 290 с.
17. *Сабо Е. Д.* О нормах осушения заболоченных лесов // Повышение продуктивности заболоченных лесов. Сб. науч. тр. Л., 1983. С. 15—22.
18. *Сукачев В. Н.* Основы теории биогеоценологии. Юбилейный сборник АН СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 283—305.
19. *Сукачев В. Н.* Развитие лесной типологии в СССР за 40 лет // Достижения науки в лесном хозяйстве СССР за 40 лет. М.: Гослесбумиздат, 1957.
20. *Сукачев В. Н.* Основы лесной биогеоценологии / под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. М.: Наука, 1964. С. 102—129.
21. *Федоров С. В., Марунич С. В., Федоров А. С.* Исследование суммарного испарения с различных по составу и возрасту лесных насаждений // Эксперимент и математическое моделирование в изучении биогеоценозов лесов и болот. М.: Наука, 1990. С. 41—53.
22. *Цветков В. Ф.* Лесной биогеоценоз. Архангельск, 2004. 267 с.

***

УДК 630*182.21+630*182.22

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ДИНАМИКА БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ

О. В. СМИРНОВА, А. А. АЛЕЙНИКОВ

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

АННОТАЦИЯ

На основе многолетних исследований популяционной биологии ключевых видов и эколого-ценотической структуры напочвенного покрова предложена система признаков-индикаторов сукцессионного состояния лесных экосистем и разработана унифицированная классификация динамических процессов в бореальных лесах Европейской России.

Природные леса играли существенную роль в реализации экосистемных функций; в настоящее время большая их часть заменена антропогенными производными, не способными выполнять эти функции в полной мере. Оценка степени реализации экосистемных функций напрямую зависит от сукцессионного статуса экосистем. Алгоритм оценки сукцессионного статуса экосистем бореальных лесов разработан на основе синтеза представлений системного анализа и популяционной биологии ключевых видов [4, 6, 7, 8].

Сукцессионное состояние лесных экосистем мы оцениваем по индикаторным признакам:

1. Полночленности онтогенетических спектров популяций деревьев разных видов;
2. Сформированности систем микроместообитаний, развивающихся в процессе жизни и смерти деревьев: подкроновых пространств и элементов ветровально-почвенных комплексов и/или ветровальных комплексов — бугров, валежин и западин пней разных стадий преобразования;
3. Разнообразию эколого-ценотической (функциональной) организации напочвенного покрова;
4. Видовому богатству и видовой насыщенности сосудистых растений, мхов, лишайников;
5. Видовому богатству и видовой насыщенности почвенной мезофауны;
6. Наличию и мощности гумусового горизонта.

В результате комплексной оценки геоботанических описаний по индикационным экологическим шкалам, определения годичной продукции и доли в ней опада наземных частей растений напочвенного покрова эколого-ценотические группы сосудистых и моховидных растений получили статус функциональных групп.

Предшествующими исследованиями установлено, что в современных бореальных лесах нет климаксовых экосистем в связи с полным уничтожением ключевых видов животных и существенными изменениями ареалов ключевых видов деревьев [2, 3]. При спонтанном развитии на протяжении жизни нескольких поколений деревьев экосистемы бореальных лесов могут достичь только квазиклимаксового состояния, для которого характерно присутствие видов биоты, сохранившихся до настоящего времени на исследуемой территории.

Использование доминантно-эколого-ценотической классификации растительности лесов Европейской России, созданной в ЦЭПЛ РАН (http://mfd.cepl.rssi.ru/forest), позволило определить синтаксономический адрес экосистем, находящихся на разных стадиях сукцессий.

Бореальные леса Европейской России включают следующие типы (табл. 1).

Первый тип — по мере развития экосистемы полностью реализуются все названные индикаторные признаки; это *полноценная аутогенная сукцессия (первичная или вторичная).* Это пирогенные и послерубочные сукцессии; их этапы подробно охарактеризованы [2, 3, 5]. Многолетние исследования лесов Европейской России показали, что найти рефугиумы, где спонтанное развитие экосистем длится в течение нескольких (3—5 и более) поколений деревьев позднесукцессионных видов, очень сложно [3, 4]. Поэтому в отечественной литературе практически не описаны полночленные *аутогенные сукцессии.* Однако значимость таких исследований очевидна; они — необходимая основа разработки методов оценки реализации экосистемных функций лесами, имеющими разный сукцессионный статус.

Второй тип — по мере развития экосистемы полностью реализуются только первые два индикаторных признака. Причина этого — крупные разрывы в ареалах как ключевых, так и подчиненных видов из-за предшествующих нарушений лесного покрова. В результате по завершении сукцессий региональная биота представлена в экосистемах лишь частично. Обычные ситуации: неполночленность древесной синузии и напочвенного покрова, неполночленность почвенной мезофауны и пр. в результате распашек и/или пожаров. Тип назван *неполноценной аутогенной сукцессией*. Его необходимо выделять, ибо неполноценность биоты не позволяет полностью реализовать экосистемные функции лесов. Кроме того, выявление полного набора видов, способных существовать на данной территории, но уничтоженных антропогенными воздействиями, нужно для определения статуса особо охраняемых природных территорий и моделирования полноценных аутогенных сукцессий.

Таблица 1. Пирогенная сукцессионная система бореальных лесов Европейской России на автоморфных дренированных позициях

<table>
<tr><td rowspan="5">Секции</td><td rowspan="5">Подсекции</td><td colspan="6">Доминанты верхнего полога</td></tr>
<tr><td colspan="2">первое поколение раннесукцессионных видов</td><td colspan="4">первое и последующие поколения позднесукцессионных видов</td></tr>
<tr><td colspan="2">сосняки / березняки (осинники)</td><td colspan="2">ель + пихта</td><td>ель + пихта</td><td>ель + пихта</td></tr>
<tr><td colspan="5">доминанты подроста</td><td>доминанты подчиненных ярусов древостоя</td></tr>
<tr><td>подроста нет</td><td>ель / пихта</td><td colspan="2">ель + пихта</td><td>ель + пихта</td><td>ель + пихта</td></tr>
<tr><td rowspan="2">лишайниковая</td><td>собственно лишайниковая</td><td>сосняки лишайниковые</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>зеленомошно-лишайниковая</td><td></td><td>сосняки лишайниково-зеленомошные</td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="3">зеленомошная</td><td>кустарничковая</td><td></td><td></td><td>пихто-ельники-кустарничково-зеленомошные</td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>кустарничково-бореально-мелкотравная</td><td>березняки (осинники) кустарничково-бореально-мелкотравные</td><td>березняки (осинники) кустарничково-бореально-мелкотравные</td><td>пихто-ельники кустарничково-мелкотравно-зеленомошные</td><td>пихто-ельники кустарничково-мелкотравно-зеленомошные</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>бореально-мелкотравная</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>пихто-ельники-мелкотравно-зеленомошные</td><td></td></tr>
<tr><td>высокотравная</td><td>бореально-высокотравная</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td>пихто-ельники высокотравные</td></tr>
<tr><td colspan="2">длительность развития по радиоуглеродным датировкам</td><td colspan="2">до 100—150 лет</td><td colspan="3">до 250—350 лет</td><td>более 350—500 лет</td></tr>
<tr><td colspan="2">основные причины отклонения от аутогенного развития</td><td colspan="2">неоднократные низовые пожары</td><td colspan="3">невозможность формирования полноценных ВПК в связи с болезнями деревьев, дальность источников семян неморальных видов и бореального высокотравья, неполночленность почвенной фауны</td><td>причин отклонений нет</td></tr>
<tr><td colspan="2">тип динамики</td><td colspan="2">аллогенное развитие</td><td colspan="3">квазистационарное состояние</td><td>квазиклимаксовое состояние</td></tr>
</table>

Третий тип — развитие экосистемы периодически возвращается на «исходную» позицию, в первую очередь, в связи с изыманием продукции. В лесах это неоднократные рубки, низовые пожары и пр. Перманентное прохождение экосистемой ранних сукцессионных этапов названо *аллогенной сукцессией* [3], или *аллогенным развитием*. Неоднократное «возвращение» экосистем на «начальную стадию развития» обусловливает их деградацию. Наиболее четко это показано в исследованиях, посвященных многократному использованию одних и тех же лесных экосистем в циклах подсечно-огневого земледелия [1]. Для оценки полноты реализации экосистемных функций в ходе аллогенного развития необходимы полноценные исследования аутогенных сукцессий как эталонных процессов.

Четвертый тип — в ходе развития экосистемы реализуется только первый индикаторный признак. Ситуация возникает, когда предшествующие антропогенные воздействия настолько сильно меняют экотоп и биотоп, что деревья, обитающие на этой территории, не могут осуществлять одну из основных средопреобразующих функций — формировать гетерогенную среду в результате образования

ВПК. Из-за поражения грибами ломаются стволы деревьев, формируются только пни-обломы и валеж, а педотурбаций не происходит: западины и бугры не образуются. Важно, что только постоянные педотурбации в лесных экосистемах, непрерывно формируя новые местообитания, дают возможность разным членам биоты, в том числе и деревьям разных видов, поддерживать устойчивые потоки поколений. Отсутствие педотурбаций нарушает согласованность развития древесной синузии и других членов биоты; часть древесных видов перестает возобновляться или возобновляется эпизодически. Кроме того, значительно сокращается альфа-разнообразие синузий напочвенного покрова и тормозятся процессы почвообразования. Такое состояние экосистем мы называем *квазистационарным состоянием*. Длительность его может быть равна длительности жизни многих поколений деревьев, а изменения могут происходить со скоростью, не регистрируемой имеющимися методами.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бобровский М. В.* Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: КМК, 2010. 359 с.
2. *Восточноевропейские* леса: история в голоцене и современность. М.: Наука. 2004. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.
3. *Мониторинг* биологического разнообразия лесов России: методология и методы. М.: Наука, 2008. 453 с.
4. *Смирнова О. В.* Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15—26.
5. *Смирнова О. В., Бобровский М. В., Ханина Л. Г., Смирнов В. Э.* Сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России // Успехи совр. биол. 2006. № 1. С. 26—48.
6. *Смирнова О. В., Торопова Н. А.* Сукцессии и климакс как экосистемный процесс // Успехи совр. биол. Т. 128. № 2. 2008. С. 129—144.
7. *Чумаченко С. И., Смирнова О. В.* Моделирование сукцессионной динамики насаждений // Лесоведение. 2009. № 6. С. 3—17.
8. *Смирнова О. В., Алейников А. А.* Сукцессионные системы бореальных лесов европейской территории России // Известия Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 4. № 1 (5). С. 1367—1370.

***

УДК 585+630.18

ФАКТОРЫ КОНКУРЕНЦИИ ДРЕВОСТОЯ-ЭДИФИКАТОРА: АНАЛИЗ И СИНТЕЗ

Н. С. САННИКОВА, Ю. Д. МИЩИХИНА, И. В. ПЕТРОВА

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

АННОТАЦИЯ

С помощью системы оригинальных количественных индексов конкуренции древостоя-эдификатора показано, что рост подроста хвойных под пологом сосновых и еловых лесов, а также рост, проективное покрытие и фитомасса вереска обыкновенного под пологом сосновых лесов более тесно связаны с индексом корневой, чем «световой» конкуренции древостоя, а наиболее тесно коррелируют с индексом его интегральной конкуренции.

В лесной экологии «конкуренция» деревьев за свет (перехват ФАР) постулирована в качестве главного фактора, определяющего их общую конкуренцию по отношению к окружающим деревьям и растениям нижнего яруса. На этом допущении основаны почти все модели конкурентных взаимоотношений деревьев [3, 2, 9]. Между тем из-за отсутствия корректного метода определения корневой конкуренции древостоя ее роль в жизни леса была лишь постулирована, но на количественном уровне вплоть до недавнего времени почти не изучена [1]. Разработка экофизиологически обоснованного индекса корневой конкуренции отдельного дерева и древостоя [4, 5, 6, 7, 8] позволила в первом приближении решить эту проблему. На его базе удалось впервые выявить и дифференцировать относительный вклад факторов корневой и «световой» конкуренции древостоя в формирование компонентов лесных ценоэкосистем. В то же время возникла проблема количественной оценки общей, интегральной корневой и «световой» конкуренции древостоя.

Цель настоящего доклада — анализ и сравнительная оценка влияния ранее разработанных нами индексов корневой и «световой» конкуренции древостоя-эдификатора, а также нового комплексного эмпирического индекса его интегральной конкуренции на растения нижнего яруса на примере ценоэкосистем сосновых и еловых лесов бореальной зоны.

Объекты и методы. Структурно-функциональные хорологические связи подроста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull.) с индексами конкуренции материнского древостоя изучены в преобладающих типах сосняков и ельников подзоны предлесостепи Западной Сибири.

Исследования проведены на основе микроэкосистемного подхода и адекватных математико-

статистических методов, подробно описанных ранее [5, 6]. Сопряженный учет параметров древостоя-эдификатора, подроста или вереска проведен на 80—100 систематически размещенных круговых учетных макроплощадках (с радиусом 5—12 м), а параметров ФАР и растений нижнего яруса — на квадратных (1 × 1 м) микроплощадках, расположенных в центре круговых.

Индекс корневой конкуренции дерева по отношению к растениям нижнего яруса определен как отношение *Zv/D*, где *Zv* — средний годичный прирост дерева по объему ствола ($дм^3$/год), характеризующий его интегральную физиологическую конкурентную мощность, тесно связанный с приростом всех других фракций дерева и общим потреблением им элементов почвенного питания и влаги; *D* — расстояние от ствола дерева (м), определяющее гиперболическое уменьшение насыщенности верхнего слоя почвы его сосущими корнями по мере удаления от ствола [4]. Аддитивный индекс корневой конкуренции (*I*ккд) всех деревьев, достигающих корнями до данного экземпляра подроста или вереска (в центре круговой учетной площадки), вычислен как сумма индексов корневой конкуренции этих деревьев — *ΣZv/D* [5].

Индекс «световой конкуренции» (*I*скд), т. е. «перехвата» ФАР древостоем, определен как разность ФАРп — $ФАР_{1.3}$ (%), где ФАРп — полная ФАР, приходящая к пологу его крон, измеренная на открытом месте (100 %); $ФАР_{1.3}$ — относительная ФАР (%) под пологом леса на высоте 1.3 м от поверхности почвы, синхронно измеренная на всех учетных площадках люксметром (в день с облачностью 10 баллов).

Комплексный эмпирический индекс интегральной корневой и световой конкуренции древостоя по отношению к растениям нижних ярусов определен как произведение *I*кскд = *I*ккд × *I*скд.

В качестве «фитометров», отражающих величину интегральной экофизиологической реакции угнетения особей подроста или вереска на конкуренцию древостоя, использованы параметры текущего годичного прироста терминальных побегов главной оси у модельных растений. Взаимосвязи параметров подроста и вереска, с одной стороны, и древостоя-эдификатора, с другой, проанализированы с помощью общепринятых методов корреляционного и регрессионного анализа.

Результаты и их обсуждение. Регрессионный анализ связей параметров роста подроста *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* с индексами корневой и световой конкуренции древостоя показал следующее (рис. 1).

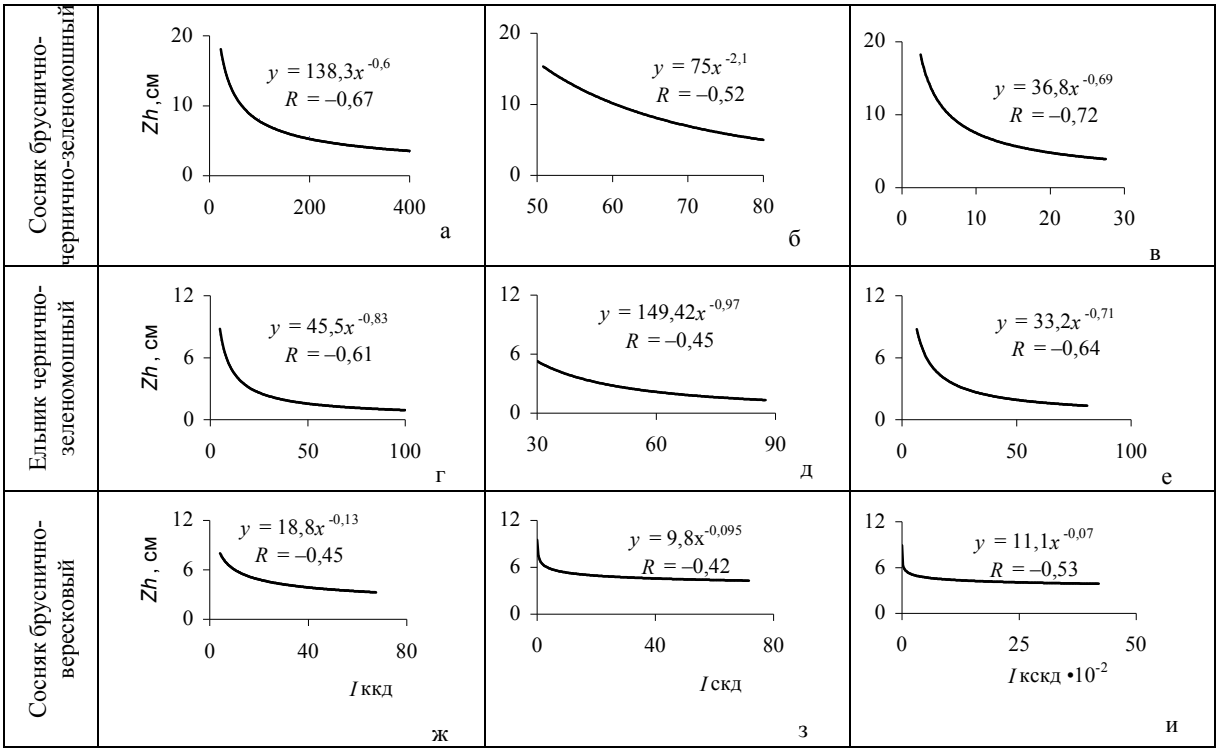


Рисунок 1. Связь параметров годичного прироста (*Zh*) терминальных побегов растений нижнего яруса хвойных лесов с индексами корневой (*I*ккд), световой (*I*скд) и интегральной (*I*кскд) конкуренции древостоя-эдификатора. а—в — подрост *Pinus sylvestris* L.; г—е — подрост *Picea obovata* Ledeb.; ж—и — *Calluna vulgaris* (L.) Hull.

В сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (рис. 1 а, б) связь годичного прироста терминальных побегов ювенильных сосенок с индексом световой конкуренции древостоя ($R = –0.520$, $p = 0.05$) даже в высокосомкнутом сосняке бруснично-чернично-зеленомошном, где низкая ФАР (в

среднем — 23 %) наиболее лимитирует жизненность гелиофильного подроста сосны, на 29 % меньше, чем с индексом ККД (R = –0.671).

В ельнике чернично-зеленомошном (со средней сомкнутостью крон и относительной ФАР 33 %) (рис. 1 г, д) теснота связей роста подроста *Picea obovata* с индексом корневой конкуренции древостоя (R = –0.650; $p < 0.01$) почти в полтора раза выше, чем с индексом его световой кокуренции (R = –0.45; $p < 0.05$).

Прирост терминальных побегов 15—25-летнего подроста *Pinus sibirica* под пологом высокосомкнутого древостоя (относительная полнота — 0.8, ФАР = 18 %) в сосняке-чернично-зеленомошном также более тесно связан с индексом корневой конкуренции древостоя (R = –0.57, p = 0.05), чем с индексом его конкуренции за ФАР (R = –0.51, p = 0.05 [8]).

Судя по результатам множественного корреляционного анализа (табл. 1), относительный вклад корневой конкуренции древостоя в общую дисперсию роста подроста сосны (R = 0.53—0.74) в сосняках-зеленомошниках (0.44—0.53), а особенно в сосняке бруснично-лишайниковом (0.49) существенно выше вклада световой конкуренции древостоя (0.38—0.41 и 0.32 соответственно).

Таблица 1. Корреляционный анализ связи параметров роста подроста хвойных с индексами конкуренции древостоя

Тип леса	Вид подроста	Парная корреляция			Множественная корреляция		
		Rккд	Iскд	Iкскд	R	Rккд	Rскд
С. бр-лш	*Pinus sylvestris*	–0.539	–0.490	–0.566	0.53	–0.49	–0.32
С. бр-ч-зм	*Pinus sylvestris*	–0.671	–0.520	–0.721	0.74	–0.53	–0.41
С. ч-зм	*Pinus sylvestris*	–0.640	–0.566	–0.671	0.68	–0.44	–0.38
С. бр-ч-зм	*Pinus sibirica*	–0.574	–0.511	–0.640	0.62	–0.44	–0.34

Примечание. R — коэффициент множественной корреляции, Rккд — коэффициент частной корреляции с Iккд, Rскд — коэффициент частной корреляции с Iскд, С. бр-лш — сосняк бруснично-лишайниковый; остальные шифры типов леса см. на рис. 1.

В ельниках, где ФАР под пологом леса минимальна (7—27 %), относительный вклад Iккд в детерминацию роста подроста ели также (в зависимости от полноты древостоя) на 41—85 % выше, чем Iскд.

Применение предложенного нами комплексного индекса интегральной корневой и световой конкуренции древостоя по отношению к растениям нижнего яруса фитоценоза (Iкскд = Iккд · Iскд) показало его высокую экологическую информативность. Во всех изучавшихся ценоэкосистемах сосновых и еловых лесов теснота корреляционных связей текущего годичного прироста подроста с этим индексом значительно выше, чем с частными индексами корневой и световой конкуренции (рис. 1, табл. 1). Превышение в ценоэкосистемах сосновых лесов составляет 25—38 %, а в еловых — 12—25 %. Коэффициенты корреляции роста подроста с индексом интегральной конкуренции древостоя почти совпадают с соответствующими коэффициентами множественной корреляции роста подроста с двумя частными индексами конкуренции (табл. 1). Это свидетельствует о достаточной статистической надежности предложенного эмпирического индекса интегральной конкуренции древостоя.

Относительный вклад факторов корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя-эдификатора в формирование структуры и функций растений нижнего яруса ценоэкосистем сосновых лесов может быть показан также на примере *Calluna vulgaris* — одного из доминантов травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов Зауралья. Несколько более тесная связь параметров ценопопуляций этого вида с Iккд, чем с Iскд, выявлена по приросту терминальных побегов (R = –0.45 и –0.42 соответственно, рис. 1 ж, з), но менее тесная — по фитомассе его зарослей (–0.49 и –0.54 соответственно [8]).

Теснота корреляции параметров текущего прироста, фитомассы и проективного покрытия вереска с индексом интегральной конкуренции древостоя (Iкскд), который отражает совместное влияние факторов его корневой и световой конкуренции (детерминируя 53–74 % общей дисперсии роста подроста), также во всех случаях на 18—26 % выше ($p < 0.01$), чем с частными индексами корневой и световой конкуренции древостоя.

В целом можно заключить, что предложенный комплекс индексов корневой, световой и интегральной конкуренции древостоя-эдификатора по отношению к растениям нижнего яруса лесных фитоценозов экофизиологически достаточно обоснован, информативен и в первом приближении вполне приемлем для сравнительного количественного изучения, анализа и синтетической оценки роли этих факторов в формировании лесных ценоэкосистем.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 12-04-01482-а) и программы Президиума РАН (проекты № 12-П-4-1060 и 12-П-4-1062).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Василевич В. И.* Взаимоотношения ценопопуляций растений в фитоценозах и их количественная оценка //

Популяционные проблемы в биогеоценологии. М.: Наука, 1988. С. 59—82.
2. *Карев Г. П.* О математических моделях популяций растений // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 229—238.
3. *Корзухин М. Д., Тер-Микаэлян М. Г.* Конкуренция за свет и динамика модельных особей, независимо распределенных на плоскости // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1982. 5. С. 242—248.
4. *Санникова Н. С.* К количественной оценке корневой конкуренции одиночного дерева сосны // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 21—26.
5. *Санникова Н. С.* Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений. Екатеринбург: Наука, УрО РАН. 1992. 65 с.
6. *Санникова Н. С.* Микроэкосистемный анализ структуры и функций лесных биогеоценозов // Экология. 2003. 2. С. 90—95.
7. *Санникова Н. С., Локосова Е. И.* Микроэкосистемный анализ структурно-функциональных связей в лесных биогеоценозах // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. С. 73—94.
8. *Санникова Н. С., Санников С. Н., Петрова И. В., Мищихина Ю. Д., Черепанова О. Е.* Факторы конкуренции древостоя-эдификатора: количественный анализ и синтез // Экология. 2012. 6. С. 403—409.
9. *Pukkala T.* Methods describe the competition process in a tree stand // Scand. J. Forest. Res. 1989. 2 (4). P. 187—202.

***

УДК 631.4

КОНТИНУАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ ФОРМИРОВАНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ПОЧВ

С. И. БАРЦЕВ, А. А. ПОЧЕКУТОВ

Институт биофизики СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Предлагается простая континуальная математическая модель трансформации, разложения и накопления органического вещества почвы (ОВП). Модель представляет собой одно дифференциальное уравнение в частных производных первого порядка, имеющее аналитическое решение. Модель верифицирована на примере почв бореальных лесов. Показана способность модели предсказывать реально наблюдаемые запасы ОВП в почвах различных зон сибирской тайги.

Математическое моделирование трансформации органического вещества в почве связано с рядом принципиальных трудностей. Органическое вещество в почве проходит огромное множество промежуточных стадий трансформации. Общая направленность этого процесса — превращение вещества из относительно легко поддающегося трансформации в более устойчивое, с минерализацией части вещества на каждой стадии. Точные формулы большинства соединений, количество стадий превращения, а также точные значения коэффициентов скоростей их трансформации неизвестны. Но известно, что скорости трансформации веществ, находящихся на разных стадиях гумификации, различаются на несколько порядков.

Обычно для математического описания процессов накопления и трансформации ОВП используются модели на основе кинетических уравнений [2, 5, 6, 7]. В большинстве таких моделей ОВП подразделяется на несколько (обычно 2—3) компартментов, различающихся по скоростям разложения примерно на порядок. Несмотря на очевидную упрощенность такого деления, модели получаются сложными из-за достаточно большого количества уравнений, переменных и параметров в них. Для повышения точности описания количество компартментов (дробность деления) должно быть увеличено, что ведет к усложнению модели. Однако дальнейшее увеличение числа компартментов и соответствующее уменьшение размеров каждого компартмента ведет к переходу от дискретного описания этапов превращения ОВП к континуальному, которое потенциально может иметь более простое формальное описание.

Ågren и Bosatta предложили метод описания трансформации ОВП, основанный на концепции континуума потери качества субстрата [3]. На основе этого метода ими было построено семейство моделей, которыми описывается временна́я динамика распределения ОВП по этому континууму. В этих моделях процесс трансформации ОВП описывался в явном виде, как результат деятельности сообщества почвенных огранизмов-разлагателей. Такое описание повлекло за собой сложность уравнений модели, содержащих много неизвестных или трудноопределимых параметров и функций, отражающих свойства сообщества разлагателей и химические характеристики трансформируемого субстрата.

Для усредненного описания процессов формирования запасов ОВП в масштабах биомов и

климатических зон более целесообразен вариант континуального описания модели, в котором процесс трансформации ОВП представлен феноменологически, без детализации его внутренних движущих сил. Этим путем может быть достигнута большая простота модели, в которой количество параметров и эмпирически определяемых функций минимально [4]. Континуальная модель, основанная на таком минималистическом феноменологическом подходе, предлагается и тестируется в настоящей работе.

В предлагаемой модели весь многостадийный процесс трансформации и разложения органического вещества в почве описывается как замедляющееся перемещение вещества вдоль шкалы его гумифицированности, сопровождающееся минерализацией части вещества, скорость которой зависит от степени его гумифицированности. Этот процесс описывается уравнением:

$$\frac{\partial C(h,t)}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial h}\left(v(h)C(h,t)\right) = -k(h)C(h,t) + D(h,t), \qquad (1)$$

где h — коэффициент скорости гумификации, t — время, $C(h,t)$ — зависящее от времени распределение ОВП по скоростям гумификации, $D(h,t)$ — распределение опада, поступающего в почву в момент времени t, по скоростям гумификации, $k(h)$ — скорость минерализации ОВП.

Величина $v(h)$ — это скорость перемещения вещества по шкале скоростей реакции гумификации. При этом величина h является одновременно и шкалой гумификации (т. е. мерой трансформированности органического вещества в почве), и коэффициентом скорости реакции, результат которой — дальнейшее продвижение вещества по этой шкале. Таким образом, h одновременно является и изменяющейся величиной, и коэффициентом скорости изменения этой же величины. Поэтому $v(h)$ полагается заданной в виде:

$$v(h) \equiv \frac{dh}{dt} = -h \cdot h = -h^2 \ . \qquad (2)$$

Знак минус здесь показывает, что реакция гумификации ведет к перемещению вещества в сторону меньших значений по шкале h.

В этой модели все органические вещества, как находящиеся в почве, так и поступающие с опадом, различаются только по их значениям h. Поэтому трансформация ОВП может быть представлена как суперпозиция процессов трансформации всех веществ опада или всех групп веществ, на которые опад может быть подразделен. Процессы трансформации всех компонентов опада могут рассматриваться независимо. Поэтому если общее распределение опада представимо как сумма $D(h,t) = \sum_i D_i(h,t)$, то общее распределение ОВП тоже представимо в виде суммы распределений $C(h,t) = \sum_i C_i(h,t)$ продуктов трансформации каждого из компонентов:

$$\frac{\partial C_i(h,t)}{\partial t} - \frac{\partial}{\partial h}\left(h^2 C_i(h,t)\right) = -k(h)C_i(h,t) + D_i(h,t). \qquad (3)$$

Здесь индекс i нумерует компоненты опада.

Для проверки способности модели предсказывать накопление наблюдаемых в природе запасов ОВП были проведены тестовые расчеты, в которых по уравнению модели вычислялись запасы ОВП в стационарном состоянии и подбирались такие значения параметров модели, при которых рассчитанные запасы совпадали с реально наблюдаемыми.

В стационарном случае распределение темпов поступления опада $D(h)$ предполагается неизменным во времени. Это предположение может быть допустимо, поскольку стационарное распределение ОВП устанавливается за длительное время. Поэтому сезонные колебания темпов поступления опада могут быть усреднены. Рассматривая опад как состоящий из дискретного набора компонентов с известными среднегодовыми темпами поступления D_{0i} и начальными скоростями гумификации h_{0i}, запишем распределение опада как $D(h) = \sum_i D_{0i}\delta(h - h_{0i})$, где δ — дельта-функция Дирака, а индекс i нумерует компоненты опада.

В качестве функции $k(h)$, связывающей скорости гумификации и минерализации, в тестовых расчетах использована простейшая, при которой достигается совпадение модельных расчетов и экспериментальных данных. Это $k(h) = bk^p$, где b и p — эмпирически подбираемые константы.

Таким образом, уравнение стационарного распределения запасов ОВП принимает вид

$$\frac{d}{dh}\left(h^2 C_i(h)\right) = bh^p C_i(h) - D_{0i}\delta(h - h_{0i}). \qquad (4)$$

Это уравнение имеет аналитическое решение

$$C_i(h) = \begin{cases} \dfrac{A_i}{h^2}\exp\left(\dfrac{bh^{p-1}}{p-1}\right) & \text{если} \quad h \le h_{0i} \\ 0 & \text{если} \quad h > h_{0i} \end{cases}, \qquad (5)$$

где константа $A_i = D_{0i}\exp\left(\frac{-bh_{0i}^{p-1}}{p-1}\right)$.

Тестовые расчеты в настоящей работе были проведены на примере литературных данных, относящихся к запасам ОВП и характеристикам опада в сосняках южной, средней и северной тайги. Данные о количестве органического углерода в почве, о начальных скоростях разложения опада взяты из работ [8, 9], данные о темпах поступления опада и соотношении его компонентов взяты также из монографии [1]. Эти данные, а также значения параметров b и p, при которых достигается соответствие модельных расчетов и натурных наблюдений, приведены в табл. 1. В расчетах использовано простейшее деление опада на два компонента — к компоненту 1 отнесены наиболее устойчивые к разложению составляющие опада, такие как древесина и крупные сучья, к компоненту 2 отнесена хвоя и другие относительно легкоразложимые составляющие опада.

Таблица 1. Параметры, использованные при тестовых расчетах

	D_{01}, тС в год	k_{01}, лет$^{-1}$	D_{02}, тС в год	k_{02}, лет$^{-1}$	наблюдаемый запас ОВП, тС	расчетный запас ОВП, тС	b	p
южная тайга	0.13	0.018	0.11	0.17	14.1	14.1	0.5	0.75
средняя тайга	0.11	0.014	0.14	0.13	11.2	11.2	0.66	0.68
северная тайга	0.07	0.011	0.09	0.09	9.3	9.3	0.56	0.65

Графики рассчитанных распределений ОВП показаны на рис. 1. Видно, что кривые представляют собой суперпозицию двух распределений. Скачкообразный подъем кривых связан с тем, что к распределению продуктов трансформации легкоразложимых компонентов опада $C_2(h)$ прибавляется распределение ОВП, образовавшегося в результате трансформации трудноразложимых компонентов опада, $C_1(h)$, которое было равно 0 при $h > h_{01} = bk_{01}^p$ и которое значительно больше, чем $C_2(h)$, при $h < h_{01} = bk_{01}^p$.

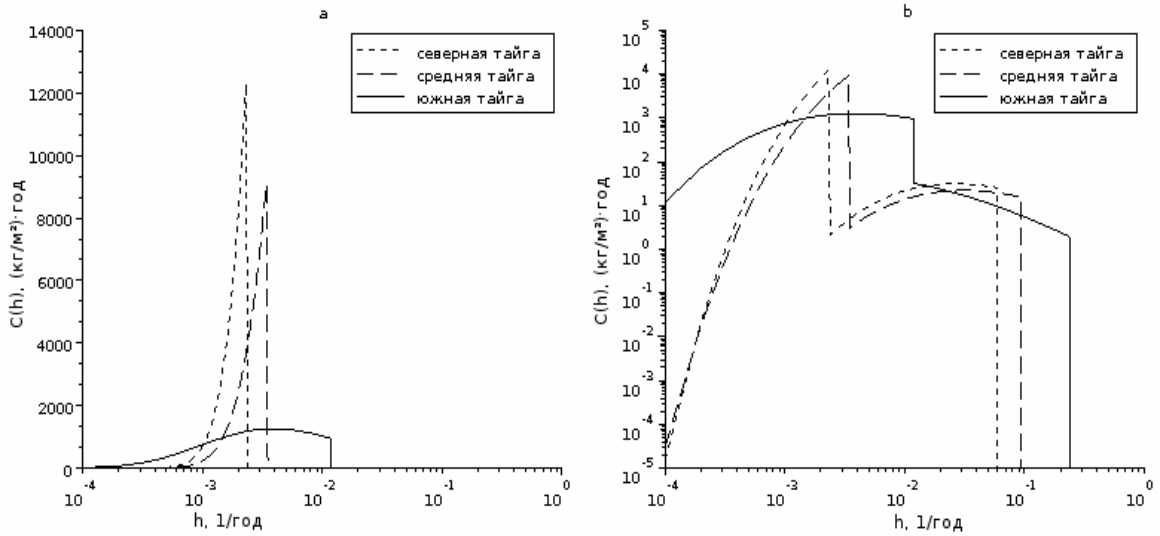


Рисунок 1. Распределения ОВП по скоростям гумификации, показанные на графиках в логарифмической шкале (a) и в двойной логарифмической шкале (b)

Продемонстрированные тестовые вычисления показывают способность предложенной модели адекватно описывать запасы органического вещества в почвах южной, средней и северной тайги. Предложенная континуальная математическая модель трансформации и разложения ОВП позволяет преодолеть трудности, связанные с необходимостью учета большого количества фаз процесса трансформации почвенной органики, и при этом обойтись весьма малым количеством параметров модели.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Родин Л. Е., Базилевич Н. И.* Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.—Л.: Наука, 1965.
2. *Чертов О. Г., Комаров О. С., Надпорожская М. А., Михайлов А. В., Быховец С. С., Зудин С. Л., Зубкова Е. В.* Динамическое моделирование процессов трансформации органического вещества почв. Имитационная модель

ROMUL. СПб.: Санкт-Петербургский государственный университет, 2007. 96 с.
3. *Ågren G., Bosatta E.* Theoretical Ecosystem Ecology. New York: Cambridge University Press, 1996. 234 p.
4. *Bartsev S. I., Pochekutov A. A.* A continual model of soil organic matter transformations for predicting soil forming dynamics inside higher plant CELSS // Advances in Space Research. 2013. 51: 789—796.
5. *Coleman K., Jenkinson D. S.* ROTHC-26.3: A model for the turnover of carbin in soil. Rothamsted: Harpenden, Herts, 1995.
6. *Liski J., Palosuo T., Peltoniemi M., Sievönen R.* Carbon decomposition model Yasso for forest soils // Ecological Modelling. 2005. 189: 168—182.
7. *Parton W. J., Stewart J. W. B., Cole C. V.* Dynamics of C, N, P and S in grasslands soil: a model // Biogeochemistry. 1988. 5: 109—131.
8. *Vedrova E. F.* Carbon pools and fluxes of 25-year old coniferous and deciduous stands in Middle Siberia // Water, Air and Soil Pollution. 1995. 82: 239—246.
9. *Vedrova E. F.* Biochemistry of carbon and nitrogen in the Siberian afforestation experiment. — Binkley, D., and O. Menyailo (eds). Tree Species Effects on Soils: Implications for Global Change. NATO Science Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2005. P. 281—290.

***

УДК 630

О СВЯЗИ ПОЧВ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА РАЗНЫХ ИЕРАРХИЧЕСКИХ УРОВНЯХ ИХ КЛАССИФИКАЦИИ

Н. И. БЕЛОУСОВА, Д. И. НАЗИМОВА

Почвенный институт им. В. И. Докучаева, Москва, Россия
Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Анализ соотношения таксонов классификации на зональном, региональном и локальном уровнях с использованием методов ординации растительности и почв показывает, что связи между ними неоднозначны и должны являться предметом всестороннего изучения в лесоведении и лесной биогеоценологии.

Цель сообщения — обсудить дискуссионную проблему связи таксонов классификации лесной растительности и почв в свете концепции зональности, а также учения о лесных биогеоценозах В. Н. Сукачева, в котором уделяется особое внимание этим подсистемам биогеоценотического (БГЦ) покрова при рассмотрении их на локальном уровне.

Современная концепция растительного покрова планеты предполагает традиционное понимание природной (ландшафтной, или биоклиматической) зональности, где главную диагностическую роль играют признаки структуры и функционирования коренной (восстановленной) растительности, а в некоторых случаях и почвенного покрова. Карты, составленные для регионов европейской части, Сибири, а также для России в целом, воссоздают пространственную структуру растительного и ландшафтного покрова регионов с акцентом на взаимосвязь в первую очередь между такими компонентами, как климат и растительность, а для южной, сильно нарушенной границы лесной зоны, — и почвы. Во главу угла при этом положены признаки растительности плакорных местоположений, не измененной человеком, которая близка к коренной или *потенциальной* (термин В. Б. Сочавы). Представляет интерес в связи с этим новая обзорная карта растительности, составленная по снимкам SPOT Vegetation [1], в которой авторы максимально сохраняют структуру зональности, традиционную для российской территории, хотя задача их осложняется выбором единственного ключевого признака — состава лесных формаций на момент съемок (начало 2000-х гг.). При разграничении лесных формаций и групп формаций учитывается соотношение по запасу вечнозеленых хвойных, лиственных, хвойных листопадных (лиственница) и стланиковых лесов, в легенде появляются неясно разделимые категории, что, по сути, отражает континуальность лесного покрова.

Очевидное сходство новой карты, созданной по космоснимкам, с картой растительности СССР (1955), по нашему мнению, является скорее достоинством, чем недостатком, и в будущем можно ожидать усовершенствования ее легенды, если подключить известные количественные параметры климата, ключевые для функционирования БГЦ покрова и природных ландшафтов. Это будет новым словом в создании моделей БГЦ покрова, экосистем и ландшафтов, в которых почвенный и растительный блоки систем займут свое место и определятся в своих названиях — таксонах классификации.

При сравнении таксонов, используемых в классификации почв и растительности и отражаемых на картах разного масштаба, важно, чтобы объем таксонов был равномасштабным. Отсюда следует, что тип леса и тип почв — единицы разного масштаба, и нелогично искать их непосредственного соответствия,

можно лишь говорить о соотношении таксонов или их общностей (комплексов) на каждом уровне иерархии.

В почвоведении, как и в лесной биогеоценологии, *тип почв* — центральная единица, в какой бы системе классификации он ни рассматривался. Согласно классификации почв России [6], система включает таксоны нисходящего ранга от типа почв к *подтипу — роду — виду — подвиду*, причем последние два ранга разработаны слабо. Выше типа почв идут *«отдел» и «ствол»* (их всего три). Дополнительно могут выделяться *группы типов*. Критериями выделения типов для почвенной генетической классификации в последнем ее виде приняты признаки самих почвенных горизонтов — морфологические, физико-химические и др., но не внешние физико-географические условия, т. е. не современный климат, не растительность и т. д., в чем и состоит основное отличие от прежней классификации почв Ивановой — Розова. Тем не менее большая часть *типов почв* сохранилась, но добавлены новые типы почв для районов Сибири и Дальнего Востока — криоземы, литоземы, подбуры. Исключены из классификации мерзлотно-таежные, дерново-лесные почвы, выделявшиеся с учетом той растительности и климата, в которых они были найдены и описаны. Следует признать, что прежние таксоны лучше согласовывались с растительностью и позволяли говорить о единстве почвенно-растительного покрова и о целостности современного биогеоценотического покрова. Но если обратиться ко *времени* формирования почв как природного образования, то сразу станет видна их самостоятельность и эволюционная независимость: почвенный покров имеет возраст на три порядка больший, чем современная «коренная» растительность. Почвенный генетический профиль насчитывает многие сотни и иногда даже тысячи лет, откуда появилось выражение «почва — память ландшафта».

Далее рассмотрим связи почв и растительности **на локальном уровне**. Наряду с морфологическими и физико-химическими признаками почвенных горизонтов, по которым проводится классификация почв, в функционировании почвенного звена в конкретном биогеоценозе всегда присутствуют процессы, определяемые растительностью, а вернее — всей биотой, включая микробо- и зооценоз, и в этом смысле биогеоценоз — целостная «система по трансформации и переносу вещества и энергии» (В. Н. Сукачев). Для лесных биогеоценозов связи такого детального ранга изучаются в ограниченном числе точек, стационарными методами и длительный период (10—50 лет). Можно назвать стационары Института леса СО РАН: Ермаковский горный, Погорельский, Минусинский (Ничка), Томский, Братский, ряд стационаров Института географии СО РАН. Более 50 лет сохраняется столетний опыт в лесостепной зоне под Красноярском с посадкой почти всех хвойных древесных пород Сибири. Все эти работы пролили свет на темпы изменения не только растительности, но и почв (прежде всего подстилки и верхних горизонтов профиля) при возрастных и восстановительных сукцессиях [3, 4, 7].

Во многих работах последнего десятилетия было показано, что в лесу одним из факторов формирования почвенного профиля и неоднородности покрова на *локальном уровне* являются валеж, почвенные ветровальные комплексы, синузиальная (парцеллярная) структура биогеоценозов, но в целом строение профиля сохраняется, варьируя в некоторых пределах. Об изменениях, развитии или «залечивании» почвенного профиля после нарушений вышел целый цикл работ по европейской части под руководством Л. О. Карпачевского [5], а также и других исследователей.

Как пример можно привести различия типов почв, выявленные под ельниками черничными в Восточной Фенноскандии, на переходе от северной тайги к южной [8]. На трех участках это подзол иллювиально-железистый, железисто-гумусовый супесчаный или пылевато-песчаный либо глинистый (в отдельных разрезах); на двух — подбур оподзоленный супесчаный, есть и поверхностно-подзолистая глинистая почва на ленточной глине. Это могло бы служить доказательством отсутствия связи между типологией леса и классификацией почв, если упрощать проблему и не учитывать особенностей гидрологического режима, который в определенных случаях недостаточно четко проявляется в строении профиля, но, вероятно, уже влияет на растительность, и не замечать специфического характера лесной подстилки, участвующей в формировании почвенного профиля [3, 8, 10]. О роли подстилки как важнейшего связующего звена между почвой и фитоценозом неоднократно писали В. Н. Сукачев, Л. О. Карпачевский, Е. Г. Нечаева и многие другие лесные почвоведы [9, 10]. О различиях гидрологического режима на изученных участках позволяет сказать не только почвенный профиль, но и состав напочвенного покрова — при сходстве почвенного профиля.

Итак, существуют два взгляда на проблему связи таксонов классификации почв и растительности на разных уровнях иерархии: 1. *Связи нет* и не может быть (хотелось бы знать, кто так утверждает, да еще со ссылкой на «характерные времена»), потому что эти подсистемы развиваются каждая по своим законам и имеет свои «характерные времена». Процессы литогенеза играют б*о*льшую роль в эволюции почв, чем растительности. 2. *Связь есть*, хотя она неоднозначна. Следует различать *связь* в квазиравновесном состоянии и неустойчивом или нарушенном состоянии системы почва — растительность; кроме того, есть и другой аспект: «порог чувствительности» растительности и почв на изменение факторов среды (климата, например) и время ответной реакции: судя по всему, растительность оказывается гораздо более чувствительной и мобильной, тогда как в почвах происходит

торможение, которое можно назвать «буферностью» самого почвенного тела — подсистемы биогеоценоза. И это соотношение названий почв и растительности — предмет серьезного научного исследования для генетического направления почвоведения, т. к. формирование почв продолжается при активной роли современной растительности.

Примирить разные точки зрения на степень связи рассматриваемых подсистем БГЦ покрова можно, используя методы ординации изучаемых объектов по признакам почв и растительности. Ординация таксонов классификации почв и растительности в пространстве климатических признаков [2] демонстрируется в докладе. Она позволяет увидеть степень их согласования, степень перекрытия климатических ареалов почв, как и ареалов растительности, дает ключ к совершенствованию классификации биогеоценотического покрова и ландшафтов в целом.

Ординация подтвердила известную самостоятельность данных подсистем ландшафта, рассматриваемую *на современном этапе* их эволюционного развития. Вместе с тем связь между таксонами растительности и таксонами почвенной генетической классификации исходя из учения о лесном биогеоценозе должна быть предметом исследования специалистов-лесоводов, экологов, геоботаников. Связь эта имеет неоднозначный и вероятностный характер, будучи опосредованной многочисленными внешними факторами, в том числе антропогенными.

Ошибочно считать, что связи таксонов нет, если одному типу леса (*группе типов, формации, типу растительности*) соответствует не один тип почв, а больше, и наоборот. Это упрощенный подход. Отступление от генетического почвоведения можно расценивать как шаг назад, к началу XX века: уже тогда практики-лесоводы умели различать боры, субори, рамени или сурамени, груды и сугрудки. Ничто не мешает дополнять генетическую классификацию оценкой богатства и увлажнения почв. Для этой цели успешно применяются растения-индикаторы и эколого-фитоценотические системы ординации. Менее успешно и очень затратно проводить режимные наблюдения за химизмом и влажностью почв, и есть немало работ, показавших это и подтверждающих эффективность использования индикаторных свойств растительности для экологической характеристики местообитаний.

Все классификации почв, как и растительности, несовершенны, они меняются, и диагностические признаки выделения таксонов тоже. Они становятся количественными, что в целом актуально, но грозит излишним формализмом, с учетом непрерывности растительного (и почвенного) покрова. Наше предложение — идти по пути ординации, т. е. упорядочивания связей между существенными признаками растительности — главного звена в биогеоценозе, и почв. Стоит только найти те признаки, которые являются ведущими в формировании растительности, ее состава и продуктивности, и почв — и все становится на место. Примеры создания эколого-фитоценотических схем типов леса подтверждают это.

Касаясь вопроса о реакции почв и растительности на происходящие изменения окружающей среды, следует отметить, что трансформация структуры почвенного и растительного покрова, в частности, под влиянием антропогенных и климатических факторов, нередко протекает достаточно интенсивно, по типу обратных связей. Живые компоненты биоты действуют в направлении сохранения и укрепления лесного БГЦ покрова и шире — региональной наземной экосистемы. Их активная роль в изменении режима местообитаний позволяет объяснить динамику и механизмы трансформации экосистем на внутриландшафтном уровне. Примеры этих взаимодействий на локальном уровне, в конкретных природных условиях сосновых массивов вблизи границы леса и степи на юге Приенисейской части Сибири, приводятся в докладе.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Bartalev S. A., Belward A. S., Erchov D. V. and Isaev A. S.* A new SPOT4-VEGETATION derived land cover map of Northern Eurasia // Int. J. Remote Sens. 2003. V. 24. N. 9. P. 1977—1982.
2. *Белоусова Н. А., Назимова Д. И.* Анализ почвенно-климатических связей на основе почвенной карты и базы данных «Биом» // Почвоведение. 2012. № 2. С. 131—141.
3. *Белоусова Н. А., Назимова Д. И., Пономарева Т. В.* Динамика лесных фитоценозов и почв на Погорельском стационаре. Матер. междунар. конф. «Мониторинг и оценка состояния растительного мира». Минск, 30 сент. — 4 окт. 2013.
4. *Бугаева К. С., Назимова Д. И.* Сосновые боры на северной границе Красноярской лесостепи: динамика фитоценотической структуры за последние 40 лет // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. № 9 (1). С. 109—118.
5. *Карпачевский Л. О.* Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во МГУ, 1977. 312 с.
6. *Классификация* и диагностика почв России / Л. Л. Шишов, В. Д. Тонконогов, И. И. Лебедева, М. И. Герасимова. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
7. *Мухортова Л. В.* Анализ трансформации лесной подстилки в 25-летних хвойных культурах // Лесоведение. 2008. № 2. С. 36—44.
8. *Соломатова Е. А.* Фракционный и компонентный состав лесных подстилок ельников черничных Восточной Фенноскандии // Лесоведение. 2013. № 6. С. 37—46.
9. *Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П.* Методические рекомендации к изучению типов леса. М.: Изд-во АН

СССР, 1957. 116 с.
10. *Чертов О. Г.* Экология лесных земель. Л.: Наука, 1981. 190 с.

***

УДК 630*187:582:[630*524+630*56]

ХВОЙНЫЕ БИОГЕОЦЕНОЗЫ ПЕЧОРСКОГО МЕРИДИАНА: ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, БИОПРОДУКЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

К. С. БОБКОВА, В. В. ТУЖИЛКИНА, Э. П. ГАЛЕНКО, А. В. МАНОВ, И. Н. КУТЯВИН

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

АННОТАЦИЯ

Приведены результаты многолетних стационарных исследований разнообразия и структуры хвойных сообществ на территории бассейна р. Печоры. Рассматриваются зональные экотопические закономерности продукционного процесса в основных типах еловых и сосновых фитоценозов в зависимости от экологических факторов.

Суровые климатические условия, бедные лесные почвы, своеобразный гидротермический режим обусловливают экономическую целесообразность лесовыращивания на территории Печорского бассейна. Леса этого региона оказывают глобальное влияние на климат Северного полушария. Покрытая лесом площадь бассейна Печоры составляет порядка 17 млн га и располагается в притундровой зоне, в северной и средней подзонах тайги. Хвойные занимают 85 %, лиственные — 15 %. Доминируют еловые сообщества. Леса представлены в основном старовозрастными древостоями: хвойных — 80 %, лиственных — 44 % лесопокрытой площади. Потенциальные ресурсы древесины составляют 1345 млн $м^3$. Запасы древесины, предназначенные для рубок, равны 686 млн $м^3$, из них 82 % концентрируется в старовозрастных насаждениях. В настоящее время почти вся территория вовлечена в промышленное освоение. Несмотря на интенсивную эксплуатацию лесных массивов, в данном регионе сохранились значительные площади первичных старовозрастных лесных насаждений.

В Институте биологии Коми научного центра УрО РАН более 50 лет проводятся комплексные стационарные исследования лесных биогеоценозов в подзонах северной и средней тайги. Разрабатывается теория биоразнообразия, биопродукционного процесса, обмена веществ и энергии в хвойных и лиственно-хвойных экосистемах. Теоретической базой исследований является системный подход, в основе которого лежит изучение структурно-функциональной организации и динамики экосистем.

Еловые леса, которые занимают более половины лесопокрытой площади, представлены типами зеленомошной и долгомошной группы, сосновые, занимающие пятую часть лесопокрытой площади, — зеленомошной и сфагновой группы (табл. 1).

Таблица 1. Распределение лесопокрытой площади по группам типов леса, %

Порода	Северная тайга				Средняя тайга				
	лишайниковые	зеленомошные	долгомошные	сфагновые	лишайниковые	зеленомошные	травяные	долгомошные	сфагновые
Сосна	20.5	33.8	8.4	37.3	13.9	47.6	-	12.2	26.3
Ель	0.3	49.0	34.5	16.2	0.2	53.5	4.8	30.8	10.7
Кедр	1.0	16.1	61.1	21.8	1.1	13.9	-	54.0	31.0
Лиственница	1.2	84.4	14.2	0.2	-	75.3	-	24.8	-
Пихта	-	100.0	-	-	69.0	29.3	-	0.9	0.8
Береза	0.8	64.5	26.3	8.4	0.4	79.7	1.8	14.0	4.1
Осина	-	99.5	0.5	-	-	99.5	0.4	0.1	-

Фитоценозы хвойных лесов европейского северо-востока лесной зоны сформированы в основном бореальными видами растений: 8—10 древесных, 15—19 травяно-кустарничковых и 5—8 мхов. Древостои этих сообществ невысокой продуктивности. Для них характерна небольшая полнота (0.4—0.8) и IV, V, Va (редко III) классы бонитета. В еловых и сосновых насаждениях в зависимости от типа леса к спелому возрасту накапливается в притундровой зоне от 30 до 90, в подзоне северной тайги — от 50 до 180, средней — от 126 до 269 т $га^{-1}$ органической массы. Первичная нетто-продукция (NPP) в них

составляет 1.5—2.8, 2.9—7.8, 2.0—9.8 т га$^{-1}$ в год соответственно по зонам. Количество углерода, ежегодно депонируемого насаждениями разных типов, варьирует от 0.9 до 5.2 т га$^{-1}$. Годичная продукция в единицах энергии изменяется от 30 × 10^9 до 205 × 10^9 Дж га$^{-1}$, КПД использования ФАР на формирование фитомассы в вегетационный период — от 0.3 до 1.9 % [2, 3, 5, 6, 9, 10]. Вторичные лиственно-хвойные фитоценозы наибольшей биологической продуктивности достигают к 40—50-летнему возрасту.

Установлено, что в хвойных экосистемах бореальной структуры в течение вегетационного периода световой режим внутри фитоценоза в основном благоприятный для развития растений [1, 4]. Низкая интенсивность продукционного процесса в них определяется дефицитом тепла и коротким периодом биологической активности. Ведущими внутризональными факторами, определяющими структуру и накопление органической массы хвойных сообществ, являются почвенно-экологические. В большинстве типов леса создаются крайне жесткие экологические условия в подземной части фитоценозов. Гидротермические условия обусловливают жизнедеятельность корней в пределах верхней (0—30 см) толщи почвы.

Несмотря на неблагоприятные экологические условия, еловые и сосновые леса представляют саморегулирующиеся довольно устойчивые экологические системы. Длительному существованию их здесь способствует приспособленность ели и сосны естественных популяций к экстремальным условиям. Это выражается как в структурной организации, так и в функционировании фитоценозов [7, 8]. Из этих свойств следует отметить формирование древостоев разновозрастной структуры, участие в составе хвойных древостоев лиственных пород, увеличение по мере продвижения на Север доли участия в продукции органической массы синузий кустарничков и мхов, уменьшение отношения массы надземных к подземным частям сообществ, смещение максимума листовой поверхности в нижнюю часть кроны, увеличение продолжительности жизни хвои и сосущих корней [2, 3]. Приспособленность популяций к условиям холода определяется относительно высокой физиологической активностью вегетативных органов ели и сосны при низких положительных температурах. Корни у данных древесных растений существуют в облигатном взаимодействии с эктомикоризными грибами, что проявляется в образовании микориз на корнях, в которых трансформируется более 90 % сосущих корней. Всасывающая часть корней способна забирать питательные вещества из подстилки на ранних стадиях разложения растительных остатков. Продуктивность фитоценоза определяется как интенсивностью поглощения CO_2 за единицу времени, так и его длительностью. Установлено, что летом в дни с переменной облачностью среднесуточная интенсивность видимого фотосинтеза за час в расчете на 1 г сухой массы у ели составляет 0.87, сосны — 2.0, лиственницы — 4.72, березы — 8.85 мг CO_2 [11]. В пасмурные дни растения поглощают углекислый газ в процессе фотосинтеза в 1.3 раза меньше. Летом в период белых ночей в условиях северной тайги фотосинтез у хвойных идет почти круглосуточно, а в средней тайге — 17—20 часов, что компенсирует короткий период вегетации на Севере.

В жизнедеятельности лесных экосистем Севера своеобразную и важную роль выполняет лесная подстилка, которая в зависимости от типа леса депонирует от 15 до 75 т га$^{-1}$ органической массы. В ней аккумулируются довольно большие запасы энергии — от 0.5 10^9 до 1.5 10^9 кДж га$^{-1}$ и питательных веществ — азота от 440 до 2400, зольных элементов — от 300 до 1600 кг га$^{-1}$, что в несколько раз превышает ежегодный вынос химических элементов на формирование прироста фитомассы. В этом горизонте почвы северных лесов концентрируется основная масса (более 80 %) физиологически активных корней. Следовательно, обмен веществ между почвой и фитоценозом осуществляется в основном в органогенном горизонте. Количество минеральных элементов, обусловливающих формирование годичной продукции хвойных фитоценозов, составляет 120—200 кг га$^{-1}$. Для формирования нетто-продукции характерен азотно-калиевый режим потребления. Ельники и сосняки северной и средней тайги относятся к азотно-бореальному классу типов и объединяются в кальциево-азотные, низкозольные, малопродуктивные, сильно заторможенные натриево-кальциевые группы круговорота веществ.

Приведенные выше закономерности функционирования и адаптивные признаки хвойных экосистем Севера в определенной мере обеспечивают их длительное развитие, что необходимо учитывать при ведении хозяйства в этих лесах.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Биопродукционный* процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука, 2001. 278 с.
2. *Бобкова К. С.* Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.
3. *Бобкова К. С., Кузнецов М. А., Манов А. В., Галенко Э. П., Тужилкина В. В.* Фитомасса древостоев ельников чернично-сфагновых на болотно-подзолистых почвах европейского Северо-Востока // Лесной журнал. 2010. № 1. С. 20—27.
4. *Галенко Э. П.* Радиационный режим в заболоченном старовозрастном ельнике подзоны средней тайги // Лесоведение. 2010. № 5. С. 20—30.

5. *Забоева И. В.* Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, 1975. 344 с.
6. *Коренные* еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб: Наука, 2006. 337 с.
7. *Кутявин И. Н.* Строение древостоев и состояние подроста старовозрастных сосняков в предгорьях Урала (бассейн верхней Печоры) // Лесоведение. 2013. № 1. С. 27—36.
8. *Манов А. В.* Строение древостоев притундровых ельников европейского Северо-Востока // ИВУЗ. Лесной журнал. 2008. № 5. С. 43—50.
9. *Надуткин В. Д., Модянов А. Н.* Вопросы экологии сосняков Севера // Тр. Коми фил. АН СССР, № 24. Сыктывкар, 1972. С.70—80 .
10. *Предтундровые* леса. ВО Агропромиздат, 1987. 169 с.
11. *Тужилкина В. В.* Углекислотный газообмен фотосинтетического аппарата древесных растений в спелом еловом фитоценозе северной тайги // Экология. 2006. № 2. С. 95—101.

***

УДК 631.4

ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЛЕСА И ПОЧВЫ В МНОГОЛЕТНЕМ ЭКСПЕРИМЕНТЕ С ОСНОВНЫМИ ЛЕСООБРАЗУЮЩИМИ ПОРОДАМИ СИБИРИ

Э. Ф. ВЕДРОВА[1], Л. С. ШУГАЛЕЙ[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Красноярский государственный аграрный университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Основным результатом 40-летнего взаимодействия компонентов формирующейся системы лес ↔ почва в культурах всех лесообразующих пород является выраженная в разной степени аккумуляция органического вещества в форме растительного материала лесной подстилки и продуктов ее гумификации.

Обширные и разносторонние сведения, накопленные в материалах сопряженного исследования леса и почвы, позволяют в общем виде охарактеризовать взаимосвязь и взаимообусловленность лесорастительного и почвообразовательного процессов. Однако многократная смена древостоев за время жизни почвы, отсутствие синхронности в развитии лесо- и почвообразовательных процессов приводит к тому, что, исследуя взаимодействие леса и почвы, свойства последней рассматривают обычно как результат исторического развития, с нулевым отсчетом от момента образования почвы.

Многолетний эксперимент с шестью основными лесообразующими породами Сибири был заложен по инициативе Н. В. Орловского, доктора сельскохозяйственных наук, профессора, заведующего лабораторией лесного почвоведения Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО РАН СССР. Целью его явилась оценка направленности и скорости обменных процессов в формирующейся системе лес ↔ почва, исходно функционирующей в условиях единого экологического фона.

На выбранном для опыта участке вблизи поселка Памяти 13 Борцов Емельяновского района Красноярского края с целью выравнивания мощности гумусового слоя гумусовый горизонт почвы снимался и складировался в бурты. Минеральная толща рыхлилась до 70 см, после чего на нее равномерно раскладывался гумусовый слой. Опытный участок (площадь — 1.7 га) был разбит на делянки 10 × 10 м^2. Перед посадкой культур были изучены основные физические, физико-химические, химические и биохимические свойства каждой из делянок агросерой плантажированной почвы опытного участка и прилегающих к нему почв естественных древостоев. Агросерая плантажированная почва отличалась в основном строением верхней 60-сантиметровой толщи, подвергнутой обработке. Культуры кедра *(Pinus sibirica)*, ели *(Picea obovata)*, лиственницы *(Larix sibirica)*, сосны *(Pinus sylvestris)*, березы *(Betula fruticosa)* и осины (*Populus tremula)* были высажены в 1971—1972 гг. 2—3-летними саженцами. Поскольку исследуемые культуры формируются в одинаковых экологических условиях, все различия в почвенной системе в процессе их формирования будут обусловлены влиянием древесного полога разного породного состава и сопутствующего напочвенного покрова.

Исследования, проведенные в ходе эксперимента за период от посадки до 25-летнего возраста культур, позволили получить оценки комплекса параметров, характеризующих начальный этап мониторинга взаимодействия в системе лес ↔ почва. К настоящему времени культуры достигли 40-летнего возраста, имеют I—II класс бонитета. Если в 25-летнем возрасте они характеризовались как мертвопокровные, то сейчас по состоянию напочвенного покрова культуры кедра, сосны, лиственницы можно отнести к типу мертвопокровные, ельник — к типу зеленомошный, а осинник и березняк – к типу разнотравные (описание к. б. н. Л. В. Кривобокова).

Сплошной покров подстилки в культурах сформировался к моменту смыкания крон (в среднем за 13—15-летний период). Основным источником ее формирования служит древесный опад. В настоящее

время масса подстилки в культурах хвойных пород в 2—3 раза превышает таковую в березняке и осиннике (табл. 1).

Таблица 1. Запасы подстилки, г $м^{-2}$

Подгоризонты	Лесообразующая порода					
подстилки	кедр	сосна	лиственница	ель	береза	осина
L	438 ± 64	1521 ± 167	1161 ± 183	705 ± 101	437 ± 35	573 ± 51
F	2795 ± 192	1694 ± 242	1319 ± 208	2708 ± 189	661 ± 71	439 ± 46
H	135 ± 24	242 ± 41	158 ± 34	297 ± 44	83 ± 10	112 ± 16
Всего	3368 ± 239	3457 ± 219	2638 ± 295	3709 ± 288	1180 ± 100	1124 ± 76

Преобладающим в подстилке всех пород является подгоризонт ферментации. Масса этого слоя, наиболее трансформированная процессами разложения, под хвойными, в особенности под елью, густо переплетена грибным мицелием. Почти полностью разложившаяся растительная масса подгоризонта гумификации не превышает 10 % общего запаса подстилок во всех насаждениях с минимумом под кедром (4 % массы). Морфологически хорошо сохранившиеся растительные остатки слоя L подстилки под сосной и елью эквивалентны трех-, под лиственницей — двухлетнему опаду, под кедром составляют 70 % от массы годичного опада. В целом запасы подстилки под лиственницей, кедром, сосной превышают массу годичного опада в 5—7, а под елью — почти в 17 раз. В березняке и осиннике по средним учетам в течение 2 лет это превышение составляет 4.5 и 3 раза.

Максимальным снижением массы в годичном цикле разложения характеризуется подстилка древесных видов, ежегодно сбрасывающих листву: 24, 20 и 18 % соответственно для лиственницы, осины и березы. В насаждениях хвойных разлагающаяся в течение года масса растительного вещества уменьшается под кедром и сосной на 6 и 8 %, под елью — лишь на 3 %. В углеродном эквиваленте снижение запаса органического вещества при разложении опада-подстилки составило в культурах листопадных видов 22—30 %, хвойных — от 4 (в ельнике) до 10 %.

Продукты разложения, частично растворяясь в атмосферных осадках, передвигаются с ними в почву. В течение года в подстилочных растворах хвойных пород (кроме лиственницы) четко отмечается два пика концентрации водорастворимого углерода (С) — первые две декады августа и середина сентября. Максимальной концентрацией характеризуются растворы из-под подстилки кедра (рис. 1).

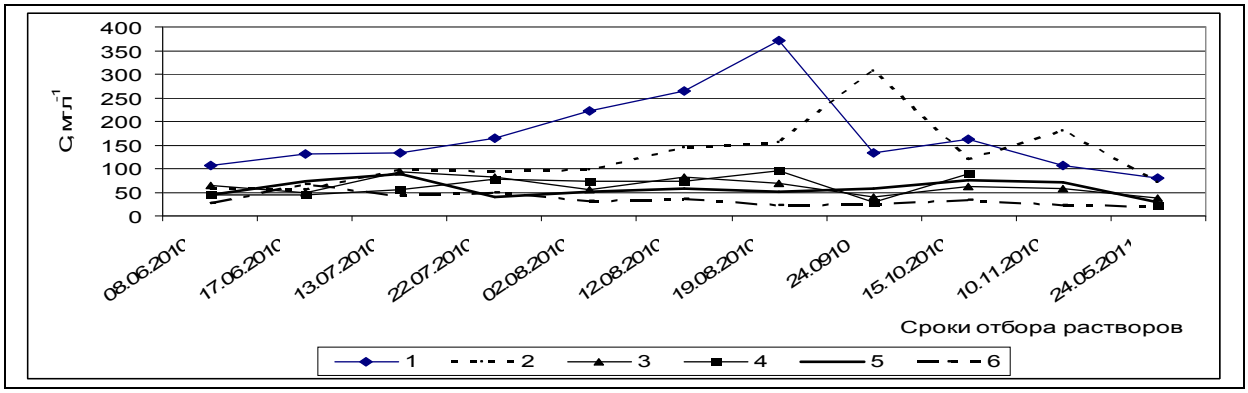


Рисунок 1. Динамика концентрации углерода в лизиметрических растворах из подстилки 40-летних культур: 1 — кедра, 2 — сосны, 3 — лиственницы, 4 — ели, 5 — осины, 6 — березы

Для подстилки лесообразователей, ежегодно сбрасывающих листву, отмечен несколько иной характер выноса С при разложении. Первый максимальный пик выноса приходится на первую половину июля, второй и третий совпадают с таковыми для подстилки на участках кедра, сосны и ели. В этой группе наиболее концентрированные растворы фильтруются из-под лиственничной подстилки, что в первую очередь связано со значительно более высокими ее запасами по сравнению с осинником и березняком. Первые два пика обусловлены вымыванием осадками продуктов летнего разложения, третий — позднеосенний — всплеском биотрансформации свежеопадающих хвои и листьев.

Основная часть годового поступления водорастворимого С (50 %) под кедром, сосной и елью приходится на период с третьей декады июля по третью декаду сентября. Под лиственницей, березой и осиной водорастворимые органические продукты в равной доле распределены между «летним» и «летне-осенним» периодами. На позднеосенний период (до 10 ноября) в культурах приходится от 7 до 12 %, вынос с талыми водами в культурах разных пород составляет от 9 до 24 % годового количества.

Суммарный вынос водорастворимых органических продуктов относительно годового высвобождения углерода при разложении растительного материала на участках хвойных видов

изменялся от 1.3 (лиственница) до 7 % (сосна), в березняке и осиннике составлял соответственно 4.9 и 2.6 %.

Интенсивность высвобождения азота при разложении отстает от потерь углерода, что связано, по-видимому, с ассимиляцией микроорганизмами, включением большей части органических соединений азота разлагающегося материала в новую клеточную биомассу и, как следствие, снижением поступления азота в атмосферу или почвенный раствор после гибели клеток. По сравнению с количеством азота, который высвобождается при разложении, вынос с подстилочными растворами значительно различается: от 7 % в лиственничнике до 30—83 % в культурах остальных пород.

Высвобождение одноименных минеральных элементов при разложении зависит от формы их присутствия в разлагающемся материале и в меньшей степени — от запаса в подстилке.

Фильтрующиеся из подстилки растворы представляют собой первое, с чем взаимодействует прилегающая к ней часть минеральной толщи почвы. В осиннике и ельнике в почву поступают сильно минерализованные растворы с низким соотношением С : ∑ЗЭ = 1,5. В течение года они характеризуются близкой к нейтральной реакцией, переходящей в слабощелочную (pH 7,6—7,8) в осенние сроки наблюдения.

Щелочность этих растворов, обусловленная присутствием бикарбонатов, в 2—4 раза выше, чем в растворах других культур. Наиболее ненасыщенные органические продукты характерны для подстилочных растворов кедра, сосны и лиственницы (С : ∑ЗЭ = 6). Их pH в течение года изменяется в слабо-среднекислом интервале. Сопоставление кислотности растворов (по pH) с соотношением содержания в них кальция и углерода (в м-экв) показало тесную положительную связь.

Зафиксированное перед посадкой культур значение pH для верхней части (0—20 см) почвенного субстрата изменялось в пределах 6.1—6.4. Спустя 40 лет почти во всех культурах этот слой характеризуется слабокислой реакцией (pH_{H2O} 5,0—5,68). Подкисление почвы, в особенности верхних 10 см, отчетливо проявляется только в ельнике: pH_{H2O} составляет 4,7—4,8, pH_{KCl} — 3,8—3,9 (рис. 2).

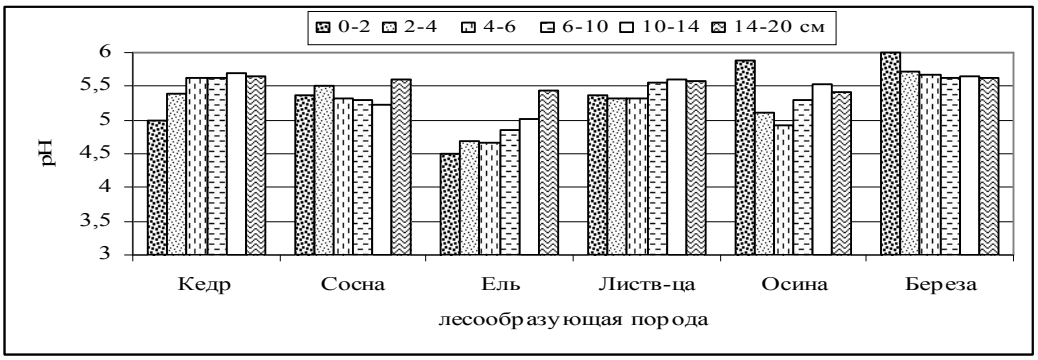


Рисунок 2. Актуальная кислотность почвы в 40-летних культурах

За 40 лет в верхних 20 см почвы произошло изменение плотности и концентрации $С_{ГУМ}$, в разной степени выраженное в насаждениях разных пород. Запасы гумуса в этом слое во всех культурах увеличились. В сосняке и кедровнике прирост составил 9 и 12 % соответственно, в лиственничнике — 18, в ельнике — 44 %, в осиннике и березняке — 4 и 16 % соответственно. В целом за период 40-летнего взаимодействия компонентов формирующейся системы лес ↔ почва в культурах всех лесообразующих пород произошла выраженная в разной степени аккумуляция органического вещества (ОВ) в форме растительного материала лесной подстилки и продуктов ее гумификации (рис. 3).

Максимальная прибавка ОВ относительно исходных запасов отмечается в ельнике. В культурах кедра, сосны и осины она на 70—80 % обусловлена сформировавшейся подстилкой, в лиственничнике, ельнике и березняке на 50—66 % — аккумуляцией углерода в гумусе почвы. Только в ельнике запасы гумуса достигли уровня исходной ненарушенной темно-серой почвы участка, на котором заложен эксперимент. Специфичность влияния лесообразующей породы на прилегающий к подстилке слой почвы отмечена в ельнике и сосняке. В ельнике отчетливо выражено подкисление почвы в слое 0—10 см, в сосняке на глубине от 5 до 10 см обозначился слой элювиирования гумусовых веществ с последующим накоплением в нижележащем слое 10—20 см.

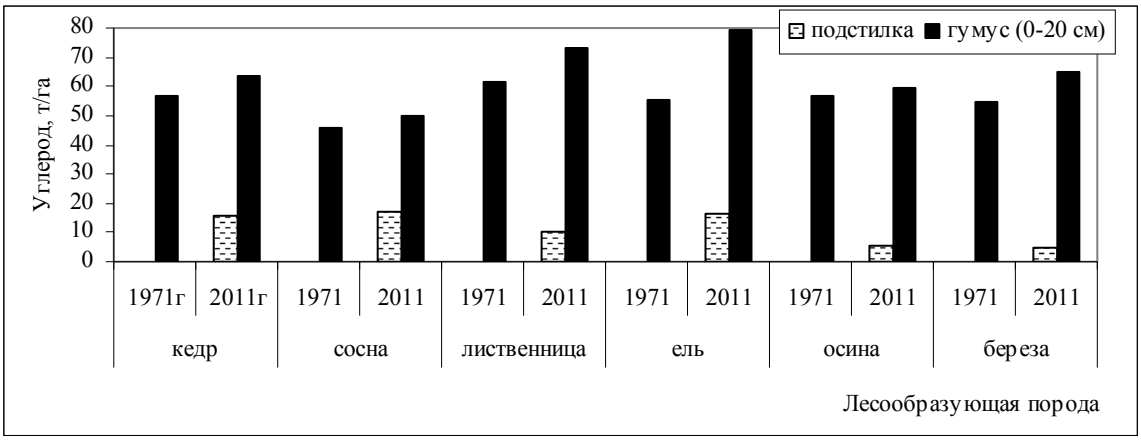


Рисунок 3. Изменение запаса органического вещества почвы за период 1971—2011 гг.

***

УДК 630-581.412

ВРЕМЕНА ЖИЗНИ ВЕТВЕЙ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗЕЛЕНОЙ БИОМАССЫ ПО ВЫСОТЕ ДЕРЕВА

В. В. ГАЛИЦКИЙ

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия

АННОТАЦИЯ

Секционная модель динамики зеленой биомассы *регулярных* ветвей дерева была параметризована по опубликованным натурным данным о времени жизни ветвей всех порядков ели обыкновенной. Получено хорошее согласие модельных и натурных данных *только* при дополнении этой модели имитационными субмоделями известных эффектов — начального торможения роста и межмутовочных ветвей.

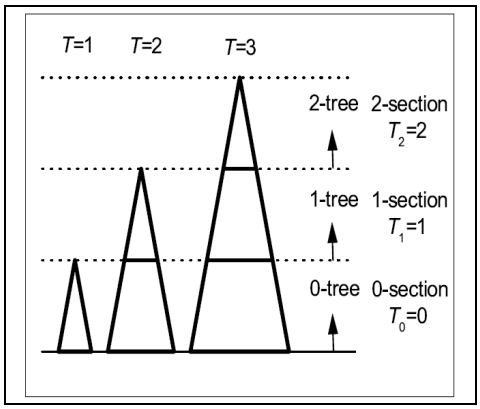


Рисунок 1. Виртуальные деревья и порождаемые ими секции

Модель системы регулярных ветвей дерева. В [2] была представ-лена секционная структура дерева и секционная модель динамики его биомассы (рис. 1). Модель, основанная на представлении о вирту-альном дереве и секции как разности двух виртуальных деревьев, позволяет по двум зависимостям от возраста — зеленой биомассы и высоты реального дерева — получить динамику распределения биомассы по высоте дерева. На примере ели секцию можно отождествить с междоузлием (часть ствола) и соответствующей мутовкой из пяти скелетных 1-ветвей. Эта модель была расширена [3] для описания динамики биомассы и времен жизни j-ветвей высших порядков ели обыкновенной, которые состоят из образуемых виртуальными ветвями секций с двумя регулярными ветвями каждая.

Биомассу ${}^{j}b_i$ k-секции ветви j-го порядка мутовки i-секции дерева можно записать как

$${}^{j}b_i(T - T_i - (j + k)\Delta T) = {}^{j}br_i(T - T_i - (j + k)\Delta T) - {}^{j}br_i(T - T_i - (j + k + 1)\Delta T), \quad (1)$$

где в правой части представлена разность биомасс ${}^{j}br_i$ смежных *виртуальных* k- и $(k + 1)$-ветвей j-ветви i-секции дерева. Тогда динамику биомассы ${}^{j+1}br_i$ ветви порядка $j + 1$, являющейся частью мутовки k-секции j-ветви, можно представить в виде рекуррентного выражения

$${}^{j+1}br_i(T - T_i - (j + k + 1)\Delta T) = ({}^{j}b_i(T - T_i - (j + k)\Delta T) - {}^{j}bi_i(T - T_i - (j + k)\Delta T)) / 2. \quad (2)$$

Динамика зеленой биомассы реального дерева представляет собой монотонно растущую функцию с насыщением (σ-функция) [2]. Поэтому из (1) следует, что динамика биомассы секции дерева описывается колоколообразной положительной функцией, как и динамика скелетных ветвей (1-го порядка) этой секции, которые, однако, при некоторой межмутовочной биомассе ${}^{j}bi_i$ в (2) могут отмирать (см. ниже). Ветви 2-го и следующих порядков, согласно (2), в принципе, имеют, в отличие от 1-ветвей, конечное время жизни, и соответственно возможный максимальный порядок ветвей невелик.

Приложение к ели европейской. Описанная модель системы *регулярных* ветвей дерева была

применена к натурным данным для ели европейской *Picea abies* (L.) Karst. Из [7]: 1) максимальный порядок ветвей — 4; два набора собственных длительностей $t_{D,j}$ ([год]) жизни от скелетных (1-го порядка) 1-ветвей до 4-ветвей — (31, 15, 11, 7) и (26, 12, 8, 5). Использовались зависимости: изометрическая [5] для высоты дерева $H_{\rm plt}$ и аллометрическая [2] для максимальной биомассы $B_{m,i}$ виртуального i-дерева, зависящей от высоты H_i его появления

$$H_{\rm plt}(T) = H_{\rm m}\,{\rm th}(T/A_1),\ B_i(T) = B_{{\rm m},i}(H(T)/H_{\rm m})^{\mu},\ B_{{\rm m},i} = B_{\rm m}(1 - H_i/H_{\rm m})^{r}. \quad (3)$$

Поиск (с применением алгоритма **SA** [8]) значений в пространстве параметров (A_1, r, μ) описанной выше модели показал, что модель *регулярной* системы ветвей дерева не только не позволяет получить в соответствующих диапазонах параметров ни одного значения $t_{D,j}$, близкого к требуемым, но не показывает существования ветвей порядка выше первого. Модель была дополнена двумя субмоделями, которые учитывают известные ростовые и морфологические особенности ели обыкновенной.

Начальное торможение роста. Для ели характерен весьма медленный рост до 10—15 лет [4], обычно начинающийся под березовым пологом, т. е. в довольно густом травяном покрове. Эта особенность учитывается добавлением в выражение (3) для $H_{\rm plt}(T)$ множителя $k_w(T)$

$$H(T) = H_{\rm plt}(T)\,k_w(T),\ k_w(T) = {\rm th}^{w}(T/\tau_w), \quad (4)$$

где w и τ_w — дополнительные параметры модели.

Межмутовочные ветви. Эти ветви появляются на междоузлиях ели при внезапном увеличении освещенности [6, 10], приводящем к увеличению $B_{\rm m}$ в (3). Регулярные ветви возникают из пазушных почек, закладываемых в сезон, предшествующий появлению ветвей. Свойства ветвей (т. е. величина $B_{\rm m}$ в (3)) жестко заданы условиями этого сезона и соответствуют условиям на момент закладки почек. При улучшении условий (т. е. увеличении $B_{\rm m}$) для сохранения «гармонии» с транспортом ассимилятов регулярные ветви должны бы изменить свои свойства, чего они сделать не могут. В отличие от регулярных, межмутовочные ветви образуются из адвентивных почек. Модель (1)—(2) при учете этих почек подсказывает возможный способ решения этой проблемы, объясняющий также и функцию «межмутовочных» ветвей — они выступают в роли киллера ветвей, не способных реагировать на улучшение освещенности, и обеспечивают таким образом нормальное функционирование флоэмы.

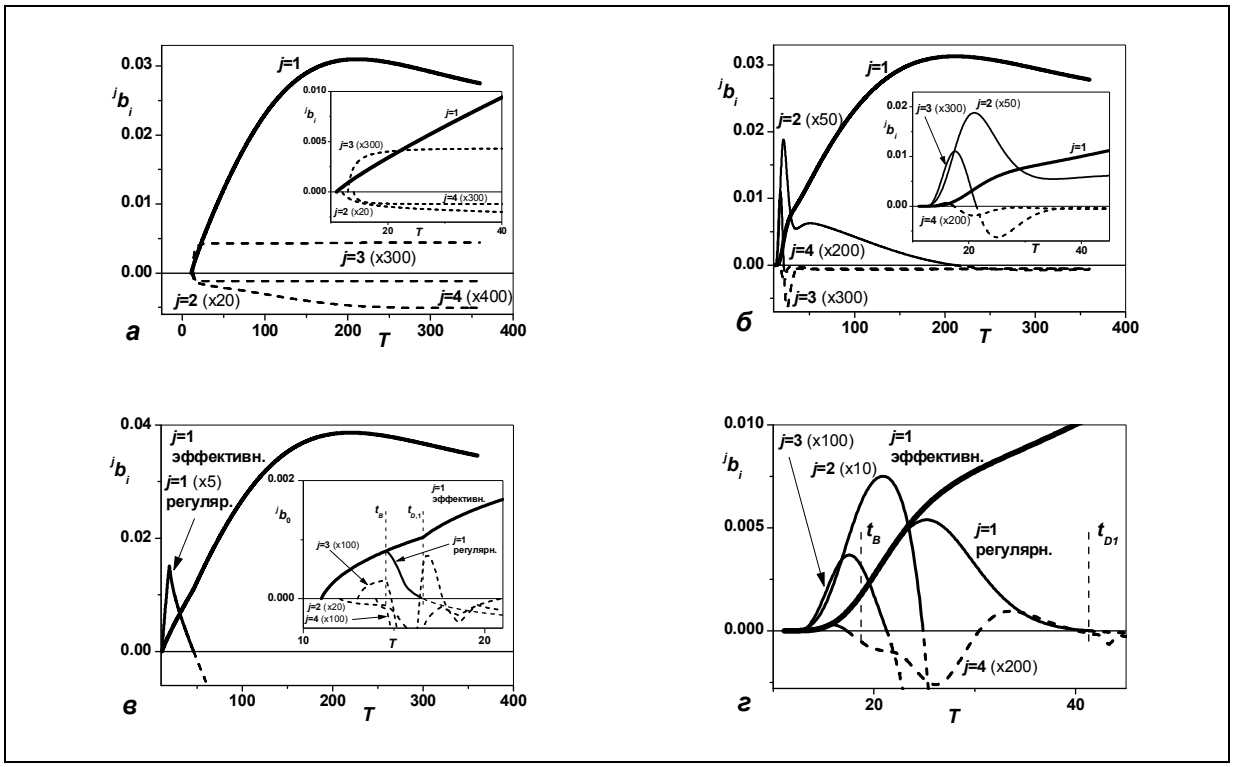


Рисунок 2. Динамика биомассы j-ветвей модели ели (набор данных (31, 15, 11, 7)) при последовательном усложнении модели; штриховые линии — фиктивные продолжения кривых. В скобках указаны масштабирующие множители для отдельных кривых. На врезках начальные участки динамики: *а* — только регулярные ветви, параметры модели — A_1, r, μ; *б* — дополнение модели регулярных ветвей модельной имитацией начального торможения роста дерева, параметры — t_w, w; *в* — дополнение модели регулярной биомассы только межмутовочными ветвями, появляющимися в момент t_B, параметры — t_B, β; *г* — модель регулярных ветвей с учетом торможения начального роста и межмутовочных ветвей. Показана *эффективная* (совместная) динамика регулярной и межмутовочной биомасс (жирная линия). После отмирания регулярных ветвей ($t_{D,1}$) динамика продолжается новыми межмутовочными

Как можно видеть из выражения (2), межмутовочную биомассу представляет член ${}^{j}bi_i$. Субмодель реализована как 1-ветвь, аналогичная регулярной ветви с биомассой $B'_{\mathrm{m}} = \beta B_{\mathrm{m}}$ и появляющаяся через интервал t_B после появления i-секции ствола (β и t_B — дополнительные параметры). В работе [6] отмечено, что отмирание регулярных ветвей и рост межмутовочных происходят одновременно.

Результаты. На рис. 2 приведена динамика биомассы j-ветвей ели для вариантов модели: 2 *а* — только регулярная, 2 *б* — дополнение начальным торможением роста, 2 *в* — дополнение межмутовочными ветвями, 2 *г* — полная модель (i = 10). Полученные для модели 2 *г* значения времен отмирания j-ветвей весьма близки к натурным данным. Включение только одной из двух субмоделей не дает удовлетворительных результатов.

Таблица 1. Найденные для двух наборов натурных данных [7] параметры полной модели (рис. 2 *г*) веточной структуры ели, секция i = 10

Набор $t_{D,j}$	A_1	r	μ	τ_w	w	t_B	B
(31, 15, 11, 7)	219.06	0.66487	1.8303	8.9940	2.6372	8.7005	1.2351
(26, 12, 8, 5)	344.58	1.1197	1.8606	5.3834	3.0208	7.5074	1.3265

На рис. 3 представлена динамика распределения биомассы по высоте ели при найденных параметрах для двух упомянутых выше наборов натурных значений $t_{D,j}$, штриховые линии — без добавления субмоделей (T = 20, 30, 50, 100, 200). Из семи параметров полной модели следует выделить два — μ и r (см. (3)), которые определяют форму распределения биомассы по высоте дерева. Для двух наборов значений $t_{D,j}$ ели поиск дал весьма близкие значения μ и различающиеся почти в 2 раза значения r (табл. 1). Сравнение рисунков 3 *а* и 3 *б* позволяет заключить, что μ может рассматриваться как параметр «вида», а r — «сорта».

Избыток ассимилятов инициирует придаточные почки? Результаты моделирования системы ветвей вместе с результатами моделирования дальнего транспорта ассимилятов [1] позволяют предположить, что пробуждение адвентивных почек, дающих начало межмутовочным ветвям, инициируется повышением давления ассимилятов во флоэмной системе дерева при увеличении интенсивности освещенности и невозможности адекватного увеличения пропускной способности регулярной флоэмы. О подобной ситуации свидетельствуют также данные эксперимента по декапитации ветвей реликтового вида *Wollemia nobilis* (Araucariaceae), не имеющего в норме межмутовочных ветвей — пазушные почки и затем побеги появлялись среди группы клеток коры, обогащенных крахмалом [11].

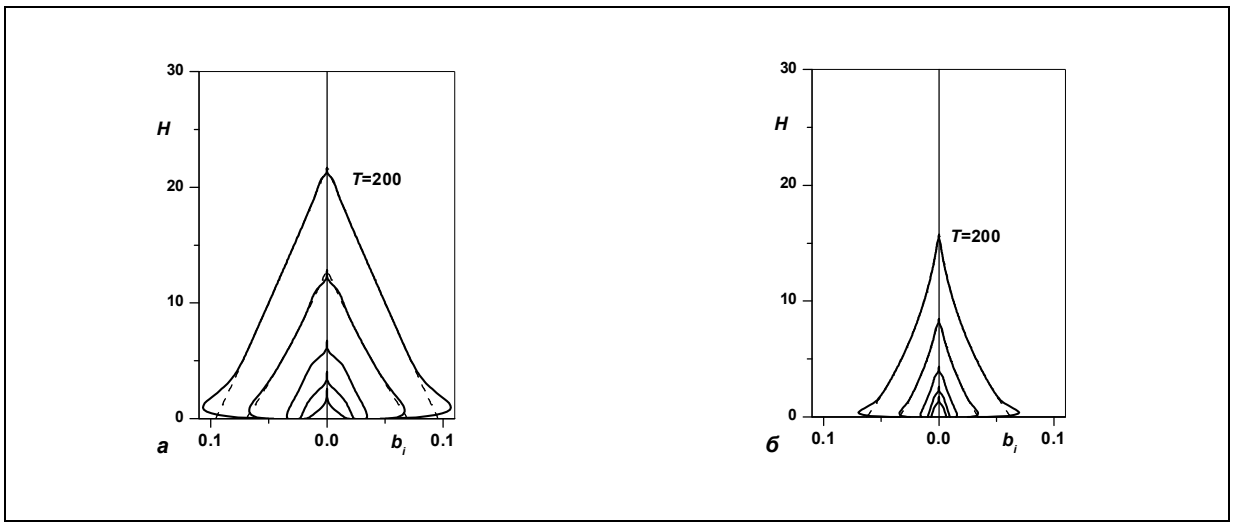


Рисунок 3. Динамика распределения зеленой биомассы по высоте дерева для двух наборов натурных данных, параметры модели для которых приведены в табл. 1

О натурных данных для $t_{D,j}$. Анализ модели системы ветвей дерева и ее приложение к натурным данным о продолжительности жизни ветвей всех j-порядков ели обыкновенной [7] приводит к заключению, что такие данные могут в компактной форме фактически описывать морфологию кроны дерева в динамике и оказаться весьма полезными для решения достаточно широкого круга задач морфологии растений и других разделов ботаники и физиологии деревьев — от классификационных задач и до происхождения растений [9]. По-видимому, не менее существенно, что определение собственно этих натурных данных не требует значительных затрат труда и времени, по крайней мере, при точности оценки величин $t_{D,j}$ — не чаще одного года, но и в противном случае оно может делаться не

в полевых условиях. Можно заметить, что использованные нами данные из статьи [7], по-видимому, были побочным результатом исследования и не были отмечены в ее аннотации. Поиск аналогичных данных показывает, что работа [7] на сегодня является в этом смысле уникальной.

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 06-04-49366. Вычислительные ресурсы предоставлены межведомственным суперкомпьютерным центром РАН.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Галицкий В. В.* Модельный анализ динамики дальнего транспорта ассимилятов свободно растущего дерева // Мат. биол. и биоинформатика. 2009. 4 (1): 1—20.
2. *Галицкий В. В.* Секционная структура дерева. Модельный анализ вертикального распределения биомассы // Журнал общей биологии. 2010. 71 (1): 19—29.
3. *Галицкий В. В.* Динамика биомассы ветвей высших порядков дерева. Модельный анализ // Журнал общей биологии. 2012. 73 (6): 442—452.
4. *Казимиров Н. И.* Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971.
5. *Полетаев И. А.* О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах // Пробл. киберн. (16). М.: Наука, 1966. С. 175—177.
6. *Трескин П. П.* Закономерности морфогенеза скелетной части кроны взрослой ели // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973. С. 222—240.
7. *Цельникер Ю. Л.* Структура кроны ели // Лесоведение. 1994. (4): 35—44.
8. *Corana A., Marchesi M., Martini C., Ridella S.* Minimizing Multimodal Functions of Continuous Variables with the ‘Simula-ted Annealing Algorithm’ // ACM Trans. Math. Soft. 1987. 13 (3). P. 262—280.
9. *Galitskii V. V.* On the evolution of the tree form with the fractal parameter. URL: http://vixra.org/abs/1311.0105.
10. *Kramer P. J., Kozlowski T. T.* Physiology of woody plants. NY.: Acad. Press, 1979.
11. *Tomlinson P. B., Haggett B. A.* Partial shoot reiteration in *Wollemia nobilis* (Araucariaceae) does not arise from ‘axillary meristems’ // Ann. Bot. 2011. 107: 909—916.

***

УДК 582.475.4

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ КЕДРА СИБИРСКОГО

С. Н. ГОРОШКЕВИЧ, С. Н. ВЕЛИСЕВИЧ, О. В. ХУТОРНОЙ

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия

АННОТАЦИЯ

На границах области распространения кедр сибирский существует в необычных жизненных формах, которые сложно обозначить в рамках имеющихся классификаций. На основе оценки экологических форм этого вида, занимающих специализированные ниши на интразональных границах распространения, обосновывается необходимость усовершенствования существующей классификации жизненных форм и введения специальной категории для идентификации низкорослых древесных растений.

Кедр сибирский на большей части своего ареала произрастает в виде прямоствольного дерева с доминирующим ростом главной оси, однако на интразональных границах распространения, обусловленных недостатком тепла (верхняя граница леса в горах) и избытком влаги (сфагновые верховые болота), он образует другие формы роста. В высокогорье формируется непрерывный морфологический ряд, соответствующий изменению степени экстремальности среды: от кривоствольных и низкорослых деревьев до кустовидных и стелющихся морфологических вариантов [4, 2]. На примере экотона «субальпийские кедровники — высокогорная тундра» в Центральном Алтае нами установлено, что сильные ветры при незначительной толщине снежного покрова способствуют формированию многоствольных низкорослых деревьев [1]. При увеличении толщины снежного покрова и снижении скорости ветра формируются комбинированные кроны, состоящие из подснежной стелющейся и надснежной вертикальной части (рис. 1).

На верховых сфагновых болотах кедр сибирский может встречаться в рямовой форме с вертикальным стволом [3], а в условиях сильного обводнения приобретает кустовидный габитус [8], поскольку скорость нарастания сфагновой дернины сопоставима с темпами роста самого дерева [1]. По нашим данным, направленность морфогенеза деревьев этого вида на верховом участке болота обусловлена спецификой микрорельефа рямовых бугров, сформированных сфагновыми мхами различных видов, различающихся по морфологии и скорости роста. Древовидный габитус имели деревья, растущие в центральных частях бугров, где преобладает медленно растущий *Sphagnum fuscum*, кустовидный — вблизи топи по периферии рямовых бугров, где доминирует быстрорастущий *S. magellanicum* и где физико-механические свойства субстрата не позволяют формировать крупные

жизненные формы. Кустовидные экземпляры не похожи ни на одну из описанных ранее экологических форм этого вида. Большая часть кроны таких деревьев погружена в сфагновую дернину, и ее выживание целиком зависит от способности формировать придаточную корневую систему. Особенностями их морфогенеза являются резкое сокращение размеров осевых органов, снижение апикального доминирования и парциализация особей (рис. 2).

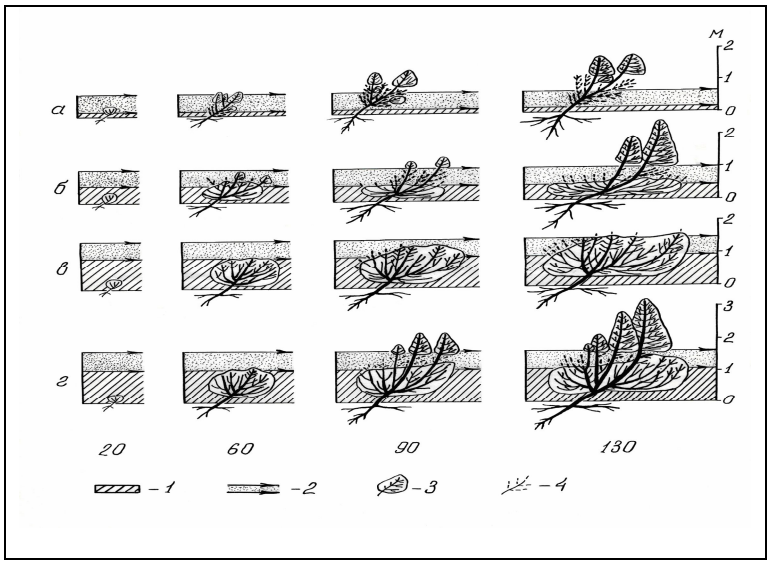


Рисунок 1. Последовательность формирования кроны кедра сибирского на верхней границе распространения в местообитаниях с различной толщиной снежного покрова и ветрового режима в зимнее время: а) минимальная высота снежного покрова (0—20 см) и сильный ветер (более 12 м/с), б) увеличенная высота снежного покрова (20—40 см) и сниженная скорость ветра (10 м/с), в) высоко расположенная зона метелевого переноса, максимальная высота снежного покрова (70—90 см) и минимальная скорость ветра (6 м/с), г) зимний режим с оптимальной высотой снега (60—80 см) и скоростью ветра (8 м/с); 1 — снежный покров, 2 — зона метелевого переноса, 3 — живые элементы кроны, 4 — мертвые элементы кроны. По оси абсцисс — возраст деревьев (годы), по оси ординат — высота (м)

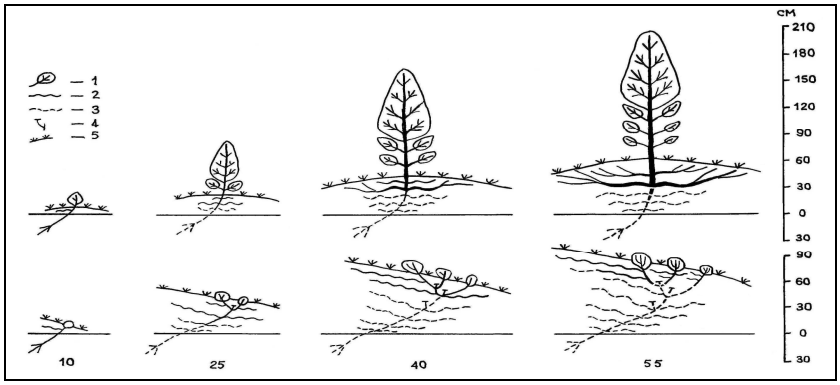


Рисунок 2. Морфогенез древовидной (верхний ряд) и кустовидной (нижний ряд) экологических форм кедра сибирского на рямовых буграх верхового сфагнового болота: 1 — живые элементы кроны, 2 — живые корни, 3 — отмершие корни, 4 — места перевершиниваний, 5 — поверхность рямового бугра. По оси абсцисс — возраст, лет; по оси ординат — высота деревьев, см

Таким образом, на границах области распространения кедр сибирский существует в необычных жизненных формах, которые представляется затруднительным корректно обозначить в рамках имеющихся классификаций. Чтобы объяснить этот тезис, необходим краткий экскурс в историю экобиоморфологии древесных растений. Ее основа, как и основа ботаники в целом, была заложена в III веке до н. э. Тефрастом [7], который разделил древесные растения на деревья (имеют один ствол) и кустарники (имеют много стволов от самой поверхности почвы). Наиболее употребительную до настоящего времени систему жизненных форм создал Ch. Raunkiaer [10] — основоположник современной экобиоморфологии. Его классификация основана на единственном, но самом важном признаке — положении почек возобновления по отношению к поверхности почвы в неблагоприятное (морозное и/или сухое) время года. В этой системе древесные растения представлены двумя жизненными формами: фанерофитами (почки располагаются в «открытой атмосфере») и хамефитами (почки располагаются в тонком приземном слое воздуха). К фанерофитам в этой классификации относятся деревья и кустарники, а к древесным хамефитам — кустарнички. В последующих публикациях Ch. Raunkiaer [11], используя все тот же принцип (положение почек по отношению к поверхности почвы), разделил фанерофиты по их высоте на 4 группы: мега- (более 30 м), мезо- (от 8 до 30 м), микро- (от 2 до 8 м) и нано- (менее 2 м). Мега- и мезофанерофиты считались деревьями, нанофанерофиты — кустарниками. Относительно микрофанерофитов единства среди исследователей не было: их относили то к деревьям, то к кустарникам.

В дальнейшем важнейшим направлением развития экобиоморфологии стало исследование морфогенеза систем ветвления. На этом этапе традиционное деление «раункиеровских» фанерофитов на деревья и кустарники получило научное содержание: кустарниками стали считать лишь растения с регулярной сменой скелетной основы, у которых вместо стареющих и отмирающих осей из «узла

кущения» регулярно формируются новые, молодые. Древесные растения, у которых это явление отсутствует и на всем протяжении онтогенеза сохраняется единственный, пусть даже совсем короткий, ствол, предложили считать деревьями. Наиболее полное выражение этот подход получил в трудах И. Г. Серебрякова [6].

Так сложилась современная система жизненных форм древесных растений, основанная на использовании двух главных признаков — высоты и типа морфогенеза (табл. 1).

Таблица 1. Современная система жизненных форм древесных растений

Высота растения (Ch. Raunkiaer)	Наличие или отсутствие смены скелетных осей (И. Г. Серебряков)	
	Есть смена осей	Нет смены осей
Прочие фанерофиты (выше 2 м)		**Дерево**
Нанофанерофиты (до 2 м)	**Кустарник**	
Хамефиты (0—30 см)	**Кустарничек**	

Как мы видим, в этой системе координат заполнено лишь три клетки из шести возможных. Между двумя признаками налицо очевидная связь: большинство невысоких растений развиваются через смену осей, большинство высокорослых такой смены не имеют. Эта связь довольно тесная, но отнюдь не функциональная, а корреляционная. Так зачем же оставлять пустыми клетки в приведенной выше таблице, если их можно заполнить, тем самым включив в классификацию не БОЛЬШИНСТВО, а ВСЕ древесные растения?

Высокорослые (до 20 м) растения с более или менее регулярной сменой скелетных осей в онтогенезе не являются редкостью. В умеренных широтах это многие виды *Padus, Sorbus, Acer, Syringa* и др. Их одинаково часто относят к кустарникам (например, G. E. Du Rietz: высокие и очень высокие кустарники) [9] или деревьям (А. Г. Крылов: низкие деревья или деревья второй — третьей величины) [5]. По нашему мнению, это жизненная форма, достаточно своеобразная для того, чтобы обозначить ее как мегакустарник и занять ею одну из пустых клеток нашей таблицы.

Низкорослые древесные растения, развивающиеся без сколько-нибудь выраженной смены скелетных осей в онтогенезе, также распространены довольно широко. Это с очевидностью показывает даже тот небольшой материал, который приведен в настоящей работе (рис. 1, 2). На границе распространения древесной растительности в горах есть места, где по климатическим причинам кедр никогда не вырастает выше 2 м и не преодолевает зону метелевого переноса снега. Такие же места обычны на верховых болотах. Здесь кедр не вырастает выше 2 м по почвенно-гидрологическим причинам. В обоих случаях кедр в течение всей своей довольно продолжительной жизни располагается в том ярусе экосистемы, где обычно располагаются кустарники. Он не становится от этого кустарником, ибо у него не происходит смены скелетных осей. На верховых болотах есть также места, где по почвенно-гидрологическим причинам кедр не вырастает выше 30 см (а иногда и выше мохового покрова), т. е. располагается в том ярусе экосистемы, где обычно располагаются кустарнички. Он не становится от этого кустарничком, ибо у него не происходит смены скелетных осей.

О существовании низкорослых древесных растений, развивающихся без сколько-нибудь выраженной смены скелетных осей в онтогенезе, науке известно давно. В большинстве публикаций, следуя за Теофрастом, их относят к кустарникам. После целого века интенсивных исследований по морфогенезу систем ветвления у древесных растений это вряд ли оправдано. G. E. Du Rietz [9] называл их деревьями: карликовыми (до 2 м) и пигмейными (до 30 см). Это также не вполне обосновано, ведь они лишь по морфогенезу похожи на деревья. По другим адаптивным признакам, а также по месту в экосистемах они неотличимы от кустарников и кустарничков соответственно. По нашему мнению, обе жизненные формы достаточно своеобразны для того, чтобы занять ими две оставшиеся пустые клетки нашей таблицы (табл. 1). Осталось лишь корректно их назвать.

Для относительно низкорослых древесных растений со сменой скелетных осей в русском научном языке используется термин, производный от названия таких же относительно высокорослых форм: кустарник → кустарничек. Мы полагаем, что и в случае с растениями без смены скелетных осей логично поступить аналогично, назвав ДЕРЕВЦЕМ форму, производную от дерева. Это тем более правомерно, поскольку подобный прецедент есть и в международном научном языке. A. P. De Candolle (1818) в своей «Regni Vegetabili Systema Naturae» выделил следующие жизненные формы древесных растений: plantae subfrutescentes (кустарнички), plantae frutescentes (кустарники), plantae arbusculiformes (деревца), plantae arborescentes (деревья). Получается, что новое — это всего лишь хорошо забытое старое: научному термину «деревце» без малого 200 лет.

В завершенном виде приведенная ранее система жизненных форм (табл. 1) у древесных растений может выглядеть так, как показано в табл. 2.

Таблица 2. Предлагаемая система жизненных форм

Высота растения	Наличие или отсутствие смены осей	
	Есть смена осей	Нет смены осей
Прочие фанерофиты (выше 2 м)	**Мегакустарник**	Дерево
Нанофанерофиты (до 2 м)	Кустарник	**Деревце**
Хамефиты (0—30 см)	Кустарничек	**Мини-деревце**

ЛИТЕРАТУРА

1. *Велисевич С. Н., Хуторной О. В., Горошкевич С. Н.* Морфогенез стелющихся и прямостоячих форм Pinus sibirica Du Tour (Pinaceae) на интразональных границах распространения // Журн. Сиб. фед. ун-та. 2013. Т. 6. № 3. С. 275—289.
2. *Воробьев В. Н.* Горные экологические формы кедра сибирского (Pinus sibirica Du Tour) // Тез. докл. совещ. по объему вида и внутривидовой систематике. Л.: Наука, 1967. С. 31—32.
3. *Городков Б. Н.* Наблюдения над жизнью кедра (Pinus sibirica Mayr) в Западной Сибири // Тр. Ботан. музея Императорской академии наук. 1916. Вып. 16. С. 153—172.
4. *Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г.* Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
5. *Крылов А. Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 181 с.
6. *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 379 с.
7. *Феофраст.* Исследование о растениях. М.: Наука, 1951. 606 с.
8. *Храмов А. А., Валуцкий В. И.* Необычная форма Pinus sibirica (Rupr.) Mayr на верховом болоте // Бот. журн. 1970. Т. 2. № 55. С. 280—284.
9. *Du Rietz G. E.* Life forms of terrestrial flowering plants // Acta Phytogeogr. Suec. 1931. 3: 1—95.
10. *Raunkiær Ch.* Types biologiques pour la géographiy botanique // Forhandl. Kgl. Dansk. Vidensk. Selskab. 1905. 5: 347—437.
11. *Raunkiær Ch.* Planterigets livformer of deres betydring for geographien. Kobenhavn : Kristiania Lunos, 1907. 132 s.

***

УДК 504.54:630

ЛАНДШАФТНАЯ ЭКОЛОГИЯ ЕВРОПЕЙСКИХ ТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ РОССИИ: СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ

А. Н. ГРОМЦЕВ

Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

АННОТАЦИЯ

Изложены результаты более чем 30-летнего периода исследований структуры, спонтанной и антропогенной динамики таежных лесов на ландшафтной основе. В работе был использован обширный фонд литературных данных для условий европейской части таежной зоны России. Такое завершенное исследование с прикладной интерпретацией материалов в регионе проведено впервые. Представленные данные позволяют сформулировать ключевые положения ландшафтной экологии лесов, сформировавшиеся к настоящему времени.

Актуальность исследований определена тем, что уже на протяжении многих десятилетий в результате рубок лесной покров подвергается широкомасштабной и нередко необратимой трансформации. Она вызывает адекватные изменения биоты и природной среды в целом. В этих условиях при планировании многоцелевого лесопользования на обширных лесных пространствах очевидной стала недостаточность традиционного оперирования отдельными пространственно разобщенными участками. Возникла необходимость управления целыми лесными территориями в их тех или иных естественных границах. Для этого необходимы фундаментальные знания в области ландшафтной экологии лесов — на уровне массивов в пределах различных физико-географических единиц. Несмотря на вековую историю ландшафтоведения, специализированное изучение лесного покрова на ландшафтной основе в европейской части таежной зоны России (*далее ЕЧТЗР*) началось сравнительно недавно. До этого времени лес рассматривался просто как компонент природно-территориальных комплексов и в самом общем плане описывался при их характеристике. При этом специально его структура и динамика в ландшафтоведении не изучалась, а ландшафтная основа не использовалась при планировании лесопользования.

Институт леса КарНЦ РАН на протяжении уже 30 лет ведет исследования в этом направлении. Начало было положено в конце 70-х гг. XX века по заданию Постоянной комиссии по изучению естественных и производительных сил при Президиуме АН СССР — «Разработать модели и прогнозы оптимальной структуры естественного и антропогенного ландшафта с учетом размещения

производительных сил, рационального использования природных ресурсов и охраны окружающей среды». Исследования возглавил к. с.-х. н. А. Д. Волков. Они базировались на оригинальной ландшафтной классификации и карте, разработанной для условий северо-запада ЕЧТЗР — Республики Карелия и сопредельных территорий (части Мурманской, Архангельской, Вологодской и Ленинградской областей). Ландшафты выделялись по зонально-типологическому принципу по следующим признакам: 1) генетическим формам рельефа и четвертичным отложениям, 2) степени заболоченности территории (включая открытые болота и заболоченные леса) и 3) преобладающим лесным местообитаниям (по доминирующей лесорастительной формации — сосновой или еловой). На наш взгляд, это ведущие параметры, определяющие структурно-функциональную организацию таежного ландшафта, кроме горных областей. Структура, спонтанная и антропогенная динамика лесов исследовались с использованием большого комплекса методов. Ключевыми из них были: 1) ландшафтное профилирование; 2) описание лесных сообществ на различных стадиях сукцессий; 3) стратиграфический анализ торфяных залежей (для обнаружения и датировки пожарных слоев); 4) анализ архивных и лесоустроительных материалов; 5) дешифрирование аэрофотоснимков и классификация сканерных космических снимков различного разрешения. Основные работы были сосредоточены на ландшафтных профилях (всего заложено 80 профилей общей протяженностью около 350 км). Следует заметить, что ни в одном административном регионе ЕЧТЗР таких широкомасштабных исследований лесов на ландшафтной основе никогда не проводилось.

Проведен общий анализ современного состояния, методологических и методических основ ландшафтно-экологических исследований, в том числе дан обзор карт и описаний ландшафтов различных регионов ЕЧТЗР. Показано и охарактеризовано строение лесного покрова на уровне биогеоценоза (фации), урочища, местности, ландшафта и таежного региона. Проанализированы особенности границ, линейных размеров и территориальной сопряженности между экосистемами различного таксономического уровня. В итоге изложены общие положения ландшафтной концепции структурной организации лесного покрова. Ключевой частью является предложенная иерархическая система естественной территориальной дифференциации лесного покрова (табл. 1). Она построена с использованием концепции отечественного ландшафтоведения и адекватно отражает его природную организацию. Весьма ярким доказательством этого утверждения является то, что в Канаде аналогичный подход применительно к вопросам классификации лесов и лесопользования разрабатывается уже с 50-х гг. XX века совершенно независимо от российских подходов ([4] и др.). Сравнительный анализ показывает, что канадская версия поразительно совпадает с системой территориальных единиц лесного покрова предложенной нами, если не принимать во внимание их английские аналоги (фация — ecoelement, урочище — ecosite и т. д.). Полностью соответствует даже соотношение их линейных размеров, увеличивающееся на порядок при переходе от одного уровня к другому. Более того, при переходе от урочища к местности размерность (так же, как у нас) возрастает на два порядка, поскольку в их состав включаются крупные по площади открытые болотные системы, а также озера. Это свидетельствует о том, что ландшафтный подход объективно отражает естественную структурную организацию лесного покрова.

Охарактеризована спонтанная динамика таежных лесов в режиме естественных нарушений (пожаров, ветровалов и др.) В частности, подробно описаны ландшафтные варианты пожарных режимов в первобытных лесах — в послеледниковый период (по данным стратиграфического анализа торфяных залежей). Рассмотрена история хозяйственного освоения таежных территорий и проведен ретроспективный анализ антропогенной динамики лесов с ландшафтной интерпретацией материалов. Описаны различные стадии антропогенной динамики лесного покрова в различных типах ландшафта. Вскрыты их закономерности и построены схемы сукцессионных рядов лесной растительности. В итоге обосновано представление о ландшафтном комплексе сукцессионных рядов. Сформулированы основные положения системы ландшафтно-экологического планирования многоресурсного лесопользования. Обсуждена проблема целесообразности использования для этого бассейнового подхода (в сравнении с ландшафтным). Показаны возможности применения ландшафтной основы для районирования лесов по экологическим, ресурсным и хозяйственным параметрам. В частности, на ландшафтной основе проведено районирование Карелии: 1) лесотипологическое; 2) по производительности лесов; 3) по интенсивности смены сосны и лиственных пород елью; 4) по тенденциям и особенностям естественного лесовозобновительного процесса на вырубках и способам восстановления лесов; 5) пирологическое; 6) лесорастительное; 7) по биологическим запасам лекарственных и пищевых растений (листа черники и брусники, побегов багульника и лишайников, ягод черники и брусники); 8) рекреационное; по экологической целесообразности ведения сплошных рубок главного пользования; 9) по степени разнообразия лесных экосистем; 10) по приоритетному направлению лесопользования и другие. Например, оценена ландшафтная репрезентативность действующих и планируемых особо охраняемых природных территорий, в том числе с сохранившимися массивами коренных лесов. На конкретных примерах продемонстрированы способы внедрения элементов ландшафтно-экологического

планирования в практику природопользования и охраны природы. Сделана попытка оценить общие лесоэкологические и лесохозяйственные последствия антропогенной трансформации растительного покрова в условиях северо-запада таежной зоны России (доклад на Президиуме КарНЦ РАН, 2012). В итоге сделан вывод, что нет оснований утверждать о «деградации», «разрушении», «исчерпании ресурсов» и т. п. лесов со всеми вытекающими негативными последствиями. Они проявляются локально или обратимы в разновременном измерении. Основная задача состоит в том, чтобы создать единую управляемую систему многоресурсного (многоцелевого) лесопользования, оптимизированную с другими видами природопользования (аграрным освоением, разработкой недр, водопотреблением и др.). Она должна обеспечить: 1) неистощительное изъятие и использование лесных ресурсов; 2) их малозатратное, расширенное воспроизводство; 3) создание достаточной по экологическим и приемлемой по социально-экономическим возможностям системы ООПТ и используемых в «щадящем» режиме лесных территорий.

Таблица 1. Иерархическая система естественной территориальной дифференциации лесного покрова на ландшафтной основе, *курсивом* приведены единицы, используемые в северо-западном Онтарио [4]

Территориальная единица	Пример	Соотношение линейных размеров, га	Принцип выделения
Ландшафтная зона физико-географической страны, *ecozone*	таежная зона Фенноскандии (страна Фенноскандинавского щита)*	> 10 000 000	Индивидуальный принцип — каждый объект в единственном числе, несхож с другими
Ландшафтная подзона физико-географической страны, *ecoprovince*	северотаежная подзона Фенноскандии № 2*	> 1 000 000—10 000 000	
Ландшафтный район, *ecoregion*	прибеломорская низменность	> 100 000—1 000 000	
Ландшафт, *ecodistrict*	озерные и морские сильнозаболоченные равнины с преобладанием еловых местообитаний	> 10 000—100 000	Типологический принцип — объекты, сходные между собой, объединены в типы
Местность, *ecosection*	морские сильнозаболоченные равнины с преобладанием сосновых местообитаний	> 1 000—10 000	
Урочище, *ecosite*	абрадированные кристаллические гряды с торфянисто-глеевыми почвами и сосняками черничной группы	> 10—100	
Фация, коренной БГЦ, *ecoelement*	вершина абрадированнной кристаллической гряды с примитивными почвами и сосняками скальными	< 10	

* Фенноскандия (страна Фенноскандинавского щита) рассматривается в пределах государственных границ России (Мурманская область, Республика Карелия и часть Ленинградской области (часть Карельского перешейка)).

Ландшафтная карта, выявленные закономерности структурно-динамической организации лесного покрова различных типов ландшафта и пакет карт прикладного назначения позволяют обоснованно применять различные элементы ландшафтно-экологического планирования многоцелевого лесопользования на уровне как региона, так и конкретных территорий ранга лесопромышленного предприятия. Это особенно актуально в связи с активно развивающимся процессом внедрения лесной сертификации. Элементы такого подхода встречаются в уже завершившихся проектах прикладного плана, в первую очередь, на опытных объектах — «Псковский модельный лес» (Псковская область, 18,4 тыс. га), «Тайга модельный лес» (Республика Карелия, 2.5 тыс. га), «Модельный лес «Прилузье» (Республика Коми, 800 тыс. га), а также некоторых арендуемых территориях. Впрочем, ландшафтная основа для оптимизации многоцелевого лесопользования обычно больше декларируется, чем эффективно используется. С одной стороны, это связано с тем, что нужно знать фундаментальные ландшафтные закономерности структурно-динамической организации лесов той части ЕЧТЗР, где находится опытная территория, а не просто создавать ее ландшафтную карту. С другой стороны, даже при наличии таких знаний за короткий срок проекта (порядка полутора — двух лет) их техническая реализация затруднена: она включает большой объем работ. Это подготовка ландшафтных карт различного уровня (в зависимости от площади модельного объекта), их полевая верификация, описание структуры и динамики лесных сообществ, разработка рекомендаций и конкретного плана многоцелевого лесопользования, наконец, мониторинг результатов его реализации. В идеальном варианте необходима постоянно действующая модельная территория как производственная (хозяйственная) единица.

В целом можно утверждать, что в итоге представлены именно «основы» ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. С одной стороны, изложены самые современные теоретические представления в этой области естествознания. С другой стороны, показаны результаты практически всех исследований лесов региона, так или иначе касающихся их ландшафтных особенностей. Ландшафтная экология лесов ЕЧТЗР имеет очень короткую историю, количество экспериментальных материалов в

различных регионах незначительно, а по абсолютному большинству разделов они вообще отсутствуют. В этой связи некоторые общие авторские заключения и выводы носят отчасти предварительный и даже гипотетический характер. Тем не менее в целом представленные данные открывают простор для широкомасштабных ландшафтно-экологических исследований таежных лесов на основе уже полностью подтвержденных и опробованных положений.

Все авторские материалы, в том числе с соавторами, изложены в большом цикле публикаций (более 250), главные из которых приведены в списке литературы.

Исследования выполнялись при поддержке программ Президиума РАН, ОБН РАН, РФФИ, а также в рамках многочисленных международных проектов и хозяйственных договоров.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Громцев А. Н.* Ландшафтные закономерности структуры и динамики среднетаежных сосновых лесов Карелии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 1993. 160 с.
2. *Громцев А. Н.* Ландшафтная экология таежных лесов: теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2000. 144 с.
3. *Громцев А. Н.* Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2008. 238 с.
4. *Racey G. D., Harris A. G., Jeglum J. K., Foster R. F. & Wickware G. M.* Terrestrial and wetland ecosites of Nortwestern Ontario. NWST Field guide FG-02. Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario, 1996. 102 p.

***

УДК 630*182.22+630*231.1 (1–924.93)

ПРИУРОЧЕННОСТЬ ПОДРОСТА ДЕРЕВЬЕВ К МИКРОСАЙТАМ В КРУПНОПАПОРОТНИКОВЫХ ЛЕСАХ СЕВЕРНОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

А. С. ЕФИМЕНКО, А. А. АЛЕЙНИКОВ

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

АННОТАЦИЯ

В представленной работе с помощью демографического метода и современных представлений о микросайтной организации лесных сообществ исследовано естественное возобновление древесных видов в елово-пихтарнике крупнопапоротниковом. Описана структура микроместообитаний в этом сообществе и представлены площади, занимаемые ими. Определена роль микросайтов в естественном возобновлении видов деревьев.

Естественному возобновлению в среднетаежных лесах посвящено много работ [6, 7], также в литературе [15, 17] показано, что микросайты, формирующиеся в результате жизни и смерти взрослых деревьев, играют важную роль в возобновлении. Вероятно, наибольшее значение микросайты имеют в крупнотравных сообществах [9]. В среднетаежных лесах Северного Урала к таким сообществам отнесены высокотравные и крупнопапоротниковые леса [13]. Цель исследования — определить роль микросайтов разных типов в естественном возобновлении деревьев в темнохвойных крупнопапоротниковых лесах.

Исследования проводили в бассейне р. Большая Порожняя, правого притока р. Печоры (60°02’ с. ш. и 58°59’ в. д.). По лесорастительному районированию Урала [12] эта территория отнесена к Западно-Уральской предгорной увалисто-равнинной провинции Уральской горно-увалисто-равнинной области. На постоянной пробной площади, заложенной в елово-пихтарнике крупнопапоротниковом размером 0,5 га, проведен сплошной учет и картирование подроста с учетом микросайтной структуры. Это сообщество расположено на слабопологом склоне (уклон 1º) восточной экспозиции. Абсолютные высоты — 340—345 м н. у. м. Преобладающие почвы — подзолы иллювиально-железистые на элюво-делювии горных пород. В древесном ярусе преобладают: пихта сибирская (*Abies sibirica*) и ель сибирская (*Picea obovata*), значительно меньше кедра сибирского (*Pinus subirica*), единично встречается береза пушистая (*Betula pubescens*). Состав древостоя (по суммам площадей поперечного сечения): 4,9П 3,0Е 2,0К 0,1Б. Сомкнутость древесного полога небольшая (30—40%). В травяно-кустарничковом ярусе абсолютно доминирует крупный папоротник *Dryopteris dilatata*, высота которого достигает 1м. Картирование подроста и микросайтов разных типов осуществляли с помощью измерительного комплекса Field-map® (IFER, Field-MapTechnology, 2009, http://www.field-map.cz). У каждой особи подроста определяли: вид, онтогенетическое состояние и микросайт, на котором она произрастает. К подросту относили: ранние имматурные (im1), поздние имматурные (im2) и ранние виргинильные (v1) растения. Микросайты определяли как элементы ветровально-почвенного (валежины, ямы, бугры) и ветровального (пни, валежины) комплексов, а также ровные поверхности. У каждой валежины и пня определяли вид, стадию

зарастания и стадию разложения [4, 16], кроме того, у валежин измеряли длину, максимальный и минимальный диаметры, у пней — высоту и диаметр основания. Для микросайта каждого типа была рассчитана плотность подроста (P=N/S, где N — число подроста, S — проективная площадь, м^2). Площадь валежин рассчитали по формуле трапеции: S = ½ * (Dmin + Dmax) * L, где Dmax — диаметр основания валежины; Dmin — диаметр вершины; L — длина валежины. Площадь пня рассчитывали по формуле площади круга: Sпня = πR^2, где π — 3,14; R — ½ D основания пня. Площади бугров и ям были рассчитаны по формуле площади эллипса: S = π * R_1 * R_2, где π — 3,14; R_1 — длина большой полуоси; R_2 — длина малой полуоси.

В результате наших исследований установлено, что плотность подроста в крупнопапоротниковом сообществе достаточно высокая и составляет 2902 ос. / га, среди которых 46,8 % ели, 41,8 % пихты, 8,5 % березы и 2,9 % кедра (табл. 1).

Таблица 1. Плотность подроста разного онтогенетического состояния, ос./га

Вид	Онтогенетическое состояние			Всего
	im1	im2	v1	
Picea obovata	612	638	108	1358
Abies sibirica	590	456	168	1214
Betula pubescens	96	90	60	246
Pinus sibirica	78	6	-	84

Онтогенетическая структура подроста ели и пихты очень схожа: у обоих видов преобладают ранние и поздние имматурные растения, ранних виргинильных значительно меньше. Онтогенетическая структура подроста березы также полночленная, но подроста значительно меньше. Онтогенетическая структура подроста кедра фрагментарная, так как отмечены только ранние и поздние имматурные растения, при этом плотность im2-растений очень низкая. Ранние виргинильные растения отсутствуют. Среди подроста ели до v1-состояния доживает всего 8,0 % особей, пихты — 14,0 %, березы — 24,5 %. Наибольшее число v1-растений сохраняется у пихты (168 ос. / га), у ели и березы в 1,9 и 2,8 раза соответственно меньше. Это особи, которые, вероятнее всего, войдут в древостой. Растения кедра до v1-состояния не доживают.

Картирование показало, что подрост имеет неравномерное и групповое расположение (рис. 1). Такое расположение образовалось из-за неоднородных экотопических условий, образованных в результате естественной динамики леса.

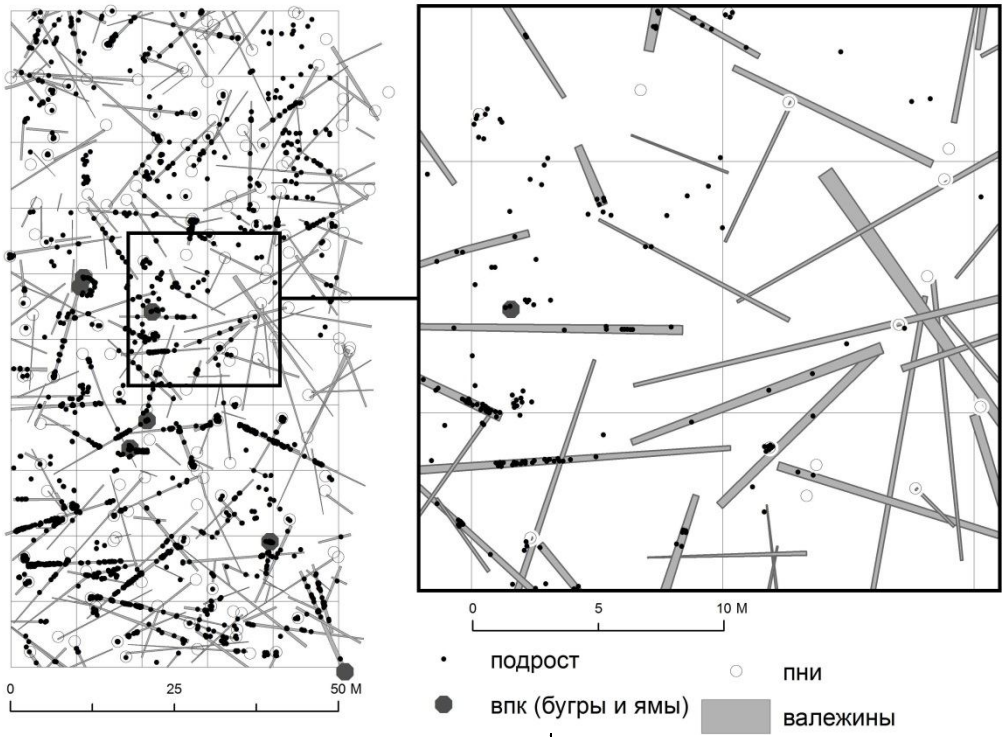


Рисунок 1. Карта расположения подроста и микросайтов на пробной площади

В литературе имеются только единичные данные о возобновлении в крупнопапоротниковых лесах [8, 11]. Большинство исследователей, работавших в лесах Печоро-Илычского заповедника [1, 5], оценивали естественное возобновление в наиболее распространенных типах леса: зеленомошных, черничных, чернично-разнотравных, кисличных, папоротниково-кисличных, долгомошных, чернично- и хвощево-сфагновых. Плотность подроста в сообществах этих типов варьирует от 1,6 до 9,4 тыс. ос. / га. В единственной работе по крупнопапоротниковым лесам Печоро-Илычского заповедника [8]

возобновление оценивается как удовлетворительное, при этом плотность подроста составляет всего 856 ос. / га, среди которых ели — 552 ос ./ га, пихты — 288 ос. / га, кедра — 16 ос. / га.

При изучении лесных сообществ и процессов естественного возобновления многими исследователями отмечалась роль отдельных микроместообитаний для приживания подроста [2, 3, 10], однако подробные исследования не проводились.

В елово-пихтарнике крупнопапоротниковомвалежины покрывают 10,1% пробной площади, бугры и ямы — по 0,6%, пни — 0,5%, остальная территория (87,9%) — ровная поверхность (табл.2).К сожалению, полученные результаты сложно сравнить с другими территориями, поскольку в литературе встречаются только данные о площади отдельныхмикросайтов, например, валежин[14].

Таблица 2. Площади микросайтов разных типов и плотности подроста на них в пихто-ельнике крупнопапоротниковом (0,5 га)

Микросайт	Показатели			
	N	S, м^2	n	P, ос. / м^2
валежина	247	505,4	1014	2,01
пень	163	23,3	156	6,68
яма	7	33,0	13	0,39
бугор	7	33,0	40	1,21
ровная поверхность	-	4405,3	228	0,05

Примечания. N — число валежин; S — площадь микросайтов, м^2; n — число особей подроста, P — плотность особей, ос./м^2.

Анализ приуроченности подроста к микросайтам показал, что максимальная плотность im1- и im2-растений ели и пихты отмечена на пнях, значительно меньшая плотность — на валежинах, буграх и ямах, самая низкая плотность особей — на ровных поверхностях (табл. 3). При этом к достижению растениями v1-состояния распределение меняется: наибольшая плотность особей ели по-прежнему сохраняется на пнях, а пихты — на буграх и валежинах. При этом v1-растения ели не встречаются на буграх и в ямах, а пихты— на пнях и в ямах.

Таблица 3. Плотность особей разных онтогенетических состояний на микросайтах разных типов

Вид	Тип микросайта	Онтогенетическое состояние					
		im1		im2		v1	
		N	P	N	P	N	P
Picea obovata	бугор	5	0,15	6	0,18	-	-
	валежина	249	0,49	246	0,49	24	0,05
	пень	41	1,75	37	1,58	7	0,3
	ровная поверхность	9	0,002	30	0,007	23	0,01
	яма	2	0,06	-	-	-	-
Abies sibirica	бугор	10	0,3	8	0,24	3	0,09
	валежина	225	0,45	140	0,28	31	0,06
	пень	37	1,58	8	0,34	-	-
	ровная поверхность	19	0,004	67	0,015	50	0,01
	яма	4	0,12	5	0,15	-	-
Pinus sibirica	бугор	-	-	1	0,03	-	-
	валежина	35	0,07	-	-	-	-
	пень	1	0,04	-	-	-	-
	ровная поверхность	3	0,001	2	0,0005	-	-
	яма	-	-	-	-	-	-
Betula pubescens	бугор	2	0,06	2	0,06	3	0,09
	валежина	29	0,06	25	0,05	10	0,02
	пень	13	0,56	9	0,38	3	0,13
	ровная поверхность	2	0,0005	9	0,002	14	0,003
	яма	2	0,06	-	-	-	-

Примечания. N — число особей подроста; P — плотность подроста, ос./м^2.

Отличие возобновления кедра от двух предыдущих видов состоит в минимальной плотности подроста на всех микросайтах. Im-1 растения встречаются на пнях, валежинах и ровной поверхности. Единичные im-2 растения отмечены на ровной поверхности и бугре. Выявить закономерности распределения особей этого вида представляется крайне сложным, поскольку плотность особей каждой возрастной группы очень мала.

Подрост березы встречается на микросайтах большинства типов. Для im-1 и im-2 растений характерны схожие закономерности распределения по микросайтам: максимальная плотность подроста обоих возрастных состояний отмечена на пнях. На валежинах, ямах и буграх плотность подроста

примерно одинакова, несмотря на разную долю этих микросайтов в сообществе. В отличие от предыдущих видов, на ровной поверхности береза возобновляется (табл. 3). V1-растения отмечены на всех микросайтах, причем наибольшая плотность характерна для пней и бугров. Значительная плотность v1-растений отмечена на пнях и буграх (табл. 3).

Таким образом, проведенные исследования показали, что в елово-пихтарнике крупнопапоротниковом устойчиво возобновляются только три вида деревьев: ель, пихта и береза, подрост которых представлен всеми онтогенетическими состояниями. Хуже всего возобновляется кедр, ранние виргинильные растения которого отсутствуют. Мощный травяной покров из папоротника создает особые условия для возобновления этих видов и их пространственного распределения в сообществе. Ровная поверхность, которая составляет 88 % от всей площади, практически исключена из процесса возобновления древесных видов. Большая часть подроста всех видов приурочена к микросайтам других типов, среди которых наибольшее значение имеют микроместообитания, приподнятые над ровной поверхностью: пни, валежины и бугры.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бобкова К. С.*, *Бессонов И. М.* Естественное возобновление в среднетаежных ельниках Европейского северо-востока // Лесоведение. 2009. 5. С. 10—16.
2. *Генсирук С. А.* Естественное возобновление ели в горных условиях Карпат // Лесной журнал. 1958. 5. С. 3—12.
3. *Грязькин А. В.* Возобновительный потенциал таежных ельников (на примере ельников северо-запада России). СПб.: СПбЛТА, 2001. 188 с.
4. *Запрудина М. В.* Фитомасса травяно-кустарничкового и мохового ярусов темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника // Известия Самарского научного центра РАН. Т.12. 1 (3). 2010. С. 876—879.
5. *Ильчуков С. В.* Горизонтальная структура подроста ели в спелых среднетаежных ельниках // Лесной журнал. 2008. 1. С. 64—68.
6. *Колесников Б. П.* Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды / отв. ред. Непомилуева Н. И., Розенберг В. А. Л.: Наука, 1985. 215 с.
7. *Коренные* еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб., 2006. 337 с.
8. *Леонтьев А. М.* Плодоношение ели сибирской на верхней Печоре // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. 1963. Вып. X. С. 5—87.
9. *Лащинский Н. Н., Махатков И. Д., Лащинский Н. Н. мл.* Влияние травостоя на возобновление древесных пород в черневых лесах Салаира // Лесоведение. 1991. 1. С. 66—69.
10. *Обновленский В. М.* О влиянии микрорельефа на возобновление ели // Советская ботаника. 1935. 3. С. 90—95.
11. *Пахучий В. В.* Девственные леса Северного Предуралья. СПб.: Наука, 1999. 139 с.
12. *Смолоногов Е. П.* Комплексное районирование Урала // Леса Урала и хозяйство в них. Вып. 18. Екатеринбург: УГЛТА, 1995. С. 24—41.
13. *Смирнова О. В., Алейников А. А., Семиколенных А. А., Бовкунов А. Д., Запрудина М. В., Смирнов Н. С.* Типологическое и структурное разнообразие среднетаежных лесов Урала / Разнообразие и динамика лесных экосистем России. В 2 кн. Кн. 2. // Под ред. Исаева А. С. М.: КМК, 2013. С. 42—66.
14. *Ярошенко А. Ю., Морозов А. С., Захарова Н. В.* Малонарушенные елово-пихтовые леса заповедника // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб., 1999. С. 480—483.
15. *Bolton N. W., D'Amato A. W.* Regeneration responses to gap size and coarse woody debris within natural disturbance-based silvicultural systems in northeastern Minnesota, USA // Forest Ecology and Management. 2011. 262. P. 1215—1222.
16. *Jonsson M., Ranius T., Ekvall H., Bostedt G., Dahlberg A., Ehnström B., Norden B., StoklandJ. N.* Cost-effectiveness of silvicultural measures to increase substrate availability for red-listed wood-living organisms in Norway spruce forests // Biological conservation. 2006. 127. P. 443—162.
17. *Kuuluvainen T.* Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review // Ann. Zool. Fennici. 1994. V. 31. P. 35—51.

***

УДК 630*5

ЛЕСНОЙ МАССИВ КАК СТРУКТУРНАЯ ЕДИНИЦА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЗЕМЛИ

Р. А. ЗИГАНШИН

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Дается обоснование понятия лесной массив.

Выдающиеся ученые-таксаторы нашей страны в своих трудах неоднократно обращались к понятию лесной массив как к одному из важных объектов лесоинвентаризации. При этом они не дали

полного и однозначного толкования этого объекта лесной таксации. Профессор Н. В. Третьяков [14] назвал лесной массив большой совокупностью элементов леса и насаждений. П. В. Воропанов сделал заключение, что «в силу неопределенности положения с разделом таксации лесного массива (инвентаризация лесного фонда), который по существу не закреплен ни за лесной таксацией, ни за лесоустройством, теория этого раздела не разрабатывалась...» [3, с. 5]. Профессор В. К. Захаров не формулировал понятие лесного массива, но подчеркивал важность таксации больших лесных массивов для детального учета и описания их по территориальному размещению, количественной и качественной характеристике [6]. По мнению академика Н. П. Анучина [1, с. 493], «объектом хозяйственной деятельности в лесу обычно являются обширные территории, называемые лесными массивами. Лесной массив состоит из площадей различного характера. Наряду с площадями, покрытыми лесом, в более или менее значительном лесном массиве имеются вырубки, прогалины, луга, воды и неудобные пространства в виде болот, сыпучих песков, каменистых россыпей (гольцов) и т. п.».

А. В. Вагин [2, с. 179] дает следующее определение: «Объектами хозяйственной деятельности лесных предприятий являются обширные территории, называемые лесные массивами. Лесные массивы неоднородны внутри себя. Большая часть их площади обычно занята лесонасаждениями, отличающимися друг от друга по своим таксационным показателям. Среди лесонасаждений могут встретиться участки, не занятые растущими деревьями, но пригодные для выращивания леса. Встречаются в лесных массивах и такие площади, на которых лес не может расти (реки, озера, каменистые россыпи, гольцы и др.), а также площади специального назначения, где выращивание леса нецелесообразно (дороги, просеки, противопожарные разрывы и др.). Характер хозяйственной деятельности в том или ином лесном массиве зависит от конкретных особенностей составляющих его участков, их величины и взаимного расположения». Н. М. Глазов [4] определяет лесной массив как совокупность разнообразных покрытых лесом таксационных участков, объединяемых общей для всех преобладающей породой.

В терминологическом словаре Н. Н. Гусева, А. Н. Филипчука, А. З. Швиденко [13] лесной массив определяется как целостная территория леса, включающая как лесные, так и нелесные земли, имеющая естественные границы (реки, озера, холмы и т. п.) и граничащая с другими угодьями. По определению И. И. Красикова и С. Л. Шевелева [9, с. 17], «…под лесным массивом понимается биологическая лесная система, сформировавшаяся в определенных географических условиях, соответствующая отдельным элементам ландшафта, занимающая целостную территорию с естественными границами, которой присущи опосредованные орографическими, почвенными, погодно-климатическими и другими факторами структуры биоценозов. Лесной массив стал объектом исследования уже достаточно давно, но можно утверждать, что до сих пор закономерности структуры, изменчивость характеристик этой крупной биологической системы установлены далеко не в полном объеме. Особое значение для практики эти закономерности приобретают в ходе применения статистических способов инвентаризации лесов, широко используемых в лесном деле многих стран». У них же: «Объектом ведения лесного хозяйства и его проектирования могут являться только крупные лесные массивы, и для этих целей необходимы знания закономерностей их структуры» [9, с. 21].

В приведенных определениях говорится о многих свойствах и чертах лесных массивов. Это целостность территории, наличие большой совокупности насаждений и нелесных площадей, неоднородность территории, наличие каких-то естественных границ, преобладание какой-то одной ведущей породы, связь с элементами ландшафта и целесообразность осуществления лесного хозяйства и лесоустроительного проектирования именно на территории больших лесных массивов.

В приведенных определениях лесного массива не обозначена одна очень важная деталь — не выявлена, как говорят в математике, область существования его как природного объекта. По авторской концепции, здесь необходим как минимум двусторонний подход — ландшафтно-географический и лесоводственно-геоботанический. То есть на территории любого лесного массива должны гармонично сочетаться признаки и требования обоих подходов. Это достижимо, если рассматривать в пределах географического ландшафта комплекс его природных компонентов: геологические условия и рельеф, характер климатических и гидрологических показателей и связанный с названными природными условиями характер почвенного покрова, имеющие в совокупности решающее значение для формирования вида и структуры любого растительного, в том числе и конкретного лесного, покрова. В связи с давно выработанным в лесной типологии зонально-провинциальным подходом в определении регионального естественного комплекса типов леса, лесных биогеоценозов (работы профессора В. Н. Смагина) следует территорию обитания этого комплекса типов леса выразить в ландшафтной интерпретации. Это получится, если мы к зонально-провинциальному (местному) климату привяжем зонально-провинциальный комплекс лесных биогеоценозов.

Мезоклимат (или тип местного климата) — это зонально-провинциальное явление, когда параметры условий широтного климата трансформируются провинциальными воздействиями (наличием горных сооружений с различной наветренностью и солярностью макросклонов хребтов, различием в

степени удаленности от морей и океанов, положением и расстоянием от «коридоров» влагонесущих воздушных потоков и морских течений, спецификой очертаний отдельных материков). Мезоклимат хорошо увязывается с типом равнинного ландшафта или частью территории горного ландшафта, придавая им своеобразные черты. Далее рассчитаем площадь территории, на которой должен быть в достаточной полноте представлен зонально-провинциальный комплекс типов леса. По работам автора [7, 8], в такой комплекс лесных биогеоценозов входят около 18—20 серий типов леса и около 10—20 ведущих (хорошо представленных) типов леса.

Каждый тип леса для изучения возрастной динамики его насаждений должен быть представлен в каждом классе возраста желательно десятью и более насаждениями. Получается, что общее число насаждений минимальной площади лесного массива будет 50 × (10 – 20) = 500—1000 насаждений, где 50 — начало твердой большой выборки в статистике для того, чтобы отразить распределение насаждений по классам возраста в каждом типе леса, а 10—20 — это количество наиболее представленных в лесном массиве типов биогеоценозов. При средней площади лесопокрытого таксационного выдела при втором—третьем разрядах лесоустройства в 10—25 га получаем минимальную площадь лесного массива от 10—20 до 12.5—25 тыс. га. Это площадь лесничества или целого небольшого лесхоза в европейской части страны или же значительная часть площади сибирского лесничества.

Теперь дадим свое авторское определение понятию лесной массив. Л е с н о й м а с с и в — это большая совокупность лесонасаждений и не покрытых лесом площадей в пределах одного географического ландшафта или его части, но обязательно с единым типом мезоклимата и достаточно полной представленностью всего основного набора (спектра) зонально-провинциальных типов леса (типов лесных биогеоценозов). Тип леса в его статике и динамике является основной структурной единицей лесного массива. Динамика насаждений в пределах типов леса по существу и является динамикой насаждений лесного массива. Лесной массив является наиболее крупной структурной единицей лесного покрова Земли и важным элементом ее биосферы.

Лесной массив может быть естественным, природным, и искусственным (административным, производственным, природоохранным) в пределах границ отдельных республик, краев, районов, лесохозяйственных предприятий и особо охраняемых природных территорий. Могут быть и переходные лесные массивы, когда часть их границ является природной, а другая часть — административной.

П о л н ы й п р и р о д н ы й л е с н о й м а с с и в может занимать весь ландшафт (в условиях равнинной территории с одним мезоклиматом) или часть ландшафта (в условиях гор, когда имеются наветренный и подветренный к влагонесущим океаническим воздушным массам макросклоны главных водораздельных хребтов). Значительные части полных природных лесных массивов (30—40 тыс. га) могут быть вполне представительными для достаточного исследования структуры природного лесного массива.

Разумеется, административные, производственные и природоохранные лесные массивы часто оказываются в пределах одного природного лесного массива. В изучавшемся нами природном лесном массиве в Юго-Восточном Прибайкалье в условиях высокогорного ландшафта (территория Танхойского участкового лесничества площадью 43 845 га, в том числе с лесопокрытыми 32 775 га) было выявлено 19 серий типов леса, в том числе 9 достаточно представленных (от 2 % лесопокрытой площади до 47 %). Наиболее представленных типов леса оказалось 15 [7, 8].

Лесной массив, являясь большой совокупностью отдельных насаждений, нуждается в объединении последних в однородные группы, требующие одинаковых лесохозяйственных мер. Поскольку академик В. Н. Сукачев предложил считать типом леса тип лесного биогеоценоза, в котором природные условия и ведущие древесные породы находятся в гармоничном единстве как в статике, так и в динамике, то сама природа предлагает нам считать тип леса основной структурной единицей любого лесного массива. Тем более, что таксационные показатели древостоев по типам леса существенно различаются, как и сама природная обстановка и условия местопроизрастания насаждений. Поэтому усредненные таксационные показатели по лесному массиву содержат весьма недостаточную информацию по особенностям роста и развития леса в конкретных местоположениях. Организация лесного хозяйства на любой территории немыслима без выявления и изучения типов леса. Вот что говорят об этом классики лесной науки.

Г. Ф. Морозов: «В зависимости от указанных выше почвенно-грунтовых условий находится также живой почвенный покров, а также качество древесины, а в связи с нею, вероятно, и долговечность пород. Таким образом, с изменением почвенно-грунтовых условий закономерно изменяется и состав, и форма, и рост насаждений, и их семенная производительность, обилие и устойчивость самосева, почвенный покров, вероятно, порослевая способность, качество древесины, долговечность, степень энергии борьбы за существование между отдельными элементами лесных сообществ и пр. и пр. На всех сторонах жизни насаждения, на внешних и внутренних особенностях древесных пород, составляющих насаждения, отражаются вышеперечисленные условия рельефа и связанные с ними почвенно-грунтовые условия» [10, с 6—7]. Г. П. Мотовилов и Н. Е. Кабанов: «Как известно, в основе организации советского лесного

хозяйства, кроме производственно-экономических факторов, лежат также природные условия роста и развития леса. Природные факторы могут способствовать или замедлять решение производственно-экономических задач лесного хозяйства. Для правильного их использования необходимо знать природные условия роста и развития леса, свойства среды, с которыми приходится иметь дело при организации хозяйства.

Учет природного разнообразия лесов должен осуществляться через лесную типологию. Всестороннее познание типов леса и типов условий местопроизрастания должно быть основным методом изучения природных условий» [12, с. 5].

Г. Ф. Морозов намечал понятие «тип лесного массива» [11], которому, как резюмирует С. А. Дыренков, «…до сих пор не дано общепринятого четкого определения» [5, с. 5]. Сам С. А. Дыренков [5] считал, что тип лесного массива определяется группой серий типов биогеоценозов. В нашем случае, при четком зонально-провинциальном подходе, это подтверждается. Основной лесотипологической единицей становится серия типов биогеоценозов (типов леса) как понятие преимущественно ландшафтное, экологическое, тогда как тип лесного биогеоценоза (тип леса) является понятием достаточно экологическим, но более узким, в рамках ботанико-флористического подхода.

В рассматриваемом случае в пределах изучаемого лесного массива (темнохвойного по комплексу природных условий) представлена группа серий типов биогеоценозов в количестве 19 единиц отдельных серий. При нашем подходе типы лесных массивов могут определяться в рамках зонально-провинциального климата (мезоклимата) как светлохвойные и темнохвойные (в данном случае Прибайкальские) или хвойно-лиственные умеренных широт (в случае большой разнопородности) и так далее. К примеру, в лесах европейской части России по низовьям рек Камы, Вятки и Ветлуги вполне обычен этот хвойно-лиственный тип умеренных широт с двумя-тремя хвойными породами и четырьмя-шестью лиственными породами в составе одного древостоя. Это сосна обыкновенная, пихта сибирская, ели европейская и сибирская, береза бородавчатая (повислая), тополь дрожащий (осина), клен остролистный, вяз гладкий (обыкновенный), вяз шершавый (ильм), липа мелколистная (сердцевидная).

С. А. Дыренков сформулировал справедливый обобщающий вывод о сложности изучения растительного покрова на современном этапе развития биологической науки: «Значительным достижением советских лесотипологов является углубление трактовки биогеоценоза (и экосистем других рангов) как больших открытых кибернетических систем со стохастическими связями параметров и вероятностными характеристиками их изменения во времени и пространстве. Детерминированное мышление сменилось у большинства лесотипологов на вероятностно-альтернативное [5, с. 5]. В нашем следующем докладе («Динамика состава в онтогенезе насаждений ведущих типов леса северного макросклона высокогорного Хамар-Дабана») полностью подтверждается пестрота растительных ассоциаций в пределах отдельных типов леса. Лишь в наиболее жестких почвенно-климатических условиях подгольцовых насаждений, представленных породой-пионером кедровым стлаником, отсутствуют не только полидоминантные древостои, но и древостои из двух лесообразующих пород.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Анучин Н. П.* Лесная таксация. 3-е изд. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 512 с.
2. *Вагин А. В., Мурахтанов Е. С., Ушаков А. И., Харин О. А.* Лесная таксация и лесоустройство. Лесн. пром-сть, 1978. 367 с.
3. *Воропанов П. В.* Лекции по лесной таксации. Ч. III. Таксация массива. Кн. I. Брянск, 1963. 358 с.
4. *Глазов Н. М.* Статистический метод в таксации и лесоустройстве. М.: Лесн. пром-сть, 1976. 144 с.
5. *Дыренков С. А.* К созданию классификации наземных экосистем — обобщение перекрестного метода // Динамическая типология леса. М.: ВО «Агропромиздат», 1989. С. 4—14.
6. *Захаров В. К.* Лесная таксация. 2-е изд. М.: Лесн. пром-сть, 1967. 407 с.
7. *Зиганшин Р. А.* Пространственное распределение типов леса в условиях высокогорного ландшафта // Лесная таксация и лесоустройство. Междунар. науч.-практ. журн. 2012 *а*. № 1 (47). С. 102—104.
8. *Зиганшин Р. А.* Анализ лесотипологической структуры участкового лесничества в высокогорном Прибайкалье // Ботанические исследования в Сибири. Вып. 20. Красноярск: РАЕН. Вост.-Сиб. науч. центр, Российское ботаническое общество РАН, Красноярское отд-е. 2012 *б*. С. 65—69.
9. *Красиков И. И., Шевелев С. Л.* Структура лесных массивов в Республике Тыва. Красноярск: ФГБОУ ВПО «СибГТУ». 2013. 119 с.
10. *Морозов Г. Ф.* Типы и бонитеты. Санкт-Петербург, 1912. 32 с.
11. *Морозов Г. Ф.* Основы учения о лесе. Симферополь, 1920. 319 с.
12. *Мотовилов Г. П., Кабанов Н. Е.* Опыт использования лесной типологии при организации лесного хозяйства (на примере Мантуровского лесхоза Костромской области). М.: Ин-т леса АН СССР, 1959. 102 с.
13. *Терминологический* словарь по специальности «Лесоустройство и лесоинвентаризация» / Гусев Н. Н., Филипчук А. Н., Швиденко А. З. и др. М.: Федер. служба лес. хоз-ва России. ВНИИЦлесресурс. 1993. 80 с.
14. *Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г.* Справочник таксатора. М.—Л.: Гослесбумиздат, 1962. 854 с.

***

УДК 581.52+910.2

ДИФФЕРЕНЦИРОВАННАЯ ОЦЕНКА СОПРЯЖЕННОСТИ ДОМИНИРУЮЩИХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ И ЭЛЕМЕНТОВ РЕЛЬЕФА

Г. Б. КОФМАН, М. Е. КОНОВАЛОВА, А. Е. КОНОВАЛОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Показано, что декомпозиция взаимной информации на отдельные компоненты и переход к оценке частной информации «от состояния к состоянию» позволяет оценить дифференциальную сопряженность доминирующей породы и конкретных значений крутизны и экспозиции склонов. Соответственно, средняя сопряженность лесного покрова и рельефа в целом определяется мозаикой локальных сопряженностей и распределением характеристик рельефа на данной территории.

Взаимосвязь состава растительности и признаков рельефа считается почти очевидной и широко используется для идентификации лесных ландшафтов, динамической классификации растительного покрова и т. д. Как правило, при анализе этих взаимосвязей используются качественные, интуитивно-описательные методы либо прямые подсчеты коэффициентов сопряженности, связанных с критерием χ^2.

Альтернативные подходы, основанные на использовании теоретико-информационных мер взаимосвязи, оценке взаимной информации как меры взаимосвязи двух подсистем — растительности и ландшафта, появились еще в середине прошлого века. Здесь имеется в виду не просто распространенный прямой подсчет энтропии в качестве индекса разнообразия (индексы Шеннона — Уивера), а оценки полной энтропии системы в целом и условных энтропий каждой из подсистем, что и позволяет оценить не просто разнообразие анализируемых подсистем, а степень согласованности, взаимообусловленности этих «разнообразий».

Плодотворность использования взаимной информации I(X,Y) в качестве меры взаимосвязи подсистем растительности — Y и рельефа — X в лесной экологии была продемонстрирована в работах А. Д. Арманда [1], Ю. Г. Пузаченко [5] и Э. Г. Коломыца [3]. Однако возможности информационного анализа не исчерпываются оценкой только взаимосвязи двух подсистем Y и X в целом. Интегральная характеристика I(X,Y) может быть детализирована [2, 6, 7] и представлена в виде взвешенной суммы парциальных информаций $I_{xi\to Y}$, которые дают отдельные состояния x_i подсистемы X о подсистеме Y в целом. Более того, парциальная информация «от состояния к системе» — $I_{xi\to Y}$ в свою очередь является взвешенной суммой информаций «от состояния к состоянию» — $I(y_j|x_i)$.

Частная информация $I(y_j|x_i)$, которую можно получить о состоянии y_j, если известно состояние x_i , определяется выражением:

$$I(y_j \mid x_i) = \log \frac{P(y_j \mid x_i)}{r_j} \quad (1), \text{ либо:}$$

$$I(y_j \mid x_i) = \log \frac{P(x_i, y_j)}{r_j p_i}, \quad (2)$$

где $P(x_i,y_j)$ — вероятность состояния (x_i,y_j) объединенной системы; $P(y_j|x_i)$ — условная вероятность состояния y_j подсистемы Y при известном состоянии x_i подсистемы X; r_j — вероятность состояния y_j подсистемы Y, а p_i — вероятность состояния x_i подсистемы X. Все вероятности рассчитываются по стандартной двухвходовой таблице встречаемости состояний (x_i,y_j). Следует отметить, что ключевую роль в последующих рассуждениях играет «элементарная взаимная информация», которая равна именно логарифму отношения соответствующих вероятностей — (1) и (2), в отличие от простого отношения этих же вероятностей, названного Б. С. Петропавловским [4] «коэффициентом наиболее специфичных отношений».

Частная информация $I(y_j|x_i)$ в определенном смысле является «первичной» величиной, характеризующей индивидуальную взаимосвязь любых двух конкретных состояний x_i и y_j анализируемых подсистем, и может быть использована для анализа сопряженности, например, отдельной породы и определенной крутизны склона и т. д.

В отличие от сугубо положительных средних характеристик — информации «от состояния к системе» — $I_{xi\to Y}$ и «от системы к системе» — $I(X,Y)$, частная информация $I(y_j|x_i)$ может принимать и отрицательные значения. Действительно, поскольку условная вероятность $P(x_i|y_j)$ может быть как больше, так и меньше безусловной — p_i, то в последнем случае мы получаем $I(y_j|x_i) < 0$. Несколько другая интерпретация связана с использованием выражения (2). Произведение вероятностей $p_i r_j$ соответствует независимости состояний x_i и y_j, и если реальная вероятность $P(x_i,y_j)$ отличается от $p_i r_j$, то состояния x_i и y_j зависимы. В случае $P(x_i,y_j) < p_i r_j$ и $I(y_j|x_i) < 0$ можно считать, что состояния x_i и y_j

«отталкиваются» и, соответственно, «притягиваются», если $P(x_i,y_j) > p_i r_j$.

Возможность детализации структуры связи растительности и рельефа рассматривается нами на примере сопряженности доминирующей породы и крутизны склонов. В качестве объекта исследовния выбраны подтаежные леса на территории ООПТ «Столбы», где в результате более полувекового заповедного режима сформировались естественные взаимосвязи растительности и условий произрастания. Основной особенностью подтаежного низкогорного ВПК (200 — 500 м н. у. м.) является почти повсеместное доминирование сосняков, обусловленное умеренно влажным континентальным климатом.

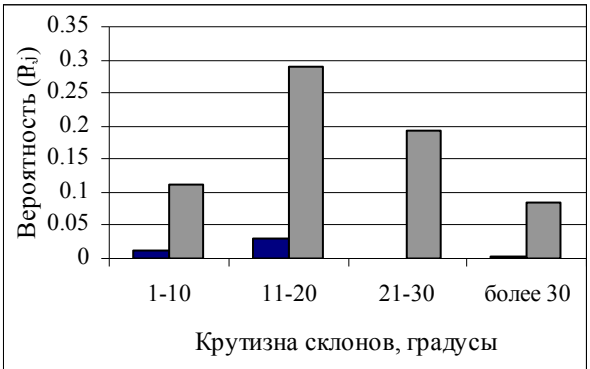


Рисунок 1. Вероятность $P_{i,j}$ произрастания сосняков и пихтарников на склонах разной крутизны. Здесь и далее: ■ Пихтарники ■ Сосняки

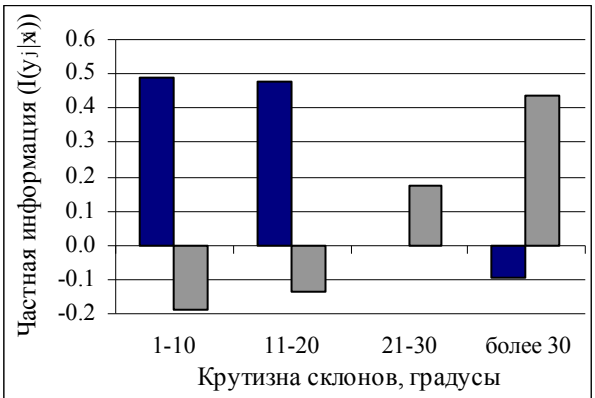


Рисунок 2. Частная информация $I(y_j|x_i)$ склонов разной крутизны о сосняках и пихтарниках

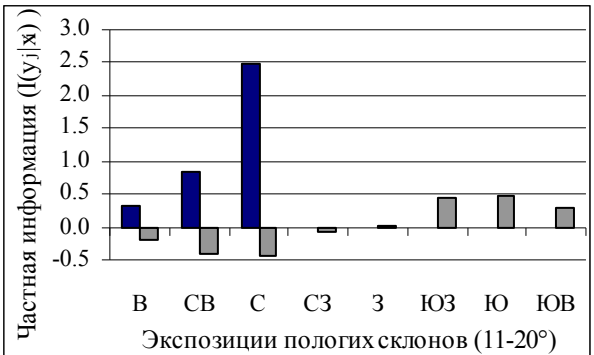


Рисунок 3. Частная информация $I(y_j|x_i)$ склонов разной экспозиции при фиксированной крутизне о сосняках и пихтарниках: В — восточная, СВ — северо-восточная, С — северная, СЗ — северо-западная, З — западная, ЮЗ — юго-западная, Ю — южная и ЮВ — юго-восточная

Рассмотрим анализ частной информации о состоянии растительности (y_j) по состоянию рельефа (x_i) на примере двух лесообразующих пород: сосны обыкновенной (*Pinus sylvestri*s L.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). Распространение требовательной к атмосферной влаге и почвенным условиям пихты сильно ограничено в довольно сухом подтаежном низкогорном поясе транзитно-аккумулятивными группами фаций, защищенными от избыточной инсоляции. При рассмотрении встречаемости пихтарников на склонах различной крутизны (рис. 1) можно отметить их наличие на пологих, покатых и очень крутых склонах. При расчете частной информативности склонов разной крутизны о пихтарниках $I(y_j|x_i)$ наглядно раскрывается очевидная с экологической точки зрения положительная связь пихтарников с пологими склонами при $x_i < 21°$ (рис. 2). Частная информация очень крутых склонов о пихтарниках показывает их отрицательную связь $I(y_j|x_i) = -0{,}1$ бит. Это означает, что существует «отталкивание» этих состояний и пихты здесь быть не должно. Потому наличие пихтарников на очень крутых склонах обусловлено какими-то другими факторами. При дополнительном разделении очень крутых склонов по экспозиции их частная информация о пихтарниках становится положительной — на северных склонах $I(y_j|x_i) = 4{,}58$ бит., где складываются чуть более прохладные и влажные условия. Соответственно, положительная частная информация покатых склонов о пихтарниках с $I(y_j|x_i) = 0{,}5$ бит. (рис. 2) при их дифференциации по экспозиции распадается на ряд положительных значений (от 0,3 до 2,5 бит.), показывая более тесную связь пихтарников с теневыми покатыми склонами (рис. 3).

Сосна, толерантная к относительно сухим условиям подтаежного низкогорного пояса, безусловно господствует на всей площади подтаежного пояса (рис. 1). Однако пологие и покатые склоны $x_i = 11$—$20°$ дают отрицательную величину частной информации о сосняках (рис. 2). Следовательно, встречаемость сосняков в этих наиболее оптимальных по влажности и плодородию почв условиях в результате конкуренции со стороны других лесообразующих пород меньше, чем при случайном распределении. Однако, как и в случае с пихтой на крутых склонах, «отталкивание» для сосны на пологих склонах в среднем сменяется

«притяжением» для отдельных экспозиций этих склонов (рис. 3). Это соответствует приуроченности сосняков к более теплым и сухим южным покатым склонам. А на покатых склонах теневой экспозиции сосна, несмотря на свою экологическую пластичность и способность произрастать в данных условиях, вытесняется другими, более требовательными породами.

Декомпозиция взаимной информации на отдельные компоненты и переход к оценке частной информации «от состояния к состоянию» позволяет оценить дифференциальную сопряженность доминирующей породы и конкретных значений крутизны и экспозиции склонов. Соответственно, средняя сопряженность для подсистем в целом определяется мозаикой локальных сопряженностей и распределением характеристик рельефа на данной территории. Предлагаемый подход позволяет конкретизировать описательно-интуитивный характер взаимосвязей растительного покрова и элементов рельефа, дифференцировать и количественно оценить эти взаимосвязи на локальном уровне и может оказаться полезным при решении ряда прикладных задач, связанных с лесорастительным районированием, тематическим картографированием и мониторингом состояния лесных экосистем.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Арманд А. Д.* Информационные модели природных комплексов. М.: Наука, 1975. 126 с.
2. *Вентцель Е. С.* Теория вероятностей. М.: Наука, 1969. 576 с.
3. *Коломыц Э. Г.* Ландшафтно-экологические прогнозы по расчетным моделям и палеореконструкциям (на примере Волжского бассейна) // География и природные ресурсы. 2008. 3. С. 5—17.
4. *Петропавловский Б. С.* Экологическая обусловленность распространения типов леса Приморского края // Лесоведение. 2012. 3. С. 33—42.
5. *Пузаченко Ю. Г., Скулкин В. С.* Структура растительности лесной зоны СССР. Системный анализ. М.: Наука, 1981. 275 с.
6. *Фано Р.* Передача информации. Статистическая теория связи. М.: Изд-во «Мир», 1965. 437 с.
7. *Cover T. M., Thomas J. A.* Elements of Information Theory. New York: John Wiley & Sons, 1991. 542 p.

***

УДК 630*181.351.(581.555)

ЭКОЛОГО-ДИНАМИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЦЕНОТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСОВ ФЕННОСКАНДИИ

А. М. КРЫШЕНЬ

Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

АННОТАЦИЯ

Обсуждаются принципы (географический, экологический и динамический) построения модели ценотического разнообразия лесов, обладающей прогностической способностью. С распространением на северо-западе европейской части России концентрированных рубок начала коренным образом меняться возрастная и типологическая структура лесов. Ситуация с прогнозом развития лесных растительных сообществ и, соответственно, планированием работ особенно осложнилась, когда в рубку пошли смешанные хвойно-лиственные леса, едва достигшие возраста рубки.

В основу модели заложены фундаментальные принципы, сформулированные в работах Г. Ф. Морозова, А. Каяндера, В. Н. Сукачева, Б. П. Колесникова, Н. И. Казимирова, Н. А. Качинского и других: географичность, экологичность, динамичность.

Географичность заключается не в том, что закономерности формирования лесных сообществ разнятся в разных зонах и провинциях, а в том, что конкретные динамические ряды строятся для конкретных территорий. Фенноскандия — природная страна в Северной Европе, включающая территории к северо-западу от условной линии, соединяющей Финский залив, Ладожское и Онежское озера и Белое море. Породы Фенноскандинавского (Балтийского) кристаллического щита — это главным образом кислые граниты и гнейсы архейского, реже протерозойского возраста, которые характеризуются неглубоким залеганием и довольно частыми выходами на поверхность. Наиболее важным этапом геологического развития территории для понимания закономерностей формирования растительного покрова является четвертичный период. Основной его чертой были чередования ледниковых и межледниковых периодов, создающих особую структуру отложений. Морена последнего — Валдайского оледенения покрывает значительную часть территории и представлена преимущественно валунными песками и супесями, на юге встречаются также суглинки. Своеобразие и изменчивость почвообразующих пород, а также разнообразие форм рельефа определили сложное строение и мелкоконтурность почвенного покрова, представленного главным образом подзолистыми песчаными и супесчаными почвами. Почвы, в свою очередь, определяют господство хвойных лесов и их производных.

Основными лесообразующими породами являются сосна (*Pinus sylvestris* L.), ель (*Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb., *P.* × *fennica* Regel.), березы (*Betula pubescens* Ehrh. и *B. pendula* Roth.), реже осина (*Populus tremula* L.). Наличие особенностей территории можно проиллюстрировать несколькими фактами. Самым ярким, пожалуй, является то, что сосновые леса занимают значительную часть территории, что отличает юго-восточную Фенноскандию от Русской равнины, где в соответствующих зональных условиях преобладают ельники. Еще один момент характеризует особенность территории — лиственница в своем естественном распространении достигла восточных границ Фенноскандии и остановилась; по-видимому, преобладающие бедные кислые почвы не позволяют ей продолжать продвижение на запад, хотя в искусственных посадках она чувствует себя достаточно комфортно. Географичность проявляется в продуктивности древесного яруса, составе лесных растительных сообществ, и это никем не оспаривается со времен Г. Ф. Морозова. Но не менее важно и то, что меняются эколого-ценотические свойства видов, не случайно наиболее научно обоснованные системы разбиения видов на группы по эколого-ценотическим свойствам [1, 6, 16, 17 и др.] имеют достаточно строгую географическую привязку. Игнорирование географических особенностей развития лесных сообществ и попытки создания универсальных (правовых или технологических) инструментов лесопользования, а также ошибки в районировании могут не только привести к неэффективному ведению хозяйства, но и явиться основой для коррупции [15].

Экологический принцип заключается в признании особенностей процессов формирования растительного сообщества внутри определенных типов экотопов (лесорастительных условий). Всего для плакорных местообитаний нами выделено 5 типов лесорастительных условий с автоморфными почвами [11]: Pinus sylvestris–[Cladonia] — песчаные сухие олиготофные почвы; Pinus sylvestris–Vaccinium vitis-idaea — песчаные сухие мезо-олиготрофные почвы; Pinus sylvestris–Vaccinium myrtillus — песчаные свежие мезо-олиготрофные почвы; Picea abies–Vaccinium myrtillus — супесчаные свежие мезотрофные почвы; Picea abies–Oxalis acetosella — супесчаные свежие мезо-эвтрофные почвы. Каждому типу лесорастительных условий соответствует один тип климаксового сообщества, характеристики которого определяются геоморфологическими особенностями и характером увлажнения (уровнем залегания грунтовых вод), а также условиями трофности. В качестве простого (легко определяемого в природе) признака, прямо или косвенно указывающего на почвенное плодородие, используется механический состав почвы, который является определяющим еще и в силу отличия коагуляционной способности частиц разной размерности [9]. Именно этот момент может быть решающим в силу того, что две главные породы лесов Фенноскандии, сосна и ель, значительно отличаются строением корневых систем, и для каждой из них механический состав почвы является фактором, определяющим продуктивность соответствующих лесов [7, 8]. Экологические свойства связаны с географией, но не однозначно. Так, сосняки лишайниковые и брусничные чаще встречаются в северной тайге, но не только. В средней тайге их экологические условия ограничиваются флювиогляциальными песками и, как правило, склонами южной и юго-западной экспозиции.

Динамичность модели заключается в признании важности проблемы прогноза развития лесных растительных сообществ на основе фундаментальных знаний их структуры и динамики, с одной стороны, и преобладания на большей части территории Европы вторичных лесов, отличающихся как скоростью процессов формирования, так и неопределенностью их направленности. Проблема систематизации вторичных лесов понималась уже в первой половине XX в. еще до широкого распространения концентрированных вырубок и отмечалась А. Каяндером и В. Н. Сукачевым, которые подчеркивали увеличивающееся разнообразие сообществ, сложность их классифицирования и необходимость привязывания к коренному типу леса. Собственно это и есть основные принципы динамической типологии. Особенно остро проблема систематизации вторичных лесов обозначилась к настоящему времени. Широкомасштабные сплошные рубки, активно применявшиеся со второй половины XX в., привели к тому, что в рубку идут уже не коренные сосняки и ельники, а их производные сообщества, в составе которых в разных пропорциях представлены несколько пород. Это в свою очередь увеличивает разнообразие сообществ ранних стадий восстановления. С увеличением распространения производных лесов справедливость объединения стадийных и коренных сообществ в пределах одного местообитания становится все более очевидной. В соответствии с общепринятым тезисом о восстановлении коренного типа леса после катастрофических нарушений можно строить динамические ряды и, опираясь на них, управлять процессом лесовосстановления. Эти аспекты подробно обсуждались в работах Б. П. Колесникова и И. С. Мелехова, а также их учеников и последователей.

Нами выделены стадии сукцессии по признакам возраста древостоя в сочетании с определением состава древесного яруса (там, где он есть): вырубка, молодняк, средневозрастный, спелый, субклимакс, климакс. Эти этапы принципиально отличаются от принятых в лесоводстве тем, что характеризуются не только возрастом древостоя, но и изменениями структуры напочвенного покрова, т. е. всего сообщества — это в полной мере различные стадии сукцессии [11].

Почему модель, а не типология? Здесь есть несколько причин, и первая, пожалуй, заключается в

том, что какой бы метод классифицирования мы ни использовали, очень трудно отразить все закономерности формирования сообществ. При этом авторы классификаций «связаны» более или менее жесткими критериями того или иного метода. Построение модели позволяет уйти от таких ограничений и при этом акцентироваться на ее важнейшем свойстве — прогнозировании развития сообщества. А это в свою очередь делает модель важнейшим инструментом лесохозяйственной деятельности. Не случайно начало разработке модели положено работами по динамике и классификации растительных сообществ вырубок, результаты которых со всей очевидностью продемонстрировали то, что планирование лесокультурных работ должно опираться на признаки лесорастительных условий. Неправильный выбор породы или способа восстановления леса приводит к бессмысленным тратам и увеличениям сроков получения древесной продукции.

Под моделью в данном случае понимается не математическая зависимость, а зрительный образ ценотического разнообразия лесов. В лесной науке отображение типологий в виде схем весьма распространено. Достаточно вспомнить схемы Алексеева — Погребняка, В. Н. Сукачева, И. С. Мелехова и т. п. Основные положения модели заключаются в том, что динамические ряды строятся для каждого типа лесорастительных условий отдельно. Динамические ряды не пересекают границы типов лесорастительных условий и обязательно сходятся на стадии климакса, единственного и определенного для каждого типа лесорастительных условий. Для местообитаний с песчаными почвами ряды сходятся ранее. Максимальное ценотическое и видовое разнообразие наблюдается на ранних стадиях развития и сокращается в направлении климакса. На каждой стадии разнообразие сообществ определяется биотопическими условиями и антропогенным влиянием.

В рамках данной публикации нет возможности подробно останавливаться на конкретных динамических рядах. Коротко охарактеризуем ряды восстановления сосняков. На вырубках в лишайниковых и брусничных условиях разнообразие сообществ лимитировано жесткими условиями среды и ограничивается 3—4 ассоциациями (соответственно). Дальнейшее развитие сообществ идет, как правило, без смены пород, и динамические ряды сходятся уже на стадии средневозрастных лесов (50—60 лет). С этого времени как в лишайниковых, так и в брусничных условиях не меняется видовой состав сообществ, хотя и происходят некоторые изменения в структуре (соотношения обилий видов и их сопряженность) напочвенного покрова, обусловленные состоянием древесного яруса. В условиях сосняков черничных разнообразие сообществ на начальных стадиях выше, главным образом за счет того, что естественное восстановление идет через смену пород, ряды ассоциаций сходятся уже на стадии субклимакса.

Исследования ценофлор зональных типов леса [2, 3] продемонстрировали закономерные изменения их структуры в зависимости от лесорастительных условий и стадии развития сообществ и четко укладываются в модель. Кроме того, наши многолетние исследования ценотического разнообразия, отраженного в специальной базе данных [14], продемонстрировали его зависимость от указанных условий [4, 10, 12], что было подтверждено в том числе и математическими методами [4].

Взаимная верификация разрабатываемых независимо друг от друга эколого-динамической и ГИС моделей ценотического разнообразия лесов Восточной Фенноскандии показала высокую степень их соответствия и правильность принципов выделения модельных классов лесов. Подтвердились данные об отражении в спектральном пространстве осей эдафофитоценотических координат, оба метода четко указали на необходимость разделения сообществ, произрастающих на различных геологических образованиях (коренные основания, морена, флювиогляциальные и озерные отложения), а также выделили сходные возрастные стадии [13].

База данных «Местообитания Восточной Фенноскандии», легшая в основу модели, использовалась нами для составления онтологии в соответствующей предметной области — лесоведении. Полученный словарь терминов обеспечил адекватное представление материалов и алгоритм поиска нужных литературных источников в Интернете. Поскольку онтология базируется на системном подходе, то в полной мере такая характеристика может быть применена и к представляемой модели.

Исследования выполняются при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий» и в части построения онтологии — РФФИ (грант 12-07-00070-а).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Булохов А. Д., Соломещ А. И.* Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск: Издательство БГУ, 2003. 359 с.
2. *Геникова Н. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М., Лейбонен Е. Э.* Разнообразие сосудистых растений лесных сообществ на автоморфных песчаных почвах // Ученые записки ПетрГУ. № 8 (113). Серия естественные и технические науки. 2010. С. 11—13.
3. *Геникова Н. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М.* Анализ ценофлоры лесов на автоморфных песчаных почвах в Карелии // Ботан. журн. Т. 97. № 11. 2012. С. 1424—1435.

4. *Геникова Н. В., Крышень А. М., Гнатюк Е. П., Кутенков С. А.* Ординация геоботанических описаний лесных сообществ на песчаных почвах в Карелии // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Матер. Всеросс. научн. конф. с междунар. участием. Санкт-Петербург, 20—24 сентября 2011 г. Т. 1: Разнообразие типов растительных сообществ и вопросы их охраны. География и картография растительности. История и перспективы геоботанических исследований. СПб, 2011. С. 51—54.
5. *Гнатюк Е. П., Богданов А. В., Геникова Н. В., Крышень А. М.* Анализ ценофлор зональных типов леса на территории Карелии // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Ч. 4. Сравнительная флористика. Урбанофлора. Петрозаводск, 2008. С. 25—28.
6. *Дегтева С. В., Новаковский А. Б.* Система эколого-ценотических групп в растительном покрове бассейна верхнего и среднего течения реки Печоры // Ботан. журн. 2009. № 6. С. 805—824.
7. *Казимиров Н. И.* Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 140 с.
8. *Казимиров Н. И.* Экологическая продуктивность сосновых лесов. (Математическая модель). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1995. 132 с.
9. *Качинский Н. А.* Физика почв. М.: Высшая школа, 1965. 324 с.
10. *Крышень А. М.* Растительные сообщества вырубок Карелии. М.: Наука, 2006. 262 с.
11. *Крышень А. М.* Типы лесорастительных условий на автоморфных почвах в Карелии // Ботан. журн. 2010. Т. 95. № 3. С. 281—297.
12. *Крышень А. М.* Систематизация местообитаний и вопросы динамики лесов Восточной Фенноскандии // Изв. Самарского научного центра РАН. Т. 14. 2012. № 1 (4). С. 1033—1038.
13. *Крышень А. М., Литинский П. Ю.* Сопоставление и взаимная верификация геоинформационной и эколого-динамической моделей разнообразия лесных экосистем // Труды Карельского научного центра РАН. 2013. № 2. С. 86—91.
14. *Крышень А. М., Полевой А. В., Гнатюк Е. П.* и др. База данных местообитаний (биотопов) Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2009. № 4. С. 3—10.
15. *Нешатаев В. Ю.* «Стратегия 2020» и основные задачи российской геоботаники на современном этапе // Современная ботаника в России. Труды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна». Т. II. Тольятти: Кассандра. 2013. С. 273—275.
16. *Ниценко А. А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботан. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002—1013.
17. *Раменская М. Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 216 с.

***

УДК 630:582.475 (571.64)

ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ОСТРОВА САХАЛИН

Р. Н. САБИРОВ

Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН, Южно-Сахалинск, Россия

АННОТАЦИЯ

На острове Сахалин господствуют темнохвойные леса, занимая около 45 % лесопокрытой площади. В темнохвойных лесах региона выделены пять субформаций, среди которых пихтово-еловые леса с преобладанием ели Глена и елово-пихтовые леса с участием широколиственных пород указаны впервые и являются островной особенностью структуры лесного покрова. В рассматриваемой формации установлены 6 групп типов леса: зеленомошная, папоротниковая, бамбучниковая, кустарниковая, травяная и сфагновая.

В растительном покрове острова Сахалин темнохвойные леса являются господствующей формацией и одним из основных объектов лесопользования. Однако, несмотря на масштабные и многолетние промышленные рубки, они все еще сохраняют ведущее положение в регионе и занимают около 45 % лесопокрытой площади. Темнохвойные леса региона, как правило, являются бидоминантными, в качестве основных лесообразующих пород в них выступают ель аянская (*Picea ajanensis*) и пихта сахалинская (*Abies sachalinensis*), а в юго-восточных районах Сахалина появляется еще и ель Глена (*Picea glehnii),* занесенная в Красные книги России [3] и Сахалинской области [2].

Между тем доля участия указанных лесообразующих пород в древостоях в различных частях острова существенно варьирует. В частности, на самой северной оконечности Сахалина — на полуострове Шмидта — темнохвойные леса становятся монодоминантными, здесь из их состава постепенно выпадает пихта сахалинская, являющаяся более теплолюбивой породой по сравнению с елью аянской. В северной и центральной частях острова в древостоях рассматриваемой формации преобладает ель аянская, а в более южных районах они замещаются вариантами сообществ с доминированием пихты сахалинской. В юго-западной части острова темнохвойные леса представлены со значительной примесью в составе древостоев широколиственных пород (*Quercus mongolica, Phellodendron sachalinense, Acer mayrii, Fraxinus mandshurica, Kalopanax septemlobus* и др.). Именно такая широтная

дифференциация таежной растительности Сахалина позволила А. И. Толмачеву при геоботаническом районировании острова выделить четыре подзоны [8]. Несмотря на свое широкое распространение на Сахалине, темнохвойные леса в типологическом и фитоценотическом отношениях изучены еще недостаточно и неравномерно по отдельным районам и частям острова [1]. Наиболее полно исследована и, следовательно, разработана классификационная схема для аянских темнохвойных лесов российского Дальнего Востока [4, 5].

В этой связи нами в течение более 15 лет с использованием общеизвестных методик и походов [6, 7] проводилось изучение лесной растительности Сахалина. С этой целью с севера на юг, а также от западного до восточного побережья в северной, средней и южной частях острова были заложены эколого-ландшафтные профили с детальными работами на ключевых участках. Кроме этого, обширные фитоценологические исследования были выполнены при инвентаризации особо охраняемых природных территорий региона, где еще сохранились коренные или квазикоренные темнохвойные леса.

Безусловно, состав и структура темнохвойных лесов по мере продвижения с севера на юг острова, а также в зависимости от высотно-поясного положения претерпевают значительные изменения. Для отражения вариаций состава эдификаторного яруса в темнохвойных лесах острова нами с учетом критериев Ю. И. Манько [5] выделены следующие субформации: еловые из ели аянской, пихтово-еловые, елово-пихтовые, пихтово-еловые с преобладанием ели Глена, елово-пихтовые с участием широколиственных пород. Последние две субформации до настоящего времени не были выделены никем, и их можно рассматривать в качестве региональной или островной особенности темнохвойных лесов. В результате проведенных исследований в темнохвойных лесах острова были выделены 6 групп типов леса (табл. 1).

На Сахалине наиболее распространенной является зеленомошная группа типов леса. Зеленомошные темнохвойные леса формируются в дренированных и достаточно увлажненных условиях местопроизрастания, являются весьма продуктивными, в основном представлены III и IV классами бонитета. Древостои отличаются высокой полнотой, многоярусным строением, что в некоторой степени ухудшает условия для развития кустарникового и травянистого ярусов. Однако здесь хорошо выражен моховой покров, состоящий из многих видов характерных для бореальных лесов листостебельных мхов (табл. 1). Указанная группа типов леса распространена повсеместно в северной и центральной частях Сахалина, а в южных районах занимает средние части горных склонов, преимущественно северных экспозиций.

Кустарниковая группа типов характерна для горных темнохвойных лесов и, как правило, располагается на верхней границе их распространения, занимает склоны различной экспозиции и крутизны по всем горным районам Сахалина. Полнота древостоев обычно невысокая, а размещение деревьев при этом контагиозное, что и обусловливает хорошее развитие кустарникового яруса из *Pinus pumila, Sorbus sambucifolia, Acer ukurunduense, Duschekia maximowiczii, Vaccinium ovalifolium* и др. (табл. 1).

Таблица 1. Типологическое разнообразие темнохвойных лесов острова Сахалин

Группа типов леса	Преобладающие виды синузий подчиненных ярусов	Характерные типы леса	Положение в рельефе
1. Бамбучниковая	*Sasa kurilensis, Sasa megalophylla, Sasa senanensis, Sasa spiculosa*	Елово-пихтовый лес бамбучниковый с каменной березой; елово-пихтовый лес бамбучниковый с дубом, кленом, бархатом и диморфантом	Склоны различных экспозиций, преимущественно Западно-Сахалинских гор. Нижние части склонов световых экспозиций
2. Кустарниковая	*Acer ukurunduense, Duschekia maximowiczii, Betula middendorffii Pinus pumila, Sorbus sambucifolia, Weigela middendorffii, Vaccinium ovalifolium, V. hirtum, Lonicera chamissoi, Spiraea betulifolia*	Ельник с кедровым стлаником; пихтово-еловый лес разнокустарниковый; пихтово-еловый лес кустарниковый с каменной березой; пихтово-еловый лес черничный	Верхние части склонов гор различных экспозиций и крутизны. Прибрежноморские высокие террасы и склоны
3. Зеленомошная	*Pleurozium schreberi, Ptilium crista-castrensis, Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus, Climacium dendroides, Rhizomnium magnifolium, Hypnum plicatulum, Dicranum majus, D. scoparium, D. fuscescens, D. undulatum, Vaccinium ovalifolium, Chamaepericlymenum canadense, Maianthemum bifolium*	Ельник зеленомошный; ельник с пихтой и каменной березой чернично-зеленомошный; елово-пихтовый лес мелкотравно-зеленомошный; пихтарник зеленомошный	Горные склоны разной экспозиции и крутизны. Вогнутые части склонов гор теневых экспозиций в южных районах острова. Припойменные участки горных ручьев

Группа типов леса	Преобладающие виды синузий подчиненных ярусов	Характерные типы леса	Положение в рельефе
4. Травяная	*Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Chamaepericlymenum canadense, Aruncus dioica, Solidago dahurica, Equisetum sylvaticum, Cacalia auriculata, Calamagrostis langsdorffii, Carex pallida, C. sachalinensis, Actaea erythrocarpa, Trillium camschatcense, Angelica maximowiczii, A. ursina, Filipendula camtschatica, Cacalia robusta, Heracleum lanatum, Senecio cannabifolius, Petasites amplus, Cirsium kamtschaticum*	Ельник мелкотравный с лиственницей; ельник крупнотравный; пихтово-еловый лес разнотравный; елово-пихтовый лес разнотравно-осочковый; пихтово-еловый лес разнотравно-вейниковый с каменной березой; пихтово-еловый лес крупнотравный с ивой и тополем; пихтово-еловый лес мелкотравный	Долины рек, надпойменные террасы. Ровные участки, пологие холмы и увалы, возвышенные плато, нижние части и шлейфы горных склонов, преимущественно в местах выклинивания грунтовых вод и с проточным увлажнением
5. Папоротниковая	*Leptorumohra amurensis, Gymnocarpium dryopteris, Dryopteris expansa, D. sichotensis, Athyrium filix-femina, A. sinense, Matteuccia struthiopteris, Diplazium sibiricum, Phegopteris connectilis*	Ельник папоротниковый; пихтово-еловый лес папоротниковый; елово-пихтовый лес папоротниковый; пихтарник щитовниковый; елово-пихтовый лес разнотравно-крупнопапоротниковый	Надпойменные террасы и долины рек на плодородных и влажных почвах. Нижние части пологих горных склонов. Пониженные влажные участки межгорных плато
6. Сфагновая	*Sphagnum girgensohnii, Sph. magellanicum, Sph. angustifolium, Sph. squarrosum, Aulacomnium palustre, Mnium cinclidioides, Polytrichum juniperinum, Dicranum undulatum, D. fuscescens, Osmundastrum asiaticum, Ledum hypoleucum, L. palustre, L. maximum, Vaccinium uliginosum, Chamaedaphne calyculata Eriophorum gracile, Carex dispalata, C. schmidtii, Rubus chamaemorus, Pinus pumila*	Ельник осоково-сфагновый с лиственницей; ельник кустарниково-сфагновый; ельник чистоустниково-сфагновый с лиственницей; ельник из ели Глена с лиственницей и пихтой чистоустниково-сфагновый; ельник из ели Глена с лиственницей багульниково-сфагновый	Пониженные, избыточно увлажненные, слабоаэрируемые и заболачивающиеся участки. Широкие долины крупных рек с ослабленным дренажем и торфянистыми почвами

Папоротниковая группа типов темнохвойных лесов фрагментарно встречается по всему острову, однако наиболее распространена на юге острова в елово-пихтовой субформации. Располагается в нижней части горных склонов, а также по надпойменным террасам рек на плодородных и влажных почвах. Леса этой группы являются наиболее продуктивными, развиваются в основном по II классу бонитета.

Бамбучниковые елово-пихтовые леса весьма широко представлены на юге острова, преимущественно в районах распространения и, следовательно, участия в составе древостоев широколиственных пород. Кроме этого бамбучниковые типы встречаются на дренируемых участках различных склонов Западно-Сахалинских гор, главным образом в экотоне пояса темнохвойных лесов и каменноберезняков. Следовательно, в составе древостоев этой группы типов леса значительное участие принимает береза каменная (*Betula ermanii*). Рассматриваемые типы леса часто формируются также во вторичных сообществах, представляющих завершающие стадии коротковосстановительных смен темнохвойных лесов после рубок и пожаров. В России эта группа типов леса распространена только в Сахалинской области.

Травяная группа типов темнохвойных лесов встречается во всех районах Сахалина, располагается по речным долинам, надпойменным террасам, предпочитая достаточно влажные или слабопроточные, но дренированные экотопы. Занимает также ровные участки, пологие холмы и увалы, возвышенные плато, нижние части и шлейфы горных склонов, преимущественно в местах выклинивания грунтовых вод. Древостои — среднеполнотные, нередко с примесью лиственных пород, в основном III и отчасти IV классов бонитета. Отличительной особенностью этой группы типов леса является ярко выраженный ярус из травянистых растений и значительное ценотическое разнообразие (табл. 1). В формировании основных типов леса участвуют такие виды, как вейник Лангсдорфа, хвощи, осоки, представители таежного мелкотравья, лесного разнотравья и сахалинского крупнотравья. Мохово-лишайниковый покров заметной роли не играет. Однако при увеличении застойного увлажнения появляются сфагновые мхи, багульники, чистоустник азиатский и гигрофильные виды осок. Вследствие этого формируются смешанные варианты лесных ценозов, постепенно переходящие в следующую группу типов — сфагновую.

Сфагновая группа типов леса распространена не столь широко, как предыдущие группы типов

темнохвойных лесов, но фрагментарно встречается на п-ове Шмидта, в средней части, а также на юго-востоке острова, где располагается пихтово-еловая субформация с доминированием ели Глена. Как правило, эта группа типов леса приурочена к ровным, пониженным, избыточно увлажненным, слабоаэрируемым и заболачивающимся местообитаниям. Наиболее характерна для широких и ровных долин крупных рек Сахалина с ослабленным дренажем. Древостои — более низкой производительности, в составе их регулярно участвует лиственница Каяндера (*Larix cajanderi*). В кустарниковом ярусе часто встречаются багульники *(Ledum maximum, L. hypoleucum, L. palustre),* неизменно присутствует кедровый стланик (*Pinus pumila*), появляются голубика *(Vaccinium uliginosum*), болотный мирт чашечный (*Chamaedaphne calyculata*) и др. Травяно-кустарничковый ярус в соответствующих экотопах слагается в основном из чистоустника азиатского (*Osmundastrum asiaticum*), здесь также участвуют осоки, хвощи и пр. В моховом покрове доминируют сфагнумы, среди которых небольшими пятнами, по буграм и другим микроповышениям располагаются зеленые мхи, иногда и лишайники. Эта группа типов весьма характерна в лесах с преобладанием ели Глена. При дальнейшем ослаблении дренажа такие типы темнохвойных лесов переходят в сфагновые лиственничники и их заболоченные редины.

Кроме охарактеризованных групп типов леса, на о-ве Сахалин, несомненно, встречаются другие различные переходные и комбинированные варианты сообществ темнохвойных лесов, которые имеют ограниченное распространение, но в то же время вносят определенный вклад в типологическое разнообразие рассматриваемой формации. Разумеется, вышеприведенная классификационная схема не является окончательной и при дальнейших исследованиях с расширением выборки описываемых лесных сообществ может быть видоизменена, дополнена новыми ассоциациями — и тем самым увеличено ценотическое разнообразие лесов региона.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Агеенко А. С., Клинцов А. П.* Леса о. Сахалин и Курил (Сахалинская область) // Леса Дальнего Востока. М.: Лесная пром-сть, 1969. С. 228—263.
2. *Красная* книга Сахалинской области. Растения. Южно-Сахалинск: Сахалинское кн. изд-во, 2005. 348 с.
3. *Красная* книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Минприроды, 2008. 855 с.
4. *Манько Ю. И.* Схема классификации лесов из ели аянской (методические рекомендации). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 47 с.
5. *Манько Ю. И.* Ель аянская. Л.: Наука, 1987. 280 с.
6. *Полевая* геоботаника. Т. 3. М.—Л.: Наука, 1964. 532 с.
8. *Сукачев В. Н., Зонн С. В.* Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
9. *Толмачев А. И.* Геоботаническое районирование острова Сахалина. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 80 с.

***

УДК 574.34, 574.42, 581.552

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА QUERCUS ROBUR L. В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ ПРИ РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНИ НАРУШЕННОСТИ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПОКРОВА

М. Н. СТАМЕНОВ

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия

АННОТАЦИЯ

Проанализирована онтогенетическая структура популяций *Quercus robur* L. в сообществах различной истории и сложения Московской области. Наиболее полночленными являются популяции в сосняках со сложной историей и топически целостные популяции, онтогенетические группы которых расположены в соседствующих сомкнутых, полуоткрытых и открытых сообществах в пределах ландшафта.

По мере эволюции представлений об организации биогеоценотического покрова наблюдается изменение представлений об одном из эдификаторов хвойно-широколиственных лесов — дубе черешчатом (*Quercus robur* L.): от вида теневых широколиственных лесов к «опушечному» виду [1, 2]. В связи с сокращением площади дубрав в последние столетия и потерей естественной гетерогенности лесных сообществ перспективы существования популяций дуба неясны. Одной из важнейших характеристик популяции является ее онтогенетический спектр. Соотношение особей разного биологического возраста позволяет судить о перспективах поддержания потока поколений в популяции. Поэтому нами был проведен анализ онтогенетической структуры популяций дуба в условиях антропогенно преобразованных сообществ юга Московской области. Степень нарушенности оценивали по разновозрастности первого яруса древостоя, гетерогенности горизонтальной структуры, наличию элементов ветровальной мозаики, площади и истории сообщества. В зависимости от выраженности указанных признаков можно выделить следующие типы сообществ. Характеристика почв дана по

почвенной карте Московской области под ред. А. И. Саталкина, 1985.

1) Длительно существующие лесные территории (более 2 поколений жизни позднесукцессионных видов деревьев), первый ярус находится в процессе распада, горизонтальная гетерогенность проявляется в основном за счет ветровальной мозаики. Моно- или олигодоминантные широколиственные леса, в которых доминантами выступают дуб, липа и клен остролистный, возраст существующих древостоев 50—70 и 100 лет, травяной покров неморальный. Приурочены к серым лесным почвам на суглинках и дерново-подзолистым почвам на супесях и песках.

2) Длительно существующие лесные территории, на которых в настоящее время в древостоях доминируют раннесукцессионные виды деревьев. Сосновый или смешанный древостой с отдельными деревьями широколиственных видов сформировался в результате рубок или создания лесных культур сосны, смешанный древостой часто находится в процессе распада, возраст существующего древостоя меньше 80 лет. Горизонтальная структура подлеска часто мозаичная. Приурочены к серым лесным и дерновым средне- и сильноподзолистым почвам. Сосновый древостой старше 120—150 лет, структура второго яруса и подлеска обусловлена низовыми пожарами и рубками, травяной покров с боровыми элементами. Приурочены к дерново-подзолистым почвам на супесях и песках.

3) Дубняки порослевого происхождения по склонам оврагов с примесью мелколиственных видов, травяной покров неморальный, возраст насаждений — 60—100 лет. Приурочены к серым лесным почвам.

4) Разреженные дубравы лугово-разнотравные, возраст деревьев свыше 100 лет, обычно расположены на плакорах и в верхних частях склонов. Формирование разреженных дубрав вызвано, по-видимому, выпасом скота, уничтожавшим подлесок и подрост. Приурочены к серым лесным и дерново-подзолистым почвам.

5) Первое поколение деревьев на заброшенных в 40—50-е годы XX в. сельскохозяйственных угодьях, преимущественно пашнях. Представлены смешанными сосново-мелколиственными древостоями, в ряде случаев с примесью широколиственных видов во втором ярусе древостоя и в подлеске и неморальными элементами в травяном ярусе. Приурочены к дерновым средне- и сильноподзолистым почвам.

6) Зарастающие суходольные луга с подростом широколиственных видов, возраст подроста — до 25 лет, сомкнутый древостой не сформирован. Сообщества подвергаются воздействию весенних палов. Приурочены к дерновым и дерново-подзолистым почвам.

В пределах одного сообщества онтогенетический спектр популяции дуба чаще всего прерывистый. Инвазионные ценопопуляции единичны, обнаружены в сообществах типа 5: сосняках лугово-разнотравных и с боровым травяным покровом со слабо развитым подлеском и регулярными весенними палами, осино-березняках неморальных сложных. Преобладают младшие имматурные особи, доля старших имматурных и младших виргинильных особей мала. Формирование таких ценопопуляций, вероятно, связано с нерегулярным заносом семян от пространственно удаленных источников. Регрессивные ценопопуляции приурочены к сообществам первого типа, устойчивое возобновление дуба не наблюдается даже в ветровальных окнах, хотя под пологом древостоя фиксируется большое число проростков и ювенильных особей, обреченных на гибель в ближайшие годы. Регрессивными являются и ценопопуляции в сообществах типа 4, несмотря на более благоприятный световой режим. В регрессивных ценопопуляциях преобладают средние, старшие генеративные и субсенильные особи.

Нормальными неполночленными являются ценопопуляции с различным соотношением прегенеративных и генеративных особей. Такие ценопопуляции приурочены преимущественно к сообществам типа 2, таким как старовозрастные сосняки со сложной историей: в сосняках сложных имматурные, виргинильные и младшие генеративные особи представлены в примерно сходном соотношении, в сосняках зеленомошных со слабо развитым подлеском преобладают старшие имматурные и младшие виргинильные особи, доля младших генеративных особей невелика. В некоторых сообществах первого типа, а именно на участках длительно существующих широколиственных лесов с преобладанием липы и отдельными старшими генеративными дубами, обнаружены ветровальные окна с имматурными и виргинильными особями дуба, однако перспективы поддержания потока поколений в данных сообществах неясны. На рис. 1 показаны примеры онтогенетических спектров различных ценопопуляций.

Во многих случаях мы наблюдаем ситуации, при которых особи различных онтогенетических групп образуют топически непрерывную популяцию, но при этом расположены в пределах различных сообществ (соседствующих в ландшафте). Такие популяции ниже мы называем ландшафтными.

При различной ценотической приуроченности онтогенетических групп описанные популяции являются нормальными неполночленными, у них хорошие перспективы поддержания потока поколений. Варианты ценотической приуроченности онтогенетических групп в ландшафтных популяциях:

— средние и старшие генеративные особи дуба расположены в сообществах второго и третьего типов, прегенеративные особи расположены в сообществах типов 5 и 6, т. е. в разреженных березняках

лугово-разнотравных возрастом менее 40—50 лет, зарастающих лугах и лугово-разнотравных внутрилесных полянах. Наибольшая численность подроста выявлена на зарастающих лугах, в меньшей степени — в разреженных березняках;

— прегенеративные особи дуба расположены в сообществах пятого типа, а младшие и средние генеративные особи — в экотонах у границы этих сообществ. Среди прегенеративных особей преобладают младшие имматурные особи, но значительна доля и старших имматурных, виргинильных особей.

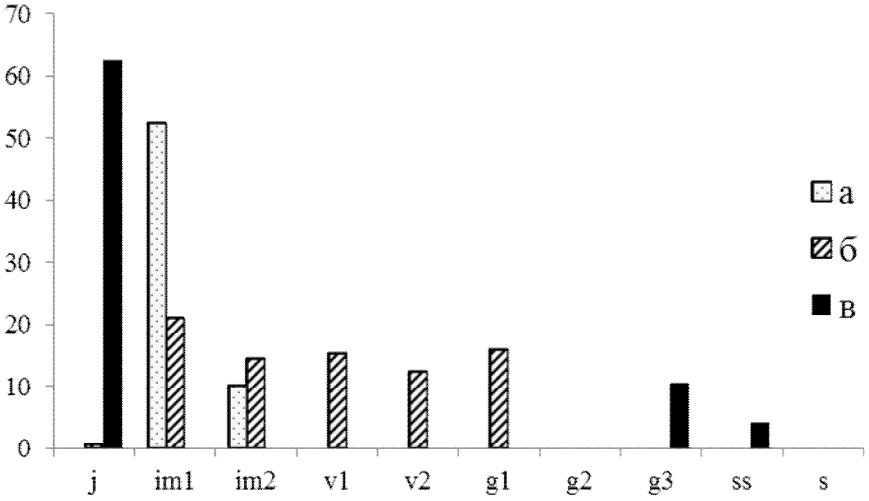


Рисунок 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций. По оси абсцисс — индексы онтогенетических состояний, по оси ординат — число особей в пересчете на гектар; а — инвазионная ценопопуляция (сосняк лугово-разнотравный со слабо развитым подлеском); б — нормальная неполночленная ценопопуляция (сосняк сложный); в — регрессивная ценопопуляция (липо-кленовник с дубом)

На рис. 2 показаны варианты ценотической приуроченности онтогенетических групп в ландшафтных популяциях.

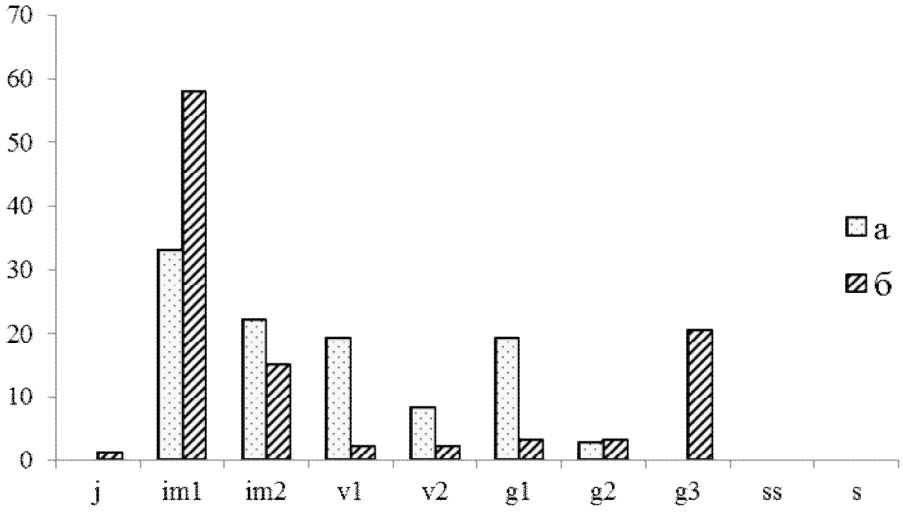


Рисунок 2. Онтогенетические спектры ландшафтных популяций. По оси абсцисс — индексы онтогенетических состояний, по оси ординат — число особей в пересчете на гектар; а — генеративные особи расположены в опушечном сообществе, прегенеративные — в сомкнутом осино-березняке; б — старшие и часть средних генеративных особей расположены в порослевом дубняке, часть имматурных и несколько виргинильных особей — в разреженном березняке, большинство имматурных, виргинильных и несколько средних генеративных особей — на зарастающем лугу

Таким образом, онтогенетически полночленные популяции в условиях биогеоценотического покрова юга Московской области не обнаружены. В наиболее сохранившихся участках старовозрастных широколиственных лесов популяции являются регрессивными. В пионерных хвойно-мелколиственных сообществах с упрощенной структурой отмечены инвазионные популяции. В длительно существующих

сосняках со сложной структурой и историей представлены большинство прегенеративных и некоторые генеративные онтогенетические группы. Наиболее полночленными являются пространственно непрерывные популяции с различной ценотической приуроченностью онтогенетических групп в соседствующих сомкнутых сообществах, светлых лесах и зарастающих лугах в пределах ландшафта.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта РФФИ № 12-04-01734.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Оценка* и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России // под. ред. Л. Б. Заугольновой. М.: Научный мир, 2000. 196 с.
2. *Смирнова О. В., Бобровский М. В.* Дуб-кочевник // Природа. 2004. 12. С. 26—30.

***

УДК 630*182.22. 182.39

ГРИБНОЙ КОНСОРТ В СТРУКТУРАХ ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА И В ФОРМИРОВАНИИ УСТОЙЧИВОСТИ ЛЕСОВ

В. Г. СТОРОЖЕНКО

Институт лесоведения РАН, пос. Успенское, Россия

АННОТАЦИЯ

Рассмотрены теоретические положения структурного строения лесного микоценоза по критериям морфологического, экологического и функционального строения. Определяется положение комплексов грибов биотрофной и ксилотрофной групп в цепи круговорота биомассы лесного сообщества. Описано поведение дереворазрушающих грибов в процессе сукцессионного развития от нулевого состояния до фазы климакса.

Грибы как один из важнейших консортов лесного биогеоценоза были выделены в структуру ценоза Владимиром Николаевичем Сукачевым вместе с другими микроскопическими организмами еще в 1964 году и представлены в работе «Основы лесной биогеоценологии». В то время на его столе еще не лежали сведения о том, что грибы занимают в этой гетеротрофной группе организмов ведущие позиции по разложению биомассы, которую накапливают автотрофы. Позднее выяснилось, что грибы ответственны за разложение биомассы более чем на 90 % [2, 3]. Мы полагаем, что вполне обоснованно эту структуру можно рассматривать как «микоценоз» с включением в его состав бактерий, вирусов, актиномицетов. Если это положение принимать, то закономерно возникает необходимость в выделении критериев, характеризующих и доказывающих ценотический статус грибов. К числу таких критериев мы относим морфологическое, экологическое и функциональное строение грибной биоты лесов. Эти критерии очевидны, так как составляют доказательную базу выделения ценозов любых биологических организмов. Они опубликованы нами в ряде работ [4, 5, 6]. К морфологическим критериям относится разделение грибной биоты лесного сообщества на микогоризонты по фракциям стволов деревьев древостоя (микогоризонт фотосинтезирующего, стволового, корневого уровней), к экологическим критериям—разделение грибной биоты на микосинузии (синузии раковой раны, гнили ствола или корней, листа, отдельной колонии вида на валеже и т.д.), к функциональным критериям—консортивные связи грибов с высшими растениями и древесным отпадом. Таким образом, грибы занимают все пространство лесного биогеоценоза, от крон (облигатные паразиты) до корней (облигатные симбиотрофы). В биотемикоценоза особое место занимают дереворазрушающие грибы (далее ДРГ), обитающие в топосфере стволов, корней и валежа биогеоценоза. Грибы этой группы напрямую связаны с наиболее объемными структурами леса и древесного отпада. В функциональном отношении они запрограммированы эволюцией на выполнение двух важнейших процессов, входящих составной частью в деструктивное звено круговорота вещества и энергии в лесном биогеоценозе. Одна группа ДРГ запрограммирована на поражение живых деревьев фитоценоза, их ослабление, перевод в структуру текущего древесного отпада древостоя и далее в валеж— это биотрофы, которые по пищевой специализации относятся к факультативным сапротрофам, предпочитающим поселяться на живых деревьях, но способным некоторое время (иногда довольно долгое) функционировать на отмершей древесине. Другая группа грибов этого комплекса запрограммирована на разложение древесного отпада — это ксилотрофы, которые по пищевой специализации относятся к сапротрофам, предпочитающим поселяться на отмершей древесине. При определенных условиях некоторые из них способны переходить на живой субстрат, и тогда они рассматриваются как факультативные паразиты. Таким образом, ДРГ занимают ключевые позиции в деструктивном звене цепи (рис. 1).

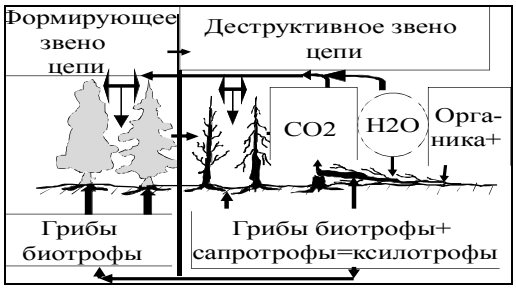


Рисунок 1. Участие дереворазрушающих грибов в круговороте биомассы в лесном биогеоценозе

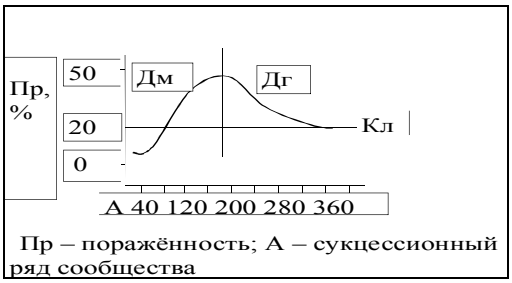


Рисунок 2. Поведение ДРГ в генезисе елового биогеоценоза

Понятно, что деструктивная функция ДРГ имеет по отношению к формирующей функции фитоценоза отрицательное значение. Также понятно то, что если уравнять количественные параметры этих двух противоположных по значению функций, то возникает баланс прихода и расхода биомассы в лесном биогеоценозе, то есть состояние «полной выработанности» в понимании В. Н. Сукачева [7] или состояние «климакса» в понимании Ф. Клементса [8]. Лесной биогеоценоз, имеющий такие параметры, характеризуется как сообщество, обладающее качеством устойчивости в максимальной степени. Однако в лесных экосистемах даже в девственных, нетронутых лесах такие сообщества обнаружить крайне сложно именно потому, что состояние климакса имеет множество составляющих, совместить которые в одном биогеоценозе почти невозможно. Пытаясь каким-то образом приблизиться к решению задачи выявления параметров устойчивого лесного сообщества, необходимо принять в качестве базовой парадигмы исследований положение о постоянном, непрерывном, обусловленном исторической эволюцией развития биологических систем стремлении лесных сообществ в сукцессионной динамике к состоянию этой наивысшей устойчивости, полной выработанности, климаксу. Принимая эту парадигму и имея большой объем экспериментального материала по анализу структур фито- и микоценозов коренных, девственных лесов тайги, можно определять и рассматривать параметры, описывающие структуры ценозов устойчивых лесов. Параметры структур фитоценозов и комплексов ДРГ мы изучали на примере ельников европейской тайги. При этом следует учитывать, что познание закономерностей формирования консорта ДРГ невозможно без познания закономерностей формирования фитоценозов. Ниже приведены основные параметры структур фитоценозов устойчивых лесных сообществ и закономерностей поведения ДРГ в процессах формирования этого качества лесов.

Наиболее важные показатели структур фитоценозов устойчивых лесов.

1. Соответствие состава и структуры фитоценоза условиям экотопа, соблюдение условия коренной формации по всем биогоризонтам сообщества.
2. Сложность структурного строения фитоценоза: непрерывный возрастной ряд деревьев в возрастной структуре древостоя, соизмеримые объемы деревьев в возрастных поколениях.
3. Мозаичное размещение деревьев, входящих в каждое возрастное поколение (мозаики возрастных поколений) или равномерно-агрегированное размещение деревьев по площади лесного биогеоценоза.
4. Достаточное для обеспечения существования последующих поколений количество естественного возобновления основной и сопутствующих пород.
5. Вполне определенные показатели состояния деревьев в пределах категорий состояния, отражающие необходимую сообществу динамику усыхания деревьев и их отпад из состава древостоя.
6. Соотношение запасов древостоя фитоценоза с объемами древесного отпада должно иметь определенные фиксированные показатели, которые сравнимы по зонам растительности.

Наиболее важные показатели структур консорта ДРГ устойчивых лесов

1. Состав и структура комплекса ДРГ соответствуют составу и структуре коренного фитоценоза и варьируют соответственно динамическим показателям сообщества.
2. В лесах коренных формаций на просторах лесной зоны Европейской России, от лесостепи до подзоны северной тайги, уровни поражения древостоев фитоценозов (биотрофный комплекс ДРГ) имеют вполне конкретные и сопоставимые показатели.
3. Эти показатели закономерно изменяются в количественных и качественных характеристиках только в соответствии с изменением динамических характеристик биогеоценозов.
4. Качественные характеристики комплекса ДРГ (состав грибов по пищевой специализации) в устойчивых лесных сообществах предсказуемо варьируют в связи с изменяющейся структурой древостоя фитоценоза.
5. В устойчивых лесных сообществах размещение пораженных грибами биотрофного комплекса деревьев по площади лесного биогеоценоза носит мозаичный характер в соответствии с мозаикой возрастных поколений древостоя.
6. В коренных устойчивых лесах поступление деревьев текущего древесного отпада из состава древостоя

в структуру валежа в относительном выражении имеет сопоставимые и конкретные величины независимо от зоны растительности на Русской равнине.
7. В коренных устойчивых лесах объемы валежа варьируют в соответствии с динамическим положением сообщества.
8. Разложение древесного отпада комплексом ксилотрофных ДРГ проходит в определенных временных рамках, соответствующих балансовым характеристикам накопления и разложения биомассы в лесном сообществе.
9. В целом сбалансированный по видовому составу и пищевой специализации микоценоз коренных устойчивых лесов, а в его составе ДРГ биотрофного и ксилотрофного комплексов имеют вполне определенную структуру, осуществляя контроль за соблюдением баланса накапливаемой фитоценозом и разлагаемой гетеротрофами биомассы лесного биогеоценоза.

Таким образом, основная, запрограммированная эволюцией функция комплексов дереворазрушающих грибов лесного сообщества заключается в следующем — через функцию деструкции биомассы, начиная с поражения живых деревьев и далее через разложение отмершей биомассы, формировать наиболее устойчивые структуры фитоценоза и в целом лесного биогеоценоза.

Выполняя эту основную функцию, дереворазрушающие грибы в генезисе лесного сообщества очень четко соизмеряют свою деятельность с колебаниями структурного содержания фитоценоза, одновременно влияя на него в разные временные и сукцессионные периоды с разной интенсивностью воздействия. Наглядной иллюстрацией этому служит рис. 2, на котором описан ход поражения елового древостоя ДРГ в его генезисе в период от нулевого состояния (вырубка, сплошной ветровал и т.д.) до состояния климакса. Эта конструкция построена по примеру недавней работы А. С. Исаева и др. [1], в которой описан процесс лесовосстановления так же от нулевого состояния до климакса (нуль-изоклина). Сравнение двух кривых убеждает нас в полной идентичности закономерностей протекания этих двух процессов. Логика поведения грибов кратко может быть описана следующим образом (рис. 2). В самом начале процесса формирования древостоя между растениями идет ожесточенная конкурентная борьба в сфере корневого питания и световой обеспеченности, которая вполне доводит древостой до оптимального состояния по количеству деревьев на единицу площади. Дереворазрушающие грибы в этот период не играют большой роли в формировании структуры древостоя, и средняя величина пораженности его невелика. Но когда конкурентная борьба между растениями ослабевает, древостой подходит к максимальному набору биомассы (период демутации) и ему необходимо формировать последующие поколения эдификаторных пород, включается эндогенный «механизм» формирования разновозрастности структур древостоя, пораженность его дереворазрушающими грибами возрастает и постоянно увеличивается вплоть до периода максимального возраста деревьев первого поколения. За этот период условно одновозрастный преимущественно лиственный древостой постепенно трансформируется в относительно разновозрастный, в котором начинает преобладать ель. Уже к возрасту 140—200 лет деревья первых возрастных поколений поражаются ДРГ до значений от 60 до 80 %, причем в составе грибов начинают преобладать виды, вызывающие деструктивные гнили. В этот период общая пораженность древостоя ДРГ имеет максимальные значения. Первый полог постепенно распадается, освобождая место для последующих поколений леса. Лесное сообщество находится в этот период в фазе дигрессии и приобретает разновозрастную структуру. Далее объемы биомассы в возрастных поколениях постепенно выравниваются, пораженность деревьев ДРГ в разных возрастных поколениях уменьшается от первого поколения к последнему, но в среднем уровни поражения древостоя приближаются к оптимальным значениям для абсолютно разновозрастного лесного сообщества. В идеальном варианте наступает фаза климакса (рис. 2). Это значит, что в каждом возрастном поколении древостоя состав ДРГ по количеству видов и по качественным характеристикам вызываемых ими гнилевых фаутов соответствует параметрам, обеспечивающим определенную степень ослабления необходимого биогеоценозу количества деревьев, перевод этих деревьев в текущий древесный отпад и далее в валеж. Весь это процесс обеспечивают ДРГ биотрофного комплекса. Далее процесс разложения осуществляют ДРГ ксилотрофного комплекса, которые вместе с другими организмами доводят биомассу древесины до состояния гумуса. Для того чтобы процесс накопления биомассы фитоценозом не опережал процесс ее разложения, ксилотрофный комплекс ДРГ должен «работать» со вполне определенной скоростью, которая является одним из важных критериев, определяющих устойчивость лесных сообществ. Цепь замыкается. Таким образом, ДРГ составляют в этой цепи важнейшее звено. Они выступают как эндогенный «механизм», обеспечивающий в определенной степени баланс прихода и расхода биомассы в лесном сообществе как регулятор его структур в сукцессионном развитии к состоянию наибольшей устойчивости. Добавим, что все вышеперечисленные положения по участию ДРГ в структурах лесного биогеоценоза и по закономерностям их поведения в функционировании лесных сообществ основаны на многолетних исследованиях структур фито- и микокомплексов лесов различного происхождения, преимущественно коренных, разновозрастных, девственных, определены в физических величинах и опубликованы в различных изданиях.

ЛИТЕРАТУРА
1. *Исаев А. С., Суходольский В. Г., Хлебопрос Р. Г., Бузыкин А. И., Овчинникова Т. М.* Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход // Мониторинг биологического разнообразия лесов России. М.: Наука, 2008. 451 с.
2. *Рипачек В.* Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесная пром-сть, 1967. 275 с.
3. *Соловьев В. А.* Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. С. 140—171.
4. *Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И.* Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.
5. *Стороженко В. Г.* Устойчивые лесные сообщества. М.—Тула: Изд-во «Гриф и К», 2007. 190 с.
6. *Стороженко В. Г.* Микоценоз и микоценология. Теория и эксперимент. М.—Тула: Изд-во «Гриф и К», 2013. 191 с.
7. *Сукачев В. Н.* Избранные труды. Л.: Наука. Т. III. С. 254—255.
8. *Clements F. E.* Nature and structure of climax. Ecol. 1936. V. 21. N. 1. 462 с.

***

УДК 574.47:631.482

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ УРОЧИЩА БАРСОВА ГОРА (СРЕДНЕЕ ПРИОБЬЕ) В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ГЕОЛОГИИ И РЕЛЬЕФА

В. Н. ТЮРИН[1], Е. П. СОРОКИНА[2], Г. М. КУКУРИЧКИН[3]

[1] ООО «Гиперборея», Сургутский государственный университет, Сургут, Россия
[2] ФГУ НПП «Аэрогеология», Россия
[3] Сургутский государственный университет, Сургут, Россия

АННОТАЦИЯ
В границах урочища Барсова Гора площадью 15,5 кв. км выявлены общие закономерности размещения основных типов лесных биогеоценозов. В некоторых из них проведены детальные исследования растительности и почв. Территория имеет большое научное и природоохранное значение в связи с уникальным для центральной части западносибирской тайги геологическим строением, обусловливающим присутствие березово-осиновых травяных (костяничных и крупнотравных) лесов и обилие «краснокнижных» видов растений.

Биогеоценозы центральной части Западной Сибири в пределах Среднего Приобья имеют ряд особенностей, отражающих взаимодействие регионального климата, геологии и биоты. В северной его части, охватывающей Сургутскую низину на правобережье широтного отрезка Оби, простирается плоская зандровая равнина, сложенная водно-ледниковыми, преимущественно песчаными отложениями. Эти отложения обусловливают доминирование сосняков лишайниковых и верховых болот. В речных долинах преобладают хвойные и смешанные зеленомошные и сфагновые леса.

В южной части Сургутской низины, вблизи Сургута, состав четвертичных отложений изменяется; здесь распространены флювиогляциальные преимущественно песчаные отложения, подстилаемые прослоями морены. Близкое залегание моренных супесей и суглинков обусловливает доминирование сосновых с кедром и елью зеленомошных лесов преимущественно на подзолах.

Указанные геоморфологические особенности проявляются и в урочище Барсова Гора, которое расположено в 7 км к западу от г. Сургута. Его площадь составляет 11,7 кв. км (с террасами — 15,5 кв. км). Поверхность урочища также в основном сложена песками, почти полностью перекрывающими отложения морен. На песчаных, преимущественно иллювиально-железистых подзолах формируются сосняки зеленомошные, сменяемые к периферии сосняками багульниковыми и сфагновыми. Отличительной особенностью урочища является локальный выход на дневную поверхность морен с отторженцами [3], обусловливающих увеличение разнообразия биогеоценозов. На таких участках нами в частности обнаружены не характерные для средней тайги леса с обилием видов крупнотравья на дренируемых неоподзоленных почвах [6]. В южной части, у границы с поймой, урочище рассечено оврагами и балками. На их эрозионных поверхностях формируются биогеоценозы, также имеющие ряд особенностей.

Изучение территориальной и биогеоценотической структуры урочища проводилось нами в основном в 2009—2010 гг. Было проведено дешифрирование объектов по АФС и космоснимкам с полевой заверкой данных. Преимущественно для лесов зеленомошной и травяной групп выполнены детальные описания растительных сообществ и почв. Ниже даны сведения об основных группах и типах лесных биогеоценозов и их соответствии геоморфологическим элементам.

Сосняки лишайниковые на песчаных подзолах. Встречаются локально на северо-западе территории. Структура сообщества типичная для лишайниковой группы среднетаежной подзоны, с

преобладанием в напочвенном покрове кустистых лишайников (доминирует *Cladina stellaris*) и заметной примесью брусники (*Vaccinium vitis-idaea*). Видовая насыщенность высшими сосудистыми растениями невысокая — 5 видов на ар (100 кв. м). В настоящее время в естественном состоянии лишайниковые леса сохранились лишь на площади 0,04 кв. км (0,35 %). На нарушениях возобновление идет за счет сосны (*Pinus sylvestris*), напочвенный покров формируется при участии брусники, вейника наземного (*Calamagrostis epigeios*), осоки пустошной (*Carex ericetorum*), трубчатых кладоний, политриховых мхов.

Кедрово-сосновые кустарничково-зеленомошные (брусничные и черничные) леса на песчаных подзолах, подстилаемых прослоями моренных суглинков и супесей. В брусничниках, территориально преобладающих на Барсовой Горе, эдификатором выступает сосна, при этом возобновление на вырубках также идет преимущественно за счет сосны. Основные доминанты напочвенного покрова — брусника и мох *Pleurozium schreberi*. Прослои морены в сосняках брусничных залегают на большой глубине и мало влияют на структуру древостоя и напочвенного покрова.

Черничники локально распространены в южной части урочища. В них доминирует сосна, содоминантом может выступать сибирский кедр (*Pinus sibirica*), в подросте наблюдается заметное участие, иногда преобладание кедра. При возобновлении активное участие принимает осина (*Populus tremula*), березы повислая (*Betula pendula*) и пушистая (*B. pubescens*). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают кустарнички — брусника, черника (*Vaccinium myrtillus*), линнея (*Linnaea borealis*), багульник (*Ledum palustre*). Также характерно присутствие мелкотравья и разнотравья — костяника (*Rubus saxatilis*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), золотарник (*Solidago virgaurea*), хвощ луговой (*Equisetum pratense*), седмичник европейский (*Trientalis europaea*) и др. В моховом покрове доминантами выступают *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Видовая насыщенность в сосняках черничных может достигать 25 видов на ар, в производных осиновых лесах отмечен 31 вид на ар. Проведенные почвенные исследования показали наличие супесчаных и суглинистых прослоев на глубине около 0,5 м, но при этом сохраняются типичные для подзолов горизонты. Гранулометрический состав верхнего слоя песчаный с преобладанием фракции тонкодисперсного песка 0,25—0,05 мм (56—64 %) и весьма низким содержанием илистой фракции (1—3,5 %). Выявлено элювиально-иллювиальное распределение тонких фракций (илистой и суммарной физической глины), указывающее на развитие подзолистого процесса. Легкий гранулометрический состав способствует развитию в почве промывного режима и обеспечивает вынос вещества из верхней части почвенного профиля и его накопление в нижних горизонтах. Определение pH в почвенных разрезах показало кислую реакцию почвенного раствора, с некоторой дифференциацией показателей по профилю. В верхней его части значения pH водного составляют в среднем 5,1 (пределы колебаний 4,7—5,9), в нижней части профиля — 5,8 (5,6—6,2). Средние значения pH солевого в верхней и нижней части профиля — 4,2 и 4,6 соответственно. Содержание гумуса в горизонте A_0A_1 достигает 3,5 %, в горизонте A_2 — 1,4 % с резким падением вниз по профилю. Сумма обменных катионов кальция и магния (при значительном преобладании кальция) составляет 0,3—4,5 мг-экв. Максимальные значения этих показателей приурочены к гумусовому горизонту, минимальные — к подзолистому горизонту. Подвижные окислы железа, извлекаемые вытяжкой Тамма, хорошо дифференцированы по профилю, накапливаясь в иллювиальном горизонте *B*, где их содержание составляет 0,25—0,40 %, а доля от общего валового содержания достигает 16—30 %.

Березово-осиновые травяные (костяничные и крупнотравные) леса на выходах моренных суглинков и супесей. Для них характерны высокая флористическая насыщенность (40—49 видов на ар), а также преобладание в напочвенном покрове мезофильных трав, включая крупнотравье — борщевик рассеченный (*Heracleum dissectum*), реброплодник уральский (*Pleurospermum uralense*), дудник лесной (*Angelica sylvestris*), борец северный (*Aconitum septentrionale*), медуницу (*Pulmonaria mollis*) и др. Древостой сообществ сложен преимущественно осиной и березой повислой (последняя весьма редко в регионе выступает в роли эдификатора), береза пушистая в основном в примеси. Отдельно встречаются старые крупные сосны, реже кедры. Возобновляются леса также за счет осины и березы с примесью сосны.

Почвы этих биогеоценозов, названные нами вслед за Н. А. Аветовым и С. Я. Трофимовым [1] таежными бурыми [6], заметно отличаются от типичных таежных почвенных образований. В них проявляются лишь слабые признаки оподзоливания и при этом отмечено высокое содержание гумуса — 4,9—7,4 %, мощность гумусового горизонта — 4—6 см (редко до 10 (15) см). Гранулометрический состав таких почв изменяется от песчаного до легкосуглинистого; преобладают почвы супесчаного состава с содержанием физической глины 10—20 %. Содержание илистой фракции (5,6—6,2 %) слабо дифференцировано по профилю с относительным превышением в гумусовом горизонте. Реакция почвенного раствора кислая. Средние значения pH водного — 5,7, pH солевого — 4,4; заметной дифференциации этих показателей по профилю не наблюдается. В составе обменных оснований доминирует кальций. Сумма обменных катионов кальция и магния изменяется в диапазоне 3,1—18,6 мг-экв с четко выраженным максимумом в гумусовом горизонте. Содержание подвижных окислов железа, извлекаемых вытяжкой Тамма, составляет 0,2—0,4 % без заметной дифференциации по профилю; доля

от валового содержания 6—16 %. При анализе валового химического состава таежных неоподзоленных почв не обнаружено сколько-нибудь значительной дифференциации окислов по профилю. Отмечается только биогенная аккумуляция окислов кальция и фосфора в верхней части профиля. При этом валовое содержание окиси кремния в таежных неоподзоленных почвах в среднем понижено, а содержание полуторных окислов, окислов фосфора, кальция, магния, титана и марганца повышено по сравнению с подзолами.

Площадь березово-осиновых травяных лесов составляет лишь немногим более 0,2 кв. км (2 %), однако с научной и природоохранной точек зрения они имеют большое значение. Именно здесь сосредоточено большое количество редких видов растений, внесенных в Красную книгу ХМАО [2], и по этой причине Барсова Гора является своеобразным оазисом разнообразия и редких видов в сравнении с другими территориями Среднего Приобья [5]. Растительный покров и почвы, заметно отличающиеся от таковых для среднетаежной подзоны, могут стать объектом фундаментальных научных исследований.

Сосняки с кедром хвощовые на эродированных южных склонах также имеют специфические особенности. Они развиваются на слаборазвитых, преимущественно песчаных почвах и формируются на фоне постоянно действующих факторов: высокая инсоляция, ветровалы, частые низовые пожары, смыв грунта, усиливающийся после пожара. В целом растительный покров весьма неравномерный, что вызвано воздействием эрозии, пожаров и другими факторами. Здесь характерны доминирование сосны обыкновенной, высокая сомкнутость подлеска, состоящего преимущественно из рябины (*Sorbus sibirica*) и шиповника иглистого (*Rosa acicularis*), неразвитость мохово-лишайникового покрова. В травяно-кустарничковом ярусе при среднем проективном покрытии 30—40 % доминантом часто выступают хвощ зимующий (*Equisetum hyemale*), в нижней части склонов — хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*), нередко хвощ луговой, иногда овсяница овечья (*Festuca ovina*), постоянно присутствуют костяника, майник. Видовая насыщенность высшими сосудистыми растениями может достигать 40 видов на ар. Восстановление древостоя происходит за счет сосны, березы, осины, при этом характерно сильное закустаривание.

Кедрово-сосновые багульниковые леса на иллювиально-гумусовых подзолах и болотно-подзолистых почвах отмечены на западе урочища. Здесь они формируются при близком залегании грунтовых вод. Древостой обычно состоит из сосны, часто с примесью кедра и березы пушистой, гораздо реже встречается ель (*Picea obovata*) и лиственница (*Larix sibirica*). Подрост смешанный (сосна, кедр, береза пушистая). В травяно-кустарничковом ярусе характерно заметное участие багульника (15—20 %) при обилии брусники и черники. В мохово-лишайниковом покрове наряду с зелеными лесными мхами в значительном обилии присутствуют *Polytrichum commune* и сфагны. Видовая насыщенность находится в широких пределах — от 12 до 40 видов на ар.

Сосняки кустарничково-сфагновые на болотно-подзолистых и болотных верховых торфяных почвах отмечены на периферии урочища в основном в северной его части. В почвах грунтовые воды залегают близко к поверхности, средняя мощность торфа 20—50 см. В напочвенном покрове обильны болотные кустарнички — багульник, голубика (*Vaccinium uliginosum*), кассандра (*Chamaedaphne calyculata*), подбел (*Andromeda polifolia*). Характерна относительно низкая видовая насыщенность высшими сосудистыми растениями — 10 видов на ар. Моховой покров сплошной, состоит из сфагнов.

Сосново-темнохвойные травяно-кустарничково-сфагновые леса на болотных переходных торфяных почвах. Такие сообщества встречаются по логообразным понижениям и в нижней части склонов урочища. В древесном ярусе могут доминировать кедр и сосна, характерно также присутствие ели и березы пушистой, иногда лиственницы. Травяно-кустарничковый ярус смешанный, состоит из эрикоидных кустарничков (брусника, черника, багульник, голубика), осок, злаков, разнотравья. Видовая насыщенность может достигать 50 видов на ар. В моховом покрове присутствуют зеленые лесные мхи, также представители Sphagnaceae, Polytrichaceae, Mniaceae.

Смешанные (сосново-кедрово-березовые) травяно-мниевые леса на болотных низинных торфяно-глеевых и торфяных почвах также отмечены на днищах логов и у подножья урочища. Такие леса принято относить к травяно-болотной группе [4]. Почвенный профиль в них сформирован делювием и отложениями торфа мощностью до 50 см и более. Для сообществ характерна высокая видовая насыщенность — до 50 видов на ар, смешанный состав древостоя и подроста, преобладание трав над кустарничками, также высокое проективное покрытие мхов за счет Mniaceae (30—50 %). В древесном ярусе высока доля сосны, кедра, березы пушистой. В подросте могут встречаться в обилии кедр, сосна, ель, пихта (*Abies sibirica*), береза пушистая. Для кустарникового яруса характерно присутствие рябины, шиповника иглистого, ив серой (*Salix cinerea*) и мирзинолистной (*Salix myrsinifolia*). В травяно-кустарничковом ярусе может быть высокое проективное покрытие вейника Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*), хвощей лесного, лугового, топяного (*Equisetum fluviatile*), сабельника (*Comarum palustre*), некоторых других видов. В моховом покрове доминируют мниевые мхи, присутствуют сфагны, зеленые лесные мхи, представители низинных болот.

Таким образом, представленные выше данные свидетельствуют о явной зависимости пространственного распределения биогеоценозов от геолого-геоморфологических особенностей территории.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Аветов Н. А., Трофимов С. Я.* Особенности почвообразования и структура почвенного покрова бассейна реки Большой Салым (Западная Сибирь) // Почвоведение. 2000. № 5. С. 540—547.
2. *Красная* книга Ханты-Мансийского автономного округа: животные, растения, грибы. Екатеринбург: Изд. дом «Пакрус», 2003. 376 с.
3. *Левина Н. Б., Ткаченко В. А., Тюрин В. Н., Лаврович Н. Н., Щепетова Е. В.* Урочище Барсова Гора — уникальный объект ледниковой геологии и таежной растительности Среднего Приобья // Квартер во всем его разнообразии. Фундаментальные проблемы, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Матер. VII всеросс. совещания по изучению четвертичного периода. Апатиты, 12—17 сентября 2011 г. Апатиты, СПб., 2011. Т. 1. С. 28—30.
4. *Леса* СССР. Т. 4. Леса Урала, Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. 768 с.
5. *Тюрин В. Н., Кукуричкин Г. М.* Редкие растения окрестностей Сургута в естественных местообитаниях // Ботанические чтения: Матер. науч.-практ. конф. Ишим: Изд-во ИГПИ им. П. П. Ершова, 2012. С. 30—31.
6. *Тюрин В. Н., Сорокина Е. П.* Специфика лесных фитоценозов и автоморфных почв в связи с особенностями геологии и рельефа урочища Барсова Гора (Среднее Приобье) // Разнообразие лесных почв и биоразнообразие лесов. Сб. матер. науч. конф. по лесному почвоведению с междунар. участием. Пущино, 2013. С. 97—98.

***

УДК 574.4:573.2

БИОГЕОЦЕНОЛОГИЯ В СИСТЕМЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ ЗНАНИЙ

А. К. ЧЕРКАШИН

Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, Иркутск, Россия

АННОТАЦИЯ

Развивается представление о биогеоценотическом пространстве, элементами которого считаются биогеоценозы, понимаемые в обобщенном смысле как слой жизнедеятельности (контактная зона компонентов), касательный к многообразию проявлений географической среды. В этой предметной области работает классическое понимание биогеоценоза — гомогенного по структурным и функциональным свойствам ареала. Показано положение биогеоценоза в системе понятий географической науки и в полисистеме модельных интерпретаций теоретического знания.

Проведенный теоретический анализ знаний в области изучения биогеоценозов основан на публикациях В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса, Ю. П. Бялловича и беседах с В. Б. Сочавой, В. С. Преображенским, А. А. Крауклисом, Л. В. Поповым и Е. Н. Калашниковым. Многие положения обобщены и представлены в книгах [1—3] и дополнены новыми материалами исследований.

Биогеоценология — наука о биогеоценозах (БГЦ), т. е. об объектах взаимосвязи природных компонентов, а также человека и продуктов его деятельности. Особенность и важность БГЦ как объекта исследования можно понять только в координатах расширенной системы знаний. Во-первых, БГЦ — это объективная реальность, объект локального масштаба исследования разных наук. Он может быть неоднороден по компонентному составу и связям, т. е. в нем может проходить граница, что позволяет изучать взаимодействие различных пространственных частей. БГЦ способен существовать в любых средах и на их границах: на поверхности Земли, в воздухе, в воде, в обществе, на производстве (техноценоз), в космосе в виде орбитальных станций и т. д. В общем случае он имеет весь набор взаимодействующих компонентов, но отдельные компоненты могут отсутствовать, например, биота, что позволяет так же исследовать другие планеты. Появляется возможность по единым принципам рассматривать техногеоценозы, формирующиеся на производстве, при горных разработках. Допускаются однокомпонентные БГЦ, в которых теряется межкомпонентная связь, но проявляются внутрикомпонентные свойства в виде зависимости элементов БГЦ, что позволяет строить теоретические конструкции типа «БГЦ как система особого рода». В идеале БГЦ встречаются во всем физическом пространстве и являются элементами изучения его локальных свойств через взаимодействие заполняющих пространство компонентов. Так формируется биогеоценотическое пространство Земли и Вселенной и своеобразное биогеоценотическое мышление, базирующееся на порядке компонентов и упорядоченности БГЦ по разным основаниям: в пространстве, во времени, по факторам воздействия, классификационным позициям и т. д. В такой модели БГЦ — это точка пространства ординационных связей. Размер этой точки антропоморфный, т. е. совпадает с пространством жизнедеятельности человека, в котором осуществляются все необходимые для его существования функции, т. е. порядка

100—1000 м^2. Если бы человек был крупнее, то и элементы его биогеоценотического мышления были бы масштабней; напротив, мелкий народ иначе бы трактовал свое биогеоценотическое окружение, что прослеживается в различных художественных фантазиях.

Это означает, что существует собственная иерархия БГЦ, например, внутренние парцеллы и консорции, или внешние ландшафты, страны и планеты, которые география и астрономия трактуют как индивидуальные единицы — объекты исследования, районирования, типизации и классификации. В этом контексте БГЦ разного уровня соответствуют некоторой планете или стране, приспособленной для существования (жизни) определенного типа, например, ареал устойчивой группы животных. Понятно, что такие ареалы разных групп пересекаются, поэтому граница БГЦ может быть произвольной и меняться со временем. Такой БГЦ соответствует понятию геохора — участку территории, выбранному в качестве средства жизнеобеспечения или изучения. В этих примерах БГЦ-пространство привязывается к земной подстилающей поверхности (многообразию), которая рассматривается в качестве пространственно-распределенной географической среды. БГЦ — это касательный слой к многообразию географической среды, вследствие чего БГЦ во всех отношениях определяется соответствующей точкой касания (локальной средой). БГЦ становится контактной зоной взаимодействия компонентов, просеивающей и усваивающей элементы среды. В совокупность всех слоев БГЦ формирует биогеоценотический покров Земли («всеобитель» по Ю. П. Бялловичу).

Каждый компонент находится в среде других компонентов (внутренней среде БГЦ) и в общей внешней географической среде данного БГЦ. В зависимости от того, на какой компонент центрировано изучение БГЦ, он называется экосистемой (центр — биота), гидросистемой (вода) и т. д., что делает БГЦ объектом исследования разных отраслевых наук. При равном внимании исследователя к разным компонентам БГЦ рассматривается как геосистема локального уровня, элементарная ячейка комплексного географического пространства.

Общая трактовка БГЦ допускает его классическое понимание по В. Н. Сукачеву, требующее гомогенизации пространства БГЦ — однородности по характеристикам компонентов живой и неживой природы и типам их связи. При таком подходе необходимо преодолевать неопределенность при выделении границ гомогенности (слоев), но это позволяет выявить элементарные составляющие биогеоценотического мышления и открыть возможности для широкого анализа данных. В. Н. Сукачев продемонстрировал связь биогеоценологии с географической наукой и впервые применил экспериментальный метод для решения географических проблем, особенно при изучении взаимосвязей растительности со средой и связи растений в фитоценозах. Эти идеи получили развитие в работах В. Б. Сочавы и его последователей в учении о геосистемах и развитии метода комплексной ординации при стационарных исследованиях.

В учении о геосистемах БГЦ занимает конкретное место как элементарная географическая составляющая, дающая начало ряду геомеров и ряду геохор. В качестве геохоры БГЦ соответствует элементарному ландшафтному выделу, гомогенному по своему устройству в смысле В. Н. Сукачева. С другой стороны, БГЦ — это элементарный геомер, часть фации, понимаемой в ландшафтно-типологическом смысле как ареал проявления локального (топологического) геомера конкретного вида. Всякая геохора и ареал любого геомера имеет пространственную биогеоценотическую структуру — распределение площади БГЦ разного типа в их границах. В фации (геомер) БГЦ также являются переменными состояниями ее динамики, т. е. всякой фации соответствует последовательный ряд БГЦ восстановления коренного состояния фации после катастрофических смен (рубок, пожаров). Фация демонстрирует элементарный тип географической среды, характерный для данной местности со свойственным только ей природным режимом, т. е. последовательностью смены состояний разного временного масштаба. Одной из особенностей природного режима фаций является долговременная восстановительная смена БГЦ. На основе представлений о фации строится типология и иерархическая классификация геомеров. Классификация геомеров отображается в классификации их компонентов.

Наглядный пример — типология лесов. Тип леса — элементарная таксономическая единица классификации лесных БГЦ, соответствующая участкам лесов с общим типом лесорастительных условий, одинаковым компонентным составом, структурой и направлением ведения лесного хозяйства. Это «морфологический» тип леса по Сукачеву, соответствующий переменному состоянию фации, определяющей тип лесорастительный условий (тип условий местопроизрастания, фация). Именно так обычно выделяются типы БГЦ на местности в ходе лесной таксации. Фацию идентифицирует тип коренных, восстановленных лесов, поэтому тип лесорастительных условий не всегда соответствует типу леса в данном определении. Лучшее соответствие дает представление о генетическом типе леса, разработанном Б. А. Ивашкевичем и Б. П. Колесниковым и учитывающем динамику лесного покрова как последовательность стадий развития лесных БГЦ, что позволяет прогнозировать и моделировать смену типов БГЦ. Межкомпонентные корреляции позволяют идентифицировать и классифицировать типы леса и ТУМ по характеристикам компонентов БГЦ: почвы, древостоя, наземного покрова и т. д. Широко используются факторные классификации типов леса (В. Н. Сукачев) и ТУМ (П. С. Погребняк). В

типологии и классификации фаций разработан более подробный факторально-динамический метод (Крауклис, 1979), где учитывается факторная изменчивость географической среды разного временного масштаба. При классификации лесов роль географических факторов видоизменения лесорастительных условий на разных уровнях организации геосистем принималась во внимание еще в работах Г. Ф. Морозова. Он построил иерархическую систему классификации лесов с элементарным таксоном «тип насаждения», зависевшим от особенностей почвы; районы выделялись с учетом геологических особенностей и т. д. Такая факторно-географическая обусловленность учтена в классификации лесов Е. М. Фильрозе. Перспективным является дальнейшее согласование типологии лесов с типологией геомеров. Проблема связана с синтезом классификации гомогенных геосистем с классификацией видов компонентов и расчетом их характеристик, поэтому прямой аналогии между классификациями геомеров и их компонентов не существует. Эта задача напрямую связана с вопросами индикации свойств и интерпретации географических знаний при создании тематических карт разного содержания на ландшафтно-типологической основе.

Биогеоценоз как индивидуальный объект исследования теоретически и эмпирически изучается и моделируется с разных точек зрения (В. Д. Федоров, Т. Г. Гильманов — модели в общей экологии, Г. С. Розенберг — модельный штурм). Особенности выбранной теории и построенных на ее основе моделей зависят от того, как определены характеристики компонентов и их связей, какой тип системы воспроизводится. В итоге формируется полисистемный образ БГЦ — набор его специальных системных модельных интерпретаций, которые должны быть обязательно согласованы по результатам использования, порождать сходные ответы на поставленные вопросы.

В данном тексте прослеживаются как минимум три системные интерпретации: динамическая, факторная и классификационная. Динамические модели описывают процесс смены состояния БГЦ и его частей в терминах дифференциальных уравнений, например, при изменении возрастной и морфологической структуры ценопопуляции деревьев в результате их роста и отмирания; характеристиками состояния являются возраст и размер деревьев. При моделировании сукцессионных трендов после катастрофических антропогенных нарушений состояниями являются серийные и коренные БГЦ. Функционально-факторные модели описывают зависимость показателей функционирования БГЦ от величины факторов среды, например, скорости роста деревьев по диаметру от влажности почвы. Этот тип моделей связан с теорией экологических ниш, и есть возможность построить кривую частотного распределения площади ареалов конкретного типа БГЦ на горной территории в зависимости, например, от высоты над уровнем моря. Такие распределения выводят на новые модели, построенные в терминах теории надежности и риска.

БГЦ имеет смысл описывать как сложные структуры и функции, гомологически и гомотопически связанные между собой. На этом основан сравнительно-географический подход к исследованию БГЦ, упорядоченных по временному, пространственному или факторному гомотопическому параметру. В частности, частотные распределения площади разных типов БГЦ по высотному положению гомотопически эквивалентны, что выясняется при совмещении распределений при смещении их модальных значений, соответствующих максимуму встречаемости. Это дает возможность экстраполировать знания на другие ситуации, идентифицируемые своими модальными параметрами. Количественно сложная структура БГЦ удачно исследуется с помощью моделей ранговых распределений видового состава по встречаемости (распределения Ципфа и Мотомуры).

Одной из важных задач в лесной биогеоценологии остается выявление популяционных механизмов саморегуляции, определяющих сукцессионные тренды природной динамики в сообществах после нарушений. Особенности сукцессионных стадий Ф. Клементс (1916) связывал с разными механизмами формирования сукцессий, выраженными в подготовке пионерными видами условий для возобновления и роста коренных пород (содействие), в толерантности этих пород к недостатку ресурсов и в их противодействии внедрению прежних и новых видов (ингибировании). В самом простом виде уравнение механизмов регулирования задается в виде

$$\frac{dR}{dt} = a(R - R_0) - u(t),\ \frac{dR}{dt} = a(R - [R_0 + u / a]),\ a < 0$$

— формулы Г. Ф. Хильми (1966) для роста запаса $R(t)$ лесного БГЦ с аддитивным влиянием среды $u(t)$. Запас достигает разного предельного значения R_0 в зависимости от благоприятствования лесорастительных условий. Давление среды $u(t) > 0$ уменьшает потенциальное значение $R_0 < R_0 + u/a$ ($a < 0$). В итоге это простое соотношение учитывает как состояние БГЦ, так и воздействие географической среды R_0 (точка касания и ее гомотопическое изменение вдоль фактора u).

Имеются другие теоретические модели объяснения свойств БГЦ, выбор которых зависит от содержания поставленной задачи. Одной теории для изучения БГЦ оказывается недостаточно, и необходима система теоретических знаний для совершенствования теоретической базы биогеоценологии. Каждый моносистемный срез моделирования БГЦ является частью одной сквозной интертеории из полисистемы многочисленных теорий. По этой причине построить теорию только

биогеоценологии нельзя, и развитие базы познания биогеоценологии должно идти параллельно и дополнительно к развитию остальной науки, прежде всего биологии и географии, на стыке которых в разных смыслах биогеоценология находится.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ландшафтно-интерпретационное* картографирование / А. К. Черкашин, Т. И. Коновалова и др. Новосибирск: Наука, 2005. 424 с.
2. *Черкашин А. К.* Полисистемное моделирование. Новосибирск: Наука, 2005. 280 с.
3. *Гомология* и гомотопия географических систем / А. К. Черкашин, Е. А. Истомина и др. Новосибирск: Изд-во «Гео», 2009. 351 с.

***

УДК 581.524.1

РАСШИРЕНИЕ ВОЗМОЖНОСТЕЙ СИСТЕМЫ МОДЕЛЕЙ EFIMOD С ПОМОЩЬЮ ТОЧНОЙ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ПОДМОДЕЛИ КОРНЕВОЙ КОНКУРЕНЦИИ

В. Н. ШАНИН[1], М. П. ШАШКОВ[1], Н. В. ИВАНОВА[2], Л. К. РОЧЕВА[3], С. В. МОСКАЛЕНКО[1], М. Г. БЕЗРУКОВА[1], Э. Р. БУРНАШЕВА[4], R. MÄKIPÄÄ[5], А. С. КОМАРОВ[1]

[1] Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия
[2] Институт математических проблем биологии РАН, Пущино, Россия
[3] Пущинский государственный естественно-научный институт, Пущино, Россия
[4] Башкирский государственный университет, Уфа, Россия
[5] Finnish Forest Research Institute (Metsäntutkimuslaitos), Joensuu, Finland

АННОТАЦИЯ

Предложена новая модель корневой конкуренции между деревьями в смешанных древостоях, учитывающая вертикальную неравномерность в распределении корней древесных растений разных видов и варьирование условий местообитания.

В предложенной модели имитируемое пространство представлено квадратной решеткой, разделенной на ячейки одинакового размера. Каждое дерево характеризуется точным координатным положением в этой решетке, а зона распространения его корневой системы представлена набором ячеек. На первом этапе алгоритм определяет площадь питания каждого дерева на основе двух параметров: средней (*l_avg*) и максимальной (*l_max*) дальности распространения корней, которые являются видоспецифичными параметрами, зависящими от диаметра ствола, с дополнительными корректирующими множителями, учитывающими условия местообитания (влажность и богатство почвы). Далее рассчитывается общая площадь, занимаемая корневой системой каждого дерева (как площадь круга с радиусом, равным *l_avg*).

На следующем этапе определяются конкретные ячейки, занятые корневой системой дерева. При этом суммарная площадь всех ячеек должна быть равна рассчитанной на первом этапе площади, занятой корневой системой дерева. Также при определении занятых корнями дерева ячеек учитываются 3 ограничения: (1) занимаемая корневой системой конкретного дерева ячейка не может отдаляться от ствола далее, чем на рассчитанное для этого дерева расстояние *l_max*; (2) все ячейки, формирующие зону почвенного питания дерева, должны представлять собой непрерывный связный контур; (3) возможно наличие внутри потенциальной зоны питания дерева ячеек, в которые корни не могут проникнуть (например, ячейки, занятые стволами других деревьев или крупными каменными глыбами, относительно глубокие микропонижения и т. п.).

Для расчета очередности включения новых ячеек в зону питания рассчитывается параметр $p = f(d)*f(m)*f(n)$, где $f(d)$ — вероятность занятия ячейки корнями дерева в зависимости от расстояния между текущей ячейкой и базовой (т. е. той, в которой располагается само дерево), $f(m)$ — аналогичная функция от массы корней других деревьев в текущей ячейке и $f(n)$ — аналогичная функция от количества доступных элементов питания (прежде всего азота) в данной ячейке. Функции рассчитывают для каждой ячейки в зоне питания значения параметров d, m и n, нормированных по максимальному значению соответствующего параметра среди всех ячеек, входящих в потенциальную зону питания. Из этого следует, что значения функций, а следовательно, значения p будут лежать в диапазоне от 0 до 1 и определять вероятность включения ячейки в зону питания. При этом значения функций рассчитываются таким образом, чтобы параметр p был прямо пропорционален n и обратно пропорционален d и m. В дальнейшем предполагается ввести в функции $f(m)$ и $f(n)$ дополнительные весовые коэффициенты для имитации разных жизненных стратегий. Параметр p рассчитывается для каждой ячейки, которая еще не входит в зону распространения корней дерева, но потенциально может быть в нее включена. Ячейки с

наибольшим значением *p* будут включены в зону питания первыми.

Согласно формулировке модели элементы минерального питания в каждой ячейке распределяются между деревьями пропорционально биомассе их тонких корней в данной ячейке, с дополнительными поправками на расстояния до ствола, вид и возраст дерева [1, 2].

Параметризация модели была произведена на основе опубликованных в научной литературе данных. Установлены ключевые зависимости и собраны количественные данные по дальности распространения корней и связи данного показателя с характеристиками местообитания. Регрессионный анализ позволил установить характер зависимости (логистическая функция) и ее параметры для разных видов деревьев: сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) и березы повислой и пушистой (*Betula pendula* Roth; *Betula pubescens* Ehrh.). Сравнение коэффициентов регрессионных уравнений, полученных для разных видов, продемонстрировало разницу в их жизненных стратегиях. Также установлена зависимость дальности распространения корневых систем от типа леса и рассчитаны соответствующие корректирующие множители. Были проанализированы опубликованные данные по зависимости биомассы корней от глубины, которая имеет характер экспоненциальной кривой [3], и рассчитаны параметры данного уравнения.

Благодарим к. б. н. В. Э. Смирнова (ИМПБ РАН), Dr. R. Sievänen и Dr. T. Kalliokoski (Finnish Forest Research Institute) за консультации. За предоставленную возможность и помощь в сборе образцов благодарим Государственный природный заповедник «Кологривский лес» и лично А. Ю. Терентьева и Е. В. Терентьеву. Также мы хотели бы поблагодарить за предоставленное оборудование лабораторию физико-химии почв ИФХиБПП РАН и лично к. б. н. А. Д. Темралееву и лабораторию археологического почвоведения ИФХиБПП РАН и лично к. б. н. А. В. Борисова. Благодарим к. г. н. С. С. Быховца за предоставленные метеорологические данные и к. б. н. И. Ю. Аверкиеву за помощь в химическом анализе образцов почвы. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 12-04-31635) и программы фундаментальных исследований Президиума РАН № 4.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Лебедев Е. В.* Продуктивность березы белой на уровне организма в онтогенезе в европейской части России // Изв. Оренбургского гос. аграрного ун-та. 2012. 4. С. 18—22.
2. *Лебедев В. М.*, *Лебедев Е. В.* Взаимосвязь биологической продуктивности и поглотительной деятельности корней хвойных пород в онтогенезе в зоне южной тайги России // Агрохимия. 2012. 8. С. 9—17.
3. *Starr M.*, *Helmisaari H.-S.*, *Merilä P.* Modeling rooting depth and distribution from incomplete profile root biomass data // ISRR 2012: Roots to the Future, Dundee, Scotland, Jun. 26—29, 2012 [Poster report].

***

МОДЕЛИРОВАНИЕ СЕЗОННОГО РОСТА ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ ДЕРЕВЬЕВ НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРАЗИИ

В. В. ШИШОВ[1], И. И. ТЫЧКОВ[1], М. И. ПОПКОВА[1], И. Н. КОЮПЧЕНКО[1], М. В. БРЮХАНОВА[2], А. В. КИРДЯНОВ[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В работе предложен новый алгоритм параметризации имитационной модели роста древесных колец Ваганова — Шашкина. В основу данного алгоритма положена идея использования физического осциллографа для моделирования сигналов любой сложности. Данный подход получил название VS-осциллограф. Описаны алгоритм VS-осциллографа и программное обеспечение, реализующее данный алгоритм в среде программирования Lazarus. Работа VS-осциллографа апробирована на дендроклиматических данных, полученных для тест-полигонов, расположенных в различных частях Евразии: от полярной Сибири до африканского Средиземноморья. Наряду с раннелетней температурой для полярной части Сибири показано значимое влияние на прирост древесных растений влажности почвы для засушливых высокогорных регионов Средней Азии и смешанное влияние двух основных лимитирующих факторов в горных районах Северной Африки.

Современные состояния биосферы или глобальные биосферные изменения конца XX века являются результатом нелинейных взаимоотношений естественных и антропогенных причин. Однако применение данной модели существенно осложняется настройкой самой модели, а именно подбором оптимальных параметров роста древесных растений для конкретного местообитания. Подбор 42 параметров VS-модели в базовой версии осуществляется вручную, что является достаточно трудоемким процессом [2, 4]. Целью работы является создание нового подхода для параметризации имитационной модели роста древесных колец Ваганова — Шашкина, позволяющего вести настройку модели в полуавтоматическом режиме.

В качестве входных данных используются климатические данные суточного разрешения

(суточные средние температура, накопленные осадки и освещенность). Функциональный блок можно разделить на две части: расчет интегральной скорости роста годичных колец и последующая оценка камбиальной активности, позволяющие определить количество клеток, образовавшихся за сезон роста, и их радиальный размер [1]. В 2000 и 2006 гг. Ваганов и др. подробно описали базовый алгоритм работы VS-модели [8].

Данная версия VS-модели была создана на базе компьютерного языка Lazarus — свободной среды разработки программного обеспечения, разработанной для поддержки (и при поддержке) компилятора Free Pascal. Lazarus позволяет разработать кросс-платформенное приложение: тем сам VS-модель можно использовать на компьютере независимо от установленной операционной системы Windows или Linux; важна только версия. Так, для 32- или 64-битных ОС скомпилированы соответственно 32- и 64-битные версии VS-модели.

В качестве тестовой модели использовалась модель Шашкина (VS-model), написанная на языке Fortran 5 [8].

Для нового подхода к параметризации модели была использована идея физического осциллографа и его использования. Напомним, осциллограф — прибор, предназначенный для исследования амплитудных и временных параметров электрических сигналов, подаваемых на дисплей. Обычно для моделирования электрического сигнала любой сложности эксперту в данной области достаточно несколько простых манипуляций. Было решено разработать виртуальный аналог данного физического прибора, предназначенного для моделирования древесно-кольцевых хронологий, при помощи визуальной манипуляции значениями основных параметров VS-модели, позволяющей получать наилучшее приближение моделируемой кривой прироста.

Новый подход параметризации был назван VS-осциллографом. По аналогии с физическим прибором VS-осциллограф состоит из двух основных блоков: блока управления и виртуального дисплея.

Блок управления содержит две вкладки, отвечающие за ввод исходных данных и настройку параметров (рис. 1). Исходные данные, содержащие суточные значения температур и накопленных осадков, а также значения исходной древесно-кольцевой хронологии, вводятся по определенному формату, описанному в разделе «Help».

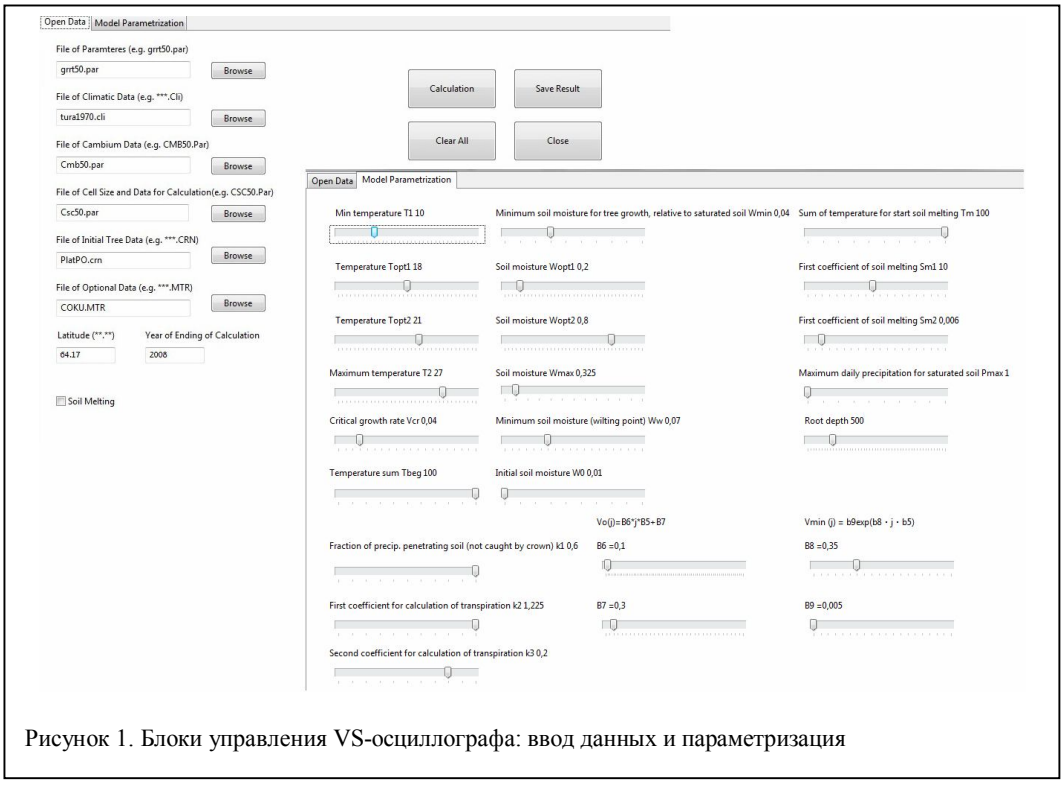


Рисунок 1. Блоки управления VS-осциллографа: ввод данных и параметризация

Виртуальный дисплей представляет собой новое Windows-окно с графиками: **красный** — построенный на начальных данных (исходная древесно-кольцевая хронология), загруженных из файла *.crn; **синий** — график, построенный на данных, смоделированных программой (рис. 2).

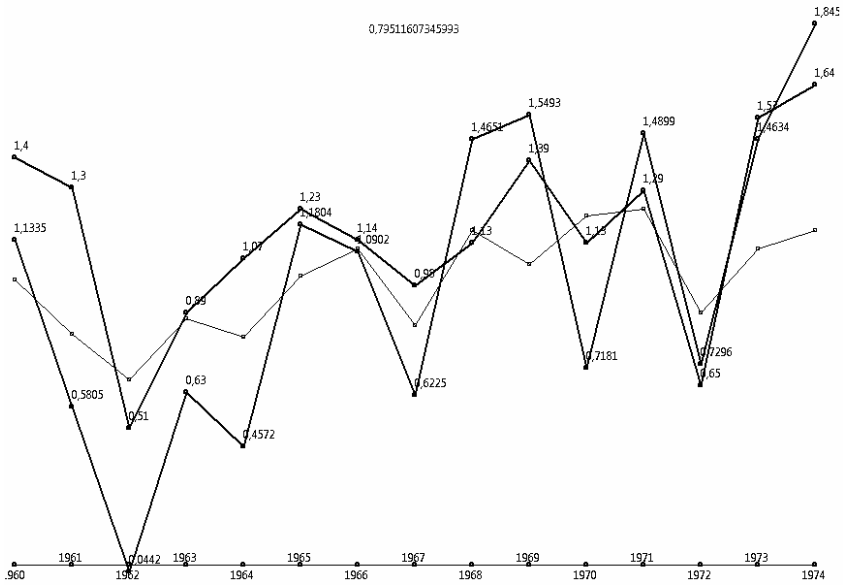


Рисунок 2. Окно виртуального дисплея VS-осциллографа с графиками исходной древесно-кольцевой хронологии и смоделированной кривой

Для оптимальной работы модели в конкретных условиях местообитания древесных растений необходимо оценить следующие параметры: 25 параметров, отвечающих за интегральную скорость роста древесных колец и 17 — для определения камбиальной активности [1, 4, 6, 2, 7]. При этом часть из них являются наиболее информативными, т. е. небольшое изменение значений этих параметров приводило к существенным изменениям в моделируемой кривой прироста древесного растения. Попытка полной автоматической параметризации VS-модели была частично успешной [2].

После первого запуска программы индикатор значения (в дальнейшем бегунок) шкалы для каждого параметра принимает значение, которое было у данного параметра в исходном файле параметров. Простое изменение положения бегунка для анализируемого параметра приводит к пересчету моделируемой кривой роста с учетом нового значения параметра (рис. 2 Б). При этом на виртуальном дисплее VS-осциллографа автоматически отображается новая моделируемая кривая роста, выделенная синим цветом, а предыдущая версия данной кривой отображается зеленым. Для новой оценки синхронности между исходной древесно-кольцевой хронологией и модельной кривой используется коэффициент корреляции Пирсона, который пересчитывается автоматически после изменения значений любого параметра (рис. 2 Б).

По завершении работы модель сохраняет все полученные результаты в отдельных файлах, в папке Result, в поддиректории с основным файлом параметров, и выводит на экран коэффициент корреляции между средними размерами клеток измеренных и вычисленных моделью (рис. 4), а также их графики [3].

Тестирование и апробация VS-осциллографа проводились для дендроклиматических данных различных регионов Сибири, Центральной Азии и Средиземноморья.

Наряду с раннелетней температурой для полярной части Сибири показано значимое влияние на прирост древесных растений влажности почвы для засушливых высокогорных регионов Средней Азии и смешанное влияние двух основных лимитирующих факторов в горных районах Северной Африки. На основе использования VS-осциллографа выявлена возможность описания бимодальных кривых роста годичных колец древесных растений, произрастающих на территории Средней Азии и Средиземноморья.

Для улучшения работы VS-осциллографа необходимо провести многолетний эксперимент по наблюдениям за сезонным ростом годичных колец, позволяющим оценить естественную динамику формирования годичного кольца древесных растений в различных условиях местообитания. Данный эксперимент позволит лучше понять механизм формирования годичного кольца (например, процесс дифференцирования клеток в течение сезона роста) в зависимости от значений климатических факторов, что позволит оптимизировать работу блоков VS-модели, отвечающих за камбиальную активность, и оценки размеров клетки, образовавшейся в течение определяемого сезона роста.

Работа выполнена при финансовой поддержке российского научного фонда (проект № 14-14-00219) и гранта Президента РФ по государственной поддержке ведущих научных школ РФ (НШ-3297.2014.4).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ваганов Е. А., Шашкин А. В.* Рост и структура годичных колец. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
2. *Ивановский А. Б., Шишов В. В.* Алгоритм параметризации для модели Ваганова — Шашкина формирования годичных колец древесных растений. Вестник СибГАУ. Вып. 2 (28). Красноярск: Изд-во СибГАУ, 2010. С. 83—88.
3. *Тычков И. И., Леонтьев А. С., Шишов В. В.* Новый алгоритм параметризации модели роста годичных колец деревьев: VS-осциллограф и его применение в дендроэкологии // Системы. Методы. Технологии. 2012. № 4 (16). С. 45—51.
4. *Anchukaitis K. J., Evans M. N., Kaplan A., Vaganov E. A., Hughes M. K., Grissino-Mayer H. D., and Cane M. A.* Forward modeling of regional scale tree-ring patterns in the southeastern United States and the recent influence of summer drought, Geophys. Res. Lett 2006. 33. L04705, DOI: 10.1029/2005GL025050.
5. *Anchukaitis K. J., et al.* Forward modeling of regional scale tree-ring patterns in the southeastern United States and the recent influence of summer drought, Geophys. Res. Lett. 2006. 33. L04705, DOI: 10.1029/2005GL025050.
6. *Evans M. N., et al*. A forward modeling approach to paleoclimatic interpretation of tree-ring data. // Journal of geophysical research. 2006. V. 111.
7. *Touchan R., et al.* Process based model sheds light on climate sensitivity of Mediterranean tree-ring width // Biogeosciences. 2012. 9: 965—972.
8. *Vaganov E. A., Hughes M. K., Shashkin A. V*. Growth Dynamics of Conifer Tree Rings: Images of Past and Future Environmens. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 2005. 343 p.

УДК 631.618

ПОЧВЕННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ОТВАЛАХ УГОЛЬНЫХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ КАТЭКА

В. А. АНДРОХАНОВ

Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск, Россия

АННОТАЦИЯ

В процессе разработки угольных месторождений на КАТЭКе создаются техногенные ландшафты, свойства пород и специфика рельефа в которых определяют почвенно-экологические условия восстановления разрушенных экосистем. Показано, что наиболее благоприятные условия для развития почвообразовательных процессов и растительного покрова складываются при создании искусственного корнеобитаемого горизонта с отсыпкой на поверхности спланированных отвалов плодородного слоя почвы и потенциально плодородных пород.

Основные угольные месторождения КАТЭКа расположены в лесостепной зоне Красноярского края. В настоящее время наиболее активно разработка бурого угля ведется на Назаровском, Березовском и Бородинском угольных разрезах. Несмотря на различное месторасположение данных разрезов и некоторые отличия в схемах отработки угольных пластов, почвенно-экологические условия формирования почвенного и растительного покрова, в том числе и лесных насаждений, на отвалах разрезов во многом похожи. Это обусловлено неглубоким залеганием угольных пластов и приблизительно одинаковым составом пород, размещаемых в отвалах.

В геологическом строении буроугольных месторождений КАТЭКа принимают участие осадочные континентальные образования девонского, каменноугольного и юрского возрастов. Наиболее распространены юрские отложения, которые могут занимать более 80 %. Четвертичные отложения представлены суглинками, супесями, глинами, реже — щебнем с дресвой, песками и галечниками. Мощность отложений колеблется от 0,5 до 30 м. Состав и свойства вскрышных и вмещающих пород значительно различаются, что отражается и на пригодности их к биологической рекультивации. Пригодность техногенных субстратов для биологической рекультивации в зависимости от показателей химического и гранулометрического состава определяется ГОСТом 17.5.1.03-86, в котором установлены 3 категории пригодности: пригодные, малопригодные и непригодные. По классической схеме отвалообразования необходимо в нижней части отвалов размещать малопригодные каменистые горные породы (алевролиты и песчаники), далее размещаются потенциально плодородные породы (глины, суглинки). На верхний слой наносится плодородный слой почвы (ПСП). Мощность наносимого ПСП определяется направлением дальнейшего целевого использования рекультивированных земель. Однако в большинстве случаев в результате неселективной разработки месторождений в отвалы поступает смесь вскрышных и вмещающих пород, которые и составляют литологическую основу почвообразующего субстрата.

Кроме литогенных свойств субстратов, на почвенно-экологические условия естественного восстановления растительного и почвенного покрова большое влияние оказывает строение техногенного рельефа и экспозиция склоновых поверхностей, которые превалируют в созданных техногенных ландшафтах. Строение и характер рельефа наряду с климатическими особенностями в значительной мере определяют закономерности размещения растительного и почвенного покрова [7]. Влияние рельефа проявляется через регулирование режима увлажнения и теплообеспеченности созданных местообитаний. При этом большое значение имеют не только общие типы рельефа, но и частные морфометрические его особенности, с которыми связаны такие существенные процессы, как подверженность воздействию эрозионных процессов, засоленность, заболоченность и т. д.

Согласно основным нормативным документам по рекультивации нарушенных земель, необходимо стремиться к восстановлению таких же угодий, которые были нарушены. Естественные ландшафты в районах расположения угольных разрезов КАТЭКа по устройству поверхности представляют собой межгорные котловины, разделенные полого-увалистыми водоразделами на ряд более мелких котловин с плоскими днищами, по которым протекают реки или небольшие ручьи. Для территории котловин характерно распространение мелкобугристого рельефа, представляющего собой древнеэоловые формы [1]. На выровненных водораздельных лесостепных пространствах в районах разработки угольных месторождений коренная растительность представлена луговыми степями и остепненными лугами с мощным травостоем в сочетании с участками березовых, осиново-березовых и сосново-березовых лесов. Однако растительный покров в районах расположения угольных разрезов значительно изменен под

влиянием антропогенных нагрузок. Естественная растительность, трансформированная в различной степени, занимает не более 35 % территории; при этом около 50 % площади в данных районах распахано. В коренном или близком к нему состоянии сохранились отдельные участки луговых степей на склонах гряд, небольшие массивы сосновых лесов по террасам рек и болотная растительность в поймах рек и озер. До освоения территории обширные пространства впадины занимали светлохвойные леса, состоявшие из лиственницы и сосны с незначительной примесью березы. Сведение лесов (местами почти сплошное) под пашню и образование огромных полей усилили процессы эрозии и дефляции почв, ухудшили их гидротермический режим. В данный момент на обследованных территориях более 20 % площади подвержено эрозии и дефляции. Оставшиеся сравнительно небольшие площади естественных сенокосов и пастбищ подвергаются значительной антропогенной нагрузке и часто находятся в неудовлетворительном состоянии.

Свой вклад в нарушение растительного покрова вносят также разработка и добыча угля. В результате разработки угольных месторождений естественные ландшафтные системы на огромных пространствах уничтожаются или коренным образом преобразуются. На нарушенных территориях возникают качественно новые формы ландшафта и рельефа, обусловленные процессами техногенной денудации или аккумуляции. Так формируются техногенные ландшафты, или неоландшафты, рельеф и породы которых оказываются, особенно в первые десятилетия, очень неустойчивыми в гипергенных условиях и поэтому постоянно преобразуются [5]. Для устранения последствий и снижения негативного влияния техногенных ландшафтов необходимо проведение рекультивационных работ, направленных на ускоренное формирование растительного покрова на нарушенных землях.

Вследствие преобладания в карьерно-отвальных неоландшафтах склоновых поверхностей и довольно высокой водопроницаемости сразу же после отсыпки пород в отвалы начинается гравитационная сортировка и перемещение слагающего их материала. Причем на откосах отвалов различной экспозиции этот процесс идет с разной интенсивностью. Гравитационное перемещение сыпучих грунтов, эрозионный смыв и дефляция способствуют изменению крутизны и конфигурации откосов; оползневые и солифлюкционные явления обусловливают возникновение на них террасовидных уступов и перегибов, внутрипрофильная передислокация и партлювация мелкозема в толще отвала приводят к суффозионным движениям грунта, его уплотнению и образованию замкнутых бессточных понижений [8]. В результате этих процессов формируются физические условия почвообразующего субстрата на отвалах без проведения рекультивационных работ. В табл. 1 представлены физические свойства литогенных ресурсов (ПСП и суглинка), субстрата отвала, вскрышных и вмещающих пород, размещенных в отвалах.

Таблица 1. Физические свойства литогенных ресурсов рекультивации

Субстраты	Плотность, г/см^3	Плотность сложения, г/см^3	Порозность, %	Содержание частиц в % < 0,01 мм	Содержание частиц в % < 1 мм
1	2	3	5	6	7
ПСП	2,63	1,06	59,7	52,33	99,4
Суглинок	2,66	1,52	42,8	54,42	100,0
Алевролит	2,65	2,42	8,7	-	-
Песчаник	2,62	2,35	10,3	-	-
Аргиллит	2,59	2,28	12,0	-	-
Субстрат отвала 0—10 см	2,65	1,39	47,5	6,85	17,3
20—40 см	2,72	1,51	44,5	4,63	9,2
После планировки	2,69	1,70	36,8	57,54	79,0

Физические свойства пород, размещаемых в отвалах, существенно различаются и определяются естественными условиями образования и расположения по стратиграфической колонке разрезов. В поверхностных слоях размещается наиболее благоприятный материал для рекультивации ПСП и суглинки. Они составляют основу местных природных ресурсов рекультивации и должны использоваться для восстановления нарушенных земель. Ниже расположены плотные каменистые породы, которые относятся к малопригодным в связи с высокой плотностью и низким содержанием глинистых частиц. Необходимо понимать, что в условиях Сибири успех рекультивационных мероприятий на 60—65 % определяется содержанием мелкозема и глинистой фракции, которая формирует водоудерживающую функцию субстратов и таким образом поддерживает водный режим на рекультивированных территориях [9]. Оставшиеся 30—40 %, обеспечивающих эффективность рекультивации, приходятся на агрохимические свойства субстрата и специфику рельефа рекультивированных территорий.

В различных технологиях рекультивации, применяющихся в настоящее время, так или иначе предусматриваются меры, направленные на переустройство техногенного рельефа. Главной целью

преобразования рельефа является, во-первых, предупреждение развития эрозионных процессов (выполаживание склонов); во-вторых, создание условий для механической обработки (планировка и террасирование). Несмотря на некоторые преимущества вновь создаваемого рельефа по сравнению с нарушенным, появляются существенные недостатки формирования выровненного рельефа, главным из которых является высокая плотность поверхности отвалов в результате планировки, что значительно снижает эффективность рекультивационных мероприятий.

Многие исследования показывают возможность создания растительного покрова и формирования почв на субстрате отвалов без специально формируемого корнеобитаемого слоя [3, 4, 6]. Однако в этих случаях растительный покров часто оказывается неустойчивым к неблагоприятным условиям, а формирующийся почвенный покров существенно уступает естественным почвам. Поэтому такие площади часто формируют экоклин — территории, не соответствующие данной природной обстановке. Результаты изучения агрохимических свойств субстратов (табл. 2), слагающих отвалы, показывают незначительное содержание основных элементов питания, особенно азота, в корнеобитаемом слое, сформированном техногенным элювием. Наиболее благоприятными агрохимическими показателями характеризуется материал ПСП, который должен полностью использоваться при рекультивации, особенно сельскохозяйственного направления.

Таблица 2. Агрохимические свойства пород в отвалах угольных разрезов

Субстраты	pH водн.	Гумус, %	Валовое содержание, %		
			азот	фосфор	калий
1	2	3	4	5	6
Смесь в отвале	7,52	0,45	0,096	0,225	1,91
ПСП	7,58	9,33	0,411	0,312	3,53
Суглинок	7,82	0,72	0,106	0,325	2,71
Песчаник	7,82	0,25	0,082	0,044	1,23
Алевролит	7,31	0,38	0,140	0,062	1,52
Аргиллит	7,54	2,25	0,091	0,050	1,61

Основные мероприятия по рекультивации должны быть направлены на интенсификацию почвообразовательных процессов путем создания благоприятных условий для устойчивого развития процессов самовосстановления нарушенного биогеоценоза. На техническом этапе создается каркасная основа будущего ландшафта с заданным рельефом и свойствами пород. На биологическом этапе рекультивации идет восстановление растительного покрова, что должно способствовать восстановлению всей экосистемы в целом. Основными механизмами ускорения рекультивационных процессов на биологическом этапе является активизация освоения субстрата всем комплексом живых организмов. Однако из-за отсутствия утвержденных целей рекультивации и достаточных финансовых возможностей возникают объективные трудности выполнения эффективных рекультивационных мероприятий. Поэтому большие территории не рекультивируются и остаются под самовосстановление. При этом скорость восстановления во многом определяется физическими и химическими свойствами пород, размещенных на поверхности.

Таким образом, неблагоприятные почвенно-экологические условия на большинстве техногенных ландшафтов КАТЭКа обусловлены несовершенством технологий разработки угольных месторождений; в результате формируются новые техногенные ландшафты. Техногенез, особенности которого определяются сложившейся в регионе технологией неселективного отвалообразования при открытой разработке, формирует неблагоприятный для почвообразования рельеф техногенных ландшафтов и состав почвообразующих пород. Создание наиболее благоприятных условий для развития растительности возможно путем формирования искусственного корнеобитаемого горизонта с отсыпкой на поверхности спланированных отвалов плодородного слоя почвы и потенциально плодородных пород [10]. Для более эффективного использования ресурсов рекультивации, особенно при лесном направлении и дефиците финансовых средств, можно рекомендовать в целях улучшения свойств субстрата отвалов уже в процессе разработки размещать смесь ПСП и ППП на верхнем ярусе отвалов [2]. Этот прием способствует естественному восстановлению всех компонентов экосистем даже без биологического этапа рекультивации.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Агроклиматические* ресурсы Красноярского края и Тувинской АССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 212 с.
2. *Андроханов В. А., Лавребенко А. Т.* Обоснование технологии создания и формирования корнеобитаемого слоя поверхности отвалов угледобывающих предприятий КАТЭКа для биологической рекультивации // Вестник Красноярского ГАУ. 2013. 4. С. 39—44.
3. *Баранник Л. П.* Эколого-биологические основы лесной рекультивации техногенных земель Кузбасса: Автореф. дис. … докт. биол. наук. Кемерово, КемНЦ СО РАН, 1991. 32 с.
4. *Биологическая* рекультивация отвалов в субаридной зоне / А. Н. Куприянов. Алма-Ата, 1989. 104 с.

5. *Восстановление* экосистем на отвалах горнодобывающей промышленности Кузбасса / А. Н. Куприянов, Ю. А. Манаков, Л. П. Баранник. Новосибирск: Академическое изд-во «ГЕО», 2010. 160 с.
6. *Основы* биологической рекультивации / Т. С. Чибрик. Екатеринбург: Изд-во УрГУ, 2002. 172 с.
7. *Почвенно*-экологическое состояние техногенных ландшафтов: динамика и оценка / В. А. Андроханов, В. М. Курачев. Новосибирск: Наука. Сиб. издательская фирма РАН, 2010. 224 с.
8. *Рагим-заде Ф. К., Трофимов С. С., Щербатенко В. И., Баранник Л. П.* Гипергенез и эволюция техногенного рельефа Кузбасса // Восстановление техногенных ландшафтов Сибири (теория и технология). Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1977. С. 14—26.
9. *Стратегия* и перспективы решения проблем рекультивации нарушенных земель. И. М. Гаджиев, В. М. Курачев, В. А. Андроханов. Новосибирск: Изд-во «Церис», 2001.
10. *Техноземы:* свойства, режимы, функционирование / В. А. Андроханов, С. В. Овсянникова, В. М. Курачев. Новосибирск: Наука. Сиб. издательская фирма РАН, 2000. 200 с.

***

УДК 630.181:634.733

ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНОГО ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ, МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ И ЭЛЕМЕНТНЫЙ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ *VACCINIUM MYRTILLUS* L. В ЮЖНОМ ПРИБАЙКАЛЬЕ

Л. В. АФАНАСЬЕВА, В. К. КАШИН

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Россия

АННОТАЦИЯ

Исследовалось влияние атмосферных выбросов Байкальского целлюлозно-бумажного комбината на морфометрические параметры, продуктивность растений *Vaccinium myrtillus* L. и содержание химических элементов в листьях и ягодах. В зоне выбросов комбината отмечено уменьшение высоты парциальных кустов, протяженности кроны, урожайности, массы и количества ягод в 1,5—2 раза, а также увеличение содержания серы в листьях в 1,9 раза и снижение концентрации марганца и цинка в 1,5—2,3 раза в сравнении с фоновыми значениями.

В Южном Прибайкалье черника обыкновенная *(Vaccinium myrtillus* L.*)* является одним из доминантных видов травяно-кустарничкового яруса темнохвойных лесов. Это растение широко используется в пищевых и лекарственных целях — плоды содержат сахара, органические кислоты, витамины С, B_1, B_2, РР, каротиноиды, пектиновые вещества, а также антоциановые гликозиды, обладающие инсулиноподобным действием. Побеги черники содержат дубильные вещества, фенольные гликозиды, флавоноиды и применяются в народной медицине как противовоспалительное, жаропонижающее, общеукрепляющее, сахароснижающее, вяжущее средство [3].

Территория Южного Прибайкалья на протяжении 46 лет подвергалась воздействию атмосферных промышленных выбросов локального источника загрязнения — Байкальского целлюлозно-бумажного комбината (ОАО «БЦБК»). Максимум загрязнения воздушной среды пришелся на конец 1970-х — начало 1980-х гг., когда объем атмосферных выбросов комбината составлял более 30 тыс. т в год, при этом в составе выбросов преобладали серосодержащие соединения. В результате последующих технологических мероприятий, проводимых на БЦБК, и снижения производства общий объем эмиссий значительно сократился. В 2010—2011 гг. он составил 2,9—5,3 тыс. т, в том числе диоксида серы — 1,2—3,2 тыс. т [2]. 25 декабря 2013 г. комбинат официально прекратил свою деятельность (http://ru.wikipedia.org).

Несмотря на продолжительный период работы комбината, исследований состояния популяций ягодных растений, особенностей их химического состава в этом районе практически не проводилось. Вместе с тем такие данные необходимы для изучения механизмов устойчивости популяции к воздействию разнообразных экологических и антропогенных факторов, оценки их адаптационного потенциала, а на основе химического состава можно оценить качество ягод и листьев растений и возможность их сбора и использования населением.

Целью данной работы было изучение влияния атмосферных промышленных эмиссий ОАО «БЦБК» на продуктивность, морфометрические параметры растений *V. myrtillus*, а также содержание химических элементов в ягодах и ассимиляционных органах.

Натурные исследования были выполнены в 2010 г. на территории Южного Прибайкалья (Иркутская область, северный макросклон хребта Хамар-Дабан). Объектом исследований служили растения черники обыкновенной, произрастающие во вторичных чернично-зеленомошных березово-сосновых лесах на перегнойных подбурах. Ключевые участки заложены в лесных массивах, удаленных на 0,5—1 км (импактная зона) и 40—50 км (фоновый район) от ОАО «БЦБК». Они были сопоставимы по положению в рельефе, таксационным показателям древостоя, видовому составу напочвенного покрова.

Древесный ярус исследуемых лесов образован березой повислой (*Betula pendula* Roth.) и сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с примесью ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). В сложении травяно-кустарничкого яруса доминирует *V. myrtillus*, общее проективное покрытие которой на фоновой территории составляет в среднем 60—70 %. В составе мохово-лишайникового яруса преобладают *Pleurozium schreberi*, виды рода *Dicranum* и *Cladonia.*

V. myrtillus относится к вегетативно подвижным кустарничкам, формирующим систему парциальных кустов, связанных между собой подземными побегами (корневищами) [4], потому за счетную единицу был принят отдельный парциальный куст. Для определения морфометрических параметров, запасов надземной фитомассы и урожайности растений *V. myrtillus* на каждом ключевом участке в период полного созревания ягод (конец июля — начало августа) было заложено по 10 площадок размером 0,5 × 0,5 м, размещенных случайным способом. На площадках определяли общую высоту парциальных кустов, диаметр, протяженность кроны, количество и массу ягод, массу побегов.

Для определения элементного химического состава на каждом ключевом участке конвертным методом отбирали листья и ягоды черники с 5—7 растений. В лабораторных условиях содержание микроэлементов (Mn, Fe, Zn, Cu, Co, Cr, Ni, Pb, Cd) определяли атомно-абсорбционным методом на спектрофотометре AAnalyst 400 Perkin Elmer, серы — спектрофотометрическим методом после сухого озоления материала в муфельной печи при температуре 520 °С [5]. Статистическую обработку результатов проводили с использованием стандартных методов и пакета программ PAST 2.14. Для оценки достоверности различий средних значений исследуемых показателей использовали непараметрический критерий Краскелла — Уолисса.

Анализ полученных данных показал, что в окрестностях комбината в листьях *V. myrtillus* содержание серы, основного компонента аэропромвыбросов, превышало фоновые значения в 1,9 раза, тогда как концентрация марганца и цинка, напротив, снижалась в 1,5—2,3 раза (табл. 1). Подобная тенденция ранее была отмечена нами для хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях техногенного воздействия, а также рядом авторов для *V. vitis-idaea* L. [1]. Снижение уровня марганца и цинка в растениях при загрязнении поллютантами может происходить вследствие вытеснения катионов этих металлов из почвенно-поглощающего комплекса, осаждения в виде малорастворимых сульфидов, выщелачивания из листьев кислотными осадками, а также проявления антагонизма как на стадии поглощения их корнями из почвы, так и при транспорте внутри растения [7]. Отмеченная для остальных элементов слабая тенденция к накоплению отражает барьерную функцию корневой системы черники на пути миграции загрязняющих веществ из почвы в растения. Известно, что благодаря наличию в корнях микоризы, снижающей поглощение избыточных количеств химических элементов из почвы и проявляющей тем самым протекторные свойства, растения рода *Vaccinium* могут существовать даже при высоком уровне почвенного загрязнения [8, 9].

Таблица 1. Содержание химических элементов в ягодах и листьях *Vaccinium myrtillus* на фоновой и техногенно загрязняемой территориях Южного Прибайкалья, мг/кг сухого вещества

Часть растения	S	Fe	Mn	Zn	Cu	Ni	Cr	Pb	Co	Cd
Фоновая территория										
ягоды	470 ± 42	24.5 ± 2.8	358 ± 12	16.8 ± 0.8	6.8 ± 0.2	0.8 ± 0.1	1.9 ± 0.2	0.9 ± 0.2	0.3 ± 0.1	0.2 ± 0.1
листья	540 ± 58	91.3 ± 9.1	1234 ± 65	19.2 ± 1.2	5.3 ± 0.2	2.3 ± 0.2	3.0 ± 0.5	3.2 ± 0.4	1.4 ± 0.2	0.4 ± 0.1
Техногенно загрязняемая территория										
ягоды	550 ± 63	32.5 ± 4.6	169 ± 8.5	9.7 ± 0.8	6.9 ± 0.1	1.1 ± 0.1	1.4 ± 0.3	1.1 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.2 ± 0.1
листья	1020 ± 98	97.6 ± 8.1	543 ± 36	12.9 ± 2.6	6.7 ± 0.3	3.1 ± 0.2	3.9 ± 0.5	3.5 ± 0.3	1.6 ± 0.2	0.5 ± 0.1

В ягодах черники на импактной территории на фоне незначительного увеличения содержания серы уровень марганца снижается в 2,1 раза по сравнению с фоновыми концентрациями, цинка — в 1,7 раза, хрома — в 1,4 раза, что может быть связано с дефицитом этих элементов в вегетативной части растения. При этом различие в накоплении серы в вегетативных и репродуктивных органах (ягодах), на наш взгляд, обусловлено более поздним по времени наступлением репродуктивной фазы. Чтобы оценить экологическую безопасность ягод *V. myrtillus,* данные по концентрации тяжелых металлов сравнивали со значениями ПДК нормируемых элементов, разработанных для чая и лекарственных растений: Pb (6 мг/кг) и Cd (1 мг/кг) (СанПиН 2.3.2.1078-01). Обнаружено, что содержание этих элементов в ягодах растений, произрастающих в окрестностях комбината, значительно ниже их ПДК.

Сравнительный анализ морфометрических параметров растений *V. myrtillus* показал, что в окрестностях комбината происходит достоверное уменьшение высоты парциальных кустов и протяженности кроны в 1,4 раза по сравнению с фоновыми значениями, тогда как диаметр кроны практически не изменялся (табл. 2). Снижение морфометрических показателей парциальных кустов, произрастающих в условиях атмосферного загрязнения, приводит к уменьшению их надземной фитомассы, а следовательно, продуктивности ценопопуляций этого вида в целом.

Как показали проведенные исследования, количество ягод на одном парциальном кусте в фоновых условиях Южного Прибайкалья варьирует от 0 до 17 шт. при среднем значении 9,1 шт. (коэффициент вариации равен 57 %). При расчете урожайности ягод в год наблюдения установлено, что эта величина колеблется в широких пределах от 11 до 34 г/м^2 и соответствует среднемноголетним данным, приводимым для разных типов леса Байкальского биосферного заповедника, расположенного в 50 км от комбината [6]. На территории, подверженной воздействию аэропромвыбросов, интервал варьирования числа плодов составил 0—11 шт./куст при среднем значении 6,1 шт. (коэффициент вариации 43 %). При этом отмечено уменьшение массы ягод на одном парциальном кусте, а также средней урожайности ягод в 1,5—1,6 раза. Следует отметить, что средняя масса одной ягоды на фоновых и загрязняемых территориях достоверно не изменялась.

Таблица 2. Морфометрические параметры растений *V. myrtillus* и урожайность ягод на фоновой и техногенно загрязняемой территории Южного Прибайкалья

Показатель	Фоновый район	Импактная зона
Высота парциального куста, см	29.3 ± 0.9	21.2 ± 0.6
Протяженность кроны, см	17.6 ± 0.8	12.8 ± 1.9
Диаметр кроны, см	12.3 ± 2.6	10.8 ± 1.9
Запас надземной фитомассы, г/м^2	72.4 ± 8.7	51.7 ± 8.1
Количество ягод на одном кусте, шт.	9.1 ± 1.5	6.1 ± 0.8
Масса ягод на одном кусте, г	2.1 ± 0.4	1.4 ± 0.3
Масса 1 ягоды, г	0.22 ± 0.01	0.18 ± 0.02
Количество ягод, шт./м^2	107.6 ± 18.1	68.1 ± 4.8
Урожайность ягод, г/м^2	25.5 ± 3.6	15.9 ± 2.7

Таким образом, на основании полученных данных можно заключить, что, несмотря на сокращение объемов атмосферных выбросов загрязняющих веществ, ОАО «БЦБК» оказывает значимое влияние на состояние кустарничковых растений, в частности, *V. myrtillus*, произрастающих в окрестностях комбината. При этом в надземных органах растений *V. myrtillus* отмечалось увеличение содержания серы и уменьшение концентрации марганца, цинка, хрома, что снижает питательную и фармакологическую ценность ягод, хотя они остаются экологически безопасны для здоровья человека. Кроме того, на территории, подверженной воздействию аэропромвыбросов, происходит уменьшение высоты парциальных кустов, протяженности кроны, а также запаса надземной фитомассы и урожайности ягод в 1,5—1,6 раза.

Работа выполнена в рамках НИР по проекту VI.52.1.9. «Современное состояние разнообразия растительного покрова и его ресурсов в Байкальском регионе».

ЛИТЕРАТУРА

1. *Артемкина Н. А.* Содержание фенольных соединений и элементный состав в *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в еловых лесах Кольского полуострова в условиях техногенного загрязнения // Раст. ресурсы. 2010. Т. 46. Вып. 2. С. 86—97.
2. *Государственный* доклад «О состоянии и об охране окружающей среды в Иркутской области в 2011 г.». Иркутск: Изд-во ООО «Форвард», 2012. 388 с.
3. *Дикорастущие* полезные растения России / под ред. А. Л. Буданцева. СПб.: Изд-во СПХФА, 2001. 633 с.
4. *Мазная Е. А., Лянгузова И. В.* Эколого-популяционный мониторинг ягодных кустарничков при аэротехногенном загрязнении. СПб.: ВВМ, 2010. 195 с.
5. *Методы* биохимического исследования растений. Л.: Агропромиздат, 1987. 430 с.
6. *Субботина Л. В.* Некоторые данные по динамике урожайности черники // Растит. хребта Хамар-Дабан: Сб. науч. тр. Новосибирск: Наука, 1988. С. 79—91.
7. *Kabata-Pendias A.* Trace elements in soils and plants. 4th Edition. Boca Raton, 2011. 534 p.
8. *Mroz L., Demczuk M.* Contents of phenolics and chemical elements in bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) leaves from copper smelter area (SW Poland) // Polish Journal of Ecology. 2010. Vol. 58. 3: 475—486.
9. *Taulavuoria K., Laineb K., Taulavuoria E.* Experimental studies on *Vaccinium myrtillus* and *Vaccinium vitis-idae*a in relation to air pollution and global change at northern high latitudes: A review // Environ. Exp. Bot. 2013. Vol. 87: 191—196.

***

УДК 630*181.522

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В НАРУШЕННЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ КРАСНОЯРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Е. В. БАЖИНА, Л. Н. СКРИПАЛЬЩИКОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Исследовалась семенная продуктивность макростробилов и качество семян сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в зоне длительных техногенных нагрузок от промышленных объектов г. Красноярска и в условиях фона. Выявлены различия количественных показателей семенной продуктивности макростробилов и тенденция к снижению качественных характеристик семян в техногенных ландшафтах.

Наличие в насаждениях достаточного количества полноценных семян является непременным условием их успешного лесовозобновления. Количественные и качественные показатели семенной продуктивности сосны обыкновенной определяются географической широтой и долготой, высотой над уровнем моря, условиями произрастания, освещением, генетическими факторами, возрастом и состоянием деревьев [4, 6]. В последние десятилетия наряду с физико-географическими и климатическими факторами все более значимым становится загрязнение атмосферы промышленными выбросами, которое приводит к снижению семенной продуктивности [1, 5].

Цель настоящих исследований заключалась в определении семенной продуктивности макростробилов и качества семян сосны обыкновенной в зоне длительных техногенных нагрузок от промышленных объектов г. Красноярска и в условиях фона.

Исследования проводились в сосновых насаждениях, произрастающих в зоне влияния промышленных предприятий (п/п № 1 — Березовский бор, 10 км от г. Красноярска, п/п № 2 — Есаульский бор, 30 км от г. Красноярска) и в условиях минимального техногенного воздействия (п/п № 3, 4 — Юксеевский бор, 100 км от г. Красноярска). Лесоводственно-таксационная характеристика сосновых насаждений представлена в табл. 1.

Для характеристики семенной продуктивности определялись структура урожая макростробилов [3] и качество семян. Для определения качественных характеристик семян проводили их проращивание на фильтровальной бумаге по 100—130 штук в чашках Петри от 2 до 5 проб для каждого места сбора семян по общепринятой методике (ГОСТ 13056.6-68).

Таблица 1. Характеристика сосновых насаждений

№ пробной площади	Состав, тип леса	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Класс бонитета	Полнота
Березовский бор						
1	10С, осочково-разнотравный	90	16,1	19,8	IV	0,8
Есаульский бор						
2	10С, разнотравно-осочково-зеленомошный	120	16,3	33,2	III	1,0
Юксеевский бор						
3	10С орляково-осочковый	57	24,5	26,3	I-а	0,8
4	10С разнотравно-злаковый	88	26,8	42,6	I	0,8

Исследования показали, что семенная продуктивность макростробилов и качество семян сосны обыкновенной различаются в различных условиях произрастания (табл. 2). Максимальный выход семян из шишки (22,5 %) наблюдается в сосняке осочково-разнотравном, произрастающем на расстоянии 10 км от Красноярска, в направлении основного переноса ветров. Выход семян из шишки в сосновых насаждениях, растущих на расстоянии 30 км от Красноярска, существенно уменьшается (2,9 %). В фоновых насаждениях (100 км от города) семенная продуктивность макростробилов варьировала от 9.5 до 15.3 % (в среднем — 12,3 %).

Качественные (вес) и посевные (энергия прорастания и всхожесть) показатели семян значительно изменялись по градиенту загрязнения. В фоновых древостоях вес 1000 шт. семян составил 5,1 г, что на 7,3—33,1 % меньше, чем в условиях загрязнения. Интересно отметить, что в сосняке, растущем на расстоянии 30 км от города, уменьшение выхода семян сопровождалось значительным увеличением их

веса, всхожести и энергии прорастания (80,0 %). Энергия прорастания семян, собранных в 10 км от Красноярска, была равна нулю, всхожесть их составила 35,0 %. В фоновых насаждениях энергия прорастания составила 18,5 %, всхожесть — 22,6 %. Вскрытие непроросших семян показало, что доля пустозернистых семян в насаждениях варьировала от 17,5 до 40,2 %.

Таблица 2. Семенная продуктивность макростробилов сосны обыкновенной

Расположение п/п	Размеры шишек, мм		Число семенных чешуй, шт.			Число семян, шт.			Выход семян, %		Вес 1000 шт. семян, г
	длина	ширина	развитых	недоразвитых	общее	развитых	недоразвитых	общее	общий	в т. ч. развитых	
Юксеево	38 ± 4,4 / 16,4	19 ± 2,9 / 21,4	20 ± 1,4 / 9,9	40 ± 3,8 / 13,5	59 ± 4,1 / 9,8	13 ± 1,7 / 18,1	3 ± 1,1 / 61,0	15 ± 2,8 / 26,5	12,3 ± 2,90 / 33,2	10,6 ± 1,87 / 25,0	5,1
Есаулово	35 ± 0,2 / 40,0	17 ± 2,3 / 23,5	28 ± 4,5 / 32,6	20 ± 4,5 / 1,3	55 ± 0,5 / 7,6	3 ± 2,5 / 141,4	2 + 0,1 / 1,0	5 ± 2,5 / 78,6	2,9 ± 1,60 / 78,6	1,6 ± 1,50 / 131,4	8,6
Березовка	37 ± 0,5 / 3,3	20 ± 1,3 / 9,7	28 ± 2,2 / 21,4	43 ± 1,8 / 10,5	71 ± 8,1 / 19,8	33 ± 3,7 / 28,1	22 + 1,1 / 10,1	35 ± 9,8 / 36,5	23,9 ± 6,0 / 23,2	22,5 ± 7,87 / 21,0	5,5

Исследования семенной продуктивности сосны обыкновенной, качества и всхожести семян имеют особое значение при изучении биологии вида и являются необходимыми для понимания лесовозобновительных процессов, а также выработки рекомендаций по сохранению и восстановлению коренных насаждений. Отражением влияния экологических, климатических и почвенных факторов в сочетании с наследственностью являются рост и продуктивность отдельных деревьев насаждения, в совокупности определяющих продуктивность древостоев. При воздействии неблагоприятных факторов у деревьев уменьшаются размеры различных органов (хвои, побегов, шишек). Ввиду меньшего роста побегов наблюдается уменьшение количества хвои, что в целом приводит к снижению продуктивности дерева.

Семенная продуктивность зависит от условий произрастания, погодно-климатических условий года в период заложения и развития макростробилов, статуса дерева и урожая предшествующего года. Известно, что всхожесть и энергия прорастания семян сосны, собранных в одной географической зоне в разных типах леса, не имеют существенных различий [4]. Наблюдаемые нами различия по выходу семян из шишки могут быть обусловлены генотипическими особенностями. Интересно отметить, что резкое снижение семенной продуктивности макростробилов в сосняке разнотравно-осочково-зеленомошном (30 км от города) сопровождалось повышением качества семян. Можно предположить неоднозначное влияние состава загрязняющих веществ на процессы развития семян [2, 7].

Таким образом, исследования семенной продуктивности и качества семян сосны обыкновенной выявили различия количественных показателей макростробилов в зависимости от условий произрастания и генотипических особенностей деревьев, а также тенденцию к снижению качественных характеристик семян в зоне влияния промышленных выбросов г. Красноярска.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бабушкина Л. Г., Зуева Г. В., Луганский Н. А. и др.* Экологическое состояние лесных насаждений в зоне фторсодержащих промышленных выбросов // Экология. 1993. № 1. С. 26—35.
2. *Лесные* экосистемы и атмосферное загрязнение / под ред. В. А. Алексеева. Л.: Наука, Ленингр. отд-е, 1990. 200 с.
3. *Минина Е. Г., Третьякова И. Н.* Геотропизм и проявление пола у хвойных. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1983. 198 с.
4. *Некрасова Т. П.* Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск: СО АН СССР, 1960. 130 с.
5. *Осколков В. А., Воронин В. И.* Репродуктивный процесс сосны обыкновенной в Верхнем Приангарье при техногенном загрязнении. Иркутск: Изд-во Ирк. госуниверситета, 2003. 140 с.
6. *Правдин Л. Ф.* Сосна обыкновенная. М., 1964. 190 с.
7. *Черненькова Т. В.* Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 191 с.

***

УДК: 574.38

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЕСУРСОВ МЕЖДУ КОЛОНИЯМИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ТЕХНОГЕННО НАРУШЕННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

А. Н. БОРИСОВ, Е. В. ЕКИМОВ, А. С. ШИШИКИН

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Предлагается метод оценки пространственного распределения ресурса в экологической нише между особями и сообществами. Метод основан на выделении областей, в которых каждая особь или сообщество оказывают доминирующее влияние в пространственном освоении ресурса. Реализация метода продемонстрирована на примере анализа пространственно-временной динамики колоний узкочерепной полевки.

Основные аспекты пространственного распределения особей, сообществ, субпопуляционных группировок и популяций млекопитающих в пространстве, а также методы его исследования отражены во многих публикациях [2—4]. Тем не менее требуют дальнейшего изучения вопросы пространственного распределения особей, колоний и субпопуляционных группировок в контексте сезонной и межсезонной динамики сообществ, особенно в случаях естественных и антропогенных сукцессионных процессов. Не изучены многие аспекты, связанные с распределением пространственного ресурса между особями и популяциями в связи с экологической емкостью местообитаний.

Предлагается метод оценки пространственного распределения ресурса в экологической нише между особями и сообществами. Метод основан на выделении областей, в которых каждая особь или сообщество оказывают доминирующее влияние в пространственном освоении ресурса. В основе предложенного метода лежит то, что многие физические и химические явления характеризуются убыванием их воздействия обратно пропорционально квадрату расстояния от источника воздействия. По аналогии с этими явлениями мы рассматриваем влияние биологических объектов на среду обитания с точки зрения использования доступных ресурсов. Это влияние, которое обозначим как E, в зависимости от расстояния можно описать в виде [1]:

$$\begin{cases} E = \dfrac{k}{P(x,y)} \dfrac{M}{((x-x_0)^2+(y-y_0)^2)}, & E \geq E_0 \\ E = 0, & E < E_0 \end{cases}, \qquad (1)$$

где $P(x, y)$ — показатель ресурсного потенциала для изучаемого объекта в точке с координатами (x, y), M — размерная характеристика объекта, x°, y° — координаты расположения особи, k — коэффициент, а E_0 — пороговое значение, такое, что при $E < E_0$ влияние особи в данной точке можно не учитывать.

Для каждой особи, конкурирующей за доступный ресурс, область доминирования (ОД) определяется путем сравнения значения показателя E в заданной точке для всех конкурентов. Доминирующее влияние приписывается той, у которой показатель E в данной точке больше.

Пространственное распределение колоний узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) с использованием предложенного метода изучалось на 25-летнем выровненном отвале с нанесенным плодородным слоем почвы для сельскохозяйственного использования на Бородинском буроугольном разрезе (Красноярский край). Координаты центров колоний определялись тригонометрическим способом с помощью лазерной съемки дальномером TruePulse 200. Размеры колоний-поселений определялись с учетом концентрации норных выходов и по степени сведения травянистого покрова. Измерение размеров колоний выполняли с помощью рулетки по большой и малой осям эллипса. В каждой колонии осуществлялся подсчет жилых и заброшенных нор. Критерием для определения занятости служило: наличие в «передней» части входа в нору фрагментов свежего корма, отсутствие обрушений и паутины, свежие выбросы почвы, тропы и экскременты. Исследования колоний полевок проводились при подъеме и спаде численности, а также в начале и конце размножения.

Для изучения пространственного распределения колоний узкочерепной полевки на выровненном отвале с нанесенным плодородным слоем почвы был выбран участок размером 100 × 100 м. В 2012—2013 гг. на этом участке проводилось картирование колоний с оценкой их размеров и числа нор. Форма колоний аппроксимировалась кругом с площадью, равной площади колонии. Пороговое значение E_0 в ур. 1 оценивалось на основании наблюдений по следам жизнедеятельности полевок в окрестностях колонии. Сформированный отвал имеет хорошо выровненную поверхность с одинаковым агрофоном, что позволяет считать показатель ресурса P независимым от координат x и y. С учетом этого и в соответствии с ур. 1 было выполнено разбиение территории на ОД для каждой колонии. На рис. 1 приведены результаты такого разбиения, выполненные для одного участка в мае 2012 г., мае 2013 г. и

сентябре 2013 г.

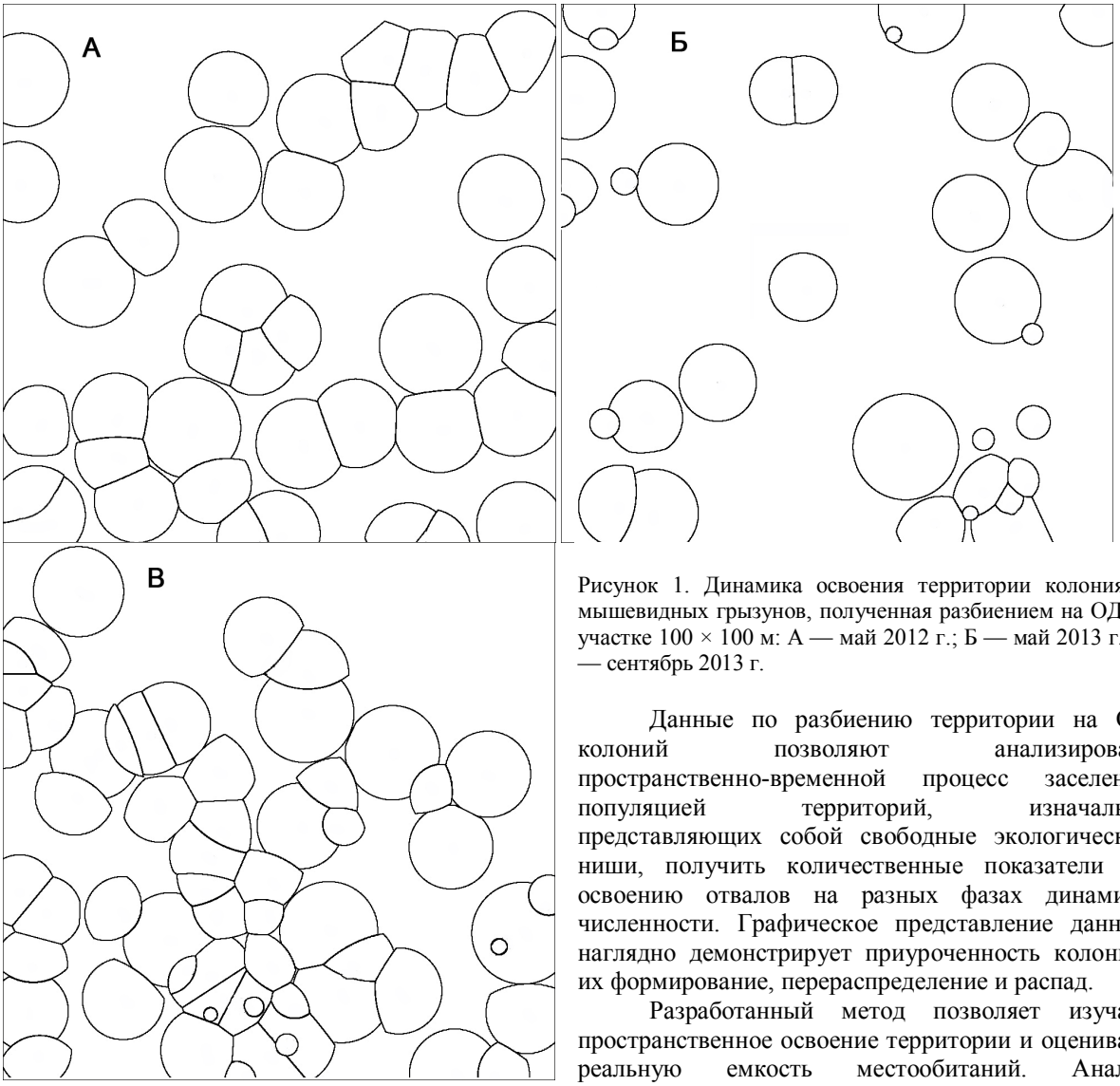


Рисунок 1. Динамика освоения территории колониями мышевидных грызунов, полученная разбиением на ОД на участке 100 × 100 м: А — май 2012 г.; Б — май 2013 г.; В — сентябрь 2013 г.

Данные по разбиению территории на ОД колоний позволяют анализировать пространственно-временной процесс заселения популяцией территорий, изначально представляющих собой свободные экологические ниши, получить количественные показатели по освоению отвалов на разных фазах динамики численности. Графическое представление данных наглядно демонстрирует приуроченность колоний, их формирование, перераспределение и распад.

Разработанный метод позволяет изучать пространственное освоение территории и оценивать реальную емкость местообитаний. Анализ размещения с учетом сезона размножения и при разных фазах численности и дает возможность количественной оценки видового радиуса укрытий узкочерепной полевки.

Проведение сопряженного анализа ОД, полученных на разных этапах заселения сформированных отвалов, позволяет выделить участки, где колонии существуют на постоянной основе, и области, где они нестабильны или всегда отсутствуют. Применимость метода оценки пространственного распределения ресурса на основе ОД не ограничивается только рассмотренным примером, а может быть распространено и на других животных и растительные сообщества, в том числе и в случаях неоднородного распределения ресурсов на рассматриваемой территории.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Борисов А. Н.* Метод оценки распределения ресурса между деревьями в древостое. Состояние лесов и актуальные проблемы лесоуправления. Матер. Всеросс. конференции с междунар. участием. Хабаровск, 10—11 сентября 2013 г. С. 293—296.
2. *Кожевников В. С.* Участки обитания и активность перемещений обыкновенной полевки в агроценозе // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 88—89.
3. *Ковалевский Ю. В., Карпенко А. С., Катенина Н. Д.* К методике крупномасштабного картографирования размещения и численности мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 10. С. 172—186.
4. *Никитина Н. А.* К понятию индивидуальный участок у мелких млекопитающих // Зоол. журнал. 1979. Т. 58. № 7. С. 1055—1058.

***

УДК 630* 556.51*528

ТРЕНДЫ РЕЧНОГО СТОКА В ГОРАХ ЗАПАДНОГО САЯНА ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Т. А. БУРЕНИНА, А. В. МУСОХРАНОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Установлено, что тренды годового стока рек, бассейны которых были пройдены рубками, различаются как по знаку, так и по величине. По всей видимости, это обусловлено, с одной стороны, особенностями восстановительной динамики лесного покрова, которая определяет величину суммарного испарения и соответственно объем годового стока, а с другой стороны, непосредственным влиянием локальных климатических изменений.

Известно, что сток как важнейшее звено влагооборота тесно связан с климатом. К основным климатическим характеристикам, влияющим на речной сток, относятся: осадки, испарение, температура воздуха, влажность воздуха и воздушные течения. Осадки и испарение непосредственно определяют величину стока и его распределение во времени. Другие климатические факторы влияют на сток косвенно, увеличивая или уменьшая осадки и испарение. В то же время процесс формирования речного стока обусловлен комплексом факторов, характеризующих водосборные бассейны, на которых формируется сток. К ним относят рельеф, почвенно-геологические условия, растительность, наличие многолетней мерзлоты, заболоченность, наличие озер, густоту речной сети, размеры и форму водосборных бассейнов и т. д.

Являясь интегральным показателем общеклиматических и конкретных ландшафтных условий на водосборе, речной сток характеризуется значительной вариабельностью как в пространстве, так и во времени. Поскольку вариации и тренды речного стока обусловлены климатическими и ландшафтными факторами, а ландшафты в свою очередь могут существенно трансформироваться под влиянием антропогенных нагрузок, весьма актуальной становится оценка роли антропогенных факторов в формировании стока рек. Перед авторами настоящей работы стояла задача — определить степень воздействия рубок главного пользования на изменения стока на фоне его климатических трендов. Для формирования единой базы данных лесоводственных и гидрологических характеристик были привлечены данные лесоинвентаризации Ермаковского лесхоза и фондовые материалы УГМС — данные многолетних наблюдений за стоком на двенадцати гидрологических постах и атмосферными осадками на метеостанциях исследуемого региона. Ряды наблюдений на гидрологических постах и метеостанциях составляют от 20 до 60 лет.

Анализ данных по стоку реки Кебеж за период с 1949 по 2002 гг. показал, что динамика годового стока определяется в основном количеством выпавших осадков на территории водосбора. Сопоставление гидрографов с режимом выпадения осадков показало, что максимальные пики половодья были характерны для лет с экстремально высокой величиной зимних осадков. Выпадение жидких осадков отражается на увеличении стока в том случае, если месячная сумма осадков превышает 200 мм. При этом сток увеличивается на величину $\Delta = \Sigma_{мм} - 200_{мм}$, где $\Sigma_{мм}$ — месячная сумма осадков. Можно предположить, что месячная сумма осадков 200 мм тратится на водосборе р. Кебеж на испарение и пополнение грунтовых вод.

Одним из важных показателей при изучении гидрологического режима любого водного объекта является коэффициент стока, т. е. отношение величины стока к величине выпавших на площадь водосбора осадков, обусловивших возникновение этой порции стока. В среднемноголетнем разрезе коэффициент стока р. Кебеж равен 0,44, но по годам эта величина варьирует от 0,24 до 0,58. Такая вариабельность коэффициента стока связана с тем, что величина стока зависит от осадков не только текущего, но и предыдущего года. Однако, как показывает анализ гидрографов р. Кебеж, экстремальные величины речного стока (как минимальные, так и максимальные) не во всех случаях определяются суммарным увлажнением предыдущего и текущего годов. Подобные аномалии, имеющие место в отдельные годы, в той или иной степени отражают влияние рубок, которые ведутся в бассейне этой реки более 60 лет. В начале 40-х вырубали в среднем 500 га/год, что составляло 0.5 от площади водосбора. С 1945 по 1965 гг. объемы лесозаготовок снижаются: в год вырубают около 400 га темнохвойной тайги. После 1965 г. площади вырубок сократились до 100 га/год, так как к этому времени основные массивы доступных лесов были пройдены рубками главного пользования. Анализ возрастной структуры вторичных лесов показывает, что наиболее молодые древостои характерны для горно-таежного пояса, в черневом поясе преобладают 40—50-летние насаждения. Это значит, что увеличение площади вырубок с 1985 года связано с освоением кедрово-пихтовых лесов горно-таежного пояса. Аналогичные выводы были получены при анализе снимков Landsat за 1974, 1976, 1989, 1991, 1999, 2001 и 2010 годы [2].

Сравнительный анализ изменения площадей вырубок и данных по стоку реки Кебеж показал, что влияние вырубок проявляется в основном в изменении сезонной динамики стока и только в некоторых случаях — в величине суммарного стока. Следует отметить, что повышение суммарного стока после проведения рубок на водосборе стало проявляться с 80-х годов прошлого столетия. Мы это связываем с освоением кедрово-пихтовых лесов горно-таежного пояса. Согласно воднобалансовым расчетам [1], на вырубках горно-таежного пояса трансформируется в речной сток до 80 % от суммы выпавших осадков. На вырубках черневого пояса на формирование стока тратится не более 60 % годовой суммы осадков. Учитывая этот факт, а также то, что в горно-таежном поясе осадков выпадает на 250 мм больше, чем в черневом, можно утверждать, что антропогенные нарушения в горно-таежном поясе оказывают более значительное влияние на гидрологический режим реки.

Максимальные пики половодья и значительное превышение годового стока по отношению к нормированному в основном проявляются в годы с экстремально высокими зимними осадками. Это можно объяснить тем, что зимой на северном макросклоне Западного Саяна вырубки испаряют значительно меньше влаги по сравнению с испарением снега с крон деревьев в насаждениях. Следовательно, в многоснежные годы в большей степени активируется роль вырубок в увеличении стока.

Рассмотренные выше флуктуации стока в ответ на рубки главного пользования в бассейне реки Кебеж отражают кратковременные проявления влияния рубок на гидрологический режим территории. Но каково влияние антропогенного фактора на сток в многолетнем разрезе? Не изменяется ли под влиянием регулярных рубок, которые ведутся в бассейне р. Кебеж с 40-х годов прошлого столетия, водность реки? С целью выявления влияния вырубок на водность рек Западного Саяна мы решили провести сравнительный анализ трендов стока нескольких рек с трендом осадков для метеостанций Оленья Речка и Григорьевка. Для выявления трендов стока рек и осадков исследуемого региона использовался регрессионный анализ.

Полученные результаты приведены в табл. 1. Выявленные тренды стока различаются как по знаку, так и по абсолютной величине. Для осадков для этого же временного интервала наблюдается отрицательный тренд. По метеостанции Оленья речка осадки уменьшаются на 4,16 мм в год, для метеостанции Григорьевка тренд составляет -2,54 мм/год. Как следует из таблицы, на фоне снижения атмосферных осадков у некоторых рек наблюдается некоторое снижение годового стока, а у другой части рек прослеживается незначительное увеличение или относительная стабильность. По всей видимости, это обусловлено, с одной стороны, особенностями восстановительной динамики лесного покрова, которая определяет величину суммарного испарения и соответственно объем годового стока, а с другой стороны, непосредственным влиянием локальных климатических изменений.

Таблица 1. Тенденции изменения стока рек за 1949—2002 годы

Река — пункт наблюдений	Площадь водосбора, км²	Величина тренда	Река — пункт наблюдений	Площадь водосбора, км²	Величина тренда
Низкозопка — д. В. Кебеж	89,7	2,43	Кебеж — с. Григорьевка	1000	-1,42
Голубая — пос. Голубая	135	2,45	Оя — с. Ермаковское	2540	-0,40
Мигна — с. Мигна	190	-1,61	Амыл — пос. В. Кужебар	5270	-1,31
Золотая — д. Усть-Золотая	382	-0,12	Амыл — пос. В. Амыл	537	-1,56
Крол — пос. Жайма	297	-2,46	Сап — с. Н. Кужебар	432	0,05
Шадат — пос. Усть-Шадат	1680	0,96	Орловка — с. Новопокровка	107	0,43

Располагая базой данных по динамике рубок в бассейнах рек Кебеж и Шадат, мы рассмотрели более детально тенденции изменения стока на этих реках. Временные ряды наблюдений, для которых рассчитывались тренды стока и осадков, были разбиты на две части. Для Кебежа это временные отрезки 1948—1970 и 1971—1992 гг.; для реки Шадат — 1956—1975 и 1976—1992 гг. (рис. 1—2). Анализ полученных данных показал, что на фоне снижения осадков годовой сток реки Кебеж немного увеличивается. На реке Шадат начиная с 1976 года наблюдается отрицательный тренд годового стока, отражающий общие тенденции снижения водности региона. Различия трендов годового стока для этих двух рек, очевидно, связаны с историей проведения рубок в их бассейнах. В бассейне реки Кебеж благодаря Усинскому тракту с 1975 года началось освоение лесов в горно-таежном поясе, тогда как лесные массивы в верховьях реки Шадат и ее главного притока — реки Тайгиш оказались недоступными для проведения рубок. Тенденции годового стока на реке Кебеж, не совпадающие с трендом осадков в этом районе, очевидно связаны с антропогенной нарушенностью лесного покрова на водосборах. На реке Шадат отрицательный тренд годового стока после 1975 года обусловлен чисто климатическими причинами, когда влияние антропогенного фактора на лесной покров практически прекратилось.

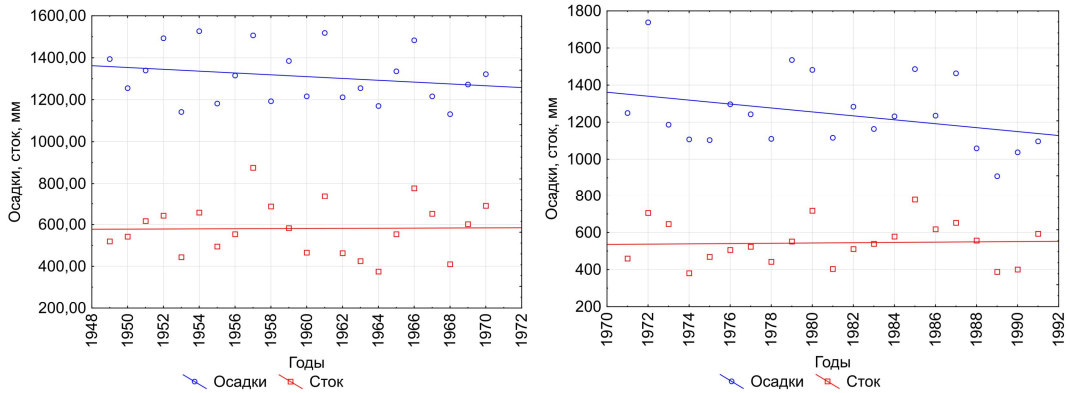


Рисунок 1. Сравнение трендов стока реки Кебеж с трендом среднегодовой величины осадков

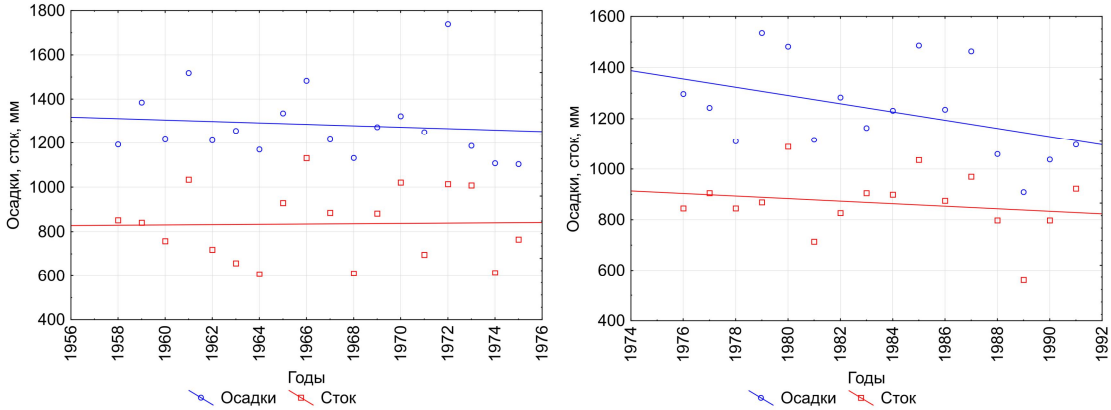


Рисунок 2. Сравнение трендов стока реки Шадат с трендом среднегодовой величины осадков

Таким образом, наши исследования показали, что выявленные тренды годового стока исследуемых рек различаются как по знаку, так и по величине. Следовательно, гидрологический режим водотоков с отрицательным трендом годового стока определяется общим характером увлажнения территории, которое перекрывает влияние всех других факторов. Положительный тренд годового стока при общей тенденции снижения осадков обусловлен уменьшением испарения на водосборе, которое зависит как от температурного режима района исследований, так и от антропогенной трансформации лесной растительности под влиянием рубок. Несмотря на значительную вариабельность стока по годам и то, что исследуемые реки имеют тренды годового стока с разными знаками, тренд коэффициента стока изменяется незначительно, что указывает на относительную стабильность водности рек. Это, на наш взгляд, связано с кумулятивным эффектом антропогенной трансформации лесной растительности на водосборах, т. е. новыми вырубками, зарастанием старых вырубок, созданием лесных культур.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Буренина Т. А., Федотова Е. В., Овчинникова Н. Ф.* Изменение структуры влагооборота в связи с возрастной и восстановительной динамикой лесных экосистем // Сиб. экол. журнал. 2012. 3. С. 435—445.
2. *Burenina T. A., Onuchin A. A., Fedotova E. V.* Hydrological regime and human activity in forest watersheds of Siberia // BALWOIS 2012 Proceedings International Scientific Conference on Water, Climate and Environment, 28 May — 2 June 2012. Ohrid, Republic of Macedonia, 18 p. № 97. http://www.balwois.com/2012/.

***

УДК 630*907.32

БОРЕАЛЬНЫЕ ЛЕСА ЮЖНО-УРАЛЬСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Ю. П. ГОРИЧЕВ[1], А. Н. ДАВЫДЫЧЕВ[2]

[1] Южно-Уральский государственный природный заповедник, Россия
[2] Институт биологии Уфимского научного центра РАН, Уфа, Россия

АННОТАЦИЯ
Представлены данные о структуре и строении основных типов бореальных насаждений Южно-Уральского заповедника.

Южно-Уральский государственный природный заповедник расположен в центральной горной части Южного Урала на территории двух субъектов РФ — Республики Башкортостан и Челябинской области. Площадь заповедника составляет 252,8 тыс. га. Леса представляют основу растительности заповедника, покрывая 89 % его площади. Насаждения с преобладанием в составе древостоя темнохвойных пород занимают около 33 % лесопокрытой площади заповедника.

На территории заповедника ведутся исследования структуры и строения основных типов лесных насаждений. Заложены 45 пробных площадей (ПП) в коренных, условно коренных и производных насаждениях, на которых проведены стационарные исследования стандартными методами, применяемыми в лесоведении. Результаты исследований частично опубликованы [2, 3, 5].

Заповедник расположен в пределах 3 лесорастительных районов, представляющих 3 крупные территориальные единицы растительного покрова Южного Урала — провинции горно-таежных темнохвойных лесов и широколиственно-темнохвойных лесов гумидного сектора, а также провинцию светлохвойных лесов континентального сектора [1]. Бореальные леса распространены в пределах первых двух территориальных структур.

Горно-таежные пихтово-еловые леса распространены в центральной и восточной частях заповедника. Ареал этих лесов продолжается за пределы заповедника в северо-восточном направлении. Распространение горно-таежных темнохвойных лесов на Южном Урале связано с наиболее возвышенной территорией, где в условиях среднегорного рельефа отчетливо проявляется высотная поясность растительности. Горно-таежные леса, образованные елью сибирской *Picea obovata* и пихтой сибирской *Abies sibirica*, формируют лесной пояс на высоте от 600 до 1000 м н. у. м., являясь неотъемлемым звеном в структуре высотной поясности растительности [4]. Пихтово-еловые леса занимают практически все экотопы в пределах лесного пояса, формируя ограниченное число типов насаждений, объединяемых в зеленомошные и травяные группы типов леса. Имеются небольшие массивы сфагновых ельников. Локальные участки занимают сосняки, редко лиственничники. Верхняя граница леса проходит на высоте около 1100 м. На верхнем пределе своего распространения лесная растительность представлена еловыми низколесьями и березовыми криволесьями. Выше данной линии формируются высокогорные сообщества — подгольцовые луга и горно-тундровые сообщества.

Область распространения темнохвойных лесов на Южном Урале К. Н. Игошина определяла как горную островную тайгу, экстразональный высотный вариант тайги южнотаежного типа, отличительными особенностями которой являются смешанный характер флоры, бедность таежными элементами и слабая оподзоленность почв при заметной их гумусированности [6]. В целом горные темнохвойные леса Южного Урала В. Б. Сочавой отнесены к неморально-бореальным [7]. По нашему мнению, область распространения среднегорных пихтово-еловых лесов Южного Урала, находящаяся за пределами ареалов широколиственных пород, несомненно, относится к бореальной зоне.

Исследования горно-таежных темнохвойных лесов проведены на 5 ПП, заложенных в восточной части заповедника, в верховье р. Б. Инзер. Исследованы коренные насаждения, произрастающие на склонах различных экспозиций, на высоте 800—900 м н. у. м. Исследованные насаждения имеют близкие таксационные показатели и характеристики. Насаждения характеризуются упрощенной структурой древостоя. Древесный ярус формируют в основном 3 породы — ель, пихта и береза. На инсолируемых склонах в состав древостоя входят сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* и лиственница Сукачева *Larix sukazewii*. В ряде экотопов в древесный ярус выходит рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia*. В составе древостоя абсолютно доминируют ель и пихта, их участие в древостоях составляет 9—10 единиц. По числу стволов преобладает пихта, молодые тонкомерные деревья которой формируют нижний полог древостоя. Сосна и лиственница присутствуют в виде единичных крупномерных деревьев на склонах южных экспозиций. Участие березы не превышает единицы. Древостой характеризуется средней производительностью (III, реже II класс бонитета), относительная полнота — 0,6—0,9, сумма площадей сечений — 30,3—37,6 м^2/га, запас древесины в зависимости от полноты колеблется в значительных пределах — от 216 м^3/га (при полноте 0,6) до 522 м^3/га (при полноте 0,9). В возобновлении участвуют 3

породы, входящие в состав древостоя, — ель, пихта и береза. Плотность подроста темнохвойных пород на ПП колеблется от 3,6 до 6,6 тыс. шт./га, в т. ч. крупного — от 0,3 до 2,2 тыс. шт./га. В большинстве исследованных насаждений плотность подроста пихты выше, чем ели. Из мелколиственных пород в возобновлении активно участвует лишь береза. Мелкий подрост березы отмечен во всех исследованных насаждениях, плотность составляет от 2,8 до 10,2 тыс. шт./га. Наибольшая плотность подроста всех видов отмечена на северных склонах, наименьшая — на восточных, возобновление ели происходит более интенсивно на западных склонах, менее всего — на восточных. Пихта возобновляется относительно равномерно независимо от экспозиции. В целом возобновление темнохвойных пород можно оценить как удовлетворительное.

В районе смешанных широколиственно-темнохвойных лесов бореальные насаждения занимают экотопы, термические ресурсы которых предельно ограничивают конкурентные возможности широколиственных пород и препятствуют их активному участию в лесообразовательном процессе. В данном районе в результате проявления температурной инверсии наблюдается высотная дифференциация экотопов по термическим условиям. На определенной высоте (400—500 м н. у. м.) формируется так называемый теплый пояс с наиболее благоприятными термическими условиями для развития широколиственных пород и формирования широколиственных насаждений. Ниже и выше данного пояса происходит снижение теплообеспеченности, а также ухудшение термического режима. Вследствие этого по мере удаления от теплого пояса роль и участие широколиственных пород снижается, одновременно возрастает роль и участие темнохвойных пород. Вначале формируются смешанные насаждения, а затем, при дальнейшем ухудшении термических условий, — бореальные темнохвойные насаждения, характеризующиеся отсутствием или незначительным участием в составе древостоя и подлеска широколиственных видов.

Таким образом, в данном районе бореальные темнохвойные леса распространены выше полосы распространения смешанных широколиственно-темнохвойных лесов (700—900 м н. у. м.), занимая верхние части склонов и вершины хребтов (т. н. холодные климатопы), а также в депрессиях и горных долинах, занимая днища долин и нижние части склонов (т. н. контрастно-холодные климатопы) [2].

Исследованные коренные насаждения холодных климатопов отнесены к 3 типам насаждений, получивших наименования: пихто-ельник тарано-черничный, пихто-ельник зеленомошно-травяной, пихто-ельник высокотравно-хвощовый. Древостои насаждений разновозрастные, средней производительности — III, реже II класс бонитета, их относительная полнота — 0,8, сумма площадей сечений — 31,9—33,4 м^2/га, запас древесины — 299—380 м^3/га.

Пихто-ельник тарано-черничный встречается на широких вершинах высоких хребтов с супесчаными неполнопрофильными устойчиво свежими почвами. Класс бонитета — III, полнота — 0,8, сумма площадей сечений — 31,9 м^2/га, запас — 299,1 м^3/га. Верхний полог древостоя высотой 23 м формируют темнохвойные породы с примесью березы (6Е3П1Б), нижний полог — тонкомерные молодые деревья темнохвойных пород с единичными деревьями клена (8П2Е, ед. Б, Кл). В возобновлении участвуют темнохвойные породы, плотность подроста низкая, в т. ч. ели — 0,2/0,1 тыс. шт./га, пихты — 1,4/0,3 тыс. шт./га (в числителе — плотность мелкого подроста, в знаменателе — крупного). Присутствует редкий подрост широколиственных пород — крупный подрост клена (0,3 тыс. шт./га) и единичный мелкий подрост дуба, также встречается мелкий подрост березы (1,2 тыс. шт./га).

Пихто-ельник зеленомошно-травяной распространен на пологих участках в средних частях длинных инсолируемых склонов высоких хребтов с суглинистыми полнопрофильными свежими периодически влажными почвами на погребенных курумниках. Класс бонитета — III, полнота — 0,8, сумма площадей сечений — 33,4 м^2/га, запас — 379,5 м^3/га. Верхний полог древостоя высотой 31 м формируют темнохвойные породы с единичной примесью сосны и березы (8П2Е + С, ед. Б), нижний полог — тонкомерные деревья темнохвойных пород с единичной примесью липы (10П + Лп). В возобновлении участвуют темнохвойные породы, плотность подроста низкая, в т. ч. ели — 0,0/0,2 тыс. шт./га, пихты — 0,8/0,3 тыс. шт./га. Присутствует редкий подрост широколиственных пород — крупный подрост клена (0,2 тыс. шт./га) и мелкий подрост ильма (0,2 тыс. шт./га), также встречается мелкий подрост березы (3,2 тыс. шт./га).

Пихто-ельник высокотравно-хвощовый встречается локально на вогнутых участках в средних частях длинных склонов высоких хребтов с тяжелосуглинистыми полнопрофильными влажными периодически сырыми почвами с признаками оглеения. Класс бонитета — II, полнота — 0,8, сумма площадей сечений — 32,3 м^2/га, запас — 335,0 м^3/га. Верхний полог древостоя высотой 28 м формируют темнохвойные породы с примесью березы и единично липы (8Е2П + Б, ед. Лп), нижний полог — тонкомерные деревья темнохвойных пород с примесью березы, липы, клена, ольхи серой, ивы козьей (8П1Лп1Б, ед. Е, Кл, Ол, Ив). В возобновлении участвуют темнохвойные породы с преобладанием мелкого подроста, в т. ч. ель (2,2/1,1 тыс. шт./га), пихта (1,4/0,9 тыс. шт./га), присутствует редкий подрост широколиственных пород — крупный подрост липы (0,2 тыс. шт./га), мелкий подрост дуба (0,2 тыс. шт./га), также единичный мелкий и крупный подрост клена. Встречаются подрост березы (3,6/0,8

тыс. шт./га) и единичный крупный подрост осины.

Исследованные насаждения контрастно-холодных климатопов отнесены к 3 типам насаждений, получивших наименования: пихто-ельник чернично-зеленомошный, пихто-ельник с сосной чернично-зеленомошный и пихто-ельник с сосной кислично-разнотравный. Древостои насаждений разновозрастные, высокой производительности (I класс бонитета), относительная полнота — 0,6—0,7, сумма площадей сечений — 25,8—34,5 $м^2$/га, запас древесины — 311—380 $м^3$/га.

Коренной тип насаждения пихто-ельник чернично-зеленомошный и условно коренной тип пихто-ельник с сосной чернично-зеленомошный отнесены к одному типу леса. Пихто-ельник чернично-зеленомошный локально распространен на крутых придолинных склонах с суглинистыми устойчиво свежими полнопрофильными почвами. Полнота — 0,6, сумма площадей сечений — 25,8 $м^2$/га, запас — 311,0 $м^3$/га. Верхний полог древостоя высотой 31 м формируют темнохвойные породы с единичной примесью березы (6Е4П, ед. Б), нижний полог — тонкомерные деревья темнохвойных пород (6П4Е).

В возобновлении участвуют пихта (1,6/2,7 тыс. шт./га), ель (0,4/0,8 тыс. шт./га), а также сосна (0,4/0,0 тыс. шт./га) и береза (2,8/0,2 тыс. шт./га).

Условно коренной тип насаждения пихто-ельник с сосной чернично-зеленомошный характеризуется одновозрастным древостоем с более высокими по сравнению с коренным типом насаждения показателями полноты — 0.7, суммы площадей сечений — 35,8 $м^2$/га, запаса древесины — 395 $м^3$/га. Верхний полог древостоя высотой 28 м формируют крупные деревья ели, пихты и сосны с незначительной примесью березы (5Е3С2П + Б), нижний полог образуют тонкомерные деревья ели и пихты (7П3Е). Под пологом древостоя отмечен т. н. взрыв возобновления темнохвойных пород: плотность мелкого подроста ели — 31 тыс. шт./га, пихты — 26,8 тыс. шт./га, березы — 2,2 тыс. шт./га, плотность крупного подроста ели — 0,9 тыс. шт./га, пихты — 1,6 тыс. шт./га.

Условно коренной тип насаждения пихто-ельник с сосной кислично-разнотравный встречается на пологих участках в нижних и средних частях теневых склонов высоких хребтов с суглинистыми свежими периодически влажными полнопрофильными почвами. Полнота — 0,6, сумма площадей сечений — 34,5 $м^2$/га, запас — 380,2 $м^3$/га. Верхний полог древостоя высотой 29 м формируют темнохвойные породы с примесью сосны, березы и осины (5Е3П2С + Б, Ос), нижний полог — тонкомерные деревья темнохвойных пород с примесью березы, единичных деревьев липы и ильма (6П3Б1Е, ед. Лп, Ил). В возобновлении участвуют темнохвойные породы и липа, плотность подроста: ели — 0,2/0,4 тыс. шт./га, пихты — 0,8/5,7 тыс. шт./га, липы — 2,0/1,3 тыс. шт./га.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Горичев Ю. П.* Территориальная структура растительности лесной области Южного Урала // Известия Самарского научного центра. 2013. Т. 15. № 3 (3). С. 1046—1048.
2. *Горичев Ю. П., Давыдычев А. Н., Алибаев Ф. Х., Кулагин А. Ю.* Широколиственно-темнохвойные леса Южного Урала: пространственная дифференциация, фитоценотические особенности и естественное возобновление. Уфа: Гилем, 2012. 176 с.
3. *Горичев Ю. П., Давыдычев А. Н., Кулагин А. Ю., Алибаев Ф. Х., Юсупов И. Р.* Горно-таежные темнохвойные леса Южно-Уральского заповедника, состояние и особенности возобновления // Вестник Оренбургского гос. университета. 2007. № 75 / октябрь. С. 84—87.
4. *Горчаковский П. Л.* Растительность и ботанико-географическое деление Башкирской АССР // Определитель высших растений Башкирской АССР. М.: Наука, 1988. С. 5—13.
5. *Давыдычев А. Н., Горичев Ю. П., Кулагин А. Ю., Сулейманов Р. Р.* Лесовозобновительные процессы под пологом древостоя в широколиственно-темнохвойных лесах Южного Урала // Лесоведение. 2006. № 1. С. 39—48.
6. *Игошина К. Н.* Растительность Урала // Тр. Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1964. Сер. 3. Вып. 16. С. 83—230.
7. *Сочава В. Б.* Темнохвойные леса // Растительный покров СССР. Пояснительный текст к геоботанической карте. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1. С. 139—216.

***

УДК 630*425:630*453

ИЗМЕНЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ БЕРЕЗЫ И АКТИВНОСТЬ ФИЛЛОФАГОВ В ЗОНЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ АЧИНСКОГО НПЗ

Н. Н. ГУРОВА[1], А. В. ГУРОВ[2]

[1] Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Кратко обсуждаются результаты исследования изменчивости морфометрических параметров листвы березы повислой и трофической активности членистоногих-филлофагов вдоль трансекты, пересекающей березово-осиновый колок вблизи действующего факела по сжиганию попутных газов Ачинского нефтеперегонного комплекса. При наличии газообразных загрязнений деревья в наветренной приопушечной части трансекты должны повреждаться интенсивнее в силу эффекта кромки, что не отмечено. Делается вывод об иных источниках наблюдаемого загрязнения.

Воздействие промышленной деятельности при добыче и переработке нефтепродуктов на состояние лесных экосистем в Сибири привлекает все большее внимание. Ожидается, что масштабы такого влияния будут возрастать по мере дальнейшего освоения и интенсификации использования сибирских природных ресурсов. Это настоятельно требует исследования особенностей воздействия человеческой деятельности на различные компоненты экосистем для своевременной разработки методов контроля и предотвращения негативных последствий. В нефтегазовой отрасли экологическая обстановка в зонах добычи нефти и газа и последствия этой деятельности изучены глубже по сравнению с ситуацией вблизи перерабатывающих предприятий. До сих пор неясным остается вопрос о возможном влиянии постоянно действующих факелов сжигания сопутствующих газов. Некоторое количество работ опубликовано для районов нефте- и газодобычи [7]. Следует ожидать, что массовое сжигание газов при переработке может вносить свой вклад в загрязнение окружающей среды. По данным электронных сетей СМИ, Россия в 2007 г. заняла первое место в мире по загрязнению окружающей среды продуктами сжигания попутных газов (2-е место заняла африканская республика Нигерия) [11].

Ачинский нефтеперегонный завод (АНПЗ) относительно молод. Его первая продукция была получена в 1982 году. С целью улучшить качество продукции и снизить выброс вредных и загрязняющих веществ в атмосферу осуществляется модернизация оборудования, и принятые меры почти вдвое сократили выброс углеводородов. Однако в 2010 г. завод переработал 7,46 млн т нефти, а глубина переработки составила всего 62,4 % [9]. Наши предварительные исследования в зоне одного из постоянно действующих факелов по сжиганию попутных газов завода показали, что практически все отловленные там экземпляры мелких грызунов (несколько десятков) имели серьезные дефекты внутренних органов (Е. В. Екимов, перс. сообщение). Комплекс наземных (герпетобионтных) жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Staphilinidae, Silphidae, Scarabaeidae) характеризовался крайней видовой обедненностью и низкой представленностью. Уровень освоения листвы березы повислой, *Betula pendula* Roth., скрытоживущими членистоногими-филлофагами оказался значительно более высоким по сравнению с контрольными фоновыми участками [3]. Хорошо известно, что наземные жесткокрылые являются чуткими индикаторами экологических условий [18, 19], а повышенная представленность скрытоживущих филлофагов указывает на присутствие химических загрязнений в окружающей среде [6, 7, 10, 14, 17]. Однако до сих пор неясно, является ли наличие негативных эффектов результатом выбросов несгорающих в факеле элементов или имеются иные пути загрязнения и связанные с ними последствия. Одной из основных функций лесных опушек служит их барьерная роль при переносе различных воздушных взвесей [15, 16]. Если среда в зоне факела подвержена воздушному загрязнению, это прежде всего должно сказаться на приопушечной полосе.

Морфометрические показатели листвы древесных пород, например, березы повислой, стали использоваться в последнее время в целях экологического мониторинга [1, 4, 12 и др.]. Учитываются такие параметры, как длина и ширина листа, длина черешка, количество и длина жилок, асимметрия листовой пластинки и пр. [9]. Кроме того, показано, что трофическая деятельность насекомых-филлофагов также может служить в этом плане диагностическим признаком [10]. Мы попытались выявить изменчивость основных морфометрических показателей листвы березы повислой и трофической активности различных групп насекомых-филлофагов вдоль трансекты, пересекающей березово-осиновый колок в зоне предполагаемого воздействия действующего факела и прудов-отстойников АНПЗ. При наличии воздушных выбросов деревья, расположенные в начале трансекты, в приопушечной полосе со стороны факела, могут поражаться ощутимее, с постепенным снижением поврежденности к противоположной, защищенной опушке. Начиная с отдельно стоящих берез перед стеной леса на каждом 30-метровом отрезке отбиралось по одной ветви с пяти случайным образом выбранных берез, не менее

чем по 25 листьев на ветвь. В качестве признаков использовались периметр, длина и ширина листа по середине листовой пластинки [4], в качестве вспомогательных — ее площадь, отношение ширины к длине и такой фрактальный показатель, как отношение периметра к корню квадратному из ширины. Активность насекомых оценивалась как уровень освоения листвы [2] открыто- и скрытоживущими филлофагами. Материал отбирался в конце сезона, после окончания формирования листьев.

Исследования показали отсутствие краевого эффекта в распределении практически всех морфометрических параметров листовой пластинки вдоль трансекты (рис. 1—4). Исключением в данном случае не послужил и «ближний» фон (березовый колок в 3,5 км по ветру от пробной площади). Интересно, что листья березы на удаленном фоне (13,5 км) в ходе предварительных исследований достоверно уступали по длине и ширине подфакельным образцам [3]. Это связано, скорее всего, с компенсаторными ростовыми реакциями в ответ на неблагоприятные воздействия [4, 8, 12].

Практически то же показало распределение повреждений листьев насекомыми-филлофагами (рис. 5—6): деревья со стороны факела, особенно отдельно стоящие перед стеной леса, оказались освоенными в общем слабее, чем в глубине колка и на защищенной опушке. Более того, если рассматривать только скрытоживущие группы потребителей, то отмечается тенденция к возрастанию освоенности листвы галловыми клещиками по мере удаления от наветренной опушки (рис. 6). Все это говорит о том, что ожидаемого в результате барьерного опушечного эффекта заметного повышения поврежденности деревьев в результате воздушных выбросов нет. Однако с учетом предыдущих исследований четко повторилась ситуация с возрастанием роли скрытоживущих, защищенных филлофагов под факелом в целом по сравнению с фоном (рис. 5). Это может означать лишь, что в любом случае происходит изменение физиологических и/или биохимических показателей растительных тканей в результате действия АНПЗ. Так, отмечено, например, полное отсутствие в изученных древостоях черного березового трубковерта, *Deporaus betulae* (L.), имеющего в последние годы повышенную численность в лесостепных и подтаежных районах. Судя по всему, это воздействие комплекса осуществляется не через загрязнение воздушной среды при сжигании попутных газов, а через воду и почву в зоне функционирующих отстойников.

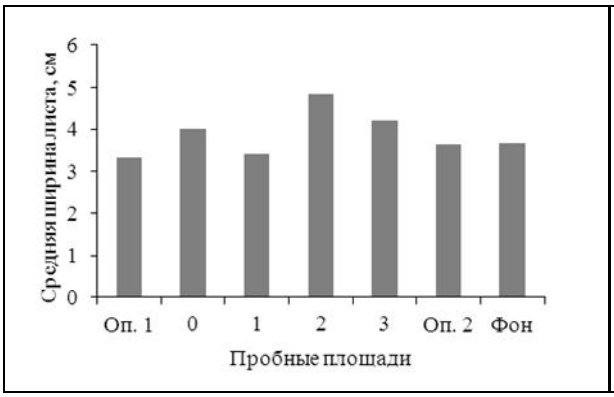


Рисунок 1. Изменение средней ширины листьев березы вдоль трансекты от отдельно стоящих деревьев на опушке 1 до защищенной опушки 2 по сравнению с фоном

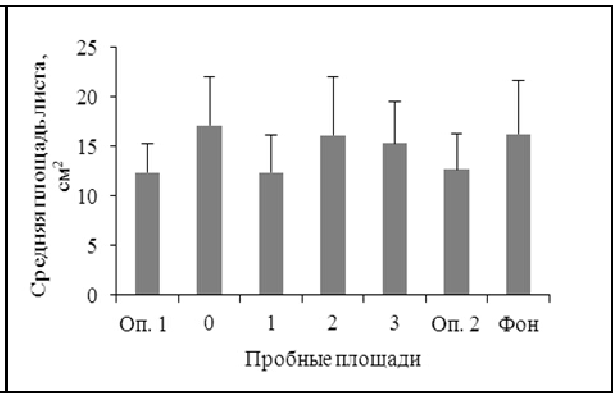


Рисунок 2. Изменение средней площади листа березы вдоль трансекты от отдельно стоящих деревьев на опушке 1 до защищенной опушки 2 по сравнению с фоном

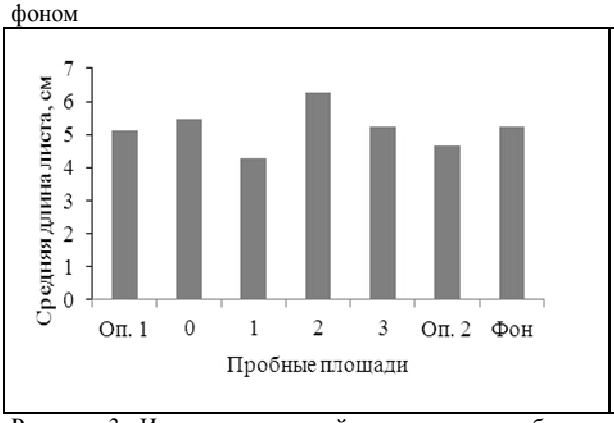


Рисунок 3. Изменение средней длины листьев березы вдоль трансекты от отдельно стоящих деревьев на опушке 1 до защищенной опушки 2 по сравнению с фоном

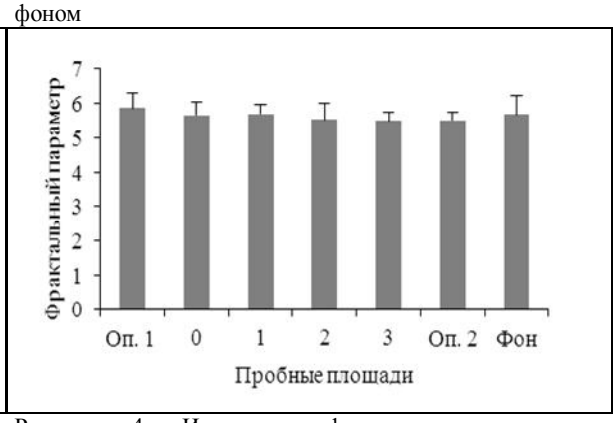


Рисунок 4. Изменение фрактального параметра «отношение периметра к корню квадратному из ширины листа» от отдельно стоящих деревьев на опушке 1 до защищенной опушки 2 по сравнению с фоном

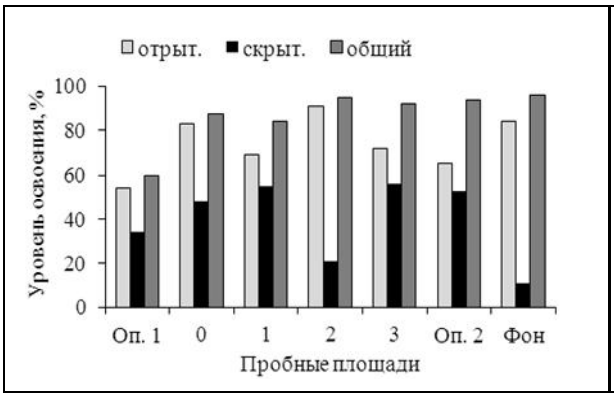


Рисунок 5. Изменение общего уровня освоения и уровня освоения листьев открыто- и скрытоживущими филлофагами вдоль трансекты от отдельно стоящих деревьев на опушке 1 до защищенной опушки 2 по сравнению с фоном

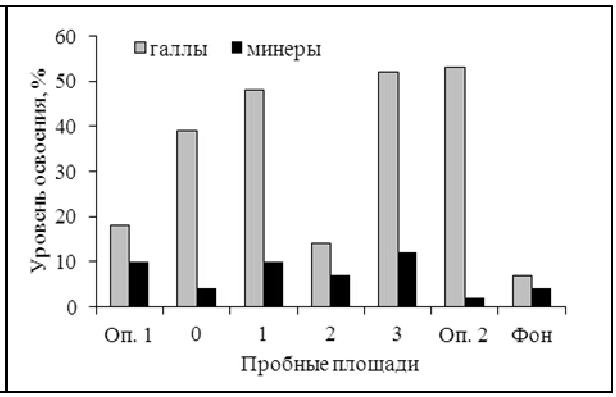


Рисунок 6. Изменение уровня освоения листьев галлообразующими и минирующими скрытоживущими филлофагами вдоль трансекты от отдельно стоящих деревьев на опушке 1 до защищенной опушки 2 по сравнению с фоном

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бойко А. А.* Дендро-экологическая характеристика березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в условиях смешанного типа загрязнения окружающей среды (Уфимский промышленный центр). Автореф. дис. … канд. биол. наук. Оренбург: Оренбургский государственный педагогический университет, 2005. 20 с.
2. *Гуров А. В., Петренко Н. М.* Особенности освоения листового аппарата насекомыми-филлофагами в молодняках сосны и лиственных пород // Лесоведение. 1986. № 4. С. 15—22.
3. *Гурова Н. Н., Гуров А. В.* Трофическая активность насекомых-филлофагов и морфометрические показатели листвы березы повислой в зоне техногенного воздействия Ачинского нефтеперерабатывающего комплекса // Матер. междунар. науч.-практ. конференции. Бишкек: Институт НАН КР им. П. А. Гана, 2011. С. 73—79.
4. *Ерофеева Е. А., Сухов В. С., Наумова М. М.* Двуфазная зависимость некоторых эколого-морфологических и биохимических параметров листовой пластинки березы повислой от уровня автотранспортного загрязнения // Поволж. экол. журн. 2009. № 4. С. 288—295.
5. *Зорина А. А., Коросов А. В.* Характеристика флуктуирующей асимметрии листа двух видов берез в Карелии // Экология. Экспериментальная генетика и физиология / Тр. Карельского научного центра РАН. Вып. 11. Петрозаводск, 2007. С. 28—36.
6. *Катаев О. А., Голутвин Г. И., Селиховкин А. В.* Изменения в сообществах членистоногих лесных биоценозов при загрязнении атмосферы // Энтомол. обозрение. 1983. Т. 62. № 1. С. 33—41.
7. *Крючков К. В.* Влияние факелов по сжиганию попутного газа на лесные насаждения. Автореф. дис. … канд. с.-х. наук. Екатеринбург, 2000. 20 с.
8. *Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К.* Размеры листа березы как индикатор ее продуктивности вдали от климатического оптимума // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 6. С. 948—953.
9. *Роснефть*: Ачинский НПЗ: *www.rosneft.ru/Downstream/refining/Refineries/Achinsk_Refinery/*.
10. *Селиховкин А. В.* Влияние промышленного загрязнения воздуха на насекомых-филлофагов // Докл. на 39-м ежегодн. чтении памяти Н. А. Холодковского, 4 апр. 1986. Л., 1988. С. 3—42.
11. *Фейгин В. И.* и др. Исследование состояния и перспектив направлений переработки нефти и газа, нефте- и газохимии в РФ. М.: Экон-информ, 2011. 806 с.
12. *Хузина Г. Р.* Влияние урбаносреды на морфометрические показатели листа березы повислой (*Betula pendula* Roth.) // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2010. № 3. С. 53—57.
13. *Яновский В. М.* Активность насекомых-филлофагов в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 1988. № 5. С. 56—58.
14. *Forman R. T. T., Godron M.* Landscape ecology. New York: Wiley, 1986. 601 p.
15. *Fry G., Sarlöv-Herlin I.* The ecological and amenity functions of woodland edges in the agricultural landscape: a basis for design and management // Lands. Urban. Plan. 1997. Vol. 37. P. 45—55.
16. *Koricheva Yu.* Air pollution and *Eriocerania* miners: observed interactions and possible mechanisms / Academic dissertation // Reports from the Department of Biology, University of Turku. 1994. No. 44. P. 1—25.
17. *Rainio J., Niemela J.* Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators // Biodiversity and Conservation, 2003. Vol. 12. P. 487—506.
18. *Zvereva E. L., Kozlov M. V.* Responses of terrestrial arthropods to air pollution: a meta-analysis // Environ. Sci. Pollut. Res. 2010. Vol. 17. P. 297—311.

***

УДК 630*443.3

PHELLINUS SULPHURASCENS PILAT. В ХВОЙНЫХ ЛЕСАХ ЮГА СИБИРИ

Л. С. ЕВДОКИМОВА[1], И. Н. ПАВЛОВ[2]

[1] Институт повышения квалификации руководящих работников и специалистов лесного хозяйства Сибири и Дальнего Востока, Дивногорск, Россия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Установлена определяющая роль корневых патогенов в усыхании кедровых и пихтово-кедровых лесов в горах Восточного и Западного Саянов в последнее десятилетие на фоне изменения климата, антропогенного воздействия, неблагоприятных эдафических условий. Впервые среди возбудителей корневых гнилей выявлен базидиомицет *Phellinus sulphurascens* Pilat., вызывающий массовое повреждение хвойных лесов на западе Северной Америки.

В решении существующей и возрастающей проблемы массового усыхания лесов важнейшей составной частью является прежде всего понимание причин и условий возникновения заболевания, принимающего характер эпифитотии. Биологические причины возникновения болезней занимают особое, значимо высокое место — конечно, в тесной связи с условиями произрастания, погодой в течение длительного периода времени, историей лесного массива, возрастной структурой, строением и пр. Именно поэтому агрессивность возбудителей ряда болезней значительно отличается в разных регионах.

Ответственным за массовое усыхание хвойных лесов на западе Северной Америки признан возбудитель ламинатной корневой гнили (Laminated Root Rot) базидиомицет *Phellinus sulphurascens* Pilat., входящий в комплекс *Phellinus weirii* sensu lato. и вызывающий расслоение ранней древесины на слои толщиной в годичное кольцо.

Масштабы повреждения хвойных лесов *P. weirii* на западе Северной Америки чрезвычайно велики [9]. В северной части штата Айдахо комплекс корневых болезней, включая ламинатную гниль, может покрывать сотни или даже тысячи гектаров лесов, образуя мозаично разреженный полог [9]. Наибольший вред ламинатная гниль корней наносит североамериканским лесам из *Pseudotsuga menziesii*. В целом потери древесины в западных хвойных лесах США ежегодно составляли около 4,4 млн м^3 [8]. В штатах Вашингтон и Орегон 8 % коммерческих лесов подвержены заболеванию со снижением запаса древесины на 40—70 % [4].

В то же время в Европе и Азии находки этого гриба единичны и не отмечается сколько-нибудь значительного повреждения лесов, вызываемого этим базидиомицетом [3, 5, 6].

Ранее исследование патогенного воздействия *P. sulphurascens* в условиях Сибири не проводилось. При обследовании очагов усыхания в темнохвойных лесах Восточного и Западного Саянов (табл. 1) на корнях и стволах лежащих деревьев *Pinus sibirica* Du Tour и *Abies sibirica* Ledeb.) нами найдены плодовые тела и установлено характерное повреждение древесины. Ранее было установлено, что плодовые тела образуются достаточно редко даже в условиях значительного развития заболевания (Oregon, British Columbia) [7]. В условиях оптимальной влажности на старых очагах куртинного усыхания пихтово-кедровых лесов в Восточном Саяне нами обнаружено большое количество плодовых тел: в основном на выворотах корней пихты. Однако по шкале встречаемости [10] это относится к категориям «очень редко» и «редко».

Установлено, что причиной усыхания является патогенное воздействие комплекса корневых патогенов Armillaria borealis Marxm. & Korhonen, *Heterobasidion parviporum* Niemelä & Korhonen, *Phellinus sulphurascens* Pilat. (при явном доминировании *A*. borealis). Веера мицелия опенка и плодовые тела найдены не только под корой усыхающих деревьев и свежего сухостоя, но также на корнях ослабленных и сильно ослабленных деревьев. Исключительная опасность опенка заключается не только в повреждении корневой системы, но и в быстром распространении под корой по флоэме.

Плодовые тела *P. sulphurascens* и характерные симптомы поражения ксилемы были также найдены нами и за пределами крупных очагов усыхания на отдельных погибших деревьях (как правило, в ветроломе). При этом разрастания очагов усыхания в отсутствие Armillaria borealis или Heterobasidion parviporum не обнаружено.

Несмотря на значительное число базидиоспор, созревающих в базидиокарпах P. sulphurascens, их роль в образовании новых очагов инфекции невелика [7]. На инфицированных площадях патоген распространяется главным образом благодаря переходу мицелия от зараженных корней, контактирующих со здоровыми. После гибели инфицированных деревьев P. sulphurascens может существовать как сапрофит 50 и более лет на инфицированных пнях и больших корнях [2]. В прибрежных плантациях небольшие группы больных деревьев становятся заметны в 15—20-летнем возрасте, в то же время в континентальных районах очаги инфекции не проявляются ранее 20—30-

летнего возраста [9].

Таблица 1. Характеристика очагов усыхания

Показатель		Западный Саян (Абазинское лесничество)		Восточный Саян (Кизирское лесничество)			
		№ ПП					
		143/8		75/35	110/19	81/4	139/1
		очаг	контроль				
Долгота		90°9′11″	90°9′18″	93°12′26″	93°18′57″	93°23′40″	93°24′34″
Широта		52°14′04″	52°13′53″	54°41′01″	54°38′06″	54°41′33″	54°31′19″
Абсолютная высота, м		1100		952—974	810—933	841—975	834—784
Экспозиция склона, уклон, град.		*СЗ* 12		*Ю* 16	*СВ* 24	*З* 14	*Ю* 21
Площадь усыхания, га		21	-	0,77	16,1	25,5	0,59
Состав леса		9К1П + Б	9К1П	9П1К	10П + К	10П + К	10П ед К
Возраст	Кедр	120—180	120—180	220	240	210	140
	Пихта	120	120	140	120	110	120
Бонитет		4	4	4	4	4	4
Тип леса		вейниково-зеленомошный	осочково-разнотравно-бадановый	осочково-вейниково-зеленомошный	осочково-черничный	черничко-зеленомошный	вейниково-крупнотравный
Почва		дерново-таежная, сильнокаменистая	дерново-таежная среднещебнистая	горно-таежная слабоподзолистая, легкосуглинистая, влажная, среднемощная	дерново-подзолистая, супесчаная, сухая, маломощная	горно-таежная гумусово-аллювиальная железистая, легкосуглинистая, сухая, среднемощная	бурая оподзоленная, среднесуглинистая, влажная, среднемощная
Корневые патогены, встречаемость плодовых тел, ризоморф	*Heterobasidion parviporum*	-	-	+	+	+++	++
	Armillaria borealis	+++	-	++++	+++	+++	++++
	Phellinus sulphurascens	+	-	++	+	+	+

\+ — очень редко; ++ — редко; +++ — часто, многократно; ++++ — весьма часто, везде, всюду: более или менее равномерно по всей площади.

Распространение *P. weirii* sensu lato наблюдалось на территории бывшего СССР (ЭССР; Кижский архипелаг; Урал; Новосибирская, Томская, Иркутская области; Красноярский край, Дальний Восток) [1]. Плодовые тела были обнаружены на крупном валеже и пнях хвойных пород, на древесине и коре (*Abies sibirica, Picea obovata, Larix sibirica*, реже *Pinus sibirica, P. silvestris*). Значительное патогенное действие не отмечено.

Даже незначительное повышение температуры приземного слоя воздуха при недостатке тепла в горных условиях значительно влияет на свойства корневых патогенов. В пониженных элементах рельефа (в т. ч. в поймах ручьев) наблюдается единичная и групповая гибель деревьев пихты, ели, кедра (среди возбудителей корневых гнилей доминирует *A. borealis*). Чаще всего очаги куртинного усыхания образуются в средней части хорошо освещенных склонов ЮВ-Ю-ЮЗ экспозиции.

При анализе появления очагов усыхания на различных элементах рельефа Саян в сочетании с исследованием глубины корнеобитаемого слоя установлена устойчивая закономерность. На вершинах сопок с очень мелким, быстро пересыхающим корнеобитаемым слоем (крайне неблагоприятные условия для развития корневых патогенов), а также на глубоких почвах (высокая устойчивость хозяина) очаги куртинного усыхания не образуются. Наиболее неблагоприятные для пихты и кедра условия складываются на неглубоких почвах (корнеобитаемый слой 15—25 см), подстилаемых твердыми горными породами, недоступными для освоения корнями. В этих условиях происходит снижение биологической устойчивости древесных растений из-за недостатка влаги и питательных веществ. В дальнейшем обилие субстрата, хорошая прогреваемость почвы способствуют возрастанию агрессивности корневых патогенов. Как следствие, происходит разрастание очага усыхания за пределы неблагоприятных эдафических аномалий.

Основными причинами активизации возбудителей корневых гнилей и последующего куртинного усыхания пихтово-кедровых лесов являются: увеличение количества и частоты осадков, рост приземной температуры воздуха; рубка деревьев, способствующая распространению корневых патогенов; рост

ветровой нагрузки на леса (вследствие изменения климата и увеличения площадей вырубок), содействующий развитию раневых гнилей; техногенное загрязнение, ведущее к общему снижению устойчивости хвойных лесов.

Снижению биологической устойчивости пихтово-кедровых лесов также способствуют стволовые вредители в период их массового размножения (*Ips sexdentatus* Boerner; *Monochamus urussovi* Fisch.; *Ips typographus* L.; *Pityogenes chalcographus* L.) благодаря подготовленной корневыми патогенами кормовой базе. Значительно ослабленные корневыми патогенами деревья не могут обеспечить успешную защиту от насекомых и в период их массового размножения погибают.

Причиной, способствующей очаговому проявлению заболевания, является снижение биологической устойчивости древесных растений из-за ограничения роста корневых систем пихты и кедра на неглубоких почвах (корнеобитаемый слой 15—25 см), подстилаемых твердыми горными породами. В дальнейшем при проведении восстановительных мероприятий следует исключить посадку лесных культур на участках с неглубокими почвами, подстилаемыми твердыми горными породами. Для этого необходимо заранее, например, до проведения различных видов рубок, отметить места куртинного усыхания с помощью GPS. Очаги, в том числе и потенциальные, оставляются под естественное заращивание.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бондарцева М. А., Пармасто Э. Х.* Определитель грибов СССР. Афиллофоровые грибы. Вып. 1. Л.: Наука, 1986. 180 с.
2. *Childs T. W.* Poria weirii root rot // Phytopathology. 1963. 53. P. 1124—1127.
3. *Doğan H. H., Karadelev M. Phellinus sulphurascens* (Hymenochaetaceae, Basidiomycota): a very rare wood-decay fungus in europe collected in turkey // Turk. J. Bot. 2009. 33. P. 239—242.
4. *Goheen D. J., Hansen E. M.* Effects of pathogens and bark beetles on forests // Beetle-pathogen interactions in conifer forests. London: Academic Press, 1993. P. 175—196.
5. *Lim Y. W., Yeung Y. C. A., Sturrock R. N., Leal I., Breuil C.* Differentiating the two closely related species P. weirii and P. sulphurascens // Forest Pathol. 2005. 35. P. 305–314.
6. *Lim Y. W.* Distinguishing homokaryons and heterokaryons in *Phellinus sulphurascens* using pairing tests and ITS polymorphisms // Antonie Van Leeuwenhoek. 2008. 93. P. 99—110.
7. *Nelson E. E.* Colonization of wood disks initiated by basidiospores of *Phellinus weirii* (laminated root rot) // For Sci. 1976. 22. P. 407—411.
8. *Nelson E. E., Martin N. E., Williams R. E.* Laminated root rot of western conifers // For. Insect Disease Leaf., Washington, DC: U.S. Department of Agriculture. 1981. 6 p.
9. *Thies W. G., Sturrock R. N.* Laminated root rot in western North Americ // USDA Forest Service, General Technical Report PNW-GTR. 1995. 32 p.
10. *Urbonas V., Kalamees K., Lukin V.* Conspectum Florum Agaricalum Fungorum (Agaricales s. l.) Lithuania, Latviae et Estoniae. Vilnus: Mokslas, 1986. 137 p.

***

УДК 504.064.37:528.8, 502.63

МОНИТОРИНГ ЛЕСОПОЛЬЗОВАНИЯ НА БАЗЕ КОМПЛЕКСНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ДАННЫХ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ ЗЕМЛИ И ГЕОПОРТАЛЬНЫХ ТЕХНОЛОГИЙ

В. А. ЗЕЛЕНЦОВ[1], С. А. ПОТРЯСАЕВ[1], В. В. МИХАЙЛОВ[1], А. Н. КОЖАНОВ[1],О. В. ГРИГОРЬЕВА[2], В. Ф. МОЧАЛОВ[2]

[1] Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН, Санкт-Петербург, Россия
[2] Военно-космическая академия имени А. Ф. Можайского, Санкт-Петербург, Россия

АННОТАЦИЯ

Представлена технология комплексного использования материалов много- и гиперспектральной аэрокосмической съемки, тестовых наземных измерений при решении задач в интересах лесного хозяйства. Рассматриваются возможности Северо-западного центра аэрокосмического мониторинга по получению, обработке и визуализации данных, необходимых для мониторинга лесопользования.

В настоящее время на базе Северо-западного центра аэрокосмического мониторинга проводятся работы, направленные на решение ряда практических задач, среди которых мониторинг лесопользования занимает видное место. На основе обработки материалов съемки в оптическом диапазоне спектра осуществляются измерения отражательных и излучательных характеристик элементов лесного ландшафта, определяются численные значения показателей, характеризующих состояние растительности. Формируются тематические слои цифровых карт и атрибутивная информация, к

которым открыт доступ с помощью геопортальных технологий.

В работах задействованы следующие структурные элементы Северо-западного центра аэрокосмического мониторинга:

- распределенный комплекс разработки, испытаний и применения информационных технологий и систем мониторинга с использованием аэрокосмических данных;
- станция приема данных дистанционного зондирования Земли «Унискан-24»;
- аппаратно-программные комплексы обработки данных дистанционного зондирования Земли и предоставления геосервисов.

Технология базируется [4, 5] на комбинированном использовании логических, лингвистических и математических моделей и методов, обеспечивающих параллельную, распределенную обработку и анализ в реальном времени сверхбольших объемов измерительной информации при наличии в них некорректных, неточных и противоречивых данных.

При обработке материалов гиперспектральной аэрокосмической съемки особую роль играет формируемая система исходных данных по отражательным характеристикам элементов растительности, находящихся в различных фенологических состояниях.

На основе имеющихся исходных данных проведены исследования закономерностей изменения спектрально-отражательных характеристик древесного полога при его повреждении, деградации или гибели с использованием гиперспектральных сенсоров наблюдений. На основе информативных спектральных признаков выявлены участки негативных изменений в лесах. При этом было выдвинуто предположение, что на основе обработки материалов гиперспектральной съемки в диапазонах 0.4—1.1 мкм можно проводить оценку состояния лесного покрова, анализировать основные причины гибели лесов в районе интенсивного хозяйственного освоения территорий.

Технология использования данных гиперспектральной съемки для решения задач в интересах лесопользования предусматривает [1, 2]:

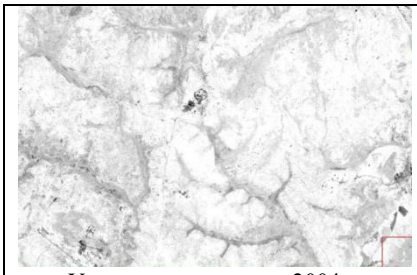
- выбор оптимального набора информативных спектральных каналов, в пределах которого осуществляется распознавание объекта;
- определение оптимальной последовательности этапов реализации алгоритма;
- пополнение базы данных спектральных характеристик объектов с учетом сезонно-суточных изменений разных типов растительности;
- учет спектрального и пространственного разрешения гиперспектральных данных, в том числе границ спектральных каналов, при оценке отражательных характеристик элементов ландшафта.

Технология опробована при выделении типов растительных сообществ и зон нарушенности лесов с помощью аналитических методов распознавания образов с учетом критериев для выделения нарушенных и малонарушенных лесных участков.

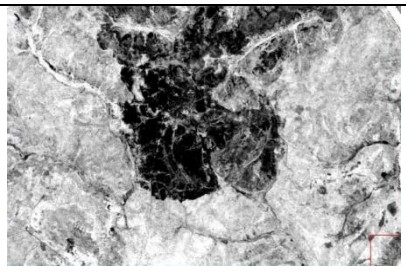
Предусмотрено выполнение двух этапов работ. На первом этапе осуществляется классификация ландшафта по породному составу с характерными типами подстилающей поверхности (лесотаксационным признакам) с использованием библиотеки спектральных характеристик лесов в разные фенологические периоды, учитывая наличие серии разновременных материалов аэрокосмической съемки. Дополнительно для пополнения библиотеки спектральных характеристик и непосредственной обработки материалов съемки в камеральных условиях использовались эталонные описания растительности, полученные по материалам инженерно-экологических изысканий (флористическое разнообразие, коренной и производный характер растительных сообществ, распространение редких растительных сообществ, ландшафтная приуроченность некоторых сообществ).

Так, например, для исследуемого района характерны следующие виды древесной и кустарниковой растительности — на склонах лиственнично-дубовые, березово-сосново-лиственничные, березовые, дубовые (вторичные), реже сосново-дубовые леса. Содоминантами выступают болотные комплексы, в том числе заболоченные луга с единичными березами (и др.) и лиственницами.

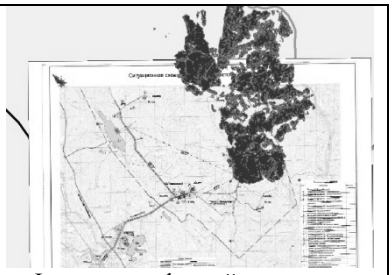
На втором этапе в процессе обработки аэрокосмических данных осуществляется выявление территорий природных и техногенных нарушений участков лесного массива, в том числе в автоматизированном режиме с использованием программных комплексов, основанных на процедурах распознавания образов, восстановления параметров природных объектов по интенсивности уходящего и регистрируемого дистанционной аппаратурой излучения, физико-математического описания состояний объектов. В ходе работ анализируется влияние на разнообразие и структуру сообществ различных типов нарушений, в первую очередь рубок и пожаров. На рис. 1 приведен пример регистрации пройденного пожаром участка лесного массива.



Участок леса, съемка 2004 г.



Пожар в 2010 г.
(зона черного оттенка — гари)



Фрагмент цифровой карты для представления в геопортал

Рисунок 1. Оценка последствий пожара, площадь участка около 170 км^2, тип выгоревших лесов — березово-дубровые с лиственницей

Один из этапов методики предполагает определение ориентировочного запаса фитомассы растительного покрова по разновременным данным, полученным в течение одного вегетационного периода.

На основе анализа существующих подходов к построению системы доступа к пространственным данным разработана обобщенная структура системы доступа к результатам мониторинга и моделирования в интересах лесопользования через геопортал, представленная на рис. 2.

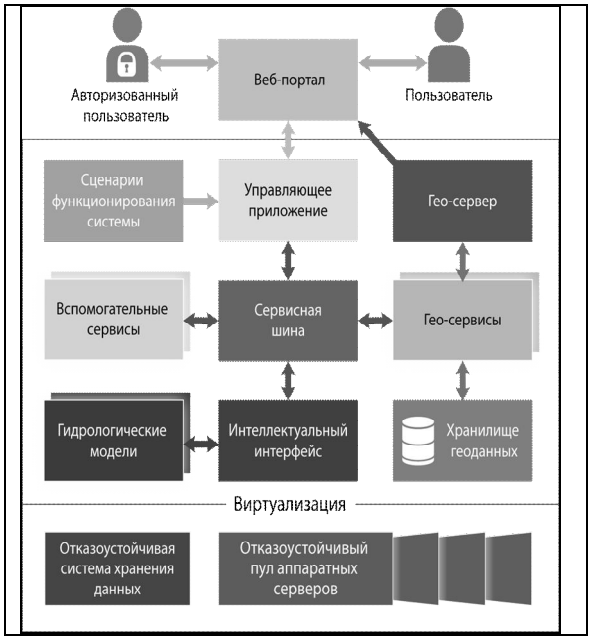


Рисунок 2. Структура системы доступа к результатам мониторинга лесопользования через геопортал

В основе создаваемой системы доступа к результатам тематической обработки и моделирования лежат три компонента: управляющее приложение, сервисная шина и интеллектуальный интерфейс.

Сервис-ориентированная архитектура системы мониторинга лесопользования и свойственная ей слабая связность программных модулей позволяет перевести разрабатываемую систему в формат «облачного» приложения, реализуемого как сервис (Software as a Service, SaaS), посредством процесса виртуализации ресурсов аппаратного обеспечения. Следствием перехода к облачным вычислениям является существенное повышение гибкости аппаратно-программной реализации. В частности, модули, реализующие алгоритмы мониторинга, прогнозирования и поддержки принятия решений, могут быть значительно распределены территориально и структурно, то есть выполняться на вычислительных мощностях, не только находящихся в разных городах и странах, но и принадлежащих разным организациям. При этом синтезированная система мониторинга с точки зрения конечного пользователя будет функционировать как единое целое локальное решение.

Достоверность и оперативность анализа ситуации и принятие мер по управлению ситуацией зачастую зависят от организации практического доступа к информации, имеющейся в системе мониторинга. Несмотря на всеобщую тенденцию к созданию мобильных клиентов различных промышленных систем, многие существующие и широко известные в мире системы мониторинга реализуют «привязанный» к ситуационному центру интерфейс пользователя. Применяемая в данном варианте сервис-ориентированная архитектура дает возможность организовать доступ к оперативной информации системы мониторинга практически из любой точки пространства и с любого мобильного устройства при наличии доступа к сети Интернет.

В предлагаемой технологии особую роль играет интеллектуальный интерфейс, на базе которого в автоматизированном режиме осуществляется объединение разнородных результатов тематической обработки материалов аэрокосмической съемки, данных тестовых наземных измерений, экспертных знаний и который включает в свой состав необходимые модели и алгоритмы мониторинга и прогнозирования лесопользования. Предложенный интеллектуальный интерфейс, реализуя различные интеллектуальные алгоритмы, позволяет в зависимости от поступающих исходных данных в автоматическом режиме синтезировать наиболее подходящую (в смысле достоверности прогноза, стоимости и оперативности его получения) подсистему мониторинга лесопользования.

Данная работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 12-07-13119-офи-м-РЖД, 12-07-00302, 13-07-00279, 13-07-00925, 13-08-00702, 13-08-01250, 13-07-12120-офи_м), программы фундаментальных исследований ОНИТ РАН (проект № 2.11), проекта ESTLATRUS 2.1/ELRI — 184/2011/14 «Integrated Intelligent Platform for Monitoring the Cross-Border Natural-Technological Systems», проекта ESTLATRUS/1.2./ELRI-121/2011/13 «Baltic ICT Platform». Технология также прошла апробацию в рамках международного проекта при выполнении научно-исследовательской работы «Восток-Экомониторинг» в интересах Российского космического агентства.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Григорьева О. В.* Наблюдение деградации лесов по данным гиперспектрального аэро- и космического зондирования // Исследование Земли из космоса. 2013. 1. С. 43—47.
2. *Марков А. В., Григорьева О. В., Бровкина О. В., Мочалов В. Ф., Жуков Д. В.* Автоматизированные методы оценки состояния окружающей среды по данным мульти- и гиперспектральной съемки // Геоматика. 2012. 4. С. 102—106.
3. *Григорьева О. В., Марков А. В., Мочалов В. Ф., Чапурский Л. И.* Методы подготовки эталонной информации для обработки материалов много- и гиперспектральной аэрокосмической съемки в задаче мониторинга природной среды // III всеросс. науч. конф. Проблемы военно-прикладной геофизики и контроля состояния природной среды. Сб. науч. тр. Санкт-Петербург, 2014. Т. 2. С. 324—332.
4. *Григорьева О. В., Чапурский Л. И.* Проблемы создания и информационного наполнения базы данных по коэффициентам спектральной яркости объектов наземных экосистем // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. Физические основы, методы и технологии мониторинга окружающей среды, потенциально опасных явлений и объектов. Сб. науч. тр. всеросс. науч. конф. М., 2012. Т. 9. № 3. С. 18—25.
5. *Sokolov B. V., Zelentsov V. A., Mochalov V. F., Potryasaev S. A., Brovkina O. V.* Complex Objects Remote Sensing Monitoring and Modeling: Methodology, Technology and Practice. EUROSIM 2013 Cardiff, Wales, 10—13 September 2013.
6. *Zelentsov V., Sokolov B., Brovkina O., Mochalov V.* Methodological and Technological Foundations of Remote Sensing Monitoring and Modelling of Natural and Technological Objects // Scientific Journal of Riga Technical University 2013. 16, 37—42.

***

УДК 630* 424.5

ОЦЕНКА СОВРЕМЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ЛЕСОВ ЭМИССИЯМИ АЛЮМИНИЕВЫХ ЗАВОДОВ В БАЙКАЛЬСКОМ РЕГИОНЕ

О. В. КАЛУГИНА, Т. А. МИХАЙЛОВА, О. В. ШЕРГИНА, Е. Н. ТАРАНЕНКО

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Россия

АННОТАЦИЯ

Дана оценка современного загрязнения сосновых лесов выбросами Братского и Иркутского алюминиевых заводов. Показано, что при воздействии эмиссий этих заводов в хвое сосны обыкновенной возрастает содержание фтора, серы и других элементов, входящих в состав твердой фракции выбросов, увеличиваются также уровни накопления полициклических ароматических углеводородов. Максимальные концентрации загрязняющих веществ выявлены в хвое сосны на территории, загрязняемой выбросами Братского алюминиевого завода.

В промышленно развитых регионах страны одним из приоритетных факторов, определяющих состояние лесов, является атмосферное загрязнение. В Байкальском регионе существенный вклад в загрязнение окружающей среды вносит цветная металлургия, в частности, алюминиевая промышленность. В настоящее время здесь действует два крупных алюминиевых завода — Братский (БрАЗ) и Иркутский (ИркАЗ), выпускающие ежегодно около 1,5 млн тонн алюминия. Кроме того, продолжается строительство нового алюминиевого завода в г. Тайшете, проектная мощность которого будет сравнима с мощностью ИркАЗа. Привлекательность размещения в сибирских регионах предприятий по производству алюминия несмотря на удаленность от источников сырья и рынков сбыта обусловливается низкой себестоимостью электроэнергии.

Объем промышленных эмиссий БрАЗа в современный период составляет около 86 тыс. тонн загрязняющих веществ, что в 3,5 раза превышает количество выбросов ИркАЗа [1]. Кроме того, территориально БрАЗ расположен севернее, на территории с более жесткими природно-климатическими условиями, что усиливает негативное воздействие техногенного загрязнения. Высокотоксичными компонентами выбросов являются фторсодержащие вещества, диоксид серы, оксид углерода, неорганическая пыль, обогащенная соединениями алюминия и кремния, а также смолистые вещества, представляющие собой смесь полициклических ароматических углеводородов (ПАУ).

Основная часть мощностей обоих заводов работает по технологии Содерберга с использованием самообжигающихся непрерывных анодов верхнего токоподвода. Однако на ИркАЗе в последние пять лет

в рамках модернизации производства внедрены в работу системы оборотного водоснабжения и сухой газоочистки, а также запущена новая серия электролизеров, работающих по технологии обожженных анодов. Применение технологии Содерберга экономически значительно выгоднее, однако по мере сгорания такого анода в атмосферу выделяется большое количество токсических веществ, в частности, фтористых и смолистых соединений. Технология с использованием обожженных анодов более эффективна в экологическом плане, поскольку израсходованные аноды заменяются предварительно обожженными анодными блоками.

Целью наших исследований было оценить современное загрязнение лесов выбросами Братского и Иркутского алюминиевых заводов. Объектом исследований служили древостои сосны обыкновенной — основной лесообразующей породы региона, наиболее чувствительной к воздействию аэропромвыбросов. На территории обследования преобладают подтаежные леса, в которых доминируют сосняки разнотравные и осоково-разнотравные преимущественно III класса бонитета.

Загрязнение сосновых лесов оценивалось по содержанию в ассимиляционных органах деревьев неорганических поллютантов, в качестве индикаторов загрязнения органическими веществами использовался ряд приоритетных ПАУ. На территории, загрязняемой выбросами БрАЗа, было заложено 37 пробных площадей, на территории, загрязняемой эмиссиями ИркАЗа, — 22. Закладка пробных площадей осуществлялась в соответствии с методами, принятыми в РФ, и международной методикой ICP-Forests, при этом учитывалось направление преобладающего атмосферного переноса и особенностей рельефа местности. Изучаемые параметры древостоев сравнивались с соответствующими показателями на фоновых участках, не подпадающих под основной атмосферный перенос выбросов и удаленных от техногенных источников на 100 км и более.

Как показали результаты проведенных исследований, при загрязнении древостоев эмиссиями алюминиевых предприятий в хвое значительно увеличивается содержание элементов, присутствующих в составе атмосферных выбросов. Так, на территории воздействия выбросов БрАЗа содержание фтора в хвое сосны возрастает более чем в 30 раз по сравнению с фоновым уровнем. При этом максимальное содержание этого элемента обнаруживается в хвое сосны на расстоянии до 3 км от завода в восточном направлении, а также на ветроударных склонах хребтов в южном и юго-западном направлениях. На территории воздействия выбросов ИркАЗа наиболее высокий уровень фтора, превышающий фоновый в 10 раз, выявляется на расстоянии до 3 км от завода. При этом перенос фторидов от этого завода осуществляется на расстояние 15—60 км по разным направлениям. Прямая зависимость содержания фторидов в ассимиляционных органах деревьев от количества фторсодержащих компонентов в выбросах алюминиевых заводов подтверждается высокими коэффициентами корреляции для территории, загрязняемой БрАЗом, $r = 0,86$ ($P < 0,05$, $n = 40$—60), ИркАЗом — $r = 0,83$ ($P < 0,05$, $n = 25$—45).

Наличие высокой корреляционной связи установлено также между концентрацией серы в хвое сосны и уровнем диоксида серы в выбросах БрАЗа ($r = 0,85$, $P < 0,05$, $n = 40$—60) и ИркАЗа ($r = 0,82$, $P < 0,05$, $n = 25$—45). Наиболее высокое содержание серы, равное 0,080 % от сух. массы, обнаруживается в окрестностях БрАЗа, на удалении от завода до 40 км ее уровень в хвое снижается, однако остается выше фонового (0,028 % от сух. массы) в 1,5—2 раза. Вблизи ИркАЗа и на удалении 20 км уровень серы в хвое варьирует в пределах 0,042—0,057 % от сух. массы, что в 1,5—2 раза превышает фоновый уровень. На территориях воздействия выбросов алюминиевых заводов в хвое сосны отмечается также высокий уровень тяжелых металлов (рис. 1). При этом максимальные концентрации этих элементов выявляются вблизи БрАЗа. На удалении от обоих заводов до 20 км по разным направлениям содержание тяжелых металлов снижается, однако остается выше фоновых значений в 1,5—4,0 раза.

Довольно высоким в ассимиляционных органах сосны на территории воздействия выбросов алюминиевых заводов оказалось содержание кремния, алюминия и натрия (табл. 1). Известно, что эти элементы в больших количествах поступают в атмосферу в составе твердой фракции выбросов алюминиевых заводов, работающих по технологии самообжигающихся анодов и имеющих верхний токоподвод. Следует отметить, что при воздействии выбросов БрАЗа уровень этих элементов в хвое даже на расстоянии 40 км довольно высок, в то время как при воздействии эмиссий ИркАЗа концентрации кремния, алюминия и натрия в хвое сосны на удалении 40 км мало отличаются от фоновых значений.

Таблица 1. Содержание элементов-поллютантов в хвое сосны на фоновых и загрязняемых территориях

Элементы, % от сух. массы	При воздействии выбросов БрАЗа, расстояние от завода			При воздействии выбросов ИркАЗа, расстояние от завода			Фоновые территории
	1 км	20 км	40 км	1 км	20 км	40 км	
Si, $\times 10^{-1}$	2,81 ± 0,12	1,98 ± 0,09	1,12 ± 0,07	1,84 ± 0,11	1,36 ± 0,09	0,86 ± 0,08	0,82 ± 0,10
Al, $\times 10^{-2}$	11,65 ± 0,64	6,28 ± 0,67	3,46 ± 0,18	6,95 ± 0,16	1,80 ± 0,18	1,25 ± 0,12	0,97 ± 0,06
Na, $\times 10^{-2}$	8,31 ± 0,14	3,60 ± 0,30	2,51 ± 0,16	4,81 ± 1,14	2,97 ± 0,16	1,29 ± 0,18	1,29 ± 0,02

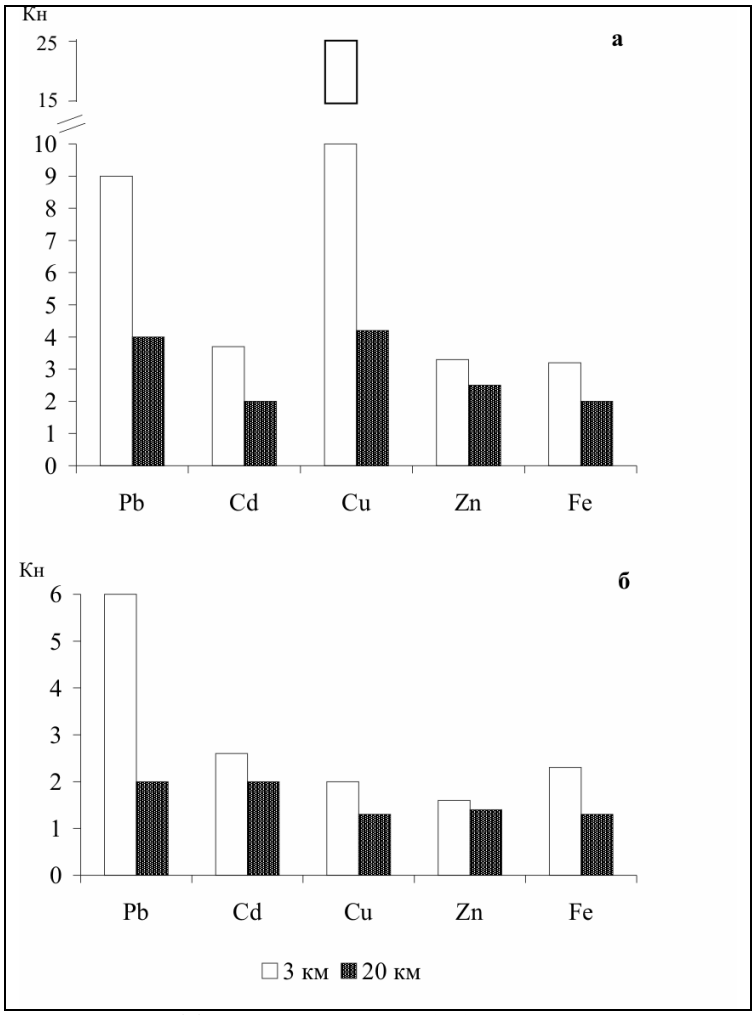


Рисунок 1. Коэффициенты накопления (Кн) загрязняющих веществ в хвое сосны, произрастающей на разном удалении от а) БрАЗа б) ИркАЗа

Помимо неорганических загрязняющих веществ с выбросами алюминиевых заводов в атмосферу поступают органические соединения, в том числе ПАУ. Выделение этих веществ происходит в процессе электролиза и при производстве анодной массы [2]. Источником ПАУ служит каменноугольный пек, в нем идентифицировано около 500 соединений, в том числе токсичные для биоты бензоантрацен, бензопирены, перилен, бензофлуорены, флуорантен, хризен и др. [2, 3].

В ходе исследований, проведенных в зоне воздействия выбросов БрАЗа, в хвое сосны было идентифицировано 18 соединений, относящихся к классу ПАУ, из них 16 входят в список приоритетных, рекомендованных к мониторингу загрязнения окружающей среды [5]. Максимальные концентрации ПАУ выявлены в хвое сосны на удалении до 3 км от БрАЗа, здесь сумма 18 соединений составляет 6183 нг/г, что в 110 раз выше фоновых значений. На расстоянии от этого завода по разным направлениям до 10 км сумма ПАУ резко снижается, однако остается выше фоновых показателей в 20—35 раз, на удалении до 25 км — в 5—15 раз, на удалении до 35 км — в 3,0—4,5 раза, на удалении до 50 км — в 1,5—3,0 раза. Наиболее высокие суммарные концентрации ПАУ выявлены в хвое в юго-восточном, северо-восточном и северном направлениях от БрАЗа, что соответствует преобладающей розе ветров. На территории, загрязняемой выбросами ИркАЗа, максимальный уровень ПАУ, превышающий фоновые значения в 20 раз, регистрируется на удалении до 3 км от завода, на большем расстоянии сумма ПАУ снижается, однако в 20 км она еще остается выше фоновой в 2—10 раз.

Установлено, что в составе фракции ПАУ, выделенной из хвои сосны, на всех обследованных территориях доминируют соединения, имеющие в структуре 3—4 ароматических кольца: фенантрен, флуорантен, пирен и хризен (табл. 2). При этом на территории, загрязняемой выбросами БрАЗа, эти соединения составляют 65—84 %, на территории, загрязняемой выбросами ИркАЗа, — 80—95 % от общей суммы ПАУ. К другим соединениям, имеющим в структуре 3—4 ароматических кольца, относятся также аценафтилен, аценафтен, антрацен, бензо[а]антрацен, но уровень их аккумуляции в хвое гораздо ниже, а на фоновой территории они содержатся в следовых количествах либо вовсе отсутствуют.

Таблица 2. Содержание ПАУ (нг/г) в хвое сосны на территориях, удаленных от БрАЗа и ИркАЗа на 3 км

ПАУ	В окрестностях БрАЗа	В окрестностях ИркАЗа	Фоновые территории
Фенантрен	2766,7 ± 210,2	610,0 ± 60,0	35,0 ± 3,0
Флуорантен	1145,8 ± 142,0	310,0 ± 30,0	7,8 ± 0,7
Пирен	793,4 ± 46,9	186,0 ± 17,0	3,0 ± 0,3
Хризен	252,3 ± 24,3	90,0 ± 9,0	1,6 ± 0,2

В общем содержании ПАУ в экстрактах хвои гораздо меньшую долю составляют вещества, имеющие в структуре 5—6 ароматических колец, — от 7 до 27 % от суммы ПАУ. В их составе присутствуют бензо[а]пирен — одно из наиболее токсичных соединений и перилен — индикатор присутствия в атмосферном воздухе выбросов алюминиевых заводов [4]. Нами выявлено, что

максимальный уровень бензо[а]пирена обнаруживается на удалении до 3 км от БрАЗа и ИркАЗа, по мере удаления от заводов концентрация этого вещества резко снижается, однако остается значительно выше фоновых показателей даже на расстоянии 20—50 км. Наиболее высокий уровень перилена (14 нг/г) зарегистрирован на территории промзоны БрАЗа, вблизи ИркАЗа его содержание достигает 9 нг/г, в хвое на фоновой территории он обнаруживается в следовых количествах.

Таким образом, при рассмотрении накопления комплекса неорганических и органических поллютантов, поступающих в атмосферу с выбросами алюминиевых заводов, выявлено значительное увеличение их содержания в хвое сосны. Особенно это выражено для фтора, серы, тяжелых металлов и ряда других элементов. При воздействии выбросов БрАЗа и ИркАЗа в хвое сосны также резко возрастает суммарное содержание ПАУ и концентрации индивидуальных соединений. Наиболее сильное загрязнение сосновых древостоев выявляется на удалении до 3 км от БрАЗа.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 12-04-31036 мол_а.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Государственный* доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Иркутской области в 2012 году». Иркутск: Изд-во Института географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2013. 337 с.
2. *Суздорф А. Р., Морозов С. В., Кузубова Л. И., Аншиц Н. Н., Аншиц А. Г.* Полициклические ароматические углеводороды в окружающей среде: источники, профили и маршруты превращения // Химия в интересах устойчивого развития. 1994. 2. С. 511—540.
3. *Привалов В. Е., Степаненко М. А.* Каменноугольный пек. Москва: Металлургия, 1981. 208 с.
4. *Горшков А. Г., Михайлова Т. А., Бережная Н. С., Верещагин А. Л.* Хвоя сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) как биоиндикатор загрязнения атмосферы полициклическими ароматическими углеводородами // Химия в интересах устойчивого развития. 2008. 16. С. 159—166.
5. *US-EPA.* Provisional Guidance for Quantitative Risk Assessment of POLYCYCLIC Aromatic Hydrocarbons. US Environmental Protection Agency, Research Triangle Park. 1993. NC. EPA-600/R-93/089.

***

УДК 630.*221.04

ВОССТАНОВЛЕНИЕ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА ПОСЛЕ ВЫБОРОЧНЫХ РУБОК В СОСНЯКАХ КРАСНОЯРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Н. М. КОВАЛЕВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Рассматривается влияние выборочных рубок (24 % и 40 % от общего запаса древостоя) на живой напочвенный покров в сосняках Красноярской лесостепи. Анализируются изменения в видовом разнообразии, проективном покрытии и фитомассе напочвенного покрова через 4 года после выборочных рубок разной интенсивности.

Влияние рубок разной интенсивности на живой напочвенный покров изучено недостаточно [2, 3]. Динамика напочвенного покрова после выборочных рубок представляет собой интерес в связи с процессом последующего возобновления сосны в лесостепной зоне. Цель исследований — оценка влияния выборочных рубок на живой напочвенный покров в сосновых насаждениях.

Исследования проведены в сосняках бруснично-разнотравно-зеленомошных (56º22’ с. ш., 92º57’ в. д.) на четырех ПП: ПП1 — контрольный участок, на ПП2 и ПП3 проведены рубки умеренной интенсивности (24 % от общего запаса древесины), на ПП4 — умеренно высокой (40 %). До проведения рубки (в 2001 г.) ПП3 и ПП4 пройдены беглым низовым пожаром, не повредившим древостой. Состав древостоя — 10С, возраст — 100—110 лет, бонитет — I. Средний диаметр составлял 28.5 см (на контроле), 30.5—35.4 см (на вырубках), высота древесного полога — 24 м. Полнота насаждения на контроле составляла 1.3, в древостое, пройденном рубками, — 0.5, 0.6.

В напочвенном покрове исследуемых сосняков до и после выборочных рубок (через 4 года) выявлено 54 вида сосудистых растений (исключая подлесок и подрост) и 6 видов мхов. Сосняк бруснично-разнотравно-зеленомошный (контроль) характеризовался низким видовым разнообразием (35 видов травяно-кустарничкового яруса и 5 видов в моховом покрове). В травяно-кустарничковом ярусе доминировали *Vaccinium vitis-idaea* L., *Rubus saxatilis* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Carex macroura* Meinsh. с общим проективным покрытием 37 % и частотой встречаемости видов 88 %. Такие виды, как *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Lycopodium clavatum* L., *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Trientalis europaea* L., были характерны только для контрольного участка. В моховом покрове доминировали *Hylocomium splendens* (Hedw.)

Schimp. (29 %), *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. (16 %).

Показано, что при увеличении интенсивности рубки происходит снижение видового разнообразия травяно-кустарничкового яруса (p = 0.007). Наибольшее количество (39 видов) выявлено после рубки умеренной интенсивности (ПП2), наименьшее (23 вида) — при умеренно высокой интенсивности рубки (ПП4). Общими для всех ПП, пройденных рубками, являлись 19 видов сосудистых растений. На 4-й год после рубки наибольшие различия с контролем выявлены на ПП4 (минимальный индекс Шеннона). Из напочвенного покрова после рубки умеренно высокой интенсивности исчезли лесные и лесостепные виды — *Geranium pseudosibiricum* J.Mayer, *Pyrola rotundifolia* L., *Scorzonera radiata* Fisch. ex Fisch., *Melica nutans* L., *Saussurea controversa* DC. После умеренной интенсивности рубки (на ПП2 и ПП3) видовое разнообразие травяно-кустарничкового яруса было выше, чем на контрольном участке (рис. 1 а). В напочвенном покрове нарушенных сосняков отмечены виды: *Pimpinella saxifraga* L., *Vicia sepium* L., *Fragaria vesca* L., *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem., *Leucanthemum vulgare* (Vaill.) Lam., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Sonchus arvensis* L., *Agrostis clavata* Trin., *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Equisetum sylvaticum* L., *Lathyrus gmelinii* Fritsch., не характерные для контрольного участка.

Пасечные участки характеризовались более высоким показателем видового богатства, чем трелевочные волоки (исключение составила ПП4) (рис. 1 а). После рубки умеренной интенсивности на пасечных участках отмечено 30 видов, на волоках — 22. Практически равное количество видов травяно-кустарничкового яруса обнаружено на пасеке и волоке после рубок умеренно высокой интенсивности (ПП4) (22 и 20 видов соответственно). Для волоков и пасечных участков 26 видов являлись общими.

Изменения лесорастительной среды при антропогенных нарушениях, таких как рубка древостоя, могут приводить к смене доминантов живого напочвенного покрова. Проективное покрытие видов увеличивается в зависимости от интенсивности рубки [4]. Исследования показали, что общее проективное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса на ПП, пройденных рубкой, составляло 57—63 % и было близким к контролю (56 %). После рубки древостоя отмечено увеличение проективного покрытия вида *Epilobium angustifolium* L. (4—13 %) и его встречаемости (26—39 %), тогда как на контроле данный вид был редким (с проективным покрытием <1 % и встречаемостью 3 %). На пасечных участках сохраняют свои позиции доминанты контрольного участка (см. ПП1), где их проективное покрытие составляло 28—34 %, встречаемость видов — 69—79 %.

В большей степени при рубке древостоя повреждается растительность трелевочных волоков. При вывозке хлыстов техникой на волоках полностью уничтожается древесная растительность, нарушается напочвенный покров и верхние горизонты почвы [1]. На трелевочных волоках доминировали *Epilobium angustifolium*, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *C. arundinacea*, *Rubus saxatilis* с общим проективным покрытием 37.5 % и встречаемостью видов 86 %.

Как правило, в сосняках, пройденных рубками, сплошной моховой покров отсутствует. Проективное покрытие мхов на контроле (ПП1) составляло 52 %. Выборочные рубки независимо от их интенсивности привели к снижению проективного покрытия мхов (p < 0.05), которое составляло 0.2—12 %. Минимальные значения отмечены на ПП3 и ПП4 в результате того, что до рубки древостоя моховой покров был поврежден низовым пожаром.

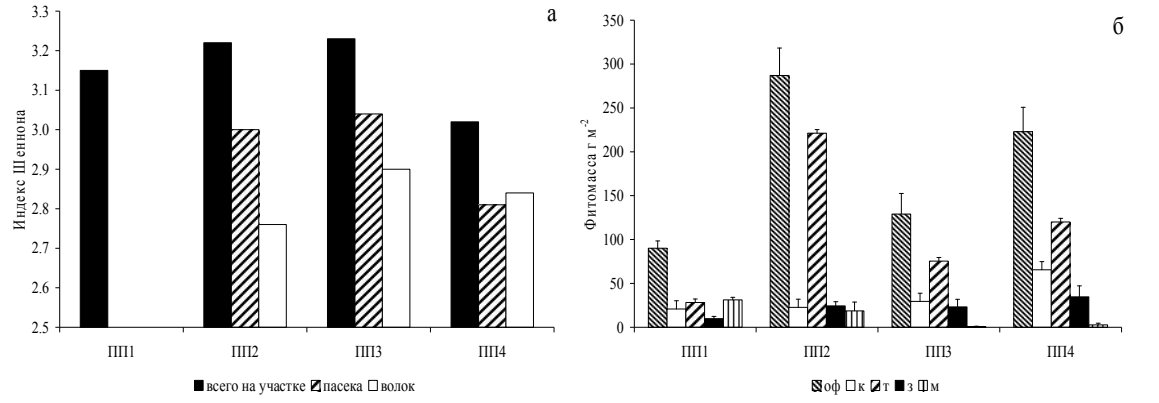


Рисунок 1. Видовое разнообразие (а) и фитомасса (б) живого напочвенного покрова в сосновых насаждениях

Примечание. Оф — общая фитомасса живого напочвенного покрова, к — кустарнички, т — травы, з — злаки, м — мхи.

Выборочные рубки независимо от их интенсивности привели к увеличению фитомассы травяно-кустарничкового яруса (p < 0.05). Максимальная фитомасса отмечена после умеренной рубки (ПП2), где

ее значения на волоке в 8.5 раз превышали контрольные значения. В структуре фитомассы на вырубках 59—87 % составляли травы, из которых 36—77 % приходилось на *Epilobium angustifolium*. Максимальная фитомасса обнаружена на ПП2 после рубки умеренной интенсивности. Отмечено, что выборочные рубки не привели к увеличению фитомассы злаков, которая составляла 10—22 % от общей фитомассы, что сравнимо с контролем (17 %) (рис. 1 б).

Из кустарничков в напочвенном покрове на ПП доминировал вид *Vaccinium vitis-idaea*, его доля в общей фитомассе составляла от 4 % до 27 %, на контроле — 28 %. Максимальная масса вида была отмечена после умеренной рубки (на ПП3) (65 г/м^2), что в 2 раза превышало значения на других пробных площадях. Данный факт может быть объяснен стимулирующим действием огня (ПП3 была пройдена низовым пожаром до рубки древостоя), в результате которого произошло интенсивное вегетативное разрастание побегов кустарничка.

Рубка древостоя независимо от интенсивности способствовала снижению фитомассы мохового покрова (p = 0.006). Осветление древесного полога на пасечных участках привело к усыханию моховой дерновины и снижению фитомассы яруса в 2 раза (ПП2). На ПП3 и ПП4 фитомасса была минимальной (3 г/м^2), что объясняется влиянием пирогенного фактора. На трелевочных волоках в результате заготовки древесины (независимо от интенсивности рубки) произошло практически полное уничтожение мохового покрова, где масса последнего составляла 1—4.5 г/м^2.

Таким образом, в лесостепных условиях в сосняках бруснично-разнотравно-зеленомошных выборочные рубки древостоя умеренной интенсивности привели к увеличению видового разнообразия травяно-кустарничкового яруса. Независимо от интенсивности рубки произошло усыхание мохового покрова на пасечных участках и полная гибель — на трелевочных волоках. Рубки древостоя способствовали увеличению фитомассы травяно-кустарничкового яруса, где 36—77 % приходится на *Epilobium angustifolium*.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Побединский А. В.* Рубки главного пользования. М.: Лесная пром-сть, 1980. 192 с.
2. *González-Alday J., Martínez-Ruiz C., Bravo F.* Evaluating different harvest intensities over understory plant diversity and pine seedlings, in a Pinus pinaster Ait. natural stand of Spain // Plant Ecology. 2008. V. 201. P. 211—220.
3. *Gilliam F. S., Turrill N. L.* Herbaceous layer cover and biomass in a young versus a mature stand of a central Appalachian hardwood forest // Bull. Torrey Bot. Club. 1993. N 120. P. 445—450.
4. *Reader R. J.* Loss of species from deciduous forest understory immediately following selective tree harvesting // Biol. Conserv. 1987. N 42. P. 231—244.

***

УДК 630.236.4:577.150.4 (571)

ИЗУЧЕНИЕ СЕМЕНОШЕНИЯ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ (*LARIX SIBIRICA* LDB.) В УРБАНИЗИРОВАННОЙ СРЕДЕ

О. П. КОВЫЛИНА, Н. В. КОВЫЛИН, Е. С. КЕНЯ

Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В статье представлены материалы исследования семеношения лиственницы сибирской в искусственных фитоценозах, созданных в условиях урбанизированной среды. Показаны распределение деревьев в биогруппах по баллам семеношения, морфометрические показатели, средняя масса шишек и семян лиственницы сибирской в массивных посадках и биогруппах.

Одним из главных видов, используемых при создании искусственных насаждений в условиях урбанизированной среды, является лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ldb.). В г. Красноярске она составляет 5 % от всех видов, используемых для озеленения и в рекреационных целях. Проблема загрязнения атмосферного воздуха в городе является наиболее острой, в связи с этим значительную часть времени года древесные растения находятся в неблагоприятных условиях. Семеношение хвойных древесных растений является одним из индикаторов состояния фитоценоза. Рост, развитие и семеношение в урбанизированной среде зависит от многих факторов, таких как лесорастительные условия, расположение относительно стационарных источников техногенных выбросов, автомагистралей, размещение растений по площади. По степени связи с внешней средой искусственные фитоценозы относятся к открытым экосистемам, которые для своего нормального функционирования требуют притока извне вещества и энергии и вступают в сложные цепи превращений и трансформации, на интенсивность которых влияют разные факторы. Границы могут быть естественными или

установленными антропогенным фактором в соответствии с задачами исследований. Процесс роста, развития и воспроизводства искусственных фитоценозов — это сложное взаимодействие природных и антропогенных факторов. Изучение процессов, происходящих в этих системах, требует применения системного подхода. Особенность этого подхода заключается в том, что искусственные фитоценозы исследуются как единый организм с учетом внутренних связей между отдельными элементами и внешних связей с другими системами и объектами. Внешняя урбанизированная среда представляет собой совокупность факторов и явлений, которые воздействуют на систему (фитоценоз) и отдельные ее компоненты и влияют на их функционирование и воспроизводство. Совокупность связей, по которым обеспечивается массо-, энерго- и информационный обмен между элементами системы, определяет режимы функционирования системы в целом, воспроизводства и способы ее взаимодействия с внешней средой.

Семеношение деревьев зависит от биологических особенностей и внешних условий среды, которые взаимосвязаны и обусловливают друг друга. Большую роль в урожае семян играют погодные условия, особенно во время цветения и созревания. Цель исследований заключалась в установлении зависимости между семеношением лиственницы сибирской в урбанизированной среде и степенью воздействия разных факторов на репродуктивную функцию отдельных деревьев и искусственный фитоценоз в целом. Оценка семеношения проводилась согласно общепринятой методике. Урожайность определяли в баллах по шестибалльной шкале и по пробным ветвям. Исследования проводились в искусственных посадках с рядовым размещением растений и в биогруппах. Определяли морфометрические показатели шишек и семян, массу 1000 шт. семян, полнозернистость семян, распределение женских генеративных органов на боковых побегах разного возраста. Исследования проводились в 2012—2013 гг. Объектами исследований являются шишки и семена, собранные с модельных деревьев в искусственных фитоценозах из лиственницы сибирской. Насаждения выполняют рекреационные и защитные функции. Деревья в посадках относятся ко II классу возраста. Средняя высота — 7,5 м, средний диаметр — 12,5 см. Сохранность насаждений составляет 97 %. Насаждения вступили в стадию семеношения с 2005 года. Шишки с модельных деревьев собирались в количестве 10—20 шт.

На семеношение деревьев большое влияние оказывают внешние условия среды в период цветения и созревания семян. К ним относятся климатические, погодные и экологические условия. В результате обследования участков установлено, что распределение деревьев в биогруппах по баллам семеношения неравномерно (табл. 1). В 1биогруппесеменошениебольшинства деревьев оценивается в 2 балла (66,6 %), во второй биогруппе— в 1 балл (55,5 %), в 3 биогруппе — в 1 балл (85,7 %), в 4 биогруппе — в 1 балл (50,0 %). Наибольшее число деревьев в биогруппах имеет 1 и 2 балла семеношения. С возрастом урожайность увеличивается, что связано не только с изменением физиологического состояния деревьев, но и с увеличением размера кроны и количества плодоносящих побегов.

Таблица 1. Распределение деревьев по баллам семеношения на пробных площадях, %

Пробная площадь	Балл семеношения			
	0	1	2	3
Биогруппа 1		33,3	66,6	
Биогруппа 2	33,3	55,5	11,2	
Биогруппа 3		85,7	14,3	
Биогруппа 4		50,0	33,3	16,7

Распределение деревьев по числу макростробил на боковых побегах 1-го порядка показало, что в 2013 году в 1 и 2 биогруппах на деревьях большинство побегов не сформировали макростробилы, что, по-видимому, связано с неблагоприятными погодными условиями 2013 года (отсутствием осадков и низкой температурой воздуха в апреле — мае). Лучшее семеношение деревьев наблюдается в 4 биогруппе, в которой все деревья образовали макростробилы и число деревьев с 2—3 баллами семеношения составляет 50,0 %. В 3 и 4 биогруппах наблюдается максимальное число макростробил на боковых побегах 1-го порядка — 14,3—16,6 % (табл. 2).

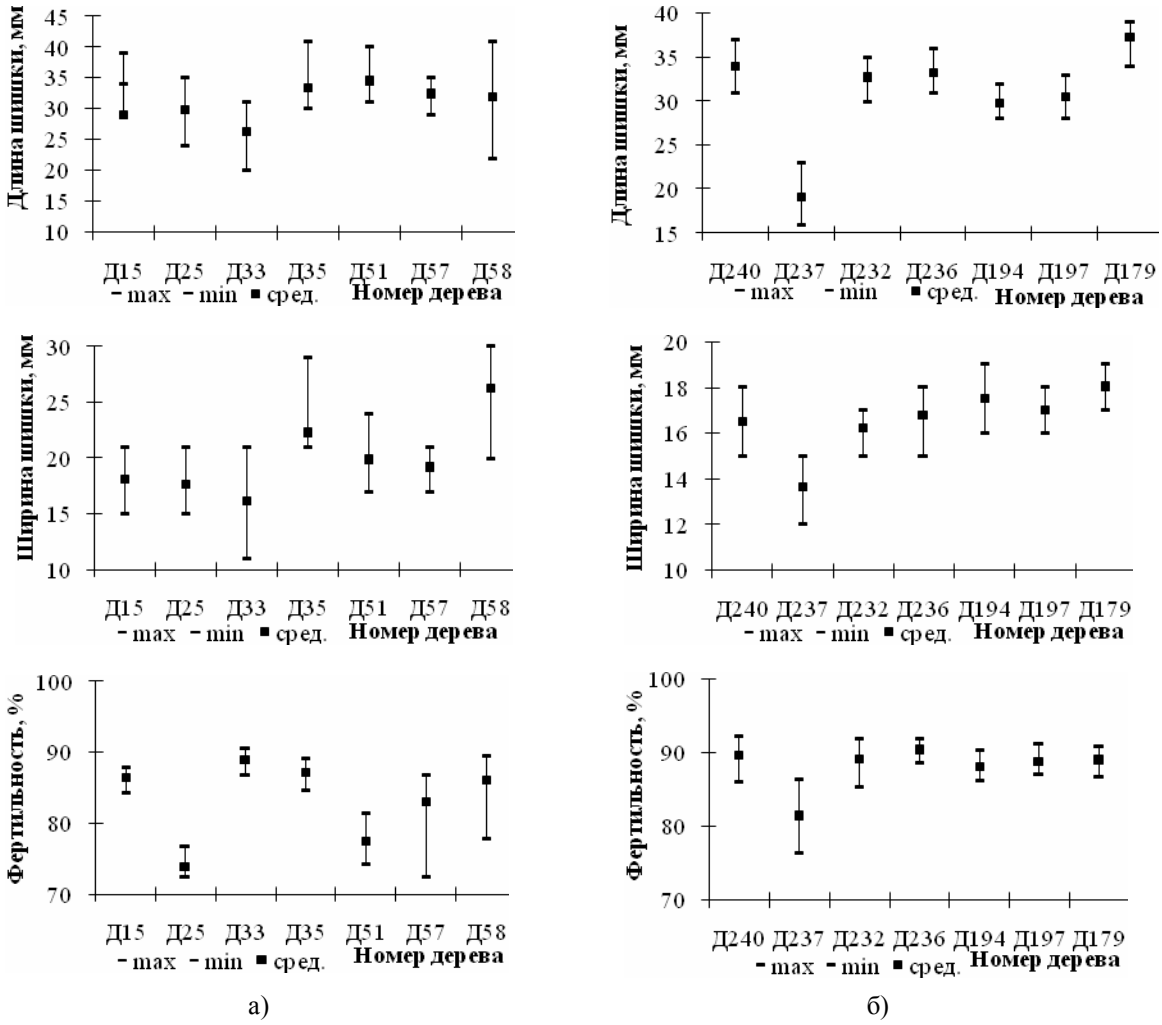
Таблица 2. Распределение деревьев по числу макростробил на побеге 1-го порядка, %

Номер биогруппы	Без макростробил	0,51—1	1,1—1,5	1,51—2,0
1	66,6	33,4		
2	66,6	22,3	11,1	
3	14,3	42,8	28,6	14,3
4	–	50,0	33,4	16,6

Одним из важных признаков, характеризующих изменчивость строения зрелых шишек, является размер и масса семян. При определении размеров семян измеряют длину и ширину семени, длину и ширину крыла. Крыло служит приспособлением для лучшего разноса семян ветром. Длина крыла практически всегда равна длине семенных чешуй, а ширина составляет половину ширины семенных чешуй. Поэтому об изменчивости размеров крыла можно прямо судить по изменчивости размера семенных чешуй. Размер семян, как и размер крыла, существенно

варьирует в любой отдельной шишке. В пределах всего дерева изменчивость величины семян оказывается близкой к изменчивости их в каждой отдельной шишке.

Размеры шишек в рядовых посадках и биогруппах имеют близкие показатели, а средний выход семян и процент фертильной зоны больше у шишек в рядовых посадках (рис. 1).



а) б)

Рисунок 1. Размеры и фертильность шишек в рядовых посадках (а) и биогруппах (б) лиственницы сибирской

Исследования показали, что средняя длина шишек, собранных в массивных посадках, варьирует от 25,6 до 38,9 мм, ширина — от 19,8 до 28,3 мм, число семенных чешуй — от 30,8 до 47,8 шт., выход семян варьирует от 29 до 67 шт., объем шишки — от 2,7 см^3 до 7,5 см^3, зона фертильности — от 77,0 до 87,9 %. У шишек наблюдается средний коэффициент варьирования по длине — 11,0 %, ширине шишки — 10,9 %, а также по числу семенных чешуй — 14,6 %. Высокий коэффициент варьирования наблюдается по выходу семян из шишек, шт. — 23,1 %, по выходу семян в процентах — 24,1%, у массы шишки — 20,3 %, у объема шишки — 30,0 %. Низкий коэффициент варьирования у фертильной зоны — 9,4 %. Длина крыла изменяется в пределах от 3,6 до 8,7 мм, длина семени — от 3,6 до 5,2 мм, ширина семени — от 2,6 до 3,4 мм, отношение длины крыла к длине семени — от 1,4 до 2,0.

Длина шишек, собранных в биогруппах, изменяется от 22,2 до 38,3 мм, ширина шишки — от 17,7 до 23,9 мм, число семенных чешуй — от 29,2 до 46,4 шт., выход семян из шишки — от 40,8 до 74 шт., объем шишки — от 1,5 см^3 до 5,3 см^3, процент фертильной зоны — от 79,3 % до 92,1 %. У шишек, собранных в биогруппах, наблюдается средний коэффициент варьирования: подлине шишки — 14,0 %, по ширине шишки — 16,2 % (это обусловлено тем, что ширина шишек — генетический признак, и она в большей степени зависит от размера семенных чешуй, степени их отклонения от стержня шишки при ее высыхании, а также от климатических условий года формирования шишек), по выходу семян, шт. — 12,1 % и выходу семян в процентах — 12,9 %. По всем остальным показателям коэффициент варьирования высокий: объем шишки — 33,9 %, масса шишки — 22,0 %, число чешуй — 26,2 %. Низкий коэффициент варьирования наблюдается у фертильной зоны — 3,4 %. У всех показателей семян лиственницы сибирской, собранных в биогруппах, средний коэффициент варьирования не превышает 20 %. Самый

большой коэффициент варьирования наблюдается у массы 1000 шт. семян, составляя 14,2 %. Длина крыла изменяется от 4,6 до 7,2 мм, длина семени — от 3,4 до 4,9 мм. Ширина семени находится в пределах от 2,0 до 3,6 мм, а отношение длины крыла к длине семени — от 1,3 до 1,8.Сравнение шишек и семян лиственницы сибирской, собранных в массивных посадках и биогруппах, показало, что масса шишек больше в массивных посадках на 28,9 %, а масса 1000 шт. семян — на 4,5 % (табл. 2).

Таблица 2.Средняя масса шишек и семян лиственницы сибирской в массивных посадках и биогруппах

Участок	Средняя масса шишки, г	Средняя масса 1000 шт. семян, г	Категория семян, %		
			полнозернистые	поврежденные	пустые
Массивные посадки	$\frac{1,5 \div 2,4}{2,1 \pm 0,10}$	$\frac{5,4 \div 8,5}{6,9 \pm 0,4}$	$\frac{32,3 \div 95,6}{62,5 \pm 4,2}$	$\frac{2,6 \div 15,8}{8,3 \pm 1,1}$	$\frac{8,8 \div 87,0}{30,0 \pm 4,1}$
Биогруппы	$\frac{1,4 \div 2,3}{1,7 \pm 0,09}$	$\frac{5,1 \div 7,7}{6,6 \pm 0,3}$	$\frac{43,2 \div 81,5}{75,7 \pm 2,3}$	$\frac{1,7 \div 9,8}{4,5 \pm 0,5}$	$\frac{1,5 \div 46,8}{20,3 \pm 1,8}$
$t_ф$ при $t_{0,05}$=2,04	4,42*	1,13	3,76*	3,88*	1,80

Сравнение качества семян показало, что число полнозернистых семян больше в биогруппах на 21,1 % ($t_ф$=3,76>$t_{0,05}$=2,04), число поврежденных семян больше в массивных посадках на 84,4 % ($t_ф$=3,88>$t_{0,05}$=2,04), число пустых семян больше в массивных посадках, чем в биогруппах, на 47,8 % ($t_ф$=1,80<$t_{0,05}$=2,04). Полученные данные подтверждают возможность сбора качественных семян в искусственных фитоценозах урбанизированной среды. Экологические факторы (свет, тепло, влажность воздуха, питательные и запасные вещества, вода) распределены по кроне дерева неодинаково, поэтому на долю каждой цветочной почки, а также цветка и шишки для их роста и развития достается неодинаковое количество питательных веществ и воды, которые влияют на развитие шишки и созревание семян. В тех участках кроны и ветвей, где все эти факторы складываются особенно благоприятно, дерево получает возможность развить женские генеративные органы, шишки большего размера и с большим числом чешуй. Там, где эти необходимые условия получаются в минимуме, шишки формируются мелкие, с малым числом чешуй, часто уродливые, подверженные заболеваниям и повреждению вредителями шишек и семян. Проведенные исследования показывают, что оценка семеношения лиственницы сибирской позволяет выявить состояние насаждений и принять необходимые меры по их сохранению. Разработка комплексных мер по ведению хозяйства с учетом рекреационного потенциала искусственных насаждений лиственницы сибирской на о. Татышев, выполняющих экологические и рекреационные функции, позволит продлить срок службы этих насаждений. Необходима организация системы мониторинга за состоянием искусственных фитоценозов в урбанизированной среде.

***

УДК 910:528.9:004

ОЦЕНКА УЯЗВИМОСТИ ТАЕЖНЫХ ГЕОСИСТЕМ

Т. И. КОНОВАЛОВА

Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, Иркутск, Россия

АННОТАЦИЯ
На основе методологии самоорганизации геосистем раскрыты ведущие факторы оценки уязвимости таежных геосистем.

Введение. Прогноз изменения природной среды регионов является актуальной задачей современных научных исследований. Основное значение для ее решения имеет раскрытие ведущих факторов оценки уязвимости геосистем.

В ландшафтном планировании теоретическим и прикладным аспектам исследования уязвимости геосистем посвящено достаточно большое количество публикаций. Принято считать, что уязвимость — это слабая защищенность ландшафтов; неспособность выдержать удар, восстановиться после внешнего воздействия. Уязвимость геосистем нельзя измерить, поэтому для упрощения процедуры исследования основное внимание уделяется обычно критическим компонентам, воздействие на которые вызовет существенные изменения природных объектов. Однако реализация этих подходов обусловливает методологические трудности при решении проблемы оценки уязвимости геосистем регионов.

Это определяется следующими обстоятельствами: геосистема обладает особым свойством эмерджентности (целостности), благодаря чему изучение ее уязвимости не может базироваться на

рассмотрении отдельных составляющих; в каждой геосистеме постоянно происходят различные изменения, которые отражаются на ее взаимосвязях; взаимообусловленность компонентов геосистем любых таксономических уровней наблюдается лишь как более или менее выраженная тенденция. Суть понятия «уязвимость» для геосистем регионального уровня организации остается поисковой, практически не проведены эмпирические обобщения уязвимости геосистем регионов. В этой связи целью проведенных исследований явилось выявление основных закономерностей формирования уязвимости региональных геосистем.

Факторы формирования уязвимости геосистем. Геосистемы представляют собой диалектическое целое с многообразными связями и противоречиями. Они являются сложными открытыми динамическими системами, состоящими из меняющихся элементов. В результате этого знание об особенностях антропогенного воздействия не дает достоверного вывода о поведении геосистемы в целом. Главной причиной этого является изменение характера взаимодействия элементов в самом объекте при модификации его состояния. В этой связи возникла потребность применить универсальные законы организации систем, которые были определены в рамках современных синергетических исследований для выявления факторов оценки уязвимости геосистем.

Методология исследований базируется на представлении об уязвимости геосистем регионального уровня иерархии как качественной категории, инвариантной современному состоянию природной среды региона, которая проявляется в системной совокупности свойств, отражающих их внутреннюю целостность и отношения с внешней средой. Инвариант — совокупность присущих геосистеме свойств, которые сохраняются в процессе трансформации под влиянием внешних воздействий. Инвариант подвергается преобразованиям в процессе эволюционного развития природной среды.

Основными факторами, определяющими уязвимость геосистем, являются вещественно-энергетический обмен, внутренние взаимосвязи, взаимосвязь со средой, резонанс процессов, развитие.

Обмен веществом и энергией является важным фактором формирования уязвимости геосистем. Геосистемы более высокого иерархического уровня за счет потоков вещества и энергии (главным образом, тепла и влаги) усиливают процессы, свойственные им, и подавляют другие, определяя тем самым характер уязвимости подсистем. Если «подчиненные структуры» не соответствуют условиям вышестоящей геосистемы, то их уязвимость наиболее высока. Так, максимальной степенью уязвимости обладают интразональные (несвойственные данной природной зоне) типы геосистем. В случае, когда ландшафтные условия вышестоящих геосистем становятся критическими для подчиненных, таежные геосистемы сохраняют свою «независимость» относительно региональных физико-географических условий за счет микроклиматических, мерзлотных и др. условий. Например, темнохвойно-таежные геосистемы, расположенные в экотонной полосе со светлохвойными, функционируют в настоящее время в условиях сухого континентального климата, сформировавшегося еще в плиоцене. Возможность их нормального существования обеспечивается за счет сохранения многолетней мерзлоты, «поставляющей» влагу корневой системе деревьев, и смягчающей роли фитоклимата, который создают сами леса. Нарушение этого баланса приводит зачастую к полному уничтожению темнохвойно-таежных геосистем. Об этом свидетельствуют многочисленные примеры их динамических замещений. При этом в подчиненных геосистемах складываются жесткие типы взаимосвязей, при которых утрата одного из элементов может привести к разрушению ландшафтной структуры и тем самым — сформировавшихся взаимосвязей.

Так, к примеру, исследуя изменения темнохвойно-таежных групп фаций западной части Лено-Ангарского плато, которые произошли после вырубок и пожаров, А. Н. Криштофович [1, с. 120] отмечал: «Темная тайга с ее толстым моховым покровом держит мерзлоту на малой глубине, этим способствуя заболачиванию плато и вообще большей сырости. Опускание мерзлоты способствует развитию оподзоливающих процессов и осушению местности, и в результате завладения страной бором мы находим тут уже совершенно иные физические условия». После такого катаклизма геосистема приобретает новый тип взаимосвязей — дискретный, когда компоненты и процессы практически независимы друг от друга. Таким образом, наиболее высокая степень уязвимости характерна для геосистем с жестким и дискретным типом внутренних взаимосвязей, что создает условия для их необратимых преобразований, наименьшая степень уязвимости, в свою очередь, свойственна геосистемам с гармоничной согласованностью элементов и подсистем (рис. 1).

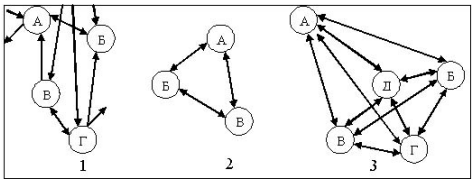


Рисунок 1. Типы взаимосвязей элементов и подсистем геосистемы. Типы взаимосвязей: 1 — дискретный, в котором элементы и подсистемы слабо взаимосвязаны — экотоны и «молодые» системы; 2 — жесткие — серийные факторальные и «старые» системы; 3 — гармоничная согласованность разнообразных подсистем. А—Д — условные символы обозначения элементов системы. Стрелки — направления связей

Геосистемы органически связаны со своей внешней средой, которая также испытывает изменения. Периодические модификации среды оставляют в геосистеме свой след, заставляя изменять подсистемы и их взаимосвязи в направлении большего соответствия ее условиям. Эти изменения могут достичь критического уровня преобразования определенных типов геосистем. Так, к примеру, основная тенденция развития таежных геосистем Сибири, которая проявляется с олигоцена, связана с развитием процессов аридизации. Они сопряжены также с усилением континентальности климата, деградацией многолетней мерзлоты. Следствием климатических изменений является замена темнохвойно-таежных типов геосистем на светлохвойно-таежные, подгорных светлохвойных травяных — на луговые степи.

Сохранение и изменение уязвимости геосистем зависит от резонанса процессов, изменения которых совершаются в определенном интервале максимальных и минимальных значений (степени свободы) [2]. Степени свободы определяются физико-географическими условиями вышестоящих геосистем, например, геосистем внетропического пояса. Для регионов Сибири, расположенных во внутриконтинентальном секторе внетропического пояса, степени свободы обусловлены распределением тепла и влаги. Наиболее опасно совпадение периодов усиления процессов аридизации с однонаправленным эффектом антропогенного воздействия. Так, в течение последних столетий на юге Сибири в результате пожаров и в целом антропогенного воздействия значительно усилилось господство светлохвойных и мелколиственных типов леса. Встречаются участки, где экологические условия видоизменились настолько, что мелколиственные, кустарниковые и травяные типы геосистем переходят в разряд устойчиво-длительно-производных, когда при снятии антропогенной нагрузки геосистемы уже не восстановят свой первоначальный облик. Такая динамичность определяется в значительной мере региональным своеобразием гидротермического режима геосистем, в том числе свойственных ему периодов засушливости воздуха, делающих тайгу слабоустойчивой в районах хозяйственного освоения.

Наряду с внешними воздействиями на геосистему, продолжительными по времени, наблюдаются также и серии многократно повторяющихся воздействий с относительно малым промежутком времени между ними. Они переводят геосистему из одного состояния в другое, сохраняя при этом ее основные внутренние взаимосвязи. Речь идет о серийных типах геосистем. Многообразие таких состояний не противоречит сохранению инварианта, т. к. их модификация происходит в пределах допустимого диапазона. Это способ сохранения основного генетического качества геосистемы, достигнутого на современном этапе истории географической оболочки, который отличен от коренного типа разнообразием своих переменных состояний. В свою очередь, уязвимость коренного типа геосистем существенно снижается за счет многообразия составляющих элементов, которое, однако, уменьшается с размерностью геосистем. Фация в один и тот же момент времени может вместить наименьшее число элементов. Это значительно ослабляет ее автономность к среде по сравнению с геосистемами других уровней. Очевидно, что при этом серийные геосистемы топологической размерности будут отличаться наименьшей степенью уязвимости, получая дополнительный приток вещества и энергии. Например, во флювиально-субгидроморфных местоположениях Приангарья темнохвойно-таежные геосистемы функционируют в более благоприятных экологических условиях по сравнению с остальными таежными типами. Это происходит за счет дополнительной проточной влаги, которая способствует появлению мощных зарослей влаголюбивого разнотравья и тем самым усилению гумусонакопления в почве. Дополнительное увлажнение почвы увеличивает также продуктивность древостоев. В свою очередь, коренные фации таежных и подтаежных типов геосистем региона наиболее чувствительны к изменениям климата.

Антропогенная деятельность обычно ускоряет естественный ход процесса развития, изменяя наиболее быстро геосистемы с наиболее низкими показателями вещественно-энергетического обмена, крайними проявлениями согласованности элементов, при резонансе однонаправленных естественных и антропогенных процессов, быстрых и нехарактерных для геосистем изменениях среды. В результате значительная антропогенная трансформация геосистем во многом определяется особенностями проявления факторов уязвимости.

На основе анализа изложенных факторов в качестве примера была составлена карта уязвимости геосистем Приангарья (рис. 2).

Заключение. Таким образом, уязвимость таежных геосистем регионального уровня иерархии — качественная категория, которая соответствует современному состоянию природной среды региона и проявляется в системной совокупности свойств, отражающих их внутреннюю целостность и отношения с внешней средой. При анализе уязвимости геосистем исследуются факторы взаимосвязей и иерархичности геосистем, резонансов, памяти, вещественно-энергетических потоков, развития.

Геосистема реагирует на внешние воздействия согласно этим механизмам, определяющим ее уязвимость, поэтому далеко не всегда сильная антропогенная трансформация геосистем является свидетельством интенсивной деятельности человека.

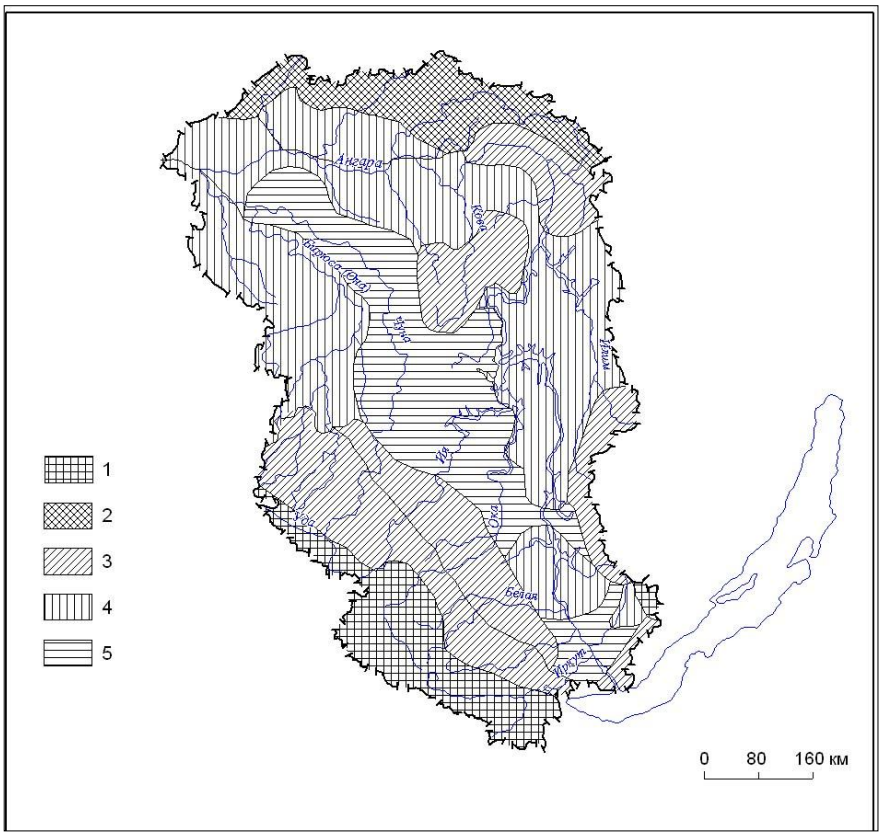


Рисунок 2. Уязвимость геосистем Приангарья. Степень уязвимости: 1 — наиболее высокая, 2 — очень высокая, 3 — средняя, 4 — низкая, 5 — очень низкая

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-05-00819).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Криштофович А. Н.* Очерк растительности Око-Ангарского края (Иркутской губернии) // Тр. почвенно-ботанических экспедиций по исследованию колонизационных районов Азиатской России. Ч. II. Ботанические исследования.1910. Вып. 3. СПб, 1913. С. 4—184.
2. *Сочава В. Б.* Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 320 с.

***

ОПЫТ МЕЖДУНАРОДНОГО СОТРУДНИЧЕСТВА ПРИ ФОРМИРОВАНИИ БАЗЫ ДАННЫХ ПО БИОЛОГИЧЕСКОМУ РАЗНООБРАЗИЮ ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЕВРАЗИИ

Ю. КУРХИНЕН[1], О. ОВАСКАЙНЕН[1], В. БОЛЬШАКОВ[2], Т. БЕСПАЛОВА[3], Н. БЕЛЯЕВА[4], М. БАБУШКИН[5], В. БОБРОВ[6], А. ВАСИН[7], А. ГРОМЦЕВ[8], П. ДАНИЛОВ[9], М. ДЕЛЬГАДО[1], З. ДРОЗДОВА[10], С. ИГОШЕВА[11], Е. КАЙГОРОДОВА[12], А. КНОРРЕ[13], С. КОЧАНОВ[14], А. КУЗНЕЦОВ[5], А. КУТЕНКОВ[15], Н. КУЯНЦЕВА[16], Е. ЛАРИН[4], Х. ЛИНДЕН[17], В. МАМОНТОВ[18], Е. МЕЙКЕ[1], Н. НЕВЕРОВ[18, 19], Л. ПУЧНИНА[20], С. САЗОНОВ[8], Н. СИККИЛЯ[21], С. РЫКОВА[20], Т. ТЕРТИЦА[21], Г. ТИХОНОВ[6], О. ЧАЩИНА[16], М. ЯКОВЛЕВА[15]

[1] Университет Хельсинки, Хельсинки, Финляндия
[2] Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия
[3] Национальный парк «Кондинские озера», Россия
[4] Природный биосферный заповедник «Висимский», Россия
[5] Дарвинский природный биосферный заповедник, Россия
[6] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия
[7] Заповедник «Малая Сосьва», Россия
[8] Институт леса КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия
[9] Институт биологии КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия
[10] Национальный парк «Мещёра», Россия
[11] Природный заповедник «Полистовский», Россия
[12] Природный биосферный заповедник «Брянский лес», Россия
[13] Природный заповедник «Столбы», Красноярск, Россия
[14] Институт биологии Коми НЦ РАН, Сыктывкар, Россия
[15] Природный заповедник «Кивач», Россия
[16] Ильменский заповедник УрО РАН, Россия
[17] Институт охотничьего и рыбного хозяйства Финляндии, Хельсинки, Финляндия

[18] Институт экологических проблем Севера УрО РАН, Архангельск, Россия
[19] Национальный парк «Кенозерский», Россия
[20] Природный заповедник «Пинежский», Россия
[21] Природный заповедник «Костомукшский», Россия

АННОТАЦИЯ
В работе анализируется опыт международного сотрудничества в процессе совместных исследований биологического разнообразия таежных лесов обширного региона — от Финляндии до Центральной Сибири.

Появлению проекта, о котором идет речь в данной работе («Linking environmental changeto biodiversity change: long-term and large-scale data on European boreal forest diversity» — «Связь экологических изменений с изменениями биоразнообразия: долгосрочные и масштабные данные о биологическом разнообразии бореальных лесов Европы»), предшествовало длительное (примерно 40 лет) и эффективное (совместные проекты и десятки публикаций) сотрудничество биологов двух стран в области разработки методов учета диких животных и сравнительного анализа их данных на территории Восточной Фенноскандии (Финляндия и Российская Карелия). Финляндия — единственная из стран дальнего зарубежья, которая при ежегодных оценках численности охотничьих животных в массовых, государственных, масштабах стала использовать именно российский метод: зимний маршрутный учет. В первом проекте (1990-е годы) была разработана общая картографическая основа для сравнительных исследований на территориях двух стран, апробированы новые методы оценки видового разнообразия животных на основе ЗМУ и разработаны первые модели зависимостей между территориальной динамикой структуры лесов и численностью животных. Во втором проекте (2004—2008 гг.) все эти разработки были развиты, добавлен список видов (воробьиные птицы, мелкие млекопитающие, таежные виды сосудистых растений, летяга и др.), составлены региональные критерии «критических» пределов трансформации лесов с точки зрения сохранения специализированных таежных видов. Здесь же была обоснована концепция «таежных коридоров» Фенноскандии, которая обсуждалась на международных симпозиумах в Перми (2006), Вене (2007), Кирове (2007), Хельсинки (2007), Санкт-Петербурге (2008), Петрозаводске (2008), Архангельске (2008), Вологде (2008) и Барселоне (2008).

В отличие от предыдущих проектов, проект «Linking environmental change to biodiversity change: long-term and large-scale data on European boreal forest diversity» (EBFB) предполагает не ограничиваться сбором и анализом данных только по численности диких (охотничьих) животных на базе ЗМУ. Речь идет о создании базы данных массовых учетов млекопитающих (в т.ч. мелких), птиц, беспозвоночных, учета динамики обилия и разнообразия сосудистых растений и грибов, статистики охоты, динамики метеофакторов, структуры лесного покрова и фенологии. Район исследований — биом европейской тайги от Скандинавии до Урала. Предполагается, что в базе данных будут отражены экологические изменения, которые произошли в экосистеме бореальных лесов за последние 50 лет (в том числе с учетом мониторинга антропогенной динамики структуры лесов, происходящей на фоне климатических изменений). Уже в начале разработки проекта мы поняли, что удастся не ограничиваться только зоной европейской тайги—в проекте приняли активное участие ученые из Екатеринбурга (Институт экологии растений и животных, Уральское отделение Российской академии наук), Тюмени (Тюменский государственный университет), Миасса (Ильменский государственный заповедник им. В. И. Ленина УрО РАН), ООПТ Западной Сибири (природный парк «Кондинские озера»), а в 2014 г. к проекту присоединились Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Государственный природный заповедник «Столбы», Государственный природный заповедник «Малая Сосьва». Объединение и обработка базы данных основываются на организации сети сотрудничества между научными организациями России и Финляндии. В настоящее время в числе участников уже более 100 ученых. В качестве партнеров представлены институты Академии наук России, ориентированные на научные исследования национальные парки и заповедники, университеты Санкт-Петербурга, Хельсинки, Петрозаводска и несколько НИИ Финляндии.

Сформированная база данных по учетам животных и растений работает по следующим принципам:

1. Исследователи «входят» со своими материалами в базу данных, проект помогает с переводом данных в электронный вид и дает информацию на сайте. При этом никто не может использовать данные исследователя или научной организации без ее ведома и разрешения.
2. Одновременно в рамках проекта создаются рабочие группы, например, по зимнему маршрутному учету охотничьих животных (и другие), с целью сравнить методы, унифицировать данные и приступить к совместному анализу и опубликованию данных.

Обработка данных базируется в том числе на разработках группы математической биологии Университета Хельсинки. Основная работа группы фокусируется на взаимодействии между теоретическими и эмпирическими исследованиями в пространственной и эволюционной биологии. ГМБ разработала широкий спектр математических, статистических и расчетных методов анализа

перемещений животных (Ovaskainen, Cornell, 2003; Ovaskainen et al., 2008) и динамики популяций видов, населяющих разнородные ландшафты, с особым акцентом на выживаемость популяций (Ovaskainen O., et al. 2002; Ovaskainen, Hanski, 2004; Ovaskainen, Meerson, 2010).В качестве партнеров в проекте — уже более 100 исследователей из более чем 20 научных организаций.

Уже в начале разработки проекта выявилось большое значение многолетних материалов «Летописи природы» заповедников России, которые содержат ценную информацию о пространственных и временных изменениях биоты. Несмотря на то, что данные из «Летописей природы» были использованы в русскоязычных публикациях, публикаций на английском языке в научных журналах на удивление мало, учитывая уникальный характер этих данных. В рамках проекта EBFB был осуществлен совместный пилотный проект с Государственным природным заповедником «Кивач» (Карелия, Россия) по анализу фенологических данных, содержащихся в «Летописях природы». Он позволил получить совершенно новые данные по многолетней динамике десятков фенологических событий в средней тайге Восточной Фенноскандии (Ovaskainen et al., 2012). В данной работе представлена серия из 10425 дат, по которым в одной точке на территории России систематически в течение 40 лет собирались данные по 97 фенологическим событиям у растений, 78 — у птиц, 10 — у пресмыкающихся и земноводных, 19 — у насекомых и 9 — у грибов, а также по 77 климатическим событиям, связанным с температурой, осадками, снежным и ледовым покровом и заморозками. Показано, что сдвиг фенологических событий у разных видов происходит разными темпами отчасти потому, что они реагируют на разные климатические факторы, которые, в свою очередь, также меняются с различной скоростью. Весенняя фенология у растений ускорялась даже быстрее, чем повышалась средняя температура, а реакция мигрирующих птиц оказалась не такой однозначной, и сдвиг в целом был слабее, чем у растений. Основным пусковым механизмом фенологических событий у птиц и насекомых были краткосрочные климатические сигналы (колебания температурного режима, снежного и ледового покрова), в то время как на многие растения, пресмыкающихся, земноводных и грибы влияют средние долгосрочные климатические переменные. Климатические изменения способны нарушить межвидовую синхронность фенологических циклов, что может негативно повлиять на функционирование экосистем. Тема эта оказалась настолько интересной, что в 2013 году мы организовали в Петрозаводске семинар с целью собрать вместе исследователей, работающих с данными из «Летописей природы» (и другими подобными данными), которые к тому же были бы заинтересованы в международном сотрудничестве (например, в создании общей базы данных и совместных публикациях в англо- и русскоязычных научных изданиях). Помимо других результатов, на семинаре было достигнуто соглашение, что заповедники и национальные парки проведут оцифровку имеющихся данных к началу 2014 года, чтобы иметь возможность начать их анализ к следующей встрече весной на семинаре Ильмень-2014. С тех пор были собраны фенологические данные с 15 заповедников и национальных парков, а также метеорологические данные со 135 станций, расположенных на всей территории России. Этому был посвящен специальный семинар в апреле 2014 г., на котором обсужден проект крупной совместной публикации по данной проблеме.

Помимо анализа фенологических данных в рамках проекта оформились несколько «активно продвигающихся» направлений:

— факторы многолетней динамики численности мелких млекопитающих. Конференция, посвященная этой теме (в рамках проекта), пройдет в Финляндии в феврале 2015 года;
— взаимосвязь результатов количественных учетов птиц, метеоданных и фенологии. Отрабатывается возможность проведения отдельной рабочей встречи.

Помимо задачи формирования базы данных мы планируем, используя массовый материал по учетам животных и растений и новейшие математические методы, проанализировать состояние биологического разнообразия всего биома европейской тайги как единой экосистемы — с учетом вероятности процессов фрагментации и на фоне климатических изменений. Хотя в названии присутствует фраза «бореальных лесов Европы», коллектив проекта рассчитывает на сотрудничество и с коллегами из Сибири: их данные смогут служить хорошим «контролем» при анализе состояния таежных экосистем Европы.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Курхинен Ю. П., Линдèн Х., Оваскайнен О., Данилов П. И., Ивантер Э. В.* Опыт сотрудничества региональных и международных баз данных в приграничных регионах России и Финляндии Формирование и реализация экологической политики на региональном уровне: Матер. VI Всеросс. науч.-практ. конференции с междунар. участием, 24— 25 окт. 2013 г. Ярославль: Изд-во Академии Пастухова, 2013. С. 122—123.
2. *Gromtsev A. N., Litinskiy P. U., Lindholm T., Kurhinen Y.* The stateand problem sofindigenous forests preservationin Eastern Fennoscandia //The last large intact forests in Northwest Russia. Protection and sustainable use. Tema Nord, Nordic Counsil of Ministers, Copenhagen, 2009. P. 55—65.
3. *Kurhinen J., Danilov P., Gromtsev A., Helle P. and Lindèn H.* Patterns of black grouse, Tetraotetrix distribution in northwestern Russia at the turn of the millennium // Collection of papers from the 4th International Black Grouse Conference. Folia Zoologica. 2009. 58 (2). P. 168—172.
4. *Kurhinen J., Kulebjakina E., Zadiraka E., Mamontov V., Muravskaya E., Hanski I.* Distribution of the Siberian flying

squirrel (Pteromysvolans L.) in taiga isthmuses between Baltic and White Sea regions // Acta Zoologica Lituanica. 2011. Vol. 21. N 4. P. 306—310.
5. *Linden H., Danilov P., Gromtsev A., Helle P., Ivanter E., Kurhinen J.* Large-scale coridors to connect the taiga fauna to Fennoscandia // Wildlife Biology. 2000. 6. P.179—188.
6. *Ovaskainen O., Skorokhodova S., Yakovleva M., Sukhov A., Kutenkov A., Kutenkova N., Shcherbakov A., Meyke E., Delgado M.* Community-level phenological response to climate change // PNAS. 2013. P. 127—130.

***

УДК 630*182:581.524.34(470.13-924.82)

ФОРМИРОВАНИЕ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ХОДЕ САМОВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ НА ТЕХНОГЕННЫХ СУБСТРАТАХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

И. А. ЛИХАНОВА, Ю. В. ХОЛОПОВ, Е. М. ЛАПТЕВА

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

АННОТАЦИЯ

Рассмотрен процесс самовосстановления лесных экосистем на техногенных субстратах средней тайги. В условиях нормального увлажнения на песках к 50-м годам сукцессии формируются сосняки лишайниковые на слаборазвитых почвах, характеризующихся маломощной подстилкой. На суглинках лесные сообщества (обычно березняки разнотравные) формируются к третьему десятилетию сукцессии. Почвы характеризуются дифференцированной на подгоризонты лесной подстилкой и гумусово-слаборазвитым одернованным слоем.

Нарастание темпов нарушения земель в таежной зоне европейского северо-востока России актуализирует процесс изучения восстановительной сукцессии на посттехногенных территориях. Цель работы — выявление закономерностей формирования лесных экосистем на посттехногенных территориях при самовосстановительном процессе в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми.

В ходе исследования применяли классические методы почвоведения и геоботаники; методы количественного химического анализа почв (определение pH, валового содержания $C_{орг.}$ и $N_{общ.}$, обменных оснований, гидролизуемого азота, подвижных форм K_2O и P_2O_5). Содержание железа Fe_2O_3 и Al_2O_3 в вытяжках Тамма определяли методом атомно-эмиссионной спектрометрии (МКХА № 88-17641-181-2012). В образцах подстилки определяли содержание C, N методом газовой хроматографии (МКХА № 88-17641-94-2009) на элементном анализаторе EA 1110; Mn, Fe, Al, Ca, Na, Mg, K, P — методом атомно-эмиссионной спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой (ПНД Ф 16.1:2.3:3.11-98).

Выявлено, что в подзоне средней тайги на песчаных субстратах (на месте сосняков лишайниковых) с первых лет самовосстановительного процесса начинается внедрение сосны. К третьему десятилетию формируются разреженные сосняки. В первые два десятилетия напочвенный покров формируется в основном за счет разреженных экземпляров ксерофильных сосудистых растений и пионерных мхов, а в последующем — лишайников. К 5—6-му десятилетиям формируются сосняки лишайниковые. Ключевой участок с сосняком лишайниковым описан на территории бывшего песчаного карьера строительных материалов Язель, расположенного на боровой террасе р. Вычегды, сложенной мощными древнеаллювиальными песками. Состав древостоя — 10С + Ос. На 1 га насчитывается всего 1000 шт. сосны средней высотой 4,4 м, диаметром 4,9 см. В подросте высотой до 1,3 м (состав 10С) превалирует также сосна (1867 шт./га). В сомкнутом лишайниковом покрове доминирует *Cladonia arbuscula*. Из мхов большим обилием отличается *Polytrichum piliferum*. Разреженный травянисто-кустарничковый ярус — из ксерофильных растений: *Festuca ovina*, *Carex ericetorum*, *Antennaria dioica*, *Calluna vulgaris*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium vitis-idaea* и др. Данные по фитомассе показывают явное преобладание в напочвенном покрове лишайников рода *Cladonia* — 176 ± 36.2 г/м^2. Фитомасса травянистых растений составляет всего 6.2 ± 1.5 г/м^2, кустарничков — 5.6 ± 2.3 г/м^2, мхов — 3.1 ± 1.9 г/м^2.

Под сосняком сформирована слаборазвитая песчаная почва. В профиле четко вычленяется маломощный органогенный горизонт О (до 1 см). Запасы подстилки в почве на данной стадии сукцессии небольшие — около 1.9 т/га. В ее составе на долю слаборазложившегося древесного опада приходится 31.5 % (0.6 т/га), на долю отмерших остатков лишайников и сосудистых растений — 68.4 % (1.3 т/га). Для сравнения: запасы лесной подстилки в подзолах иллювиально-железистых, которые развиты под пологом целинных сосновых лишайниковых лесов, практически в 4 раза (в 3.7) выше. Как и в ненарушенных подзолах, лесные подстилки слаборазвитой почвы отличаются низкой зольностью и слабой степенью разложения, о чем свидетельствует достаточно широкое отношение углерода к азоту

(примерно 60) (табл. 1). Это определяется составом растительного опада (в основном лишайники), включающегося в процессы минерализации. Несмотря на то, что подстилка характеризуется максимальной кислотностью, в ней отмечается биогенное накопление обменных Ca, Mg и подвижных форм азота, фосфора, калия (табл. 2). Глубже минеральная часть профиля слабо дифференцирована и бедна элементами питания. Следует отметить, что профиль на глубине 43—70 см более увлажнен, достаточно четко прослеживаются ржавые пятна и стяжения, свидетельствующие о возможном периодическом протекании процессов оглеения, восстановления и окисления соединений железа. С 35 см происходит некоторое увеличение содержания биогенных элементов, что может быть связано со сменой гранулометрического состава породы и, возможно, с их гидрогенным накоплением в нижней части профиля на границе верховодки. Таким образом, преобразование песчаного субстрата на техногенных площадях в процессе пятидесятилетнего восстановления растительного покрова в основном затрагивает верхние горизонты профиля.

Таблица 1. Характеристика органогенного горизонта в сосняке лишайниковом

Масса, т/га	C, %	N, %	C/N	P, %	S, %	K, %	Na, %	Ca, %	Mg, %	Fe, %	Al, %
1.9 ± 0.2	30.3	0.52	58.3	0.036	0.028	0.08	0.002	0.14	0.038	0.14	0.17

Таблица 2. Агрохимические показатели почвы под сосняком лишайниковым

Глубина образца, см	Гигроскопическая вода, %	Потери при прокаливании, %	Al_2O_3, % по Тамму	Fe_2O_3, % по Тамму	Fe_2O_3, % по Джексону	$pH_{водн.}$	$C_{орг.}$, %	$N_{гидр.}$ мг/100 г в. с. п.	P_2O_5 мг/100 г в. с. п.	K_20 мг/100 г в. с. п.	Ca^{2+} ммоль/100 г в. с. п.	Mg^{2+} ммоль/100 г в. с. п.
O (0—1)	н.о.	н.о.	0.05	0.04	0.06	4.5	30.3	3.26	9.7	64.5	1.72	0.31
C (1—2)	0.27	1.83	0.04	0.04	0.09	4.8	0.6	2.30	3.45	4.18	1.45	0.39
C (2—10)	0.18	0.51	0.03	0.03	0.08	5.1	0.15	0.84	5.56	3.25	1.20	0.43
C (10—25)	0.16	0.29	0.03	0.02	0.08	5.6	0.0	1.12	4.26	3.91	1.11	0.34
C (25—40)	0.26	0.38	0.03	0.03	0.11	5.7	2.26	0.9	7.22	6.44	2.33	0.62
C (40—55)	0.25	0.36	0.04	0.04	0.10	5.8	1.21	0.28	8.84	4.15	2.04	0.53
C (55—70)	0.30	0.40	0.04	0.05	0.12	5.7	2.38	0.56	8.56	4.39	2.20	0.65

В средней тайге на суглинистых субстратах с нормальными условиями увлажнения на месте уничтоженных ельников зеленомошных в первом десятилетии сукцессии формируются разнотравно-злаковые сообщества и начинается внедрение древесных и кустарниковых растений. В начале третьего десятилетия практически заканчивается процесс замещения травянистой экосистемы на лесную, которую диагностирует формирование сомкнутого древесного / древесно-кустарникового яруса (сомкнутость крон — до 0.8, высота — до 8 м, количество — около 20 000 шт./га) и напочвенного покрова с преобладанием лесных и опушечных видов. На поверхность почвы поступает до 38.2 т/га опада. Причем за счет отмирания травянистых растений поступает только 15,7 % от этого количества, остальное — листовой опад древесно-кустарникового яруса. Соответственно на поверхности почвы формируется хвойно-лиственная подстилка мощностью до 2—3 см. В третьем десятилетии восстановительного процесса лесная подстилка под молодым лесным сообществом уже четко стратифицирована на подгоризонты. Верхний слой (L) состоит из слаборазложившихся листьев березы, ивы, хвои сосны, веточек. Ферментативный слой (F) состоит из измельченных растительных остатков, пронизанных гифами грибов. Слой гумификации (H) — черно-бурый, состоит из хорошо разложившегося органического вещества, связанного с минеральной частью почвы. Общая масса органогенного горизонта достигает 15 т/га. По мере разложения растительного опада в подстилках отмечается снижение доли углерода, азота и величины соотношения C/N, а также возрастание доли Fe и Al, что, в принципе, характерно для лесных подстилок таежных почв (табл. 3). Органогенный горизонт характеризуется слабокислой, близкой к нейтральной реакцией среды. Здесь также происходит накопление обменных оснований и элементов-биогенов (табл. 4). Так же, как и на песках, в молодом лесном сообществе дифференциации нижележащей минеральной толщи на данном этапе еще не происходит: ниже по профилю — практически не измененный почвообразовательным процессом суглинистый субстрат, только под подстилкой вычленяется маломощный гумусо-слаборазвитый горизонт W, сохраняющийся от предыдущей дерновой стадии сукцессии (стадии травянистого сообщества) и поддерживаемый наличием трав под пологом древесных пород. В минеральной толще содержание углерода, азота и биогенных элементов резко уменьшается (табл. 4).

Таким образом, к середине первого столетия самовосстановительной сукцессии в биоклиматических условиях подзоны средней тайги на песчаных техногенных субстратах в дренированных условиях происходит формирование сосняков лишайниковых. Основные изменения почв связаны с накоплением органического вещества и формированием верхних органогенных горизонтов; минеральная толща слабо затронута почвообразовательными процессами.

Таблица 3. Характеристика лесной подстилки в сосново-березовом разнотравном сообществе, сформировавшемся на суглинистом техногенном субстрате

Подгоризонт	Масса, т/га	C, %	N, %	C/N	P, %	S, %	K, %	Na, %	Ca, %	Mg,%	Fe, %	Al, %
L (0—0.5)	3.5 ± 0.2	41.8	1.5	27.1	0.14	0.12	0.22	0.01	1.78	0.23	0.31	0.41
F (0.5—1)	5.0 ± 0.6	20.8	0.9	23.3	0.09	0.10	0.23	0.01	1.47	0.40	1.00	1.38
H (1—2.5)	15.7 ± 1.6	11.5	0.6	19.4	0.07	0.06	0.28	0.01	0.95	0.43	1.50	1.83

Таблица 4. Агрохимические показатели почвы под сосново-березовым разнотравным сообществом, сформировавшимся на суглинистом техногенном субстрате

Глубина образца, см	Гигроскопическая вода, %	Потери при прокаливании, %	по Тамму		по Джексону	$pH_{водн.}$	$C_{орг.}$, %	$N_{гидр.}$	P_2O_5	K_20	Ca^{2+}	Mg^{2+}
			Al_2O_3, %	Fe_2O_3, %	Fe_2O_3, %			мг/100 г в. с. п.			ммоль/100 г в. с. п.	
L (0—0.5)	н.о.	н.о.	0.14	0.18	0.59	6.1	39.95	10.1	61.1	127.0	н.о.	н.о.
F (0.5—1)	5.63	38.90	0.13	0.17	0.54	6.2	20.1	8.4	44.4	112.5	44.0	11.5
H (1—2.5)	3.90	21.77	0.14	0.21	0.61	6.3	7.78	6.2	37.2	58.0	28.7	5.9
W (2.5—5)	2.27	3.36	0.19	0.26	0.87	5.4	0.48	2.9	16.4	19.9	8.9	3.8
C (5—10)	2.63	2.89	0.25	0.27	0.98	5.2	0.11	1.0	15.5	16.25	9.4	4.3
C (10—15)	2.47	2.56	0.25	0.29	0.92	5.1	0.10	1.5	21.5	12.18	8.8	4.0
C (15—20)	2.55	1.29	0.2	0.30	0.71	5.1	0.10	1.3	22.6	12.27	9.2	4.3
C (20—25)	2.72	2.56	0.20	0.23	0.95	5.1	0.14	0.8	22.6	11.98	9.2	4.6
C (25—30)	2.66	2.56	0.20	0.23	0.95	5.1	0.14	1.7	23.4	11.80	9.4	4.7
C (30—40)	2.64	2.39	0.16	0.17	0.93	5.1	0.21	1.1	24.9	11.4	9.2	4.5
C (40—50)	2.59	2.33	0.19	0.23	0.94	5.4	0.14	2.1	24.7	12.25	9.3	4.7

На суглинках в ходе сукцессии происходит смена травянистых сообществ на молодые лесные (обычно березняки разнотравные), что обусловливает в ходе почвообразования последовательную смену дернового процесса на процессы подстилкообразования при сохранении маломощного гумусово-слаборазвитого горизонта в верхней части минеральной толщи формирующейся слаборазвитой почвы.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 3-04-98818 «Ускоренное восстановление лесных экосистем на посттехногенных территориях таежной зоны Республики Коми».

***

УДК 630*181.351:581.5

КАЧЕСТВО СЕМЕННЫХ ПОТОМСТВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ РАЗНЫХ ПРОИСХОЖДЕНИЙ НА ВЫРОВНЕННОМ ЭКОЛОГИЧЕСКОМ ФОНЕ

С. Г. МАХНЕВА, П. Е. МОХНАЧЕВ

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

АННОТАЦИЯ

Изучены семенные потомства сосны обыкновенной, произрастающей при разных уровнях техногенного загрязнения, в условиях лабораторного и вегетационного опытов. Выявлены общие черты и отличия показателей проростков и сеянцев и структуры их связей для древостоев сосны разного происхождения на выровненном экологическом фоне.

Длительное техногенное загрязнение среды может приводить к аккумуляции компонентов техногенных эмиссий в почве, что изменяет ее свойства и является значимым фактором влияния на наземные экосистемы. Техногенные выбросы цементных и магнезитовых производств, сжигания углей в России улавливаются не в полной мере, слабо утилизируются. Между тем щелочная техногенная трансформация почв оказывает на хвойные леса негативное воздействие и может приводить к их полной деградации.

Целью исследования был мониторинг репродукции сосны обыкновенной в лесных культурах в условиях разных уровней техногенного загрязнения. В задачи данного исследования входило изучение посевных качеств семян сосны обыкновенной, сформированных в древостоях при разном уровне техногенного загрязнения среды, проростков и сеянцев семян сосны обыкновенной в условиях лабораторного и вегетационного опыта; изучение структуры взаимосвязей показателей семян, проростков и сеянцев семян для определения значения фактора техногенного загрязнения на этапах репродукции и выявления прогностической ценности показателей лабораторного опыта в отношении роста и развития сеянцев в условиях грунта.

Основным источником техногенных аэрополлютантов в районе исследований является комбинат «Магнезит» (г. Сатка, Челябинская область). В состав выбросов комбината входят твердые вещества — высокощелочная магнезитовая пыль (80 % ее состава — соединения магния) и газообразные — диоксид углерода, диоксид серы, диоксид азота и углеводороды без летучих органических соединений. В образцах снега и почвы, отобранных в окрестностях г. Сатка в период 1983—2012 гг., выявлено значительное возрастание показателя pH от нейтральной и слабокислой на удалении 20—25 км от завода до сильнощелочной на удалении 1—3 км; на ближайших к заводу территориях выявлено возрастание концентраций соединений магния до 3277—5359 мг/м^2, что в 28—45 раз выше, чем в фоновых условиях [1, 2]. За многолетний период работы комбината негативному воздействию подверглись более 50 тысяч га лесного фонда. На прилегающих к заводу территориях сосновые и лиственничные леса погибли, на остальной находятся на разных стадиях дигрессии [1].

В 1980—1983 гг. сотрудниками Уральской лесной опытной станции (в н. в. Ботанического сада УрО РАН, г. Екатеринбург) на опытных участках (ОУ) были заложены лесные культуры сосны, березы, лиственницы в условиях сильного (ОУ-2), среднего (ОУ-5), слабого (ОУ-4) уровней техногенного загрязнения среды на удалении соответственно 1, 3, 10 км от основного источника техногенного загрязнения. Культуры были созданы двулетними саженцами из семян местного происхождения. Состояние культур сосны обыкновенной 33—36-летнего возраста в настоящее время определяется уровнем техногенного загрязнения территории, они оцениваются как погибшие (деревья сохранились единично и куртинами) (ОУ-2) и слабоповрежденные (ОУ-5, ОУ-4) [3].

Семена для исследования собирали со всех семеносящих деревьев опытных участков. В качестве контрольных были использованы семена культур сосны того же класса возраста, заложенных семенами местного происхождения, произрастающих вблизи п.г.т. Сулея на удалении 20 км от комбината (ОУ-К).

Определяли массу 1000 шт. семян (г); в лабораторном опыте — всхожесть семян на 15-й день (%) согласно ГОСТ 13056.6-68, длину корешка и гипокотиля проростка на 15-й день (см), число семядолей; в вегетационном опыте — грунтовую всхожесть семян (%) сосны всех ОУ с 15-го по 470-й день в почве, длину гипокотиля и сеянца, сохранность (выживаемость) сеянцев сосны в разные сроки опыта как отношение числа живых сеянцев к числу высеянных семян (%), гибель сеянцев сосны в разные сроки опыта (%); стадию развития сеянца и хвои, количество вторичной хвои, диаметр ствола у корневой шейки сеянца (мм). В вегетационном опыте посев семян был произведен построчно на глубину 0,5—0,7 см в деревянные ящики, наполненные почвой (корнеобитаемый слой до глубины 15 см) из фоновых условий (ОУ-К). Ящики с сеянцами были размещены в теплице в равных условиях освещения, температуры и влажности. Для статистической обработки данных использовали методы вариационной и многомерной статистики пакета программ Statistica.

Установлено, что в древостое сосны в зоне сильного уровня техногенного загрязнения (ОУ-2) формируются мелкие семена; различия по показателю массы 1000 шт. семян достоверны с семенами древостоев ОУ-4 и ОУ-К ($p < 0,05$). По мере снижения уровня техногенного загрязнения масса семян возрастает. Следует отметить, что семена сосны из зоны сильного уровня техногенного загрязнения при достоверно меньшем значении показателя массы имеют всхожесть, сравнимую с таковой семян других древостоев. По показателям длины корешка и гипокотиля проростка в условиях лабораторного опыта не выявлено достоверных различий между деревьями исследуемых ОУ.

Появление всходов семян в грунте в вегетационном опыте регистрировалось на протяжении всего летнего периода первого года опыта вплоть до сентября (рис. 1). Значение показателя грунтовой всхожести семян всех древостоев в первый вегетационный период закономерно возрастает от 16—29 % на 15-й день опыта до 63—74 % на 105-й день.

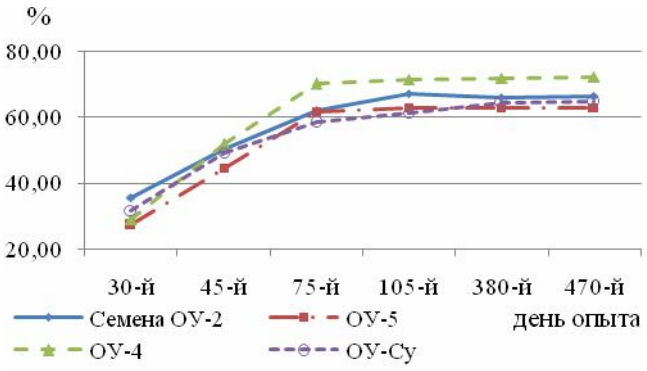


Рисунок 1. Всхожесть семян сосны в грунте (погибшие сеянцы исключены)

Наиболее интенсивная элиминация проростков и сеянцев наблюдается в первый вегетационный период и составляет для всех древостоев 3,6—4,5 % от всхожих семян. В течение зимы и весны потери сеянцев составили еще 1,23—2,46 % от числа всхожих. Во второй вегетационный период гибель сеянцев не выявлена.

Наблюдения за развитием сеянцев в теплице проводили в течение двух вегетационных сезонов. В 1-й вегетационный сезон все сеянцы были фенотипически однородными, отличались по высоте и срокам прохождения одинаковых стадий

развития (всходы, рост гипокотиля, развертывание семядолей, развитие и рост эпикотиля и ювенильной хвои, рост в высоту, формирование верхушечной почки). К 105-му дню наблюдений (сентябрь 2012 г.) большая часть сеянцев находилась на стадии роста эпикотиля, развития и роста ювенильной хвои. У части сеянцев в нижней части ствола появилась парная вторичная хвоя. Наблюдения 2-го вегетационного сезона выявили разнообразие индивидуальных траекторий развития сеянцев и, как следствие, разнообразие наблюдаемых фенотипов. Типичные сеянцы конца второго вегетационного сезона (~ 470-й день) имеют одревесневший в нижней части (гипокотиль) ствол; ювенильная хвоя подсыхает; вторичная хвоя имеется в верхней части ствола или в верхней и нижней частях ствола; формируется мутовка почек на вершине. У части сеянцев одна почка из мутовки прорастала новым побегом. Сеянцы из семян, которые в первый вегетационный сезон проросли позже, не достигли к осени 2013 года типичного состояния, имели только ювенильную хвою и удлиняющийся эпикотиль или единичную вторичную хвою в нижней части эпикотиля.

По окончании второго вегетационного периода нами были изучены морфометрические показатели сеянцев (табл. 1). Поскольку период появления всходов был сильно растянут, мы включили в обсуждение только те сеянцы, которые ко времени оценки были на одинаковой стадии развития — стволик, одревесневший в нижней части (гипокотиль), имеется вторичная хвоя в верхней части ствола, формируется верхушечная почка. Отметим, что сеянцы семян из фоновых условий характеризуются достоверно большими ($p < 0,05$) значениями показателей длины гипокотиля, общей длины сеянца, числа пар хвои по сравнению с сеянцами семян других древостоев. Для сеянцев семян из зоны сильного уровня техногенного загрязнения отметим более низкие относительно других древостоев значения показателей диаметра стволика у основания, длины хвои, длины гипокотиля.

Таблица 1. Показатели роста и развития сеянцев в вегетационном опыте

Опытный участок	Диаметр, мм	Длина гипокотиля, мм	Длина сеянца, мм	Число пар вторичной хвои, шт.	Стадия развития хвои, балл
ОУ-2	1,67 ± 0,06	16,26 ± 0,48*$_{к, 5}$	97,86 ± 3,94*$_{к}$	19,57 ± 1,03	3,06 ± 0,07*$_{4}$
ОУ-5	1,85 ± 0,06*$_{2, 4}$	18,00 ± 0,50*$_{к}$	94,36 ± 3,28*$_{к}$	19,67 ± 1,06	2,99 ± 0,07*$_{4}$
ОУ-4	1,67 ± 0,05	16,46 ± 0,51*$_{к}$	90,98 ± 3,05*$_{к}$	17,03 ± 0,92*$_{к}$	2,73 ± 0,06
ОУ-К	1,78 ± 0,06	19,84 ± 0,57	112,23 ± 4,29	23,58 ± 1,51	2,89 ± 0,08

* различия достоверны при $p < 0,05$.

Для определения структуры взаимосвязей показателей семян, проростков и сеянцев, оценки прогностического значения показателей семян и проростков семян в лабораторном опыте провели факторный анализ. Установлено, что показатели длины сеянцев семян ОУ-2, диаметра ствола, количества вторичной хвои к концу 2-го вегетационного сезона хорошо прогнозируются ($p < 0,05$) по показателям роста проростков в лабораторных условиях; показатель всхожести семян в грунтовых условиях — по показателю лабораторной всхожести. У сеянцев семян ОУ-2 второго года показатель диаметра у корневой шейки коррелирует с показателями длины сеянца и числа пар хвои; сохранность сеянцев во все сроки опыта коррелирует с их морфометрическими параметрами. Результаты факторного анализа позволяют предположить функциональный характер связи. Таким образом, семена деревьев сосны ОУ-2 обладают высоким потенциалом для развития жизнеспособных проростков и сеянцев в благоприятных почвенных условиях.

Развитие сеянцев семян ОУ-К, ОУ-4 и ОУ-5 в грунте не прогнозируется по показателям лабораторной всхожести и развития проростков. Общим свойством сеянцев семян из зоны слабого уровня загрязнения и фоновых условий является отсутствие явной связи между показателями, характеризующими развитие сеянцев, и их жизнеспособностью. Отличительной особенностью сеянцев семян ОУ-К является наличие положительной корреляции показателя длины сеянца с количеством хвои, но нарастание ствола в высоту и возрастание числа пар хвои не сопровождается увеличением диаметра. Сеянцы семян из зоны слабого уровня загрязнения представляют собой скоррелированную систему, в которой развитие одного элемента, вероятно, связано с развитием другого. Так, длина сеянца на 470-й день коррелирует с длиной на 105-й день, диаметром, количеством вторичной хвои и стадией ее развития. Длина сеянцев семян из зоны среднего уровня загрязнения, напротив, положительно коррелирует только с диаметром ствола и сохранностью сеянцев и не коррелирует с числом вторичной хвои.

Таким образом, условия произрастания материнских деревьев оказывают влияние на качество семян и семенных потомств. Отметим высокий уровень элиминации деревьев в зоне сильного уровня загрязнения, который, вероятно, существенно изменил генофонд и уменьшил уровень генетического разнообразия древостоя. Несмотря на указанный факт, а также продолжающееся техногенное загрязнение атмосферы и почвы, в древостое сосны в условиях сильного уровня загрязнения деревья формируют семена, сравнимые по многим показателям с таковыми из менее загрязненных территорий.

Высокие значения показателей проростков и сеянцев семян из зоны сильного уровня загрязнения и их корреляция позволяют предположить действие отбора на стадиях заложения генеративных почек, гаметогенеза, эмбриогенеза.

Относительная независимость показателей жизнеспособности сеянцев семян из условий фона и слабого уровня загрязнения от их морфометрических показателей, вариабельность индивидуальных траекторий развития сеянцев позволяют предположить высокую генетическую гетерогенность семян деревьев. Наименее «сбалансированной» системой являются семена и сеянцы деревьев из зоны среднего уровня загрязнения, для которых выявлено меньшее число коррелятивных связей между показателями семян и сеянцев в составе выделенных факторов. Указанные особенности выявлены у сосны в отсутствие явных негативных ответных реакций древостоя ОУ-5 на действие высоких уровней техногенного загрязнения, что указывает на уязвимость генеративной системы к факторам среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Менщиков С. Л., Сродных Т. Б., Терехов Г. Г., Луганский Н. А.* Особенности химизма почв и анатомо-морфологического строения ассимиляционного аппарата сосны и березы в условиях магнезитового запыления // Экология. 1987. № 5. С. 84—87.
2. *Менщиков С. Л., Кузьмина Н. А., Мохначев П. Е.* Воздействие атмосферных выбросов магнезитового производства на почвы и снеговой покров // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. №5 (37). С. 221—224.
3. *Менщиков С. Л.* Методические аспекты оценки ущерба лесов, поврежденных промышленными выбросами на Среднем Урале // Леса Урала и хозяйство в них: Сб. науч. тр. Екатеринбург, 2001. Вып. 21. С. 243—251.

***

УДК 574.4: 504.1

ДИНАМИКА СОСТОЯНИЯ ЛЕСНЫХ И ЛЕСОТУНДРОВЫХ ЭКОСИСТЕМ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

С. Л. МЕНЩИКОВ

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

АННОТАЦИЯ

На фоне двух природно-климатических зон проведены комплексные исследования воздействия аэротехногенного загрязнения на предтундровые леса на севере Центральной Сибири в районе г. Норильска и на Урале в очагах повреждения лесов таежной зоны Урала в районах 6 наиболее крупных промузлов Свердловской области. Получены данные по динамике деградации древостоев под воздействием аэротехногенных выбросов в условиях оптимального роста лесообразующих видов и на пределе существования.

Развитие металлургии на Урале за 300 лет существования породило множество экологических проблем и наложило свой отпечаток на природные комплексы региона, отразилось на закономерностях лесообразовательного процесса и лесном хозяйстве. Крупные промышленные предприятия в Центральной Сибири появились значительно позже, но несмотря на это ущерб, наносимый природной среде, весьма существенный. В связи с этим перед лесоводством во второй половине XX века возникла новая сложная проблема — оценка степени и глубины трансформации лесной среды под воздействием техногенного фактора, возможности снижения наносимого лесным экосистемам ущерба и разработки методов лесовосстановления в импактной зоне.

Установлено, что в оценке негативного влияния аэротехногенного загрязнения на устойчивость лесных насаждений особое место занимает изучение динамики дигрессии. Ее значение в плане лесоведения связано как с целями диагностики и прогноза повреждений в очагах загрязнения, так и с проблемой повышения устойчивости и сохранения лесов в промышленно развитых регионах. В динамике процесса дигрессии лесных экосистем в очагах аэротехногенного загрязнения можно выделить два этапа: первый этап после начала интенсивного воздействия (10—20 лет) — прямое действие эмиссий (особенно газов фтора, двуокиси серы и др.) на ассимиляционный аппарат растений, в результате чего наблюдались негативная токсико-экологическая реакция растений и их быстрая гибель (острое воздействие); второй этап, когда очаг поражения сформировался, объемы выбросов снизились и стабилизировались, в почвах накопились загрязняющие вещества, а основной причиной негативных изменений состояния лесных насаждений становятся текущие повреждения на фоне накопленного воздействия. Второй этап проявляется в медленно идущем процессе дигрессии, ускоряющемся в период воздействия различных неблагоприятных факторов, например, погодных явлений в отдельные годы (засуха, переувлажнение и др.), пожаров и т. д.

Физико-географические условия регионов играют значительную роль в специфике ответной

реакции лесной среды на загрязнение. В более жестких природно-климатических условиях Субарктики на севере Центральной Сибири в районе Норильска масштабы и глубина дигрессии лесной растительности под воздействием аэротехногенного загрязнения значительно больше, чем в регионе Урала. Темпы деградации лесных насаждений в районе Норильска в 3—8 раз выше, чем на Среднем Урале. Газоустойчивость лесообразующего вида не является решающим фактором «выживаемости» древостоев в локальных очагах аэротехногенного загрязнения того или иного региона. Совокупность всех параметров, характеризующих устойчивость и формирующих экологическую пластичность лесообразующего вида, определяет в целом и стратегию выживания и распространения лесных насаждений в конкретных условиях произрастания. Весьма важную роль в сравнительной оценке и характеристике устойчивости лесообразующих пород к аэротехногенным выбросам играет их временной интервал. В развитие ранее принятых научных положений нами дана классификация очагов поражения и определены параметры диагностики изменения состояния лесных насаждений с учетом природно-климатических условий регионов, а также локальных и региональных уровней загрязнения. При этом установлено, что в зонах действия крупных промузлов на Урале очаги поражения лесов уже сформировались. Здесь зона полной гибели древостоев в локальных очагах аэротехногенного загрязнения значительно меньше, чем в районе Норильска: они не превышают 0,5—3 км, а поврежденных в различной степени — 20—30 км от источников выбросов. В районе Норильска до 80—120 км на юг и юго-восток лиственничные древостои погибли полностью.

Для обоснования критических уровней загрязнения лесных насаждений необходимо базироваться на ретроспективном анализе экологической ситуации в конкретных очагах поражения и в регионе. При этом необходимо учитывать факторы текущего и накопленного воздействия. Среди биологических параметров лесных экосистем процесс деградации в очагах поражения отражают такие показатели, как пространственно-временная структура древостоя, динамика степени дефолиации крон деревьев, динамика отпада деревьев, ретроспективный анализ радиального прироста. Ретроспективный анализ экологической ситуации и исследования динамики деградации предтундровых лесов в районе Норильска показали высокую перспективность дендрохронологических методов для ранней диагностики техногенных загрязнений. При их помощи выявлено, что аномальные изменения в приросте деревьев появляются на 15—20 лет раньше, чем обнаруживаются визуальные признаки повреждения, соответственно и зона поврежденных лесов значительно шире, чем установленная в процессе аэровизуального обследования.

В эколого-геохимическом аспекте аэротехногенное загрязнение в регионах Урала и севера Сибири влияет на содержание и миграцию ряда химических элементов в почвах, что, в свою очередь, вызывает изменение биологических параметров состояния лесных насаждений и обусловливает особенности их жизнедеятельности. В процессе изучения очагов поражения установлено, что на Урале и в районе Норильска основная часть газообразных выбросов — кислые газы, твердых — тяжелые металлы и щелочно-земельные элементы (калий, натрий, кальций, магний). Значительный вклад в загрязнение лесов на Урале вносят также теплоэлектростанции, работающие на угле (самая крупная — Рефтинская ГРЭС), которые выбрасывают в воздух кислые газы (в основном двуокись серы) и сильнощелочную золу (pH около 9—10). Сравнительный анализ степени загрязнения геохимического фона показал, что она в очаге поражения лесов в районе Норильска на порядок выше, чем в очагах поражения лесов на Среднем Урале. Содержание основных элементов аэротехногенных выбросов в зонах сильного загрязнения изученных очагов поражения лесов в несколько раз (зачастую в десятки раз, а в районе Норильска — в сотни раз) превышает фоновые и пороговые концентрации данных элементов в почвах и в растениях. Исследования пространственно-временной структуры лесных насаждений на постоянных пробных площадях (ППП) в очагах аэротехногенного загрязнения показали, что главным негативным последствием загрязнения воздуха в настоящее время следует считать не быструю гибель древостоев и образование техногенных пустошей в импактной зоне (острое воздействие), что особенно ярко наблюдалось 30—40 лет назад, а постепенное ухудшение жизненного состояния древостоев (хроническое воздействие). На Среднем Урале высоковозрастные сосновые древостои, примыкающие к импактной зоне, из категории среднеповрежденных переходят в категорию сильноповрежденных за 9—10 лет (тип выбросов — кислые газы + тяжелые металлы). В условиях загрязнения воздуха кислыми газами + щелочной золой процесс деградации идет медленнее.

Изучение динамики отпада показало, что в очагах поражения лесов на Среднем Урале под воздействием аэротехногенных выбросов крупных медеплавильных комбинатов в спелых и приспевающих сосновых древостоях усыхает в среднем от 0,3 до 1 % деревьев в год. В районе г. Норильска в предтундровых елово-лиственничных лесах усыхает от 1 до 10 % деревьев в год (в зависимости от стадии деградации древостоя).

В районе Норильска динамика деградации древостоев в среднем идет в два раза быстрее, чем в таежной зоне Урала. За 4—5 летний период наблюдений лиственничные и березовые древостои повреждаются, как правило, на 1 категорию: среднеповрежденные переходят в сильноповрежденные и т.

д. За 15—16 летний период степень повреждения древостоев местами увеличилась даже на 2 категории — слабоповрежденные перешли в категорию сильноповрежденных, т. е. происходят качественные изменения жизненного состояния древостоев. Процессы деградации еловых древостоев идут более медленными темпами, чем лиственничных и березовых.

Изучение пространственной структуры поврежденных древостоев на различном удалении от Норильска показало, что на территории очага поражения не наблюдается четких границ зон повреждения. Наблюдается мозаичность в распределении древостоев по степени повреждения, что связано с различным уровнем загрязнения территории (аэротехногенной нагрузкой), рельефом местности и различной устойчивостью древостоев в зависимости от возраста, условий произрастания и ряда других факторов.

Изучение отпада с учетом распределения деревьев по категориям состояния, классам Крафта и ступеням толщины показало, что в условиях хронического аэротехногенного загрязнения в основном преобладает низовой отпад за счет отставших в росте деревьев. Показано, что для деревьев относительно меньших размеров на ППП характерна более высокая степень повреждения. Наблюдается закономерное увеличение отпада по количеству деревьев и запасу среди деревьев I—III классов Крафта по мере увеличения аэротехногенной нагрузки (начинает доминировать верховой отпад). Повышенный отпад часто не соответствует более поврежденным по другим индикационным признакам древостоям (дехромации и дефолиации хвои в кроне, сроку жизни хвои и т. д.), что указывает на определенное влияние на данные процессы фактора конкуренции и других факторов нетехногенного характера.

В процессе исследований на ППП в регионе Среднего Урала установлено падение радиального прироста и по площади сечения стволов деревьев, которое зависит от степени повреждения деревьев. Коэффициент вариации прироста в контроле составил 11,6 %, а в зоне сильного загрязнения — 18,8 %, то есть наблюдается большая вариабельность прироста в зоне сильного загрязнения по сравнению с фоном. Дисперсионный анализ подтвердил достоверность различия радиального прироста в зоне контроля и в зоне сильного загрязнения. В целом падение прироста в древостое колеблется в пределах 11—50 %. В целом по древостою для укрупненной его оценки можно использовать среднюю величину индекса падения прироста, который составляет ≈ 0,72.

В результате исследований в районе Норильска выявлены аномалии в приросте деревьев в пределах значительных территорий как у деревьев, имеющих визуальные признаки повреждений, так и у внешне совершенно здоровых деревьев. Имеются различия между средними значениями фактических и прогнозируемых приростов, снижается связь с климатом. Начало аномальных изменений в приросте относится к 1965—1970 гг.

***

УДК 574.24

ЖЕНСКАЯ ГЕНЕРАТИВНАЯ СФЕРА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ МАГНЕЗИТОВОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

П. Е. МОХНАЧЕВ

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

АННОТАЦИЯ

Изучены особенности формирования женской генеративной сферы сосны обыкновенной в условиях воздействия выбросов магнезитового производства.

Еще в XX веке воздействие на наземные экосистемы аэротехногенного загрязнения стало постоянно действующим экологическим фактором, оказывающим негативное воздействие на всех уровнях организации биоты. Многими исследованиями выявлена высокая чувствительность генеративной сферы хвойных растений к аэрополлютантам [1, 3, 5, 7—8, 10—12].

Комбинат «Магнезит» — это крупнейшее предприятие огнеупорной промышленности России с более чем вековой историей развития (основан в 1901 г.). Специфика воздействия выбросов комбината на биологические объекты заключается в совместном действии высокощелочной магнезитовой пыли и газов — окислов углерода и серы. В последние годы благодаря использованию современных технологий переработки сырья и систем очистки значительно снижены объемы выбросов, однако снижения уровня загрязнения не происходит [6].

Настоящая работа посвящена исследованию влияния выбросов магнезитового производства на женскую генеративную систему сосны обыкновенной.

Объектами исследования были женские шишки сосны обыкновенной урожая 2010 года,

собранные с опытных культур сосны. Данные культуры созданы в 1980—1983 гг. в разных зонах магнезитового загрязнения двухлетними саженцами, выращенными из семян местного происхождения. Опытные участки (ОУ) расположены в секторе основного сноса пыли, в сходных лесорастительных условиях. ОУ-2 расположен в зоне сильного уровня загрязнения на расстоянии 1 км от источника выбросов, ОУ-5 — в зоне среднего уровня загрязнения (3 км), ОУ-4 — в зоне слабого уровня загрязнения (10 км), ОУ-К представляет условия фона, расположен в 20 км от комбината. Каждый ОУ включает 20—30 деревьев, с которых собирали для анализа образцы женских шишек с верхней части кроны. С каждого дерева брали по 100 шишек либо все имеющиеся шишки. Собранные образцы шишек (для каждого дерева в отдельности) тщательно перемешивались и по принципу случайной выборки отбирались по 20 штук для анализа. Изучали: длину шишки, ее диаметр, форму как отношение диаметра к длине [4], массу, общее число семенных чешуй, объем фертильного яруса (Ф) и число потенциально фертильных семяпочек (Ф х 2); массу 1000 шт. семян; энергию прорастания и всхожесть семян определяли согласно ГОСТ 13056.6-97. Производили подсчет полных, пустых и недоразвитых семян, рассчитывали выживаемость семяпочек в 1-й, 2-й вегетационные, весь гаметофитный и эмбриональный периоды [8]. Математическую обработку данных проводили в программе Statistica 6.0.

Многие исследователи отмечают, что под действием факторов, связанных с аэротехногенным загрязнением среды, происходит снижение размеров женских шишек, уменьшается их масса, увеличивается число неразвитых чешуй [3, 7, 12]. Данный факт может быть связан с тем, что ослабленные деревья не могут удовлетворительно снабжать питательными веществами почки с зачатками макростробилов, что ведет к замедлению темпов роста женских шишек 1-го и 2-го года и уменьшению их метрических показателей. Также есть данные и о том, что признаки, характеризующие размеры и форму шишек, объем фертильного яруса, слабо подвержены влиянию окружающей среды [1].

Проведенными нами исследованиями было установлено отсутствие различий между древостоями сосны из зон разного уровня техногенного загрязнения (ТЗ) по показателям размеров, формы и массы шишек (рис. 1). Шишки всех ОУ имеют конусовидную форму (0,48—0,51). Показатель массы шишек всех ОУ достоверно коррелирует с их диаметром ($r = 0,91—0,95$) и длиной ($r = 0,82—0,92$) ($p < 0,05$).

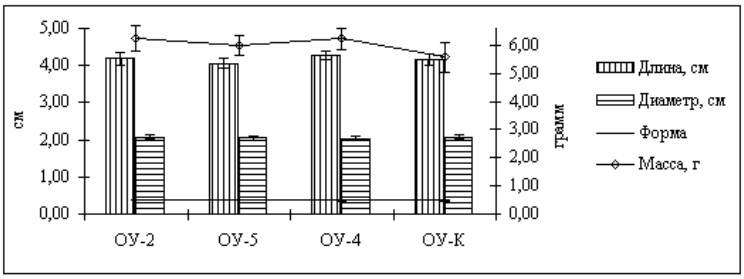


Рисунок 1. Морфометрические параметры шишек сосны обыкновенной

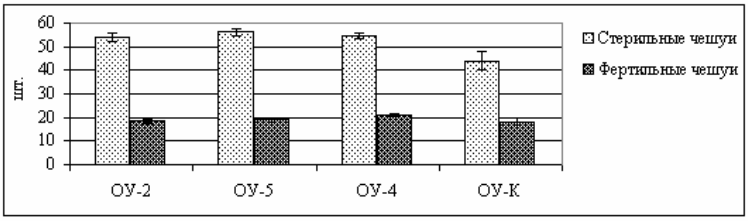


Рисунок 2. Объем фертильного и стерильного ярусов шишек сосны обыкновенной

В зонах ТЗ выявлена тенденция возрастания числа стерильных семенных чешуй и, следовательно, общего числа чешуй по сравнению с фоновыми условиями (рис. 2). По показателю объема фертильного и стерильного ярусов достоверных различий между ОУ не установлено. Количество семяпочек в фертильном ярусе шишки дает представление о потенциальном количестве макрогаметофитов и семян, которые шишка могла бы содержать в идеальных условиях [8]. Установлено, что число потенциально фертильных семяпочек в шишках из зоны слабого уровня загрязнения достоверно выше, чем на других ОУ ($p < 0,05$). Наиболее интенсивная элиминация семяпочек сосны всех ОУ происходит в 1-й вегетационный период после опыления (рис. 3).

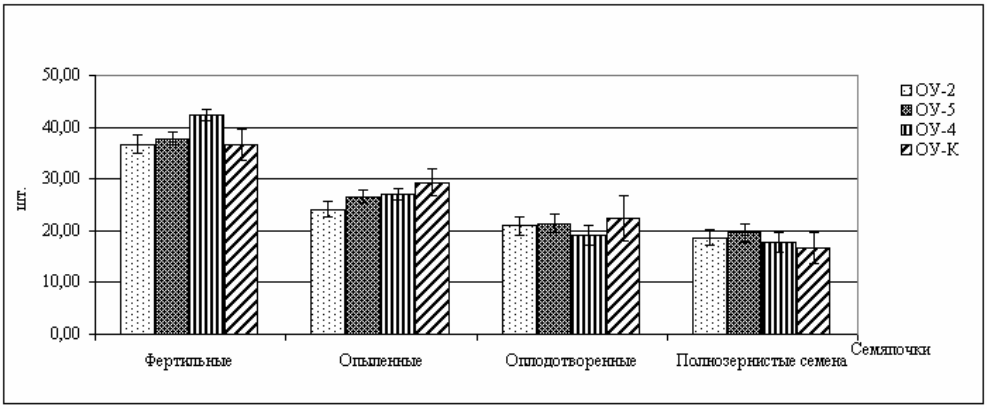


Рисунок 3. Число семяпочек сосны обыкновенной на разных стадиях развития семени, шт. на шишку

Выживаемость семяпочек в этот период составляет 64,18—80,46 %, причем в фоновых условиях достоверно выше, чем в условиях ТЗ ($p < 0,05$) (рис. 4).

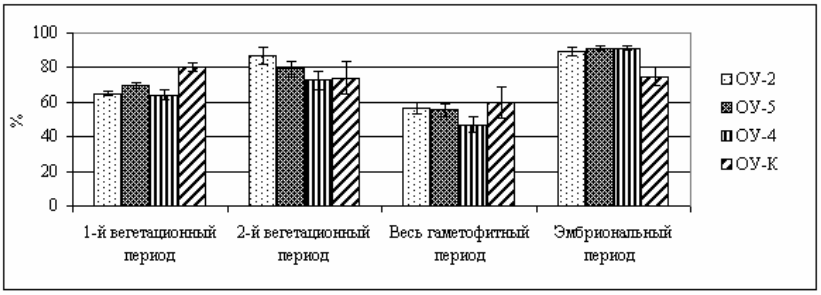


Рисунок 4. Выживаемость семяпочек сосны обыкновенной

Таким образом, первый гаметофитный период развития семяпочек является чувствительным индикатором наличия техногенного загрязнения.

Во 2-й вегетационный период выживаемость семяпочек всех ОУ составляет 72,55—87,01 % (рис. 4). Различия между всеми ОУ по данному показателю недостоверны.

Показатель выживаемости семяпочек за весь гаметофитный период варьирует в диапазоне 47,05—59,94 % на всех ОУ; достоверных различий между ОУ не выявлено (рис. 4).

Наши исследования показали, что выживаемость оплодотворенных семяпочек (эмбрионов) деревьев из фоновых условий достоверно ниже, чем из зон ТЗ ($p < 0,05$) (рис. 4). Таким образом, в древостое из фоновых условий формируется большее число пустых семян. Некоторые авторы указывают на большую защищенность эмбрионального этапа развития семяпочек от внешних воздействий (мутагенов-аэрополлютантов, ультрафиолетового облучения, бета-радиации) по сравнению с гаметофитным [8]. Гибель эмбрионов и появление пустых семян могут быть обусловлены несовместимостью зародышей и эндоспермов [9]. Мы предполагаем, что выявленный нами относительно более низкий уровень элиминации семяпочек в эмбриональный период развития в зонах ТЗ по сравнению с фоновыми условиями обусловлен высокой интенсивностью отсекающего отбора на предыдущих этапах их развития.

Количество полнозернистых семян в шишке — это показатель реализованного репродуктивного потенциала. Установлено, что в шишках деревьев из зон ТЗ число полнозернистых семян на шишку равно таковому деревьев ОУ-К (рис. 3).

В древостоях в условиях сильного и среднего уровней загрязнения происходит снижение массы семян (различия между ОУ-2, с одной стороны, и ОУ-4, ОУ-К, с другой стороны, достоверны при $p < 0,05$) (рис. 5). Одной из возможных причин, согласно литературным данным, является то, что в условиях загрязнения происходит замедление ростовых процессов в семяпочках [12].

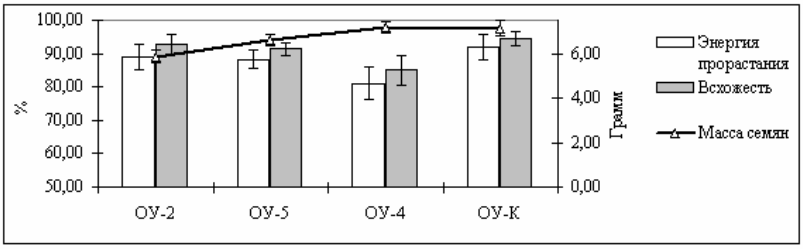


Рисунок 5. Посевные качества семян сосны обыкновенной

В лабораторных условиях определяли важнейшие показатели качества семян — энергию прорастания и абсолютную всхожесть (рис. 5). Различия между древостоями из зон разных уровней ТЗ и фоновых условий по данным показателям не выявлены.

Таким образом, отбор семяпочек сосны, произрастающей в условиях разного уровня загрязнения выбросами магнезитового производства и в фоновых условиях, происходит на разных этапах гамето- и эмбриогенеза. В условиях ТЗ интенсивная элиминация отмечена на ранних этапах гаметогенеза. В фоновых условиях наибольшая элиминация семяпочек приурочена ко второму гаметофитному периоду. В результате указанных процессов выживаемость семяпочек за весь гаметофитный период для разных древостоев достоверно не различается. В период эмбриогенеза продолжается действие отсекающего отбора. Его результатом является формирование пустых семян, доля которых в фоновых условиях достоверно выше, чем в древостоях в условиях ТЗ. В древостое ОУ-2 полнозернистые семена имеют меньшее значение массы по сравнению с другими древостоями, однако различий по посевным качествам семян между исследуемыми древостоями не выявлено.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Аникеев Д. Р., Бабушкина Л. Г., Зуева Г. В.* Состояние репродуктивной системы сосны обыкновенной при аэротехногенном загрязнении. Урал. гос. лесотехн. акад., Екатеринбург, 2000. 81 с.
2. *ГОСТ-13056.*6-97. Семена деревьев и кустарников. Методы определения всхожести. Минск: Межгосударственный совет по стандартизации, метрологии и сертификации, 1998. 27 с.
3. *Казанцева М. Н.* Особенности репродукции сосны обыкновенной в насаждениях города Тюмени и его зеленой зоне // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2005. № 5. С. 76—79.

4. *Мамаев С. А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1973. 284 с.
5. *Махнева С. Г.* Состояние мужской генеративной системы сосны обыкновенной при техногенном загрязнении среды: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Екатеринбург: Рос. гос. проф.-пед. ин-т. 24 с.
6. *Менщиков С. Л., Кузьмина Н. А., Мохначев П. Е.* Воздействие атмосферных выбросов магнезитового производства на почвы и снеговой покров. Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 5 (37). С. 221—223.
7. *Носкова Н. Е., Третьякова И. Н.* Влияние стресса на репродуктивные способности сосны обыкновенной // Хвойные бореальной зоны. 2006. № 3. С. 54—63.
8. *Романовский М. Г.* Формирование урожая семян сосны обыкновенной в норме и при мутагенном загрязнении. М: Наука, 1997. 112 с.
9. *Романовский М. Г., Хромова Л. В.* Совместимость тканей в эмбриогенезе сосны // Лесоведение. 2013. № 2. С. 53—63.
10. *Ставрова Н. И.* Влияние атмосферного загрязнения на семеношение хвойных попрод // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, Ленингр. отд-е, 1990. С. 115—121.
11. *Хромова Л. В., Романовский М. Г., Духарев В. А.* Частичная стерильность семяпочек сосны обыкновенной в 1986 и 1987 гг. в зоне аварии на Чернобыльской АЭС // Радиобиология. 1990. Т. 30 Вып. 4. С. 450—457.
12. *Шкарлет О. Д.* Влияние дымовых газов на формирование репродуктивных органов сосны обыкновенной (на примере одного из медеплавильных предприятий на Урале): Автореф. дис. … канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1974. 27 с.

***

УДК 630.116

ДИНАМИКА ЗАГРЯЗНЕНИЯ СНЕЖНОГО ПОКРОВА ФТОРОМ В БАССЕЙНЕ Р. БАЗАИХИ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

Т. М. ОГРЫЗКОВА[1], Т. П. СПИЦЫНА[1], О. В. ТАСЕЙКО[2]

[1] Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия
[2] Сибирский государственный аэрокосмический университет им. академика М. Ф. Решетнева, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
В работе проводилась оценка накопления фторидов на исследуемых объектах: территории, прилегающей к ОАО «РУСАЛ Красноярск», и водосборе р. Базаихи с помощью отбора проб снега по методике В. Н. Василенко. Была выявлена степень загрязнения соединениями. Рассчитан влагозапас снежного покрова. Определена нагрузка по фтористым соединениям в снежном покрове исследуемой территории.

Снежный покров накапливает в себе все загрязняющие вещества приземного слоя атмосферы за зимний период, поэтому его традиционно используют для количественной оценки аэротехногенных выпадений химических веществ.

В связи с этим целью работы является оценка накопления фторидов в лесной экосистеме бассейна р. Базаихи (рис. 1) на основе их содержания в твердых осадках.

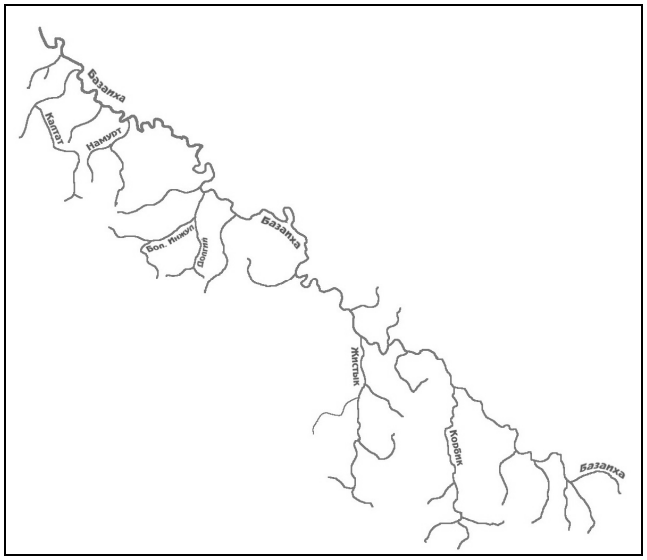


Рисунок 1. Бассейн р. Базаихи

Среди основных причин, обусловливающих возможность успешного применения методов мониторинга загрязнения снежного покрова и, как следствие, природных сред, можно выделить:

- отбор проб снежного покрова чрезвычайно прост и не требует сложного оборудования по сравнению с отбором проб воздуха;
- снежный покров позволяет решить проблему количественного определения суммарных параметров загрязнения (сухих и влажных выпадений);
- при образовании и выпадении снега концентрация загрязняющих веществ в нем оказывается обычно на 2—3 порядка величины выше, чем в атмосферном воздухе. Поэтому измерения содержания этих веществ могут производиться

достаточно простыми методами и с высокой степенью надежности;

- снежный покров как естественный планшет-накопитель дает достаточно объективную величину сухих и влажных выпадений в холодный сезон.

Объектами наблюдения являлись территория, прилегающая к ОАО «РУСАЛ Красноярск», и водосбор р. Базаихи. Отбор проб снега на маршрутах проводился по методике В. Н. Василенко [1] в 2012—2013 гг.

Зафиксировано крайне высокое загрязнение соединениями фтора во всех точках, отобранных под факелом ОАО «РУСАЛ Красноярск» (от 6 до 36 ПДК); концентрации соединений фтора на фоновой территории бассейна р. Базаихи значительно меньше (0,1—1,2 ПДК).

Рассчитан влагозапас снежного покрова. Количество снега выше, чем для остальной территории страны, но соответствует району Восточной Сибири. Причиной этого является высокая лесистость территории, которая способствует накоплению твердых осадков.

Определена нагрузка по фтористым соединениям в снежном покрове исследуемой территории. Распространение соединений фтора в региональном масштабе показывает, что на каждые 10 км содержание загрязняющих веществ уменьшается в 33 раза. Получено уравнение прямой линии, описывающее зависимость концентрации соединения фтора в твердых осадках от расстояния до источника загрязнения с удовлетворительным коэффициентом аппроксимации (R^2 составляет 0,7).

Определение влагозапаса снежного покрова и последующее количественное измерение фтора позволят оценить вклад аэротехногенной нагрузки в общее загрязнение растительности, почв и вод.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Мониторинг* загрязнения снежного покрова / В. Н. Василенко и др. Л.: Гидромет, 1985. 103 с.
2. *Илькун Г. М.* Загрязненность атмосферы и растения. Киев, 1978. 247 с.
3. *Михайлова Т. А.* Воздействие фторсодержащих соединений на состояние хвойных лесов Предбайкалья. 2005 г.
4. *Закономерности* проникновения химических загрязнителей в организме высшего растения / С. Ф. Негруцкий, Ю. Г. Приседский, Е. В. Еремка / Проблемы фитогигиены и охраны окружающей среды. Л., 1981. 89 с.
5. *Павлов И. Н.* Древесные растения в условиях техногенного загрязнения. Улан-Удэ, 2006. С. 83—89.
6. *Рожков А. С., Михайлова Т. А.* Действие фторсодержащих эмиссий на хвойные деревья. Новосибирск, 1989. 159 с.
7. *Смит У. Х.* Поглощение загрязняющих веществ растениями // Загрязнение воздуха и жизнь растений. Л., 1988. С. 461—499.
8. *Трошин А. С.* Проблема клеточной проницаемости. М.-Л., 1956. 11 с.

***

УДК 581.55(571.511)

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ И ИХ АНТРОПОГЕННЫЕ МОДИФИКАЦИИ НА ЮГЕ ТАЙМЫРА

А. В. ПИМЕНОВ, Д. Ю. ЕФИМОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

На юге Таймыра в зоне влияния Норильского промышленного района выявлены основные направления фитоценотических сукцессий, сопровождающихся замещением лесных ассоциаций на тундровые и лугово-болотные комплексы. Установлено, что наиболее высоким биоразнообразием и продуктивностью характеризуются мезо- и гигроморфные экосистемы на низких террасах, рассматриваемые в качестве региональных ценотических рефугиумов.

Территория Норильского промышленного района, отличающаяся широким разнообразием геоморфологических, геологических, почвенных и климатических условий, характеризуется высокой специфичностью растительного покрова, представленного тундровыми, лесотундровыми и болотными типами растительности. Леса выступают здесь в качестве климаторегулирующего, почвозащитного и водоохранного фактора, обеспечивают сохранение относительного равновесия природных процессов в зоне сплошного распространения многолетней мерзлоты [2]. При этом именно лесные экосистемы принимают на себя основной удар техногенных эмиссий и деградируют в первую очередь. В результате на их месте формируется широкий спектр техногенных фитоценозов с разнообразной структурой и сукцессионной динамикой. В связи с этим целью настоящего исследования является анализ состояния фитоценотических комплексов и их антропогенных модификаций в Норильском промышленном районе — реакции растительности на техногенное воздействие.

Норильская котловина как достаточно однородная по физическим параметрам геоморфоструктура

представляет собой почти идеальную природную трансекту меридионального простирания, ориентированную по направлению господствующих ветров, рассеивающих по территории промышленные эмиссии. На всем своем протяжении (более 200 км) поверхность котловины не осложнена орографическими барьерами, которые могли бы препятствовать переносу техногенных выбросов либо в какой-то мере трансформировать этот процесс. Поэтому методическую основу настоящего исследования составил градиентный принцип закладки ключевых участков, характеризующих состояние растительности на разном удалении от промышленного центра. При этом изучение состояния экосистем, подверженных влиянию выбросов предприятий Норильского промышленного района, проводилось на двух условных трансектах. Первая трансекта соответствует направлению преобладающей розы ветров (юго-восточное направление) и проходит вдоль реки Рыбной. По данной территории исследования проводились на топоэкологических профилях в 2004 г. По второй трансекте, имеющей общую юго-западную направленность, работы проводились в 2011 г. Фитоценотическая характеристика объектов исследования проводилась с использованием общепринятых геоботанических критериев [1]. Название видов сосудистых растений приводится в соответствии со сводным списком С. К. Черепанова [3].

I. Юго-восточная трансекта.

В направлении основного переноса техногенных эмиссий вдоль реки Рыбной на протяжении примерно 40 км от Норильска структура растительных сообществ коренным образом отличается от зонально обусловленного типа. На примере ключевого участка «Омнутах» определено, что исходный растительный покров был представлен двумя основными ландшафтными комплексами: березово-лиственничные мохово-лишайниковые редколесья на умеренно дренированных приречных участках и болотно-тундрово-редколесные мохово-лишайниковые комплексы на уплощенных слабо дренированных поверхностях водоразделов. К настоящему времени растительность коренным образом трансформирована. Древостои полностью усохли. О былом древесном ярусе можно судить по единично сохранившимся пням, которые достигают в диаметре 28—30 см. Современные растительные сообщества сформированы кустарниками, имеющими в основном карликовую форму и произрастающими в одном ярусе с травами. Территориально господствуют багульниково-злаковые группировки в сочетании с ивняково-злаковыми. Кустарники достигают в высоту всего 0,3—0,4 м, их фоновое покрытие колеблется по элементам рельефа от 5 до 50 %. Характерные представители яруса — виды рода *Salix* (*S. lanata* L., *S. bebbiana* Sarg., *S. hastata* L., *S. glauca* L., *S. rhamnifolia* Pall.), в примеси — *Betula nana* L. и *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar. Помимо угнетенного, карликового роста повсеместно наблюдается повреждение листьев и усыхание ветвей, на некоторых участках — полное отмирание кустарников. Прогалины среди кустарников покрыты травами с доминированием мелких дерновинных злаков (главным образом *Festuca brachyphylla* Schult. & Schult. f.), обилен *Equisetum pratense* Ehrh. Моховой ярус сильно редуцирован, пятнистый, мощностью менее 2 см. Доминанты яруса — пионерные виды-первопоселенцы, заселяющие обнаженные минеральные грунты (*Rhacomitrium canescens* (Hedw.) Brid.) и деградированные органические субстраты (*Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb.) с незначительной примесью влаголюбивых болотных видов из родов *Drepanocladus, Paludella, Calliergon*.

Ключевой участок «Чопко», расположенный на правобережье реки Рыбной в 45 км от Норильска, также относится к территории с техногенно трансформированным растительным покровом. Исходная растительность территории была представлена двумя ландшафтными комплексами — лесными и редколесно-тундрово-болотными. Лесные комплексы в составе березово-лиственничных редколесий занимали относительно дренированные приречные участки. На переувлажненных междуречьях господствовали тундрово-болотные мохово-лишайниковые комплексы в сочетании с мохово-лишайниковыми лесными рединами. К настоящему времени исходная структура растительного покрова претерпела коренную трансформацию. Произошло усыхание древостоев, и территория полностью обезлесилась. В напочвенном покрове абсолютно доминируют ивняковые кустарничково-злаковые группировки, различающиеся между собой, в зависимости от местных условий увлажнения, численным соотношением одинаковых по составу групп суходольных и влаголюбивых видов растений. Доминантный кустарниковый ярус достигает в высоту 0,6—0,8 м при суммарном покрытии 40—50 %. Характерные представители яруса — обычные виды ив (*Salix glauca, S. lanata, S. hastata, S. myrtilloides* L., *S. pulchra* Cham., *S. rhamnifolia, S. bebbiana, S. reticulata*) с примесью *Betula nana* в нижнем подъярусе. Массовых морфологических повреждений яруса не обнаружено. Напочвенный покров имеет довольно высокое суммарное покрытие — 80—90 %, так что деструктивная обнаженность почвы относительно невелика — 10—15 %. Моховой покров развит как самостоятельный ярус, однако маломощный и пятнистый, с покрытием не более 40 % из влаголюбивых зеленых мхов. Лихенофлора полностью отсутствует. На склонах приручьевого бугра представлены два вида группировок: багульниково-хвощово-злаковая с ивой и кустарничково-злаковая с ивой, на его выположенной вершине доминирует травяно-хвощовая с ивой. В долине ручья распространены ивняки хвощовые и ивняки кустарничково-моховые, встречаются одиночные ели стланиковой формы высотой до 1 м. В озерно-болотной котловине

произрастают ивняки кустарничково-злаковые с многочисленными озерцами площадью до 100 м^2 с сабельниково-моховой окрайкой. На отдельных участках (около 10 % площади) плоскобугристого торфяника (вершины бугров от уреза воды в трещинах на высоте 0,5—1,0 м) сохраняется растительность (*Rubus chamaemorus* L., *Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex globularis* L., *C. acuta* L., *C. cinerea* Pollich), встречаются накипные лишайники. Широко распространено химическое обугливание травянистой растительности.

Равнинные территории на расстоянии 40—70 км от Норильска можно отнести к категории подверженных интенсивному техногенному прессу, инициировавшему дигрессивные сукцессии в растительном покрове. Так, пространственно-типологическая структура растительности ключевого участка «Омне» изменилась в сторону тотальной гибели на суходолах древесной растительности. Сильно трансформировались и нижние ярусы сообществ. Однако на этом удалении от Норильска уже фиксируются, хотя и в очень ограниченном количестве, представители наземной и эпифитной лихенофлоры. В целом же мохово-лишайниковый ярус сохранился слабо и имеет сильные морфологические повреждения. На прежде залесенных суходолах кустарниковый и травяно-кустарничковый ярусы отчасти сохранили состав, свойственный лесным местообитаниям. Однако кустарники обрели неестественно широкий экологический ареал, а в травяно-кустарничковом ярусе отмечено высокое обилие травянистых жизненных форм. В настоящее время на суходолах господствуют ивняковые группировки с кустарничково-травяным напочвенным покровом. Существенно трансформировалась растительность и слабо дренированных заболоченных междуречий. Здесь в широких масштабах выражена деструктивная обнаженность поверхности почвы. В наибольшей степени это проявляется в условиях болотного криогенеза.

На расстоянии 80—100 км от Норильска в нарушенном растительном покрове уже прослеживаются зонально обусловленные черты (ключевой участок «Деличи»). Деструктивные трансформации в меньшей степени затрагивают качественную структуру сообществ и больше проявляются в отклонении от зонально-эдафической «нормы» количественных параметров фитоценозов. В этом отношении очень показателен древесный ярус. Деревья сохраняют здесь эдификаторные позиции, однако в древостоях увеличена доля сухостоя в среднем до 50 %. При этом в наибольшей степени усыханию подвержена лиственница. Наблюдается интенсивное возобновление ели и березы. В то же время подчиненные ярусы сообществ — подлесок и напочвенный покров — не имеют ярко выраженных признаков деструкции и по большинству своих параметров адекватны естественному экологическому фону. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют зонально-ценотические группы кустарничков и разнотравья. Моховой ярус сложен обычными лесными видами при участии лишайников. Повсеместно представлена эпифитная лихенофлора. Для данного участка характерна высокая обводненность территории с большим количеством озер и водотоков в межгрядовых котловинах. На склоновых участках произрастают елово-лиственнично-березовые древостои, характеризующиеся высоким уровнем мозаичности напочвенного покрова. Представлены следующие группировки: хвощово-багульниково-моховая, багульниково-шикшиево-лишайниково-моховая, ивняково-ерниково-мохово-хвощовая, линнеево-хвощово-кустарничково-моховая, а также их вариации. На плакорных участках доминируют лиственничники с примесью ели и березы. Основное участие в формировании напочвенного покрова принимают следующие группировки: хвощово-чернично-лишайниково-моховая, багульниково-хвощово-мохово-лишайниковая, мохово-хвощово-багульниково-шикшиевая, а также ряд других вариаций, свойственных северотаежным фитоценозам. Озерно-болотные комплексы в межгрядовых пространствах включают следующие компоненты: озера с вахтово-сабельниково-осоковой и осоково-гипновой окрайками, травяно-осоковые болота, а также ивняки злаково-хвощово-осоково-сфагновые вдоль водотоков.

II. Юго-западная трансекта.

Установлено, что в направлении эпизодического западного переноса техногенных эмиссий на протяжении примерно 30 км от Норильска (ключевой участок «Амбарная») состояние растительных сообществ оценивается как умеренно нарушенное, поскольку сохраняет черты зональной нормы. Доминирует довольно сомкнутый (сомкнутостью 0,5) кустарниковый ярус преимущественно из *Duschekia fruticosa* и *Betula nana* средней высоты 1,0—1,2 м со 2 классом жизненности, на отдельных особях березки — ожоги. Травяно-кустарничковый ярус однородный, проективное покрытие — 50 %, ярусность не выражена, доминируют *Vaccinium uliginosum, Empetrum nigrum, Hedysarum arcticum* B. Fedtsch., *Carex arctisibirica* (Jurtzev) Czerep. Средняя высота — 45 см, жизненность — 2—4. Мохово-лишайниковый ярус из *Cladonia gracilis* (L.) Willd., *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Aulacomnium palustre, Dicranum sp.* с проективным покрытием 20 %, равномерно распределенным по пробной площади. Видовое богатство составляет 35 видов. Из них около половины приходится на виды травяно-кустарничкового яруса — 18, с суммарным проективным покрытием около 50 %. Число видов мохово-лишайникового яруса, отмеченных на ключевом участке, — 10, т. е. 28,5 % от общего числа видов. Число видов кустарников, их проективное покрытие и удовлетворительная жизненность близки к

показателям нормы. Данный ключевой участок является примером мозаичной нарушенности растительного покрова, что определяется условиями местопроизрастания и положением склона относительно эмиссионных потоков. Наиболее нарушенными являются сообщества возвышенных участков равнины и ветроударных склонов. Наименее нарушены сообщества в понижениях рельефа и сообщества ветрозащищенных выровненных участков и склоновых поверхностей.

Анализ параметров видового разнообразия на ключевом участке «Моронго» (50 км от Норильска) показал, что видовая насыщенность варьирует от 43 до 61 видов на пробную площадь, при общем числе видов на ключевом участке, равном 125. Для ценотической структуры растительного покрова характерны черты зональных лиственничных редколесий, сохраняется состав основных доминантов сосудистых растений, но происходят изменения пропорций в структуре покрова. Несколько теряют значимость виды мохово-лишайникового яруса, на отдельных пробных площадях происходит снижение ценотической роли мхов и лишайников, на ряде особей отмечены следы повреждений. На этом фоне происходит некоторое увеличение обилия и числа видов травянистых растений. Число видов кустарников, их проективное покрытие и удовлетворительная жизненность близки к показателям нормы. Отмеченные небольшие (5—15 %) площади мертвопокровных пятен в тундровых сообществах связаны, скорее всего, не с техногенным повреждением покрова, а с естественными криогенными процессами. В благоприятных условиях произрастания встречаются островки лесной растительности, внешний облик которых полностью соответствует зональной норме, и только наличие повреждений чувствительных видов растений говорит о наличии техногенного воздействия.

Растительный покров в Норильском промышленном районе в настоящее время слагают преимущественно техногенные фитоценозы, дифференцированные по видовому составу и структуре в зависимости от степени промышленного воздействия и в соответствии с топоэкологическими особенностями территории. Основным фактором, определяющим фитоценотические сукцессии, является элиминация эдификатора — гибель древостоев, произошедшая за короткий период несколько десятилетий назад. С тех пор наблюдается постепенная трансформация нижних ярусов растительности, сопровождающая замещением лесных ассоциаций на тундровые и лугово-болотные комплексы. Стабилизирующую роль во вновь формирующихся фитоценозах, прежде всего гидроморфного ряда развития, играет обеспечивающий сохранение мерзлотного водоупора моховой покров. На суходольных участках в зависимости от их орографической приуроченности и удаленности от источника техногенных эмиссий доминируют моно- и олигодоминантные травянистые и кустарниковые фитоценозы, сменившие мохово-лишайниковые и кустарничковые ассоциации. Наиболее высоким биоразнообразием и продуктивностью характеризуются прибрежные экосистемы на низких террасах, где нередко сохраняются элементы типичной таежной растительности, которые могут рассматриваться в качестве региональных ценотических рефугиумов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Александрова В. Д.* Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с.
2. *Мелехов И. С., Чибисов Г. А.* Притундровые леса // Проблемы притундрового лесоводства. Архангельск, 1995. С. 8—12.
3. *Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Наука, 1995. 991 с.

***

УДК 630

РАДИОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТАРОПАХОТНЫХ ПОЧВ В СОСНЯКАХ КРАСНОЯРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Т. В. ПОНОМАРЕВА, Е. И. ПОНОМАРЕВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В работе представлены результаты анализа морфологических и теплофизических свойств старопахотных почв Красноярской лесостепи, трансформирующихся под воздействием леса. Исследование почв проведено с помощью наземной радиометрической съемки в инфракрасном диапазоне. Изучено распределение и определены градиенты радиометрической температуры в почвенных профилях старопахотных и фоновой серой почвы.

Последние два десятилетия в России сокращается площадь сельскохозяйственных угодий. В подтаежной и лесостепной зоне наблюдаются большие массивы пашен, сенокосов, пастбищ, зарастающих лесом [14]. Изменение растительности вызывает значительную трансформацию почв [6,

13]. Изучение почв постагрогенных биогеоценозов представляет большое теоретическое значение для понимания скорости почвообразовательных процессов. Целью исследования является изучение динамики морфологических и физических свойств почв в процессе зарастания пашни естественной растительностью на основе инновационного подхода.

Известно, что после длительного произрастания леса на залежных почвах происходит формирование гумусового горизонта в верхней части бывшего пахотного горизонта, тогда как нижняя его часть значительно не изменяется [5, 11]. Наиболее быстро восстанавливаются химические свойства почв: актуальная и гидролитическая кислотность, содержание обменных катионов [1, 7]. Самыми стабильными являются морфологические признаки: ровная граница бывшего пахотного горизонта [9, 12, 13]. Показано, что сохранение старопахотного горизонта возможно в течение 150—170 лет [4].

В нашей работе изучение процесса трансформации бывших пахотных почв под воздействием леса проводилось на территории экспериментального хозяйства Института леса СО РАН «Погорельский бор», который территориально относится к Красноярской островной лесостепи, расположенной по левобережью реки Енисей [10]. Доминирующей лесообразующей породой в лесах Погорельского бора является сосна, которая занимает три четверти лесопокрытой площади. Своеобразные экологические условия обусловили сложный процесс формирования почв сосняков Красноярской островной лесостепи. Почвенный покров в основном представлен серыми, серогумусовыми (дерновыми) и дерново-подзолистыми почвами. В периферической части бора почвы длительное время использовались под пашню. В профиле этих почв сформировался пахотный горизонт. В настоящее время эти почвы не используются как пахотные и перешли в разряд залежных. Происходит самопроизвольное зарастание их луговой растительностью и самосевом сосны и березы. Восстановление исходного типа почв идет через последовательность стадий: агроценоз, луг, лес. По мере возобновления естественной растительности происходит постепенное восстановление генетического профиля серой почвы.

В настоящее время для исследования физических свойств почв широко применяется радиометрическая съемка в различных диапазонах спектра, включая наземные и спутниковые методы [2, 3]. Наземная радиометрическая съемка важна для валидации дистанционных спутниковых методов исследования. В наших исследованиях с помощью радиометрической съемки почвенных профилей изучалось изменение морфологических и теплофизических свойств старопахотных почв. Применена портативная система инфракрасной съемки FLIR InfraCAM. Прибор имеет широкий спектральный диапазон (от 7,5 до 13,0 мкм) и точность измерения не менее 0,1 °С. Для выявления изменений физических свойств старопахотных почв, происходящих в результате восстановительной сукцессии, были выбраны участки различного возраста залежности на серых почвах. В ходе эксперимента получены радиометрические снимки серии почвенных профилей. В данной работе представлены результаты на примере 4 почвенных профилей: залежи 12 лет (разрезы № 2 и 6), старопахотной почвы под 40-летним сосняком (№ 7) и естественной серой почвы (№ 1) в сосняке разнотравном. Радиометрическая съемка была произведена в июле 2013 года в середине вегетационного периода в течение одного дня.

Естественная серая почва имеет типичное строение профиля: О (0—2 см) — AY (2—20 см) — AEL (20—28 см) — BEL (28—41 см) — BT (41—50 см). Границы горизонтов неровные. Старопахотные почвы имеют сформированный хорошо сохранившийся пахотный горизонт на глубине 25—28 см. Залежные почвы в разной степени трансформированы под воздействием возобновляющейся растительности. В профилях № 2 и 6 имеется органогенный горизонт, сформированный из остатков травянистых растений и мхов 0—2 см, наблюдается обособление дернового горизонта. Почвенный профиль № 7 в верхней части имеет строение, аналогичное естественной серой почве: горизонт подстилки 0—2 см, серогумусовый горизонт AY 2—20 см с размытой неровной границей в следующий горизонт. На глубине 29 см обнаруживается ровная граница бывшего пахотного горизонта.

Радиометрические изображения подвергались процедуре автоматической калибровки. В результате для каждого почвенного разреза был получен массив значений радиометрических температур. Распределение радиометрических температур в почвенных профилях на залежах и на целинном участке существенно различается (рис. 1). Теплофизические свойства почвы: теплоемкость, тепло- и температуропроводность, которые в свою очередь являются функциями почвенно-физических факторов — влажности, гранулометрического состава, плотности, пористости, содержания органического вещества, температуры, — обусловливают формирование температурных полей. Все эти факторы определяют неоднородность почв по теплофизическим свойствам, которая выявляется на пространственных диаграммах (рис. 2).

Изображения температурных полей, полученные в результате калибровки с заданным шагом ΔT, являются радиометрическими портретами почвенного профиля. Повышенная детализация строения внутри горизонтов проявляется при градации температуры с шагом $\Delta T = 1$ °С. На радиометрических портретах при такой детализации отчетливо различается горизонтальная делимость в пахотном слое. На изображениях фиксируется характер переходов горизонтов. При увеличении ΔT до 2 °С проявились только горизонты, совпадающие с выделенными визуально при морфологическом описании почвенного

профиля. Таким образом, для выделения почвенных горизонтов в данных условиях предложено использовать шаг в 2 °С, а для исследования структуры почвенного профиля внутри горизонтов диапазон необходимо снижать.

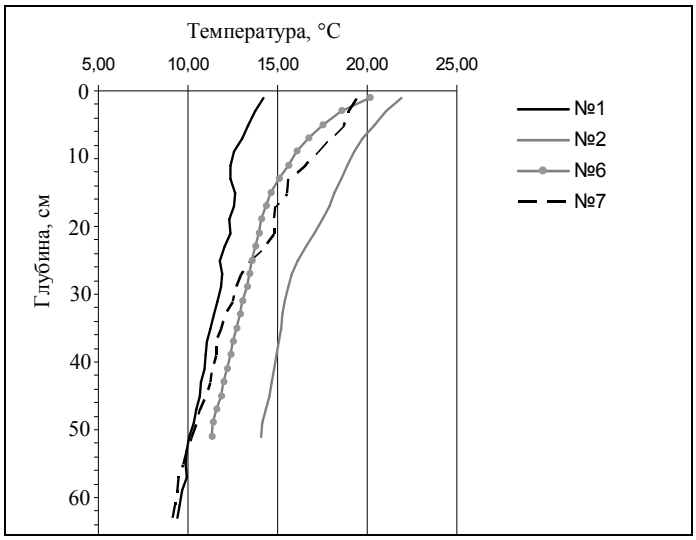


Рисунок 1. Распределение радиометрической температуры в почвенных профилях старопахотных почв (№ 2, 6, 7) и фоновой серой почве (№ 1)

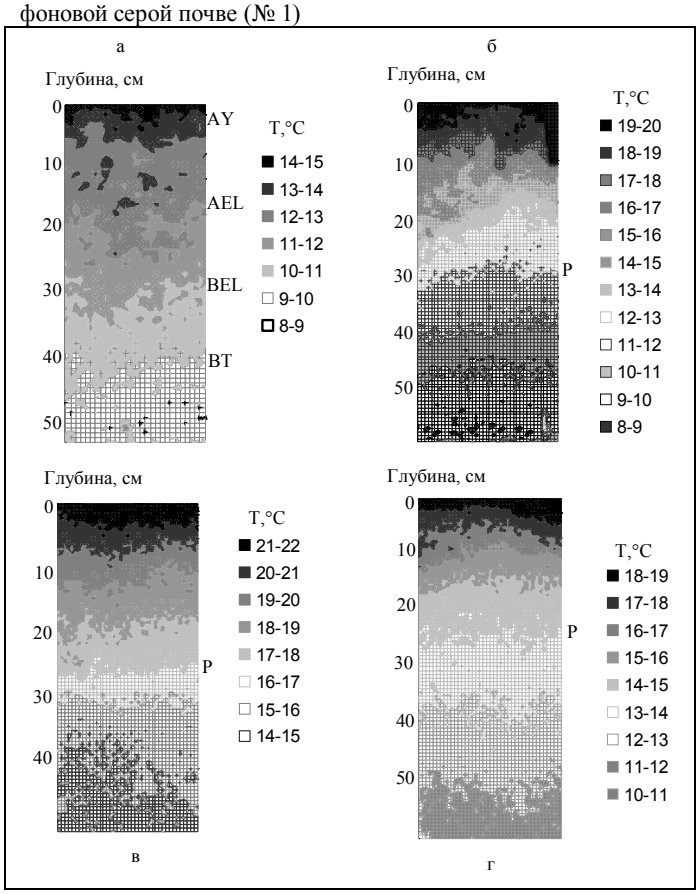


Рисунок 2. Радиометрические портреты естественной серой почвы (а) в сосняке и старопахотных почв (б — под 40-летним сосняком, в, г — на лугу). Р — нижняя граница пахотного горизонта

Морфологические признаки почвы являются отражением протекающих в ней процессов, в которых температура является важным регулятором. Под влиянием температурных градиентов в почве происходит постоянное передвижение воды и растворов, миграция вещества и в конечном счете формирование генетических горизонтов [8]. По результатам радиометрической съемки рассчитаны градиенты температуры для каждого исследуемого почвенного профиля. Установлено, что градиент радиометрической температуры по глубине варьирует в гумусовых горизонтах серой почвы на уровне 0,1—0,46 °С/см, в старопахотных — 0,25—0,88 °С/см, в минеральных горизонтах серой почвы не превышает 0,05—0,11 °С/см, в подпахотных горизонтах залежных почв — 0,1—0,22 °С/см.

Для оценки состояния почвы важны не только значения градиента, но и характер его изменения по профилю. Для естественной серой почвы характерно периодическое скачкообразное изменение градиента температуры, что связано с особенностью строения профиля лесной почвы, имеющего неровные границы горизонтов, широкую зону перехода из одного горизонта в другой, выраженную структуру, высокую пористость в гумусовом горизонте. В старопахотных почвах границы горизонтов относительно ровные и зона перехода между горизонтами гораздо уже. Резкое изменение градиента в этих почвах характерно только для верхних 5 см толщи. По теплофизическим свойствам пахотные горизонты более однородные. Характерный равномерный градиент радиометрической температуры связан, вероятно, с гомогенизацией почвенного материала при распашке.

В сосняках Красноярской лесостепи, формирующихся на старопахотных почвах, наблюдается восстанавливающий тренд постагрогенной эволюции почв. Радиометрический подход в исследовании почв позволяет оценить процесс трансформации залежных почв. Радиометрические портреты, выполненные для разных почв или для одной почвы в разные сроки, позволяют анализировать качественные и количественные изменения физических свойств.

Сравнение изображений залежных почв разного возраста показало, что в старопахотных почвах на стадии луга практически полностью сохраняется строение пахотного горизонта. Изменения проявляются только в виде формирования дернового горизонта в верхней 5-сантиметровой толще профиля. Бывшая пахотная почва под 40-летним сосняком приобретает строение естественной серой почвы, т. е.

почвообразование идет по лесному типу, но при этом в почвенном профиле еще сохраняются признаки антропогенного воздействия в виде ровной нижней границы пахотного горизонта.

Работа поддержана РФФИ (грант 14-04-00858).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Баранова О. Ю., Номеров Г. Б., Строганова М. Н.* Изменение свойств пахотных дерново-подзолистых почв при зарастании их лесом // Почвообразование в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1989. С. 60—78.
2. *Бобров П. П., Галеев О. В.* Динамика радиояркостной температуры почв с различным содержанием гумуса // Исследование Земли из космоса. 2001. № 4. С. 66—72.
3. *Бобров П. П., Ивченко О. А., Кривальцевич С. В.* Исследование почвенной структуры методом двухчастотной микроволновой радиометрии // Исследование Земли из космоса. 2005. № 2. С. 82—88.
4. *Герасимова М. И.* Подходы к микроморфологическому анализу антропогенно измененных почв // Микроморфология антропогенно измененных почв. М.: Наука, 1988. С. 18—30.
5. *Даровская И. П., Шабанов М. В.* Изменение гумусного состояния пахотных дерново-подзолистых почв при выводе их из сельскохозяйственного использования // Сб. студенческого науч. общ-ва. 2007. № 2. С. 27–31.
6. *Литвинович А. В.* Постагрогенная эволюция хорошо окультуренных дерново-подзолистых почв северо-запада нечерноземной зоны. Обзор // Агрохимия. 2009. № 7. С. 85—93.
7. *Рожков В. А., Скворцова Е. Б.* Изменение свойств пашни, выведенной из оборота. Матер. науч. сессии по фундаментальному почвоведению. М.: МАКС Пресс, 2004. 190 с.
8. *Ревут И. Б.* Физика почв. Л.: Колос, 1972. 368 с.
9. *Скворцова Е. Б., Баранова О. Ю., Нумеров Г. Б.* Изменение микростроения почв при зарастании пашни лесом // Почвоведение. 1987. № 9.
10. *Средняя* Сибирь. М.: Наука, 1964. 480 с.
11. *Чалая Т. А., Владыченский А. С, Телеснина В. М.* Динамика гумусного состояния почв в постагрогенных ландшафтах южной тайги // Матер. конф. «География продуктивности и биогеохимического круговорота наземных ландшафтов: к 100-летию проф. Н. И. Базилевич». Пущино, 2010. С. 623—626.
12. *Чернов Д. В., Хаммам А. А., Васильев М. В.* Изменение физических и водно-физических свойств дерново-подзолистых суглинистых почв при постагрогенной трансформации // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. № 14. Санкт-Петербург: Изд-во СПБГАУ, 2009. С. 15—21.
13. *Шабанов М. В.* Процессы постагрогенной трансформации минеральной части дерново-подзолистых почв (на примере соединений железа, алюминия и марганца): Автореф. дис. … канд. с.-х. наук. СПб., 2007. 18 с.
14. *Шишикин А. С., Огнев Р. Ю.* Освоение косулей заброшенных сельскохозяйственных угодий в Восточном Забайкалье // География и природные ресурсы. 2013. № 3. С. 185—188.

***

УДК 634.02:631.6(571.5)

СОЗДАНИЕ ЗАЩИТНЫХ ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЙ НА ОПУСТЫНЕННЫХ ЗЕМЛЯХ ЗАСУШЛИВЫХ ТЕРРИТОРИЙ СИБИРИ

В. К. САВОСТЬЯНОВ

Научно-исследовательский институт аграрных проблем Хакасии Россельхозакадемии, Абакан, Россия

АННОТАЦИЯ

Определены наиболее перспективные виды защитных лесных насаждений в засушливых степных районах Сибири, установлены обязательные условия их успешного создания, экологическая роль и значение при сельскохозяйственном использовании земель.

Создание защитных лесных насаждений в степных районах Сибири на землях сельскохозяйственного назначения должно отвечать Концепции ведения сельскохозяйственного производства в засушливых условиях [1], по которой использование почв степей должно соответствовать экологическим принципам, быть экономически целесообразным и научно обоснованным. Оно должно быть направлено на обеспечение только потребностей местного населения в продуктах питания (зерно, картофель, овощи, плоды, ягоды, корма), содержание экологически оправданного поголовья традиционных для степей видов скота (овец, коз, лошадей, крупного рогатого скота мясного направления), соответствующего емкости степных пастбищ, при круглогодовом выпасе скота и систематической смене выпасаемых участков для производства мяса, шерсти, пуха и кожевенного сырья.

При этом разумной альтернативы такому подходу к использованию земель сельскохозяйственного назначения степных районов нет. Призывы к запрету использования степей для их сохранения ни к чему полезному не приведут, поскольку отсутствие выпаса копытных животных, ежегодного отчуждения части биомассы растительного покрова ведут к их деградации. Нельзя не учитывать и то, что в степных районах проживает половина населения Сибири, которое в условиях огромных расстояний при отсутствии развитой дорожной сети нельзя снабдить продовольствием за счет только завоза из других регионов. Нужно обеспечить и занятость местного населения.

В степных районах Сибири целесообразно создание на землях сельскохозяйственного назначения следующих видов защитных лесных насаждений:

- полезащитных лесных полос для защиты почв от дефляции и эрозии, улучшения условий вегетации возделываемых сельскохозяйственных культур на черноземах степных районов в богарных условиях, а также на орошаемых землях (в том числе и на каштановых почвах сухостепных районов) для создания условий качественного полива дождеванием при частых сильных ветрах, предотвращения ирригационной эрозии, дефляции, заносов оросительной сети мелкоземом;
- пастбищезащитных лесных полос, зонтов на пастбищах, прифермских и мелиоративнокормовых лесных насаждений для защиты пастбищ от дефляции, повышения их продуктивности и сохранения биоразнообразия, создания условий для выпасаемых животных (тень, защита от ветра);
- защитных лесных насаждений вдоль крупных оросительных каналов для предотвращения их заноса снегом и мелкоземом, защиты их откосов от разрушения, улучшения гидрологической обстановки. При этом очистка каналов от снега и заносов требует больших затрат, препятствует своевременному пуску воды в оросительную систему и своевременному началу поливов, разрушает закольматированный слой грунта в каналах, что ведет к усилению фильтрации из них, переувлажнению и заболачиванию прилегающих земель;
- защитных лесных полос вдоль дорог, вокруг населенных пунктов и водоемов для создания благоприятных условий жизни местного населения.

Обязательными условиями успешного создания устойчивых и долговечных защитных лесных насаждений на засушливых территориях, как показали результаты полувековых исследований и практика их посадки, являются тщательный учет лесорастительных свойств почв, двухлетняя паровая почвозащитная подготовка земель для посадки лесных полос, обоснованный подбор древесных пород, большая площадь водного питания одного дерева (до 10—14 $м^2$), обеспечение защиты лесных полос от дефляции в первые пять лет жизни, обработка междурядий в течение всей жизни насаждений для предотвращения заселения площади лесных полос сорной растительностью, мульчирование почвы в лесных полосах для сокращения потерь влаги на физическое испарение.

Создание массивных лесных насаждений в степной зоне в основном нецелесообразно в связи с их низкой жизнеспособностью из-за недостатка влаги. Лишь на отдельных участках с лучшими гидрологическими условиями оно возможно в виде полосных лесных насаждений, чередующихся с широкими полосами степной растительности, или в виде отдельных древесно-кустарниковых массивов (зонтов) на пастбищах. Исключением является создание в степи орошаемых промышленных плантаций облепихи.

Защитные лесные насаждения в степи улучшают санитарно-гигиенические и эстетические условия проживания местного населения, служат местом отдыха и источником древесины, плодов, ягод и кормов (при введении в их состав плодовых и ягодных культур — облепихи, смородины золотистой, засеве междурядий насаждений многолетними травами). Они являются экологической нишей для популяций степных растений, беспозвоночных и позвоночных животных, экологическим каркасом системы мер по защите земель от дефляции, деградации и опустынивания.

Для усиления роли защитных лесных насаждений целесообразно создание их в виде взаимосвязанных систем. При этом они должны занимать на пашне не более 2—5 %, а на пастбищах — до 15 % площади и создаваться из хорошо изученных в условиях конкретных степных районов древесных пород и кустарников, обоснованных оптимальных конструкций, по проверенным технологиям, обеспечивающим их устойчивость и долговечность, стабильное влияние на защиту почв, сохранение их плодородия и урожай сельскохозяйственных культур.

Площади, занимаемые защитными лесными насаждениями, нужно рассматривать не как отчуждение пахотных земель, а как их перевод в режим агролесомелиоративной реабилитации, в том числе и для возможного последующего возврата улучшенных земель в пашню. Наши результаты многолетних исследований свидетельствуют об улучшении свойств степных почв через 25—35 лет под влиянием защитных лесных насаждений.

К созданию защитных лесных насаждений в степи нужен здоровый, взвешенный подход, основанный на результатах научных исследований и широком, в том числе и общественном, обсуждении. Конечно же, нельзя даже говорить об их создании на всей площади степей и на площади особо охраняемых природных территорий, равно как и о новой распашке всех исключенных из активного оборота и подвергнутых стихийной консервации значительных площадей бывших пахотных земель. Ни к чему полезному это не приведет, а лишь нанесет новый непоправимый ущерб степям и их почвам.

Нами совместно с учеными сопредельных регионов и стран создана нормативная база рационального использования опустыненных земель засушливых степных территорий юга Сибири при ограниченном ведении земледелия и при их использовании в основном в качестве пастбищ, включая и создание защитных лесных насаждений. Последние являются неотъемлемой составной частью

рациональных, эффективных и экологически безопасных агроландшафтов в степных районах [2—6]. Это наглядно подтверждает опыт Китая, США, Канады и других стран, ежегодно ведущих посадку лесных насаждений на больших площадях. Все еще имеющее место в нашей стране отрицание большого значения агролесомелиорации почв засушливых территорий, как правило, является голословным, не основанным на экспериментальных данных.

Настало время практического осуществления лесомелиоративных мероприятий, которые, по образному выражению В. В. Докучаева [7], обеспечивают «оздоровление земледельческого организма». Значение этой работы, которую Д. И. Менделеев считал «однозначною с защитой государства», для модернизации сельского хозяйства засушливых территорий, обеспечения их устойчивого инновационного развития при сохранении природной среды в настоящее время трудно переоценить.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Савостьянов В. К.* Концепция ведения сельскохозяйственного производства в засушливых условиях юга Средней Сибири // Матер. всеросс. науч.-практ. конф. «Ресурсосберегающие технологии в земледелии России», 11—13 сентября 2007 г., ВНИИЗиЗПЭ. Курск, 2007. С. 101—104.
2. *Савостьянов В. К.* Условия и особенности формирования агроландшафтов в степной зоне Хакасии // Докл. Российской академии сельскохозяйственных наук. 1995. 4. С. 22—25.
3. *Защитное* лесоразведение при формировании агроландшафтов в степи // Россельхозакадемия, сиб. отд-е, ГНУ НИИ аграрных проблем Хакасии / под ред. В. К. Савостьянова. Новосибирск, 1995. 92 с.
4. *Савостьянов В. К.* Лес в степи // Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук. 1995. 2. С. 18—20.
5. *Защитное* лесоразведение в аридной зоне // Россельхозакадемия, Сиб. отд-е, ГНУ НИИ аграрных проблем Хакасии, проблемный совет по защитному лесоразведению и мелиорации / под ред. В. К. Савостьянова. Абакан, 2003. 223 с.
6. *Савостьянов В. К.* Агролесомелиоративные мероприятия для сохранения плодородия почв юга Средней Сибири и их рационального использования // Достижения науки и техники АПК. 2011. 4. С. 7—9.
7. *Докучаев В. В.* Наши степи прежде и теперь. СПб, 1892.

***

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНО-АНТРОПОГЕННОГО КОМПЛЕКСА «МИНЕРАЛЬНЫЙ ИСТОЧНИК АРЖААН-УРУ» НА ТЕРРИТОРИИ САЯНО-ШУШЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Е. В. САШКО

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
Саяно-Шушенский государственный природный биосферный заповедник, Россия

АННОТАЦИЯ

На территории заповедника «Саяно-Шушенский» в зоне ядра для традиционного использования выделена культово-бальнеологическая зона «Минеральный источник Аржаан-Уру». Население Республики Тыва считает источник культовым местом, воды которого способны излечить ряд болезней, однако официальных исследований качества и состава вод не проводилось. Увеличение антропогенного вмешательства в естественное состояние территории источника требует принятия обоснованных мер по регулированию режима посещения и восстановлению естественного состояния компонентов природной среды.

Заповедник расположен в центре Западного Саяна и Алтае-Саянской горной страны в целом на территории Шушенского и Ермаковского районов Красноярского края. Площадь заповедника — 390,368 тыс. га, из них 59,3 % занято лесами, 36 % — гольцами, каменными россыпями и крутыми каменистыми склонами. Речная сеть заповедника довольно густая и разветвленная. Основной артерией является Енисей, прорезающий Западный Саян узкой долиной с крутыми склонами [3]. Исследуемый участок — зона термального источника «Аржаан-Уру» — расположен в осевом Западно-Саянском округе горно-таежных и подгольцово-таежных кедровых лесов и относится к высотно-поясному комплексу. Участок представляет собой кедровый лес кустарничково-осоково-зеленомошный. Сам источник имеет три основных головки, которые приурочены к понижениям в рельефе — ложкам, разделенным между собой небольшими хребтиками. Расстояние между головками колеблется в пределах 40—70 м. Выходы подземных вод связаны с тектоническим нарушением — сбросом, который протягивается вдоль склона долины на расстоянии около 120—150 м и четко выражен в рельефе в виде уступа коренных пород высотой от 2 до 4 м. Коренные породы представлены диоритами, крепкими, слаботрещиноватыми, на свежем изломе — розовато-темно-серого цвета [2].

До момента создания заповедника (1976 год) данная территория уже была освоена человеком, в частности, ресурсы минерального источника «Аржаан-Уру», который позиционируется как термальный (замеры температуры воды, сделанные в 2013 году, показали, что температура в головках составляет 8, 12 и 18 °С, что не подтверждает данное утверждение), тогда использовались. С тюркского языка

«Аржаан-Уру» переводится как «женский святой источник», и тувинцы используют его для лечения женских недугов и бесплодия, кожных заболеваний, ран, болезней костей (научных подтверждений данное утверждение также не имеет). По сложившейся традиции, курс лечения рассчитан на 3 года с перерывом в несколько лет, каждый последующий раз пребывание на источнике увеличивается на 10 дней (соответственно курс лечения составляет от 10 до 30 дней). Во время лечения посетители соблюдают определенный ритуал — жгут веточки можжевельника, делают приношения духам источника в виде цветных лент, денег, различных изделий, которые закрепляют на ветках кедра [1]. В первые годы работы заповедника его администрацией были приняты меры по предотвращению посещения термального источника «Аржаан-Уру». Это приводило к конфликтам, которые удавалось погасить силами инспекторов охраны заповедника, работавших на КПП «Чул-Аксы». В 1994—1995 гг. администрацией заповедника достигнуты договоренности с Министерством природы Республики Тыва, и в ноябре 1994 года принят меморандум о сотрудничестве, благодаря чему были учтены интересы местного населения и разрешен лимитированный доступ к использованию источника, что отражено в Положении о Саяно-Шушенском биосферном заповеднике. Указаны маршрут следования, срок посещения (июль, август); оговорено, что должно быть «не более 20 человек на один курс лечения (10 дней)». Посещение родника «разрешено по пропускам заповедника, выдаваемым в соответствии с заявкой поселковым советом районов».

До начала 90-х годов источник посещало в год не более 40 человек из числа пожилых местных жителей, соблюдающих традиции посещения (сроки пребывания, санитарное состояние). Малое количество посетителей качественно не влияло на состояние территории источника, но в последнее время заходы на территорию заповедника с целью посещения источника стали носить массовый характер — в отдельные годы сюда приходило более 400 человек с соответствующим числом лошадей (согласно «Регистрационному журналу КПП «Чул-Аксы»). Сроки заходов на территорию источника также не соблюдаются и часто превышают регламентированные на несколько недель — месяц.

Проведенное сотрудником заповедника А. Е. Сонниковой в 2006 г. обследование тропы к термальному источнику, территории самого источника и его окрестностей позволило сделать следующее заключение:

- нарушение установленного числа посещающих источник привело к образованию на отдельных участках тропы оврагов общей площадью 500 м;
- вдоль тропы и на источнике наблюдается активный вывал древостоя, а также порубка древостоя для установления палаток, обустройства костров, приготовления пищи;
- наблюдается стравливание травянисто-кустарничкового покрова на источнике и в окрестностях «Аржаан-Уру»;
- происходит загрязнение территории источника бытовыми отходами.

Для получения более подробных результатов в 2007 г. на территории источника, на северо-восточном склоне, заложена трансекта [1] (52°00´334" с. ш., 091°23´292" в. д.). Пробные площади пересекают участки склона — как подверженные антропогенной нагрузке, так и нетронутые человеком. Трансекта охватывает один тип растительного сообщества — кедровый лес с жимолостным подлеском и осоково-зеленомошным покровом, который располагается на высоте 1700 м н. у. м. и склоне экспозиции с крутизной 15° и простирается от подошвы склона к выположенным участкам его верхней части. Протяженность — 170 м. Ширина трансекты — 10 м. Трансекта разбита на площадки размером 10 х 10 м². На каждой площадке было проведено описание растительного покрова с выявлением общего проективного покрытия, видового и флористического состава сосудистых растений, мохообразных и лишайников, грибов [1]. Летом 2013 года на территории источника была проведена повторная работа по описанию пробных площадей и комплексной оценке рекреационного воздействия на природный комплекс участка. Одной из важнейших целей было проведение сравнительного анализа данных за этот год с результатами предыдущих наблюдений. Собранный материал был проанализирован с точки зрения дигрессионных изменений.

В описание лесного фитоценоза пробных площадей трансекты были включены четыре основных составляющих растительного покрова — древесный ярус, кустарниковый ярус, травяно-кустарничковый ярус и мохово-лишайниковый ярус. Основные величины древесного, кустарничкого и травяного ярусов (сомкнутость, объем крон, видовой состав, жизненность, фенологическое состояние, проективное покрытие и пр.) оценивались по общепринятым геоботаническим методикам. Методика выявления рекреационного потенциала территории основывается как на детальных полевых исследованиях, так и на оценке качественных и количественных показателей (вытаптывание, степень дигрессии, оценка антропогенной трансформации, величины рекреационных показателей и пр.) [5]. Площадь угнетенной территории самого источника оценивалась по крайним точкам видимого антропогена (мусор, тропы, порубочные остатки и пр.) и составила около 4,2 га. Протяженность с севера на юг — около 220 м, с запада на восток — около 190 м. Территория источника имеет несколько зон:

- зона основного расположения отдыхающих: повсеместно присутствуют бытовые отходы и элементы

обустройства быта, площадь вытаптывания составляет от 75 до 100 %, а оставшаяся растительность угнетена и повреждена (обломана, объедена, обнажены корни деревьев);

- участок для совершения обрядовых действ: более естественное состояние среды, однако также присутствуют следы антропогена, все деревья (и подрост) задействованы под поделки и повязывание ленточек, жизненность отдельных деревьев близка к летальной, вытаптывание на уровне 75—100 %;
- прилегающая территория: состояние, близкое к естественному, но также имеются отдельные участки со следами человеческой деятельности — свалки, бытовые отходы. Растительность местами нарушена и угнетена, имеются тропы;
- территория, которая напрямую не задействована под ведение быта отдыхающими, однако на ней могут выпасаться лошади, происходить сбор дикоросов, дров и пр. Также через эту территорию проходят тропы, ведущие на источник и в зону высокогорья, где осуществляется основной выпас скота.

Как правило, установленные заповедником маршруты не соблюдаются, в результате чего сеть подъездных троп из Тывы протянулась на 30 км вдоль течения реки Б. Уры. Во время пребывания на источнике посетители в поисках пастбища для своих лошадей пробивают конные тропы вглубь заповедника. Основных троп всего несколько (3—4 шт.), остальные являются хорошо вытоптанными звериными тропами, которые окружают зону источника со всех сторон. Наибольший интерес с точки зрения антропогенной нагрузки представляет тропа, ведущая от территории источника до гольцовой зоны — места выпаса лошадей. Общая протяженность этого маршрута — около 2,7 км, с перепадом высот от 1700 до 2100 м н. у. м. Тропа проходит через подгольцово-таежные кедровые леса с жимолостным подлеском, переходящие в горную тундру с курумами, верховыми болотами с типичными представителями растительности высокогорий (карликовая ива, березка). Высокий уровень летних осадков в дополнение к и без того повышенной влажности данного района еще более способствует разрушению естественной растительной подстилки и почвенного покрова под действием копыт животных, поднимающихся по тропе в зону пастбищ (единовременно могут выпасаться до 100 лошадей). По пути следования в пределах тропы и на 3—5 метров в стороны были проведены наблюдения состояния растительности и почвенного покрова. Через каждые 50 метров (местами чаще) по абсолютной высоте велось описание участка по основным параметрам нарушенности, характеризующим изменения покрова.

Поскольку территория источника не имеет санитарного обустройства и санитарной обработки (ямы для мусора, туалеты и другие сооружения), элементы природной среды — почва, вода — испытывают колоссальную нагрузку в виде скапливающихся и разлагающихся бытовых отходов и отходов жизнедеятельности людей и коней посетителей. Любая свалка является источником попадания в почву и воду вредных веществ, способных оказывать прямое или опосредованное неблагоприятное воздействие на человека и окружающую среду путем угнетения их естественных процессов самоочищения [4]. Для выявления биологических загрязнителей (болезнетворные микроорганизмы, вирусы, гельминты, простейшие патогенной микрофлоры и др.) с мест стоянок, мест скопления воды при ее использовании (лужицы, образующиеся на выходе головок, места мытья посуды и приготовления пищи, принятия водных процедур, место стока ниже стоянки) были взяты пробы воды (4 пробы) и почвы (3 пробы). Сбор проб выполнялся в лабораторную посуду, предоставленную СЭС по методике МУК 4.2.1884-04 (для воды) и ГОСТ 17.4.4.02-84 (для почвы). Доставка осуществлялась в контейнере с использованием хладагентов. Анализы выполнялись в лаборатории Минусинской СЭС.

В результате полевых работ и обработки материалов получены следующие выводы:

- В процессе рекреационной деятельности на территории источника произошли изменения в структуре травяно-кустарничкового яруса в сторону общего угнетения. Основными причинами такого состояния является общее механическое повреждение надземной части растений, объедание ее лошадьми; оголение, вытаптывание почвенного покрова, его уплотнение;
- Большая часть исследуемой территории источника (около 75 %) находится в IV и V степенях рекреационной дигрессии, характеризующихся оголением почвы более 25 %, уменьшением видового состава травяно-кустарничковой растительности, ухудшением жизненности древесной растительности;
- Большая часть древесной растительности в зоне источника (около 65 %) имеет пониженный и низкий уровни жизненности, характеризующиеся желтой хвоей, сухими ветками, большим опадом хвои, местами наблюдаются механические повреждения коры и веток; около 10 % — сублетальное и летальное состояние (в основном в зоне проведения культовых действ);
- Санитарное состояние источника признано неудовлетворительным. Несмотря на небольшое количество «свежего» бытового мусора (консервные банки, пластик, бумага и пр.) в сравнении с предыдущими годами, имеются разрозненные старые свалки (общая площадь ~ 35 м²);
- Состояние жизненности кустарниковой растительности оценивается в 1—2 балла — вид угнетен, механически поврежден, не плодоносит;

- В зоне тропиночной сети, ведущей в высокогорный район, по которой осуществляется выгон скота, присутствуют следы антропогенной нагрузки, выражающиеся в нарушении растительного и почвенного покрова, угнетении жизненности травянистой и древесной растительности вдоль тропы и на расстоянии 3—5 метров в стороны;
- Несмотря на неудовлетворительное санитарное состояние территории источника, результаты анализов почвы и воды показали отсутствие патогенных микроорганизмов и иных бактериологических загрязнителей (кишечных паразитов и др.), что стало неожиданностью даже для исполнителей лабораторных исследований, так как любая человеческая деятельность сопровождается пусть малым, но нарушением ПДК в части бактериологического загрязнения;
- По качественному составу воды источника имеют тенденцию к изменению химического состава (уменьшению содержания сероводорода) и температуры (понижению);
- Проведенные исследования химического состава вод характеризует их как пригодные для питья;
- Эффект лечения данными водами не доказан фактическими исследованиями медиков. В данном случае наличие бактерицидных свойств самой территории (фитонциды кедровых насаждений в определенных дозах благотворно влияют на нервную систему, усиливают двигательную и секреторную функции желудочно-кишечного тракта, способствуют улучшению обмена веществ и стимулируют сердечную деятельность), использование питьевых вод хорошего качества, отсутствие стрессовых ситуаций, отдых, воздержание от пищевых излишеств, вера в помощь (культовые традиции) могут играть определяющую роль в позиционировании источника как лечебного (эффект плацебо).

Данные описания ПП на территории источника были сравнены с аналогичным описанием за 2006 год. На основании этого анализа можно сделать вывод об общем ухудшении природного состояния источника и прилегающей к нему территории, а именно:

- Произошло увеличение процента вытоптанной площади с оголенной и уплотненной почвой: с 65—70 % в 2006 году до 75 % в 2013-м;
- Произошло увеличение объема древесной растительности с низкой и пониженной жизненностью: 65 деревьев в 2006 г. по сравнению с 69 деревьями в 2013 г.; сублетальная жизненность была отмечена у 3 деревьев (в 2006 г. — у 2), а также летальная — у 2 деревьев (в 2006 г. отмечено не было);
- Практически полностью исчезли всходы и подрост у древесной и кустарниковой растительности, которых наблюдалось относительно много в 2006 году. Сейчас же молодняк сохранился только на ПП № 8, однако он также угнетен и подвержен антропогенной нагрузке;
- Зафиксировано практически полное отсутствие валежа и пней, которые наблюдались в 2006 году.

В связи с ситуацией продолжающегося ухудшения экологического состояния территории источника «Аржаан-Уру» необходимо принятие мер по сдерживанию дальнейшего угнетения природного комплекса и восстановлению существующих нарушенностей.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Сонникова А. Е.* Состояние растительного покрова термального источника «Аржаан-Уру» в Саяно-Шушенском природном биосферном заповеднике // Научные труды работников Ассоциации заповедников и национальных парков Алтае-Саянского экорегиона, 2008. С. 111—115.
2. *Стахеев В. А., Завацкий Б. П., Рассолов А. Г., Мухамедиев Т. Д., Буков В. В.*. Минеральный источник «Аржаан-Уру» как объект традиционного природопользования в биосферном заповеднике, 2006.
3. *Новоселова Е. Е., Сонникова А.Е.* Некоторые климатические особенности территории Саяно-Шушенского заповедника (Западный Саян) // Влияние гидротехнических сооружений на объекты окружающей природной среды. Матер. регионального совещания п. Шушенское, 16—18 апр. 2004 г. Абакан: Стержень, 2004. С. 92—116.
4. *Казанская Н. С.* Изучение рекреационной дигрессии естественных группировок растительности // Известия АН СССР. Серия географ. 1972. С. 52—59.
5. *Государственный* комитет СССР по лесному хозяйству, Лаборатория лесоведения АН СССР. Временная методика определения рекреационных нагрузок на природные комплексы при организации туризма, экскурсий, массового повседневного отдыха и временные нормы этих нагрузок. М., 1987.

***

УДК 631.48

ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА ВТОРИЧНОГО ЛЕСА НА ВОССТАНОВЛЕНИЕ ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВ БЫВШЕЙ ПАШНИ

Н. П. СОРОКИНА, Д. Н. КОЗЛОВ, И. В. КУЗНЕЦОВА, Е. А. ШИШКОНАКОВА

Почвенный институт им. В. В. Докучаева, Москва, Россия

АННОТАЦИЯ

На полигоне Почвенного института им. В. В. Докучаева (южный склон Клинско-Дмитровской гряды) рассмотрены стадии постагрогенного восстановления дерново-подзолистых почв. Исследованиями охвачены пашня, луговая залежь (15—20 лет), залежи с молодым лесом (20—40 лет), разновозрастные вторичные леса от 50 до 100 лет, условно коренной лес. Для выбора участков хроноряда составлена интегральная цифровая карта угодий (за период с XVIII до XXI в.). Критерием восстановления является дифференциация бывшего пахотного горизонта на гор. A1 и A1A2.

В задачу исследований входило изучение направления и скорости постагрогенного восстановления дерново-подзолистых почв, вышедших из распашки в последние 100 лет.

Объект и методы. Исследования проводились в 2008—2010 гг. на всесторонне изученном полигоне «Зеленоградский» Почвенного института им. В. В. Докучаева. На территории площадью 100 км^2 с 1970-х гг. ведутся комплексные почвенные исследования, создана ГИС, обобщающая данные о структуре почвенного покрова пахотных и лесных массивов. Последние занимают 70 % территории, представлены условно коренными (с доминированием ели) и разновозрастными вторичными смешанными лесами. В составе угодий имеются и недавно заброшенные пашни. Почвенный покров образуют комбинации дерново-подзолистых почв разной степени оподзоленности, оглеения, эродированности, сформированные на покровных отложениях.

Методика исследований включала: 1) выбор разрезов для построения хронорядов: (пашня — разновозрастные залежи — условно коренной лес) с использованием специальной карты истории угодий; 2) почвенно-морфологический метод изучения разрезов.

Интегральная цифровая карта угодий составлена в категориях: условно коренные леса, современная пашня и разновозрастные залежи. При создании карты использованы материалы Генерального межевания XVIII в., военно-топографические карты XIX—XX вв. масштабов 1 : 10000 — 1 : 25000 — 1 : 50000 и разновременные аэро- и космические снимки высокого и сверхвысокого разрешения. В среде ГИС разновременные картографические материалы трансформировались в проекцию ортотрансформированного многозонального космического снимка WorldView-2, характеризующего современную структуру угодий. Планы дач Генерального межевания масштаба 1 : 8400 увязывались с ситуацией топографических карт и снимков по однозначно сопоставимым границам и ориентирам, очертаниям гидросети и угодий. В итоговом слое ГИС истории угодий каждый контур соответствует участку с одинаковой историей землепользования за все документально охваченные временные срезы. На изучаемой территории массивы с одинаковой историей использования дают мозаичную картину. Их размеры нередко составляют единицы гектаров, что требует тщательного координатного и ландшафтного позиционирования разрезов в поле. Для уточнения возраста лесных залежей использован дендрохронологический метод.

Полевыми исследованиями 2008—2010 гг. охвачены пашня, молодая луговая залежь (15—20 лет), залежи с молодым лесом (20—40 лет), разновозрастные вторичные леса от 50 до 100 лет, условно коренной лес (факт распашки с середины XVIII в. не документирован). Обследовано более 50 разрезов. При характеристике почв в поле применялись почвенно-морфологический метод и определение физических свойств: плотности, водопроницаемости, твердости. На площадках возле каждого разреза проведены геоботанические описания. В качестве диагностического показателя постагрогенной трансформации почвенного профиля рассматривалась дифференциация бывшего пахотного горизонта на гор. A1 и A1A2, характеризующая степень восстановления исходного профиля по ряду почвенных свойств. С ориентацией на этот критерий связана методическая особенность исследования: детальный анализ верхнего 30-сантиметрового слоя почвы. Послойный анализ ряда почвенных свойств (содержания гумуса, ила, pH, спектральной отражательной способности) проведен в 12 разрезах, образцах, взятых с шагом 2—3 см. Физические свойства определяли с шагом 5 см. Еще в 12 разрезах эти же свойства определяли по генетическим горизонтам. Кроме того, привлечены полученные ранее и опубликованные данные 20 разрезов лесных почв с характеристикой гранулометрического состава, химических и физических свойств почв по генетическим горизонтам [1, 4, 6, 7].

Обсуждение результатов. Анализ изменения почвенных свойств в хронорядах, охватывающих 250—300-летний период, свидетельствует об усилении дифференциации бывшего пахотного горизонта с возрастом залежей. Изменения в почвенном профиле фиксируются уже в почвах молодых (15—20-

летних) залежей и проявляются в начавшейся дифференциации бывшего пахотного горизонта по содержанию гумуса и ила, в разуплотнении верхних горизонтов.

При переходе в залежь начинается *текстурная дифференциация верхней части профиля*. Бывший пахотный горизонт приобретает характерный элювиально-иллювиальный профиль с минимумом содержания ила во вновь формирующемся поверхностном слое (гор. А1) и постепенным увеличением книзу до значений, свойственных пахотному горизонту. В лесах 60—70 лет и старше в отличие от молодых залежей обеднение илом поверхностного слоя не выражено. Напротив, содержание ила в гор. А1 нередко больше, чем в гор. А1А2. Одновременно с возрастом леса увеличивается (до 5 % и выше) содержание гумуса в гор. А1. Для объяснения этого факта требуется привлечение специальных методов, учитывающих органо-минеральные взаимодействия в почвах.

Изучение в хронорядах *динамики содержания органического вещества* занимает центральное место в постагрогенной тематике [2], что связано с решением проблемы углеродного обмена. В наших исследованиях, направленных на динамику восстановления почвенного профиля, основным индикационным показателем является дифференциация бывшего пахотного горизонта на гор. А1 и А1А2.

На стадии молодой луговой залежи происходит увеличение содержания гумуса в бывшем пахотном горизонте (3—4 % в слое 0— 10 см), формируется гор. А1. Запасы гумуса в слое 0—30 см на молодых залежах составляют 66—78 т/га против 56—59 т/га на пашне. В слоях 0—10 и 0—20 см различия запасов гумуса на пашне и в залежах проявляются еще рельефнее, достигая 30—40 %. Дифференциация по окраске на подгоризонты выражена слабо. При возрасте леса более 40 лет продолжается общая тенденция увеличения содержания гумуса в гор. А1. Полновозрастные леса отличаются повышенным по сравнению с пашней и молодыми залежами содержанием гумуса в гор. А1 и его запасами в слое 0—10 см (43—50 под лесом и 27—39 т/га на залежах). Уменьшение содержания и запасов гумуса в слое 10— 20 см (гор. А1А2) связано с меньшим по сравнению с луговыми ценозами поступлением органического вещества на этой глубине. В лесах старше 60 лет происходит осветление гор. А1А2. На осветленном фоне часто выделяются темные пятна кротовин и засыпок по корням и трещинам, что увеличивает содержание гумуса в общем образце. Более показательны данные образцов, характеризующие фоновую окраску горизонта. Спектральная отражательная способность определялась в сухих образцах на спектрофотометре СФ-14. В качестве количественного диагностического показателя окраски принято отражение при длине волн 750 нм. С увеличением возраста залежи больше 60 лет происходит осветление общего фона гор. А1А2: значение R750 увеличивается в этом горизонте от 56 (пашня) до 65 % (условно коренной лес) при изменении содержания гумуса от 2 до 0.6 %. Дифференциация по окраске возрастает. Разность значений R750 в гор. А1А2 и А1 увеличивается в ряду пашня — разновозрастные залежи (от 0 до 25 %) и может рассматриваться как показатель постагрогенной дифференциации гумусового профиля по окраске.

Изменение физических свойств. На пашне значения плотности пахотного слоя (0—30 см), определенные через каждые 5 см, изменяются с глубиной от 1.25 г/см^3 в слое 0—5 см до 1.45 г/см^3 в слое 20—25 см. На глубине 25—30 см выделяются следы плужной подошвы с плотностью 1.48 г/см^3 при значении 1.44 г/см^3 в подпахотном горизонте. В молодых залежах 10—30-летнего возраста в верхней части профиля образуется тонкий слой дернины, формируется подстилка из опада листьев березы и травянистой растительности. Увеличение содержания и запасов гумуса в верхней части профиля залежных почв, высокая зоогенность этих почв приводят к улучшению их структурного состояния, образованию хорошо выраженной комковато-зернистой структуры, разуплотнению почв. Так, в слое 0— 10 см в ряду пашня — залежь — вторичный лес — коренной лес плотность почвы уменьшается: 1.25 (1.3)—1.15 (1.25)—1.0 (1.1)—1.0 соответственно. В слое 0— 25 см на луговой залежи и 0—20 см под вторичным лесом происходит разуплотнение бывшего пахотного слоя: на молодой 15-летней залежи от 1.1 г/см3 на глубине 0— 5 см до 1.3 г/см^3 на глубине 15—20 см. При этом на залежных участках в первые десятилетия после прекращения распашки сохраняются следы плужной подошвы. В полновозрастных лесах плотность в гор. А1 — 1.05—1.07, в гор. А1А2 — 1.2—1.3 г/см3. В условно коренном лесу, по данным Е. Б. Скворцовой и В. Н. Щепотьева, плотность дерново-подзолистой почвы в гор. А1 (0—7 см) — 0.76 г/см^3, в гор. А1А2 (7—12 см) — 1.23 г/см^3, в гор. А2 (12—25 см) — 1.53 г/см^3.

Стадии восстановления дерново-подзолистых автоморфных почв. Полученный материал позволил выделить следующие основные стадии восстановления дерново-подзолистых автоморфных почв на полигоне «Зеленоградский»:

0. *Пашня.* При обычной агротехнике пахотный горизонт имеет мощность 26—30 см. В целом характеризуется гомогенностью — однородностью рассматриваемых почвенных свойств (содержание ила — менее 15 %, гумуса — 1.5—2.0 %, pH солевой — 5— 6, гидролитическая кислотность — 4—6 мг-экв) по всей глубине. В то же время могут наблюдаться локальные включения нижележащих гор. А2 или А2В, вызванные их частичным припахиванием. В нижней части пахотного горизонта нередко формируется плужная подошва, особенно выраженная на переувлажненных участках.

1. *Начальная стадия — 10—30 лет, луговая залежь, зарастающая березняком.* Луговая залежь 15—40 лет, доминанты: овсяница луговая *(Festuca pretense),* овсяница красная *(F. rubra*), полевица тонкая *(Agrostis capillaries),* на более влажных участках по склону и ниже к ним примешивается щучка дернистая *(Deschampsia caespitosa),* осока бледноватая *(Carex pallescens).* Начало гумусовой и текстурной дифференциации бывшего пахотного горизонта: формирование гор. A1 с содержанием гумуса более 3 %; небольшое обеднение илом с поверхности. Значения pH солевой вытяжки уменьшаются от 5—6 на пашне до 4.0—4.5, изменения в гидролитической кислотности недостоверны. Происходит разуплотнение в пределах гор. A1 (от 1.25 на пашне до 1.1 г/см^3), сохраняются следы плужной подошвы. Отмечается тонкая плитчатость (слоистость) в гор. A1A2. Мощность гумусовых горизонтов >25 см.

2. *Стадия активного восстановления — 35—70 (80) лет.* Смешанный елово-березовый лес с участием дуба. В подлеске преобладают орешник и рябина. В травянистом покрове довольно обильны: лесной вид — кислица обыкновенная *(Oxalis acetosella),* рудеральные виды — недотрога мелкоцветковая *(Impatiens parviflora),* чистотел *(Chelidonium majus*), мелколепестник канадский *(Erigeron canadensis*), гравилат городской *(Geum urbanum),* небольшую примесь составляют копытень европейский *(Asarum europaeum),* кожедыжник женский *(Athyrium filix-femina),* щитовник игольчатый *(Dryopteris carthusiana),* подмаренник трехцветковый *(Galium triflorum),* ландыш майский *(Convallaria majalis).* Содержание гумуса в гор. A1 увеличивается от 3 до 5 %, дифференциация гор. A1 и A1A2 по окраске возрастает за счет потемнения гор. A1; профиль по илу с минимумом у поверхности, в конце периода выравнивается; pH — менее 4.0; гидролитическая кислотность в гор. A1 варьирует в диапазоне от 6 до 12 мг-экв. Суммарная мощность гумусовых горизонтов — 20—22 см, что соответствует глубине распашки до оставления почвы в залежь.

3. *Квазицелинная стадия* — >70—80 лет. Лес елово-березовый, в травостое обилен зеленчук *(Galeobdolon luteum),* рассеянно — звездчатка жестколистная *(Stellaria holostea),* примесь — живучка ползучая *(Ajuga reptans),* ожика волосистая *(Luzula pilosa),* щитовник игольчатый *(Dryopteris carthusiana),* подмаренник трехцветковый *(Galium triflorum).* Содержание гумуса более 5 % в гор. A1 с уменьшением в гор. A1A2, его осветление. Содержание ила минимально в гор. A2. pH 3.5—3.8 (аналогичен почвам условно коренного леса). Плотность в гор. A1 — 1.05—1.07, в гор. A1A2 — 1.2—1.3 г/см^3. Восстанавливаются практически все свойства, кроме следов границы бывшего пахотного горизонта на глубине 18—20 см.

4. *Почвенный покров условно коренного леса.* Лес возрастом более 150 лет, еловый с участием дуба. Рассеянно кислица (*Oxalis acetosella),* черника *(Vaccinium myrtillus),* живучка ползучая *(Ajuga reptans),* единичные экземпляры брусники *(V. vitis-idaea), местами моховой напочвенный покров.* По мере возрастания возраста снижается проективное покрытие за счет расширения площади мертвопокровных участков. Условно коренной лес рассматривается как эталон, к которому приближаются почвы в процессе постагрогенной трансформации. Определенная условность эталона связана с неполнотой информации, поскольку мы располагаем данными о состоянии угодий начиная с XVIII в. (карты Генерального межевания), в отдельных случаях — при наличии писцовых книг — с XVII в. Недостаток информации порождает ряд проблем, в том числе дискуссионность естественного или агрогенного происхождения гор. A1A2. В почвах условно коренного леса содержание гумуса в гор. A1 составляет 6—9 %, мощность гор. A1 — 5—7 см; суммарная мощность гумусовых горизонтов в большинстве разрезов находится в интервале 11—18 см, в некоторых случаях превышает 20 см. Характерна высокая кислотность профиля (pH солевой менее 3.8, гидролитическая кислотность — 14—19 мг-экв). В целом выделенные стадии близки к схеме, представленной в «Методических рекомендациях» [3], отличаясь конкретными показателями.

Заключение. Представленная форма обобщения и систематизации данных позволяет перейти к их картографическому представлению. В качестве контурной основы использована интегральная карта истории угодий с выделами массивов пашни, условно коренного леса и установленных стадий зарастания. Приведенная выше развернутая характеристика стадий восстановления почвы составляет легенду карты и почвенно-эволюционное содержание контуров.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ахмалишев К. Б.* Влияние земледельческого освоения на свойства дерново-подзолистых почв современных лесов. Автореф. дис. … канд. с.-х. наук. М., 2007. 24 с.
2. *Люри Д. И., Горячкин С. В., Караваева Н. А., Денисенко Е. А., Нефедова Т. Г.* Динамика сельскохозяйственных земель России в XX веке и постагрогенное восстановление растительности и почв. М.: Геос, 2010. 416 с.
3. *Методические* рекомендации по выявлению массивов заброшенных пашен. М., 1990. 50 с.
4. *Сорокина Н. П., Ахмалишев К. Б.* Факторы пространственной изменчивости гумусового профиля дерново-подзолистых почв под лесом // Вестник Моск. ун-та. Сер. 5, география. 1997. № 1. С. 57—62.
5. *Шершукова Г. А., Павлова Т. И.* Элементарные структуры почвенного покрова целинных дерново-подзолистых почв Смоленско-Московской и Вологодской возвышенностей // Бюл. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева. Вып. VIII.

1975. С. 17—47.
6. *Sorokina N. P., Kozlov D. N., Kuznetsova I. V., Shishkonakova E. A.* Topsoil transformation is soddy podzolic soils due to their diversion for non-agricultural purposes // Proceedings international conference «100 years bulgarian soil science». 2011. P. 274—277.

***

УДК 581.5

ОСОБЕННОСТИ ПОСТАГРОГЕННОГО ЛЕСОВОССТАНОВЛЕНИЯ В ЮЖНОЙ ТАЙГЕ (НА ПРИМЕРЕ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ)

В. М. ТЕЛЕСНИНА

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия

АННОТАЦИЯ
Изучены особенности демутационной сукцессии после прекращения распашки на примере Костромской области. Сорно-рудеральные, луговые нитрофильные и луговые мезофильные виды постепенно замещаются опушечными и бореальными. В ходе демутации происходит олиготрофизация напочвенного покрова — увеличение биомассы видов, типичных для кислых почв, обедненных элементами питания. Данные, полученные с помощью шкал Раменского и Ландольта, подтверждаются результатами химического анализа почв.

На территории России большое количество пахотных земель, в том числе в подзоне южной тайги, выведено из использования [2], в связи с чем усиливается интерес к постагрогенной динамике растительности. Цель настоящей работы — изучить особенности динамики растительности в ходе зарастания пашни в подзоне южной тайги: 1) определить соотношение экологических свит для разных стадий сукцессии; 2) определить соотношение экологических групп растений с помощью экологических шкал; 3) изучить динамику биомассы. Особое внимание уделено травяно-кустарничковому ярусу, наиболее четко отражающему смену экологических условий [5]. Объекты исследования расположены в Мантуровском районе Костромской области. Исходный агроценоз — посевы овса. Выделены стадии зарастания: 1) залежь с 2005 года; 2) залежь с 2000 года; 3) осиново-березовый лес 35—40 лет; 4) старовозрастный березово-еловый лес (контроль). Исследования проводились в 2009—2012 гг. Изучена эколого-ценотическая принадлежность видов по А. А. Ниценко [3]. Для сравнительной оценки экологических условий использованы шкалы Раменского [4] и Ландольта [6] — те из них, которые связаны с богатством почвы. Изучены химические свойства почв, которые можно сравнить с результатами оценки по шкалам. При демутации общее число видов увеличивается с началом возобновления древостоя, но после окончательного его смыкания снова сокращается. Наибольшее значение коэффициента сходства по Жаккару наблюдается между молодой и старой залежью (47 %). Один из выраженных доминантов после прекращения распашки — *Festuca rubra,* но уже в 2009 г. на старой залежи появляется *Pyrola rotundifolia*, биомасса которой в дальнейшем увеличивается. Сходство старой залежи с 35—40-летним лесом — 8—10 %, а сходство последнего со старовозрастным — 42 % несмотря на то, что напочвенный покров по мере роста леса становится более мозаичным. Видовой состав древостоя становится более разнообразным по мере развития. На 12-летней залежи он представлен только *Salix caprea*, в 40-летнем лесу в нем наблюдаются 2—3 вида, а в старовозрастном — 5—6. На самой молодой залежи встречаются сорно-рудеральные виды (*Sonchus arvense*, *Cirsium arvense*) как результат окультуривания почвы в недавнем прошлом (табл. 1).

Однако в 2012 г. появляются виды мелколиственной опушечно-полянной свиты, а также возрастает число эвритопов, что связано с постепенным подавлением луговых видов. На старой залежи по сравнению с молодой уменьшается количество видов сорно-рудеральных свит при увеличении количества видов колосковой свиты и эвритопов, а также появлении видов еловых свит (*Linnea boreale, Pyrola rotundifolia*). На следующей стадии сукцессии исчезают сорно-рудеральные и луговые нитрофильные виды, доминируют еловые свиты. Количество эвритопов достигает 20 %. Появляются виды сверноборовой и олиготрофной грядово-болотной свит (*Vaccinium vitis-idaea, Ledum palustre*). Травяно-кустарничковый ярус старовозрастного леса характеризуется преобладанием еловых свит благодаря конвергенции условий местообитания. Каждому фитоценозу присвоен диапазон баллов богатства почвы по Раменскому. В ходе лесовосстановления наблюдается постепенное смещение диапазонов баллов в сторону олиготрофизации (рис. 1).

Наиболее резкое снижение баллов при демутации происходит после смыкания древостоя. Наблюдается сужение диапазона баллов, особенно при переходе от молодой залежи к старой. По причине слабого окультуривания почвы в прошлом потенциальное плодородие быстро снижается, что подтверждается короткой сорно-рудеральной стадией. Проведена оценка местообитаний по шкале

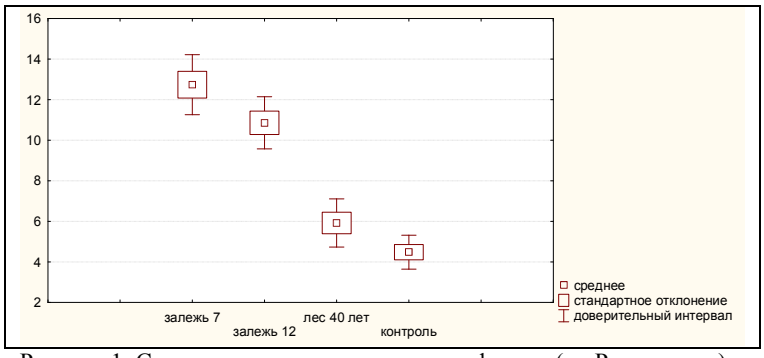


Рисунок 1. Средневзвешенные значения трофности (по Раменскому) в постагрогенных фитоценозах

Ландольта. На залежах 7 и 12 лет преобладают виды, растущие на слабокислых почвах (рис. 2). На стадии мелколиственного леса увеличивается доля видов, характерных для кислых почв (*Juncus filiformis, Trientalis europaea*), а в 2012 г. — видов, предпочитающих очень кислые почвы (*Linnaea borealis, Melampyrum pratense*). Последние преобладают в старовозрастном лесу. После формирования древостоя происходят существенные изменения в сторону повышения доли ацидофилов — ведущим фактором является появление древостоя и подстилки [1]. Полученные данные по экологической оценке с помощью растительности в целом совпадают с данными по pH почвы. На первой стадии сукцессии примерно равную долю составляют виды, соответствующие среднебогатым (*Stellaria graninea, Lathyrus pratensis*) и богатым (*Cirsium arvense, Phleum pratense*) почвам, на старой залежи доля видов, индицирующих бедные почвы (*Juncus filiformis, Hieracium umbellatum*), достигает 20 % (рис. 2). В 40-летнем лесу представлены все три категории видов, индикаторы богатых почв составляют менее 20 %. В старовозрастном лесу преобладают растения бедных почв. Если говорить о понятии трофности применительно к свойствам почвы, к нему относятся как кислотность, так и обеспеченность элементами питания. Обогащенность почвы азотом уменьшается при переходе от молодой залежи к старой. Уменьшается содержание подвижного фосфора в верхних горизонтах (табл. 2). Динамика содержания подвижного калия не столь отчетлива.

Таблица 1. Эколого-ценотическая структура постагрогенных экосистем

Свиты	% видов свиты от общего числа видов							
	Залежь 7 лет		Залежь 12 лет		Лес 35—40 лет		Контроль	
	2009	2012	2009	2012	2009	2012	2009	2012
Сорно-рудеральные	20	17	9	8	0	0	0	0
Нитрофильно-луговая	20	9	4	12	0	0	0	0
Луговые	26	36	39	34	5	6	0	0
Колосковая	7	4	9	8	0	0	0	0
Еловые	0	0	4	8	25	43	50	52
Неморальные	7	0	0	0	6	6	17	7
Мелколиственная опушечно-полянная	0	13	9	4	26	22	0	13
Осиновая и нитрофильная теневая	7	8	13	8	12	6	0	0
Северноборовая	0	0	0	0	0	6	8	7
Болотно-кустарниковая	0	0	0	0	6	0	0	0
Олиготрофная грядово-болотная	0	0	0	0	0	0	8	7
Эвритопы	13	13	13	18	20	11	17	7

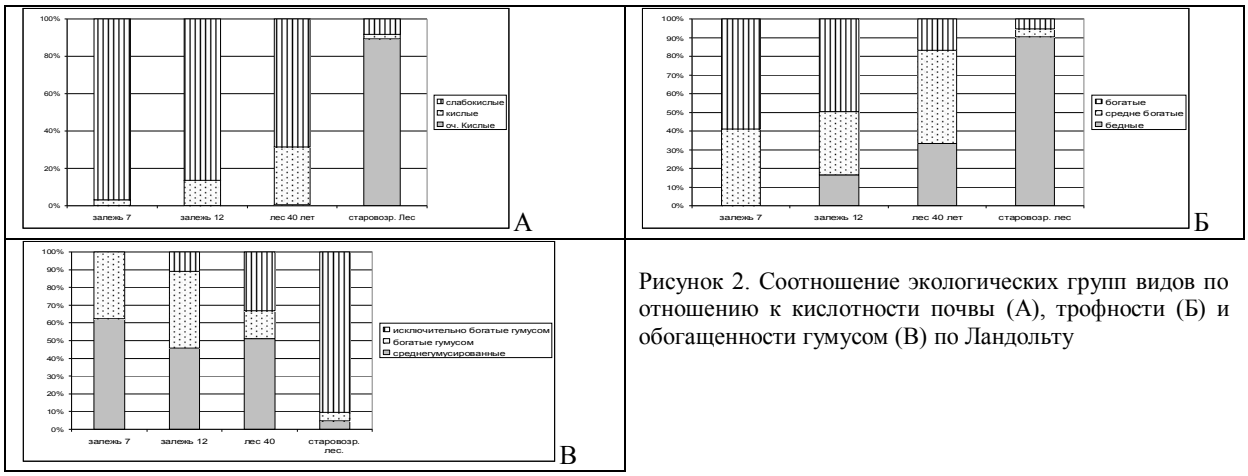


Рисунок 2. Соотношение экологических групп видов по отношению к кислотности почвы (А), трофности (Б) и обогащенности гумусом (В) по Ландольту

В ходе демутации наблюдается увеличение содержания органического углерода в почве, в то же время увеличивается доля видов, предпочитающих почвы с горизонтом лесной подстилки (рис. 2). На залежи 7 лет древостоя нет, на 10—13-летней залежи практически сформирован несомкнутый древостой,

надземная биомасса которого составляет 23,8 т/га, подземная — 4,2. Это говорит о сравнительно высокой скорости роста, чему способствует предварительное использование территории как пашни. Для 35—40-летнего леса надземная биомасса древостоя составляет 138 т/га, подземная — 38,8; в «контрольном» лесу — соответственно 147,5 и 43,8. В ходе зарастания пашни наблюдается уменьшение надземной биомассы травостоя почти в 6 раз. Из доминантов уходят *Phleum pratense* и *Dactylis glomerata*, дающие максимальную биомассу на молодой залежи. В «контроле» биомасса снова возрастает (рис. 3) — за счет кустарничков.

Таблица 2. Химические свойства почв и их соответствие оценке по экологическим шкалам

Химические свойства (верхний минеральный горизонт)	Залежь с 2005	Залежь с 2000	Лес 35—40 лет	Контроль
pH	5,3—5,8	4,5—5,4	4,4—5,1	3,9—4,2
C/N	8,7	15,1	17,4	15,4
P_2O_5 мг/100г	7,8	4,4	3,1	2,0
K_2O мг/100г	4,7	4,8	4,5	2,6
Органический углерод, %	1,5	1,8	2,3	3,7

Рисунок 3. Динамика надземной фитомассы травяного яруса в ходе зарастания пашни

При зарастании пашни уменьшение надземной биомассы травостоя объясняется сменой флористического состава (высокотравья на низкотравье) и изменением условий при появлении древостоя. Корневая масса не изменяется так резко, наблюдается лишь тенденция к уменьшению.

Выводы

1. Изменения в соотношении эколого-ценотических групп напочвенного покрова в ходе демутационной сукцессии заключаются в замещении сорно-рудеральных, луговых нитрофильных и луговых мезофильных видов мелколиственными и бореальными. Наибольшим разнообразием свит характеризуются залежь с молодым древостоем и мелколиственный лес 35—40 лет.

2. В ходе естественного лесовосстановления по пашне в подзоне южной тайги происходит олиготрофизация напочвенного покрова и увеличение в нем биомассы видов, типичных для кислых почв, обедненных элементами питания. Данные, полученные с помощью шкал Раменского и Ландольта, в целом подтверждаются результатами химического анализа почв. Наиболее четко выраженные изменения соотношения разных экологических групп соответствуют стадии формирования сомкнутого древостоя.

3. Надземная биомасса травяно-кустарничкового яруса уменьшается в ходе лесовосстановления по пашне, однако может снова возрастать на стадии выхода ели в древостой за счет кустарничков.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Литвинович А. В.* Изменение кислотно-основных свойств окультуренной дерново-подзолистой почвы в зависимости от срока нахождения в залежи // Почвоведение. 2005. № 10. С. 1232—1239.
2. *Люри Д. И., Горячкин С. В., Караваева Н. А., Денисенко Е. А., Нефедова Т. Г.* Динамика сельскохозяйственных земель России в XX веке и постагрогенное восстановление растительности и почв. М.: ГЕОС, 2010. 416 с.
3. *Ниценко А. А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журнал 1969. Т. 54. № 7.
4. *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 470 с.
5. *Ханина Л. Г., Грозовская И. С., Смирнов В. Э.* Анализ базы данных по биомассе лесного напочвенного покрова для моделирования его динамики в круговоротных моделях лесных экосистем // Хвойные бореальной зоны. 2013. XXXI. № 1—2. С. 22—29.
6. *Landolt E., Bäumler B., Erhardt A. et al. F*lora indicative. Ökolo-gische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. Haupt-Verlag, 2010. 376 s.

***

УДК 582.31

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ УРАНА И ТОРИЯ В ПОЧВЕ И ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЯХ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ (ИРКУТСКАЯ ОБЛАСТЬ)

С. Г. ШВЕЦОВ, В. И. ВОРОНИН

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Россия

АННОТАЦИЯ

Исследовано содержание урана и тория в почве и древесных растениях Восточной Сибири. Среднее содержание урана в почвах находилось в переделах 1,44—2,23 мг/кг, в золе древесины — 0,050—0,170 мг/кг, среднее содержание тория достигало 4,18—6,41 мг/кг в почвах и 0,135—0,752 мг/кг в золе деревьев. Содержание урана и тория в древесных растениях составляет от 0,5 до 1,1 % их общего количества в фитоценозе.

Уран и торий играют значительную роль в биосфере как источники радиоактивности. Степень влияния этих элементов на биосферу определяется их содержанием в живых организмах и в среде обитания. Вовлечение урана и тория в биологический круговорот веществ происходит на уровне геосистемы: содержащиеся в литосфере элементы поступают в почву и растения. Особенно интенсивно этот процесс происходит в лесных ландшафтах, преобладающих в азиатской части России. Изучение содержания и закономерностей распределения урана и тория в этих объектах проводилось с позиций биогеохимии и радиационной экологии уже длительное время [3, 7, 8, 9]. Недостаточно изученными остаются как общие закономерности содержания и распределения урана и тория в лесных геосистемах, так и их региональные особенности. Это особенно актуально для территорий юга байкальского региона со сложным холмистым рельефом, рассеченным речными долинами, сложной геологией и разнообразным характером почвообразующих пород. Данный регион является крупным поставщиком древесины.

Район исследований располагается в нижнем течении р. Иркут, на расстоянии 50—60 км юго-западнее г. Иркутска на территории, прилегающей к предгорьям Восточного Саяна. Климат района резко континентальный с большими колебаниями годовых положительных и отрицательных температур, небольшим количеством осадков и неравномерным их сезонным распределением. Почвообразующими породами являются среднесуглинистые и тяжелосуглинистые четвертичные отложения, образованные из пород кембрийского и юрского возраста, на которых формируются преимущественно дерновые лесные, дерново-карбонатные и дерново-подзолистые почвы [1, 6]. Территория района занята светлохвойными лесами и связанными с ними лугово-кустарниковыми и болотными ассоциациями [1, 3, 4].

Были исследованы разнотравно-брусничные и разнотравные сосновые (с примесью лиственницы и березы) леса, сформированные на дерновых лесных и дерново-подзолистых почвах. Было обследовано 6 пробных площадей по 500 м^2, заложенных в виде двух трансект возвышенностей (теневой склон — водораздел — склон солнечной экспозиции). По стандартным методикам [2, 10, 13] определяли лесорастительные и почвенные характеристики: состав древостоя, массу стволов, листьев и корней деревьев, состав, общую массу надземных частей и корней покровной растительности, плотность сложения и удельный вес почвы, содержание глинистых частиц, pH, емкость катионного обмена и состав поглощенных катионов. Содержание урана и тория определяли в образцах почвы, в надземных частях и корнях деревьев (сосна обыкновенная и лиственница сибирская) и растениях напочвенного покрова по модифицированным методикам, изложенным в руководстве [5]. Анализ образцов включал их озоление, растворение в азотной кислоте, экстракцию трибутилфосфатом, ионобменное разделение и измерение радиоактивности на жидкостном сцинтилляционном счетчике Rack-Beta [11]. Массовое содержание урана и тория в опытных образцах определяли по сравнению со стандартными образцами. В таблицах представлены средние данные; ошибка определения не превышала 17 %.

Рассмотренные нами в первых трех фитогеоценозах дерновые лесные почвы имеют некоторые отличия по свойствам почвообразующих пород. Почва первой экосистемы сформирована на делювии продуктов выветривания юрских песчаников и отличается практически равномерным распределением по профилю илистых фракций с небольшим относительным максимумом в иллювиальном горизонте. Гумусовый профиль ясно выделяется не только морфологически, но и аналитически по абсолютному содержанию гумуса и повышенным значениям емкости катионного обмена. Почва второй экосистемы, расположенной на водоразделе в элювиальном ландшафте, отличается от предыдущей карбонатностью породы, что хорошо видно по значениям pH горизонта C. Следует напомнить, что район исследования отличается пестротой коренных пород, представленных отложениями кембрия и юры. По водоразделам юрские песчаники покрывают отложения красных алевролитов верхнего кембрия. В тех местоположениях, где образования юры разрушены, нижние горизонты почвообразующих пород могут наследовать карбонатность кембрийских алевролитов. Повышенное содержание гумуса объясняется

выровненностью рельефа водораздельной поверхности, не способствующей сносу гумусированного материала вниз по склону. Остальные показатели лежат в пределах среднестатистических ошибок. Исследованная дерновая почва третьей экосистемы занимает юго-западный склон крутизной 15°, что отражается в сравнении с предыдущими почвами в относительно низком содержании гумуса.

Если почвы трех первых фитогеоценозов относятся к типу почв «дерновые лесные», то последующие фитогеоценозы сформированы на дерново-подзолистых почвах, отличающихся от дерновых лесных дифференцированным профилем. На дерново-подзолистых почвах заметно выделяется переходный элювиально-иллювиальный горизонт A2B и иллювиальные горизонты, расположенные ниже по профилю. Горизонты A2B содержат меньшее количество илистых фракций, менее насыщены основаниями, и по этой причине их актуальная реакция имеет меньшие значения.

Распределение урана и тория в исследуемых почвах было неравномерным, хотя имело в основном подобный друг другу характер (табл. 1). Концентрация этих элементов была максимальной в аккумулятивных горизонтах, с глубиной постепенно снижаясь до величин, характерных для почвообразующей породы. Средневзвешенное содержание урана в корнеобитаемом слое (горизонты A-BC) дерновой лесной почвы изменялось от 0,96 до 2,23 мг/кг, тория — от 4,18 до 6,41 мг/кг. Те же показатели для почв дерново-подзолистого ряда составляли 1,68—2,12 мг/кг и 6,87—8,23 мг/кг) соответственно. Такие концентрации можно отнести к умеренным [12]. Это же заключение можно сделать при сравнении наших данных с таковыми, полученными для севера Китая [15]. Верхние пределы концентраций U и Th в аналогичных почвах в последнем случае выше в два-три раза.

Основной закономерностью, характерной для всех исследованных фитогеоценозов, было то, что наибольшая концентрация тория и урана в золе разных частей лесообразующих пород (сосна и лиственница) наблюдалась в корнях, а наименьшая — в хвое (табл. 2).

Таблица 1. Содержание урана и тория в почвах, мг/кг сухого веса

№ пп	Элемент	Горизонт						
		A_0	A	A_2B	B	BC	C	Среднее (A-BC)
1	Th	0,93	8,26	—	5,26	6,58	4,14	6,41
	U	0,32	2,40	—	2,37	1,98	1,57	2,23
2	Th	0,77	5,80	—	5,27	4,98	2,31	5,26
	U	0,33	3,34	—	3,06	2,17	0,95	2,72
3	Th	0,62	5,78	—	4,63	3,64	2,65	4,18
	U	0,28	1,81	—	1,58	1,17	1,11	1,44
4	Th	1,67	14,92	7,55	7,38	4,79	5,49	6,87
	U	0,21	3,24	1,86	1,92	1,29	1,39	1,68
5	Th	2,88	11,81	8,42	8,76	7,39	7,61	8,23
	U	0,77	1,91	2,05	2,22	1,84	1,93	2,02
6	Th	2,49	10,72	10,20	9,73	5,92	8,17	7,98
	U	0,77	2,87	2,55	2,53	1,68	2,14	2,12

Таблица 2. Содержание урана и тория в золе древесных растений, мг/кг

№ пп	Растение	Корни		Ствол		Листья	
		Th	U	Th	U	Th	U
1	Сосна	0,212	0,074	0,177	0,060	0,152	0,060
	Лиственница	0,210	0,071	0,174	0,054	0,139	0,052
2	Сосна	0,287	0,124	0,246	0,120	0,135	0,061
	Лиственница	0,272	0,119	0,231	0,112	0,110	0,049
3	Сосна	0,196	0,071	0,173	0,071	0,151	0,055
	Лиственница	0,186	0,064	0,163	0,062	0,124	0,044
4	Сосна	0,602	0,149	0,570	0,138	0,488	0,118
	Лиственница	0,560	0,136	0,526	0,125	0,368	0,092
5	Сосна	0,752	0,170	0,712	0,160	0,610	0,143
	Лиственница	0,688	0,144	0,632	0,133	0,464	0,101
6	Сосна	0,733	0,138	0,720	0,130	0,595	0,107
	Лиственница	0,698	0,144	0,650	0,130	0,425	0,083

Древесина стволов по этому показателю занимала промежуточное положение. По сравнению с лиственницей содержание урана и тория в золе разных частей сосны было в целом выше. Содержание тория в золе деревьев, растущих на дерново-подзолистых почвах, было заметно выше, чем на дерновых лесных почвах, однако содержание урана по этому показателю различалось в меньшей степени. По-видимому, это было следствием того, что дерново-подзолистые почвы содержали больше тория, чем дерновые лесные почвы.

В табл. 3 представлены результаты оценки абсолютного содержания урана и тория в основных компонентах исследуемых фитогеоценозов в расчете на 1 га. Содержание этих элементов в почве рассчитывалось на слой массового распространения корней — до нижней границы горизонта BC. Видно, что содержание урана и тория в растениях составляет от 0,5 до 1,1 % от общего их количества в фитогеоценозе. Основная масса этих элементов находится в древесной растительности, причем корни содержат их больше, чем надземные органы.

Сравнение полученных данных в зависимости от расположения пробных площадей на элементах рельефа показало, что распределение урана и тория в фитогеоценозах имеет сложный характер, поскольку оно связано с изменениями в гидротермическом режиме и зависящими от него почвенно-растительными характеристиками.

Таблица 3. Содержание урана и тория в основных компонентах исследуемых фитогеоценозов, г/га

№ п/п	Элемент	Деревья			Покровные		Почва		Сумма	% в растениях от суммы
		Стволы	Листья	Корни	Надземные органы	Корни	A_0	Σ(A-BC)		
1	Th	87,1	15,5	120,0	18,6	21,0	10,9	47073	47346	0,55
	U	43,9	5,4	42,7	7,2	8,1	3,7	17610	17707	0,61
2	Th	131,1	13,1	177,6	20,7	22,5	12,0	51600	51977	0,70
	U	66,0	5,9	78,9	10,8	10,8	5,1	27468	27649	0,62
3	Th	102,8	14,1	113,0	17,6	18,8	7,6	34600	34874	0,76
	U	64,6	5,1	40,5	8,5	9,4	2,3	7928	12217	1,07
4	Th	216,2	38,9	376,6	38,4	41,2	71,8	75061	75844	0,94
	U	50,8	7,2	92,9	10,7	10,7	17,6	18785	18975	0,91
5	Th	318,5	52,5	491,2	39,5	46,4	142,8	126883	127973	0,74
	U	75,7	12,2	110,3	10,1	11,2	38,2	31520	31778	0,69
6	Th	324,2	57,9	559,4	41,7	51,0	66,0	133685	134785	0,77
	U	59,7	10,6	107,3	8,9	10,3	20,3	33458	33675	0,58

Таким образом, среднее содержание урана в почвах находилось в переделах 1,44—2,23 мг/кг и в золе древесины — 0,050—0,170 мг/кг, среднее содержание тория достигало 4,18—6,41 мг/кг в почвах и 0,135—0,752 мг/кг в золе деревьев. Содержание урана и тория в древесных растениях составляет от 0,5 до 1,1 % их общего количества в фитоценозе.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Атлас* Иркутской области. М.—Иркутск: ГУГК, 1962. 182 с.
2. *Добровольский В. В.* Практикум по географии почв с основами почвоведения: Учеб. пособие для вузов. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2001. 144 с.
3. *Гродзинский Д. М.* Естественная радиоактивность растений и почв. Киев: Наук. думка, 1965. 216 с.
4. *Логачев Н. А.* Геологические экскурсии в окрестности Иркутска и соседние районы. Иркутск: Иркутское кн. изд-во, 1958. 92 с.
5. *Методические* рекомендации по санитарному контролю за содержанием радиоактивных веществ в объектах внешней среды / под ред. А. Н. Марея, А. С. Зыковой. М., 1980. 336 с.
6. *Почвы* Иркутской области, их использование и мелиорация. Иркутск: Ин-т географии Сибири и Дальнего Востока, 1979. 135 с.
7. *Титаева Н. А.* Ядерная геохимия. М.: Изд-во МГУ, 2000. 336 с.
8. *Титаева Н. А., Таскаев А. И.* Миграция тяжелых естественных радионуклидов в условиях гумидной зоны. Л.: Наука, 1984. 232 с.
9. *Тяжелые* естественные радионуклиды в биосфере: Миграция и биологическое действие на популяции и биогеоценозы / Р. М. Алексахин, Н. П. Архипов, Р. М. Бархударов и др. / под ред. Р. М. Алексахина. М.: Наука, 1990. 350 с.
10. *Усольцев В. А.* Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 562 с.
11. *Швецов С. Г., Гудаев А. В., Иванов А. А.* Мониторинг содержания тяжелых естественных радионуклидов в почве на жидкостном сцинтилляционном счетчике // Почва как связующее звено функционирования природных и антропогенно-преобразованных экосистем. Матер. II междунар. науч.-практ. конф, 4—7 сентября 2006 г. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2006. С. 309—311.
12. *Kabata-Pendias A., Pendias H.* Trace elements in soils and plants. Washington. D.C.: CRC Press, 2001.
13. *Manual* on methodologies and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Hamburg and Prague Unated Nations Environment Programme and Economic Commision for Europe, 1994. 477 p.
14. *Sasmaz Ahmet and Yaman Mehmet* Determination of Uranium and Thorium in Soil and Plant Parts around Abandoned Lead-Zinc-Copper Mining Area', Communications in Soil Science and Plant Analysis. 2008. 39:17. P. 2568—2583.
15. *Xu N., Wei F. S., Ten E. J. and Chen L. Q.* Evaluation of indigenous concentrations of uranium and thorium in soils of China', Communications in Soil Science and Plant Analysis. 1993. 24:15, 1795 — 803.

***

UDC 630: 546.79: 504.064.3 (477)

WILDFIRE DANGER IN CHORNOBYL EXCLUSION ZONE OF UKRAINE

O. A. BORSUK

National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine

The comprehensive evaluation of forest fire danger in the exclusion zone is done. The frequency of large wildfires cases indicates a high probability of uncontrolled fires occurrence in the coming years. The deterioration of trees health conditions and accumulation of clutter increase the wildfire hazard and cause the fires of high intensity. Wildfire cases depending on complex fire weather index are analyzed. The local fire weather danger scale is constructed.

The stability of forest ecosystems of the exclusion zone is essential for providing radiation and ecological safety of surrounding areas. After the accident forest plantations deposited most of the radioactive fallout compared to other types of terrain. Radiological factor is the main factor that determines the features of specialized management in the exclusion zone and affects the forest. Transition from intensive forestry before the accident, which included thinning, sanitary felling, clutter cleaning on the territory of the exclusion zone to the regime of passive protection of forests in which artificial plantations grow in uncontrolled mode, causes a progressive increase of fire danger [1, 6, 7, 9, 10].

High levels of contamination in the exclusion zone and risks of radionuclide migration in the atmosphere with the smoke from wildfires cause the need of forest fire prevention. Despite the special regime, which limits the presence of people in contaminated areas, natural fires occur regularly in the exclusion zone. Research shows that fires in contaminated forests are accompanied by secondary transfer of radionuclides and are danger to firefighters, personnel of the exclusion zone and, in case of catastrophic wildfire, for the population outside the zone [1, 5]. This determines the need of complex research and evaluation of fire danger in forests of the exclusion zone.

During 1993—2011 years in the exclusion zone were 1035 cases of fires, which covered 2632,5 ha of contaminated areas. The average area of fire in the exclusion zone is 2,54 ha, which is higher than the average area in the forests of the State Agency of Forest Resources of Ukraine — 1,0 hectare [8]. It is caused by 5-6 times lower proportion of number of forest guard in the exclusion zone, limited funding for wildfire protection and complicated forestry and radiation conditions. Majority of fires — 91,6 % is characterized by an area less than 5 ha, which are classified as "small" according to the Rules of Fire Safety in the Forests of Ukraine. The total area of small fires is 39,3 % of burned area of the exclusion zone. Category of large fires, the area of which ranges from 5 to 200 ha, is characterized by opposite relationship: with small amount of fires — 1,2 %, their total area is 29,9 %. Large fires are recorded in all parts of the exclusion zone, including the most contaminated 10-km zone and the areas close to the «Shelter» [2]. Large fires in the exclusion zone are recorded every 1—2 years, their area is typically less than 20 ha, and most often they occur in the grasslands. Large fires in forests occur less often — every 2—3 years. Fires with area over 50 hectares occur every 5—6 years. Last fire area of more than 5 ha in the exclusion zone was recorded in 2009 and area of more than 50 ha — in 2007. Due to the periodicity in the coming years it is large fires that should be expected; under favorable weather conditions they can be disastrous. Large fires carry an increased radiation hazard. Essential for the effective wildfire protection in the exclusion zone is the implementation of prophylactic measures designed to prevent them. Main directions of fire protection system improvement should be an early detection of fires and effective organization of the territory, which would provide the presence of artificial or natural obstacles in the way of possible wildfires.

The development of fires, their intensity, and probability of crown fires development are determined by forest fuel loads and sanitary condition of forest [4]. Possibility of wildfires and their spatial distribution are determined the structure of forest fund. These two factors determine the wildfire hazard. Because of the lack of thinning in forests of the exclusion zone negative processes occur, which are expressed in the accumulation of a large number of weakened (8—23 %) and dry (10—37 %) trees in stands, deterioration coenotic structure, that leads to increase the intensity of intraspecific competition and stagnant growth of trees. The total potential mortality of the trees in the coming years in research stands reach 9—26 m^3 per hectare. Future development scenarios of forests with high fire hazard depend on such factors as weather conditions, the probability of forest disease and insects outbreaks, wildfire situation. The worst scenario would be a sharp falling of weakened trees as a result of natural factors (wind, snow, icebreaker, etc.), which much worsen the sanitary condition of forests and increase their fire hazard.

The determining factor of wildfire is weather conditions. In general, favorable meteorological conditions for occurrence and spreading of wildfires are regularly formed in the exclusion zone. In Ukraine to determine fire weather danger conditions complex weather index is used [3]. Analysis of long-term wildfire distribution by month during fire period shows that most cases occur in May and August. Due to the seasonality of wildfires spring and summer-autumn seasonal fire peaks exist. Spring peak is formed due to the accumulation of large

amounts of forest fuel during the previous year (dead herbaceous) and its quick drying with increasing air temperature. Certain influence has an early start (mid-March) of fire period compared to the legally prescribed date (April 1). Summer-autumn peak is formed by dry conditions that traditionally formed in July-August (high air temperature, low air humidity, long duration of the growing season).

Analysis of the wildfires number and area distribution within the meaning of the complex weather index individually by parts of fire period showed that in the first part average fire area for a range of values of the 500—1500 complex index is about 2 ha. The fire peak in size and the number of wildfires are established in this range. The opposite situation is observed for the second summer-autumn part of the fire period, where the average area of wildfire in the range of 500—1500 complex weather index is less than 1 ha. Fire peaks are observed at higher meanings of complex fire weather index. Based on the wildfire statistics analysis and the complex fire weather index the local scale of fire weather danger is built (Table 1).

Table 1. Local scale of fire weather danger

Fire weather danger class	Meanings of complex fire weather index		
	Spring part of fire season (March 10 — June 9)	Summer-autumn part of fire season (June 10 — October 30)	Current scale
1	< 250	< 1400	< 400
2	251—1000	1401—3550	401—1000
3	1001—2100	3551—5400	1001—3000
4	2101—2800	5401—6400	3001—5000
5	> 2800	> 6400	> 5000

According to the table, the current scale underestimates fire weather danger assessment especially for the highest 4 and 5 fire danger classes, where the value of complex fire weather index is overestimated to 1,5—1,8 times, while at 3 class of current scale (1001—3000) the highest fire danger weather conditions are formed for the spring period. Aforementioned points determine the need to revise the current regulations of firefighting services in the exclusion zone in order to improve quick response to wildfire incidents.

REFERENCES

1. *Dusha-Gudym S. I.* Radioactive forest fires: Radioactive forest fires: handbook. Moscow: Publishing house of RSRC Forest resources, 1999. 160 pp. [in Russian].
2. *Gilitukha D. V., Zibtsev S. V., Borsuk O. A.* Monitoring of forests damaged wildfires and pests in Chernobyl exclusion zone using RS data // Scientific Bulletin of NULESU. 2011. 164 (3): 71—79 [in Ukrainian].
3. *Terms* of fire safety in the forests of Ukraine: approved by order of State Forest Committee of Ukraine, № 278, 27.12.2004. 18 pp. [in Ukrainian].
4. *Volokitina A. V., Sofronov M. A.* Classification and mapping of vegetation fuels. Novosibirsk: Publishing house of SD RAS, 2002. 306 pp. [in Russian].
5. *Yoschenko V. I., Kashparov V. A., Levchuk S. E.* Resuspension and redistribution of radionuclides during grassland and forest fires in the Chernobyl exclusion zone: part I. Fire experiments // Journal of Environmental Radioactivity. 2006. 86: 143—163.
6. *Zibtsev S. V.* Analysis of forest fire situation and conditions of the forest fire protection in the areas of radiation contamination // Scientific Bulletin of NAU [Electronic resource]. 2006. 4 (5). Access link: http://www.nbuv.gov.ua/e-journals/nd/2006-4/06zsvcbr.pdf [in Ukrainian].
7. *Zibtsev S. V.* The problem of radioactive forest fires on land contaminated by the Chernobyl NPP accident // Scientific Bulletin of NAU. 2006. 104: 90—94 [in Ukrainian].
8. *Zibtsev S. V.* Ukraine forest fire report // International Forest Fire News. 2010. 40: 61—76.
9. *Zibtsev S. V.* Analyses of forest fires risks and forest fire protection system in zones contaminated by radionuclides // Problems of forest ecology and forest management in Ukrainian Polissya. 1998. 5: 138—147 [in Ukrainian].
10. *Zibtsev S. V., Brunello T., Othman M. et al.* Risk assessment of catastrophic radioactive wildfires in the exclusion zone // Scientific Bulletin of NAU. 2007. 113: 140—150 [in Ukrainian].

ДИНАМИКА И МОНИТОРИНГ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

УДК 630*581.524.343+565.2

КАК ОПРЕДЕЛЯТЬ ШИРИНУ ВОЗМОЖНОЙ ОХРАНЯЕМОЙ ЗОНЫ ЛЕСНЫХ ЭКОТОНОВ?

С. А. АСТАПЕНКО, А. В. ГУРОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Обсуждается явление повышения численности членистоногих в зонах сельхозугодий, напрямую примыкающих к границам древостоев, в различных климатических и ландшафтных условиях. Показано, что такое повышение проявляется в активный для беспозвоночных период, тогда как осенью членистоногие стягиваются к стене леса для зимовки. Делается вывод о том, что ширина охраняемой необрабатываемой зоны должна определяться исходя из природных особенностей полезных организмов, а не волевыми решениями землепользователей.

Интенсификация и широкое применение механизированной обработки сельхозугодий высокотоксичными пестицидами привели в настоящее время к усиленной деградации территорий, непосредственно примыкающих к полям. В западных государствах с очень плотным размещением угодий отмечается резкое снижение биоразнообразия в приграничных с агрокомплексами участках. Это касается травянистой растительности [3, 10, 15], населения беспозвоночных [2, 6, 13] и позвоночных, в том числе объектов спортивной охоты [1, 11]. В наибольшей степени затрагиваются хищные членистоногие, играющие основную роль в естественном подавлении численности вредителей [4, 12, 14, 17, 18, 19]. Очевидно, что полный отказ от применения пестицидов, а также от иного использования приграничных участков невозможен, поэтому основные усилия разработчиков природоохранной стратегии направлены на снижение эффекта обработок и регламентацию размеров охранной зоны [9, 16]. Прежде всего это касается регламентирования ширины необрабатываемых краевых участков полей [5]. В условиях интенсивного землепользования на западе классическим вариантом считается оставление нетронутыми (и даже невспаханными) пограничных полос трехметровой ширины. Высказываются предположения по уширению зоны до 6 м, что, в частности, вызывает сомнения у фермеров, поскольку, учитывая протяженность периметров полей, без приличествующей обработки оказывается значительная часть угодий. В первом и во втором случае никаких обоснований для выбора 3- или 6-метровой ширины необрабатываемой зоны не приводится. Более того, при общей высокой изученности экологии и значимости таких элементов ландшафта, как защитные лесополосы, решение вопроса о размерах охраняемых от обработки участков, как правило, не включает в себя рассмотрение структуры граничащих площадей. В отличие от западных территорий, в специфических условиях Сибири сельхозугодья нередко напрямую примыкают к лесным урочищам [но см. 7], и их пограничные полосы автоматически включаются в структуру приопушечных экотонов. Наши исследования указывают на необходимость учета специфики таких ландшафтных образований при разработке практики обработки сельхозугодий.

Наблюдения проводились на участках свежих и заброшенных сенокосов и пастбищ, напрямую примыкающих к стенам лесных насаждений, в условиях интенсивного землепользования (Северная Италия, 1993—1994 гг.) и традиционного хозяйства северной лесостепи Средней Сибири (Красноярский край, Большемуртинский район, 1990—1991 гг.). Участок № 1: урочище Valminera (Bosco del Cansiglio), провинция Беллюно. Горная долина на высотах до 1000 м н. у. м. Прямая граница разового сезонного пастбища и сомкнутого искусственного насаждения ели европейской. Участок № 2: урочище Bocca di Vaiona (Monte Bondone), автономная провинция Тренто. Горная долина на высоте 1750 м н. у. м. Изрезанная граница заброшенного альпийского пастбища и сомкнутого натурального насаждения лиственницы европейской. Участок № 3: урочище Шивера Юксеевского лесничества Большемуртинского мехлесхоза. Прямая граница свежезаброшенного сенокоса и вторичного спелого осинового насаждения. Участок № 4: окраина Юксеевского бора. Изрезанная граница заброшенного сенокоса с временным прогонным пастбищем и вторичного сомкнутого березового насаждения. Во всех случаях сбор наземных беспозвоночных производился в начале июля (наиболее активный период) и в начале октября (предзимовочный период) классическим методом отлова в почвенные ловушки (пластиковые питьевые стаканчики), установленные на двух параллельных трансектах, под прямым углом пересекающих границу леса (20 м в лес и 20 м на пастбище — сенокос, расстояние между трансектами 10 м). Ловушки устанавливались с интервалом в 1 м. В качестве фиксирующей жидкости использовался стандартный промышленный этиленгликоль (тосол). Дополнительно на 4-м участке, характеризующемся развитым травяным покровом, производилось энтомокошение по 60 фиксированных

взмахов сачком на параллельных опушке проходах в 30 м с 2-метровым интервалом между проходами. Для анализа использовались результаты отловов наиболее численно представленных и известных в качестве полезных хищников групп членистоногих: жесткокрылых (Coleoptera) — жужелиц (Carabidae) и стафилинов (Staphilinidae); паукообразных (Arachnida): пауков (Araneae) и сенокосцев (Opiliones).

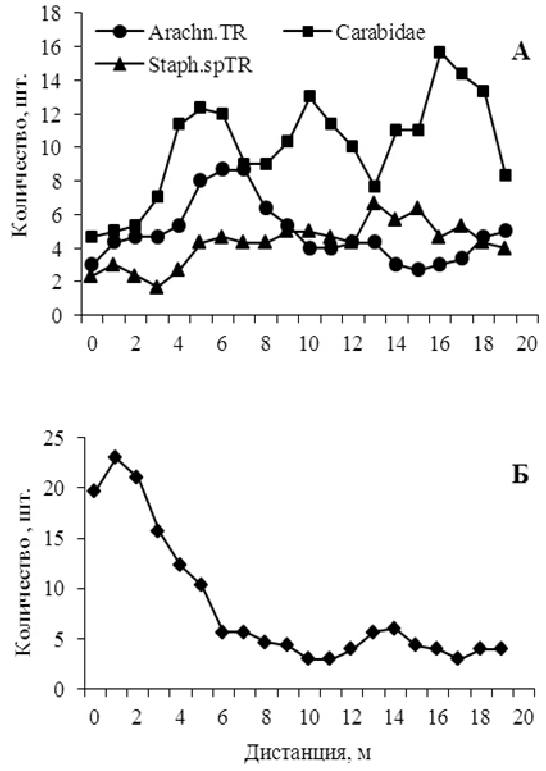


Рисунок 1. Распределение основных доминантных групп членистоногих по отношению к опушке леса (0 м) в июле (А) и распределение всего комплекса в октябре (Б) 1994 г. на участке № 1: Bosco del Cansiglio, Италия

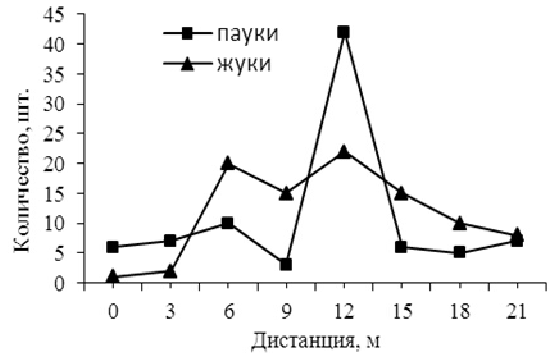


Рисунок 3. Распределение пауков (Araneae) и жуков (Coleoptera) в травостое по отношению к опушке леса (0 м) на участке № 4: Юксеевский бор, Большемуртинский мехлесхоз, в июле 1994 г.

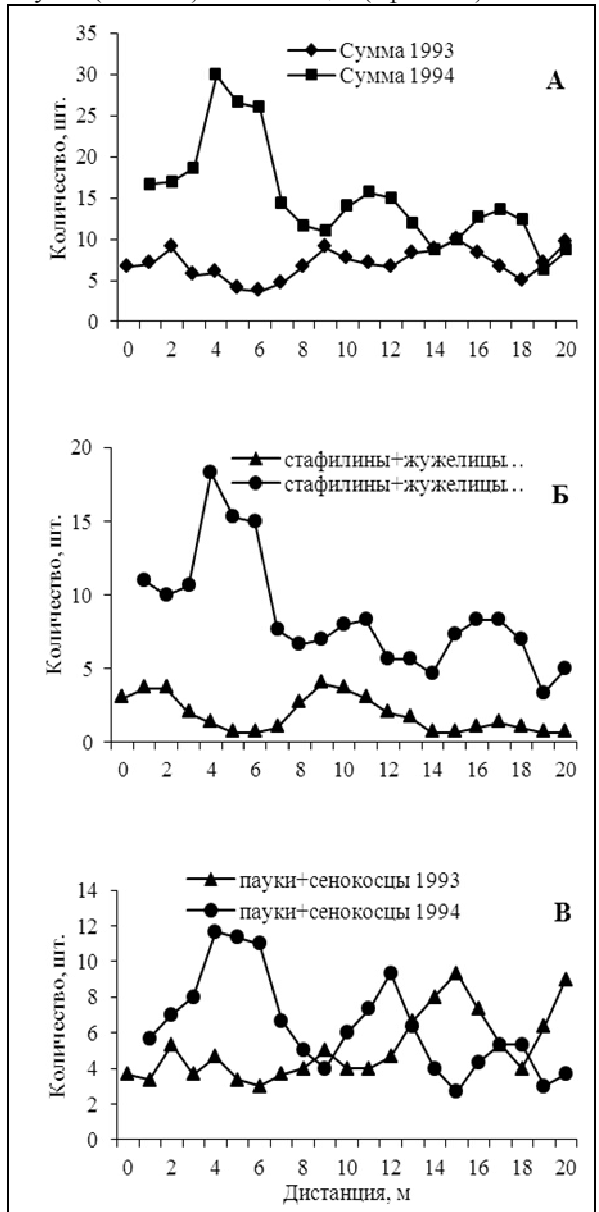


Рисунок 2. Суммарное распределение доминантных членистоногих (А), распределение жужелиц и стафилинов (Б), пауков и сенокосцев (В) по отношению к границе леса (0 м) на участке № 2: Monte Bondone, Италия, в октябре 1993 и июле 1994 г.

Сборы показали практически постоянно проявляющееся в распределении большинства групп наземных членистоногих увеличение численности вблизи опушек древостоя. Речь идет не о потенциальных максимальных значениях, которые могут быть достигнуты беспозвоночными под пологом леса или в центре открытых участков, а о том, что у стены леса, как правило, существует зона повышенного обилия ряда организмов. Так, в Bosco del Cansiglio в июле 1994 г. первое возрастание численности отмечается у пауков на расстоянии 4—8 м, а жужелиц — на расстоянии 3—13 м от опушки; в октябре же суммарная численность беспозвоночных максимальна у самой стены леса (0—6 м) (рис. 1). При этом стафилины летом оказались распределенными достаточно равномерно, но осенью, конечно же,

внесли свой вклад в формирование приопушечного пика. Данное местообитание на бедных каменистых почвах характеризовалось чрезвычайно слабым развитием травянистого покрова (до 10 см высотой), что и привело к крайне ярко выраженному опушечному эффекту, когда в предзимовочный период беспозвоночные буквально подтягивались к лесному массиву. Тем не менее летом зоной повышенной активности можно считать 15-метровую полосу вдоль опушки. В Monte Bondone на участке с изрезанной опушкой и хорошо развитой наземной растительностью и жесткокрылые (стафилины + жужелицы), и паукообразные (пауки + сенокосцы) показали повышенную представленность на расстоянии 3—6 м от стены леса, что четко отразилось и в суммарной численности, а в предзимовочный период с низкой активностью распределялись более или менее равномерно (рис. 2). На Шиверских покосах в районе с. Юксеево (Сибирь) в июле 1990—1991 г. численность наземных беспозвоночных оказалась низкой и непредставительной для четкого анализа. Наши многолетние наблюдения в данном урочище показали, что активным периодом в этих условиях является июнь, и резкое повышение численности членистоногих на низкотравном лугу отмечено в зоне 0—7 м от стены леса [8]. На высокотравном лугу в Юксеевском бору численность наземных жесткокрылых в июле 1990—1991 гг. также оказалась более или менее выровненной и низкой, тогда как жесткокрылые и паукообразные обитатели травостоя продемонстрировали повышение обилия в зоне 5—15 м от опушки (рис. 3).

Во всех описанных случаях приопушечная экотонная полоса в пределах 0—15 м от стены леса оказалась зоной повышенной активности наземных беспозвоночных. Это может объясняться в активный летний период смешанной представленностью лесных и луговых комплексов членистоногих, тогда как непосредственно под пологом леса и на открытом пространстве превалируют соответствующие специфические группировки [8]. В предзимовочный период беспозвоночные стягиваются непосредственно к стене леса для переживания неблагоприятного периода. Таким образом, с точки зрения охраны (отказ от вспахивания и применения пестицидов) именно отличающаяся повышенным биоразнообразием примыкающая к лесу часть экотонного пространства должна приниматься во внимание. По крайней мере, именно на территориях со смешанным агро- и лесохозяйственным типом землепользования сужение охраняемой зоны может приводить к неблагоприятным последствиям.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Aebischer N. J., Blake K. A., Boatman N. D.* Field margins as habitats for game // Field margins: integrating agriculture and conservation. BCPC Monograph. No 58, 1994. P. 95—104.
2. *Asteraki E.* The carabid fauna of sown conservation margins around arable fields // Carabid beetles: ecology and evolution. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1994. P. 229—233.
3. *Davies D. H. K., Carnegie H. M.* Vegetation patterns and changes in field boundaries and conservation headlands in Scottish arable fields // Field margins: integrating agriculture and conservation. BCPC Monograph No 58, 1994. P. 173—178.
4. *Dennis P., Fry G. L. A.* Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? // Agric. Ecosystems Environ. 1992. Vol. 40. P. 95—115.
5. *De Snoo G. R.* Enhancement of non-target insects: indications about dimensions of unsprayed crop edges // Arthropod natural enemies in arable land. II. Survival, reproduction and enhancement / Acta Jutlandica. 1996. Vol. 71. No 2. P. 209—219.
6. *Dover J. W.* Conservation of insects on arable farmland // The conservation of insects and their habitats. London: Academic Press, 1990. P. 293—318.
7. *Fry G., Sarlöv-Herlin I.* The ecological and amenity functions of woodland edges in the agricultural landscape: a basis for design and management // Lands. Urban. Plan. 1997. Vol. 37. P. 45—55.
8. *Gourov A., Godron M., Loshchev S.* Overlap in distribution of forest and meadow insects species in mesoecotones. I. Epigeic beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae, Silphidae) // Écologie (France). 2000. Vol. 30. No 3. P. 165—175.
9. *Hadaway W.* Field margins: a microcosm of the wider political debate // Field margins: integrating agriculture and conservation. BCPC Monograph. No 58. 1994. P. 385—395.
10. *Joenje W., Kleijn D.* Plant distribution across arable field ecotones in the Netherlands// Field margins: integrating agriculture and conservation. BCPC Monograph. No 58. 1994. P. 323—328.
11. *Kendall R. J., Sauls T., Craft K. P., et al.* Field border management as a compensatory mitigation strategy in pesticide risk reduction to avian wildlife // Giblier Fauna Sauvage, Game Wildl., 1998. Vol. 15 (Hors série. Tome 2). P. 333—341.
12. *Kiss J., Kadar F., Toth I., et al.* Occurrence of predatory arthropods in winter wheat and in the field edge // Ecologie. 1994. Vol. 25. P. 127—132.
13. *Lewis T.* The diversity of the insect fauna in a hedgerow and neighboring fields // J. Appl. Ecol. 1969. Vol. 6. P. 453—459.
14. *Marc P., Canard A.* Maintaining spider biodiversity in agroecosystems as a tool in pest control // Agric. Ecosystems Environ. 1997. Vol. 62. P. 229—235.
15. *McAdam J. H., Bell A. C.* Field margin flora and fauna changes in response to grassland management practices // Field margins: integrating agriculture and conservation. BCPC Monograph. No 58. 1994. P. 153—160.
16. *Melman Th. C. P.* Field margins as a nature conservation objective in the Nedtherlands and Germany for nature conservation; policy, practice and innovative research // Field margins: integrating agriculture and conservation. BCPC Monograph. No 58. 1994. P. 367—376.
17. *Nyffeler M., Benz G.* Spiders in natural pest control: a review // J. Appl. Ent. 1987. Vol. 103. P. 321—339.

18. *Riechert S. E., Lockley T.* Spiders as biological control agents // Ann. Rev. Entomol. 1984. Vol. 29. P. 299—320.
19. *Sheehan W.* Response by specialist and generalist natural enemies to agroecosystem diversification: a selective review // Environ. Entomol. 1986. Vol. 15. P. 456—461.

***

УДК 630.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГИС-ТЕХНОЛОГИЙ ПРИ АНАЛИЗЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В БАССЕЙНЕ Р. МАЛЫЙ КЕБЕЖ (ХР. КУЛУМЫС)

С. Д. БАБОЙ[1], А. А. ГОСТЕВА[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
На примере горной территории показана пространственно-временная динамика кедровых и пихтовых насаждений с использованием ГИС-технологий в речном бассейне.

Система мониторинга окружающей среды предполагает накопление и объединение разрозненной информации экологического содержания для того, чтобы после обработки передать ее органам управления природопользованием для принятия конкретных решений. Цель ГИС — создать серию картографических материалов (ландшафтной структуры, растительности, лесных и нелесных угодий, лесных культур и т. д.). Кроме этого, в систему подключаются банки данных постоянных пробных площадей, которые периодически должны пополняться, например, каждые 5 лет.

Цель данного сообщения — показать возможность использования ГИС для анализа изменений состава лесной растительности на локальном уровне, в условиях горного рельефа.

Растительность как компонент геосистемы является наиболее чутким индикатором процессов, происходящих на локальном уровне. Эффективными методами в изучении структурной организации растительности являются сравнительно-географический, картографический и другие [1]. Создание ГИС по материалам лесоустройства 1970 и 1995 гг. для территории Танзыбейского участкового лесничества (Западный Саян) позволяет провести пространственный анализ широкого спектра характеристик растительности, а также других компонентов геосистем.

Задачей настоящей работы является сравнение состава насаждений с преобладанием кедра и пихты в черневом и горно-таежном поясах на территории бассейна реки М. Кебеж с помощью геоинформационного анализа. Для этого потребовалось вычислять такие характеристики, как площадь объекта, расположение по сторонам света, крутизне, а также строить пространственные запросы и создавать различные выборки атрибутивных данных [2].

Результаты. Для территории Танзыбейского лесничества создана цифровая модель рельефа по данным радарной съемки SRTM, что позволило выделить для ключевой территории бассейна реки М. Кебеж различные морфометрические характеристики рельефа. Общая площадь лесов всего бассейна М. Кебежа — 43,35 тыс. га.

В результате проведенного анализа выявились пространственные изменения формационного состава бассейна. По формациям: площадь кедровников прибавилась на 1483 га (табл. 1), а пихтарников убавилась на 700 га. Увеличение площадей кедровников могло произойти за счет тех выделов пихтарников, осинников и березняков, в которых изменился состав в пользу кедра, и доля кедра достигла 3 единиц по запасу. Например, по плану 1995 года в 97 квартале «проявились» контуры кедровников. Формулы составов кедровников — 4К4П2Б, 4К5П1Ос, 4К6П с возрастом кедра 200—220 лет и подростом 4К6П, тип леса (серия) *К. среднегорный крупнотравно-папоротниковый,* полнота 0,6, запас 260—290 м^3/га. В 1970 г. здесь на месте будущих (уже в 1995 г.) кедровников были зафиксированы выделы пихтарников той же серии с березой и осиной возрастом 100 лет. К 1995 г. пихтарники перешли в перестойную возрастную стадию, которая характеризуется снижением запаса и вывалом части пихт, осин и берез, тогда и «проявились» на их месте кедровники. Таким образом, на месте 100-летних пихтарников через 25 лет появляются кедровники возрастом 250 лет с участием пихты 130 лет. При более детальном анализе и сопоставлении с рельефом выяснилось, что более 60 % «новых» кедровников 1995 года расположены на западных, исключительно выпуклых и крутых склонах (20°). Это подтвердило закономерность, известную по общим маршрутным исследованиям в данном районе (исследования лесоводов 1960—62

Таблица 1. Площади кедровников и пихтарников в 1970 и 1995 гг. в га

формация / год	1970	1995	разница
Кедровники	7733	9216	1483
Пихтарники	15 151	14 451	-700
всего:	24 854	25 662	

гг.), и высокую конкурентоспособность кедра на каменистых склонах в горах. Кроме того, это доказывает наиболее высокую по сравнению с пихтарниками противоэрозионную и почвозащитную функцию кедровых лесов в условиях крутосклонного эрозионного рельефа.

Таблица 2. Площадь кедровников в 1970 и 1995 гг. в га

Количество единиц кедра в формуле состава древостоя / год	1970	1995
3—5	4245	5238
6—7	1739	3346
8—9	1153	201
10	596	431

Анализ составов кедровых древостоев (табл. 2) показывает, что площади кедровников за 25 лет увеличились при составе 3—7 единиц кедра, но при этом и значительно сократились площади чистых кедровников (8—10 единиц кедра по составу). Возможно, отчасти это связано с укрупнением выделов или изменением их конфигурации.

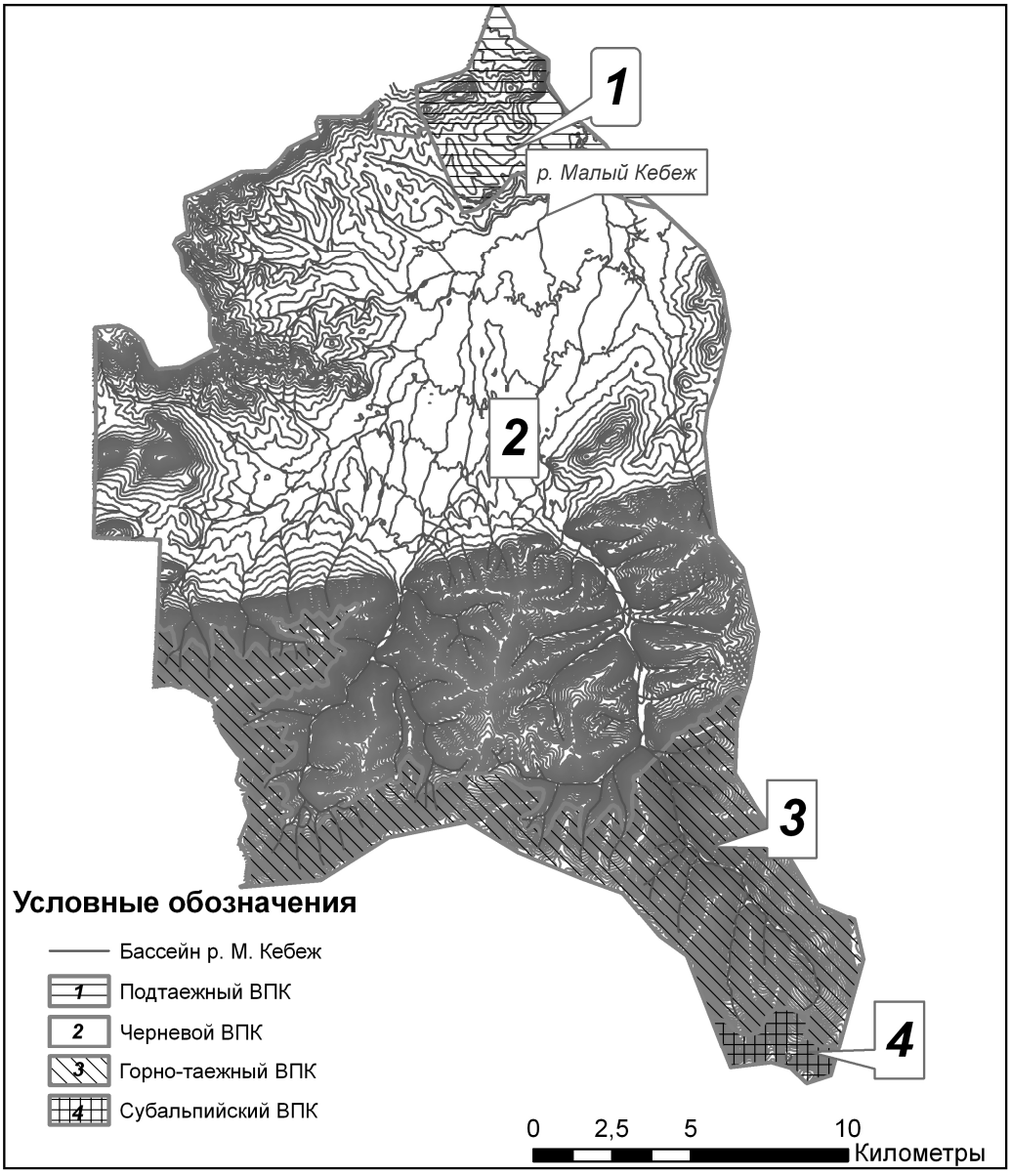


Рисунок 1. Карта бассейна реки Малый Кебеж. На карте представлены: рельеф, гидросеть и высотно-поясные комплексы (ВПК): 1) подтаежный светлохвойно-мелколиственный, 2) черневой темнохвойный (кедрово-пихтовый), 3) горно-таежный пихтовый, 4) субальпийский (пихтово-кедровые редколесья и субальпийские луга). Линейная граница между темным и светлым тонами изображения — геологический разлом, который отделяет Танзыбейскую котловину от крутого северного склона Кулумысского хребта (верховья бассейна р. М. Кебеж)

В таксационных описаниях информация о вырубках и вывалах кедровников на данных участках не найдена. По информации от «старожилов» известно, что в 1940—50-е гг. в бассейне реки М. Кебеж велись масштабные вырубки на месте девственных низкогорных кедровников, до того времени никогда не подвергавшихся ни рубкам, ни пожарам. В результате промышленных рубок к 1970 г. произошла

антропогенная смена кедровников на смешанные молодняки из пихты, березы, осины, в которых кедр присутствует только в качестве разновозрастного подроста. К 1995 году производные пихтарники с осиной и березой приходят к состоянию естественной спелости и местами начинают разваливаться, а там, где в 40—50-е годы вырубили не весь кедр (видимо, на наиболее недоступных для техники участках), он продолжает интенсивно развиваться и увеличивает долю запаса в составе древесного яруса. Последнее подтверждается современным представлением о развитии кедра, так как кедр — теневыносливая порода, он живет долго даже при сильном угнетении материнским пологом древостоя и в 180 лет может достигать всего 3,6 м [4]: это говорит о его устойчивости и свойственной ему стратегии роста. При появлении благоприятных условий для роста и развития молодая генерация кедра в возрасте 40 и более лет образует следующее поколение и имеет характерный прирост в высоту — до 1 м в год. В результате и происходит частичное восстановление кедровников на прежних местообитаниях, причем уже в достаточно зрелом возрасте кедра (160 лет и более). Отсутствие молодых кедровников (моложе 160 лет) во всех материалах таксации говорит в пользу того, что молодая фаза развития кедровников проходит именно в смешанных кедрово-пихтовых и пихтово-лиственных насаждениях [3, 5].

Используя ГИС-технологии, можно проследить формирование и развитие не только антропогенных, но и естественных насаждений и изучить стадии смены пихтарников на коренные либо условно коренные кедровники. Кроме того, ГИС позволяет проводить разносторонний анализ связей с рельефом и получать корреляционные связи между сериями типов леса и формациями. Показатели представленности серий, формаций, групп и типов леса служат объективной характеристикой биоразнообразия лесных экосистем в горном ландшафте [6].

Массовые данные учета лесного фонда являются необходимой фактической основой для таких исследований наряду с опытными участками долговременного мониторинга, сохраняющими свое значение на длительную перспективу.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Географические* исследования Сибири: в 5 т. / А. Н. Антипов (гл. ред.) и др. Т. 1. Структура и динамика геосистем / отв. ред. Ю. М. Семенов, А. В. Белов. Ин-т географии им. В. Б. Сочавы СО РАН. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2007. 413 с.
2. *Исмаилова Д. М., Бабой С. Д., Гостева А. А., Назимова Д. И.* Применение ГИС для анализа связи лесной растительности с рельефом на примере барьерно-дождевых ландшафтов Западного Саяна // Геоинформатика. 2011. № 3. С. 29—35.
3. *Семечкин И. В.* Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 253 с.
4. *Поляков В. И.* Черневые кедровники Западного Саяна: контроль и прогнозирование хода роста. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. 181 с.
5. *Поликарпов Н. П.* Комплексные исследования в горных лесах Западного Саяна // Вопр. лесоведения. Т. 1. Красноярск: Кн. изд-во, 1970. С. 26—79.
6. *Зиганшин Р. А.* Лесной массив: географические и лесотаксационные признаки и критерии // Сибирский лесной журнал. 2014. № 1. С. 50—68.

***

УДК 581.132.:582.475.4

СОСТОЯНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАЗНОВОЗРАСТНОЙ ХВОИ КЕДРА СИБИРСКОГО НА ЮЖНОМ ПРЕДЕЛЕ ПРОИЗРАСТАНИЯ В ГОРАХ АЛТАЯ

О. Г. БЕНДЕР[1], А. П. ЗОТИКОВА[1, 2], А. Г. БЕНДЕР[2]

[1] Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия
[2] Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия

АННОТАЦИЯ

Исследованы физиологические параметры хвои кедра сибирского, произрастающего на высотах 1700 м и 2000 м н. у. м. в горах Юго-Восточного Алтая. Показано, что в условиях высокогорья хвоя сохраняется на побегах до 10 лет. Максимальная интенсивность фотосинтеза и транспирации отмечена у однолетней хвои на обоих участках. С увеличением возраста хвои эти показатели уменьшались. Содержание фотосинтетических пигментов было минимальным у однолетней хвои, оставалось стабильным у 2—8-летней хвои, у более старой хвои их количество уменьшалось.

Для хвойных вечнозеленых деревьев характерно наличие хвои разного возраста. Продолжительность жизни хвои увеличивается при продвижении с юга на север и с подъемом в горы в связи с ухудшением лесорастительных условий [1, 2]. В суровых условиях высокогорья при достаточной почвенной влажности возраст хвои кедра может достигать 6—7 лет, при этом более старая хвоя

сохраняет высокое содержание фотосинтетических пигментов [3]. Произрастая на южном пределе распространения в горах Юго-Восточного Алтая, кедр сибирский испытывает воздействие не только комплекса неблагоприятных факторов, обусловленных высотой над уровнем моря, но и недостаток почвенной влажности в связи с резко континентальным климатом этого района. Малые суммы осадков связаны с частым вторжением сухих воздушных масс из пустынь Монголии.

Цель исследования — выявить функциональные особенности фотосинтетического аппарата хвои разного возраста кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на южном пределе произрастания в горах Алтая.

Исследования проводили на южном макросклоне Южно-Чуйского хребта (Юго-Восточный Алтай). Пробные площади были заложены на высоте 1750 (ПП 1) и 2050 м н. у. м. (ПП 2). Объектом исследования служили 160—180-летние деревья кедра сибирского. На каждой пробной площади было отобрано по 3 модельных дерева приблизительно одинакового возраста и габитуса. Для анализа отбирали разновозрастную хвою из средней части кроны южной экспозиции.

Интенсивность фотосинтеза и транспирации определяли при помощи портативного инфракрасного газоанализатора Li-6400XT (LI-COR, USA) с открытой системой. В качестве искусственного источника света применяли систему фотодиодов (6400-02B LED), обеспечивающую освещенность в 1000 мкмоль/м^{2}с. Температура внутри камеры поддерживалась специальной системой теплообмена с электрическим нагревателем и воздушным охлаждением, которая обеспечивала стабильную температуру 22 ± 2 °С. В листовой камере скорость потока CO_2 составляла 400 мкмоль/с, а его содержание — 400 мкмоль/моль. Все измерения проводили с 10:00 до 14:00 часов. Коэффициент эффективности использования воды хвоей (WUE) рассчитывали как отношение скорости поглощения CO_2 к скорости транспирации [9]. Сразу после определения газообмена хвою помещали в сумку-холодильник и в течение 3 дней доставляли в лабораторию для определения оводненности хвои и содержания фотосинтетических пигментов. Для определения фотосинтетических пигментов пробу свежего растительного материала фиксировали 96%-м этиловым спиртом. Определение содержания пигментов проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях на спектрофотометре UV-1601PC (Shimadzu, Япония) по величине оптической плотности при 665, 649 и 440.5 нм [6]. Расчет доли пигментов в ССК проводили согласно Lichtenthaler (1987) [8].

Проведенные исследования показали, что в условиях высокогорья Южно-Чуйского хребта продолжительность жизни хвои достигала 10 лет. Максимальной интенсивностью фотосинтеза характеризовалась однолетняя хвоя. С увеличением возраста интенсивность фотосинтеза уменьшилась более чем на 50 % на обеих пробных площадях (рис. 1). Следует отметить, что CO_2 газообмен хвои всех возрастов был достоверно выше на высоте 2050 м по сравнению с хвоей аналогичного возраста с высоты 1750 м. Интенсивность транспирации более чем в 6 раз была выше на нижней пробной площади. Расчеты эффективности использования воды растением (WUE) показали, что на высоте 2050 м у 1—6-летней хвои этот показатель был в 6 раз, а у 7—10-летней хвои — в 10 раз выше, чем на нижней пробной площади (рис. 1).

Проведенные исследования показали, что в целом содержание фотосинтетических пигментов на высоте 2050 м было на 25—26 % меньше, чем на высоте 1750 м. Это обусловлено более жесткими условиями произрастания деревьев с подъемом в горы. Доля каротиноидов в пигментном фонде при этом увеличивалась, что связано с их защитной функцией в условиях сильной инсоляции. Закономерность изменения содержания хлорофиллов и каротиноидов в хвое разного возраста одинакова для обеих исследованных высот. Однолетняя хвоя содержала меньше зеленых и желтых пигментов по сравнению с хвоей последующего возраста на высоте 1750 в среднем на 25 %, а на высоте 2050 м н. у. м. — уже на 40 %.

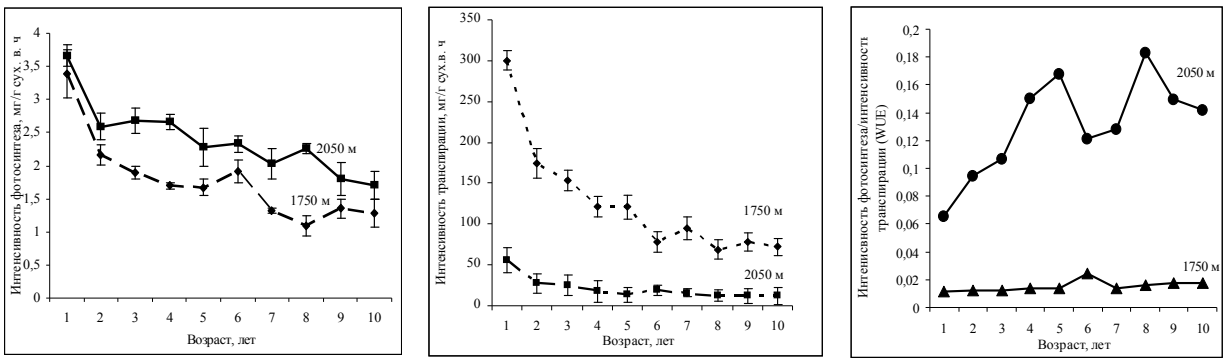


Рисунок 1. Активность физиологических процессов в разновозрастной хвое кедра сибирского в зависимости от высоты произрастания

Затем, начиная со второго года жизни хвои, содержание хлорофиллов и каротиноидов оставалось почти постоянным до 8-летнего возраста и только с 9-летнего возраста начинало незначительно снижаться. Интересно, что процент хлорофилла, входящего в светособирающий комплекс, был меньше только у однолетней хвои, а в последующие годы отличия составляют не более 2—3 %, что также свидетельствует о стабильности пигментного фонда в хвое кедра сибирского разного возраста (рис. 2).

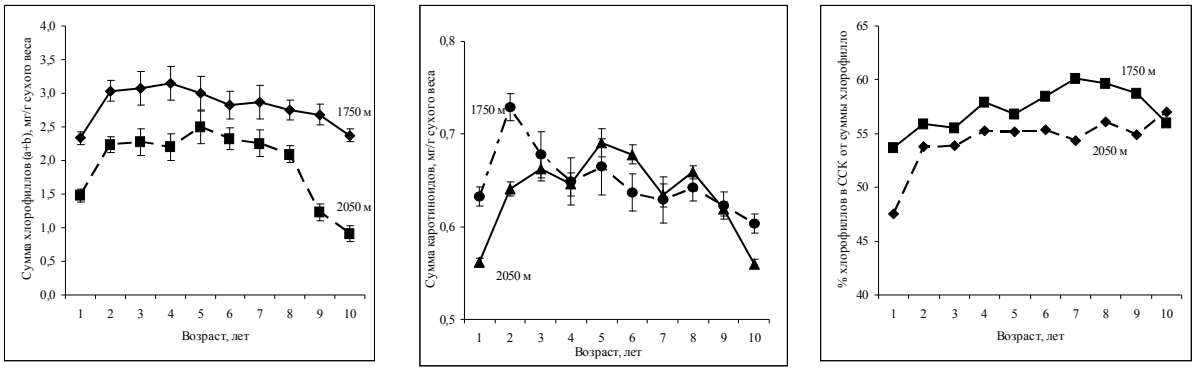


Рисунок 2. Содержание пигментов в фотосинтетическом аппарате разновозрастной хвои кедра сибирского в зависимости от высоты произрастания

Продолжительность жизни хвои зависит от условий произрастания деревьев. Наши многолетние исследования кедра сибирского показали, что на юге Западной Сибири хвоя на кедре сохраняется до 4 лет, в высокогорье в условиях достаточного увлажнения почвы на моренных комплексах ледника Актру (2350 м н. у. м.) возраст хвои достигал 7 лет. Отмеченный нами 10-летний возраст хвои кедра на Южно-Чуйском хребте является максимальным для горных условий и, возможно, обусловлен влиянием не только комплекса неблагоприятных условий, характерных для всех высокогорных районов: короткий вегетационный период, резкие перепады дневных и ночных температур, высокая солнечная радиация, высокие дозы ультрафиолета, — но и недостаточным почвенным увлажнением. Склоны южной экспозиции Южно-Чуйского хребта на высотах 1800—2200 метров получают приблизительно 400—600 мм осадков в год [4]. Как следует из исследований кедра сибирского в Западном Саяне, в районе с достаточной почвенной влажностью интенсивность фотосинтеза кедра имела максимум в 10 часов утра, постепенно снижалась в течение дня, и к 18:00 фотосинтез был практически равен нулю [5]. Наши исследования показали, что на обеих пробных площадях фотосинтез снижался в 2 раза уже в 12:00. По-видимому, длительное существование хвои и слабое снижение ее фотосинтетической способности с возрастом компенсирует короткий дневной период высокой скорости поглощения углекислоты в результате наступления полуденной депрессии фотосинтеза.

Причиной высокой интенсивности транспирации на нижней пробной площади, возможно, являются более высокие значения почвенной влажности, т. к. известно, что интенсивность транспирации обусловливается в первую очередь запасами влаги в почве [7].

Таким образом, в условиях резко континентального климата Южно-Чуйского хребта продолжительность жизни хвои составляла 10 лет. Интенсивность поглощения углекислоты и транспирации были максимальными у однолетней хвои, с увеличением возраста хвои активность этих процессов снижалась, причем более резкое падение было характерно для транспирации. Интенсивность фотосинтеза и эффективность использования воды была выше на верхней пробной площади с низким почвенным увлажнением. Содержание хлорофиллов и каротиноидов было больше на нижней пробной площади, чем в хвое аналогичного возраста с верхней пробной площади. На обеих пробных площадях минимальным содержанием пигментов характеризовалась однолетняя хвоя, у 2—8-летней хвои содержание пигментов практически не отличалось, снижение количества пигментов начиналось с 9-летнего возраста.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бендер О. Г., Воробьева Н. А., Зотикова А. П.* Возрастные особенности хвои кедра сибирского в Горном Алтае // Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные аспекты: Докл. междунар. конф., 14—18 окт. 2002. Сыктывкар: Изд-во Коми, науч. центр УрО РАН. С. 39.
2. *Бобкова К. С., Загирова С. В.* Некоторые аспекты структурно-функциональной организации сосновой хвои разного возраста // Лесоведение. 1999. 4. С. 58—63.
3. *Зотикова А. П., Бендер О. Г., Собчак Р. О., Астафурова Т. П.* Влияние условий высокогорья на анатомо-физиологические показатели хвои кедра сибирского // Вестник Томского гос. ун-та. 2006. 67—2. С. 50—55.
4. *Климаты* Республики Алтай / Т. Д. Модина. Новосибирск: Изд-во НПУ, 1997. 177 с.

5. *Расторгуева Е. Я.* Фотосинтез и дыхание у подроста кедра и пихты в северных отрогах Западного Саяна // Тр. ин-та леса и древесины. 1963. 60. С. 61—69.
6. *Шлык А. А.* Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии. М.: Наука, 1971. С. 154—170.
7. *Kopytova L. D., Oskolkov V. A.* Correlation of Photosynthesis and Water Regime of Pinus sylvestris L. Under Extreme Environmental Conditions of Pre-Baikal Area // Euvrasian J. For. Res. 2011. 14-1: 29—37.
8. *Lichlenthaler H. K.* Chlorophylls and carotenoids — pigments of hotosynthetic biomembranes // Methods Enzymol. 1987. 148: 350—382.
9. *Ogaya R., Penuelas J.* Comparative field study of Quercus ilex and Phillyrea latifolia: photosynthetic response to experimental drought conditions // Environmental and Experimental Botany. 2003. 50: 137—148.

***

УДК 631.46:579.26

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНДИКАЦИЯ АНТРОПОГЕННО (ТЕХНОГЕННО) НАРУШЕННЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

А. В. БОГОРОДСКАЯ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Показана возможность использования микробиологических и эколого-функциональных индикаторов для оценки состояния почв лесных экосистем Средней Сибири, нарушенных техногенным влиянием, рубками и пожарами.

На фоне естественных процессов на территории Сибири расширяется промышленное воздействие различных форм, что сопровождается структурно-функциональной трансформацией лесных экосистем. Очевидно, что без адекватной оценки воспроизводственного потенциала лесных экосистем, нарушенных техногенным воздействием, рубками и пожарами, невозможно рациональное использование и формирование высокопродуктивных бореальных лесов. В связи с этим актуальность разработки эффективных приемов оценки состояния и качества почвы как основного компонента наземных экосистем не вызывает сомнений.

Участие почвенных микроорганизмов в лесообразовательном процессе определяется многообразием их функций, основная из которых — минерализация и синтез почвенного органического вещества, а также регулирование всех парниковых газов, поступающих из почвы в атмосферу [4]. Участвуя в круговороте вещества и энергии, микроорганизмы поддерживают лесную экосистему в состоянии гомеостаза. Немаловажна роль микробного сообщества как биоиндикатора происходящих в почве процессов, поскольку оно как самое большое по массе и энергии звено почвенной биоты обладает высокой чувствительностью к изменениям окружающей среды, а также адаптационной устойчивостью и полифункциональностью [2, 3].

Исследования микробоценозов проводили в экосистемах, подобранных по степени нарушенности компонентов лесных экосистем: растительность (рубки главного пользования), растительность + почва (аэротехногенное воздействие выбросов и лесные пожары), растительность + почвогрунты + рельеф (отвалы угольных разрезов).

Рубки главного пользования приводят к цикличной сукцессионной смене растительности, резкому увеличению запасов и изменению химического состава растительного опада, трансформации режимов света, тепла и влаги, что оказывает влияние на биологическую активность почв. Существенные изменения физической и химической среды почв возникают при устойчивом воздействии агрессивных поллютантов, приводящих к длительной смене растительности. Особенно разнообразно и контрастно действие этого техногенного фактора проявляется в условиях вечной мерзлоты. Лесные пожары помимо прямого температурного воздействия во время горения также меняют гидротермические и физико-химические свойства верхнего слоя почвы, приводят к изменению количества и качества органического вещества. Самое мощное трансформирующее воздействие на экосистемы оказывают карьерные разработки и образующиеся горные отвалы, кардинально меняя абиотические условия и создавая ювенильные условия для первичного сукцессионного развития биоценоза.

Показано, что вырубки главного пользования в темнохвойных лесах только в первые два года сукцессии растительности приводят к трансформации структуры и численности эколого-трофических групп микроорганизмов (ЭКТГМ), снижению иммобилизации углерода почв в микробной биомассе и потере почвенного органического вещества в виде эмиссии CO_2. На травяной стадии и в несомкнувшихся молодняках (4—10-летние вырубки) значительно повышается функциональная активность микробоценоза, отмечаются высокая численность гетеротрофной микрофлоры почв и развитость

органотрофного комплекса, что связано с развитием травяного покрова, изменением гидротермического режима и аэрацией верхнего слоя почвы. Микробоценозы почв после смыкания крон на стадии молодняков и жердняков характеризовались высокой численностью ЭКТГМ и наибольшей сбалансированностью и устойчивостью микробиологических процессов. Итак, микробиологическое состояние почв на разновозрастных вырубках наглядно демонстрирует изменения биологической активности почв в результате смены лесной среды на открытую.

Значительные и длительные (8 лет и более) функциональные нарушения микробоценозов почв отмечены после пожаров высокой и средней интенсивности в сосняках лишайниково-зеленомошных, тогда как после низкоинтенсивных пожаров экофизиологическое состояние микробных комплексов светлохвойных лесов восстанавливается в течение 1—2 лет. После высокоинтенсивного пожара в смешанном лиственничном насаждении динамика показателей функциональной активности свидетельствует о нарушении гомеостатического состояния микробоценоза в течение трех послепожарных лет с дальнейшей тенденцией к уравновешиванию микробиологических показателей. В целом микробоценоз бурозема темного оподзоленного после пожара высокой интенсивности в южнотаежном смешанном лиственничнике быстрее восстанавливает свою функциональную активность, чем микробоценозы песчаных подзолов пирогенных лишайниково-зеленомошных сосняков той же лесорастительной зоны, что можно объяснить как более высокой допожарной трофностью бурозема темного оподзоленного, так и быстрым и обильным восстановлением напочвенного покрова в сгоревших лиственничных насаждениях.

Наибольшие структурно-функциональные нарушения в почвенном микробном блоке отмечены при устойчивом воздействии агрессивных поллютантов предприятий Норильского промрайона (НПР). Выявлено, что активность микробоценозов почв зависит от фактического состояния растительности выделенных зон нарушенности. Наибольшей сбалансированностью микробиологических процессов деструкции органических веществ характеризуются почвы при слабой и умеренной нарушенности растительности. Отмечаются высокая интенсивность базального дыхания в верхних органогенных слоях почв лесотундры и не уступающие более южным регионам величины содержания микробной биомассы и численности гетеротрофной микрофлоры. Наибольшие структурно-функциональные нарушения в почвенном микробном комплексе отмечены при полном нарушении растительного покрова. Показатели функциональной активности микробоценозов снижаются в 2—6 раз, в гетеротрофном комплексе микроорганизмов происходят структурно-таксономические перестройки, что связано как с разной чувствительностью микрофлоры различных эколого-трофических групп к воздействию поллютантов, так и с трансформацией условий существования микрофлоры в техногенных почвах. Степень техногенной трансформации органогенных горизонтов почв лесотундровой зоны НПР и содержание техногенных элементов (Ni, Cu, Co, Pb, S) являются значимыми факторами, которые оказывают достоверное влияние на развитие и функционирование микробоценозов.

На отвалах различной давности и технологии рекультивации Бородинского буроугольного месторождения с 2008 г. ведутся стационарные исследования сезонных и сукцессионных параметров функционирования микробных сообществ почвогрунтов на 14 постоянных пробных площадях, а также экспериментальные работы по возможности микробиологической рекультивации отвалов и исследованию зоогенного влияния на микробиологические процессы ювенильных почвогрунтов.

Выделено три варианта техногенных сукцессий: 1) эрозионная — на нерекультивированных отвалах и на склонах отвалов; 2) лесная — на выровненных отвалах без нанесения плодородного слоя почвы (ПСП); 3) луговая — на спланированных отвалах с нанесением ПСП. Сравнение проводили с зональными почвами Канской лесостепи: серыми лесными (березняк разнотравный) и агрочерноземами (залежный луг).

Нерекультивированные отвалы по систематике техногенно-поверхностных образований (ТПО) [1] называются литостратами. Морфология литострат зависит от биологического возраста отвала, состава слагающих пород и уклона поверхности. На инициальной стадии профиль литострат, сформированный на склонах, как правило, не дифференцирован на горизонты. Исключение составляют участки, покрытые злаковым разнотравьем, где корневища растений, образуя дернину, препятствуют развитию эрозионных процессов, и под слоем дернины постепенно формируется гумусовый горизонт.

Для микробоценозов 20-летних литострат эрозионной сукцессионной серии характерны отсутствие четкой стратификации микроорганизмов по глубине ТПО, а также типичной для фоновых ценозов сезонной динамики структуры и численности ЭКТГМ, доминирование олиготрофных и использующих минеральные формы азота групп микроорганизмов. Также в 20-летних литостратах нерекультивированных отвалов отмечены наиболее низкие значения микробной биомассы и базального дыхания, их высокая сезонная вариабельность и несбалансированность микробиологических процессов. Развитие эрозионных процессов и постоянный смыв органического вещества с наклонной поверхности отвалов не способствуют как накоплению почвенного органического вещества, так и

сбалансированности микробиологических процессов, что свидетельствует о постоянной «пионерной» стадии развития микробоценоза и невозможности достижения им гомеостатического состояния.

Восстановление растительного и почвенного покровов, а также естественное лесовосстановление на выровненных отвалах происходит быстрее, поскольку образующееся органическое вещество не смывается с поверхности. Так, на выровненной поверхности литострата 30-летнего отвала, представленного мертвопокровным осиново-березовым насаждением, сформировался грубогумусный горизонт мощностью 2 см с высокой численностью ЭКТГМ и близкой к естественным ценозам их сезонной динамикой, а также максимальными значениями микробной биомассы и базального дыхания и сбалансированностью микробиологических процессов деструкции органического вещества. Микробоценоз «молодой почвы» 30-летнего лесного отвала отличает от зональной серой лесной почвы резкая дифференциация профиля по степени трофности: с глубиной ТПО отмечено резкое снижение численности и функциональной активности микроорганизмов, но при этом микробиологические процессы достаточно сбалансированы.

Нанесение ПСП на выровненную поверхность отвалов ускоряет сукцессию луговой растительности и развитие микробных комплексов. Верхние биологически активные слои реплантозема [1] старого 30-летнего отвала характеризовались высокой обеспеченностью микрофлорой, достаточной скоростью микробиологической минерализации органического вещества, высокими, превышающими в 1.5—3 раза показатели зональных почв значениями функциональной активности и сбалансированностью микробиологических процессов. В реплантоземах 20-летних отвалов луговой сукцессионной серии отмечены развитые микробоценозы, а содержание микробной биомассы и интенсивность базального дыхания не уступали аналогичным показателям зональных почв. На молодом 7-летнем отвале с ПСП, наблюдаемом со второго года отсыпки, отмечена тенденция к снижению микробиологических показателей до уровня контроля и стабилизация процессов минерализации / иммобилизации органического вещества, что может свидетельствовать о достижении микробоценозом некоторого гомеостатического состояния. Это соответствует смене стадии доминирования сорно-рудеральной растительности на злаковую. В целом можно говорить о сбалансированности микробиологических процессов на отвалах с нанесением ПСП.

Сезонная динамика микробного метаболического коэффициента (qCO_2) как интегрального показателя гомеостатического состояния и устойчивости микробоценоза почв показывает достаточную сбалансированность процессов минерализации — иммобилизации в ТПО 30-летних отвалов на протяжении 6-летнего периода. Снижение значений qCO_2 с увеличением возраста молодых отвалов свидетельствует о сукцессионных перестройках и стабилизации микробиологических процессов. Значительная сезонная динамика и высокие значения qCO_2 в 23-летнем литострате свидетельствуют о несбалансированности микробиологических процессов синтеза / разложения почвенного органического вещества и постоянной «пионерной» стадии развития микробоценозов литострат эрозионной сукцессионной серии.

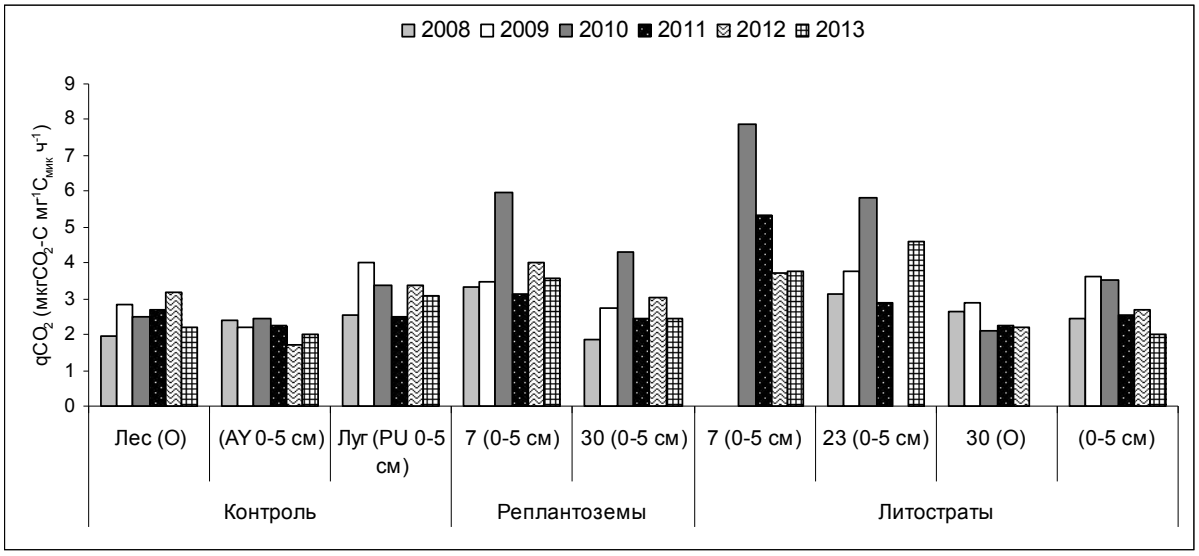


Рисунок 1. Сезонная динамика микробного метаболического коэффициента в ТПО разновозрастных отвалов

Таким образом, показана возможность использования микробиологических и эколого-функциональных индикаторов для оценки состояния почв лесных экосистем Средней Сибири, нарушенных техногенным влиянием, рубками и пожарами. Микробные комплексы почв являются

наиболее перспективным инструментом биоиндикации, ранней диагностики состояния и мониторинга наземных экосистем.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Классификация* и диагностика почв России / авторы и составители Л. С. Шишов, В. Д. Тонконогов, И. И. Лебедева, М. И. Герасимова. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
2. *Никитина З. И.* Микробиологический мониторинг наземных экосистем. Новосибирск: Наука, 1991. 219 с.
3. *Сорокин Н. Д.* Микробиологический мониторинг нарушенных наземных экосистем Сибири // Известия РАН. Сер. биол. 2009. № 6. С. 728—733.
4. *Conrad R.* Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H_2, CO, CH_4, OSC, N_2O and NO) // Microbiological Reviews. 1996. 60: 609—640.

***

УДК 528.88

ОЦЕНКА НАРУШЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПРИЕНИСЕЙСКОЙ СИБИРИ

С. В. ВЕРХОВЕЦ[1], О. А. АНТАМОШКИНА[1, 2], Н. Н. КОШУРНИКОВА[1], Н. В. ТРОФИМОВА[1] , Л. В. ЗЛЕНКО[3]

[1] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[3] Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Оперативный мониторинг и анализ пространственной информации о состоянии лесной территории в 100-километровой окрестности высотной мачты (пос. Зотино, Красноярский край) дает возможность отследить динамику нарушенности лесов пожарами и рубками более чем за 40 лет и сделать предварительную оценку об изменении пожарного режима лесных экосистем в области охвата измерительной вышки.

Экосистемы центральной Сибири играют важную роль в поддержании структурного баланса между углеродом и органическими веществами. Они обладают значительной способностью к саморегуляции и достижению устойчивого состояния при настоящих параметрах окружающей среды. Эти леса составляют около 1/5 мировой лесопокрытой площади, и их вклад в глобальную первичную продуктивность оценивается на уровне 20 %. Необходимость всестороннего изучения бореальных лесных экосистем Сибири связана со значительной неопределенностью как мощности и величины этих природных поглотителей атмосферного углерода, так и вклада процессов, ответственных за выполнение данной функции. Более того, до сих пор остается неясным, каким образом изменения климата могут изменить скорость и направление процессов взаимодействия экосистемы и атмосферы в глобальном и региональном масштабе.

Использование современных методов дешифрирования на основе снимков со спутников LANDSAT и MODIS позволяет проводить оперативный мониторинг территории, а валидация космоснимков путем наземной инвентаризации экосистем дает дополнительные возможности их применения и увеличение достоверности информации дистанционного зондирования. Эти объединенные наземные и атмосферные наблюдения обеспечат основу для расчета метеорологической и биогеохимической составляющих модели баланса углерода в континентальном масштабе.

Актуальность работы определяется необходимостью постоянного дистанционного мониторинга за динамическим состоянием лесной растительности и ранней диагностики изменений в результате неблагоприятных воздействий природных и техногенных факторов. Результаты исследования создадут основу для организации системы мониторинга за состоянием лесных экосистем, что обеспечивает непрерывное пополнение баз картографических и атрибутивных данных о состоянии окружающей среды в ее динамике и статике. Подобного рода работы соответствуют мировой концепции развития сети измерительных станций, что позволяет решить масштабные задачи по региональной оценке параметров экосистем, в частности, в Центральной Сибири.

Оценка нарушенности экосистем проводилась в 100-км зоне охвата высотной мачты ZOTTO (Zotino Tall Tower facilities), предназначенной для мониторинга парниковых газов в приземных слоях атмосферы лесных экосистем бореальной зоны Енисейского и Туруханского районов Красноярского края. Обсерватория высотной мачты была построена при финансовой поддержке МНТЦ (2757, 2770) и Института биогеохимии им. Макса Планка, г. Йена, Германия, и расположена в районе пос. Зотино (Красноярский край, 60° с. ш., 90° в. д.).

Территория охвата высотной мачты представлена левым и правым берегами р. Енисей. Основными морфоструктурами левого берега являются Западно-Сибирская равнина (Касская озерная

аллювиальная равнина и аллювиальная долина р. Енисей); правого берега — Среднесибирское плоскогорье (бахтинская аккумулятивная равнина и правобережная террасированная долина Енисея). Ведущая роль в формировании рельефа западной части территории принадлежит многочисленным притокам р. Енисей: Сым, Дубчес и др. Из-за небольшого уклона местности реки имеют извилистые русла и широкие долины с многочисленными старицами. Развитая гидрографическая сеть, некоторая приподнятость этой части низменности и широкое распространение рыхлых зандровых отложений обусловливают ее заболоченность (11 % от общей площади). Исследуемые экосистемы имеют низкую степень индустриального загрязнения, и основным фактором нарушения тут являются лесные пожары и рубка леса (сплошнолесосечные рубки главного пользования).

С целью оценки породной и возрастной структуры области охвата измерительной станции была проведена автоматическая классификация территории по спутниковым данным LANDSAT ETM+ [1, 3]. Все выделенные пожарища подтверждены термоточками МЧС (которые получены со спутников NOAA и TERRA). Территории, где пожар прошел дважды, считаем один раз. Посредством съемки было установлено, что покрытая лесами площадь составляет 84 % [2]. Среди классов лесопокрытых площадей преимущественно произрастают темнохвойные насаждения с преобладанием ели и пихты — 46 %. В ходе лесопожарного анализа архивных данных мы выделили 5 пиков горимости (1970, 1986, 1999, 2006, 2012 год) с максимумом как по количеству, так и по площади пожаров в 2012 году. Принимая во внимание данные исследований В. В. Фуряева (2006) о том, что периодичность пожаров для данного района в среднем составляет 57 лет для светлохвойных и 70—130 лет для темнохвойных лесов [4, 5], можно проследить тенденцию к сокращению интервала времени возникновения крупных лесных пожаров на исследуемой территории — с 16 до 6 лет со значительным увеличением площадей гарей (рис. 1). Статистика по пожарам за 2000—2013 гг. показала, что пройденная огнем площадь составила 846 655 га (рис. 1), то есть за 13 лет огнем пройдено более ¼ территории, причем 65 % площади пожаров анализируемого периода приходится на старые вырубки и гари. Корреляционный анализ связи частоты возникновения пожаров с метеоданными показал их слабую обратную корреляционную зависимость от годового количества осадков ($R_{июнь}$ = -0.354, $R_{июль}$ = -0,446) и среднюю зависимость от температуры в августе (R = -0.650).

Периодические нарушения лесного покрова в результате пожаров отражаются на возрастной и породной структуре древостоев. Исследованные насаждения представлены главным образом заключительными стадиями послепожарного восстановления с возрастом древостоя в пихтачах более 130 лет, кедрачах и ельниках — более 160 лет. Сосняки лишайникового и зеленомошного типов леса на 38 и 45 % представлены перестойными насаждениями [2].

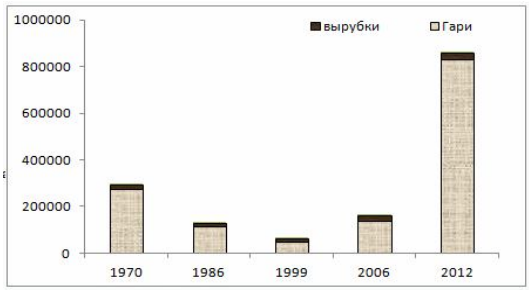


Рисунок 1. График сравнительного анализа нарушенности территории 100 км зоны охвата высотной мачты ZOTTO

По результатам проведенного исследования можно сделать вывод, что площади промышленной заготовки древесины не вносят существенного вклада в общую картину нарушенности территории. Значительный вклад в структуру лесного фонда внесли сильные лесные пожары в 2006 и 2012 годах. Натурные обследования гарей показали, что значительная часть спелых и перестойных древостоев получила большие повреждения огнем, что привело к гибели заметной части лесосырьевой базы.

Классы земной поверхности. В результате анализа спутниковой информации на территории охвата высотной мачты (3140 тыс. га) выделено 10 агрегированных классов земной поверхности (рис. 2). При этом установлено, что покрытая лесом площадь составляет около 84 % [1]. Вторым по площади классом являются болота (11 %). На 2000 г. среди классов с лесной растительностью доминирующее положение по площади занимают темнохвойные насаждения (ельники, пихтачи, кедрачи) — 48 %. На лиственные насаждения (березняки и осинники), сформированные на вырубках и гарях, приходится 12 % площади. Площадь свежих вырубок и гарей составила 3 и 5 % территории соответственно. В пределах выделенных классов распределение пробных площадей, заложенных нами для отработки методов дешифрирования информации дистанционного зондирования, составило соответственно 52 % в сосняках, 25 — в темнохвойной тайге, 17 — в лиственных насаждениях и 6 % — на вырубках. Согласно данным классификации космоснимка LANDSAT на 2013 год, было отмечено 2 пика активной горимости (2000 и 2012 гг.), что привело к перераспределению площади классов земной поверхности на территории исследования (рис. 3.)

Доля гарей от общей площади исследуемой территории увеличилась с 5 до 28 % и составила 890 тыс. га, основная часть которых пришлась на смешанные темнохвойные насаждения (402 тыс. га).

Вследствие воздействия лесных пожаров площадь сосняков лишайниковых и зеленомошных уменьшилась на 1 и 5 %, лиственных насаждений — на 2 %.

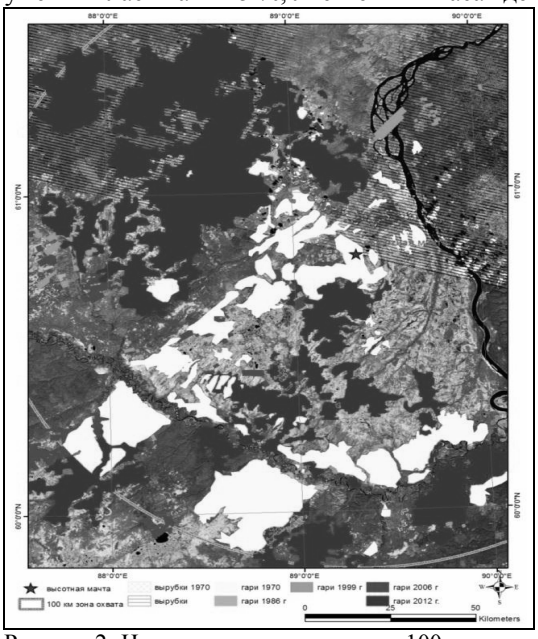
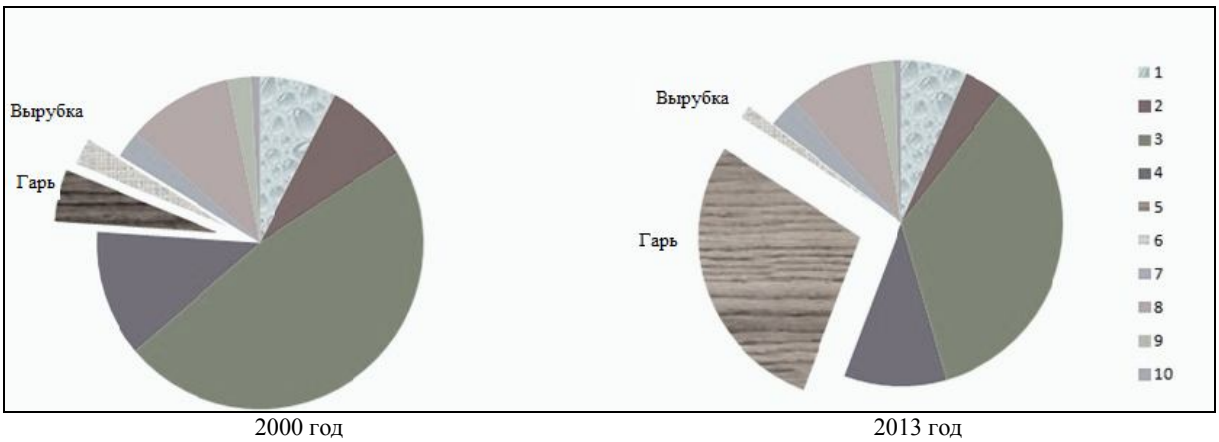


Рисунок 2. Нарушенность территории 100 км зоны охвата высотной мачты пожарами и вырубками в период с 1970 по 2012 гг.

Результаты оценки нарушенности растительного покрова среднетаежных экосистем Приенисейской Сибири показали несущественный вклад площади промышленной заготовки древесины в общую картину. Однако отслеживается существенное увеличение пирогенного фактора: так, за исследуемый период отмечено увеличение площади лесных пожаров в несколько раз и сокращение междупожарного интервала с 16 до 6 лет. Вследствие этого ожидается увеличение площади гарей, восстанавливающихся, как правило, через длительно-производную смену главных пород (мелко-лиственные насаждения). Надземные исследования территории также показали высокую изменчивость структуры запасов (живой древесины на корню, сухостоя и валежа), что говорит о необходимости проведения валидации космоснимков с наземной инвентаризацией экосистем.

Оперативный мониторинг и анализ пространственной информации о состоянии лесной территории в 100-километровых окрестностях высотной мачты (пос. Зотино, Красноярский край) дает возможность отследить динамику нарушенности лесов пожарами и рубками более чем за 40 лет и сделать предварительную оценку изменения пожарного режима лесных экосистем в области охвата измерительной вышки. На основе полученных результатов по оценке нарушенности экосистем исследуемой территории создана геоинформационная система, использующая картографическую, справочную и оперативную информацию как единый информационный массив с возможностью управления и формирования запросов и визуализацией картографической информации [http://forest.sfu-kras.ru]. Интеграция информации, получаемой из различных источников в среде ГИС, дает широкие возможности для пространственного анализа.



2000 год 2013 год

Рисунок 3. Динамика площади классов земной поверхности согласно классификации космоснимка LANDSAT (1 — сосняки лишайниковые, 2 — сосняки зеленомошные, 3 — темнохвойные, 4 – лиственные (березняки, осинники), 5 — гари, 6 — вырубки, 7 — нерастительные поверхности, 8 — болота, 9 — водоемы, 10 — трава, кустарник)

Работа выполнена при финансовой поддержке МНТЦ (№ 2770, 2757) , РФФИ (№ 10–04–01651а, 10–05–0078а) и РФФИ-РГО (№ 13-05-41506).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Антамошкина О. А., Сухинин А. И., Буряк Л. В.* Картографирование текущего состояния лесов Красноярского края с использованием данных дистанционного зондирования // Вестник Сибирского государственного аэрокосмического университета им. ак. М. Ф. Решетнева. 2008. № 1 (18). С. 70—74
2. *Климченко А. В., Верховец С. В., Слинкина О. А., Кошурникова Н. Н.* Запасы крупных древесных остатков в среднетаежных экосистемах приенисейской Сибири // География и природные ресурсы. 2011. № 2. С. 91—97.

3. *Трофимова Н. В., Первухин С. В.* Мониторинг повреждений растительного покрова пожарами по данным спутниковых наблюдений: Матер. всеросс. науч.-техн. конф. молодых ученых и студентов «Современные проблемы радиоэлектроники». Красноярск: ИПЦ КГТУ, 2007. С. 88—90.
4. *Фуряев В. В.* Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск: Наука, 1996. 253 с.
5. *Фуряев В. В., Заболоцкий В. И., Голдамер И. Г.* Динамика пирологических режимов ландшафтных урочищ южной тайги Средней Сибири в XVIII—XX столетиях // Сиб. экол. журн. 2006. № 2. С. 141—150.
6. *Mollicone D., Achard F., Marchesini L. B., et al.* A remote sensing based approach to determine forest fire cycle: case study of the Yenisei Ridge dark taiga // Tellus. 2002. № 54B. P. 688—696.

***

УДК 630*182.2:502.3:504.5:546.3

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПЕРИОД СНИЖЕНИЯ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА: РЕЗУЛЬТАТЫ 25-ЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА

Е. Л. ВОРОБЕЙЧИК, М. Р. ТРУБИНА, Е. В. ХАНТЕМИРОВА, И. Е. БЕРГМАН, С. Ю. КАЙГОРОДОВА

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

АННОТАЦИЯ

На основе повторных регистраций состояния древесного и травяно-кустарничкового ярусов елово-пихтовых лесов, выполненных на 25 постоянных пробных площадях (с периодичностью 5—10 лет с 1989 по 2013 гг.), охарактеризована динамика в период снижения выбросов Среднеуральского медеплавильного завода. Несмотря на сокращение выбросов, растительность в импактной зоне остается в крайне угнетенном состоянии. Ветровальные нарушения на территории со слабым и умеренным загрязнением сыграли более важную роль, чем собственно сокращение выбросов.

Снижение атмосферных выбросов промышленных предприятий, происходящее в последние годы во многих странах, дает возможность анализировать процессы естественного восстановления экосистем, что важно как с теоретической (анализ механизмов устойчивости), так и с практической (выбор стратегий природопользования) точки зрения. Однако изучение восстановительных процессов сопряжено с принципиальным ограничением — неполнотой информации о биоте до начала снижения выбросов: для корректного сравнения ее состояние должно быть зафиксировано строго в одних и тех же точках пространства, поскольку в противном случае велик риск ошибочно принять пространственную вариабельность, особенно сильную на загрязненных территориях [1], за изменение параметров во времени. Хотя интерес к изучению естественного восстановления деградированных экосистем возрастает [2—7], в большинстве работ за редким исключением [8] это требование не соблюдено.

Существуют две противоположные точки зрения относительно скорости демутационных сукцессий после снижения техногенной нагрузки: одни авторы полагают, что экосистемы восстанавливаются быстро, другие — что биота «по инерции» продолжает оставаться в угнетенном состоянии еще длительное время даже после полного прекращения выбросов. Инерционная гипотеза впервые была сформулирована как следствие экспериментов с имитационными моделями [9], эмпирических же данных для ее проверки очень мало и они противоречивы: в ряде случаев продемонстрировано отсутствие восстановительных трендов [8]; в других, напротив, отмечено относительно быстрое восстановление, в частности, радиального прироста деревьев [4] и обилия травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) [3, 10]. Цель данной работы — анализ динамики лесных растительных сообществ в период снижения атмосферных выбросов крупного медеплавильного завода. В ходе работы мы проверяли две гипотезы: первая — естественные факторы при слабом и умеренном уровнях загрязнения могут оказывать более сильное воздействие на динамику растительности, чем собственно сокращение выбросов; вторая — в зоне сильного загрязнения растительность продолжает деградировать или остается в угнетенном состоянии в течение длительного времени даже после почти полного прекращения выбросов.

Изучение лесных экосистем, подверженных многолетним (с 1940 г.) выбросам Среднеуральского медеплавильного завода, мы начали в 1989 г. [11]. В импактной (1 и 2 км к западу от завода), буферной (4 и 7 км) и фоновой (30 км) зонах в елово-пихтовых лесах были заложены 25 постоянных пробных площадей 25 × 25 м (по 5 на удаление). Повторные регистрации состояния древостоя выполнили на тех же пробных площадях в 1998 и 2008 гг., ТКЯ — в 1999, 2007 и 2013 гг. Для оценки параметров древостоя использовали сплошной перечет деревьев с измерением высоты и диаметра, надземной биомассы ТКЯ — по 10—15 площадок 50 × 50 см с последующей разборкой по видам; для оценки видового богатства — геоботанические описания. Содержание подвижных форм (экстрагент — 5%-ная HNO_3) тяжелых металлов (Cu, Pb, Cd, Zn) и pH в почве (верхний слой A1) и лесной подстилке оценено в 1989 г. (один смешанный образец на пробную площадь), в 1999 и 2012 гг. (по 5 смешанных образцов).

В 1980-х гг. валовый выброс СУМЗ достигал 150—225 тыс. т в год, к началу 2000-х гг. — снизился до 65 тыс. т/год, к середине 2000-х гг. — до 25 тыс. т/год, а после кардинальной реконструкции предприятия в 2010 г. — до менее 5 тыс. т/год. Таким образом, временной отрезок наблюдений охватывает почти 25 лет, в течение которых выбросы предприятия постепенно снижались. Соответственно, мы располагаем информацией о состоянии растительности на момент стабильно высоких выбросов (1989 г.), их существенного снижения (1999 г.) и почти полного прекращения (2007 и 2013 гг.).

Несмотря на многократное снижение атмосферных выбросов СУМЗ, концентрации тяжелых металлов (Cu, Pb, Cd, Zn) в почве во всех зонах не только не уменьшились к 2012 г. по сравнению с 1989 г., но даже увеличились. Так, концентрации свинца в фоновой зоне выросли с 19 мкг/г в 1989 г. до 66 мкг/г в 2012 г., в буферной (4 км) — с 45 до 135 мкг/г, в импактной (1 км) — с 280 до 380 мкг/г. Увеличение содержания металлов помимо собственно продолжавшихся атмосферных выпадений, скорее всего, обусловлено их постепенным вымыванием из подстилки. Кислотность гумусового горизонта в период с 1989 по 1999 гг. не изменилась, а с 1999 по 2012 гг. на всех участках снизилась на 0.5—0.7 ед. pH и приблизилась к значениям, характерным для дерново-подзолистых почв Среднего Урала (4.6—5.0). Таким образом, сформировавшаяся к концу 1990-х гг. техногенная геохимическая аномалия за 25 лет не претерпела существенных изменений, а, наоборот, стала еще более выраженной. Это хорошо согласуется с представлениями о крайне медленной разгрузке загрязненных ландшафтов даже при полном прекращении выбросов из-за низкой подвижности металлов [12]; снижение же кислотности еще больше усиливает их иммобилизацию.

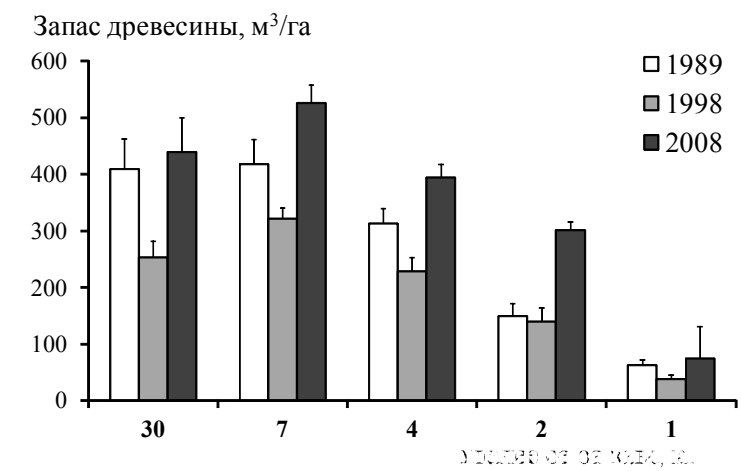


Рисунок 1. Динамика запаса древесины на разных участках градиента загрязнения. Планки погрешностей — стандартная ошибка, учетная единица — пробная площадь (n = 5)

В период 1989—1999 гг. густота древостоя и запас древесины уменьшились на 20—40 %, причем синхронно на всех участках (рис. 1), а доля сухостоя практически не изменилась. Это свидетельствует о наличии единого для всего района внешнего воздействия, никак не связанного с уменьшением загрязнения. В период 1998—2008 гг. густота древостоя и запас древесины увеличились, причем, как и ранее, синхронно на всех участках. Доля сухостоя также увеличилась во всех зонах, но не синхронно: наиболее существенно (до 80 %) — в импактной. Последнее свидетельствует о прогрессирующем разрушении древесного яруса, что согласуется с данными других работ [6—8].

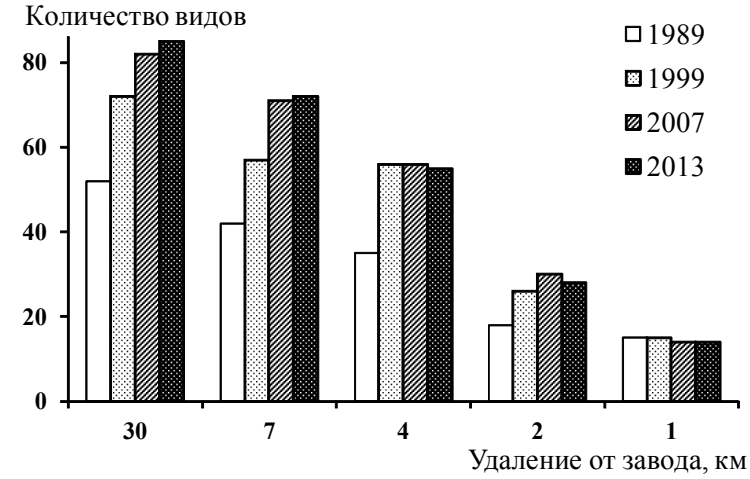


Рисунок 2. Динамика видового богатства (общее количество видов на удаление) на разных участках градиента загрязнения

Общим трендом в период 1989—1999 гг. для всех участков было увеличение видового разнообразия ТКЯ в микромасштабе (десятки сантиметров, среднее количество видов на площадку 0.25 м^2). На всех участках, за исключением наиболее близкого к заводу, наблюдалось увеличение разнообразия в мезомасштабе (десятки метров, среднее количество видов на пробную площадь 625 м^2) и макромасштабе (сотни метров, суммарное количество видов на удаление) (рис. 2) — в основном за счет видов нарушенных местообитаний (*Agrostis capillaris, Chrysosplenium*

alternifolium, Phegopteris connectilis и др.).

В период 1999—2007 гг. видовое разнообразие ТКЯ в микромасштабе во всех зонах осталось неизменным; в мезомасштабе — увеличилось только в 30 и 7 км от завода, но не столь сильно, как в предыдущий период, а на остальных участках стабилизировалось. Изменения в видовом составе в фоновой и буферной (7 км) зонах, как и ранее, были связаны с появлением видов нарушенных (*Galeopsis bifida, Tussilago farfara, Chamaenerion angustifolium* и др.) или луговых местообитаний (*Coccyganthe flos-cuculi, Succisa pratensis* и др.).

В период 2007—2013 гг. во всех зонах нагрузки разнообразие сообществ в макромасштабе практически не изменилось. Разнообразие в микро- и мезомасштабе снизилось в импактной (2 км) и буферной зонах, осталось неизменным в непосредственной близости от завода (1 км) и несколько увеличилось в фоновой зоне.

Изменения разнообразия в первый период можно было бы напрямую связать со снижением выбросов и рассматривать как свидетельство быстрого восстановления ТКЯ. Однако анализ динамики во все периоды не позволяет сделать такого заключения. Скорее всего, динамика ТКЯ вторична по отношению к изменениям древостоя, которые, в свою очередь, вызваны естественными причинами. Известно, что в середине первого периода (6 июня 1995 г.) в Свердловской обл. был зарегистрирован ураган, повлекший массовый вывал деревьев. Район наших исследований задело лишь его краем, что вызвало только снижение густоты древостоя. «Взрывное» увеличение разнообразия ТКЯ, характер изменений его состава и структуры в фоновой и буферной зонах (появление или увеличение обилия видов открытых и нарушенных местообитаний) полностью соответствуют хорошо документированному ходу демутационных процессов после ветровалов [13]. Из этого следуют два важных вывода: 1) естественные нарушения могут играть большую роль в динамике лесных сообществ в условиях загрязнения, чем собственно сокращение выбросов; 2) данные кратковременных наблюдений рискованно использовать как доказательство быстрого восстановления экосистем при снижении выбросов из-за возможного совпадения с действием естественных факторов, а для корректного заключения о причинах динамики необходимы долговременные исследования.

Отсутствие каких-либо положительных изменений в состоянии растительности на территории с высоким уровнем загрязнения в течение всех 25 лет наблюдений свидетельствует о том, что несмотря на снижение выбросов токсическая нагрузка в импактной зоне остается очень высокой, превышающей критический уровень для большинства видов. Это может рассматриваться как свидетельство справедливости инерционной гипотезы; механизмами стабильности могут быть: 1) медленное очищение почвы от металлов, 2) существование мощной лесной подстилки, препятствующей развитию растений, 3) истощение почвенного банка семян.

Работа выполнена при поддержке программы развития научных школ (НШ-2840.2014.4), правительства Свердловской обл. и РФФИ (проект № 13-04-96073), программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 12-П-4-1026).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Трубина М. Р., Воробейчик Е. Л.* Сильное промышленное загрязнение увеличивает β-разнообразие растительных сообществ // Докл. АН. 2012. 442. С. 139—141.
2. *Калабин Г. В.*, *Моисеенко Т. И.* Экодинамика техногенных провинций горнопромышленных производств: от деградации к восстановлению // Докл. АН. 2011. 437. С. 398—403.
3. *Черненькова Т. В., Кабиров Р. Р., Басова Е. В.* Восстановительные сукцессии северотаежных ельников при снижении аэротехногенной нагрузки // Лесоведение. 2011. № 6. С. 49—66.
4. *Черненькова Т. В., Бочкарев Ю. Н.* Динамика еловых насаждений Кольского Севера в условиях воздействия природно-антропогенных факторов среды // Журнал общ. биол. 2013. 74 (4). С. 283—303.
5. *Gunn J., Keller W., Negusanti J., et al.* Ecosystem recovery after emission reductions: Sudbury, Canada // Water, Air, Soil Pollut. 1995. 85. P. 1783—1788.
6. *Bates J. W., Bell J. N. B., Massara A. C.* Loss of *Lecanora conizaeoides* and other fluctuations of epiphytes on oak in S.E. England over 21 years with declining SO_2 concentrations // Atmosph. Environ. 2001. 35. P. 2557—2568.
7. *Vavrova E., Cudlin O., Vavricek D., Cudlin P.* Ground vegetation dynamics in mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) forests recovering after air pollution stress impact // Plant Ecol. 2009. 205. P. 305—321.
8. *Зверев В. Е.* Смертность и возобновление березы извилистой в зоне воздействия медно-никелевого комбината в период значительного сокращения выбросов: результаты 15-летнего мониторинга // Экология. 2009. 4. С. 271—277.
9. *Тарко А. М., Бакадыров А. В., Крючков В. В.* Моделирование действия атмосферных загрязнений на лесные экосистемы в регионе // Докл. АН. 1995. 341(4). С. 571—573.
10. *Черненькова Т. В., Кабиров Р. Р., Механикова Е. В.* и др. Демутация растительности после остановки медеплавильного комбината // Лесоведение. 2001. № 6. С. 31—37.
11. *Воробейчик Е. Л., Хантемирова Е. В.* Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимости доза-эффект // Экология. 1994. № 3. С. 31—43.

12. *Barcan V.* Leaching of nickel and copper from soil contaminated by metallurgical dust // Environ. Int. 2002. V. 28. № 1—2. P. 63—68.
13. *Скворцова Е. Б., Уланова Н. Г., Басевич В. Ф.* Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 192 с.

***

УДК 629.78; 630.52:587/588

ИННОВАЦИОННЫЙ МЕТОД ИНВЕНТАРИЗАЦИИ И МОНИТОРИНГА ЛЕСОВ НА ОСНОВЕ ДАННЫХ ЛАЗЕРНОЙ ЛОКАЦИИ, ЦИФРОВОЙ АЭРОФОТОСЪЕМКИ И СПУТНИКОВОГО ГЕОПОЗИЦИОНИРОВАНИЯ, РАЗРАБОТАННЫЙ В ИНСТИТУТЕ ЛЕСА ИМ. В. Н. СУКАЧЕВА СО РАН

И. М. ДАНИЛИН, С. К. ФАРБЕР, В. А. СОКОЛОВ, А. А. ОНУЧИН, А. С. ШИШИКИН

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Обсуждаются перспективы инновационного метода инвентаризации и мониторинга лесов на основе лазерной локации, цифровой аэрофотосъемки и спутникового геопозиционирования, разработанного в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.

В Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН разработан и совместно с ФГУП «Рослесинфорг», «Востсиблеспроект» в течение 2012—2013 гг. апробирован инновационный метод инвентаризации и мониторинга лесов в Красноярском крае на основе лазерной локации, цифровой аэрофотосъемки и спутникового геопозиционирования.

В продолжение и развитие ранее выполненных исследований [1—4, 7—9] основной целью данной работы явилось определение возможностей получения таксационных показателей лесных выделов и составление тематических лесных карт (планов лесонасаждений, окрашенных по породам) в производственных масштабах, а также практическая отработка и совершенствование технологии выполнения работ и автоматизированного определения таксационных показателей насаждений на основе данных лазерной локации и цифровой аэросъемки, адаптации программного обеспечения, позволяющего обрабатывать аэросъемочные данные и получать таксационные характеристики насаждений.

Опытные аэросъемочные работы выполнялись в летний (июнь — июль) период в течение 2012—2013 гг. с борта самолета АН-2 воздушным лазерным сканером RIEGL Q560 совместно с цифровым аэросъемочным комплексом IGI DigiCAM, включающим цифровую камеру Hasselblad H39\mp и фазовый GPS-приемник Novatel OEM 4/5. Аэросъемочные (дешифровочные) данные сопоставлялись с наземными инструментальными измерениями на таксационно-дешифровочных пробных площадях, заложенных в Емельяновском и Иланском лесничествах Красноярского края.

Дешифрирование цифровых аэрофотоснимков производилось в интерактивном режиме с использованием базовой программы ArcGis [5] и функции пространственного анализа Spatial Analist. На цифровых аэрофотоснимках и лазерных сканах выполнялось наложение и совмещение границ таксационно-дешифровочных пробных площадей с опознаванием и контролем на местности (рис. 1—4).

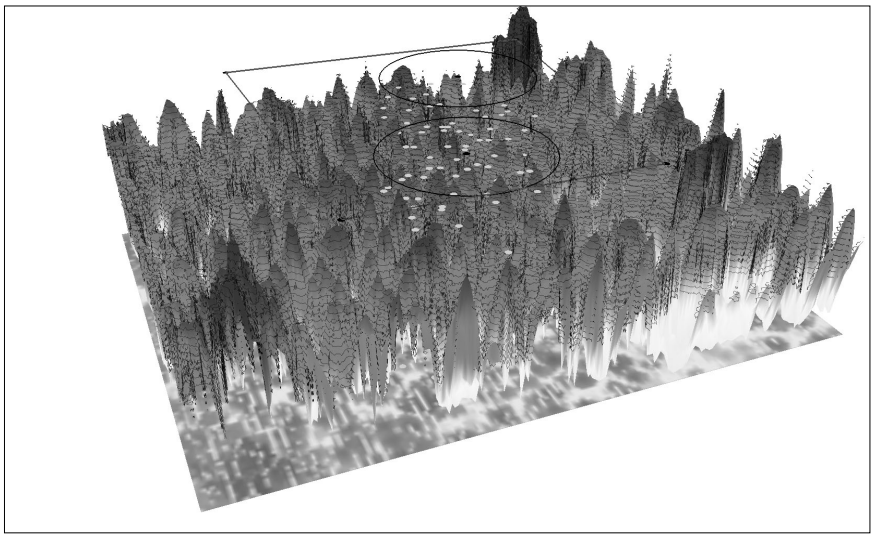


Рисунок 1. Трехмерное лазерно-локационное отображение древостоя с наложением границ таксационно-дешифровочной пробной площади и инвентаризационных кругов постоянного радиуса системы наземной таксации FieldMap

Были установлены взаимосвязи таксационно-дешифровочных признаков древостоев, по которым в автоматическом режиме актуализировались средние высоты, средние диаметры стволов, средние возрасты, полноты и запасы

составляющих древесных пород. При выполнении статистических расчетов использовался программный продукт StatSoft [6] (рис. 5).

Сопоставление результатов измерений характеризуется достаточно высокими индексами детерминации (R^2 = 0.8999—0.9195).

Наибольшая случайная ошибка определения верхней высоты древостоя по данным лазерной аэросъемки не превысила 7,8 %.

Случайная ошибка для всех случаев находится в пределах 59,4 см, или 2,1 %.

Составлены методические рекомендации по использованию воздушной лазерной локации и цифровой аэро- и космической фотосъемки для целей таксации и мониторинга лесов в лесном фонде Российской Федерации.

Рассчитаны примерные нормативы стоимости затрат на проведение работ по таксации леса с использованием метода лазерной локации и цифровой аэрофотосъемки (табл. 1).

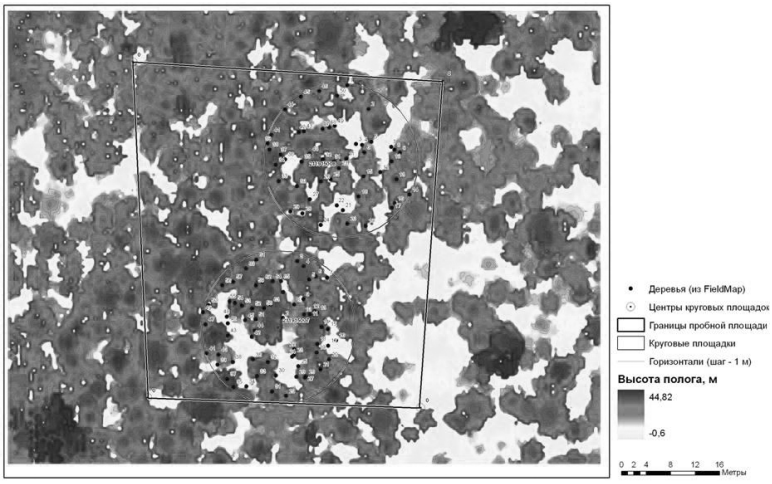


Рисунок 2. Плановое отображение площади проекции древесного полога по лазерно-локационным данным с наложением границ пробной площади и инвентаризационных кругов постоянного радиуса, совмещением вершин деревьев и индикаций изолиний распределения деревьев по высоте с данными наземной инвентаризации системой FieldMap

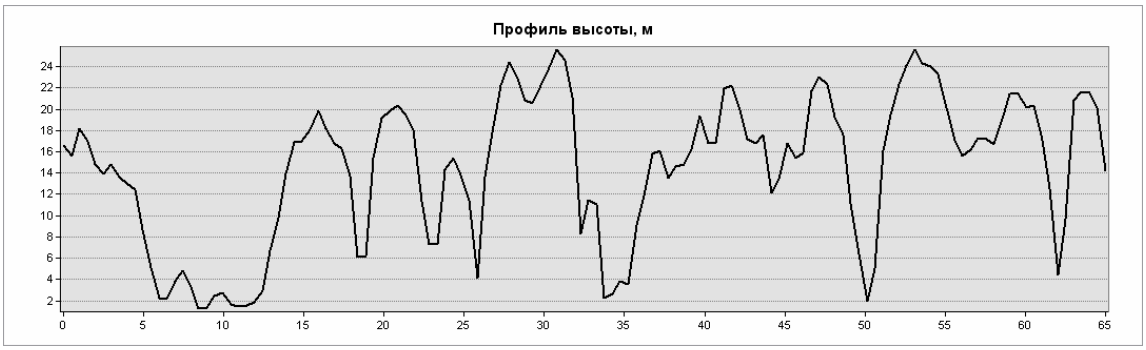


Рисунок 3. Диагональный лазерный профиль высоты древостоя на пробной площади № 3 в Емельяновском лесничестве

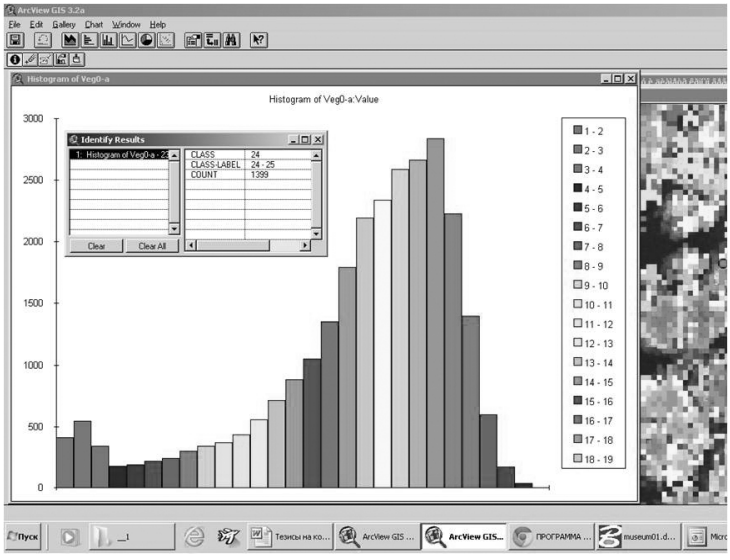


Рисунок 4. Гистограммма распределения деревьев по относительным высотам в пределах таксационного выдела в Емельяновском лесничестве

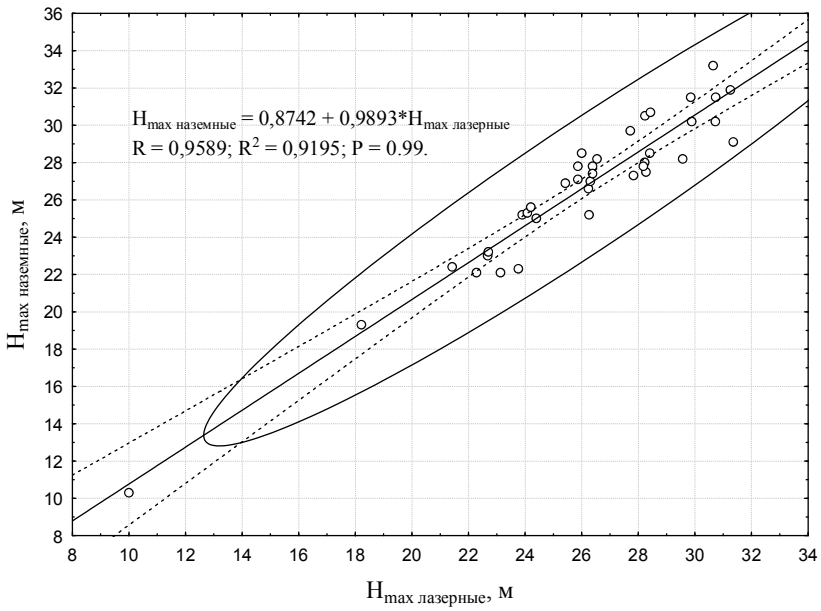


Рисунок 5. Зависимость между максимальными высотами древостоев, определенными инструментальным методом на пробных площадях и по лазерно-локационным данным

Таблица 1. Примерные нормативы рекомендуемых затрат для таксации леса по укрупненным показателям (на 1 млн га, I—III разряды таксации)*

Стоимость за 1 га, руб.

Способ таксации	Разряд таксации		
	1 разряд	2 разряд	3 разряд
1. Натурный (глазомерно-измерительный 1 класса точности)	285	194	121
2. Натурный (глазомерно-измерительный 2 класса точности)	227	142	84
3. Дистанционный (с использованием моделей хода роста)	128	88	64
4. Методом лазерной и цифровой аэро- и космической фотосъемки	120	80	60

* Нормативы затрат рассчитывались на основании технологических схем выполнения таксационных работ, приведенных в лесоустроительной инструкции на примере типичных (условных) объектов с использованием действующих в лесоустройстве норм выработки по элементам работ.
Нормативы не учитывают районные коэффициенты и северные надбавки.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Данилин И. М., Медведев Е. М.* Технология мониторинга и инвентаризации лесных ресурсов на основе лазерной локации, цифровой аэрофотосъемки и спутникового геопозиционирования // Научный журнал СФУ. Сер. техника и технологии. 2011. 4 (3). С. 326—336.
2. *Данилин И. М., Фаворская М. Н.* Описание программных модулей использования данных лазерной локации и цифровой аэрофотосъемки лесных территорий // Иссл. Земли из космоса. 2013. 2. С. 1—12.
3. *Медведев Е. М., Данилин И. М., Мельников С. Р.* Лазерная локация земли и леса: Уч. пособ. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Геокосмос; Красноярск: ИЛ СО РАН, 2007. 229 с.
4. *Сухих В. И.* Аэрокосмические методы в лесном хозяйстве и ландшафтном строительстве: Учебн. для вузов. Йошкар-Ола: Изд-во МарГТУ, 2005. 392 с.
5. *ArcGis*. 2014. http://www.esri.com/software/arcgis.
6. *StatSoft.* Statistica 8.0. 2014. http://www.statsoft.com/#.
7. *Straub C., Dees M., Weinacker H., Koch B.* Using airborne laser scanner data and CIR orthophotos to estimate the stem volume of forest stands // Photogrammetrie, Fernerkundung, Geoinformation. 2009. 3: 277—287.
8. *Suvanto A., Maltamo M.* Using mixed estimation for combining airborne laser scanning data in two different forest areas // Silva Fennica. 2010. 44 (1): 91—107.
9. *Wulder M., Han T., White C., Sweda T., Tsuzuki H.* Integrating profiling LiDAR with Landsat data for regional boreal forest canopy attribute estimation and change characterization // Remote Sensing of Environment. 2007. 110: 123—137.

***

УДК 581.9 (571)

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОДЛЕСОЧНОЙ ФЛОРЫ ВЕРХНЕГО ПРИАНГАРЬЯ

А. Т. ДЕЛОВЕРОВ, О. П. ВИНЬКОВСКАЯ

Иркутская государственная сельскохозяйственная академия, Иркутск, Россия

АННОТАЦИЯ

Анализируется биоморфологическая структура подлесочной флоры Верхнего Приангарья, которая, по нашим данным, насчитывает 77 видов и один подвид из 34 родов, 16 семейств, 2 классов, 2 отделов; четыре вида включены в Красную книгу Иркутской области (*Menispermum dauricum* DC., *Cotoneaster lucidus* Schlecht., *Daphne mezereum* L., *Viburnum opulus* L.). Подлесок имеет сложную (многоярусную) структуру. Наибольшим участием и систематическим разнообразием отличаются биоморфы дерево / кустарник и кустарник III величины.

В условиях усиления антропогенного пресса на лесные экосистемы, имеющие большое хозяйственное и экологическое значение, необходимо знать пределы их адаптации к изменяющимся условиям. Использование ресурсов леса в хозяйственной деятельности необходимо осуществлять с условием сохранения биологического разнообразия. Подлесок, не являющийся основным формирующим компонентом лесного фитоценоза, обладает высокой экологической и хозяйственной значимостью. Он способствует формированию стволов деревьев первого яруса и очищению их от сучьев, защищает почву от задернения, непосредственно участвует в образовании леса, оказывая влияние на его развитие, формирование микроклимата и почвы, имеет важные водоохранные, почвозащитные, санитарно-гигиенические, оздоровительные функции. Многие подлесочные растения являются ценными пищевыми, лекарственными, кормовыми, медоносными и техническими видами. Состав подлеска определяют кормовые и защитные свойства лесных местообитаний и соответственно фаунистический комплекс лесных экосистем.

К подлесочным видам традиционно относят полукустарники, кустарники, лианы и деревья нелесообразующих пород.

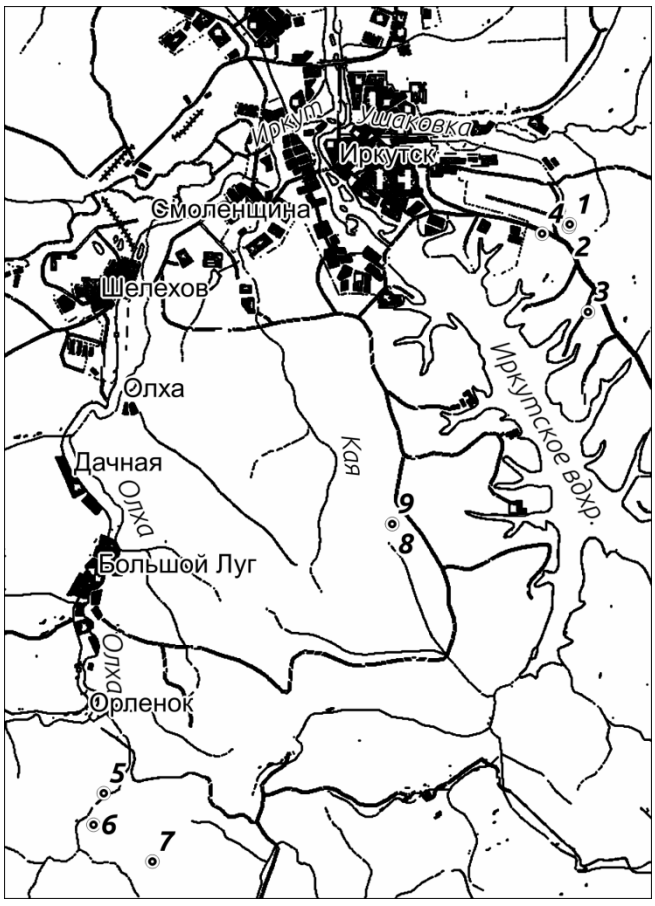


Рисунок 1. Расположение пробных площадок № 1—9 (указано цифрами)

Актуальность исследований подлесочной флоры Верхнего Приангарья определяется лесоводственной, хозяйственной, экологической значимостью подлеска и уникальностью территории. Индикаторная функция подлеска важна для целей экологического мониторинга, поскольку позволяет выявить нежелательные изменения и тенденции раньше, чем они приведут к необратимому воздействию на древостой и на всю экосистему леса.

Подлесочные виды до настоящего времени исследовались как неотъемлемый компонент флоры Верхнего Приангарья и специально не изучались, поэтому данных о составе и структуре этого компонента растительного биоразнообразия региона нет. Лесной комплекс видов Байкальской Сибири анализировался достаточно детально Л. И. Малышевым и Г. А. Пешковой в монографии «Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье)» [8], однако он рассматривался в целом, без выделения подлесочной флоры. Биоморфологический же анализ в упомянутой работе не проводился.

Цель — выявление биоморфологической структуры подлесочной флоры на территории Верхнего Приангарья.

Район исследования относится к Байкальскому региону, который является

уникальным природным объектом и в то же время характеризуется высокой степенью антропогенной нагрузки и эксплуатации лесов [1].

Материалами для работы послужили полевые сборы 2013 г. Использовался метод пробных площадок. Расположение пробных площадок указано на карте-схеме цифрами от 1 до 9 (рис. 1). Обработаны гербарные сборы лаборатории лесного дела ИрГСХА. Учтены материалы других исследователей, отраженные в Конспекте флоры Иркутской области [6]. Номенклатура и систематическая принадлежность видов приведена в соответствии с Конспектом флоры Иркутской области [6].

Методологической основой исследования являются общепринятые направления и подходы современной геоботаники и флористики, подробно изложенные в работах А. П. Шенникова [13], В. И. Василевича [3], Б. М. Миркина и Л. Г. Наумовой [9] и многих других. Для анализа биоморфологической структуры подлесочной флоры Верхнего Приангарья мы использовали системы К. Раункиера [14] и И. Г. Серебрякова [10, 11], причем последнюю — с некоторыми изменениями и дополнениями. Введена дополнительная биоморфа *дерево / кустарник*, поскольку особи одного вида могут иметь форму как дерева, так и кустарника. Это зависит от условий произрастания и очень характерно, по нашим наблюдениям, для подлесочных видов. Так, например, биоморфу *дерево* растения принимают при семенном возобновлении, а биоморфу *кустарник* — при вегетативном размножении либо если у растения, развившегося из семени, произошло повреждение главного осевого побега, например, в результате объедания животными.

Поскольку подлесок часто сложен несколькими ярусами, биоморфа *кустарник* разделена на 4 величины по Соколову и Связевой [12]: *кустарник I величины* (высотой более 3 м), *кустарник II величины* (от 2 до 3 м), *кустарник III величины* (от 1 до 2 м) и *кустарник IV величины* (от 0,5 до 1 м). Отмечены также биоморфы *лиана* и *дерево-стланец*.

Подлесочная флора Верхнего Приангарья, по нашим данным, насчитывает 77 видов и один подвид, относящиеся к 34 родам, 16 семействам, 2 классам, 2 отделам; из них 4 вида включены в Красную книгу Иркутской области (*Menispermum dauricum* DC., *Cotoneaster lucidus* Schlecht., *Daphne mezereum* L., *Viburnum opulus* L.) [7]. Невысокое значение подлесочных видов в сложении флоры Верхнего Приангарья связано со вторичной по отношению к степям ролью лесов в формировании растительного покрова рассматриваемой территории. Анализ систематического состава и список видов подлесочной флоры опубликован ранее [4]. Семейственный и родовой спектры характеризуют подлесочную флору как бореальную и аллохтонную.

В связи с тем, что подлесочная флора сложена только древесными и полудревесными растениями, разнообразие биоморф в этом компоненте растительного покрова весьма невелико. По системе Раункиера к хамефитам следует отнести 8 видов растений (в том числе полукустарниковую лиану *Menispermum dauricum* DC), остальные 70 видов являются фанерофитами (в том числе древовидная лиана *Atragene speciosa* Weinm.). Спектр биоморф по системе И. Г. Серебрякова (табл. 1) включает 9 групп из 2 типов.

Таблица 1. Спектр биоморф подлесочной флоры Верхнего Приангарья с указанием рангов

	Биоморфа	**Ранг**	**Количество видов**	**Доля, %**
I	*Древесные:*		70	89,7
1)	дерево / кустарник	I	26	33,3
2)	дерево-стланец	VII—IX	1	1,3
3)	кустарник I величины	IV—V	7	9,0
4)	кустарник II величины	VI	6	7,7
5)	кустарник III величины	II	21	26,9
6)	кустарник IV величины	III	8	10,2
7)	древовидная лиана	VII—IX	1	1,3
II	*Полудревесные:*		8	10,3
8)	полукустарник	IV—V	7	9,0
9)	полукустарниковая лиана	VII—IX	1	1,3
	Всего:		**78**	**100,0**

Подавляющее большинство (70 видов) относятся к древесным жизненным формам, 8 видов — полудревесные, в том числе интересная для Восточной Сибири полукустарниковая лиана луносемянник даурский (*Menispermum dauricum* DC.), являющаяся реликтом неморальной (плиоценовой) флоры [5].

Преобладающими среди древесных биоморф являются *дерево / кустарник* и *кустарник III величины*, получившие I и II ранги соответственно. Биоморфа *дерево / кустарник* представлена, в первую очередь, видами семейств *Salicaceae* (род *Salix*) и *Rosaceae* (виды родов *Crataegus, Malus, Padus, Sorbus*), которые наиболее многочисленны в подлесочной флоре. В биоморфе *кустарник III величины* помимо этих двух семейств доминирует также семейство *Grossulariaceae* (род *Ribes*). Биоморфа *кустарник IV величины* сложена, в первую очередь, видами семейства *Ericaceae* (роды *Chamaedaphne, Ledum,*

Rhododendron, Vaccinium). В биоморфе *полукустарник* превалируют виды родов *Rubus* (*Rosaceae*), которые характерны для лесных сообществ, и *Artemisia* (*Asteraceae*), представляющие лесостепную флору. Другие биоморфы более разнообразны в систематическом отношении, в них не выделяются превалирующие семейства.

Биоморфа *дерево-стланец* включает только один вид — можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.), который в западной части своего ареала имеет форму дерева [2], но в условиях Верхнего Приангарья преимущественно принимает стланиковую форму.

Анализ биоморфологического состава флоры позволил нам создать визуальную схему вертикальной структуры подлеска (рис. 2).

Подлесок потенциально может иметь 6 ярусов и занимать в вертикальной структуре лесного фитоценоза высоты от 0,5 до 10 м. Первый ярус представлен одной биоморфой *дерево / кустарник,* наиболее богат видами (33,3 %) и сложен, например, *Salix caprea* L., *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Padus avium* Mill., *Crataegus sanguinea* Pall. Второй ярус, в который входит 9 % видов (например, *Sambucus sibirica* Nakai, *Salix microstachya* Turcz. ex Trautv., *S. rhamnifolia* Pallas., *Betula fruticosa* Pallas.), включает одну биоморфу *кустарник I величины*. Биоморфы *кустарник II величины* и *древовидная лиана* формируют третий ярус (10 % видов, например, *Salix kochiana* Trautv., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Atragene speciosa* Weinm.). В четвертый ярус входят виды, имеющие биоморфу *кустарник III величины*: *Rosa acicularis* Lindl., *Rhododendron dauricum* L. и др. (всего 26,9 % от общего числа видов). Пятый ярус представлен двумя биоморфами и двумя видами: *дерево-стланец* (*Juniperus communis* L.) и *полукустарниковая лиана* (*Menispermum dauricum* DC.). Шестой ярус формируют биоморфы *кустарник IV величины* и *полукустарник*, к которым относится 19,2 % видов, например, *Rubus matsumuranus* H. Levl. et Vaniot, *Ledum palustre* L., *Rhododendron parvifolium* Adams.

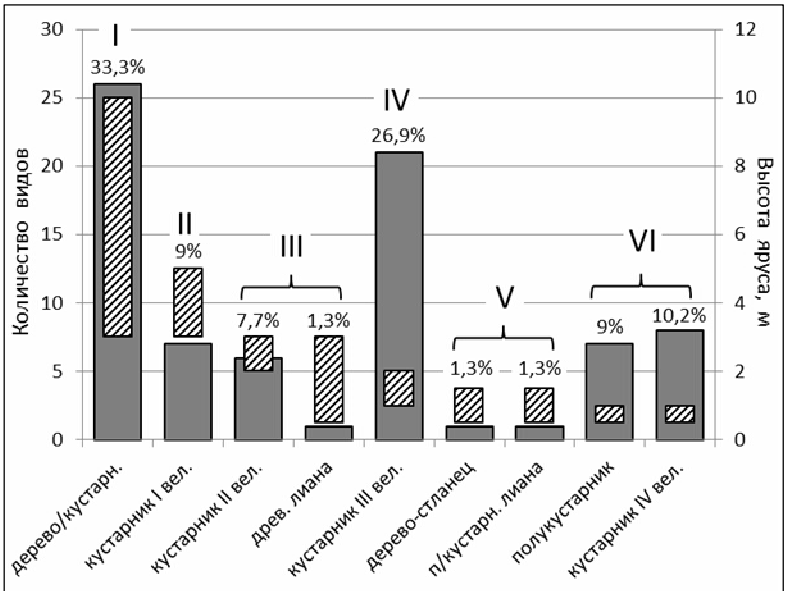


Рисунок 2. Вертикальная структура подлеска. Серым цветом обозначено количество видов, штриховкой — положение биоморфы в вертикальной структуре подлеска, римскими цифрами — ярусы. Также указана процентная доля каждой из биоморф

Вышеприведенная схема демонстрирует лишь систематический и биоморфологический потенциал подлесочной флоры. Ее реализация и видовой состав каждого яруса подлесочного компонента лесного фитоценоза будут определяться конкретными условиями местообитаний и биологическими и экологическими свойствами видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Атлас.* Иркутская область: экологические условия развития. М.—Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2004. 90 с.
2. *Булыгин Н. Е.* Дендрология: Учеб. пособие для вузов. М.: Агропромиздат, 1985. 280 с.
3. *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
4. *Деловеров А. Т., Виньковская О. П.* Систематический анализ подлесочной флоры Верхнего Приангарья // Вестник ИрГСХА. 2014. Вып. 60. Февраль. С. 43—51.
5. *Зарубин А. М.* Луносемянник даурский // Красная книга Иркутской области / редколлегия: О. Ю. Гайкова и др. Иркутск: ООО Изд-во «Время странствий», 2010. С. 210.
6. *Конспект* флоры Иркутской области (сосудистые растения) / В. В. Чепинога и др.; под ред. Л. И. Малышева. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2008. 327 с.
7. *Красная* книга Иркутской области / редколлегия: О. Ю. Гайкова и др. Иркутск: ООО Изд-во «Время странствий», 2010. 480 с.
8. *Малышев Л. И., Пешкова Г. А.* Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 265 с.
9. *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
10. *Серебряков И. Г.* Жизненные формы растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.—Л.: Наука, 1964. Т. 3. С.

146—208.
11. *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
12. *Соколов С. Я., Связева О. А.* География древесных растений СССР. Л., 1965. 264 с.
13. *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 446 с.
14. *Raunkiaer C.* The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. P. 2—104.

***

УДК 630* 234

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЕЛИ В ЮЖНОТАЕЖНЫХ БЕРЕЗНЯКАХ РУССКОЙ РАВНИНЫ

А. А. ДЕРЮГИН, М. В. РУБЦОВ

Институт лесоведения РАН, Успенское, Россия

АННОТАЦИЯ
По данным стационарных исследований рассмотрены особенности восстановления популяции ели под пологом южнотаежных березняков Русской равнины. По стадиям возрастного развития березняков анализируется распределение особей ели по периоду их возобновления после заселения вырубок березой.

Известно, что в результате интенсивных промышленных рубок в таежных лесах на значительной территории произошла смена хвойных древостоев на мелколиственные, в которых преобладают березняки. Под пологом таких древостоев имеется подрост ели, который может использоваться для восстановления ельников. Возобновлению ели в мелколиственных древостоях посвящено много работ. Вместе с тем изучение совместной динамики производных лиственных древостоев и восстанавливающейся в них популяции ели остается актуальной задачей.

Процесс восстановления ели изучали в березняках кисличных и черничных [1], спонтанно сформировавшихся после сплошной рубки ельников. Под пологом березняков в достаточном количестве имеется еловый подрост или сформировался второй ярус из ели. В таких насаждениях в 1993—2000 гг. было заложено 13 постоянных пробных площадей (ПП). Критерий подбора березняков разного возраста — типологическая однородность насаждений. Березняки характеризуются высокими полнотой (0.7—1.0) и производительностью (I — Ia классы бонитета). В составе первого яруса доминирует (84—100 %) береза повислая (*Betula pendula* Roth.). Долевое участие осины (*Populus tremula* L.) не превышает 16 %. Ель (*Picea abies* L.) в составе первого яруса встречается единично в березняках возрастом более 90 лет. Возраст березняков на ПП изменялся от 37 до 105 лет. В подросте — ель.

На пробных площадях проведены картирование и сплошной перечет деревьев с определением их морфометрических параметров и возраста, принадлежности к ярусу древостоя. Ко второму ярусу относили деревья, имеющие высоту 6.1—22.0 м, к подросту — деревья, имеющие высоту 0.1—6.0 м. Деревья высотой более 22 м отнесены к первому ярусу древостоя.

У всех елей в подросте возраст определяли по числу мутовок с поправкой, значение которой устанавливалось одновременным подсчетом годичных колец и мутовок на 150 срубленных модельных деревьях различных возраста и высоты. Возраст елей в первом и втором ярусах определяли подсчетом годичных слоев на кернах, взятых у 640 учетных деревьев, а возраст березы и осины — на пнях срубленных деревьев.

Через 10 лет (2003—2010 гг.) на всех пробных площадях был проведен повторный мониторинг с выполнением всего комплекса работ, который был предусмотрен специально разработанной методикой закладки ПП.

Анализ восстановления популяции ели проводили по стадиям возрастного развития березняков. Их устанавливали с учетом закономерностей возрастных изменений густоты и роста деревьев первого яруса березы. Были выделены три стадии возрастного развития березняков в изучаемом возрастном интервале: интенсивного изреживания и роста (возраст березы $А_Б$ = 11—50 лет), снижения темпов изреживания и роста ($А_Б$ = 51—80 лет), слабого изреживания и роста ($А_Б$ = 81—120 лет) [2]. В соответствии с этим пробные площади по возрасту березняков были распределены на 3 группы: последнее десятилетие стадии интенсивного изреживания и роста ($А_Б$ = 41—50 лет), последнее десятилетие стадии снижения темпов изреживания и роста ($А_Б$ = 71—80), второе десятилетие ($А_Б$ = 91—100 лет) стадии слабого изреживания и роста березняков. Эти группы обозначены соответственно следующими символами: $Б_{50}$, $Б_{80}$ и $Б_{100}$.

В качестве показателя, характеризующего особенности восстановления еловой популяции, принят период ее возобновления (ПВ). Величина этого периода соответствует разнице между средним возрастом березняка и возрастом особи ели в год проведения мониторинга на пробных площадях. По значениям ПВ

деревья объединяли в 10-летние группы (1—10, 11—20 лет и т. д.). Анализ периода возобновления растущих деревьев выполнялся по стадиям возрастного развития березняков.

В еловой популяции можно выделить две генерации ели: предварительную и последующую. Первая представлена елью, случайно сохранившейся после рубки ельников, вторая — елью, возобновившейся под пологом березняков.

При сплошной рубке ельников подрост не сохранялся. Поэтому доля деревьев ели предварительной генерации в популяции незначительна и на ПП изменяется от 0.9 до 7.8 % , а густота — от 0.02 до 0.27 тыс. экз. га$^{-1}$. Роль этих деревьев в формировании морфоструктуры еловой популяции несущественна. Детерминирующее значение в восстановлении еловой популяции принадлежит последующей генерации ели. На ее долю приходится более 92 % всей численности деревьев ели. В связи с этим ниже рассматривается восстановление популяции, образованной елью последующей генерации.

Восстановление ели под пологом березняков может происходить по двум сценариям, обусловленным ранним или поздним возобновлением ели. При первом популяция формируется главным образом особями, возобновившимися в первые 20—30 лет после заселения вырубки березой, при втором — особями, возобновившимися в более поздние сроки. Последнее обусловлено в основном удаленностью семеносящих деревьев ели от березняков. В изучаемых березняках преобладало раннее возобновление ели. Только на трех ПП в 70—80-летних березняках ($Б_{80}$) отмечено запаздывание возобновления ели. Это явилось основанием для выделения четырех групп березняков с учетом стадий возрастного их развития и периода последующего возобновления ели. Название и аббревиатура этих групп приведены в табл. 1. Каждая группа включала 3—4 ПП.

Таблица 1. Распределение растущих деревьев ели по периодам возобновления в стадиях возрастного развития березняков

Ярус древостоя	Численность ели, тыс. экз. га$^{-1}$											Средние:	
	итого	в том числе по периодам возобновления, лет											
		1—10	11—20	21—30	31—40	41—50	51—60	61—70	71—80	81—90	91—100	А, лет	Н, м
$Б_{50}Е_{РВ}$ — березняки в последнем десятилетии стадии интенсивного изреживания и роста (41—50 лет), раннее возобновление ели													
2	0.18	0.14	0.04	-	-	-	-	-	-	-	-	41	7.3
Подрост	3.20	0.59	1.14	0.67	0.65	0.15	-	-	-	-	-	25	2.0
Итого	3.38	0.73	1.18	0.67	0.65	0.15	-	-	-	-	-	26	2.2
$Б_{80}Е_{РВ}$ — березняки в последнем десятилетии стадии снижения темпов изреживания и роста (71—80 лет), раннее возобновление ели													
2	1.42	1.04	0.34	0.04	-	-	-	-	-	-	-	68	9.3
Подрост	0.77	0.41	0.19	0.06	0.04	0.02	0.02	0.03	-	-	-	58	3.3
Итого	2.19	1.45	0.53	0.1	0.04	0.02	0.02	0.03	-	-	-	64	7.7
$Б_{80}Е_{ПВ}$ — березняки в последнем десятилетии стадии снижения темпов изреживания и роста (71—80 лет), позднее возобновление ели													
2	0.96	0.21	0.19	0.34	0.22	-	-	-	-	-	-	53	9.4
Подрост	2.43	-	0.07	0.49	1.06	0.39	0.38	0.04	-	-	-	35	2.4
Итого	3.39	0.21	0.26	0.83	1.28	0.39	0.38	0.04	-	-	-	40	4.4
$Б_{100}Е_{РВ}$ — березняки во втором 10-летии стадии слабого изреживания и роста (91—100 лет), раннее возобновление ели													
1	0.04	0.01	0.02	0.01	-	-	-	-	-	-	-	88	24
2	0.77	0.49	0.15	0.11	0.01	0.01	-	-	-	-	-	81	13.8
Подрост	1.23	-	-	0.02	0.02	0.02	0.02	0.08	0.26	0.6	0.21	17	0.5
Итого	2.04	0.5	0.17	0.14	0.03	0.03	0.02	0.08	0.26	0.6	0.21	40	5.4

Рассмотрим особенности восстановления еловой популяции при раннем возобновлении ели. Интенсивное изреживание березняков до 50 лет способствует возобновлению ели. Численность ее максимальная в конце этой стадии ($Б_{50}Е_{РВ}$). Ель, появившаяся в первые 50 лет после заселения вырубки березой, образует первую генерацию в популяции. В ней преобладает (57 %) ель с ПВ 1—20 лет (рис. 1, $Б_{50}Е_{РВ}$).

В 50—80-летних березняках в подпологовой популяции ели активизируется дифференциация деревьев, которая сопровождается отпадом ели (в основном в подросте) и формированием второго яруса

в древостое. За 30-летний период ($Б_{50}$— $Б_{80}$) численность деревьев в популяции ели сокращается на 35 % (табл. 1). В ней значительно преобладает (80 %) ель с ПВ 1 — 20 лет (рис. 1). В 70—80-летних березняках ($Б_{80}Е_{РВ}$) завершается формирование второго яруса ели. Густота его достигает максимального значения, деревья второго яруса преобладают (65 %) в еловой популяции. Во втором ярусе генеративные деревья представлены незначительно (около 10 %), семеношение их слабое и периодическое [3]. В 50—80-летних березняках формирование морфоструктуры популяции ели определяют особи, появившиеся в стадии интенсивного изреживания древостоя березы (до 50 лет). В этот 30-летний период пополнение популяции ели незначительное (2.5 %). Основная причина тому — затенение всходов и молодого подроста кронами елей, появившихся в период интенсивного изреживания березняков.

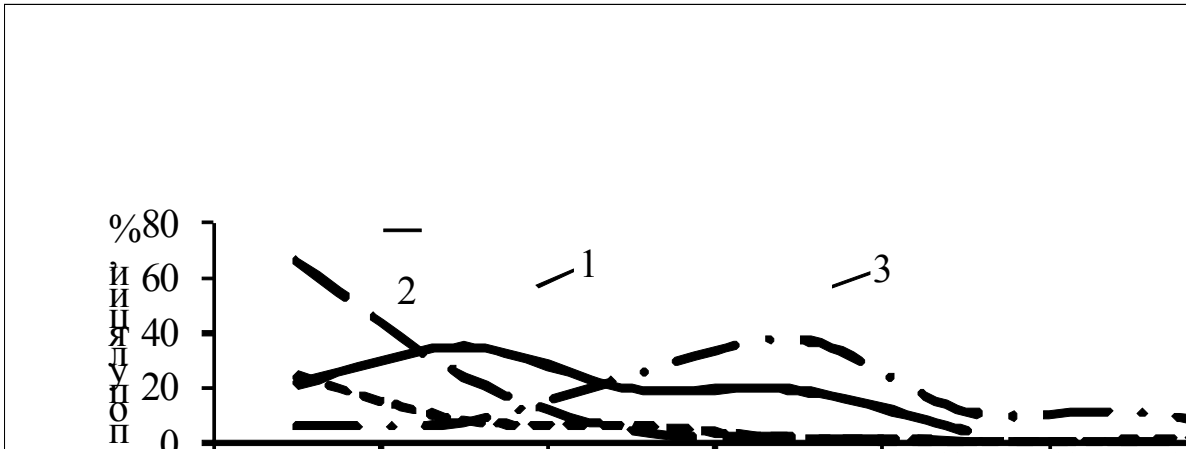


Рисунок 1. Распределение деревьев ели по периодам возобновления в березняках: $Б_{50}Е_{РВ}$ (1), $Б_{80}Е_{РВ}$ (2), $Б_{80}Е_{ПВ}$ (3), $Б_{100}Е_{РВ}$ (4)

В березняках старше 80 лет морфоструктура популяции ели существенно изменяется. За 20-летний период ($Б_{80}$—$Б_{100}$) небольшое количество деревьев ели (около 40 экз. га$^{-1}$) «выходит» в первый ярус древостоя березы, в составе которого ель представлена незначительно (2 %). Интенсивно изреживается второй ярус ели, густота его за 20 лет уменьшается в 1.8 раза (табл. 1). В нем значительно преобладает (83 %) ель с ПВ 1—20 лет. Во втором ярусе ели представленность семеносящих деревьев увеличивается до 25 % [3]. Однако под пологом березняков семеношение ели остается слабым и периодическим. Вместе с тем изреживание второго яруса ели и семеношение в нем деревьев способствуют появлению второй генерации ели в 80—100-летних березняках. В них по сравнению с $Б_{80}Е_{РВ}$ густота подроста увеличивается в 1.6 раза. В подросте значительно (65 %) представлена ель с ПВ 80—100 лет. Ель в подросте сильно ослаблена, что предопределяет гибель значительной части ее в ближайшей перспективе. Отмеченные особенности формирования еловой популяции отражает распределение деревьев ели по ПВ (рис. 1, $Б_{100}Е_{РВ}$). В его левой части преобладает ель первой генерации с ПВ 1—20 лет (во втором ярусе древостоя), а в правой — ель второй генерации с ПВ 81—100 лет (в подросте).

При позднем возобновлении ели ($Б_{80}Е_{ПВ}$) формирование ее популяции имеет следующие особенности (по сравнению с $Б_{80}Е_{РВ}$). Возобновление ели запаздывает на 20—25 лет. В популяции преобладает (74 %) ель с ПВ 21—50 лет (рис. 1, $Б_{80}Е_{ПВ}$), в основном в подросте. Формирование второго яруса ели не завершается в 70—80-летних березняках, как это происходит при раннем возобновлении ели.

Таким образом, восстановление еловой популяции под пологом березняков существенно определяется первой генерацией ели, появляющейся в период естественного изреживания древостоев березы до 50 лет. При раннем возобновлении ели формирование второго яруса завершается в 70—80-летних березняках. Изреживание второго яруса и семеношение деревьев в нем способствуют появлению второй генерации ели. Деревья в ней сильно ослаблены. При позднем возобновлении ели, если, конечно, оно идет успешно, формирование в березняках второго яруса ели задерживается примерно на 20 лет.

Постепенная смена генераций ели — необходимое условие для сохранения устойчивости еловой популяции.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Орлов А. Я.* Почвенно-экологические основы лесоводства в южной тайге. М.: Наука, 1991. 104 с.
2. *Рубцов М. В., Дерюгин А. А.* Динамика возрастной структуры популяции ели под пологом южнотаежных березняков Русской равнины // Хвойные бореальной зоны. 2013. Т. XXXI. № 1—2. С. 9—14.

3. *Рыбакова Н. А., Рубцов М. В.* Семеношение ели под пологом южнотаежных березняков // Вестник МГУЛ — Лесной вестник. 2014. № 1 (100). С. 73—79.

***

УДК 582.477:630(235.222)

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА СИБИРСКОГО В КОРЕННЫХ ЛЕСАХ ГОРНО-ЛЕДНИКОВОГО БАССЕЙНА АКТРУ (СЕВЕРО-ЧУЙСКИЙ ХРЕБЕТ, ЦЕНТРАЛЬНЫЙ АЛТАЙ)

М. Н. ДИРКС, Е. Е. ТИМОШОК

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия

АННОТАЦИЯ

Исследована онтогенетическая структура ценопопуляций можжевельника сибирского в коренных лесах верховьев р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай, 2150—2350 м н. у. м.). Все ценопопуляции имеют неполночленный онтогенетический спектр, большинство из них являются стареющими и нормальными. Самоподдержание ценопопуляций осуществляется только семенным путем. Их устойчивое существование обеспечивается за счет значительной продолжительности жизни особей.

Среди лесов Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) наибольший научный интерес представляют уникальные коренные кедровые и лиственнично-кедровые леса, сохранившиеся здесь после последнего периода похолодания в XIV—XIX вв. (малый ледниковый период), не пройденные пожарами и не подвергавшиеся антропогенным воздействиям.

Верховья долины р. Актру с 1999 г. являются модельным полигоном ИМКЭС СО РАН. Высокогорные леса здесь являются объектом мониторинговых эколого-биологических исследований динамики границы леса, необходимых для выявления региональных особенностей изменения климата и экосистем [2]. К настоящему времени изучена флора высокогорных лесов [10], структура и динамика древостоев, онтогенетическая структура ценопопуляций кедра и лиственницы в высокогорных лесах верховьев р. Актру [1, 6, 9]. Ценопопуляционные исследования видов кустарникового яруса в этих лесах не проводились.

Целью настоящего исследования было изучение онтогенетической структуры ценопопуляций (ЦП) можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd., сем. Cupressaceae) в коренных кедровых и лиственнично-кедровых лесах и редколесьях верховий р. Актру.

Исследования проводились в 2013 г. в верховьях долины р. Актру на северном макросклоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай, 2150—2350 м н. у. м.).

М. сибирский — стелющийся аэроксильный вечнозеленый густоветвистый кустарник с евразийским ареалом. Двудомное растение. В горах Южной Сибири растет в верхней части горно-лесного пояса и в горных тундрах у верхней границы леса [5]. В верховьях долины р. Актру в верхней части горно-лесного пояса м. сибирский довольно часто встречается и доминирует в составе кустарникового яруса кедровых, лиственнично-кедровых и лиственничных лесов и редколесий [8].

Были исследованы четыре ЦП м. сибирского.

ЦП 1. Баданово-зеленомошное кедровое редколесье (ПП 2, 10К) на участке между береговой мореной ледника Малый Актру и конечной мореной исторической стадии ледника Большой Актру. Участок имеет северную экспозицию, крутизну 3—5° и абсолютную высоту 2350 м. Сомкнутость крон — 0,3. Довольно сомкнутый кустарниковый ярус сложен березкой круглолистной (30 %), можжевельником сибирским (1—2 %), ивой Сапожникова (1—2 %), жимолостью алтайской (1 %) и др. В травяно-кустарничковом ярусе наибольшую роль играют бадан толстолистный (10 %), брусника (5—7 %), осока сабинская (3—4 %), овсяница алтайская (1 %) и др. В моховом ярусе преобладают зеленые мхи (7—10 %, *Pleurozium schreberi, Aulacomnium palustre)*.

ЦП 2. Бруснично-баданово-зеленомошное лиственнично-кедровое редколесье (ПП 10, 7К3Лц) на западно-северо-западном склоне (правый борт) верховий долины р. Актру крутизной 15—20° на высоте 2150 м н. у. м. Сомкнутость крон — 0,3. Среди кустарников преобладают жимолость алтайская (3—5 %) и можжевельник сибирский (2—3 %). Травяно-кустарничковый ярус формируют брусника (5 %), бадан толстолистный (4—5 %), шикша (3—4 %) и др. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают зеленые мхи (10—15 %, *Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Politrichum juniperinum)*, реже встречаются лишайники (5 %, *Cladonia stellaris)*.

ЦП 3. Зеленомошно-осоковый кедровый лес (ПП 11, 10К) на восточно-юго-восточном склоне (левый борт) верховий долины р. Актру крутизной 15—20° на абсолютной высоте 2350 м. Сомкнутость крон — 0,3—0,4. В сомкнутом кустарниковом ярусе (общее проективное покрытие 60—65 %),

доминирует можжевельник сибирский (45—50 %). Значительно меньшее проективное покрытие отмечено для жимолости алтайской, кизильника одноцветкового, таволги дубравколистной и др. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают осока Кирилова (5—7 %), бадан толстолистный (3—5 %), брусника (2—3 %), мятлик сибирский (2—3 %), овсяница алтайская (2—3 %) и др. Моховой покров очень разрежен и представлен в основном *Hylocomium splendens* и *Rhytidium rugosum.*

ЦП 4. Баданово-зеленомошно-лишайниковый лиственнично-кедровый лес (ПП 8, 9К1Л) на западно-северо-западном склоне (правый борт) верховий долины р. Актру крутизной 15—20° на высоте 2150 м н. у. м. Сомкнутость крон — 0,3—0,4. В кустарниковом ярусе (общее проективное покрытие 7—10 %) преобладают жимолость алтайская (3—5 %) и можжевельник сибирский (2—3 %), с незначительным обилием представлены смородина пахучая, смородина колосистая, таволга альпийская и др. В травяно-кустарничковом ярусе (общее проективное покрытие 30—35 %) преобладают бадан толстолистный (10—15 %), брусника (7—10 %), с проективным покрытием 1—2 % встречаются шикша, овсяница алтайская, вейник лапландский, мятлик сибирский и др. Мохово-лишайниковый покров сформирован кустистыми лишайниками (30—35 %, *Cladonia stellaris, Cladonia rangiferina)* и зелеными мхами (25—30 %, *Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Rhitidium rugosum)*.

При исследовании онтогенетической структуры ЦП м. сибирского применялись классические методы [3, 7, 11, 13]. Оценка типов онтогенетических спектров ЦП была проведена по классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой [9] и классификации «дельта-омега» Л. А. Животовского [3].

Наибольшая плотность особей (2057 ос./га) м. сибирского отмечена в ЦП 3, что обусловлено более благоприятными экспозиционными условиями ее местоположения. Наименьшей плотностью особей (720 ос./га) характеризуется ЦП 1, расположенная наиболее близко к ледникам на северном склоне долины. Пространственное распределение особей в лесах неравномерное. Наибольшая их плотность отмечена в окнах древостоя, по окраинам фрагментов лесов на контакте с курумниками. Наименьшая плотность выявлена на участках под кронами деревьев кедра, во влажных понижениях мезорельефа с лишайниково-зеленомошным напочвенным покровом, где особи характеризуются наименьшей жизненностью и являются в основном стерильными.

Все исследованные ЦП м. сибирского имеют неполночленный онтогенетический спектр (рис. 1),

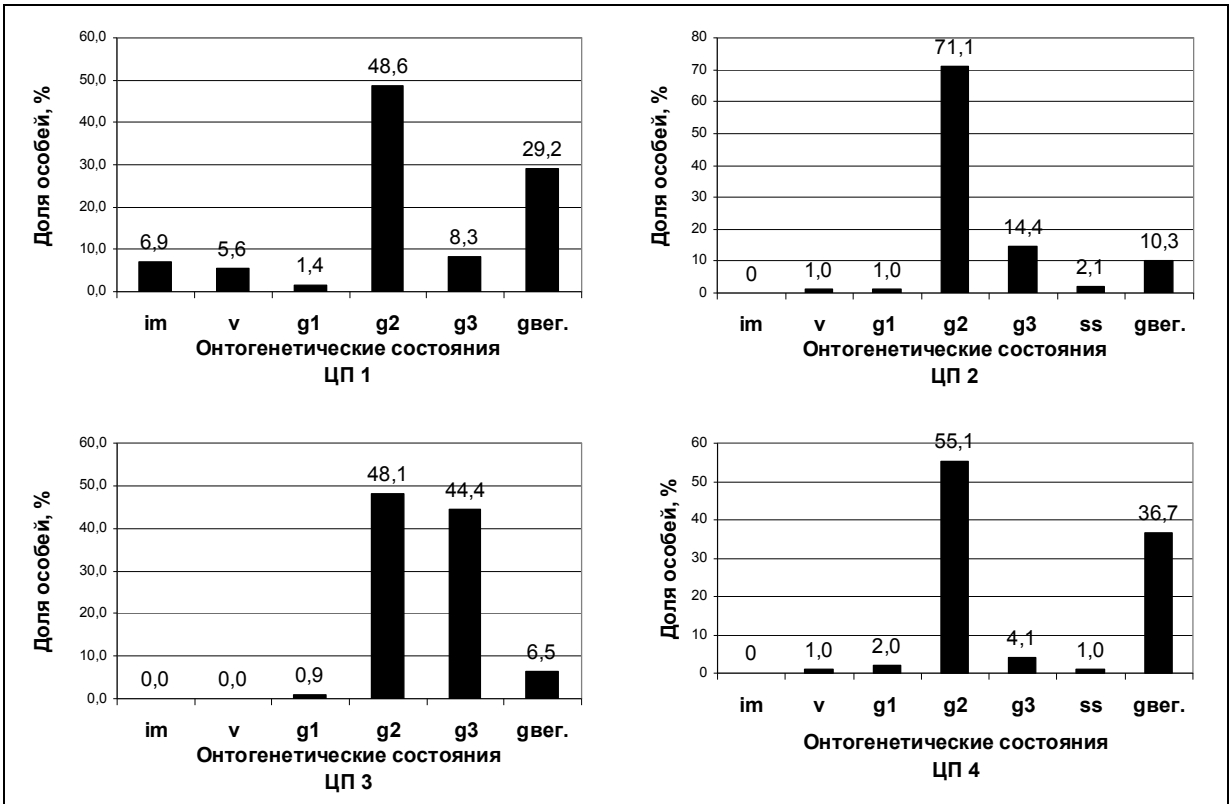


Рисунок 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций можжевельника сибирского. Онтогенетические состояния: im — имматурное, v — виргинильное, g_1 — молодое генеративное, g_2 — средневозрастное генеративное, g_3 — старое генеративное, $g_{вег.}$ — взрослое вегетирующее состояние

что связано с отсутствием во всех ЦП проростков, ювенильных и сенильных особей, в ЦП 2, 3, 4 — имматурных особей, в ЦП 3 — виргинильных, в ЦП 1 и 3 — субсенильных особей. Отсутствие наиболее

молодых особей обусловлено трудностью прорастания семян и выживания проростков среди плотного лишайниково-зеленомошного и травяного покрова, значительного слоя опада кедра и лиственницы, под пологом кустарников, а также, вероятно, из-за невысокой урожайности особей в лесах и низкой всхожести их семян. Во всех ЦП преобладают особи генеративного онтогенетического периода с максимумом на средневозрастных генеративных особях, для которого характерна значительная продолжительность. По классификациям типов онтогенетических спектров ЦП 2, 3 и 4 являются стареющими и нормальными, ЦП 1 — зрелой и нормальной, что характеризует последнюю как наиболее благополучную на данном этапе развития лесных сообществ. Самоподдержание ЦП осуществляется только семенным путем. Их устойчивое существование обеспечивается за счет значительной продолжительности жизни особей.

Работа выполнена в рамках программы фундаментальных исследований СО РАН (проект VIII.77.1.3) и при финансовой поддержке гранта РФФИ № 13-05-00762.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бочаров А. Ю.* Структура и динамика высокогорных лесов Северо-Чуйского хребта (Горный Алтай) в условиях изменения климата // Вестник Томского государственного университета. 2011. № 352. С. 203—206.
2. *Воробьев В. Н., Нарожный Ю. К., Тимошок Е. Е.* и др. Эколого-биологические исследования в верховьях р. Актру в Горном Алтае // Вестник Томского государственного университета. 2001. № 274. С. 58—62.
3. *Диагнозы* и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: Метод. разработки для студентов биологических специальностей / А. А. Чистякова, Л. Б. Заугольнова, И. В. Полтивкина и др. М., 1989. 105 с.
4. *Животовский Л. А.* Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3—7.
5. *Коропачинский И. Ю.* Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1989. 384 с.
6. *Николаева С. А.* Онтогенетическая структура ценопопуляций кедра и лиственницы в верхней части лесного пояса горно-ледникового бассейна Актру (Центральный Алтай) // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: Матер. междунар. науч.-практ. конф. Горно-Алтайск. 2013. С. 279—282.
7. *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Геоботаника. Сер. 3. Вып. 6. 1950. С. 7—204.
8. *Тимошок Е. Е.* Растительность горноледникового бассейна Актру // Гляциология Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 2001. Вып. 5 (20). С. 74—85.
9. *Тимошок Е. Е., Николаева С. А., Скороходов С. Н., Савчук Д. Н., Бочаров А. Ю.* Биологические особенности возрастных состояний генеративного периода *Pinus sibirica* (Pinaceae) в лесах Центрального Алтая // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45. Вып. 1. С. 3—12.
10. *Тимошок Е. Е., Скороходов С. Н., Тимошок Е. Н.* Флора высокогорных лесов верховий р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2010. № 4. С. 351—371.
11. *Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—33.
12. *Уранов А. А., Смирнова О. В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 119—134.
13. *Ценопопуляции* растений. М.: Наука, 1988. 184 с.

***

УДК 630.43 (571.54)

ЛЕСОВОДСТВЕННО-ТАКСАЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОСНЯКОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ВОСТОЧНОГО ПРИБАЙКАЛЬЯ

Р. С. ДОМБРОВСКИЙ, А. Г. ЛУЗГАНОВ

Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
В работе рассматривается лесоводственно-таксационная характеристика сосновых лесов особоохраняемых природных территорий центральной части Восточного Прибайкалья. Проанализированы факторы, влияющие на характер возрастной структуры и текущий периодический прирост.

Центральная часть Восточного Прибайкалья в основном представлена сосновыми насаждениями разной продуктивности [1]. Значительная часть этих сосняков расположена в особоохраняемых природных территориях федерального значения (ФГБУ «Заповедное Подлеморье» — Забайкальский

национальный парк и Баргузинский биосферный заповедник) (рис. 1). Следовательно, данные насаждения, не тронутые хозяйственной деятельностью человека, представляют особый интерес для науки.

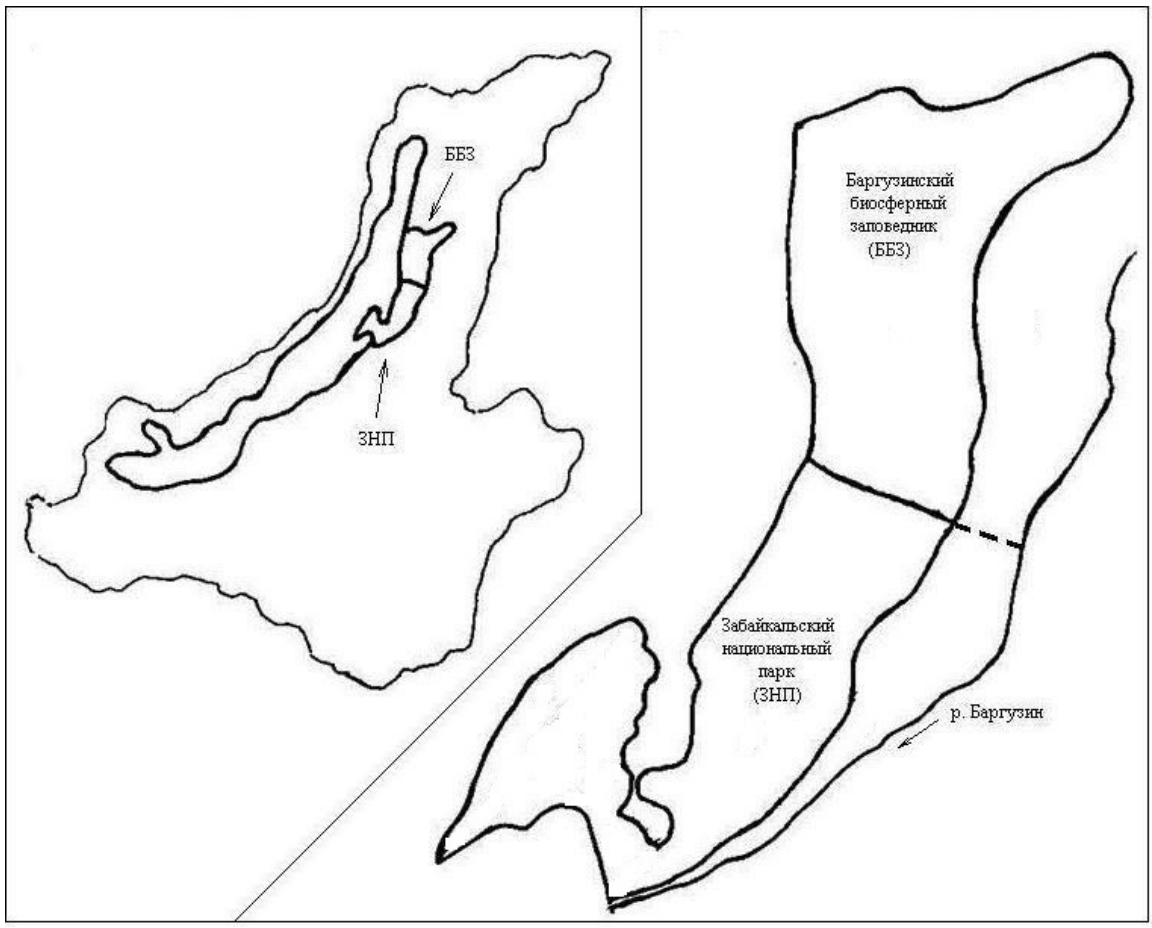


Рисунок 1. Схема расположения территории ФГБУ «Заповедное Подлеморье» в бассейне оз. Байкал

Данная территория относится к Среднебайкальскому восточному климатическому району и характеризуется континентальным климатом, формирование которого происходит под воздействием водных масс Байкала, сглаживающих резкие сезонные и суточные колебания метеоэлементов в прибрежных районах.

В период с 2009 по 2011 годы в разных функциональных зонах Забайкальского национального парка были заложены 16 пробных площадей в наиболее представленных и близких друг к другу типах леса, брусничном и рододендроновом. Одной из главных задач исследований явилось изучение возрастной структуры сосняков с целью установить принадлежность их к одновозрастным или разновозрастным древостоям, так как это один из показателей их устойчивости к неблагоприятным факторам.

Характер возрастной структуры устанавливали следующим образом. По материалам перечета древостоя на пробных площадях находили средний диаметр. Затем ступени толщины, по которым осуществлялся перечет, переводили в так называемые естественные ступени толщины, для чего каждую ступень толщины делили на средний диаметр. После этого по рекомендации Н. П. Анучина (1982) строили огиву количества деревьев по ступеням толщины. Далее восстанавливали перпендикуляры от естественных ступеней толщины до линии огивы и находили число деревьев в естественной ступени.

Исследованные нами древостои более чем в 90 % случаев разновозрастные (рис. 2 а, 2 б, 2 в).

Распределение числа деревьев по естественным ступеням толщины на каждой пробной площади сравнивали с рядами распределения числа стволов по естественным ступеням толщины в сосновых древостоях Сибири различных типов возрастной структуры и среднего возраста, составленными П. М. Верхуновым (1974).

Осредненные ряды распределения деревьев показаны на рис. 3.

На представленном рисунке видно, что распределение деревьев в зоне хозяйственной деятельности ближе к симметричному относительно среднего диаметра, а в зонах рекреационного

использования и обслуживания посетителей ярко выражена многочисленность деревьев в тонкомерной части.

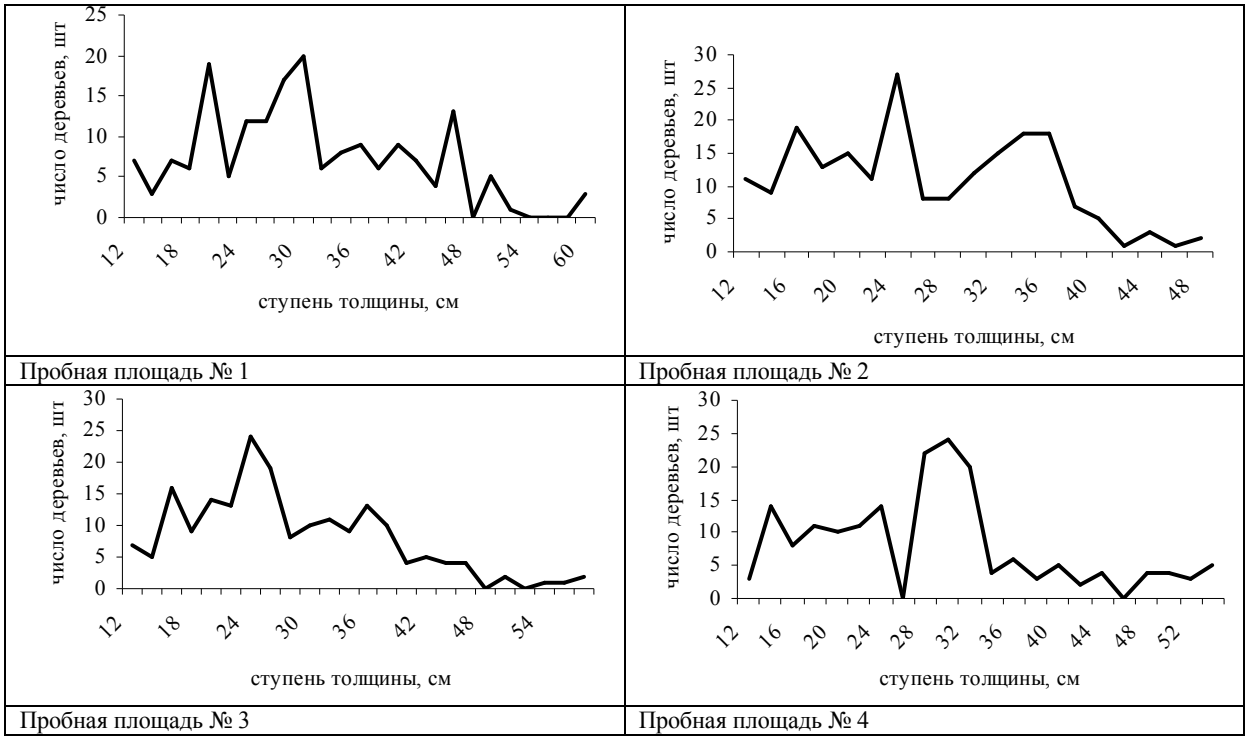


Рисунок 2 а. Распределение числа деревьев по ступеням толщины на пробных площадях в зоне хозяйственной деятельности

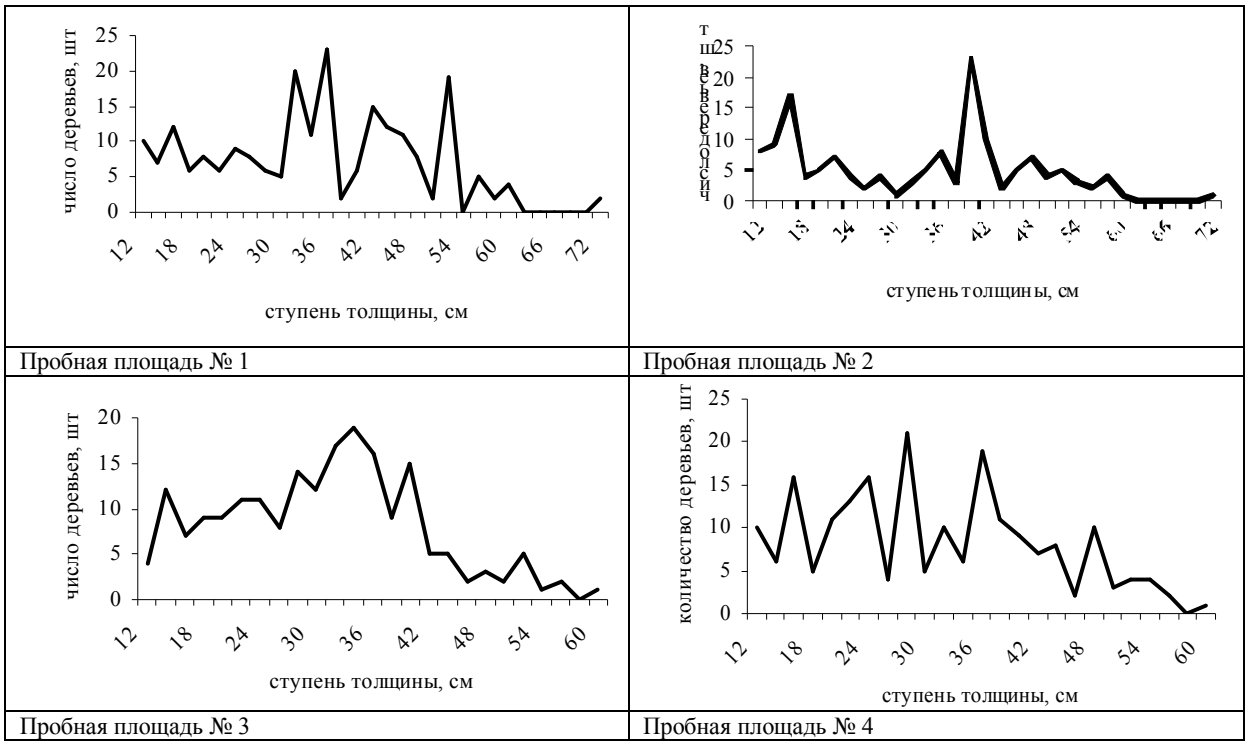


Рисунок 2 б. Распределение числа деревьев по ступеням толщины на пробных площадях в зоне обслуживания посетителей

Особенности возрастной структуры древостоев в перечисленных функциональных зонах (рис. 3), по-видимому, связаны со своеобразием пожарной обстановки (табл. 1).

Так, в зоне хозяйственной деятельности горимость низкая, площадь одного пожара — менее 1 га. Регулирование численности крупномерных, средних и тонкомерных деревьев велось в основном

выборочными рубками, проводимыми местным населением в небольшом количестве. Крупномер шел на дрова, средние по размерам деревья — на строительство, тонкомер — на другие хозяйственные нужды.

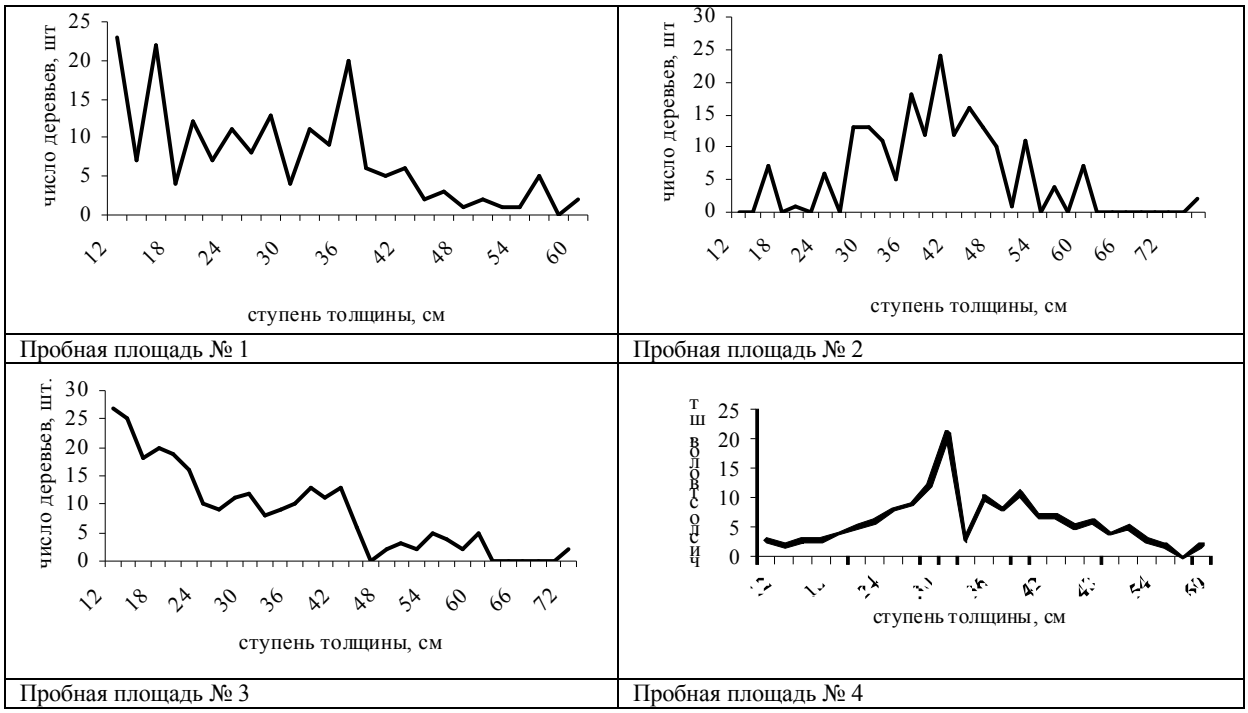


Рисунок 2 в. Распределение числа деревьев по ступеням толщины на пробных площадях в зоне рекреационного использования

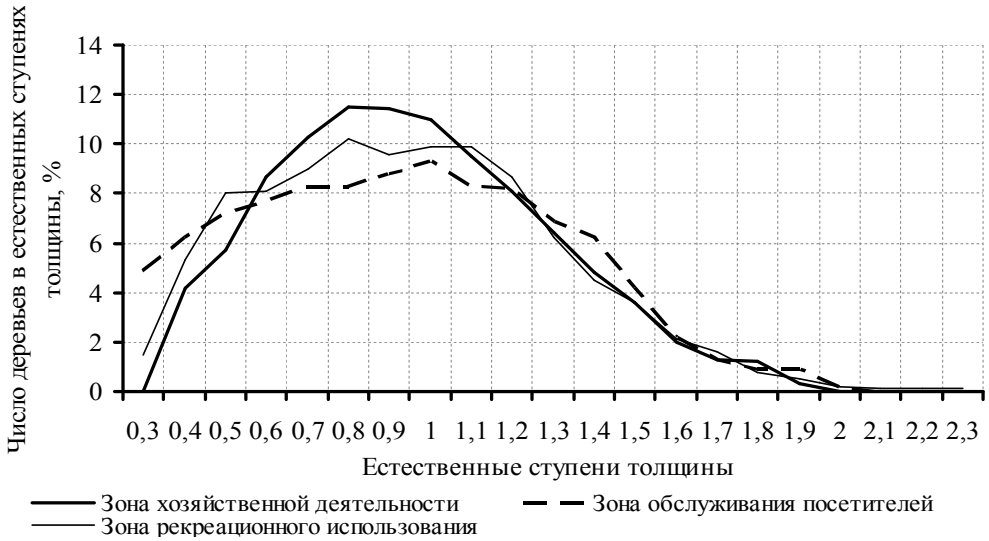


Рисунок 3. Осредненное распределение числа деревьев по естественным ступеням толщины в разных функциональных зонах парка

Отличие распределения деревьев по естественным ступеням толщины в зоне хозяйственной деятельности от распределения в разновозрастных сосняках, по П. М. Верхунову (1974), связано в основном с вырубкой деревьев.

В зонах рекреационного использования и обслуживания посетителей, которые отличаются высокой и повышенной горимостью со средними площадями одного пожара 53,9 га и 20,9 га соответственно (табл. 1), влияние пожаров приводит к появлению новых поколений, которые пополняют тонкомерную часть древостоя. В рекреационной зоне небольшое количество тонкомерных деревьев в начальных естественных ступенях, возможно, связано с сокращением горимости в этой зоне после образования национального парка. В зоне обслуживания посетителей, где, наоборот, наблюдается рост горимости с увеличением количества посетителей, численность деревьев тонкомерной части древостоя наивысшая.

В качестве модельных на пробных площадях подбирали деревья из центральных ступеней толщины, близкие к деревьям со средним диаметром (табл. 2).

Таблица 1. Показатели горимости лесов национального парка по функциональным зонам за последние 25 лет в связи с посещаемостью

Наименование функциональной зоны	Площадь функциональной зоны		Количество пожаров, шт.	Площадь пожаров, га		Оценка горимости		Распределение посетителей, %
	га	%		всех	одного	по шкале Мокеева	по шкале Софронова	
Рекреационного использования	106 658	39,9	53	2857	53,9	0,107 высокая	107,2 высокая	30
Особоохраняемая	26 295	9,8	11	53	4,8	0,008 низкая	8,1 низкая	менее 1
Заповедная	90 717	34,0	14	951	67,9	0,042 средняя	41,9 повышенная	0
Хозяйственной деятельности	6165	2,3	3	2	0,7	0,001 низкая	1,3 низкая	19
Познавательного туризма	30 177	11,3	8	201	25,1	0,027 средняя	26,6 умеренная	10
Обслуживания посетителей	7165	2,7	7	146	20,9	0,082 средняя	81,5 повышенная	40
Всего по парку	267 177	100	96	4210	43,9	0,063 средняя	63,0 повышенная	100

Таблица 2. Лесоводственно-таксационные показатели модельных деревьев

Наименование функциональной зоны	Средний возраст, лет	Средний диаметр, см	Группы среднего возраста, лет	Тип возрастной структуры древостоев
Зона рекреационного использования	95	31	81—120	разновозрастный
	160	33	121—160	разновозрастный
	155	32	121—160	условно-разновозрастный
	165	36	161—200	разновозрастный
Зона хозяйственной деятельности	120	28	81—120	разновозрастный
	150	32	121—160	разновозрастный
	130 *(260)**	30	121—160	разновозрастный
Зона обслуживания посетителей	185	37	161—200	разновозрастный
	165 *(295)**	41	161—200	одновозрастный
	110	30	81—120	разновозрастный
Особоохраняемая зона	95	32	81—120	разновозрастный
	170	39	161—200	разновозрастный

* Деревья, попавшие в отобранные модельные из числа старших поколений.

Пределы возрастных групп деревьев в разновозрастных древостоях Прибайкалья установлены А. В. Побединским (1965) с интервалом в 40 лет: 1—40; 41—80 и т. д. до 200 и более.

Согласно исследованиям А. В. Побединского, побережью Байкала свойственны разновозрастные древостои со сравнительно равномерным распределением по площади деревьев разного возраста. В таких древостоях отсутствует ярко выраженная ярусность. Деревья разных возрастных групп (перестойные, спелые, приспевающие) образуют одну высотную группу, а другие возрастные поколения обеспечивают постепенный переход от подроста к первому ярусу. В этих лесах пожары бывают обычно реже и менее интенсивны, чем в сухих сосняках Южного Забайкалья с группово-разновозрастной структурой древостоев.

Все пробные площади заложены в сравнительно равномерно разновозрастных сосняках, за исключением одной — в одновозрастном насаждении, и имеют близкие лесоводственно-таксационные показатели древостоев (табл. 3).

Одной из задач, поставленных при взятии кернов с модельных деревьев на пробных площадях из числа средних, являлось определение объемных приростов у этих деревьев с целью дальнейшего получения представления о динамике объемных приростов разновозрастных древостоев на пробных площадях.

Однако количество средних модельных деревьев (по три, реже по четыре на одну пробную площадь), относящихся, как правило, к какой-то одной возрастной группе, не позволяет судить о приросте конкретного разновозрастного древостоя.

Таблица 3. Изменения лесоводственно-таксационных показателей сосновых насаждений по материалам лесоустройства 1991 и результатам пробных площадей 2009—2010 гг.

Наименование функциональной зоны	№ пробной площади	Лесоводственно-таксационные показатели на разные годы															
		состав древостоя		средний возраст, лет		средний диаметр, см		средняя высота, м		полнота		запас, м³/га		густота, шт./га		бонитет	
		1991	2010	1991	2010	1991	2010	1991	2010	1991	2010	1991	2010	1991	2010	1991	2010
Обслуживания посетителей	1	8С2Лц	9С1Лц	220	165 и 295*	28,0	40,7	23	23	1,0	1,059	370	388	537	266	3	3
	2	8С1Лц1Б	7С2Лц1Б	220	110	24,0	29,9	21	21	0,8	0,88	260	292	557	403	4	3
	3	7С2К1Лц	8С2К + Лц	220	185	36,0	37,2	22	22	0,6	0,74	230	257	210	219	4	4
	4	7С2К1Лц	7С2К1Лц	200	160	32,0	36,0	24	24	0,7	0,67	290	263	254	222	3	3
Среднее по зоне		**8С1Лц1К ед.Б**	**8С1Лц1К ед.Б**	**215**	**155**	**30,0**	**36,0**	**22,5**	**22,5**	**0,78**	**0,84**	**288**	**300**	**390**	**278**	**3,5**	**3,25**
Хозяйственной деятельности	1	10С + Лц	9С1ЛЦ	200	150	26,0	31,9	23	23	0,7	0,7	280	256	431	313	3	3
	2	7С3С	10С + ЛЦ	200	120	26,0	27,4	22	22	0,7	0,75	230	261	403	410	4	3
	3	10С + ЛЦ	10С + ЛЦ	200	130 и 260*	28,0	30,3	23	23	1,0	0,87	370	320	537	397	3	3
	4	10С	9С1лЦ	200	160	26,0	30,5	22	22	1,0	0,93	350	325	613	413	4	4
Среднее по зоне		**9С1С ед.Лц**	**9С1Лц**	**200**	**140**	**26,5**	**30,0**	**22,5**	**22,5**	**0,85**	**0,81**	**308**	**290**	**496**	**383**	**3,5**	**3,25**
Рекреационного использования	1	10С	10С	200	155	26,0	32,3	23	23	0,9	0,9	330	331	556	361	3	3
	2	9С1Лц	7С3Лц	210	165	26,0	36,5	23	23	0,6	0,63	220	232	370	198	3	3
	3	9С1Лц	10С	210	160	28,0	32,7	24	24	1,0	1,01	380	397	531	407	3	3
	4	8С2Лц + Б	6С2Лц2Б	210	100	30,0	31,0	24	24	0,9	0,96	350	379	426	432	3	2
Среднее по зоне		**9С1Лц ед.Б**	**8С1Лц1Б**	**208**	**141**	**27,5**	**33,1**	**23,5**	**23,5**	**0,85**	**0,88**	**320**	**335**	**471**	**350**	**3**	**2,75**

* При осреднении не учитывались.

Для этого потребовалось бы по тридцать и более моделей на один разновозрастный древостой (Антанайтис, Загреев, 1969; Верхунов, 1979; Антанайтис, Загреев, 1981).

Пятьдесят модельных деревьев из разных возрастных групп (табл. 4), взятые на 16 пробных площадях, дают возможность в какой-то степени изучить динамику объемных приростов у деревьев основных возрастных групп.

Таблица 4. Представленность числа модельных деревьев разных возрастных групп на пробных площадях

Возрастные группы деревьев, лет	Представленность	
	модельных деревьев, шт.	№ квартала — выдела в функциональной зоне
1—40	10	№ 437-1 в зоне рекреационного использования
итого	10	
41—80	1	№ 439-17 в зоне рекреационного использования
	1	№ 417-15 в зоне рекреационного использования
	1	№ 429-16 в зоне хозяйственной деятельности
итого	3	
81—120	3	№ 417-7 в зоне рекреационного использования
	3	№ 429-21 в зоне хозяйственной деятельности
	3	№ 499-17 в зоне обслуживания посетителей
	3	№ 172-11 в особоохраняемой зоне
итого	12	
121—160	3	429-7 в зоне хозяйственной деятельности
	3	429-9 в зоне хозяйственной деятельности
	3	428-5 в зоне рекреационного использования
	3	424-11 в зоне рекреационного использования
итого	12	
161—200	3	172-12 в особоохраняемой зоне
	3	219-6 в зоне обслуживания посетителей
	3	459-11 в зоне рекреационного использования
	2	460-17 в зоне обслуживания посетителей
итого	11	
201 и старше	1	460-17 в зоне обслуживания посетителей
	1	429-9 в зоне хозяйственной деятельности
итого	2	
Всего	50	

Из табл. 4 видно, что основные возрастные группы деревьев в изучаемых взрослых разновозрастных древостоях представлены 11—12 моделями, и лишь в группе старше 200 лет имеется 2 модели.

Расчет текущих периодических приростов по десятилетиям у модельных деревьев проводился следующим образом. По измерениям ширины годичных колец рассчитаны диаметры ствола каждого модельного дерева в 2010, 2000, 1990 и т. д. годах. По величине диаметров найдены площади сечения ствола на эти годы. При нахождении высоты модельных деревьев на те же годы использовали графическое изображение бонитировочной шкалы М. М. Орлова, приведенное С. В. Беловым (1983) в учебном пособии «Лесоводство». За исходную высоту модельного дерева брали его высоту в 2010 году. По найденным высотам определяли с помощью табл. 15 в справочнике для таксатора (1966) видовую высоту. Перемножая площадь сечения ствола на видовую высоту, получали объем ствола модельного дерева на 2010, 2000, 1990 и т. д. годы. Прирост модельного дерева по объему за 10 лет, например, с 2000 по 2010 гг., или текущий периодический прирост рассчитывали, вычитая объем дерева на 2000 год из объема его в 2010 году (табл. 5 и рис. 4).

На рис. 4 у деревьев разных возрастных групп прослеживается закономерное увеличение объемных приростов с течением времени при некоторой синхронности колебаний приростов. Так, увеличение объемных приростов отмечено в 90-е и 20-е годы, падение — в 50-е и первое десятилетие двадцатого столетия у деревьев всех возрастных групп. Однако у деревьев старшей возрастной группы интенсивность увеличения объемных приростов в целом меньше, чем у младшей возрастной группы. Это связано с тем, что в нашем опыте модельные деревья, взятые из числа средних на пробной площади, представлены наиболее рослыми экземплярами младших возрастных групп и отстающими — старших.

Нарастание объемных приростов у деревьев всех возрастных групп до перестойного возраста — основа постоянной высокой продуктивности и биологической устойчивости во времени разновозрастных насаждений сосны в центральной части Восточного Прибайкалья.

Таблица 5. Средние объемные приросты модельных деревьев основных возрастных групп по десятилетиям

№ пробной площади	Средние объемные приросты по десятилетиям, м³																											Возрастная группа, лет
	2001—2010	***1991—2000***	***1981—1990***	***1971—1980***	***1961—1970***	***1951—1960***	***1941—1950***	***1931—1940***	***1921—1930***	***1911—1920***	***1901—1910***	***1891—1900***	***1881—1890***	***1871—1880***	***1861—1870***	***1851—1860***	***1841—1850***	***1831—1840***	***1821—1830***	***1811—1820***	***1801—1810***	***1791—1800***	***1781—1790***	***1771—1780***	***1761—1770***	***1751—1760***	***1741—1750***	
1	0,161	0,198	0,159	0,136	0,118	0,093	0,070	0,050	0,024	0,009																		**81—120**
2	0,173	0,218	0,192	0,157	0,113	0,038	0,017	0,010	0,012	0,001																		
3	0,181	0,199	0,182	0,162	0,109	0,100	0,087	0,047	0,009	0,003																		
4	0,214	0,212	0,167	0,113	0,085	0,054	0,026																					
Среднее	**0,182**	**0,207**	**0,175**	**0,142**	**0,106**	**0,071**	**0,066**	**0,036**	**0,015**	**0,004**																		
1	0,051	0,064	0,065	0,080	0,055	0,073	0,076	0,076	0,092	0,064	0,067	0,043	0,041	0,038														**121—160**
2	0,120	0,143	0,107	0,093	0,092	0,072	0,073	0,066	0,052	0,036	0,024	0,010	0,011															
3	0,065	0,075	0,061	0,066	0,057	0,071	0,071	0,064	0,079	0,048	0,046	0,037	0,040	0,043														
4	0,061	0,086	0,092	0,086	0,0106	0,087	0,078	0,082	0,049	0,043	0,040	0,036	0,028	0,021														
Среднее	**0,074**	**0,092**	**0,081**	**0,081**	**0,078**	**0,076**	**0,074**	**0,072**	**0,068**	**0,048**	**0,044**	**0,032**	**0,030**	**0,026**														
1	0,116	0,143	0,160	0,141	0,117	0,107	0,053	0,036	0,038	0,040	0,001	0,003																**161—200**
2	0,134	0,124	0,131	0,108	0,119	0,081	0,066	0,046	0,036	0,025	0,031	0,017	0,009	0,005	0,004	0,005												
3	0,094	0,151	0,107	0,123	0,116	0,137	0,140	0,134	0,129	0,081	0,068	0,052	0,023	0,015	0,009													
4	0,122	0,122	0,107	0,103	0,088	0,088	0,115	0,101	0,117	0,068	0,047	0,033	0,020	0,015	0,010													
Среднее	**0,116**	**0,135**	**0,126**	**0,119**	**0,109**	**0,103**	**0,094**	**0,079**	**0,080**	**0,054**	**0,037**	**0,026**	**0,017**	**0,018**	**0,008**	**0,005**												
1	0,131	0,128	0,092	0,081	0,058	0,066	0,080	0,154	0,154	0,066	0,109	0,138	0,210	0,042	0,114	0,131	0,106	0,072	0,089	0,076	0,063	0,054	0,026	0,023	0,012	0,006	0,002	**201 и старше**
2	0,141	0,190	0,092	0,102	0,104	0,060	0,078	0,069	0,067	0,053	0,041	0,021	0,021	0,026	0,021	0,018	0,008	0,011	0,008	0,006	0,004	0,003	0,003	0,002	0,001	0,001		
Среднее	**0,136**	**0,159**	**0,092**	**0,092**	**0,081**	**0,063**	**0,079**	**0,112**	**0,110**	**0,060**	**0,075**	**0,080**	**0,116**	**0,034**	**0,068**	**0,074**	**0,057**	**0,042**	**0,049**	**0,041**	**0,034**	**0,028**	**0,014**	**0,012**	**0,006**	**0,004**	**0,002**	

Поддержанию этих качеств сосновых древостоев, где основной негативный фактор — лесные пожары, должен служить комплекс противопожарных мер, направленный на предупреждение возникновения и распространения огня.

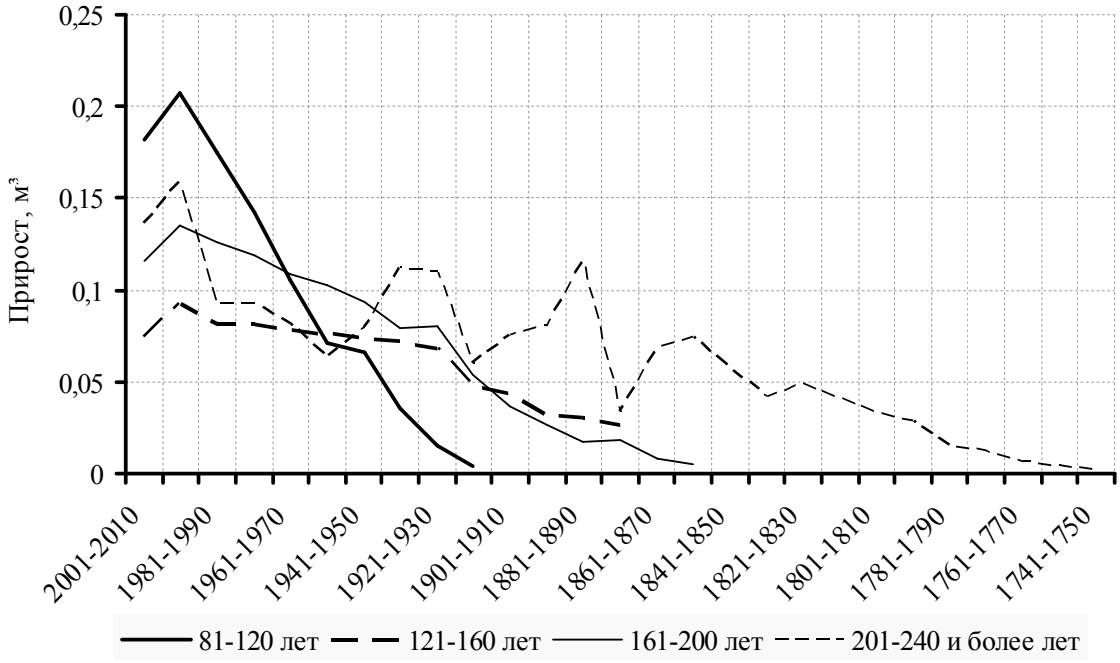


Рисунок 4. Объемные приросты по 10-летиям у деревьев разных возрастных групп

ЛИТЕРАТУРА

1. *Генеральный* план организации Забайкальского государственного природного национального парка. М., 1991.
2. *Анучин Н. П.* Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 550 с.
3. *Верхунов П. М.* Возрастное строение сосновых и лиственничных лесов бассейна о. Байкал // Изв. высш. учеб. заведений. Лесн. журн. 1974. № 5.
4. *Верхунов П. М.* Сортиментные таблицы для сосняков Приангарья: справ. пособие по таксации лесов Сибири. Красноярск, 1974.
5. *Побединский А. В.* Особенности возобновления лесов Восточной Сибири: Матер. конф. по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1965.
6. *Антанайтис В. В.* Прирост леса / В. В. Антанайтис, В. В. Загреев. М.: Лесн. пром-сть, 1969. 240 с.
7. *Справочник* по таксации и устройству лесов Сибири. Матер. по обмену опытом. Красноярск: кн. изд-во, 1966. 377 с.
8. *Антанайтис В. В.* Прирост леса / В. В. Антанайтис, В. В. Загреев. 2-е изд., перераб. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 200 с.
9. *Верхунов П. М.* Прирост запаса разновозрастных сосняков. Новосибирск: Наука, 1979. 255 с.
10. *Белов С. В.* Лесоводство: учеб. пособие для вузов. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 352 с.

***

УДК 630*5

ДИНАМИКА СОСТАВА НАСАЖДЕНИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ НА СЕВЕРНОМ МАКРОСКЛОНЕ ВЫСОКОГОРНОГО ХАМАР-ДАБАНА (ЮГО-ВОСТОЧНОЕ ПРИБАЙКАЛЬЕ)

Р. А. ЗИГАНШИН

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Приведена возрастная динамика состава насаждений в наиболее представленных типах леса северного макросклона высокогорного Хамар-Дабана.

Поскольку до последнего времени существовали разные взгляды на объем понятия тип леса (тип лесного биогеоценоза), которые в основном различались тем, что одни лесотипологи приравнивали его к типу растительной ассоциации — В. Н. Смагин и др. [3], другие — В. Н. Сукачев, Л. П. Рысин, Л. Б.

Махатадзе и др. [1, 2, 4] — считали возможным допущение в составе одного типа леса нескольких близких растительных ассоциаций, для объективного рассмотрения данных концепций необходимо было изучить множество насаждений разных типов леса в пределах одного зонально-провинциального комплекса типов леса. Такая возможность автору представилась при изучении материалов лесоустройства большого лесного массива в размере целого лесничества площадью свыше 43 тысяч га (Танхойское участковое лесничество в Южном Прибайкалье, на северном макросклоне горной системы Хамар-Дабан). Ниже приводим динамику состава древостоев насаждений ведущих наиболее представленных в данном лесном массиве типов леса (типов лесных биогеоценозов).

Кедрач *зеленомошно-черничниковый*. Имеет в составе три коренные темнохвойные породы — кедр, ель и пихту. В молодом, средневозрастном и приспевающем периодах (до VI класса возраста — 120 лет) половина состава насаждения приходится на долю основного эдификатора — кедра сибирского. С VII класса возраста идет плавное заметное нарастание его доли в общем запасе, которая к возрасту перестойности в 240—260 лет (XIII класс возраста) достигает более 70 %. Остальные хвойные породы, ель и пихта, до VII класса возраста имеют сравнительно скромное участие в составе древостоя, в общей сложности 10—15 %. После VII класса возраста (140 лет) их общая доля повышается до 20—30 %, причем доля ели всегда несколько выше доли пихты (10—24 % ели против 8—17 % пихты).

Сопутствующая мелколиственная порода береза в молодости насаждения имеет 40—45 % от общего запаса. К VI—VII классам возраста (120—140 лет по кедру) ее участие снижается до 28—33%. Далее в перестойном для березы возрасте 160—200 лет ее доля снижается с 23 % до 12 % и, наконец, в XI классе возраста кедра (220 лет) она остается в плюсе (3—5 % запаса насаждения), исчезая из состава полностью в XII—XIII классах возраста, когда ее замещают полностью темнохвойные породы и прежде всего — основной эдификатор кедр.

Таким образом, на корню к возрасту перестойности в насаждении остаются наиболее ценные хвойные породы с крупномерным кедром во главе.

Кедрач *бадановый*. Представлен только спелыми и перестойными древостоями 180—280 лет, поскольку этот тип биогеоценоза преобладает в высокогорье, где слабая антропогенная затронутость этих насаждений привела к отсутствию молодых, средневозрастных и приспевающих древостоев. Доля основной породы — кедра — изменяется в составе с возрастом незначительно (коренной тип леса), наблюдается небольшое увеличение его запаса — от 46 до 53 %, основной примесью в составе является пихта, которая устойчиво держится на одном уровне участия (33—35 %).

Ель также сохраняет на этом отрезке онтогенеза один уровень своего участия (14—15 %). Береза от небольшого участия в спелом возрасте кедрача (180—200 лет) почти полностью исчезает из запаса к 220—240 годам кедра (0,5—1 %). В XIII—XIV классах возраста кедра береза не отмечена в составе.

Кедрач *мелкотравно-кустарничковый*. Типичный представитель среднегорного яруса рельефа и нижней ступени высокогорья. На протяжении почти всей жизни насаждения имеет в составе значительное участие березы (40—50 %) во II—V классах возраста и до 20 % по запасу в XV классе возраста: по-видимому, на протяжении жизни одного поколения кедра меняется два поколения березы. Примесь темнохвойных пород ели и пихты соответственно от 7—8 % и 3—6 % в молодом кедраче (до 100 лет) до 10—20 % по ели и от 5—7 до 12—16 % по пихте в спелом и перестойном возрасте. Как и все кедрачи, мелкотравно-кустарничковый является полидоминантным типом насаждения.

Пихтач *бадановый*. Представитель верхней половины лесного пояса, поэтому наблюдаются только спелые, перестойные древостои и в небольшом количестве приспевающие древостои V класса возраста.

Древостои полидоминантные. Ведущая порода пихта сибирская V—VII классов возраста имеет значительное преобладание — 75—64 % от общего запаса. С VIII класса возраста (141—160 лет) ее участие в составе снижается до 50—54 % и так устойчиво держится на этом уровне до глубокой перестойности (XII—XIII классы возраста). Сопутствующий кедр, наоборот, повышает долю своего участия в древостое насаждения с 5—13 % в возрасте 80—120 лет до 32—34 % в VIII—XIII классах возраста, замещая снижение запаса пихты. Ель держится на стабильном уровне 9—14 % начиная с V класса возраста и до глубокой перестойности (XII—XIII классы возраста). Четвертая порода — береза — является небольшой примесью: 5—6 % запаса и полностью выпадает из древостоя к 220 годам главной породы.

Пихтач *злаково-разнотравный*. Полидоминантен. Представлен насаждениями в возрасте до 140 лет. В III классе возраста (40—60 лет) весь древостой представлен одной пихтой, а затем доля ее участия плавно снижается до 65—75 % запаса насаждения. В IV классе возраста в верхнем пологе древостоя появляется кедр (5 % запаса), и он постоянно наращивает свой запас по классам возраста с V по VII класс следующим образом: 11, 14, 17 %. Ель с IV класса и далее прирастает в запасе с 6 % до 7, 8, 11%. Небольшая примесь березы всегда держится (с IV класса возраста) на одном пятипроцентном уровне.

Пихтач *горно-каменистый.* В молодости (III—IV классы) это чистый пихтач. Затем с V класса возраста по VI появляется небольшая примесь вначале ели (до 5 %), а затем ели и кедра (до 6 %). В VII

классе возраста ели — до 7 % запаса, а кедра уже 11 %, в VIII классе возраста ель выпадает из полога, а доля кедра достигает 30 % (кедрово-пихтовый древостой 7Пх3К).

***Ельник** широкотравный*. Полидоминантен. Представлен на относительно богатых лесных почвах с богатым травостоем. Обычно это днища долин рек и ручьев. Встречаются только спелые древостои — со 100—120 до 160—180 лет. Доля участия главного эдификатора ели сибирской поразительно стабильна, во всех классах возраста это 56 % запаса полидоминантного насаждения. Вторая главная порода — кедр сибирский — с возрастом теряет свои позиции в составе древостоя, от 21—25 % до 11 % и, наконец, доходит до 5 %. Береза стабильна в своем участии в пологе древостоя: 8—10 % запаса насаждения.

Поскольку экотоп данного биогеоценоза носит приречный характер, то и участие тополя бальзамического в нем с возрастом растет по классам возраста, начиная с VI (101—120 лет) это будет выражаться следующим образом: 5, 7, 15, 20 %.

Насаждения кедрового стланика занимают обширные площади в подгольцовом и отчасти в гольцовом поясе. Имеют два типа биогеоценоза — горно-каменистый с рододендроном золотистым в подлеске, с лишайниками, зелеными мхами, баданом и брусникой в покрове, иногда мертвопокровный или со сфагновыми мхами, и кедровостланик кустарниковый с ольхой кустарниковой, кустарниковыми ивами, рододендроном золотистым, березкой круглолистной, иногда с одиночными деревьями; со мхово-лишайниковым покровом.

***Кедровостланик** горно-каменистый.* Наблюдались древостои с I по XVI класс возраста, причем по XV класс возраста это чистые кедровостланики, а в XVI классе встречаются одиночные кедры, и состав древостоя становится 95Кст5К.

***Кедровостланик** кустарниковый.* Представлен насаждениями V—X классов возраста. Состав повсеместно 100Кст.

***Березняк** багульниковый.* Этот тип лесного биогеоценоза встречается в пределах I—XII классов возраста, то есть до 120 лет по березе. Ввиду расположения насаждений этого типа леса в условиях сырых, мокрых, заболоченных местоположений байкальских озерных (предгорных) террас пластичная в отношении условий роста береза сохраняет свою эдификаторную роль до стадии перестойности, снижая в онтогенезе свое участие в насаждении от чистого березняка в первом десятилетии до 71—68 % его запаса. Примесь кедра появляется во втором десятилетии (3 %). Постепенно участие кедра повышается до 10—13 % (IV—VI классы возраста), далее до 15—20 % (VII—X классы возраста) и, наконец, к возрасту перестойности березы (110—120 лет) доходит до 22—24 % запаса. Участие ели в насаждении невелико, с V—VII классов возраста до XII класса ее запас медленно прирастает от 1—3 до 6—8 %.

***Березняк** брусничниковый.* Представлены древостои во всех классах возраста. Полидоминантен (3 породы). Ведущая порода береза, имеющая в I классе 95 % запаса, постепенно и неуклонно снижает его до 60—56 %, что подтверждает производный характер данного типа леса на землях некогда произраставших здесь коренных темнохвойных пород — кедра, пихты и ели. Кедр появляется в древостое еще в I классе возраста (5 %), медленно наращивает свое участие до 10—20—22 % запаса насаждения. Третья порода, ель, появляется в незначительном объеме в VI—VII классах возраста (2—3 %), а затем к X классу возраста ее становится 10 %, а к XIV—XVI классам — 19—22 % (догоняет по запасу кедр).

***Березняк** злаково-разнотравный*. Являясь также производным типом леса, хотя и произрастающим в несколько более богатых (чем березняк брусничниковый) условиях роста, еще быстрее теряет свои позиции по ведущей роли березы. К XII классу возраста запас березы снижается уже до 50—51 %, то есть береза в лучших условиях растет быстрее и стареет также быстрее, уступая свое место коренным кедру и ели, а также быстрорастущему тополю (эти насаждения преимущественно тяготеют к речным террасам).

Кедр, входя в состав древостоя во II—III классах возраста (3—5 %), к VI—VIII классам возраста достигает 9—11 % запаса, а к XI—XII классам набирает 15—16 %.

Ель входит в древесный ярус в VI—VII классах возраста, с 1—3 %, затем ее участие постоянно растет и достигает 10—13 % в XI—XII классах. Тополь бальзамический появляется в составе в VIII классе возраста (5 % запаса) и как быстрорастущая порода бурно прирастает в запасе до 15—20 % от запаса насаждения в XI—XII классах возраста (в возрасте перестойности березы).

***Березняк** зеленомошно-черничниковый.* Имеет ограниченное распространение. Встречаются древостои в пределах III—VIII классов возраста. Береза здесь имеет подавляющее превосходство в запасе над кедром и елью: в III классе возраста — 95 %, в VI—VII — 92 %, в VIII классе — 85 %.

Кедр возобновляется почти одновременно с березой, но участие его в запасе довольно скромное (5 % в III классе, 7 % в VI, 10 % — в VII классе). И совсем незначительно участие ели сибирской, появляется она лишь в VIII классе возраста (5 %).

***Березняк** мелкотравно-кустарничковый*. Как и в других производных типах леса, ведущая роль березы к возрасту ее спелости и перестойности заметно снижается (с 93 % в I классе до 83 % в VIII и,

наконец, до 55 % — в X). Сопутствующие породы — кедр и пихта. Кедр возобновляется одновременно с березой в I классе возраста (7 %). К VII классу возраста его участие несколько повышается (до 10 %) и к IX—X классам возраста достигает 20—30 %. В этом типе леса обязательно участие пихты: появляясь в пологе в VIII классе возраста из постоянно имеющегося в насаждении (под пологом березняка) подроста, она к IX—X классам возраста (80—100 годам) набирает 12—14 % запаса насаждения.

***Тополь**ник долинно-разнотравный*. Обитатель влажных приречных и приозерных террас начиная с прирусловых песчаных кос, где почва еще не сформировалась. Представлен во всех классах возраста — от первого до шестнадцатого. По мере формирования насаждения этого типа биогеоценоза оно проходит различные стадии древостоя — от чистого топольника в первом десятилетии жизни через подселение березы во II—III классах возраста (3—4 %). В VI—VII классах начинается подселение кедра (от 1 до 4 %), березы в этом возрасте уже 6 %. В VIII классе возраста кедра уже 7 % запаса, березы — 6 %, а эдификатор тополь имеет 87 %. В IX—X классах насаждение приобретает все черты полидоминантности (в примеси 3 древесные породы общим запасом 17—19 %). Здесь добавляется ель сибирская. Затем до конца жизни тополь сохраняет свои позиции на уровне 79—80 % запаса. Береза находится на своем постоянном уровне — 6 %, кедр колеблется в пределах 7—4 % запаса древесного яруса биогеоценоза, ель, появившаяся в составе древостоя в IX классе возраста тополя (80—90 лет), медленно наращивает свое участие до 9—11 % запаса в XVI классе возраста.

Поскольку, как говорилось в первой части статьи, тип лесного биогеоценоза (тип леса) является достаточно изменчивой, вероятностной системой по параметрам лесотаксационных признаков (состав, запас, полнота, средний диаметр и средняя высота по породам), при определении средних показателей таксационных признаков по классам возраста в типах леса приходилось выравнивание данных производить в два этапа. На первом этапе конкретные показатели отдельных древостоев в пределах классов возраста суммировались и определялись их средние значения, а на втором этапе эти средние показатели классов возраста объединялись одной общей выравнивающей кривой с учетом веса данных (количества древостоев) по классам возраста. Таким образом и были получены окончательные данные, приведенные выше в тексте.

При внимательном рассмотрении динамики состава древостоев насаждений в онтогенезе видно, что только кедрово-стланиковые типы леса, находящиеся в крайне жестких почвенно-климатических условиях произрастания, сохраняют свою моноструктуру, древостои же остальных типов леса и прежде всего производных типов леса могут в значительной степени менять с возрастом структуру своего состава, чему явно способствует их полидоминантность. Следовательно, тип лесного биогеоценоза (тип леса) является сложной стохастической экосистемой даже в условиях близких почвенно-грунтовых и климатических условий. Основная причина многообразия вариантов развития насаждений кроется в биологических свойствах древесных пород и в колебаниях климатических показателей по отдельным годам и сезонам года.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Махатадзе Л. Б.* Особенности типологии горных лесов // Второе всесоюз. совещание по лесной типологии. Красноярск, сентябрь 1973 г. Тезисы докладов. Красноярск: ИЛиД им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. Лаборатория лесоведения АН СССР, 1973. С. 59—61.
2. *Рысин Л. П.* Унификация основных лесотипологических понятий как первый этап в разработке единой лесной типологии // Второе всесоюз. совещание по лесной типологии. Красноярск, сентябрь 1973 г. Тезисы докладов. Красноярск: ИЛиД им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. Лаборатория лесоведения АН СССР, 1973. С. 23—25.
3. *Смагин В. Н.* Современное состояние и перспективы развития биогеоценотического направления в лесной типологии // Второе всесоюз. совещание по лесной типологии. Красноярск, сентябрь 1973 г. Тезисы докладов. Красноярск: ИЛиД им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. Лаборатория лесоведения АН СССР, 1973. С. 3—5.
4. *Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П.* Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 104 с.

***

УДК 574

ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА РАСТЕНИЙ-СТЕНОБИОНТОВ КАК ИНДИКАТОР ИЗМЕНЕНИЯ УСЛОВИЙ АЗОТНОГО ПИТАНИЯ В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Е. В. ЗУБКОВА, И. В. ПРИПУТИНА, В. Н. ШАНИН, А. С. КОМАРОВ

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия

АННОТАЦИЯ

Показано, что анализ геоботанических данных постоянных пробных площадей по представленности растений стенобионтов за продолжительные (40—50 лет) периоды наблюдений позволяет выявить воздействие повышенных

выпадений атмосферного азота вблизи городских агломераций, проявляющееся в изменении состава растений лесных сообществ.

Оценка влияния повышенного поступления соединений азота с атмосферными выпадениями на структуру и условия функционирования лесных экосистем входит в число актуальных экологических задач [12, 17]. В Европе высокие уровни азотных нагрузок в 1970—90-е годы привели к росту продуктивности лесов, а также стали причиной ускоренной минерализации опада и органического вещества лесных почв, усиления процессов вымывания нитратов и денитрификации [16]. С повышенным поступлением легкодоступного растениям азота из атмосферы связывают изменения видового состава травяно-кустарничкового яруса западноевропейских лесов [11, 15]. Согласно имеющимся данным [9, 1], повышенные выпадения азота в последние десятилетия характерны и для центральных районов Европейской России (ЕТР), что может определять схожие экологические изменения в произрастающих там лесах. Но в отечественной литературе практически отсутствуют данные о возможном влиянии данного фактора на питательный режим и биоразнообразие лесов России [5].

В этой связи целью нашего исследования был анализ данных о динамике почвенного богатства и состава растительных сообществ лесов ЕТР с позиций оценки влияния на эти показатели повышенного поступления минеральных соединений азота из атмосферы.

В качестве объектов исследования были выбраны сосновые леса Серебряноборского лесничества, входящие в рекреационную зону столицы и произрастающие на аллювиальных террасах реки Москвы. При выборе объектов мы ориентировались на леса с относительно бедными почвами, где дополнительное поступление азота из атмосферы может иметь более выраженный «удобрительный эффект». Кроме того, в рассматриваемых лесах в течение последних 100 лет отсутствовали промышленные рубки, а их расположение на границе столичной агломерации обусловливало повышенные уровни поступления азота с атмосферными выпадениями начиная с 60-х годов прошлого столетия. В 1957—61 гг. в трех типах сосняков сотрудниками Института лесоведения РАН были заложены постоянные площадки (ПП) и проведены описания видового состава растительности, которые в последующем были повторно выполнены в 1980-х, 1990-х и 2000-х годах [6, 7]. В табл. 1 приведены основные характеристики рассматриваемых участков. За 40—45 летний период с начала наблюдений существенных изменений в структуре древостоев не произошло. Часть деревьев отмерла, увеличилась площадь сечения оставшихся деревьев. В подросте на площадке сосняка с липой и сосняка с дубом отмечено разрастание липы; в сосняке рябиновом рябина образовала хорошо заметный ярус. Нами были проанализированы опубликованные данные о динамике видов травяно-кустарничкового яруса. Полученные результаты изменений биоразнообразия и азотного статуса ПП сравнивались с динамикой выпадений азота на этой территории за тот же период времени.

Результаты и их обсуждение

1. Динамика поступления азота с атмосферными выпадениями оценивалась нами на основе официальных данных мониторинга загрязнения воздушной среды, литературных источников и данных моделирования выпадений азота, выполненных в рамках исследований по международной Конвенции о трансграничном загрязнении воздуха на большие расстояния [2, 8, 14]. Согласно проведенному анализу, в 1950—60-х годах преобладающей формой азота в атмосферных выпадениях в Подмосковье были аммонийные соединения, а суммарный уровень поступления не превышал 3—4 кг N/га в год. Начиная с 1970-х годов в загрязнении воздушной среды стали преобладать оксиды азота (NO_x), а в атмосферных выпадениях — нитраты. В эти же годы общий уровень поступления азота на исследуемой территории достигает 10 кг N/га в год, а в период 1980—90 гг. — более 15 кг N/га в год. Несмотря на снижение промышленного производства в 90-е годы в столичной агломерации сохранился повышенный уровень загрязнения воздушной среды NO_x (прежде всего за счет выбросов автотранспорта), а суммарное поступление азота с атмосферными выпадениями остается выше 10 кг N/га в год.

Таблица 1. Основные характеристики древесного яруса исследуемых ПП (по данным: Рысин и др., 2003, 2010 [6, 7])

Название пробной площади	PT (Pinus&Tilia)	PQ (Pinus&Quercus)	PS (Pinus&Sorbus)
Название фитоценоза [6]	Сосняк с липой лещиновый кисличный	Сосняк с дубом лещиновый чернично-разнотравный	Сосняк рябиновый чернично-разнотравный
Годы наблюдений	1957, 1990, 1995, 2003	1960, 1980, 1990, 2003	1961, 1989, 1994, 2003
Состав древостоя в первый срок наблюдений			
Возраст, лет	110—120	100—110	90–100
Высота, м	29.8	28.9	24.8
Сумма площадей сечения, $м^2\ га^{-1}$	29.1	26.6	нет данных
Запас, $м^3\ га^{-1}$	338.2	342.0	нет данных

2. Оценка биоразнообразия и азотного статуса по геоботаническим данным. На всех ПП за период наблюдения отмечено увеличение числа ценопопуляций видов; наибольшие изменения произошли в сосняке с дубом. Наибольшая видовая насыщенность на всех участках отмечалась в 1989—90 гг., т. е. в период максимального поступления азота с атмосферными выпадениями.

Для выявления азотного статуса в трех лесных сообществах для четырех сроков наблюдений было определено почвенное богатство по видовым спискам растений на основе точечных экологических шкал Г. Элленберга [13] и диапазонных экологических шкал Д. Н. Цыганова [10].

Оценка богатства почв каждой ПП, выполненная по шкалам Г. Элленберга и Д. Н. Цыганова на основе интервала максимального перекрытия экологических амплитуд видов травяно-кустарничкового яруса ПП, показала, что за рассматриваемый период по обеим шкалам для всех участков характерно увеличение показателей богатства почв. Если первоначально условия характеризуются как соответствующие почвам, бедным азотом, то начиная с 90-х годов почвы оцениваются как соответствующие среднему содержанию минерального азота. Максимальное увеличение показателей богатства почв азотом наблюдается для сосняка рябинового, имевшего в начале 60-х годов наименьший балл. Согласно полученным результатам, показанное по шкалам увеличение богатства почвы с 1950 по 1990 гг. с дальнейшим выходом этого показателя на плато согласуется с данными возрастания азотных выпадений к 1990 году и последующим их снижением. Таким образом, азотные выпадения, увеличивая содержание доступного азота в почвах бедных мест обитаний, создают условия для появления в сообществе видов растений, более требовательных к богатству почв.

Нами были проанализированы изменения в видовом составе соотношения видов-стенобионтов и эврибионтов. Стенобионтами по богатству почв принято считать виды с диапазоном 5 и менее баллов по шкале Д. Н. Цыганова [3]. Изменение доли стенобионтов по отношению к почвенному богатству можно рассматривать как показатель изменения условий — при увеличении почвенного богатства из сообществ исчезают виды более бедных мест обитания, на смену им появляются стенобионты, предпочитающие более богатые почвенные условия. За рассматриваемый период произошло уменьшение числа стенобионтов в условиях с низкой обеспеченностью почв азотом (рис. 1). Именно такие виды преобладали в сосняке рябиновом (в) в начале периода наблюдений. В нем и сосняке с дубом (б) в первый срок наблюдений отсутствовали стенобионты богатых почв, однако в период 1960—2000-х годов произошло увеличение числа стенобионтов, характерных для почв с повышенным содержанием доступного азота. Максимум этих видов в сосняке с липой (а) и сосняке с дубом (б) приурочен к 1990 году, а в наиболее бедном сосняке рябиновом (в) увеличение числа таких видов наблюдается и в дальнейшем. Таким образом, наиболее заметное увеличение числа стенобионтов — индикаторов богатых почвенных условий происходит в 90-е годы, что согласуется с периодом максимальных азотных выпадений.

Термин «эвтрофирование» применительно к лесным экосистемам стал использоваться недавно для характеристики процессов смены видов лесного напочвенного покрова, а именно при сокращении числа или замещении менее требовательных к условиям почвенного питания видов на более требовательные [6, 4]. Для лесов московского региона в качестве факторов, обусловливающих такие изменения видовой структуры, называют сукцессионную динамику, характерную для естественного развития лесов данной природной зоны [6], и климатические изменения последних десятилетий [4]. При этом не учитывалось возможное влияние повышения за последние 50 лет уровней поступления с атмосферными выпадениями легкодоступных растениям минеральных соединений азота. Не принижая значения естественной сукцессионной смены видов, на наш взгляд, следует говорить о сонаправленном влиянии сукцессии и возрастающих техногенных нагрузок азота на трофический статус и биоразнообразие лесов, ускоряющих ход сукцессии.

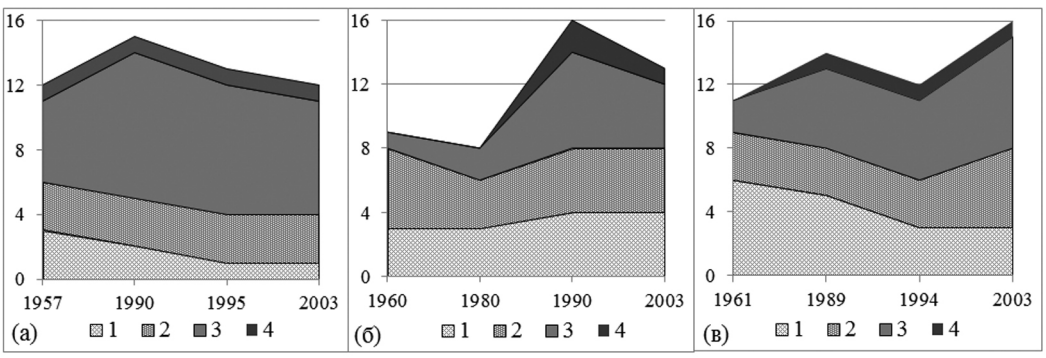


Рисунок 1. Распределение стенобионтов по условиям богатства почв: 1 и 2 — менее требовательные, 3 и 4 — более требовательные к богатству почв; по оси ординат — число стенобионтов, по оси абсцисс — годы наблюдений

Наш анализ видового состава травяно-кустарничкового яруса подтверждает факт, отмеченный в работах Л. П. Рысина с соавторами [6], о развитии в Серебряноборском лесничестве процессов эвтрофирования. Выполненный нами сопряженный анализ результатов мониторинга динамики видов травяно-кустарничкового покрова и уровней азотных нагрузок показывает, что по большинству индикаторных показателей максимум эвтрофирования совпадает с периодом максимальных уровней поступления азота с атмосферными выпадениями. Отметим, что предложенный метод анализа изменения состава напочвенного покрова, основанный на интервальных экологических шкалах, является достаточно простым и может быть применен для решения задач мониторинга не только по фактору богатства почв, но и при изменении влажности и кислотности почв.

Работа поддержана проектом Седьмой Рамочной программы ÉCLAIRE «Воздействие изменений климата на загрязнение воздуха и стратегии отклика европейских экосистем», соглашение № 282910.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Безуглая Э. Ю., Завадская Е. К., Ивлева Т. П., Смирнова И. В.* Тенденции и динамика загрязнения природной среды Российской Федерации на рубеже XX—XXI века. Аналитический обзор. М.: Метеоагенство, 2007.
2. *Бобрицкая М. А.* Поступление азота в почву с атмосферными осадками в различных зонах европейской части СССР // Почвоведение. 1962. № 12. С. 53—60.
3. *Комаров А. С., Зубкова Е. В.* Динамика распределения экологических ниш в сообществах лесных растений при сукцессии // Математическая биология и биоинформатика. 2012. Т. 7. Вып. 1. С. 152—161.
4. *Маслов А. А.* Мониторинг рекреационных лесов. ОНТИ ПНЦ РАН, 2003. 168 с.
5. *Припутина И. В., Аверкиева И. Ю.* Оценка азотного статуса лесных почв Подмосковья в связи с влиянием природных и техногенных факторов // Экологические функции лесных почв в естественных и нарушенных ландшафтах. Матер. IV всеросс. науч. конф. по лесному почвоведению. Ч. 1. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2011. С. 118—122.
6. *Рысин Л. П., Савельева Л. И., Полякова Г. А., Рысин С. Л., Беднова О. В., Маслов А. А.* Мониторинг рекреационных лесов. М.: ОНТИ ПНЦ РАН, 2003. 168 с.
7. *Рысин Л. П., Алексахина Т. И., Быков А. В.* и др. Серебряноборское опытное лесничество. 65 лет лесного мониторинга / отв. ред. Б. Р. Стриганова, А. А. Сирин. РАН, отд-е биол. наук, ин-т лесоведения. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 264 с.
8. *Свистов П. Ф., Полищук А. И., Першина И. А.* Ежегодные данные по химическому составу атмосферных осадков за 1996—2000 гг. М.: Метеагенство Росгидромета, 2006. 226 с.
9. *Соколовский В. Г.* Атмосферный воздух России // Использование и охрана природных ресурсов в России. 2004. № 6. С. 88—100.
10. *Цыганов Д. Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
11. *Bobbink R., Hormung M., Roelofs J. G.* The effects of air-born nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation // Journal of Ecology. 1998. 86: 717—738.
12. *Dentener F., Stevenson D., Ellingsen K., et al.* The global atmospheric environment for the next generation // Environmental Science & Technology. 2006. 40. P. 3586—3594.
13. *Ellenberg H., Weber H. E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulisen D.* Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanics. V. 18. Verlag Erich Goltze KG, Gottingen. 1991. 248 s.
14. EMEP/MSC-W model. 2008. [Электронный ресурс]. URL: http://emep.int/mscw/index_mscw.html (дата обращения: 10.04.2014).
15. *Jenssen M.* Assessment of the effects of top-soil changes on plant species diversity in forests, due to nitrogen deposition // Progress in the modeling f critical thresholds, impacts to plant species diversity and ecosystem services in Europe. CCE Status report 2009. Report 500090004/2009: 83—99.
16. *Solberg S., Dobbertin M., Reinds G.J., et al.* Analyses of the impact of changes in atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: A stand growth approach. Forest Ecology and Management. 2009. 258: 1735—1750.
17. *Sutton M., Howard C., Erisman J. W., et al.* (eds) The European nitrogen assessment: sources, effects, and policy perspectives. Cambridge University Press, 2011.

***

УДК 630*182:630*231.4:591.53:639.11(571.53)

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ЗАРАСТАЮЩИХ ВЫРУБОК ПОДЗОНЫ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ПРЕДБАЙКАЛЬЯ КАК КОРМОВЫЕ УГОДЬЯ ПРОМЫСЛОВЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

М. М. ИСАЙКИНА

Иркутская государственная сельскохозяйственная академия, Иркутск, Россия

АННОТАЦИЯ
Дана характеристика растительности зарастающих вырубок. Признаками жизнедеятельности отмечен видовой состав охотничьих животных этих местообитаний.

Изучаемый регион относится к числу наиболее подверженных промышленным рубкам лесов. Объемы лесозаготовок на его территории достигают 40 млн м^3 [5], а это добавление не менее 200 тыс. га площадей вырубок ежегодно. Лесовосстановительные процессы на местах рубок анализируются мало. Обычная практика огульного перевода в лесопокрытую площадь вырубок по истечении пяти лет после рубки далеко не всегда отражает качественное возобновление лесосек и лесовозобновление их как таковое. Процесс послерубочной сукцессии остается далеко не достаточно изученным. Предпочтение в лесозаготовках традиционно отдается древостоям из сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L., 1753). Вопросами рубок в регионе и смежных регионах сосновых лесов и лесовозобновления в них занимались [1, 2, 3, 6, 8, 9]. При этом А. В. Смирновым [9] обращалось внимание на особо сложные взаимоотношения между сосной и кедром в регионе при естественном лесовозобновлении (*Pinus sibirica* Du Tour, 1803).

Основанная на структурно-динамическом ландшафтоведении, ландшафтно-видовая концепция охотничьей таксации [4, 7] не препятствует экологическому изучению динамики лесных биогеоценозов, представленной в рассматриваемом случае послерубочной сукцессией. Это изучение может показать, к какому конечному состоянию природных комплексов идет их развитие.

При наших исследованиях, выполненных в 2011—13 гг. на вырубках 5—20-летней давности (с интервалом в 5 лет) на 252 учетных площадках, наряду с описанием видового состава и характеристикой обилия видов растений отмечались все признаки жизнедеятельности промысловых животных. В качестве признаков жизнедеятельности учитывались следы, поеди и экскременты.

На изучаемых площадках под рубку отводились сосновые и сосново-лиственничные с примесью березы леса 60—80-летнего возраста с подлеском из рододендрона даурского (*Rhododendron dauricum* L.), багульника болотного (*Ledum palustre* L.), спиреи средней (*Spiraea media* Schmidt) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.). Травянистый покров представлен темнохвойно- и светлохвойно-лесными видами.

Возобновление вырубов в первые годы осуществляется за счет порослевой березы (*Betula sp.*) и осины (*Populus tremula* L.), а также большого количества сосны и березы семенного происхождения. Осина в это время активно поедается копытными, и большая ее часть погибает через год-два. Подобное явление наблюдается в Иркутском и Жигаловском районах. Большая часть молодых растений сосны и березы погибает, и их место занимают новые всходы этих пород, что можно наблюдать на 10-летних вырубках. Также в возобновлении присутствуют молодые растения кедра, появившиеся из семян, принесенных кедровкой (обычно не менее 4—5 штук), отдельные экземпляры лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.), ели (*Picea obovata* Ledeb.), а в Жигаловском районе еще и пихты (*Abies sibirica* Ledeb.). 15—20-летние вырубки в Усть-Удинском и Жигаловском районах зарастают преимущественно сосной, а в Иркутском районе возобновление идет за счет лиственных пород. Причина, видимо, в том, что плотность населения копытных животных, прежде всего косули (*Capreolus pygargus* Pal., 1771), в северных районах гораздо ниже, чем в более южных, и сосновое возобновление остается неповрежденным. Таким образом, в более северных районах отмечено более успешное возобновление сосновых вырубок сосной.

Подлесок на зарастающих вырубах представлен рододендроном даурским, спиреей средней и розой иглистой (*Rosa acicularis* Lindl.). Также в меньшем количестве встречаются душекия (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar), малина Мацумуры (*Rubus matsumurans* H. Lev. & Variot), жимолость (*Lonicera edilis* Turcz. ex Freyn), рябина (*Sorbus sibirica* Hedl.), черемуха (*Padus avium* Mill.).

В первые годы после рубки кустарники и кустарнички, сохранившиеся в процессе рубки, попав под интенсивную инсоляцию, начинают активно вегетировать и цвести. При этом большая часть растений погибает, поэтому наряду с активно цветущими куртинами в условиях Иркутского района, юга подзоны южной тайги, присутствует и много отмерших экземпляров. Отмечается появление ряда видов ив (*Salix sp.*), которые также активно поедаются копытными. Большая их часть погибает, и на 20-летних

вырубах отмечаются только отдельные экземпляры. В целом же наблюдается угнетение подлесочных видов.

В травянистом ярусе темнохвойно-лесные виды сильно угнетаются или вытесняются светлохвойно-лесными и луговыми видами. Доля осок (преимущественно осоки стоповидной (*Carex pediformis* С.А. Меу.)) и злаков *(Calamagrostis sp., Bromopsis sp., Festuca sp.)* увеличивается до 30—40 % от общей площади покрытия. В видовом составе возрастает доля лютиковых (*Rhanunculaceae*) и бобовых (*Fabaceae*). Моховой покров исчезает или уменьшается с 60—80 % на фоновых площадках до 30—40 % на вырубках.

Собранные материалы позволяют утверждать, что наиболее посещаемыми являются вырубки Иркутского района, расположенные вблизи базы Булунчук. Это, видимо, обусловлено большей удаленностью исследуемых территорий от крупных населенных пунктов и достаточно высокими плотностями населения копытных. Здесь обнаружены экскременты и большое количество следов изюбря (*Cervus elaphus* L., 1758), следы, покопки, лежки и экскременты косули, следы кабарги (*Moschus moschiferus* L., 1758), экскременты соболя (*Martes zibellina* L., 1758) и рябчика (*Bonasa bonasia* L., 1758). Также на этих возобновляющихся вырубках отмечено наибольшее количество поедей. В Жигаловском и Усть-Удинском районах исследуемые вырубки находятся в пределах 20 км от районных центров и испытывают большую антропогенную нагрузку. В Жигаловском районе на них в меньшем количестве отмечались следы изюбря и косули. Наряду с этим отмечены следы медведя (*Ursus arctos* L., 1758) и экскременты зайца (*Lepus timidus* L., 1758). На вырубке 5 лет был замечен глухарь (*Tetrao urogallus* L., 1758). В Усть-Удинском районе преобладают следы жизнедеятельности косули, редко встречаются экскременты зайца, на 15-летней вырубке отмечены медвежьи следы.

При всем этом наибольшее количество признаков жизнедеятельности копытных отмечено на вырубках 10- и 15-летней давности, а зайца — на вырубках 15- и 20-летней давности. Это может быть объяснено наличием на них наилучших условий для обитания данных видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бузыкин А. И.* Реакция подроста сосны на вырубку древостоя // Возобновление в лесах Сибири. Красноярск, 1965. С. 112—118.
2. *Бузыкин А. И.* Сосновые леса Восточного Прибайкалья и возобновление в них // Возобновление в лесах Сибири. Красноярск, 1965. С. 5—31.
3. *Ермоленко П. М.* Сосновые леса Восточного Саяна и лесовозобновление в них (Иркутская область) // Возобновление в лесах Сибири. Красноярск, 1965. С. 44—87.
4. *Ландшафтно*-видовая концепция охотничьей таксации / Д. Ф. Леонтьев. Иркутск: ИрГСХА, 2003. 283 с.
5. *Леонтьев Д. Ф.* Антропогенное воздействие на природную среду при использовании древесных ресурсов Предбайкалья на протяжении XX века и современности // Проблемы земной цивилизации. Вып. 9. Ч. 1. Иркутск: ООО «Фрактал», 2004. С. 30—36.
6. *Леонтьев Д. Ф.* Рубки леса как фактор воздействия на природную среду и популяции охотничьих животных Прибайкалья и Забайкалья // Природоохранная деятельность в современном обществе: Матер. междунар. науч.-практ. конф. «Тункинскому национальному парку — 20 лет». С. Кырен, Республика Бурятия, 2010. С. 65—67.
7. *Леонтьев Д. Ф.* Ландшафтно-видовой подход к оценке размещения промысловых животных юга Восточной Сибири: Автореф. дис. … докт. биол. наук. Красноярск, 2009. 32 с.
8. *Погосов Г. П.* Сосновые леса верховий Лены (в пределах Киренского района) и лесовосстановительные процессы в них // Возобновление в лесах Сибири. Красноярск, 1965. С. 32—43.
9. *Смирнов А. В.* Изменение компонентов лесной растительности юга Средней Сибири под воздействием антропогенных факторов: Автореф. дис. … докт. биол. наук. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева АН СССР. 37 с.

***

УДК 630*591.688

ПОСТРОЕНИЕ ПАРАМЕТРИЗОВАННЫХ ДИНАМИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ ОТКЛИКА

А. В. КАЧАЕВ[1], А. В. ШАШКИН[2]

[1] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Рассматривается программная разработка построения параметризованных динамических функций отклика в интегрированной среде разработки Eclipse на языке Java.

Пусть имеется множество $X = \{X_i \mid i \in \tilde{N}\}$ экспериментальных данных, где $\tilde{N}$ — множество индексов $\tilde{N} = \{1,...,N\}$.

Определим $\tilde{N}_{\tilde{P}}$ ***покрытие*** множества $\tilde{N}$ как совокупность подмножеств, удовлетворяющих следующим условиям: $\tilde{N}_{\tilde{P}} = \{\tilde{N}_p \mid \forall p \in \tilde{P}, \tilde{N}_p \in \tilde{N}, \bigcup_{p \in \tilde{P}} \tilde{N}_p \subseteq \tilde{N}\}$ и $\tilde{P} = \{1,...,P\}$.

Обозначим функцию $C(\tilde{N}_p)$ – количество индексов в элементе покрытия $\tilde{N}_p$, где $p \in \tilde{P}$ и $\tilde{N}_p \in \tilde{N}_{\tilde{P}}$, и если $\tilde{N}_p = \tilde{N}$, то $C(\tilde{N}) = N$. Очевидно, что $C(\tilde{N}_{\tilde{P}}) = P$.

Пусть $\tilde{M}_{\tilde{Q}}$ — покрытие множества $\tilde{M}$: $\tilde{M}_{\tilde{Q}} = \{\tilde{M}_q \mid \forall q \in \tilde{Q}, \tilde{M}_q \in \tilde{M}, \bigcup_{q \in \tilde{Q}} \tilde{M}_q \subseteq \tilde{M}\}$ и $\tilde{Q} = \{1,...,Q\}$.

Определим покрытия $\tilde{N}_{\tilde{P}}$ и $\tilde{M}_{\tilde{Q}}$ ***согласованными***, если $C(\tilde{N}_{\tilde{P}}) = C(\tilde{M}_{\tilde{Q}})$ и существует такое упорядочение покрытий $\tilde{N}_{\tilde{P}}$ и $\tilde{M}_{\tilde{Q}}$, что $\forall i \in \tilde{P} : C(\tilde{N}_{p_i}) = C(\tilde{M}_{q_i})$.

Пусть X и $Y = \{Y_i \mid i \in \tilde{M}\}$ — множество экспериментальных данных, и $\tilde{N}_{\tilde{P}}$, $\tilde{M}_{\tilde{Q}}$ соответственно их покрытия.

Определим множество данных X и Y ***согласованными*** относительно элемента покрытия $\tilde{N}_p$, если существует элемент покрытия $\tilde{M}_q$ такой, что $\tilde{N}_p = \tilde{M}_q$, где $\tilde{N}_p \in \tilde{N}_{\tilde{P}}, \tilde{M}_q \in \tilde{M}_{\tilde{Q}}$.

Введение определения ***покрытия*** и ***согласованности*** позволит нам определить интерфейсные функции по аналогии с интерфейсами, определяемыми в языке программирования Java [1].

Определим интерфейсное значение как функцию вида $f(X, \tilde{N}_p)$.

Определим интерфейсное значение как функцию двух переменных вида $f(X, Y, \tilde{N}_p)$, где X и Y согласованы относительно элемента покрытия $\tilde{N}_p$.

Определим интерфейсный одномерный массив как функцию вида $f(X, \tilde{N}_{\tilde{P}})$. Очевидно, что длина массива равна P. Выпишем элементы массива: $f(X, \tilde{N}_{p_1}), f(X, \tilde{N}_{p_2}),..., f(X, \tilde{N}_{p_P})$, где $\tilde{N}_{p_i} \in \tilde{N}_{\tilde{P}}$.

Пусть имеется множество экспериментальных данных $Y = \{Y_{ij} \mid i \in \tilde{N}, j \in \tilde{Q}\}$ $\tilde{Q} = \{1,...,Q\}$ и $\tilde{M}_{\tilde{Q}}$ — некоторое покрытие. Очевидно, это есть двумерный массив, определяемый в языках программирования.

Интерфейсный двумерный массив — это функция вида $f(X, Y, \tilde{N}_{\tilde{P}}, \tilde{M}_{\tilde{Q}})$. Размерность данного массива равна $P * Q$.

Выпишем элементы определенного двумерного интерфейсного массива:

$f(X, Y_{1\tilde{Q}_{q_1}}, \tilde{N}_{p_1}), f(X, Y_{1\tilde{Q}_{q_2}}, \tilde{N}_{p_1}),..., f(X, Y_{1\tilde{Q}_{q_Q}}, \tilde{N}_{p_1})$.

$f(X, Y_{2\tilde{Q}_{q_1}}, \tilde{N}_{p_2}), f(X, Y_{2\tilde{Q}_{q_2}}, \tilde{N}_{p_2}),..., f(X, Y_{2\tilde{Q}_{q_Q}}, \tilde{N}_{p_2})$.

,...,

$f(X, Y_{P\tilde{Q}_{q_1}}, \tilde{N}_{p_P}), f(X, Y_{P\tilde{Q}_{q_2}}, \tilde{N}_{p_P}),..., f(X, Y_{P\tilde{Q}_{q_Q}}, \tilde{N}_{p_P})$.

Пусть $f(X, \tilde{N}_{\tilde{P}})$, $g(X, \tilde{N}_{\tilde{P}})$ — интерфейсные функции. ***Композиция*** этих функции — это интерфейсная функция вида $f(g(X, \tilde{N}_{\tilde{P}}), X, \tilde{N}_{\tilde{P}})$.

Далее рассмотрим некоторые «реализации» интерфейсных функций.

«Реализацию» интерфейсного значения для вычисления среднего X по элементу покрытия $\tilde{N}_p \in \tilde{N}_{\tilde{P}}$ определим как $f(X, \tilde{N}_p) \underset{def}{\equiv} \overline{X}_{\tilde{N}_p} = \frac{\sum_{i \in \tilde{N}_p} X_i}{C(\tilde{N}_p)}$. Символ $\underset{def}{\equiv}$ используем для тождественного переобозначения выражения слева. Другими примерами «реализации» интерфейсных значений могут быть: нахождения минимального, максимального, средневзвешенного значения, моды, дисперсии и так далее.

Коэффициент корреляции между X, Z по элементу покрытия $\tilde{N}_p \in \tilde{N}_{\tilde{P}}$ определим как

$$r(X, Z, \tilde{N}_p) = \frac{\sum_{i \in \tilde{N}_p} (Z_i - \overline{Z}_{\tilde{N}_p})(X_i - \overline{X}_{\tilde{N}_p})}{\sqrt{\sum_{i \in \tilde{N}_p} (Z_i - \overline{Z}_{\tilde{N}_p})^2 (X_i - \overline{X}_{\tilde{N}_p})^2}}, \text{ где } Z = \{Z_i \mid i \in \tilde{N}\}.$$

Пусть $Z = \{Z_{ij} \mid i \in \tilde{N}, j \in \tilde{M}\}$, $\tilde{M} = \{1,...,M\}$.и $\tilde{N}_{\tilde{P}}, \tilde{M}_{\tilde{Q}}$ – некоторые покрытия.

Определим ***динамическую функцию отклика*** как следующее выражение: $R(X, Z, \tilde{N}_{\tilde{P}}, \tilde{M}_{\tilde{Q}}, i, j) = \dfrac{\sum_{i \in \tilde{N}_{P_i}} (X_i - \overline{X}_{\tilde{N}_{P_i}})(Z_{i\tilde{M}_{q_j}} - \overline{Z}_{i\tilde{M}_{q_j}})}{\sqrt{\sum_{i \in \tilde{N}_{P_i}} (X_i - \overline{X}_{\tilde{N}_{P_i}})^2 (Z_{i\tilde{M}_{q_j}} - \overline{Z}_{i\tilde{M}_{q_j}})^2}}$, где $\tilde{N}_{p_i}, i \in \{1,...,P\}$ и $\tilde{M}_{q_j}, j \in \{1,...,Q\}$.

Рассмотрим некоторые варианты покрытий. Пусть $\tilde{M} = \{1,...,365\}$. Разделим $\tilde{M}$ на 12 элементов покрытия $\tilde{M} = \{\tilde{M}_i \mid i \in \{1,...,12\}\}$, где $\tilde{M}_1 = \{1,2,...,31\}, \tilde{M}_2 = \{32,33,...,58\}$ и так далее. Это естественное разбиение дней года по месяцам.

Рассмотрим следующий вариант покрытия $\tilde{N}_{\tilde{P}} = \{\tilde{N}_{p_i} \mid \tilde{N}_{p_i} = \{(i-1)*(step+window)+1,...,i*(step+window)\}\}$, где $i \in \{1,...,P\}$. $step, window$ – числовые параметры, определяющие «шаг» и «окно» покрытия.

Программная разработка параметрических динамических функций отклика проводилась в open-source интегрированной среде разработки Eclipse на языке Java [1].

Для иллюстрации работы программы приведем тестовые расчеты для хронологии: идентификатор места CHOK1, порода Larix (лиственница), широта 70.5, долгота 148.1 и длина хронологии 582 года с 1412 по 1994 гг. Метеостанция: Coku идентификатор, широта 70.62, долгота 147.88, ежедневные температурные измерения с 1944 по 1990 гг. Таким образом, общий временной период анализа данных — с 1944 по 1990 гг.

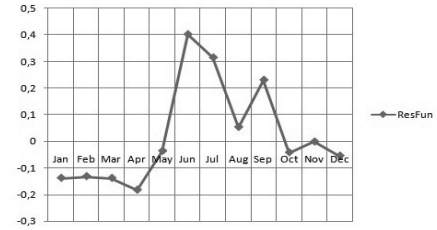


Рисунок 1. Функция отклика

На рис 1. приведен график функции отклика (response function) [2, 3] для тестовых данных.

Рассмотрим следующий вариант покрытия $\tilde{N}_{\tilde{P}} = \{\tilde{N}_{p_i} \mid \tilde{N}_{p_i} = \{i,..., N-P-i\}\}$, где $i \in \{1,...,P\}$. При данном покрытии мы получаем P функции, из которых можно построить поверхность, что позволит анализировать влияние климатической составляющей на индексный ряд в динамике по периоду в годах.

Выберем P равным 35 — тогда элементов покрытия будет 12, и для каждого элемента посчитаем функцию отклика (рис. 2). Для лучшего визуального анализа функций отклика определим минимальный и максимальный коэффициент корреляции для каждого месяца (рис. 3).

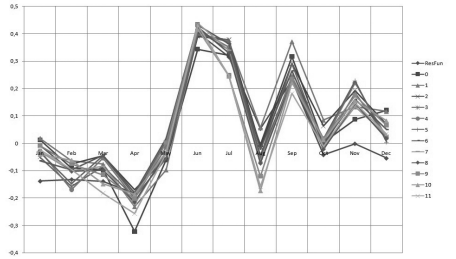


Рисунок 2. Семейство функций отклика

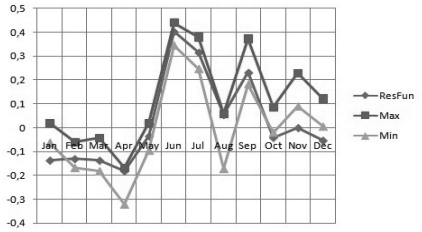


Рисунок 3. Максимальные и минимальные коэффициенты корреляции помесячно

Для того чтобы конкретизировать изменения коэффициента корреляции по элементам покрытия, выведем вид «сбоку» для месяцев июнь и июль (рис. 5). JunAll (июнь) и JulAll (июль) — это графики корреляции за весь период.

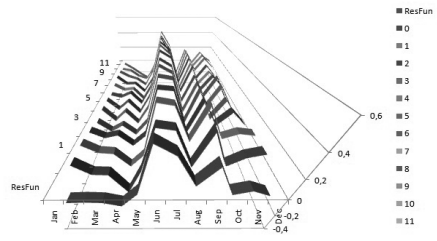


Рисунок 4. Семейство функций отклика в виде объемного графика

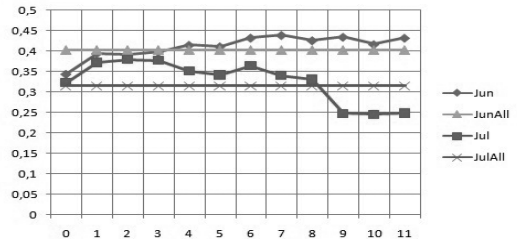


Рисунок 5. Коэффициенты корреляции со сдвигом в один год для июня, июля и за весь период

Пусть Z — ежедневные климатические измерения за каждый год, т. е $\tilde{M} = \{1,...,365\}, \tilde{N} = \{1,...,100\}$. Определим следующие покрытия $\tilde{M}_{\tilde{Q}} = \{\tilde{M}_{q_j} \mid \tilde{M}_{q_j} = \{j,...,M - Q - j\}\}$. Для множества индексов $\tilde{N}$ определим следующие покрытия $\tilde{N}_{\tilde{P}} = \tilde{N}$. При данных покрытия построим динамическую функцию отклика. Меняя Q, можно подобрать оптимальный временной период, определяющий максимальное влияние на прирост.

Определим покрытия $\tilde{N}_{\tilde{P}}$, где P равно 35. Построим графики коэффициентов корреляций (рис. 6 и рис. 7).

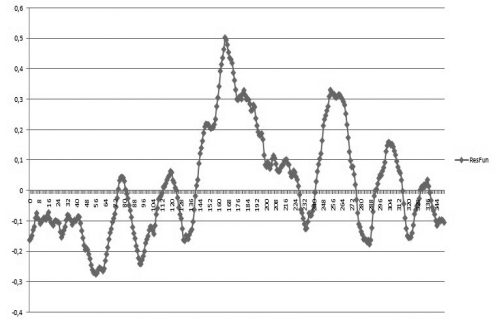


Рисунок 6. График коэффициентов корреляции за 30 дней и сдвиг в один день за год

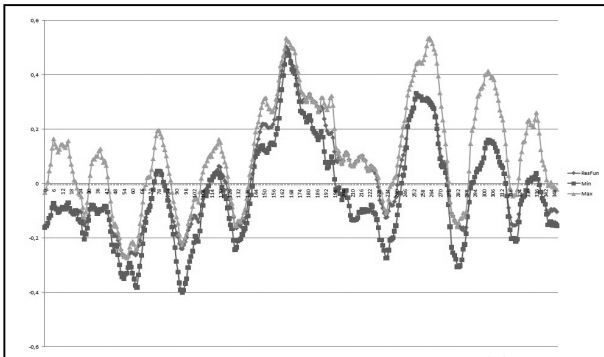


Рисунок 7. Пределы изменения коэффициентов корреляции от минимального до максимального

Вывод результатов расчета осуществляется в формате Excel с дальнейшим построением графиков с использованием VBA Excel.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Шилд Г.* Полный справочник по Java. 7-е изд. М.: Изд. дом «Вильямс», 2007. 1034 с.
2. *Ваганов Е. А., Шашкин А. В.* Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
3. *Ваганов Е. А., Качаев А. В.* Дендроклиматический анализ роста сосны в лесоболотных фитоценозах Томской области // Лесоведение. 1994. № 6. С. 3—10.

***

МОДЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОВМЕСТНОГО ВЛИЯНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА И ВЫПАДЕНИЙ АЗОТНЫХ СОЕДИНЕНИЙ ИЗ АТМОСФЕРЫ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

А. С. КОМАРОВ, В. Н. ШАНИН

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия

АННОТАЦИЯ

Проведен анализ динамики органического вещества почвы в лесах разных климатических зон Европейской России для сравнения скоростей секвестрирования углерода в почву при разных климатических сценариях и разных уровнях выпадений соединений азота из атмосферы. Показано, что суммарный эффект двух воздействий, увеличивая продуктивность древостоев, приводит к общему увеличению органического вещества в почве. Этот вывод справедлив для всех климатических зон, причем на более северных территориях различия меньше.

Система моделей биологического круговорота углерода и азота EFIMOD [1, 6] использовалась для моделирования динамики углерода и азота в экосистемах бореальной зоны европейской части России для анализа совместного влияния изменений климата и возможного увеличения выпадений соединений азота из атмосферы, легкодоступных для питания растений. Общая схема системы моделей включает имитирование роста древостоя, которое зависит от потребления деревьями соединений азота, динамику растворимых форм азота в почве и динамику разложения органического вещества почвы, а также процесс выщелачивания азота. Скорость минерализации органического вещества почвы зависит от содержания азота в свежем опаде и лесной подстилке. EFIMOD позволяет имитировать механизм обратной связи между почвой и растительностью посредством такого параметра, как количество азота в доступной для растений форме. Данная индивидуально ориентированная система моделей, предназначенная, в первую очередь, для оценки динамики лесных экосистем на локальном уровне, была адаптирована для прогноза экосистем на больших территориях, с использованием в качестве входных

данных результатов таксационных описаний. Такой пространственно-детализированный подход позволяет, с одной стороны, оценить динамику территории в целом и выявить общие закономерности и, с другой стороны, сохранить высокий уровень детализации, при котором можно анализировать динамику каждого конкретного участка (выдела). Это делает возможным сравнительный анализ, а также позволяет использовать результаты моделирования при построении геоинформационных систем и пространственном анализе.

В качестве экспериментальных объектов были выбраны Данковское лесничество в Московской области, Мантуровское лесничество в Костромской области и Железнодорожное лесничество в Республике Коми (общая площадь — порядка 17000 км^2) (рис. 1). Для оценки реакции лесных экосистем на поступление соединений азота из атмосферы были выбраны 2 сценария: базовый (7.2 кг/га в год для Мантуровского, 13.2 — для Данковского и 4.8 — для Железнодорожного) и сценарий, предусматривающий рост выпадения соединений азота на 6 кг/га в год для каждого из объектов. Сравнение проводилось при сценарии без воздействий и при двух климатических сценариях (прогноз с помощью модели HadCM3, сценарий эмиссии A1Fi [4]). Моделирование происходило на 100 лет вперед. Система моделей параметризовалась на уровне лесотаксационного выдела; использовались материалы лесоустройства, генерализованные на основе трех ключевых характеристик: доминанты древостоя, группы возраста и типа лесорастительных условий по Воробьеву — Погребняку, был проведен анализ основных источников неопределенностей и оценены ключевые параметры модели, такие как коэффициенты скоростей разложения для разных фракций органического вещества почвы и биологические свойства видов древесных растений [8]. Для оценки чувствительности модели к варьированию входных параметров использовалась процедура Монте-Карло. Выяснено, что чувствительность к малым изменениям скоростей разложения органического вещества почвы возрастает вместе со стадией разложения. Также система моделей EFIMOD оказалась чувствительна к изменению параметров перераспределения прироста биомассы по органам дерева и параметров вероятностной функции смертности. В рамках подготовительного этапа работы также была проведена верификация модели на основе материалов лесоустройства и данных таблиц хода роста. Процедура верификации показала удовлетворительное соответствие результатов моделирования натурным данным [5, 9].

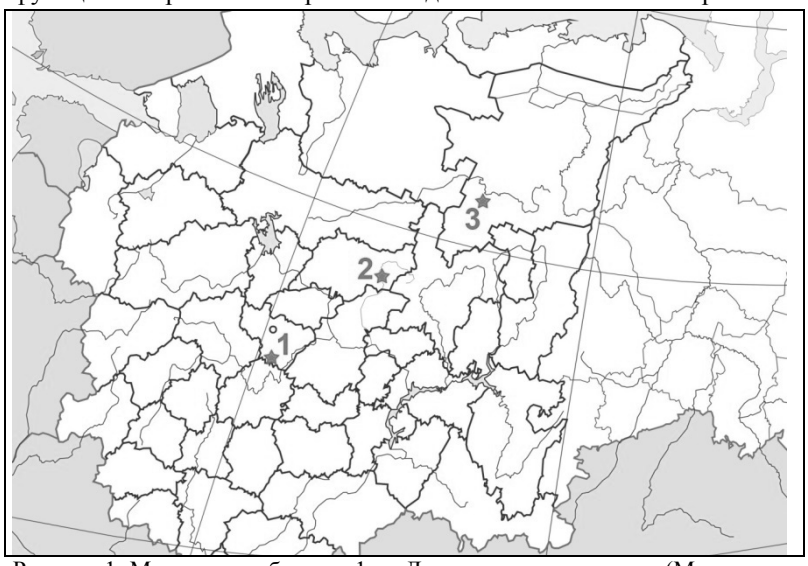


Рисунок 1. Модельные объекты: 1 — Данковское лесничество (Московская область), 2 — Мантуровское лесничество (Костромская область), 3 — Железнодорожное лесничество (Республика Коми)

Использование в работе трех модельных территорий, расположенных в зональном ряду от среднетаежных до хвойно-широколиственных лесов, позволяет экстраполировать результаты моделирования на большие территории. Необходимо отметить, что для выбранных районов характерны значительные отличия фитоклиматических условий. Так, Данковское лесничество в Московской области состоит преимущественно из сосновых лесов на легких почвах с примесью широколиственных пород. Железнодорожное лесничество в Республике Коми в основном представлено ельниками на влажных тяжелых почвах, видовое разнообразие деревьев при этом невелико и состоит из бореальных видов. Мантуровское лесничество в Костромской области занимает промежуточное положение. Оно представлено большим набором типов леса в широком спектре условий местообитаний. Все три района сильно затронуты рубками 40—60-х годов прошлого века.

Запас углерода в почве для всех модельных районов в сценарии без воздействий незначительно увеличивается в начале периода моделирования, затем происходит его стабилизация. Отметим, что пулы органического вещества почвы по-разному реагируют на лесохозяйственные сценарии. Стабильный гумус является буферным компонентом почвы и слабо реагирует на антропогенные воздействия, в отличие от лабильного гумуса и подстилки, количество которых может сильно колебаться вследствие поступления порубочных остатков.

Запас углерода в древостоях при сценарии без воздействий возрастает. Увеличение скорости прироста древесной растительности (примерно на 5 % в десятилетие) хорошо согласуется с данными

полевых измерений [7]. При этом наблюдаются долгопериодические колебания, связанные с изменением видового состава (смена пионерных древесных видов видами-участниками поздних стадий сукцессий) и возрастной структурой (переход одновозрастных насаждений в разновозрастные).

При сравнении между собой климатических сценариев можно отметить, что в сценариях с изменением климата, которое выражается, в первую очередь, в повышении среднемесячных температур, происходит ускорение минерализации детрита. Следствием повышения интенсивности деструкционных процессов в почве является снижение запаса углерода в соответствующем пуле сухостоя и валежа. Другим следствием является увеличение количества азота почвы в форме, доступной для растений, что, в свою очередь, способствует росту продуктивности древостоев, так как данный фактор является лимитирующим в большинстве экосистем бореальных лесов [2, 3]. Такое увеличение активности почвенных деструкторов и скорости минерализации было отмечено во многих исследованиях (например, [8, 10]).

Для сравнения соотношения между чистой первичной продукцией (NPP) и эмиссией углекислого газа из почвы (их разница демонстрирует закрепление углерода в экосистеме) была выбрана разница их среднегодичных показателей за весь период моделирования (рис. 2). Можно отметить, что изменения климата оказывают существенное влияние на продуктивность леса — разница по данному показателю между двумя климатическими сценариями составляет примерно 11—12 %, то есть при потеплении баланс углерода превышает по своему абсолютному значению аналогичный показатель для стационарного климата.

Анализ результатов позволяет заключить, что повышение количества азота в доступной для растений форме, поступающего в лесную экосистему вместе с атмосферными осадками, повышает продуктивность древостоя, а возросший в результате этого поток опада приводит к росту эмиссии углекислого газа. Дополнительный эффект оказывает более высокое содержание азота в растительных остатках, положительным образом влияющее на скорость их минерализации. При одинаковых уровнях поступления соединений азота из атмосферы сценарии с изменением климата приводят к ускорению деструкционных процессов в почве, т. е. к высвобождению дополнительных количеств неорганических соединений азота, что обеспечивает дополнительный прирост продуктивности.

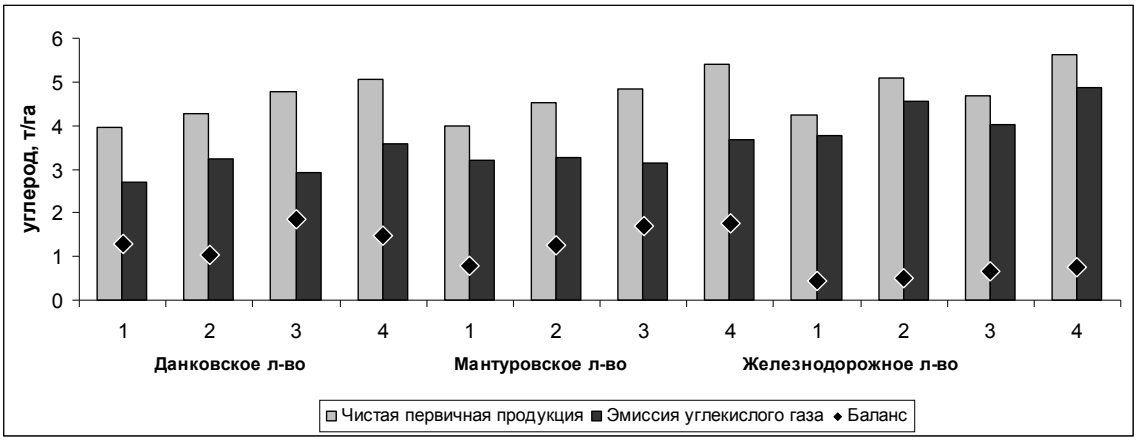


Рисунок 2. Основные пулы углерода (средние значения за период моделирования) при разных уровнях поступления соединений азота с атмосферными осадками (1 — базовый уровень, стационарный климат, 2 — базовый уровень, изменение климата, 3 — повышение на 6 кг N га$^{-1}$ год$^{-1}$, стационарный климат, 4 — повышение на 6 кг N га$^{-1}$ год$^{-1}$, изменение климата)

Однако вследствие того, что возросшая продуктивность сопровождается ускоренной минерализацией опада, баланс углерода в лесной экосистеме (чистая первичная продукция за вычетом дыхания и эмиссии углекислого газа из почвы) практически равен для обоих климатических сценариев и растет только с повышением годовой нормы поступления соединений азота. Увеличение количества соединений азота, поступающих в лесные экосистемы из атмосферы, также приводит к возрастанию их продуктивности и к увеличению запасов органического вещества в почве, преимущественно за счет накопления органического вещества в лесной подстилке. Потепление действует в другом направлении, уменьшая количество органического вещества в подстилке. Суммарный эффект двух воздействий приводит к общему увеличению органического вещества в почве, в особенности при стационарном климате. Этот вывод справедлив для всех трех территорий, причем на более северных территориях различия меньше.

Благодарим к. г. н. С. С. Быховца за предоставленные метеорологические данные и помощь в химическом анализе образцов почвы. Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН № 4.

ЛИТЕРАТУРА
1. *Моделирование* динамики органического вещества в лесных экосистемах / отв. ред. В. Н. Кудеяров. М.: Наука, 2007. 380 с.
2. *Федорец Н. Г., Бахмет О. Н.* Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2003. 240 с.
3. *Bobbink R., Hicks K., Galloway J., Spranger T., Alkemade R., Ashmore M., Bustamante M., Cinderby S., Davidson E., Dentener F., Emmett B., Erisman J.-W., Fenn M., Gilliam F., Nordin A., Pardo L., de Vries W.* Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis // Ecological Applications. 2010. 20 (1). P. 30—59.
4. *Gordon C.; Cooper C., Senior C. A., Banks H., Gregory J. M., Johns T. C., Mitchell J. F. B., Wood R. A.* The simulation of SST, sea ice extents and ocean heat transports in a version of the Hadley Centre coupled model without flux adjustments // Climate Dynamics. 2000. 16. P. 147—168.
5. *Komarov A. S., Shanin V. N.* Comparative analysis of the influence of climate change and nitrogen deposition on carbon sequestration in forest ecosystems in European Russia: simulation modelling approach // Biogeosciences. 2012. 9. P. 4757—4770.
6. *Komarov A. S., Chertov O. G., Zudin S. L., Nadporozhskaya M. A., Mikhailov A. V., Bykhovets S. S., Zudina E. V., Zoubkova E. V.* EFIMOD 2 — A model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems // Ecological Modelling. 2003. 170. P. 373—392.
7. *Lopatin E., Kolström T., Spiecker H.* Determination of forest growth trends in Komi Republic (northwest Russia): combination of tree-ring analysis and remote sensing data. Boreal Environment Research. 2006. 11. P. 341—353.
8. *Rustad L. E., Campbell J. L., Marion G. M., Norby R. J., Mitchell M. J., Hartley A. E., Cornelissen J. H. C., Gurevitch J.* A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming // Oecologia. 2001. 126. P. 543—562.
9. *Shanin V., Komarov A., Mikhailov A., Bykhovets S.* Modelling carbon and nitrogen dynamics in forest ecosystems of Central Russia under different climate change scenarios and forest management regimes // Ecological Modelling. 2011. 222. P. 2262—2275.
10. *Vetter M., Wirth C., Böttcher H., Churkina G., Schulze E.-D., Wutzler T., Weber G.* Partitioning direct and indirect human-induced effects on carbon sequestration of managed coniferous forests using model simulations and forest inventories // Global Change Biology. 2005. 11. P. 810—827.

***

УДК 630.58.02+528.8

АВТОМАТИЗИРОВАННОЕ ДЕШИФРИРОВАНИЕ ЛЕСОТАКСАЦИОННЫХ ВЫДЕЛОВ ПО МАТЕРИАЛАМ КОСМИЧЕСКОЙ СЪЕМКИ И ЦИФРОВОЙ МОДЕЛИ РЕЛЬЕФА МЕСТНОСТИ

М. А. КОРЕЦ[1], Д. И. СТАРОВОЙТОВ[2], В. С. ПРОКУШКИН[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] ФГУП «Рослесинфорг», филиал «Востсиблеспроект», Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Объектно-ориентированный метод сегментации был применен для контурного дешифрирования лесоустроительных выделов на основе цифровой модели рельефа (ЦМР) и данных космической съемки RAPIDEYE. В качестве тестовых объектов для отработки методики были использованы территории заповедников «Кузнецкий Алатау» и «Саяно-Шушенский». Предложенный подход позволяет снизить трудозатраты и субъективизм таксатора, одновременно сохраняя традиционные критерии контурного дешифрирования лесоинвентаризационных выделов.

Введение. В соответствии с инструкцией проведения лесоустройства [1] лесотаксационный выдел является базовым элементом лесоустройства и определяется как относительно однородный участок леса по породному составу и лесорастительным условиям, включая преобладающую крутизну и экспозицию склона [3, 4]. Традиционно картографирование выделов осуществлялось методом ручного контурного дешифрирования спектрозональной аэрофотосъемки. Характеристики выдела присваивались инженером-таксатором по материалам полевых обследований. Очевидно, что такой ручной подход достаточно трудоемок и субъективен. Широкая доступность в последнее время космической съемки высокого пространственного и спектрального разрешений, цифровых моделей рельефа и программного обеспечения для их тематической обработки позволяет реализовать автоматизированную объектно-ориентированную методику контурного дешифрирования и тактирования выделов.

Исходные данные. Разработка и тестирование предлагаемой методики осуществлялись в процессе работ, выполняемых по первому разряду лесоустройства [1] для территорий заповедников «Кузнецкий Алатау» и «Саяно-Шушенский», расположенных в горных районах Центральной и Южной Сибири. Обработка данных осуществлялась с использованием программных пакетов Trimble eCognition 8 [5] и ESRI ArcGIS 10 [2].

Для оценки однородности лесорастительных условий по топографическим характеристикам была использована растровая цифровая модель рельефа (ЦМР) местности ASTER GDEM2 [6] с пространственным разрешением 20 м в пикселе.

Картографирование лесотаксационных характеристик осуществлялось на основе мультиспектральной спутниковой съемки RAPIDEYE [7] с пространственным разрешением 5 м в пикселе. Спутниковые сцены для тестовых районов с датами съемки за август 2013 прошли стандартную для уровня 3A (5 спектральных каналов, Ortho Products) радиометрическую и геометрическую коррекции, включая ортонормирование с точностью привязки до 10 м.

В качестве дополнительной информации использовались бумажные карты предыдущего лесоустройства с границами лесотаксационных выделов и кварталов, а также материалы полевых работ 2013 г.

Методы и результаты. На основе используемой ЦМР были рассчитаны дополнительные растровые слои крутизны и экспозиции склонов ($a°$), а также двухслойное изображение (рис. 1 а): *Sin (a), Cos(a)*, где a — величина угла экспозиции пикселя, измеряемая в градусах относительно направления на север. Изображение (*Sin (a), Cos(a)*) было подвергнуто автоматической сегментации (Segmentation Multiresolution [5]) с параметром масштабной детализации, обеспечивающим средний размер однородного сегмента (выдела) около 4 га (рис. 1 а). Вес текстурного критерия при сегментации в данном случае был минимальным. Аналогичным образом было сегментировано пятиканальное спутниковое изображение RAPIDEYE (рис. 1 б) с использованием как спектральных, так и текстурных признаков с весами 0.7 и 0.3 соответственно. Результирующие полигональные слои относительно однородных выделов на основе ЦМР и RAPIDEYE были пересечены друг с другом, а также с квартальными полигонами, оцифрованными с планшетов прежнего лесоустройства. Полученные комбинированные выделы были автоматически сглажены (Smooth Polygon [2]) и генерализованы (Eliminate [2]) путем слияния мелких полигонов (менее 4 га) с использованием правила сохранения границ полигонов с приоритетом, возрастающим в следующем порядке: границы по спутниковой съемке, границы по ЦМР, границы квартальной сети. Для полученных полигонов были вычислены и заполнены атрибуты средних значений высоты, уклона и преобладающей экспозиции по румбам. Редактирование и заполнение таксационных характеристик полученных выделов осуществлялось экспертом-таксатором на основе визуальной интерпретации расчетных ЦМР-характеристик выделов, космической съемки RAPIDEYE, полевых данных и материалов предыдущего лесоустройства (рис. 1 в).

Дополнительно для двух тестовых участков с использованием метода управляемой классификации (Minimum Distance [5]) выделов по расчетным признакам ЦМР (*Sin (a), Cos(a)*) и RAPIDEYE (5 спектральных каналов) полученным выделам был автоматически присвоен класс из набора тестовых типов поверхности (береза, пихта, прогалины) (рис. 1 г). Используя те же исходные данные, эксперт-таксатор провел контурное дешифрирование и таксацию тестовых участков по традиционной визуальной методике.

Сравнительный анализ результатов компьютерной и экспертной классификации, выполненный для 250 выделов двух тестовых участков Кузнецкого Алатау в виде таблицы межклассового соответствия (табл. 1), показал удовлетворительное соответствие автоматического и ручного подходов.

В результате экспериментальных работ была принята методика окончательного формирования таксационных выделов на основе комбинации автоматического и экспертного подходов. За контурную основу принимались выделы, автоматически полученные по топографическим и спектральным признакам. Атрибуты выделов частично заполнялись расчетными характеристиками по ЦМР (высота, уклон, экспозиция) и космической съемке (предварительный класс земной поверхности). Остальные таксационные характеристики присваиваются таксатором по традиционной схеме, опираясь на данные расчетных характеристик, предыдущего лесоустройства и полевой таксации.

Таблица 1. Сравнительный анализ результатов компьютерной и экспертной классификации (взаимное распределение площадей классов в %)

Класс		Компьютерная классификация			Итого, %
		Береза	Пихта	Прогалины	
Экспертная классификация	Береза	**68**	8	24	100
	Пихта	11	**76**	13	100
	Прогалины	14	12	**74**	100

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные значения по строке.

Заключение. Предлагаемый автоматизированный подход по сравнению с традиционным позволяет более чем в два раза повысить производительность работ при контурном дешифрировании лесотаксационных выделов, снизить влияние субъективного фактора при формировании геометрии и характеристик выделов.

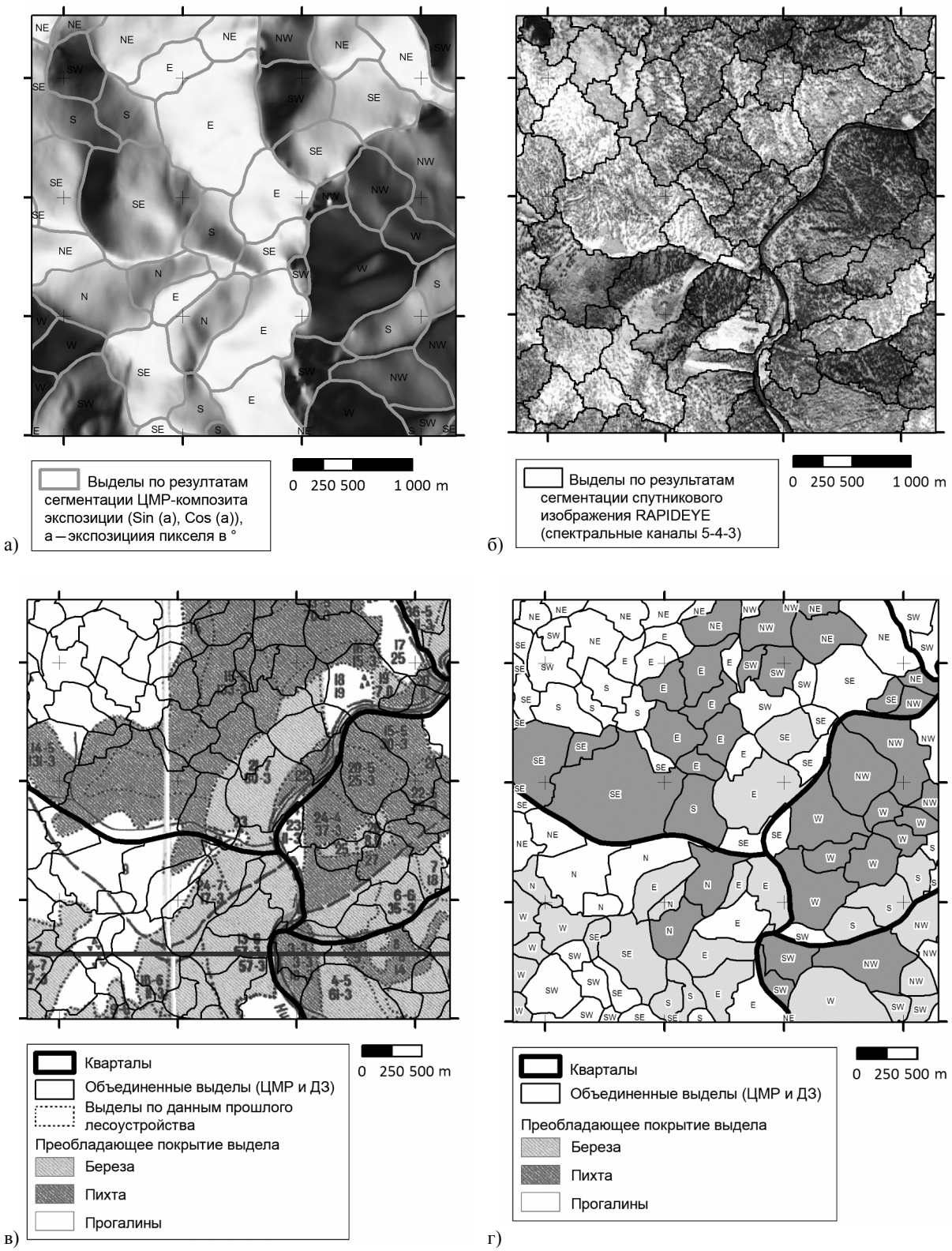


Рисунок 1. Этапы автоматизированного дешифрирования лесотаксационных выделов: а) сегментация двухслойного растра (Sin и Cos угла экспозиции пикселя) на основе ЦМР (ASTER GDEM2, разрешение 20 м); б) сегментация 5-канального спутникового изображения (RAPIDEYE, 23.08.2013, разрешение 5 м); в) объединение выделов на основе ЦМР и ДЗ с картами предыдущего лесоустройства (отсканированные планшеты масштаба 1 : 25000); г) результат компьютерной классификации выделов. Обозначения преобладающих экспозиций выделов по румбам: N — северная, S — южная, E — восточная, W — западная

Работа выполнена при поддержке международного проекта ZAPAS (FP7-SPACE-2010-1-263271), проекта Министерства образования и науки РФ (14.B25.31.0031) и грантов РФФИ (14-05-00420, 13-05-98053).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Инструкция* по проведению лесоустройства в лесном фонде России / под ред. Л. Ю. Минаева. № 6. Ч. 1. Организация лесоустройства. М.: Воениздат, 1995. 274 с.
2. *Руководство* пользователя «ArcGIS 10.2» / ESRI, 380 New York Street, Redlands, CA 92373-8100. USA, 2013
3. *Ryzhkova V., Danilova I., Korets M.* A GIS-based mapping and estimation the current forest landscape state and dynamics // Journal of landscape ecology. 2011. Vol. 4. № 1. P. 42—55.
4. *Ryzhkova V., Danilova I.* GIS-based classification and mapping of forest site condition and vegetation // BOSQUE 33(3), 2012. P. 293—297. DOI: 10.4067/S0717-92002012000300006.
5. *User Guide* «eCognition Developer 8.9» / Trimble Germany GmbH, Arnulfstrasse 126, D-80636 Munich, Germany, 2013.
6. *URL 1*: http://asterweb.jpl.nasa.gov/gdem.asp.
7. *URL 2*: http://blackbridge.com/rapideye/products/ortho.htm.

***

УДК 630:634.0.902:551.794

ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ ЕНИСЕЙСКОГО МЕРИДИАНА В ГОЛОЦЕНЕ

В. Л. КОШКАРОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Проведена реконструкция лесного покрова территории Енисейского меридиана на основе анализа динамики видового состава голоценовых семенных комплексов с учетом данных радиометрического анализа. Выявлены особенности трансформации лесных фитоценозов при изменении эколого-климатического режима, определена морфоструктура лесов на разных элементах рельефа. Получена последовательная хронология лесообразования с временным шагом от 200 до 1500 лет.

Главный компонент биогеоценоза — это лесной фитоценоз (ЛФ), которому принадлежит наибольшая «биогеоценозообразующая роль» [9]. Комплексы биогеоценозов, сменяющие друг друга во времени, представляют собой многовековой процесс лесообразования. Поэтому изучение трансформации лесных сообществ в историческом времени должно быть одним из важнейших аспектов современного лесоведения, знание которого определяет тактику хозяйственного воздействия на лес [3, 5—9, 12].

Основными источниками информации о пространственно-временном механизме развития прошлых ЛФ, о динамике их структуры и биоразнообразии являются данные палеоботанических исследований, в частности, палеокарпологических (ископаемые семена, плоды). Они дают детальную характеристику каждого элемента лесного биогеоценоза на формационном, ценотическом и индивидуальном уровнях. Это достигается с использованием эколого-фитоценотического подхода [4, 10, 11], применяемого в современной геоботанике, к интерпретации ископаемых комплексов, которые позволяют определить биоэкологические группы по формам рельефа.

Направление и темпы трансформации ЛФ определяет динамика видового состава травяно-кустарничкового покрова, который, как указывал еще Г. Ф. Морозов [6], является наиболее чувствительным индикатором качественного состава леса и его взаимосвязи с внешней средой. А для каждого лесообразователя имеется свой сопутствующий спектр эколого-ценотической группы травянистых растений.

В основу анализа особенностей динамики ЛФ в голоцене положен оригинальный палеокарпологический материал по более чем 100 разрезам послеледниковых отложений Енисейского меридиана, подкрепленный данными геохронологии (более 230 радиоуглеродных дат). Территория исследования является уникальным меридиональным биогеографическим рубежом Евразии, проходящим через все природные зоны, а большая часть изученных разрезов находится в зональных экотонах, что повышает индикационную значимость полученных данных.

В результате проведена реконструкция динамики ЛФ Енисейского меридиана начиная с периода 13,5 тысяч лет назад. Выявлены особенности трансформации лесных сообществ во время изменений эколого-климатического режима, определены состав и структура типов леса на разных элементах рельефа. В каждом из них наряду с собственно эдификаторами и доминантами установлены и

характерные ценоэлементы — маркеры, которые стали индикаторами не только лесорастительных, но и общих климатических условий.

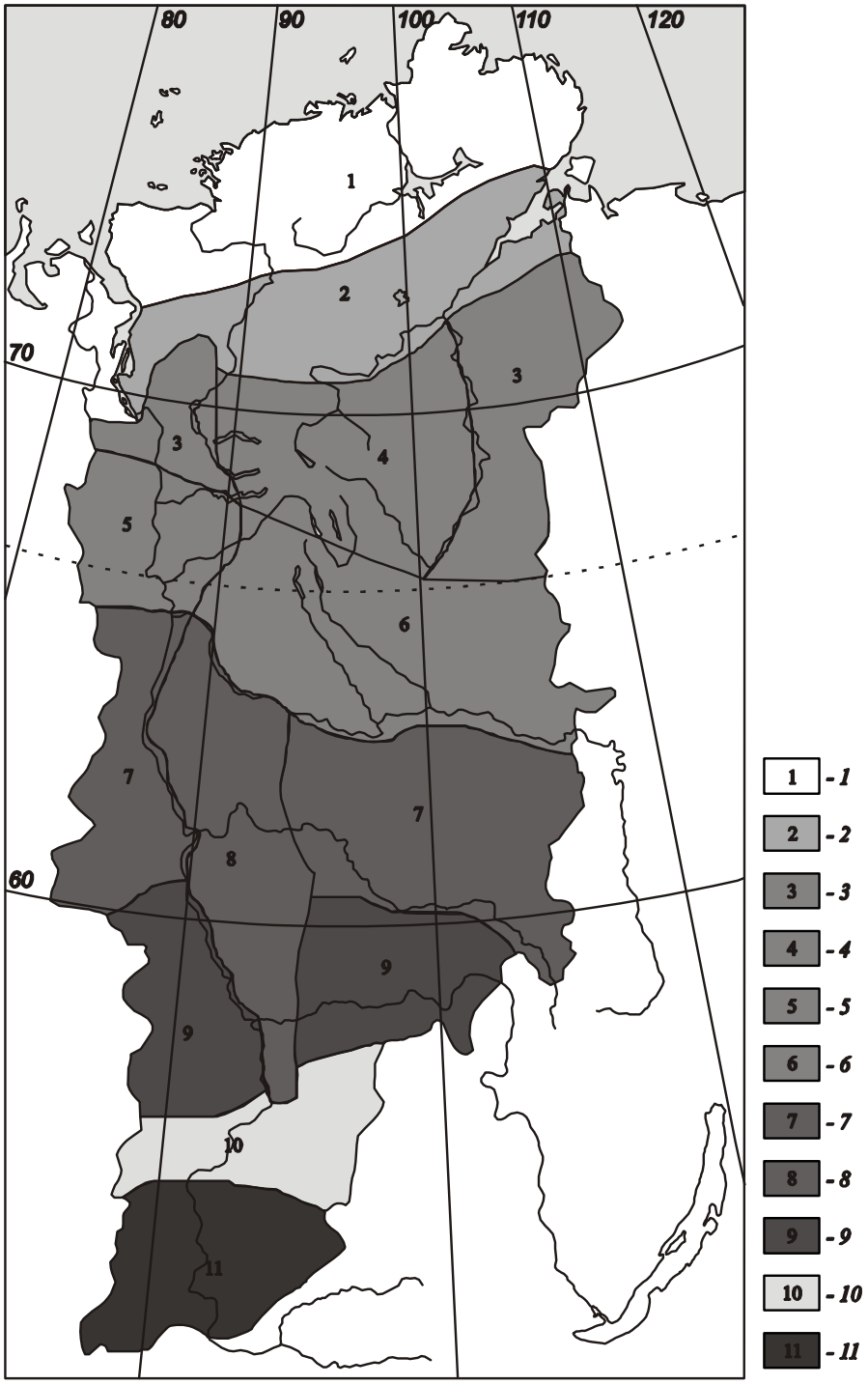


Рисунок 1. Карта-схема зональных формаций Енисейского меридиана, доминирующих в большей части времени интервала 9000—5000 лет назад.

Зональные формации: 1 — лесотундровая березово-лиственничная; 2 — северотаежная лиственнично-еловая с березой; 3 — среднетаежная еловая с лиственницей, березой; 4 — среднетаежная сосново-лиственничная; 5 — среднетаежная темнохвойная с преобладанием кедра; 6 — среднетаежная лиственнично-сосновая; 7 — южнотаежная темнохвойная с преобладанием пихты; 8 — южнотаежная темнохвойная с преобладанием кедра; 9 — подтаежная сосново-лиственничная; 10 — степная с участками лесостепной лиственничной; 11 — горно-таежная смешанная

В данном сообщении зональные трансформации ЛФ приведены для трех крупных временных периодов послеледниковья, контрастно отличающихся климатическими режимами, установленными для всей Евразии [1, 2].

13000—9000 лет назад (л. н.) — время повышения температуры, крайне неустойчивый климат, чередование резко теплых и резко холодных коротких фаз. В результате потепления и смягчения континентальности климата, наступивших после последнего позднеплейстоценового похолодания, произошел довольно быстрый распад перигляциального растительного комплекса. На севере, в пределах 72—68º с. ш., довольно быстро стали распространяться леса из лиственницы, ели, березы, южнее (до 56º с. ш.) — и сосны, т. е. начинается развитие бореальной лесной зоны в северных и центральных районах Енисейского меридиана. Возобновительная стратегия лесообразователей в это время относится в основном к экотопическому типу [12], только лиственница имеет устойчивый фитоценотический тип.

9000—5000 л. н. — время стабильного теплого климата с максимумом в середине и нарастанием увлажненности. На севере, в пределах 72—68º с. ш., широкое развитие получает еловая формация мохово-травяных групп, где ель выступает как фитоценотический патиент, образуя еловые зональные леса, аналогичные современным на северо-востоке Европы (рис. 1). Южнее (современная северная и средняя подзоны тайги) господствуют темнохвойная и сосновая формации разнотравных групп, занимавших каждая свой экотоп в зависимости от рельефа. Основную фитоценотическую роль в них выполняли пихта и сосна. Кедр и лиственница занимали позиции главным образом экотопических патиентов. На месте теперешней южной тайги и подтайги широко развита была березово-лиственничная лесостепь, заходя в низкогорья, а южнее простиралась степь.

Начиная с 5000 л. н. и до современности — уменьшение тепла, повышение увлажненности (в середине короткий теплый и сухой период — 4000—3000 л. н.). Изменения в первой половине этого периода привели к интенсивному лесообразованию на большей части Енисейского меридиана и дифференциации возобновительных стратегий у каждой лесообразующей породы, укреплению их фитоценотической значимости и, в конечном итоге, к большему разнообразию типов лесных формаций. Последовавшее в середине периода явное потепление климата способствовало ослаблению лесообразовательного процесса и сокращению лесных площадей. Естественно, произошла и смена в структуре ЛФ. Уменьшение лесистости территории связано не только с климатическими изменениями, но и с резким возрастанием антропогенного воздействия. Дальнейшее похолодание и увеличение увлажненности способствовали формированию лесов современного облика.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 14-05-00088).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Зубаков В. А., Борзенкова И. И.* Палеоклиматы позднего кайнозоя. Л.: Гидрометеоиздат, 1983. 210 с.
2. *Изменение* климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет (кайнозой: от палеоцена до голоцена) / под ред. А. А. Величко. М.: ГЕОС, 1999. 260 с.
3. *Колесников Б. П.* Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. 1974. № 2. С. 3—20.
4. *Молокова Н. И.* Эколого-ценотический анализ и феноиндикация высотно-поясных комплексов типов леса (на примере гумидных районов Саян): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1992. 23 с.
5. *Морозов Г. Ф.* Учение о лесе // Избранные труды. Т. 1. М.: Лесн. пром-сть, 1970. 559 с.
6. *Морозов Г. Ф.* Учение о типах насаждения // Избранные труды. Т. 2. М.: Лесн. пром-сть,1971. 536 с.
7. *Смолоногов Е. П.* Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины. Свердловск: УрОАН СССР, 1990. 288 с.
8. *Сукачев В. Н.* История растительности СССР во время плейстоцена // Растительность СССР. Т. 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1938. С. 183—234.
9. *Сукачев В. Н.* Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 458—486.
10. *Типы* лесов Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 223 с.
11. *Типы* лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 336 с.
12. *Уткин А. И.* Возобновительные стратегии основных древесных пород России и лесообразовательный процесс // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке: Матер. междунар. конф., посв. 90-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Б. П. Колесникова. Владивосток: Биолог.-почв. ин-т ДВО РАН, 1999. С. 69—72.

***

УДК 582.28

ИЗУЧЕНИЕ МАКРОМИЦЕТОВ В БАЙКАЛЬСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ЮЖНОЕ ПРИБАЙКАЛЬЕ)

А. С. КРАСНОПЕВЦЕВА

Байкальский государственный природный биосферный заповедник, пос. Танхой, Россия

АННОТАЦИЯ
Приводятся данные об изучении макромицетов в Байкальском заповеднике (хребет Хамар-Дабан, Южное Прибайкалье).

Макромицеты — одна из наибольших и разнообразнейших групп живых организмов, ставшая неотъемлемой частью всех водных и наземных экосистем. Грибы играют большую роль в круговороте веществ в природе, в разложении остатков животных и растений, попадающих в почву, образовании в почве органического вещества, повышении плодородия почвы, применяются в медицине. Шляпочные грибы широко используются как продукты питания.

Инвентаризация биоты макромицетов, выявление их роли в лесных экосистемах важны как с теоретической точки зрения, так и с практической. Результаты эколого-микологических исследований позволят в первую очередь уточнить списки видов, встречающихся на данной территории, а также могут быть использованы для составления базы данных по биоразнообразию грибов Южного Прибайкалья. Кроме того, ведущим направлением в инвентаризационной флористической работе является создание списков редких и исчезающих видов грибов, разработка научно обоснованных методов их охраны.

Хребет Хамар-Дабан, протянувшийся в широтном направлении вдоль южного побережья озера Байкал, — уникальный регион с разнообразием климатических особенностей, почвенного и растительного покровов, подчиненных вертикальной поясности горных ландшафтов. Исходя из этого всестороннее исследование биоты грибов данного региона и, в частности, макромицетов представляет большой интерес.

Основная часть территории Байкальского заповедника и его охранной зоны занимает центральный участок горного хребта. Климатические условия на территории заповедника неоднородны. Они зависят от многих факторов, самым значительным из которых является воздействие огромной водной массы Байкала. В результате этого воздействия климат северного макросклона Хамар-Дабана существенно отличается от южного, носит черты муссонности, здесь отсутствуют резкие перепады температур, зима отличается многоснежьем и сравнительно слабыми морозами, тогда как летние месяцы прохладные, с частыми и продолжительными дождями. Флора заповедника характерна для гор Южной Сибири. Преобладающее большинство видов относится к бореальной эколого-географической группе, но наряду с ними в значительном количестве встречаются представители и других групп — монтанной, лесостепной, альпийской и других.

Первые данные инвентаризации макромицетов были предоставлены сотрудниками Московского лесотехнического института в 1987 году. По материалам, собранным при лесопатологическом обследовании лесных насаждений Байкальского заповедника, был составлен список из 102 фитопатогенных видов грибов [3]. Дальнейшие исследования проводились сотрудниками заповедника. Для изучения видового состава и экологии макромицетов был использован преимущественно метод регулярных маршрутных учетов. Видовой состав макромицетов установлен на основании результатов собственных сборов и наблюдений. В результате обработки материалов список макромицетов пополнился 100 видами.

Таким образом, в настоящее время на территории Байкальского заповедника и его охранной зоны выявлено 202 вида грибов, которые относятся к 3 классам (*Ascomycetes, Basidiomycetes* и *Deuteromycetes*), 12 порядкам, 41 семейству, 115 родам.

Ведущими по видовому составу являются семейства *Polyporaceae* — 51 вид, *Tricholomataceae* — 21 вид, *Russulaceae* — 20 видов, *Boletaceae* — 16 видов, *Melampsoraceae* — 10 видов. Данные семейства объединяют 58.42 % видов, выявленных на исследуемой территории. Остальные семейства насчитывают от 7 до 1 вида.

Наибольшее количество видов содержат роды *Lactarius* — 11 видов, *Phellinus* — 10, *Russula* — 9, *Leccinum* — 7, *Suillus* — 6, *Pomitopsis* — 5, *Cortinarius* — 5 и *Tyromyces* — 4 вида.

При изучении микобиоты были обнаружены редкие виды макромицетов, занесенных в Красную книгу Республики Бурятия [1]. Это осиновик белый (*Leccinum percandidum* (Vassilk.) Watling.), трутовик чозениевый (*Polyporus chozeniae* (Vass.) Parm.), кордицепс военный (*Cordyceps militaris* (Fr.) Link.) и скелетокутис лиловый (*Skeletocutis lilacina* A. David et Keller).

Полученные в результате наших исследований данные нельзя считать окончательными.

Кроме инвентаризации макромицетов, в заповеднике ведутся фенологические наблюдения за грибами, учет их урожайности. В список постоянно учитываемых видов входят наиболее распространенные съедобные грибы семейств *Boletaceae, Russulaceae, Tricholomataceae,* а также некоторые условно съедобные и ядовитые грибы, хорошо определяемые в полевых условиях, всего около 30 видов. Данные приводятся в Летописях природы.

Фенология растений занимается наблюдением за заметными, легко распознаваемыми явлениями (фазами) развития и с их помощью устанавливает годовой ход развития растений. По отношению к грибам-макромицетам фенологические подходы до сих пор недостаточно проработаны. Это, в частности, связано с тем, что у этих организмов относительно легко можно учесть только одну фазу — образование плодовых тел.

Основные наблюдения за фенологией макромицетов и их урожайностью проводятся на северном макросклоне хребта. Этот район характеризуется максимальными показателями выпадения осадков. Главной отличительной особенностью его является значительное распространение пихты. В лесном поясе эта порода входит в состав кедрово-пихтовой, пихтово-кедровой, елово-пихтовой тайги. На нижних прибайкальских террасах распространены вторичные березовые леса, сфагновые болота, елово-кедровые, кедрово-еловые и кедрово-пихтовые леса. Склоны отрогов покрыты почти исключительно темнохвойной тайгой, изредка перемежающейся высокотравьями у выходов подземных вод. По долинам рек узкими лентами тянутся тополевые леса.

Постоянные фенологические наблюдения за макромицетами проводятся стандартным методом первичной регистрации срока на постоянных фенологических маршрутах с конца апреля по октябрь с 1984 года. Отмечаются сроки первого появления, массового развития и последняя встреча грибов.

Глазомерная оценка плодоношения грибов проводится по шкале Галахова [2]. Урожай грибов каждый год меняется по объему грибных запасов и незначительно — по видовому разнообразию. Отмечено, что и видовой состав грибов, произрастающих в охранной зоне северного макросклона хребта Хамар-Дабан, и их урожайность больше, чем на территории заповедника. Однако в последние годы наблюдается снижение урожайности макромицетов как на заповедной территории, так и в охранной зоне. Несмотря на то, что многие виды регулярно отмечаются в исследуемом районе, встречаются они единичными, немногочисленными экземплярами или небольшими группами.

Закономерности этих изменений установить пока не удалось. Некоторые виды появляются через год или вообще раз в несколько лет. И зависит это не только от колебаний климатических условий, но и, возможно, от какой-то цикличности развития мицелия и его готовности к плодоношению.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Красная* книга Республики Бурятия. Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск: Наука, 2002. 340 с.
2. *Преображенский С. М., Галахов Н. Н.* Фенологические наблюдения. М., 1948. 157 с.
3. *Соколова Э. С.* Фитопатогенные грибы древесных пород Байкальского заповедника // Растительность хребта Хамар-Дабан. Новосибирск: Наука, 1988. С. 105—112.

***

УДК 630*182.8

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗМЕРОВ ОСОБЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ СОСНЫ РАЗНОЙ ПЛОТНОСТИ

В. В. КУЗЬМИЧЕВ, Л. С. ПШЕНИЧНИКОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Рассмотрена изменчивость диаметров деревьев в связи с изменением плотности посадок сосны в возрасте от 12 до 30 лет. Выявлено, что снижение значений максимальных и средних диаметров в связи с повышением плотности происходит в ограниченном диапазоне густот, который сокращается с увеличением возраста. Установлена существенно меньшая изменчивость искусственных древостоев по сравнению с естественными.

Изменчивость особей в популяции является необходимым условием ее существования и имеет наследственную основу. В то же время различия в условиях существования отдельных особей увеличивают фенотипическую (модификационную) изменчивость, и лишь элиминация из сообщества наименее приспособленных индивидов приводит к ее некоторому снижению.

Целью нашей работы является анализ влияния плотности посадок на изменчивость размеров деревьев в культурах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) разной густоты, созданных под руководством А. И. Бузыкина в южной тайге Красноярского края (Большемуртинское лесничество) в

1982 году. Разногустотный эксперимент культур сосны создан в однородных лесорастительных условиях плакора на серых лесных почвах и включал 18 вариантов густоты посадок, от 0,5 до 128 тыс. экз./га.

В качестве показателя жизненного состояния особей использован диаметр деревьев на высоте груди, который тесно связан коррелятивной зависимостью с их объемом и фитомассой. Это позволяет утверждать, что по изменению диаметров ствола можно проследить действие густоты на изменчивость размеров деревьев как адаптивную приспособительную реакцию сосны на плотность посадки. Исследования проводились в возрасте деревьев 15, 20, 25 и 30 лет.

В качестве показателей изменчивости диаметров использовали размах значений признака или абсолютную разность между (Dmax) и (Dmin), его среднеквадратическое отклонение и коэффициент вариации. Для каждого возраста устанавливалась связь каждого из трех диаметров (D, см) с текущей густотой (N, тыс. шт./га) во всех вариантах опыта. Выравнивание значений диаметров проводилось с использованием уравнения:

$$D = a_0 + a_1 * \exp(-a_2 * N). \qquad (1)$$

Было вычислено 102 показателя среднеквадратического отклонения (включены обмеры в 12 и 17 лет) и определена степень тесноты его связи с возрастом, средним диаметром и текущей густотой с использованием степенного уравнения:

$$Y = b_1 * x^{b2}. \qquad (2)$$

Из других мер изменчивости признаков наиболее часто употребляют коэффициент вариации (CV):

$$CV = (SD/Dm) * 100. \qquad (4)$$

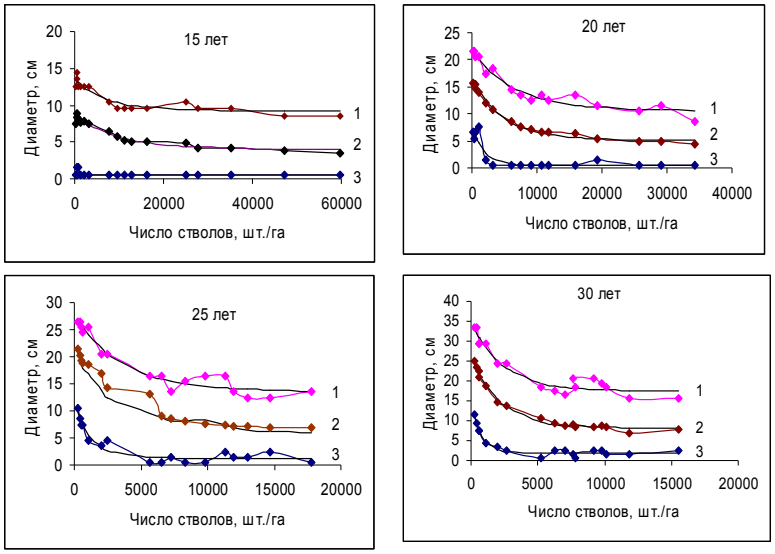


Рисунок 1. Изменение с возрастом размаха варьирования диаметров в культурах сосны разной густоты: 1 — максимальный диаметр, 2 — средний, 3 — минимальный

Как следует из рис. 1, самые тонкие деревья отмечают границу, за которой начинается их отмирание. В 15 лет на нижней границе распределений во всех вариантах густоты, за исключением редких посадок, находятся самые тонкие деревья, диаметром не выше 1 см.

С увеличением возраста в самых редких вариантах граница продолжает сдвигаться вверх за счет роста мелких деревьев, в вариантах средней густоты происходит неравномерный отпад, а в самых густых посадках, испытывающих общую депрессию роста и дифференциацию, до 30 лет сохраняются самые тонкие деревья.

Обращает на себя внимание быстрое изреживание в густых вариантах опыта. Если в 15 лет наибольшая текущая густота равнялась 60 тыс. экз./га, то в 30 лет — только 16 тыс. экз./га, т. е. за 15 лет густота уменьшилась почти в 4 раза. В то же время в самых редких посадках после случайного отпада дальнейшего изреживания не было.

Чем меньше текущая густота культур, тем больше значения всех диаметров. Для максимального и среднеквадратического диаметров в 15 лет наблюдаются фактически одинаковые значения, начиная с текущей густоты 30 тыс. экз./га, а в 30 лет — с густоты около 10 тыс. экз./га. Минимальный диаметр в 15 лет стабилизируется при текущей густоте 1,5 тыс. экз./га, в 30 лет — при текущей густоте около 3 тыс. экз./га. Разные расстояния между выравнивающими линиями в каждом возрасте свидетельствуют о наличии асимметрии распределений, которая меняется как с возрастом, так и с текущей густотой. Таким образом, регулирование густоты оказывает влияние на распределение деревьев по толщине лишь в ограниченном интервале текущих ее значений.

Зависимость среднеквадратического отклонения от возраста древостоев передается степенной функцией (уравнение 2) с коэффициентом детерминации 0,76 и стандартной ошибкой уравнения 0,36 см. Для связи его со средним диаметром коэффициент детерминации равен 0,71, стандартная ошибка уравнения — 0,39 см, с числом стволов коэффициент детерминации равен 0,16 и стандартная ошибка уравнения — 0,67 см. Следовательно, наибольшее влияние на величину среднеквадратического отклонения оказывает возраст древостоев.

При вычислении множественной зависимости среднеквадратического отклонения от трех переменных (средний диаметр, возраст древостоев и число стволов на 1 га) влияние текущей густоты в нашем наборе данных оказалось недостоверным. Окончательное уравнение выглядит так:

$$SD = 0{,}243 * (D^{0{,}257}) * (A^{0{,}577}). \quad (3)$$

Коэффициент детерминации равен 0,89, стандартная ошибка уравнения — 0,25 см. Указанная зависимость приводится на рис. 2.

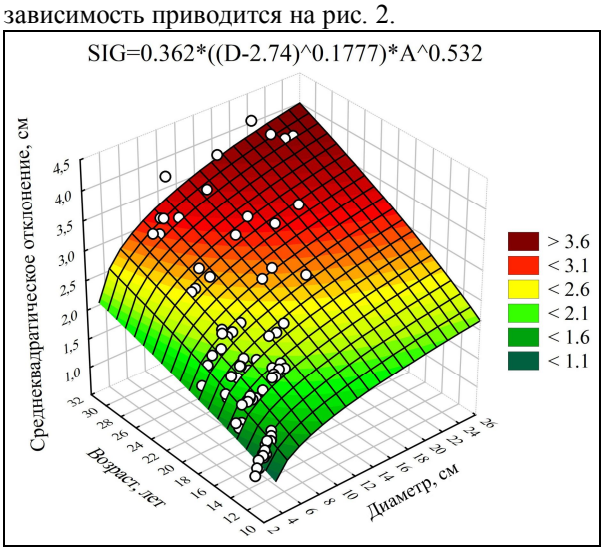


Рисунок 2. Зависимость среднеквадратического отклонения от возраста и среднего диаметра древостоев

При данной форме зависимости отражается также совместное влияние наших независимых переменных на результирующий признак. В результате получено значительное повышение достоверности определения среднеквадратического отклонения по сравнению с использованием только парных связей.

Для коэффициента вариации по нашим данным получена зависимость от среднего квадратического диаметра:

$$CV = 73{,}8/D^{0{,}42}. \quad (5)$$

Коэффициент детерминации равен 0,65, стандартная ошибка уравнения — 5,3 %. Связь коэффициента вариации деревьев по толщине с возрастом культур также оказалась достоверной:

$$CV = 72/A^{0{,}27}. \quad (6)$$

Однако коэффициент детерминации равен только 0,09, а стандартная ошибка уравнения — 8,6 %. Здесь повлияло, видимо, использование небольшого возрастного диапазона. При построении множественной зависимости коэффициента вариации от среднего диаметра и возраста влияние последнего оказалось несущественным.

Оценка степени выраженности вариации признака состоит в сравнении с некоторой обычной ее модификационной интенсивностью. В лесоводстве накоплено значительное количество данных по изменчивости диаметров стволов деревьев и сделаны некоторые обобщения. В частности, Н. М. Глазов [2] показал, что в одновозрастных древостоях естественного происхождения варьирование диаметров деревьев довольно устойчиво, и его можно выразить общим уравнением:

$$CV_D = 140/D^{0{,}5}. \quad (7)$$

По нашим данным, константа в аналогичной зависимости для искусственных древостоев заметно меньше:

$$CV_D = 84/D^{0{,}5}. \quad (8)$$

Коэффициент детерминации равен 0,63, стандартная ошибка уравнения — 5,4 %. В диапазоне значений диаметров эта зависимость практически совпадает с полученной ранее (уравнение 5).

Была проведена проверка достоверности различий констант для естественных и искусственных древостоев. Для этого использовалось вычисление показателя Z, имеющего близкое к нормальному распределение, по формуле [1]:

$$Z = ((Ke-Ki) * n \wedge 0.5) / SDi. \quad (9)$$

Здесь Ke — константа для естественных древостоев, Ki — константа для искусственных древостоев, n — число наблюдений, SDi — стандартное отклонение для константы искусственных древостоев. Получено значение Z = 42,1, что много больше табличного значения 1,96, взятого для вероятности 0,05. Достоверность различий этих констант наглядно показана на рис. 3.

Рисунок 3. Сравнение зависимости коэффициента вариации числа стволов от толщины по нашим данным (1 — фактические значения, 2 — средняя линия) и Н. М. Глазова [2] (3 — естественные древостои)

Таким образом, изучаемые искусственные древостои имеют существенно меньшую изменчивость по сравнению с естественными. Это может быть обусловлено отбором стандартных сеянцев для посадки. Известно [3], что до четырех лет размеры сеянцев связаны с весом семян, и лишь после этого возраста проявляются наследственные свойства растений, приводящие к изменению темпов их роста. Следовательно, отбор стандартных сеянцев для создания искусственных лесов обедняет популяцию и снижает ее устойчивость.

Представляет интерес определение изменчивости средних квадратических значений

диаметров и соответствующих им средних высот по всем вариантам опыта в разные годы (табл. 1).

Таблица 1. Значения коэффициентов вариации средних диаметров и высот в разном возрасте

Возраст, лет	Число опытов	Средний диаметр, см	CV_D	Средняя высота, м	CV_H
12	17	3,4	16,2	3,1	7,6
15	17	6,1	28,8	5,2	6,2
17	17	7,6	35,7	5,9	4,5
20	17	9,4	44,6	7,9	6,0
25	17	11,6	45,8	11,3	5,1
30	17	13,2	48,3	13,3	5,9

Как следует из приведенных данных, изменчивость средних диаметров в 12 лет в два раза выше, чем средних высот, а к 30 годам — в восемь раз. Изменчивость средних диаметров увеличилась за период с 12 до 30 лет в три раза, тогда как для средних высот она остается почти постоянной. Следовательно, такой морфологический признак деревьев, как толщина на высоте груди, относится к лабильным, не влияющим существенно на жизнедеятельность растений. Поэтому реакция древесных растений на плотность популяций более заметно выражается в их росте в толщину. Высота же деревьев относится к стабильным морфологическим признакам. Дифференциация высот контролируется естественным отбором, в результате чего изменчивость средних высот сохраняется на постоянном уровне.

Таким образом, изучение изменчивости диаметров деревьев в модельных популяциях сосны в широком диапазоне их плотности показало ограниченность диапазона густот, в котором наблюдается заметное снижение значений наибольших и средних диаметров. С увеличением возраста этот диапазон быстро сокращается. Начиная с определенной величины текущей плотности посадок сохраняется постоянство этих признаков.

Искусственные древостои имеют существенно меньшую изменчивость по сравнению с естественными, что снижает их устойчивость. Причиной низкой изменчивости является, вероятно, отбор «стандартных» сеянцев.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бернстейн А.* Справочник статистических решений. М.: Статистика, 1968. 162 с.
2. *Глазов Н. М.* Статистический метод в таксации и лесоустройстве. М.: Лесная пром-сть, 1976. 144 с.
3. *Некрасов В. И.* Особенности роста сосны в первые годы жизни на примере *Pinus banksiana* Lamb. // Лесоведение. 1968. 2. С. 33—42.

***

УДК 630 + 528.83 + 004.62

ЗАВИСИМОСТЬ СПЕКТРАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК MODIS ОТ ВЫСОТНОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ ДЛЯ ГОРНЫХ ЛЕСОВ

Н. А. КУКОБА

Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В настоящей работе проведен анализ полученных космических данных на нахождение зависимости спектральных характеристик (MODIS/Terra) горных лесов Западного Саяна от высоты над уровнем моря. Объект изучения имеет ярко выраженные изменения типов лесных экосистем с высотой. В работе использовались данные по модели оценки глобальных значений первичной продуктивности MODIS-NPP.

Одним из важнейших процессов, отражающим качественно и количественно процессы, происходящие в биосфере, является усвоение углерода зелеными растениями (Steven W. Running, 1999). Поглощенный углерод служит для наращивания биомассы растениями и является основой для остальных цепей питания на планете.

В данной работе исследовалось влияние высоты над уровнем моря на изменение спектральных характеристик горных лесов Западного Саяна по спутниковым данным (MODIS/TERRA). Данные MODIS по всей поверхности Земли поступают со спутника Terra каждые 2 дня в 36 спектральных зонах (в диапазоне 0.405—14.385 мкм) с разрешением 250—1000 м (500 м — вегетационные индексы, 1000 м — чистая первичная продукция (ЧПП)). Исследовалось влияние высотной зональности, географических и экологических особенностей территории на значения вегетационных индексов EVI

(http://modis.gsfc.nasa.gov/data/atbd/atbd_mod13.pdf), NDVI (http://gis-lab.info/qa/ndvi.html) и ЧПП (http://modis-land.gsfc.nasa.gov/npp.html) за 2011 г.

Использовался продукт MODIS (http://modis.gsfc.nasa.gov/data/dataprod.html): MOD13, MOD17. Для получения значений вегетационных индексов применялись стандартные методы. Объект исследования — территория Западного Саяна, горная система протяженностью 650 км в южной части Сибири, разнообразный рельеф которой связан с высотой над уровнем моря. Западный Саян имеет вертикальную поясность растительности, представленную здесь степным, лесостепным, подтаежным, черневым, таежным, субальпийским и альпийским поясами. Для анализа был выбран участок размером 10 × 10 км. На данной территории имеется разность высот 650—1500 м. Здесь наблюдаются три высотных пояса, которые характеризуются по высоте над уровнем моря, периоду вегетации и типу растительности:

- черневой пихтово-кедровый пояс (до 900 м), период вегетации 145—155 дней;
- горно-таежный пояс (900—1300 м), период вегетации 120—145 дней;
- субальпийский пояс (1300 м и более), период вегетации 100—120 дней.

Горные лесные экосистемы, расположенные в различных высотных поясах, отличаются составом растительности, продолжительностью вегетационного периода и соответственно величинами ЧПП. Для проведения мониторинга качества и состояния растительного покрова и наличия изменений, связанных с высотной зональностью, необходимо знать, как эти изменения отражаются на спектральных характеристиках горной территории. В большинстве случаев границы высотной зональности слабо изменяются год от года, особенно для древостоев. Возможно резкое изменение границ горного леса определенного типа (связанного с определенным видовым составом деревьев) при антропогенном вмешательстве или природных катаклизмах (вырубки, пожары, ветровалы) либо постепенное изменение границ высотной зональности горных лесов в результате изменения климата, загрязнения окружающей среды и т. п.

На рис. 1 представлены 8-дневные композиты значений ЧПП по трем высотным зонам. Можно отчетливо различить значение ЧПП в субальпийском поясе, которое является наименьшим на протяжении всего вегетационного периода. Это связано с меньшим вегетационным периодом и особенностями самой экосистемы (небольшое количество деревьев, преобладание травянистого покрова).

Широко используемый вегетационный индекс NDVI показывает плотность растительности в определенной точке изображения и равен разнице интенсивностей отраженного света в красном и инфракрасном диапазоне, деленной на сумму их интенсивностей.

С использованием продуктов MODIS были получены значения NDVI, графики изменений которых представлены на рис. 2 (http://gis-lab.info/qa/ndvi.html). На рис. 3 представлен график изменения значений EVI (http://modis.gsfc.nasa.gov/data/dataprod/dataproducts.php?MOD_NUMBER=13).

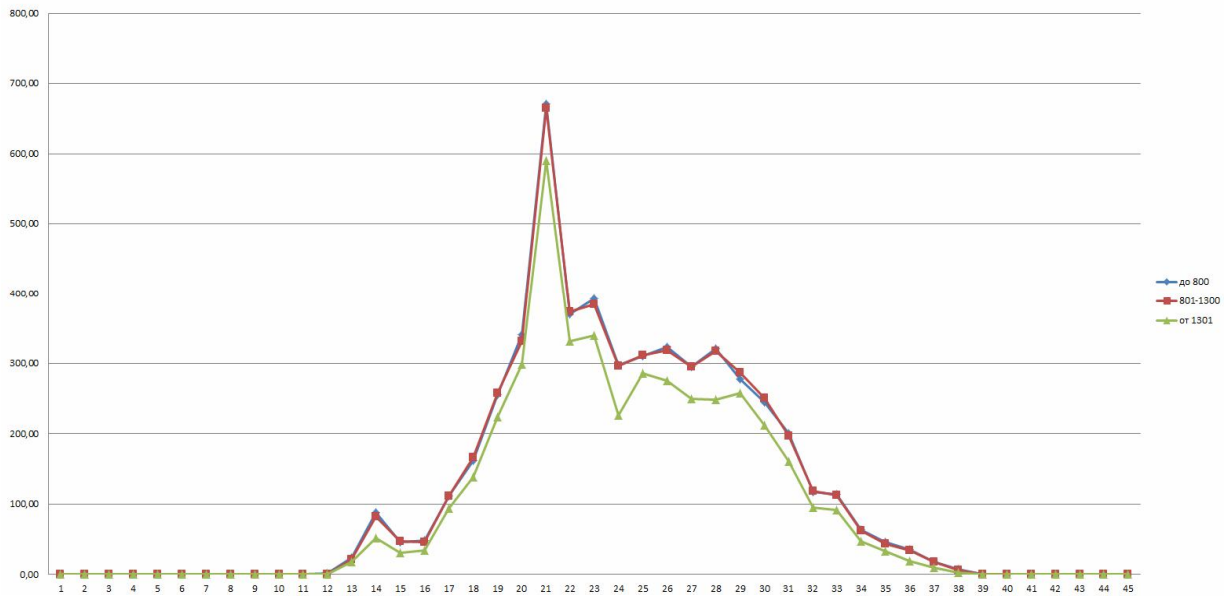


Рисунок 1. Значения ЧПП (MODIS-NPP) на рассмотренной территории за 2011 год

На рис. 1 значения ЧПП в горно-таежном и черневом поясах по данным оценкам практически неразличимы, хотя горные леса, произрастающие в каждой из этих зон, значительно отличаются по

видовому составу и продуктивности согласно наземным данным. Можно сделать вывод, что, используя только данные модели MODIS-NPP, невозможно провести районирование по природным высотным зонам на данной территории несмотря на то, что различные высотные зоны имеют разную продуктивность.

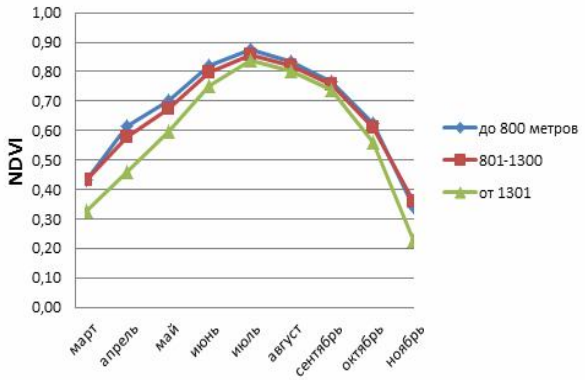


Рисунок 2. Среднемесячные значения NDVI на рассмотренной территории за 2001 год

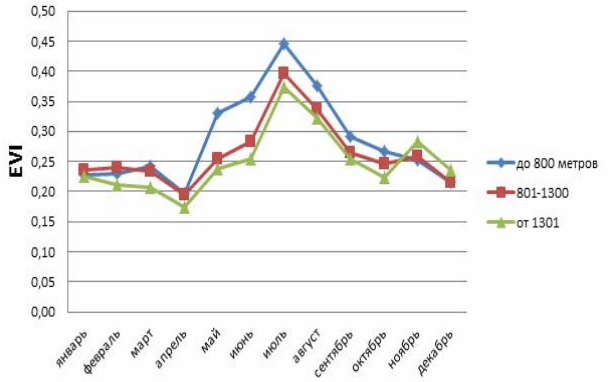


Рисунок 3. Среднемесячные изменения EVI на рассмотренной территории за 2001 год

Графики с данными, представленные на рис. 2 и 3, показывают, что динамика изменений NDVI и EVI для трех рассмотренных высотных зон отличается между собой, однако эти изменения, особенно в летние месяцы, практически неразличимы. Различия в поведении графиков EVI и NDVI связаны с особенностями расчета этих различных вегетационных индексов.

Для районирования территории горной системы на различные высотные зоны, связанные с определенным составом растительности, необходимо использовать данные по вегетационным индексам с временным разрешением не больше 8 дней, взятые в самом начале вегетационного периода. По этим данным можно проводить ежегодный мониторинг границ высотной зональности.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Steven W. Running*. MODIS daily photosynthesis (PSN) and annual net primary prodaction (NPP) product (MOD17) // Algorithm Theoretical Basis Document, 29 April 1999. Version 3.0.
2. *Mingkui Cao, Stephen D. Prince, Jennifer Small, and Scott J. Goetz* Remotely Sensed Interannual Variations and Trends in Terrestrial Net Primary Productivity 1981—2000 / // Ecosystems. 2004. № 7. С. 233—242.
3. *Красноборов И. М.* Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. 379 с.

***

УДК 581.543 : 581.553

ФЕНОИНДИКАЦИЯ ВЫСОТНО-ПОЯСНЫХ КОМПЛЕКСОВ ТИПОВ ЛЕСА ГУМИДНЫХ РАЙОНОВ САЯН

Н. И. МОЛОКОВА

Государственный природный заповедник «Азас», Россия

АННОТАЦИЯ

Для северного макросклона Западного Саяна по результатам исследований 1977—1984 годов приводятся основные черты сезонной ритмики четырех высотно-поясных комплексов типов леса, имеющие значение для их феноиндикации: сроки и сезонная структура вегетационного периода, фенологические кривые, сезонные аспекты в увязке с составом фитоценоморф и эколого-ценотических групп видов флоры.

Высотно-поясной комплекс типов леса (ВПК) как функциональная и хорологическая единица надбиогеоценотического ранга широко используется в классификации и картографировании лесного покрова, в практике лесного хозяйства [5, 10]. Поиск информативных и одновременно физиономичных признаков для диагностики ВПК остается актуальным. В качестве таких признаков рассмотрены состав эколого-ценотических групп видов флоры (ЭЦГ) и сезонная ритмика растительности, несущие интегральную информацию о природных условиях ВПК [6, 8].

Предметом настоящего сообщения являются результаты изучения высотно-поясных особенностей сезонного развития растительных сообществ в Джебашско-Амыльском округе Северной Алтае-Саянской

горной лесорастительной провинции пихтовых и кедровых лесов [10] с получением осредненных интегральных характеристик для ВПК с целью их феноиндикации.

Целям феноиндикации ВПК в наибольшей степени соответствуют динамические процессы вегетационного периода, тесно увязанные с растительностью. Феноиндикация ВПК в нашем понимании — это выделение прямых и аналитических признаков сезонной ритмики сообществ, раскрывающих ВПК как экосистему, занимающую определенное высотно-зональное положение. К таким признакам относятся сезонная структура вегетационного периода, сезонные аспекты, состав феноритмотипов, фенологические кривые, описывающие ход сезонного развития слагающих ВПК биогеоценозов, и другие.

Исследования проведены в 1977—1984 годах на двух экологических профилях через северный макросклон хребта Кулумыс (Западный Саян), представляющих собой полигон-трансекты Ермаковского горного стационара Института леса СО РАН. Профили охватили 8 ключевых участков: 6 постоянных (объекты стационара), 20 временных пробных площадей и фенологические маршруты. Фенологические наблюдения в четырех ВПК (табл. 1) проведены первичным описательным методом регистрации фенологического состояния видов и сообществ [7]. Кроме собственных исследований при обобщении использованы материалы комплексных лесоводственно-экологических исследований на стационаре, Агрометеорологических ежегодников, Метеорологических ежемесячников. По термическим и фенологическим критериям выделились годы с выраженным экспрессивным (1981, 1982), депрессивным (1983) и близким к среднему многолетнему (1977, 1978) сезонным развитием растительности. 1979, 1980 и 1984 годы были неоднозначными по срокам феноэтапов. Феноперіодизация выполнена по феноиндикаторам, установленным для региона Т. Н. Буториной [2] и В. В. Власенко [3] с некоторыми уточнениями.

Анализ сезонной структуры вегетационного периода по ВПК показал общие черты, присущие бореальным ландшафтам [2, 4]: термический тип сезонной ритмики, преобладание в структуре доли весенней и летней вегетации, сокращение с увеличением высоты над уровнем моря доли летней, увеличение весенней и осенней вегетации (табл. 1). Зависимость от абсолютной высоты продолжительности вегетационного периода и сумм положительных температур в его фенологических границах приближается к прямой. В темнохвойных ВПК дата начала вегетации близка к дате разрушения устойчивого снежного покрова, а в подтаежном ВПК — отстает на 12 дней. Наибольшие отличия по ВПК проявляются в сроках наступления феноэтапов, продолжительности феноэтапов и соответственно вегетационного периода, соотношении весенней, летней и осенней вегетации, суммах положительных температур к началу вегетации и теплообеспеченности феноэтапов (табл. 1).

По ВПК охарактеризованы общие и частные сезонные аспекты в динамике по отношению к феноэтапам с указанием сроков их проявления. Характерная особенность темнохвойных ВПК — участие в ранневесеннем аспекте снежников (до 4—5 баллов в начале вегетации) и синузии эфемероидов. Среди рассмотренных фенологических кривых для ВПК наиболее информативна кривая цветения видов, имеющая одновершинный характер во всех ВПК, но разную приуроченность максимума относительно феноэтапов. На основании сроков цветения растений в пределах феноэтапов по ВПК выделено от 5 до 9 фенологических групп видов. Кривые вегетации — динамика общего проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова и отдельно эфемероидов, аспективность осеннего расцвечивания (по 10-балльной шкале) отражают в большей степени особенности отдельных серий типов леса. Они согласуются с составом ЭЦГ и феноритмотипов. Общая черта изученных ВПК — абсолютное преобладание в травяно-кустарничковом покрове феноритмотипа весенне-летне-осеннезеленых видов (80—89 %).

Результаты исследований позволили выделить в сравнительном плане наиболее существенные черты сезонной ритмики по ВПК. Сроки феноявлений приводятся для конкретного высотного интервала наблюдений (табл. 1) в силу проявления высотного фенологического градиента, сезонно-пространственные закономерности изменения которого установлены [6].

Подтаежный ВПК сосново-лиственных лесов. Тип сезонной ритмики — термический, растянутый. Вегетационный период — 157 дней (19.IV — 23.IX). Сумма температур за период — 2187 ºС. Хорошо отделяется от темнохвойных ВПК контрастными весенними и осенними общими аспектами, создаваемыми фитоценоморфой мелколиственного леса (березняками и осинниками), а также доминированием в частных аспектах ЭЦГ лугово-лесного разнотравья и злаков, лугово-лесного крупнотравья и лесостепной.

Черневой ВПК кедровых и пихтовых лесов. Тип сезонной ритмики — термический, растянутый. Вегетационный период — 157 дней (18.IV — 22.IX), сумма температур — 1985 ºС. Характерные частные аспекты — поздневесенний и предлетние массового цветения видов неморальной ЭЦГ (с 20 мая по 20 июня). Хорошо выражена смена частных аспектов в весеннюю и летнюю вегетацию. Она сопровождается сменой доминирования ЭЦГ: эфемероиды — неморальная + таежная — крупные лесные

папоротники + лугово-лесное крупнотравье и таежная. Максимум цветения (18—22 вида, 1—15 июня) соответствует первой половине — середине предлетья. Длительность цветения — 130—140 дней.

Таблица 1. Сезонная структура вегетационного периода в различных ВПК (средняя за 1977—1984 гг.)

ВПК, его высотные границы в м н. у. м. (высотный интервал фенологических наблюдений) и характеристики феноэтапов	Ф е н о э т а п ы						Вегетационный период в целом (начало — конец)
	весенней вегетации			летней вегетации		осенней вегетации	
	начало вегетации	зеленая весна	пред-летье	перво-летье	полное лето	золотая осень (начало — конец)	
Подтаежный ВПК сосново-лиственных лесов 350—500 (300—400)							
Сроки наступления феноэтапов	19.IV	13.V	22.V	18.VI*		28.VIII — 23.IX	19.IV — 23.IX
Продолжительность (дни)	24	9	27	71		26	157
В % от продолжительности вегетационного периода	15,3	5,7	17,2	45,2		16,6	100
Сумма температур выше 0º к началу феноэтапа	42	200	307	725		1938	42
Сумма температур за феноэтап, ºС	158	107	418	1213		291	2187
Черневой ВПК кедровых и пихтовых лесов 350—900 (400—500)							
Сроки наступления феноэтапов	18.IV	14.V	24.V	22.VI	9.VII	26.VIII — 22.IX	18.IV— 22.IX
Продолжительность (дни)	26	10	29	17	48	27	157
В % от продолжительности вегетационного периода	16,5	6,4	18,5	10,8	30,6	17,2	100
Сумма температур выше 0º к началу феноэтапа	26	156	257	653	963	1718	26
Сумма температур за феноэтап, ºС	130	101	396	310	755	293	1985
Горно-таежный ВПК кедровых и пихтовых лесов 800—1500 (950—1000)							
Сроки наступления феноэтапов	12.V	26.V	6.VI	1.VII	22.VII	20.VIII — 11.IX	12.V — 11.IX
Продолжительность (дни)	14	11	25	21	29	22	122
В % от продолжительности вегетационного периода	11,5	9,0	20,5	17,2	23,8	18,0	100
Сумма температур выше 0º к началу феноэтапа	68	149	263	580	842	1223	68
Сумма температур за феноэтап, ºС	81	114	317	272	371	210	1365
Подгольцово-субальпийский ВПК кедровых и пихтовых лесов 1300—1700 (1450—1500)							
Сроки наступления феноэтапов	28.V	6.VI	15.VI	8.VII*		10.VIII — 29.VIII	28.V — 29.VIII
Продолжительность (дни)	9	9	23	33		19	93
В % от продолжительности вегетационного периода	9,7	9,7	24,7	35,5		20,4	100
Сумма температур выше 0º к началу феноэтапа	127	201	291	571		773	127
Сумма температур за феноэтап, ºС	74	90	280	368		203	1015

* В данных ВПК феноэтап полного лета не выделялся, приведены характеристики в целом для лета.

Горно-таежный ВПК кедровых и пихтовых лесов. Тип сезонной ритмики — термический, умеренный. Вегетационный период — 122 дня (12.V — 11.IX), сумма температур — 1365 ºС. Смена общих и частных аспектов слабо выражена, в частных аспектах преобладают виды таежной ЭЦГ и крупные лесные папоротники. Сезонная смена доминирования ЭЦГ характерна только для травяно-зеленомошной и крупнотравной серий типов леса. Пик цветения (12—14 видов, 20 июня — 5 июля) приурочен ко второй половине — концу предлетья. Длительность цветения — 105—115 дней.

Подгольцово-субальпийский ВПК кедровых и пихтовых лесов. Тип сезонной ритмики — термический, сжатый. Вегетационный период — 93 дня (28.V — 29.VIII), маркируется субальпийскими

биогеоценозами. Сумма температур за период — 1015 ºС. Контрастность общих и частных аспектов, их выраженную и быструю смену в течение всего вегетационного периода определяют субальпийские фитоценоморфы. В аспектах прослеживается смена доминирования ЭЦГ и наложение частных аспектов из-за сжатости сроков сезонного развития сообществ. Специфические аспекты образуют субальпийские и тундрово-альпийские виды. Максимум цветения (16—20 видов, 5—20 июля) совпадает с началом летней вегетации. Длительность цветения (85—95 дней) близка к продолжительности вегетационного периода.

Таким образом, феноиндикации ВПК в наибольшей степени отвечают сроки, продолжительность и структура вегетационного периода, фенологическая кривая цветения видов и динамика общих и частных сезонных аспектов. Аспекты являются сезонно-временной разверткой эколого-ценотического состава флоры по ВПК и физиономичности слагающих их фитоценоморф. Сроки сезонного развития и увязанные с ними сезонные аспекты могут быть использованы для наземной и дистанционной индикации ВПК, в том числе при их картографировании с использованием космических снимков.

Результаты исследований актуальны как сравнительный материал в связи с тенденцией потепления климата и возможным сдвигом границ крупных единиц растительного покрова, а также сроков сезонного развития растительных сообществ [1, 9, 11]. Всемирной метеорологической организацией рекомендован для оценки современного климата в качестве точки отсчета 30-летний период 1961—1990 годов. Годы наших исследований сезонной ритмики ВПК относятся к этому периоду.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Алтай*-Саянский регион // Региональные изменения климата и угроза для экосистем. Вып. 1. М.: Русский университет, 2001. 125 с.
2. *Биоклиматическое* районирование Красноярского края / Т. Н. Буторина. Новосибирск: Наука, 1979. 231 с.
3. *Власенко В. И.* Редколесья подгольцово-субальпийского пояса Западного Саяна (структура и динамика): Автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1983. 21 с.
4. *Исаченко А. Г.* Сезонная структура ландшафтов Земли и глобальные пространственно-временные модели // Известия ВГО. 1989. Т. 121. Вып. 2. — С. 104—113.
5. *Кедровые* леса Сибири / И. В. Семечкин, Н. П. Поликарпов, А. И. Ирошников и др. Новосибирск: Наука, 1985. 257 с.
6. *Молокова Н. И.* Эколого-ценотический анализ и феноиндикация высотно-поясных комплексов типов леса (на примере гумидных районов Саян): Автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.16. — 03.00.05. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 1992. 23 с.
7. *Методика* изучения фенологии растений и растительных сообществ / И. Н. Бейдеман. Новосибирск: Наука, 1974. 154 с.
8. *Назимова Д. И., Молокова Н. И.* Эколого-биологические спектры горных лесов избыточно-влажного климата Саян // Ботанические исследования в Сибири. Вып. 4. Красноярск, 1995. С. 43—52.
9. *Назимова Д. И., Царегородцев В. Г., Андреева Н. М.* Лесорастительные зоны юга Сибири и современное изменение климата // География и природные ресурсы. № 2. С. 55—63.
10. *Типы* лесов гор Южной Сибири / В. Н. Смагин, С. А. Ильинская, Д. И. Назимова и др. Новосибирск: Наука, 1980. 336 с.
11. *Чебакова Н. М., Парфенова Е. И., Монсеруд Р. А.* Прогноз изменения фитомассы лесов в широтных и высотных зонах при потеплении климата // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 84—91.

***

УДК 630

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ В ДОЛГОВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКЕ (СОВРЕМЕННЫЙ ЭТАП РАБОТ НА ЕРМАКОВСКОЙ ГОРНОЙ СТАНЦИИ)

Д. И. НАЗИМОВА, Д. М. ДАНИЛИНА, М. Е. КОНОВАЛОВА, Е. И ПОНОМАРЕВ, Н. Ю. СТАШКЕВИЧ, С. Д. БАБОЙ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Объекты Ермаковского стационара (Западный Саян) служат модельным полигоном для исследований горных лесных экосистем на протяжении более 50 лет. В докладе представлены результаты исследований биоразнообразия и долговременной динамики лесных сообществ, полученные в последние годы.

С 1960 г. на Ермаковском стационаре Института леса СО РАН специалистами различных направлений на эколого-географической и лесоводственно-типологической основе ведутся исследования долговременной динамики коренных кедровников и пихтарников и производных от них пихтовых и

лиственных насаждений. Они охватывают высотный профиль от подтаежных лесов до подгольцово-субальпийских редколесий (с 350—500 м до 1300—1500 м н. у. м.). Накопленный многолетний и многоплановый материал позволяет получить данные о ходе лесообразовательного процесса в разных высотных поясах (ВПК), закономерностях формирования и динамики биоразнообразия на высотно-зональном и локальном уровнях. Часть этих результатов, полученных в последние годы (2000—2013), представлена в докладе.

На современном этапе исследований биоразнообразия лесных сообществ, проводимых совместно с ботаниками СФУ (группа Н. В. Степанова), уточнено понятие барьерно-дождевых лесных экосистем в избыточно влажной климатической фации горных лесов Западного Саяна [4, 16]. Оно вошло в классификацию хвойных бореальных лесов гор Евразии [15]. Их распространение подтверждено данными дистанционного зондирования [8, 11] и хорошо согласуется с географией ландшафтов «барьерного подножия» Алтае-Саянской горной области, выделяемых на наветренных склонах Западного и Восточного Саянов [2].

Выполнена классификация почв, представленных на горном профиле через хр. Кулумыс, а также на конкретных пробных площадях с учетом новых критериев диагностики и классификации почв России (2004). Работы выполнялись в комплексе с почвоведами Почвенного института им. В. В. Докучаева и Московского государственного университета под руководством к. г. н. Н. И. Белоусовой.

Пополнена база данных об эколого-фитоценотическом разнообразии сосняков, осинников и березняков в предгорьях Саян и на профиле от Ермаковского стационара до Минусинского бора. Смена типов леса отражает эколого-топологические, высотно-поясные закономерности пространственной организации растительного покрова. Для выявления экологической и ценотической структуры лесного покрова проводится анализ геоботанических описаний с помощью методов ординации по Раменскому и DCA-ординации, выявление спектров эколого-ценотических групп видов по поясам, формациям и типам лесорастительных условий [9].

Роль фитоценотических факторов в формировании хвойных лесов. Изучение лесообразовательного процесса на всем горном профиле на начальных этапах выявило важную роль фитоценотической структуры коренных и производных биогеоценозов в пространственной дифференциации численности и состояния подроста хвойных пород, в первую очередь кедра. Этой проблеме было уделено большое внимание и на новом этапе исследований, продолженных на 10 постоянных пробных площадях после некоторого перерыва. В качестве исходных материалов использовались результаты современных (2000—2013 гг.) и предшествующих (1960—1980-е гг.) комплексных лесоводственно-геоботанических полевых работ, а также массовые данные лесоустройства 1970 и 1995 гг., систематизированные по ВПК и типам лесорастительных условий, аналогичных сериям типов леса.

Проанализированы основные закономерности в распределении подроста и молодого поколения кедра по типам леса, группам типов и сериям на всем высотном профиле от подтайги до горных тундр (300—1500 м абс. выс.). Оценены позиции кедра в сравнении с пихтой на начальных этапах формирования новых генераций этих главных лесообразователей на изучаемом горном профиле.

В подтайге возобновление кедра имеет приуроченность к наиболее увлажненным местообитаниям (травяно-зеленомошным сериям). Препятствием для появления и развития кедра выступают не столько дефицит увлажнения и конкуренция со стороны сосны и лиственных пород, господствующих в этом ВПК, сколько регулярные пожары, уничтожающие подрост кедра. Максимальное количество кедрового подроста в подтаежном ВПК зафиксировано на его границе с черневым поясом (до 9700 экз./га). Зафиксировано уничтожение весенним пожаром крупного подроста кедра высотой 1,5—2,5 м под пологом сосняка орляково-крупнотравного на площади более 3 га вблизи пос. Осиновка и Савельевка в 2008 г. Семена кедра были занесены кедровкой из смежного черневого пояса.

В черневом поясе на протяжении всего периода наблюдений под пологом и на вырубках, площадь которых возросла за 50 лет на 40 %, успешному развитию молодого поколения кедра препятствует развитие вейников (*Calamagrostis langsdorffii, C. obtusata*), крупных папоротников и видов крупнотравья, формирующих повсеместно фитоценотическую структуру нижних ярусов [13]. Это подтверждают выводы, сделанные в 1960—70-х гг. о специфике самых первых этапов лесовозобновления в условиях черневого пояса. Тем не менее в последние годы на некоторых постоянных объектах мониторинга наблюдается вспышка численности мелкого кедрового подроста (до 7600 экз./га) на границе с подтайгой в сомкнутых участках пихтарника мелкотравно-осочкового (возраст основного поколения пихты — 80 лет). Мониторинг динамики сообществ и состояния подроста кедра и пихты на опытных участках контроля и рубок ухода продолжается.

В среднегорной пихтовой тайге процесс естественного возобновления кедра неудовлетворителен на протяжении всех лет наблюдений, несмотря на изреживание крупнотравья и участие в напочвенном покрове зеленых мхов, способствующих сохранности кедрового подроста. Пихтовый подрост повсеместно доминирует и, в отличие от кедрового, представленного мелкими экземплярами, имеет

разновозрастную структуру и хорошее состояние. На участках вырубок посадки крупномерного подроста кедра частично сохранились к 2013 г. в бассейне р. Чебежек; здесь требуется своевременное проведение ухода из-за быстрого зарастания культур мелколиственными породами, травами и кустарниками.

В субальпийском поясе (1300—1500 м н. у. м.) велика разница экологических условий субальпийских лугов и пихтово-кедровых биогрупп. Отчетливо выражена приуроченность сеянцев и подроста кедра к приствольным кругам, группам пихт, участкам валежа с разреженным травяным покровом. Прорастание кедра из орехов, занесенных кедровкой из нижних поясов, успешно, однако их дальнейший рост и развитие зависят от множества факторов. Для отдельных молодых и приспевающих кедров (более 50 лет) отмечается устойчивый успешный рост и величина приростов в последние два десятилетия до 30—50 см.

На субальпийских лугах ввиду высокой плотности крупнотравья кедровка не создает кладовых орехов и, соответственно, подрост кедра практически отсутствует (единично по валежу встречаются угнетенные экземпляры). Пихта в субальпийском поясе как возобновляется семенным путем, так и разрастается в виде стланика вблизи пихтовых биогрупп, причем вегетативная форма размножения наиболее свойственна ей в силу недостатка тепла и особого ветрового режима в высокогорьях.

В горной тундре практически весь подрост кедра произрастает на плоских или вогнутых участках, покрытых карликовой березкой, выполняющей функцию защиты от ветра и суточных перепадов температур. В ходе полевых исследований 2009—2012 гг. встречены соседствующие участки, где его численность варьирует от 0 до 4,4 тыс. экз./га (кустарниковая мохово-лишайниковая тундра). Подрост преимущественно мелкий. К 20-летнему возрасту кедр едва достигает высоты 30—40 см. При этом экземпляры выше 50 см крайне редки. Регулярно встречаются погибшие редкие экземпляры кедрового подроста. Пихта отсутствует.

Проведенный наземный мониторинг в сочетании со сравнительной оценкой численности и состояния подроста кедра и пихты по данным лесоустройства 1970-х и 1990-х гг. позволил дифференцировать общую картину на территории Танзыбейского участкового лесничества по ВПК, сериям типов леса и мезорельефу. На протяжении последних 50 лет возобновление кедра в исследуемом районе под пологом коренных и производных насаждений и на старых вырубках 1940—1960-х гг. остается в целом слабым либо отсутствует. Возобновление пихты успешное почти во всех ВПК (кроме подтайги и горной тундры). Это подтверждает гипотезу о неустойчивости кедра как главного лесообразователя на большей части черневого пояса и необходимости содействия сохранению ценной популяции кедра в данном регионе.

Подходы к сохранению биоразнообразия горных лесов. С использованием многолетних данных наземного и дистанционного мониторинга ключевого полигона Ермаковского стационара [4, 10] определены теоретические и методические подходы к сохранению биологического разнообразия на изученной территории. Эти исследования проведены при активном участии сотрудников и студентов биологического факультета СФУ под руководством к. б. н. Н. В. Степанова, а также сотрудников Центра защиты леса Красноярского края.

Составлен список редких и уязвимых видов растений, грибов, мхов и лишайников с учетом их отношения к пожарам; определены растения-индикаторы восстановительных и дигрессионных стадий пирогенных типов сукцессий наземных экосистем. Результаты опубликованы в статьях и монографиях [6, 7].

На примере Ермаковского района с учетом региональной специфики горных лесов усовершенствована, апробирована и адаптирована методика выделения ключевых местообитаний и объектов для решения задач сохранения биологического разнообразия с использованием ГИС-технологий [1].

Сформирован и продолжает пополняться банк данных спутниковых изображений, максимально широко отражающих ареал горных темнохвойных лесов гумидных провинций Алтае-Саянского экорегиона. Показана перспективность использования спутниковой информации для классификации растительного покрова и мониторинга состояния лесов в целях совершенствования природной основы для многоцелевого лесопользования в горах избыточно влажного биоклиматического сектора гор Алтае-Саянского экорегиона [8, 11].

Важным практическим результатом работ 2011—2012 гг., основанным на многолетних стационарных исследованиях, является экологическое обоснование включения бассейна р. Большой и Малый Кебеж в территорию природного парка «Ергаки». Данный участок хр. Кулумыс, пересекающий три высотных пояса, охватывает часть барьерно-дождевых ландшафтов Алтае-Саянской области и является примером горного лесного резервата, способного обеспечить восстановление уничтоженных и трансформированных рубками и ветровалами экосистем. В силу достаточно высокой степени сохранности девственных лесов, их структуры и биоразнообразия он может рассматриваться как мировое природное достояние. Работы по подготовке материалов, связанные с организацией ООПТ высокого

научного значения, будут продолжены в последующие годы с ориентацией на современные методы исследований и реализации проектов [9, 12].

ЛИТЕРАТУРА

1. *Данилина Д. М., Солдатов В. В., Назимова Д. И., Степанов Н. В., Гостева А. А., Бабой С. Д., Ягунов М. Н.* Методы сохранения биоразнообразия при промышленном лесопользовании на юге Сибири //Лесоведение. 2014. № 3. С. 34—43.
2. *Исаченко А. Б., Шляпников А. А.* Ландшафты мира. М.: Мысль, 1989. 504 с.
3. *Исмаилова Д. М.*, *Назимова Д. И.* База данных по постоянным объектам как основа мониторинга динамики фитоценотической структуры лесов // Формирование баз данных по биоразнообразию — опыт, проблемы, решения: Матер. междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: Изд-во «АРТИКА», 2009. С. 105—111.
4. *Исмаилова Д. М.*, *Назимова Д. И.* Горно-черневые леса барьерно-дождевых ландшафтов Саян: классификация, биоразнообразие, особенности восстановительно-возрастной динамики // Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса: Матер. всеросс. конф. с участием иностранных ученых. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2009. С. 78—81.
5. *Исмаилова Д. М.*, *Бабой С. Д., Гостева А. А., Назимова Д. И.* Применение ГИС для анализа связи лесной растительности с рельефом на примере барьерно-дождевых ландшафтов Западного Саяна // Геоинформатика. 2011. 3. С. 29—35.
6. *Исмаилова Д. М., Солдатов В. В., Гостева А. А., Назимова Д. И., Бабой С. Д., Степанов Н. В., Буда Т. Л., Ягунов М. Н.* Методические рекомендации по сохранению биологического разнообразия в процессе заготовки древесины на территории Красноярского края. Красноярск, 2012. 96 с. **а**
7. *Исмаилова Д. М., Солдатов В. В., Степанов Н. В., Назимова Д. И., Зырянова О. А., Петреченко Н. В.* Практическое руководство по сохранению биоразнообразия в процессе заготовки древесины на территории Красноярского края. Красноярск, 2012. 120 с. **б**
8. *Назимова Д. И., Пономарев Е. И., Степанов Н. В., Федотова Е. В.* Черневые темнохвойные леса на юге Красноярского края и проблемы их обзорного картографирования //Лесоведение. 2004. № 5. С. 45—55.
9. *Назимова Д. И., Дробушевская О. В., Данилина Д. М., Коновалова М. Е., Кофман Г. Б., Бугаева К. С.* Биоразнообразие и динамика низкогорных лесов Саян: региональный и локальный уровни // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. В 2 кн. Кн. 1 / под ред. А. С. Исаева. Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 131—172.
10. *Назимова Д. И., Данилина Д. М., Степанов Н. В., С. Д. Бабой С. Д.*. Сохранение черневых пихтово-кедровых лесов Западного Саяна: современные риски и пути решения проблемы / Экологический риск и экологическая безопасность: Матер. III всеросс. конф. с междунар. участием. Иркутск, 24—27 апреля 2012. С. 271—273.
11. *Пономарев Е. И., Исмаилова Д. М., Назимова Д. М.* Спутниковый мониторинг горных лесных экосистем Саян // Journal of Siberian Federal University. Biology 1 (2011 4). P. 75—85.
12. *Развитие* региональных систем охраняемых природных территорий / отв. ред. докт. с.-х. н. И. В. Семечкин. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. 131 с.
13. *Сташкевич Н. Ю., Исмаилова Д. М., Назимова Д. И.* Роль синузиальной структуры в возобновлении кедрового и пихтового подроста под пологом горных черневых кедровников // Хвойные бореальной зоны. 2013. № 1—2. С. 116—122.
14. *Ismailova D. M.*, Nazimova D. I. Long-term dynamics of mixed fir-aspen forests in West Sayan (Altai-Sayan Ecoregion) / H. Balzter (ed.), Environmental Change in Siberia: Earth Observation, Field Studies and Modelling, Advances in Global Change Research. Springer Science+Business Media B. V. 2010. C. 37—51.
15. *Krestov P., Nazimova D., Stepanov N., DellaSala D.* Humidity dependent forests of the Russion Far East, Inland Southern Siberia, and Korean Peninsula // Temperate and boreal rain forest of the world: ecology and conservation. Iceland Press. Washington, 2010. P. 222—234.
16. *Nazimova D. I., Danilina D. M., Stepanov N. V.* Rain-Barrier Forest Ecosystems of the Sayan Mountains //Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation 2014. 3 (1): 39—47.

***

УДК 630*561.24+633.47+(571.1)(571.5)

РОСТ ХВОЙНЫХ В СМЕШАННЫХ ДРЕВОСТОЯХ НА СТЫКЕ ТАЙГИ И ПОДТАЙГИ В СИБИРИ

С. А. НИКОЛАЕВА[1], Д. А. САВЧУК[1], А. Н. МАРКЕЛОВА[1], Д. И. НАЗИМОВА[2]

[1] Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

На стыке южной тайги и подтайги Западной и Средней Сибири на элементах долинного комплекса рек в условиях повышенного проточного увлажнения формируются многопородные хвойные древостои. Исследованы особенности

радиального прироста и его статистические характеристики у ели, сосны, кедра и пихты из этих сообществ. Рассмотрены связи прироста с климатическими переменными и стоком рек.

На стыке южной тайги и подтайги в Западной и Средней Сибири нередко встречаются лесные сообщества с многопородным составом древостоев. Они, как правило, занимают местообитания с высоким уровнем грунтовых вод (участки, прилегающие к озерам и рекам, пониженные участки днищ ложбин древнего стока). В данном сообщении рассмотрены особенности динамики и статистические характеристики радиального прироста хвойных в смешанных древостоях, приуроченных к элементам (пойма, первая надпойменная терраса) долинного комплекса рек.

Материал собирался в трех сообществах, произрастающих в бассейне р. Томи на юго-востоке Западно-Сибирской равнины (пробная площадь (ПП) Кз-31 и Гр-32) и бассейне р. Ои в предгорьях Западного Саяна (ПП Ос-03). ПП Кз-31 расположена около д. Казанка выше по течению р. Томи от г. Томска на первой надпойменной террасе р. Томи. Состав древостоя — 4С3Е1К2П+Б,Ос. Тип насаждения — разнотравно-осочковый. ПП Гр-32 — около д. Георгиевка ниже по течению р. Томи от г. Томска. Насаждение расположено около небольшого лесного озера на первой надпойменной террасе р. Самуськи — притока р. Томь. Состав — 4С2Е1К3П, ед. Б. Тип — мелкотравно-кисличный. ПП Ос-03 — около д. Осиновка в пойме р. Б. Кебеж, притока р. Ои. Состав — 5С4К2П, ед. Б. Тип — крупнотравно-папоротниковый.

На пробных площадях отобрано по 26—32 модельных дерева (ель, сосна, кедр, пихта), у которых в нижней части ствола по 2 радиусам взяты керны. Ширина годичных колец измерялась на полуавтоматическом комплексе LINTAB с пакетом компьютерных программ TSAP с точностью 0,001 мм. Индивидуальные ряды прироста перекрестно датировались, затем из них убирался возрастной тренд [5]. Полученные индексы прироста для каждого радиуса проверялись на синхронность [1], затем из синхронных рядов строились обобщенные хронологии прироста для каждой древесной породы. Для сравнения использовались ряды температур и осадков по метеостанциям Томск и Оленья Речка, а также ряды расхода воды в р. Томь (пост Томск) и р. Б. Кебеж (пост Григорьевка).

Исследования по анализу статистических характеристик рядов прироста кедра сибирского в лесных культурах и припоселковых кедровниках, проведенные по представительным выборкам [3—4], показали, что изменчивость статистических характеристик его прироста отражает разные аспекты в формировании этих сообществ и динамике их продуктивности. В частности, экстремально высокие значения асимметрии и эксцесса, которые, как правило, изменяются синхронно во времени, могут совпадать или предшествовать на 1—2 года смене элементарных этапов роста древостоев. Наиболее вероятные причины таких изменений — достаточно сильное воздействие внешнего фактора (посадка деревьев, вырубка сопутствующих пород, вспышки массового размножения филлофагов).

Исследованные древостои в бассейне р. Томи представлены четырьмя хвойными породами, в бассейне р. Б. Кебеж в составе древостоя отсутствует ель. Первое поколение деревьев в бассейне р. Томи появилось в 1870—1910 гг., в бассейне р. Б. Кебеж — в 1890—1910 гг. На ПП Кз-31 оно представлено елью с единичными экземплярами кедра, на ПП Гр-32 — елью, кедром и единично сосной, на ПП Ос-03 — сосной и кедром. В первой половине XX в. были еще одна-две волны в появлении деревьев: на ПП Кз-31 — в 1920—1930 гг. (кедр, пихта) и в 1940—1950 гг. (сосна), на ПП Гр-32 — в 1910—1930 гг. (сосна, кедр, ель) и в 1940—1955 гг. (сосна, пихта), на ПП Ос-03 — в 1915—1930 гг. (кедр, пихта) и в 1935—1940 гг. (единично кедр). Периоды появления последующих поколений деревьев приурочены к годам как с низкими, так и с высокими значениями индексов прироста.

В динамике радиального прироста каждой ценопопуляции хвойных в сообществе на протяжении их жизни можно выделить от 6 до 12 элементарных этапов роста (рис. 1). Имеющиеся выборки для каждой древесной породы небольшие, и значения асимметрии и эксцесса могут сильно колебаться при изменении их объема. Но, тем не менее, смена одного этапа роста другим в 70—100 % случаев сопровождается экстремально высокими их значениями, реже такой смене предшествует несколько лет с их повышенными значениями. Смена этапов роста у большей части хвойных в каждом древостое происходила синхронно. Так, на ПП Кз-31 выделено 7, ПП Гр-32 — 10 и ПП Ос-03 — 9 этапов роста древостоев, общих для всех деревьев хвойных, а их средняя продолжительность составила 10—15 лет. Такая частая смена элементарных этапов роста древостоев, скорее всего, указывает на лабильность внешних условий, приводящую к частой перестройке физиологических и ростовых реакций деревьев этих местообитаний.

Анализ осредненных с шагом в 5 лет хронологий хвойных показал, что наименьшая амплитуда их колебаний наблюдается в условиях автоморфных местообитаний [1—2], она увеличивается в местообитаниях бассейнов малых рек (Самуська и Б. Кебеж), достигая наибольших значений у крупных рек (Томь) (рис. 2). Графики индексов прироста разных пород в одном и том же сообществе имеют большое сходство. В отдельные периоды это сходство нарушается (на рис. они выделены овалами). Причины этого, по-видимому, следующие: 1) слабый рост в молодом возрасте у сосны, кедра и пихты на ПП Кз-31 (1940—1955 гг.) и сосны на ПП Гр-32 (1945—1950 гг.); 2) депрессия роста деревьев пихты,

находящихся в составе загущенного полога на ПП Гр-32 (1990—2000 гг.); 3) не выясненные нами причины у сосны на ПП Кз-31 (1995—2005 гг.) и на ПП Ос-03 (1980—2010 гг.). Исключив эти периоды из хронологий, мы построили обобщенные хронологии хвойных для каждого местообитания. Сравнение локальных хронологий сосны автоморфных местообитаний и хвойных переувлажненных проточных местообитаний, произрастающих на юго-востоке Западно-Сибирской равнины, показало их большое сходство.

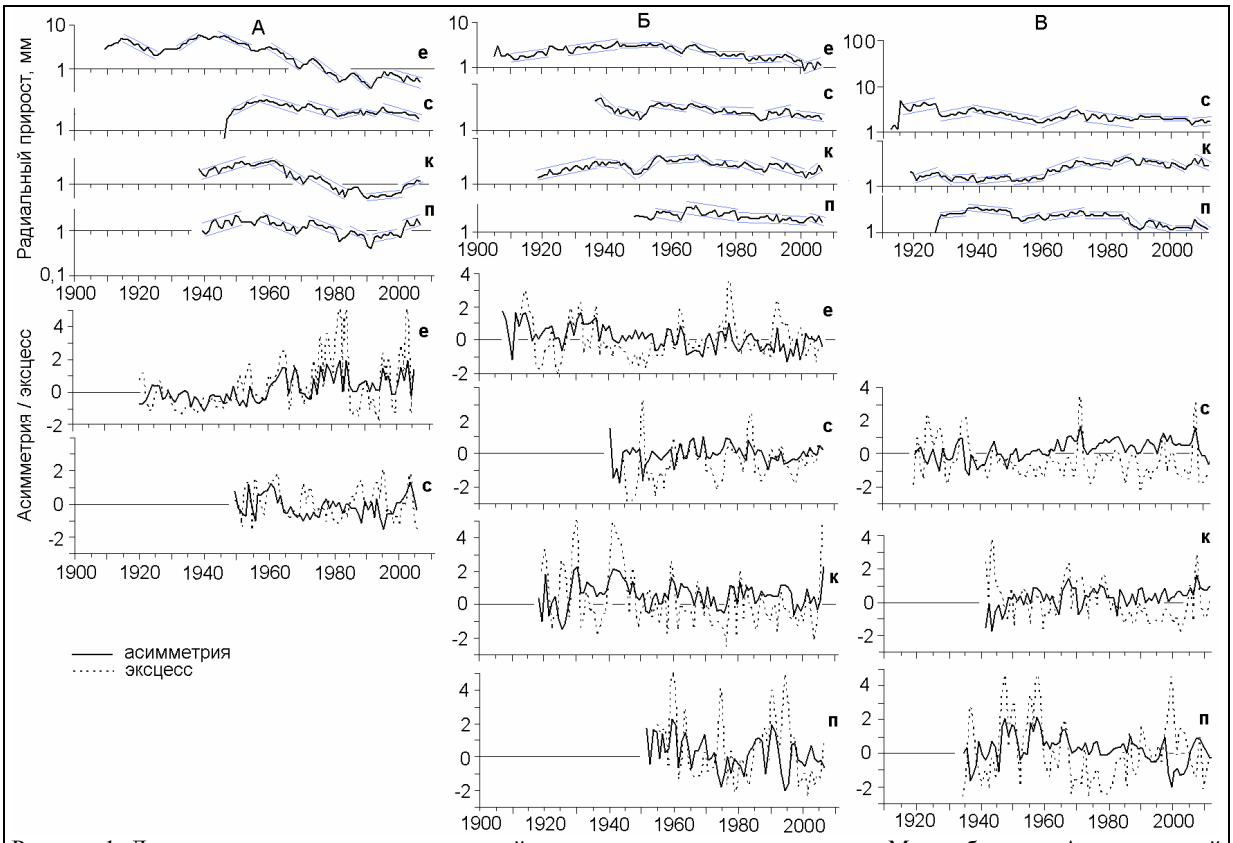


Рисунок 1. Динамика радиального прироста хвойных и его асимметрии и эксцесса. Местообитание: А — на первой надпойменной террасе р. Томи (ПП Кз-31), Б — на первой надпойменной террасе р. Самуськи (ПП Гр-32), В — в пойме р. Б. Кебеж (ПП Ос-03). Древесные породы: е — ель сибирская, с — сосна обыкновенная, к — кедр сибирский, п — пихта сибирская. Отрезками прямых выделены элементарные этапы роста ценопопуляций деревьев

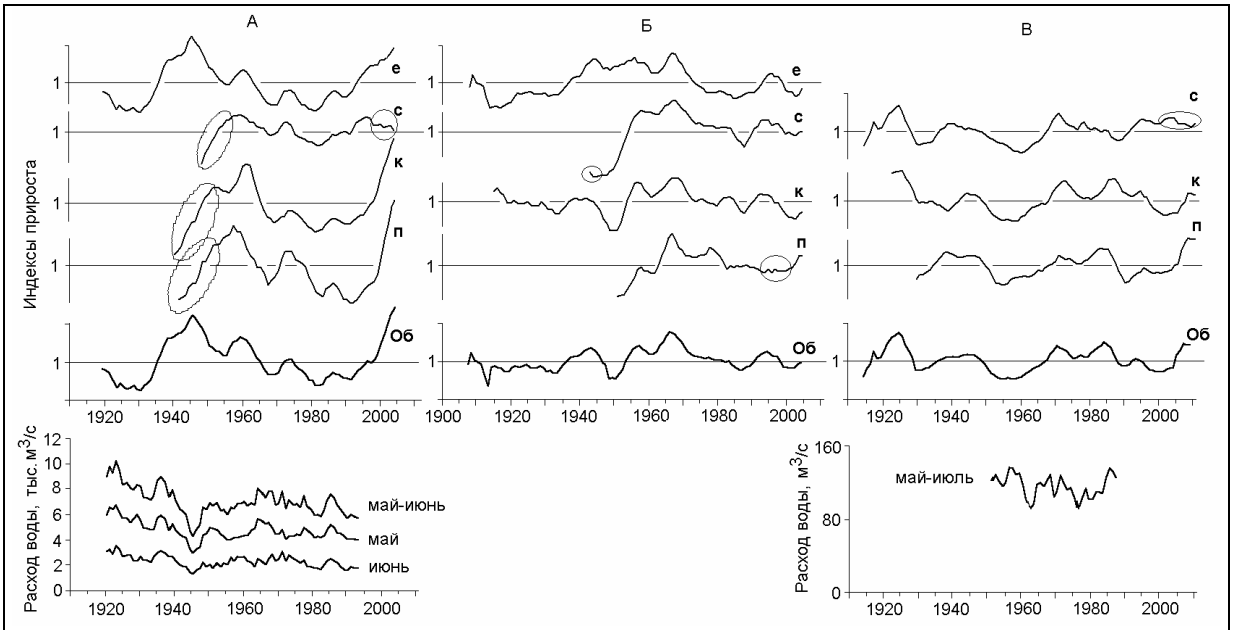


Рисунок 2. Индексы прироста хвойных и расход воды в реках Томь (пост Томск) и Б. Кебеж (пост Григорьевка), сглаженные с шагом в 5 лет. Об — обобщенные локальные хронологии. Остальные обозначения — см. рис. 1

У деревьев сосны автоморфных местообитаний на юго-востоке Западно-Сибирской равнины обнаружены достоверные отрицательные связи с температурами летних месяцев, а также положительные связи с температурами зимне-весеннего периода и количеством осадков зимнее-весенне-летнего периодов [1—2]**.** Локальные хронологии при 5-летнем сглаживании в условиях повышенного проточного увлажнения достоверно коррелируют с температурой и осадками. Но на каждой ПП преобладают свои связи. Например, на ПП Кз-31 только у сосны имеются положительные корреляции прироста с осадками всех осенне-зимних месяцев (R = +0,21—0,53). На ПП Гр-32 у ели, кедра и сосны имеются отрицательные корреляции с температурами (R = –0,21—0,60), а ели и кедра — с осадками (R = –0,23—0,61) зимне-весенних месяцев. На ПП Ос-03 у кедра преобладают отрицательные корреляции прироста с осадками зимне-весенних месяцев (R = –0,30—0,58), у сосны положительные — с температурами (R = +0,31—0,57) весенне-летних месяцев. В области низкочастотных колебаний (более 5 лет) отмечаются положительные корреляции индексов прироста всех хвойных пород с осадками июня на юго-востоке Западно-Сибирской равнины (R = +0,22—0,36), и только у кедра в предгорьях Западного Саяна R = +0,35.

Отсутствие четкой картины зависимости прироста хвойных от метеопараметров позволяет предположить, что эти связи сильно корректируются локальными условиями и факторами неклиматической природы. Это (1) размер водосборного бассейна и объем стока реки (незначительный у р. Самуськи и Б. Кебеж и достаточно большой у р. Томь), (2) положение сообществ в рельефе (ПП Кз-31 и ПП Гр-32 на первой надпойменной террасе и ПП Ос-03 в пойме), (3) напряженные фитоценотические взаимоотношения (повышенная густота на ПП Гр-32 по сравнению с другими ПП за счет развитого второго полога древостоя из пихты, подчиненное положение кедра на ПП Кз-31 и пихты на всех ПП) и т. п.

Коэффициенты корреляции хронологий хвойных и расхода воды при 5-летнем сглаживании также оказались неустойчивыми. Но сопоставление графиков обобщенных хронологий и расхода воды (рис. 2) позволило выделить три периода, когда их тенденции в целом совпадают (1920—1935 и 1970—1995 гг.) или не совпадают (1935—1970 гг.). Период, когда эти показатели изменяются в противофазе, приходится на минимум векового цикла годовой суммы осадков. Причем в это время произошло существенное перераспределение количества осадков внутри года: оно резко снизилось в холодный сезон и увеличилось в теплый по сравнению с периодами с совпадающими тенденциями. По-видимому, в это время должны резко усиливаться связи прироста хвойных с весенне-летними осадками, так же как у сосны автоморфных местообитаний [2].

Таким образом, динамика прироста локальных хронологий хвойных из местообитаний с повышенным проточным увлажнением принципиально сходна с таковой сосны автоморфных местообитаний, но амплитуда колебаний его индексов более высокая. Связи прироста хвойных с метеопараметрами изменяются в зависимости от того, на какую часть (минимум или максимум) в вековом цикле годового количества осадков они попадают. Поскольку на разных отрезках этого векового цикла происходит внутригодовое перераспределение осадков по сезонам, то и сила связей прироста хвойных с осадками разных месяцев на этих отрезках также изменяется.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Маркелова А. Н., Николаева С. А., Тартаковский В. А.* Совместная фильтрация древесно-кольцевых хронологий *Pinus sylvestris* L., произрастающей в оптимальных условиях // Журн. СФУ. Биология. 2012. 5 (1). С. 13—26.
2. *Николаева С. А., Савчук Д. А.* Климатогенная реакция деревьев сосны на юге Томской области // Журн. СФУ. Биология. 2008. 1 (4). С. 400—413.
3. *Николаева С. А., Савчук Д. А., Велисевич С. Н.* Динамика статистических показателей радиального прироста кедра сибирского в измененных ценозах // ИНТЕРЭКСПО ГЕО-Сибирь-2014. VIII междунар. науч. конгр. 17—19 апреля 2014 г., Новосибирск: Сб. матер. Т. 4. Новосибирск: СГГА, 2014.
4. *Николаева С. А., Савчук Д. А., Петрова Е. А*. Динамика роста и развитие *Pinus sibirica* (Pinaceae) в лесных культурах // Растит. ресурсы. 2006. 42 (2). С. 1—17.
5. *Methods* of dendrochronology: Applications in the environmental sciences / E. R. Cook, L. A. Kairukstis, eds. Dordrecht-Boston-London: Kluwer Acad. Publ., 1990. 394 p.

***

УДК 630*561.24

МЕТОД РАЗЛОЖЕНИЯ НА ЭМПИРИЧЕСКИЕ МОДЫ (ЕМД-МЕТОД) КАК ИНСТРУМЕНТ АНАЛИЗА ДЛИТЕЛЬНЫХ ДРЕВЕСНО-КОЛЬЦЕВЫХ ХРОНОЛОГИЙ

Д. В. ОВЧИННИКОВ[1], А. В. МОРДВИНОВ[2], И. А. КАЛУГИН[3], А. В. ДАРЬИН[3], С. Д. ОВЧИННИКОВ[4], В. С. МЫГЛАН[4]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Институт солнечно-земной физики СО РАН, Иркутск, Россия
[3] Институт геологии и минералогии им. В. С. Соболева СО РАН, Новосибирск, Россия
[4] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Использован новый метод исследования временных рядов — метод эмпирической модовой декомпозиции (ЕМД-метод, или метод разложения на эмпирические моды) для анализа длительных изменений радиального прироста лиственницы на верхней границе леса на Алтае в течение последних 2000 лет. Выявлены квазициклические колебания, ассоциированные с солнечными циклами Зюсса (де Врие) (200 лет) и Гляйсберга (100 лет).

Район исследования — Северо-Чуйский хребет в Центральном Алтае — характеризуется резко континентальным климатом, зимними инверсиями температуры, разнообразием локальных климатических условий вследствие особенностей рельефа. Верхняя граница леса расположена на высоте 2200—2300 м н. у. м. и представлена преимущественно лиственницей. Две древесно-кольцевые хронологии по ширине годичных колец длительностью до 2000 лет являлись объектами исследования [2, 5]. Статистические характеристики хронологий и их связь с климатическими факторами обсуждалась ранее [2—5, 8].

Исследования длительных изменений радиального прироста лиственницы на верхней границе леса на Алтае в течение последних 1000—2000 лет представляют большой интерес вследствие следующих причин: они позволяют косвенно оценить изменение лесорастительных условий в горном регионе, учитывая доказанную ранее связь с климатом, выделить периоды спада или улучшений прироста и их причины, определить цикличность лесообразования в экотоне верхней границы леса в прошлом и осуществить прогноз возможного состояния лесорастительных условий в будущем.

Древесно-кольцевые хронологии с верхней границы леса на Алтае длительностью до 2000 лет исследованы с помощью метода разложения на эмпирические моды (ЕМД-метод), основу которого составляет преобразование Хильберта — Хуанга (HTT-метод) [6]. Древесно-кольцевые хронологии представляют временной ряд значений индексов радиального прироста, рассчитанных путем аппроксимации фактических значений ширины годичных колец. Суммарный индекс прироста отражает совокупную величину выборки за каждый год, в данном случае объем выборки более 100 деревьев для каждой хронологии. Таким образом, индекс прироста — это некая расчетная величина, косвенно отражающая изменение ширины годичного кольца в тот или иной год на территории исследования.

Анализу временных рядов применительно к биологическим объектам посвящено немало публикаций. Все временные ряды описываются определенными статистическими характеристиками (стандартное отклонение, чувствительность, автокорреляция и др.), позволяющими оценить их пригодность для последующего статистического анализа. Традиционные методы анализа данных предназначены, как правило, для линейных и стационарных сигналов и систем. Но зачастую именно данные критерии вызывают вопросы и замечания применительно к дендрохронологическим данным, особенно в плане их использования для связи с климатическими показателями и для реконструкций климата.

Метод разложения на эмпирические моды, или метод эмпирической модовой декомпозиции (ЕМД-метод), относительно новый и появился как развитие метода Хильберта — Хуанга [6]. В нашей стране, тем более в области исследования лесных экосистем, он практически не применялся. Основная причина, по которой был использован данный метод, а не широко известные ранее, — это преимущества, которыми он обладает. Перечислим их: исследуемый ряд может быть нестационарным и неоднородным, а связь с внешними факторами — нелинейной.

Выделены квазициклические низкочастотные сигналы (моды) длительностью ~ 25—33, ~ 50—60, ~ 100—200, ~ 300 и ~ 1000 лет в древесно-кольцевых хронологиях ширины годичных колец. Меняется частота и амплитуда изменений ширины годичных колец, сигнал имеет нестационарный характер. Сопоставление длительных древесно-кольцевых хронологий с активностью Солнца в последние 2000 лет [7] показало определенную корреляцию с динамикой исследуемых рядов. В частности, солнечные минимумы хорошо согласуются с 200-летней цикличностью в изменениях ширины годичных колец; Маундеровский минимум относится к периоду около 1700 года н. э., минимумы Шперера и Вольфа наблюдаются около 1500 г. и 1300 г. н. э. соответственно. Положительный отклик на изменения

солнечной активности отмечен и в других природных архивах. Например, хорошо согласуется проявление ~ 200-летнего климатического сигнала в изменчивости ширины годичных колец лиственницы и озерных отложений оз. Телецкое [1, 7]. Проявление ~ 200-летнего цикла в Центральной Азии по опубликованным палеоклиматическим данным было описано в работе О. М. Распопова с соавторами [9], где использовали традиционные методы анализа временных рядов (спектральный и вейвлет-преобразование).

Изменения хронологий по ширине годичных колец на тысячелетнем масштабе времени совпадают с изменениями солнечной активности в позднем голоцене. Стабильные отношения между солнечной активностью и радиальным приростом проявляются в виде 100—200-летней квазицикличности (циклы Гляйсберга и Зюсса (де Врие)). Выявлено доминирование 200-летнего цикла, который, вероятнее всего, ассоциирован с солнечным циклом Зюсса (де Врие). Вероятно, данные циклы имеют глобальный характер и обусловлены общими причинами. Метод эмпирической модовой декомпозиции (ЕМД-метод, или метод разложения на эмпирические моды) позволяет выделить высоко- и низкочастотные компоненты изменчивости рядов (моды), выявить скрытую и неравномерную периодичность и обойти ограничения, накладываемые традиционными методами анализа. Метод перспективен для анализа временных рядов по данным различных природных систем и архивов.

Исследование было поддержано грантами РФФИ № 13-05-00620, 13-05-00621 и Президиумом СО РАН (Междисциплинарный интеграционный проект СО РАН №34).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Дарьин А. В., Калугин И. А., Маркович Т. И. и др*. Природная периодичность системы седиментации озера Телецкое (Горный Алтай) за последние 2000 лет по данным высокоразрешающего сканирующего микроанализа на пучках синхротронного излучения из накопителя ВЭПП-3 (ИЯФ СО РАН) // Изв. РАН. Сер. физич. 2013. 77 (9). С. 1359—1362.
2. *Мыглан В. С., Овчинников Д. В., Ваганов Е. А. и др*. Построение 1772-летней древесно-кольцевой хронологии для территории Республики Алтай // Изв. РАН. Сер. геогр. 2009. 6. С. 70—77.
3. *Овчинников Д. В., Ваганов Е. А*. Дендрохронологические характеристики лиственницы сибирской (*Larix sibirica* L.) на верхней границе леса в Горном Алтае // Сиб. экол. журн. 1999. 2. С. 145—152.
4. *Панюшкина И. П., Овчинников Д. В*. Климатически обусловленная динамика радиального прироста лиственницы в Горном Алтае // Лесоведение. 1999. 6. С. 23—33.
5. *Овчинников Д. В., Панюшкина И. П., Адаменко М. Ф.* Тысячелетняя древесно-кольцевая хронология лиственницы Горного Алтая и ее использование для реконструкции летней температуры // Геогр. и прир. рес. 2002. 1. С. 102—108.
6. *Huang N. E., Wu Z. H.* A review on Hilbert–Huang transform: method and its applications to geophysical studies // Rev. Geophys. 2008. 46. DOI: 10.1029/2007RG000228.
7. *Mordvinov A. V., Kramynin A. P.* Long-Term Changes in Sunspot Activity, Occurrence of Grand Minima, and Their Future Tendencies // Solar Physics. 2010. 264 (1): 269—278. DOI: 10.1007/s11207-010-9572-x.
8. *Panyushkina I. P., Ovtchinnikov D. V., Adamenko M. F.* Mixed response of decadal variability in larch tree-ring chronologies from upper tree-lines of the Russian Altai // Tree-Ring Research. 2005. 61 (1): 33—42.
9. *Raspopov O. M., Dergachev V. A., Esper J., et al*. The influence of the de Vries (~200-year) solar cycle on climate variations: Results from the Central Asian Mountains and their global link // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2008. 259: 6—16.

***

УДК 630*182.21

МОНИТОРИНГ СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЕВ НА ПОСТОЯННЫХ ПРОБНЫХ ПЛОЩАДЯХ: ОПЫТ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Н. Ф. ОВЧИННИКОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В различных лесорастительных условиях Красноярского края с 60-х годов XX века на постоянных пробных площадях осуществляется мониторинг структуры древостоев для установления закономерностей процесса динамики лесной растительности под воздействием эндогенных и экзогенных факторов. Отсутствие единой программы длительных наблюдений делает сохранение объектов, имеющихся материалов и дальнейшее изучение задачей отдельных исследователей, хотя очевидна необходимость объединения усилий разных структур и ведомств.

Изучению лесов и лесообразовательного процесса в различных условиях посвящена обширная литература. Однако до сих пор остаются открытыми для изучения вопросы динамики структуры горных

лесов Сибири, где все больше преобладают различные этапы восстановительных сукцессий после многообразных природных и антропогенных нарушений. Связано это не только с разнообразием лесной растительности, но и с различием методических подходов, используемых исследователями. Большинство сведений о динамике лесов собраны косвенным методом сравнительного изучения растительных сообществ, составляющих пространственные сукцессионные ряды. Само предположение, что изучение изменений во времени можно заменить исследованием изменений сообществ в пространстве, вносит субъективизм при сборе материала [4]. Сведений о численности подроста, его размещении, плотности стояния и выживаемости в насаждениях мало, и они противоречивы [20]. Использование современных методов моделирования и дистанционного изучения лесов, различных природных процессов показало, что отдельные вопросы невозможно решить без наземных данных, а материалы лесоустройств, используемые учеными разных специальностей, не только не могут заменить натурные наблюдения, но часто приводят к большим ошибкам и неверным выводам, так как изначально ориентированы на определенные хозяйственные цели, а не на научные исследования разного масштаба [2, 3, 23, 24].

Наиболее достоверные и полные результаты исследований динамических процессов в растительном покрове могут быть получены при длительном изучении их на постоянных природных объектах [1]. Такими объектами являются постоянные пробные площади (ППП), на которых проводятся многолетние исследования возрастной и восстановительной динамики структуры древостоев, подлеска и подроста разного видового состава в различных лесорастительных условиях (табл. 1). Согласно принятой методике [6, 10], вся древесная растительность на ППП закартирована, сделана съемка микрорельефа, во время учетов фиксируются морфометрические параметры и особенности онтогенеза каждой особи выше 1,3 м с индивидуальным номером. Большая заслуга в создании, сохранении ППП, уникальных данных, которые не теряют со временем своей ценности, принадлежит ветеранам Института леса СО РАН П. М. Ермоленко [17] и В. В. Кузьмичеву. Благодаря им начатые в 60-е годы прошлого века работы на ППП можно продолжать и в наше время.

Таблица 1. Постоянные пробные площади в разных лесорастительных условиях Красноярского края

Район	Высота над уровнем моря, м	Древостой	Размер ППП, м^2	Год учета	Деревья и подрост в БД, шт.
Емельяновский	350	сосновый	3000	1968,1972, 1978, 1984,1990, 1997, 2006, 2010, 2012	851
	350	сосновый	10000	1997, 2013	917
Ермаковский	450	березовый	1200	1975, 1980, 1985, 1990, 1995, 2007	1114
	450	пихтово-осиновый	1200	1976, 1980, 1986, 1990, 1997,2008	2968
	450	пихтовый	1600	1976, 1980, 1986, 1990, 1998, 2009	5549
	500	пихтово-осиновый	5625	1970, 1975, 1980, 1985,1990, 2003	5001
	500	кедровый	28900/10000	1968, 1978, 1988, 1999	2583
	700	кедровый	15770/6875	1971, 1982	0
	900	пихтовый	8000	1982, 1987, 1993, 1998, 2005—2006	2345
	1000	кедровый	3200	1978,1988,2001	664
	1000	пихтовый	5340	1973, 1983, 1993, 2004	1873
	1000	пихтовый	3500	1979, 1989, 2002	2480
	1500	кедровый	5625	1979, 1989, 2000, 2011	3388
	1500	пихтовый	2750/2500	1975, 1984, 1995	491

В последние годы объем исследований сильно сокращен, несмотря на помощь с 2003 г. студентов СФУ кафедры экологической информатики Института космических и информационных технологий ФГОУ ВПО, нарушена периодичность полевых работ. Основное внимание уделяется изучению онтогенеза и ценогенеза главных лесообразующих пород, прежде всего хвойных [10, 11, 13, 14]. Для исследования структуры древостоев используются разные подходы и методы, в том числе и оригинальные, что позволяет оценивать не только таксационные характеристики, но и динамические процессы, протекающие в фитоценозах [9, 10, 16]. Данные с ППП лежат в основе ряда научных публикаций и квалификационных работ — от студенческих курсовых и дипломных до диссертаций. Часть собранных данных оформлены в пополняемую электронную базу данных (БД), что сделало более удобным их использование при решении конкретных вопросов, проверке разных гипотез и теорий [19].

Многие исследователи считают, что лесообразовательные процессы на вырубках темнохвойных древостоев хотя и имеют внешние различия, но в итоге ведут к формированию климаксовых фитоценозов с преобладанием и господством темнохвойных пород [7, 8]. Различия же в основном касаются интенсивности динамических процессов, протекающих в процессе становления климаксовой

растительности, и их отличия нужно рассматривать как следствие неодинаковой фитоценотической структуры, вызванной при антропогенном воздействии преимущественно технологией рубок. Однако в Южном Приморье на основании длительного мониторинга (1926—2003 гг.) на ППП получены материалы, подтверждающие «предположение Б. А. Ивашкевича (1927) о возможной естественной постепенной трансформации кедровников в лиственный лес с большим или меньшим участием кедра и последующем восстановлении широколиственно-хвойных лесов» [8, 18].

В наших исследованиях мы исходим из того, что многие нарушения, вызванные антропогенным воздействием, сходны с теми, которые происходили и происходят в результате действия природных факторов, поэтому в происходящих изменениях структуры древостоев проявляется приобретенное в результате естественного отбора видов свойство биотических систем определенным образом реагировать на такие нарушения, изменяться в определенном направлении, пребывая в равновесно-сменном состоянии. В процессе сопряженной эволюции в биоценозах выработались механизмы, обеспечивающие, несмотря на отклонения по годам и периодам лет, сохранение определенного видового состава [14, 15].

В Западном Саяне при естественном ходе процесса смен возрастных этапов кедровых древостоев они проходят так называемую пихтовую фазу, а после сплошных рубок восстановительная динамика кедровников начинается с лиственной фазы [5]. На настоящем этапе в черневом поясе в производных древостоях имеется достаточное количество подроста кедра, при сохранении которого может быть сформирован кедровый древостой, однако его состояние не гарантирует в ближайшие годы восстановления кедровой формации, ее фитоценотической роли. Успешное возобновление пихты в течение ряда лет, сменившееся преобладанием отпада подроста над появлением самосева, гибель оставленного при рубке тонкомера и предварительного возобновления хвойных и при этом закрепление позиций осины, формирование ею на вырубках высокобонитетных насаждений в черневом поясе, для которого насаждения из данной породы были ранее нехарактерны, и более интенсивное появление и лучший рост последующего возобновления кедра и пихты под березовым пологом свидетельствуют, что у кедра и пихты имеются адаптивные механизмы для сосуществования в черневом поясе Западного Саяна с березой, а не с осиной. Осиновые насаждения, сформировавшиеся на вырубках, могут быть не только производными, но и длительно-производными, а возможно, и климаксовыми [10, 12, 22].

В заключение необходимо отметить, что метод ППП стал применяться еще в середине XIX в. в геоботанических исследованиях, но лесоводы стали использовать его раньше. С начала XX в. он стал применяться для изучения многолетних изменений лесной растительности [18]. Однако такого рода исследования очень трудоемки, поэтому весьма малочисленны. До сих пор не решен ряд методических вопросов, не существует единой широко применяемой программы длительных наблюдений на ППП [1]. Проводимое изучение возрастной и восстановительной динамики горных лесов Красноярского края на стационарных объектах охватывает относительно небольшой промежуток времени — около 50 лет. Это совершенно недостаточный срок для получения полных результатов, необходимых для установления закономерностей процесса динамики лесной растительности под воздействием эндогенных и экзогенных факторов. Все возрастающая потребность в понимании природы леса как экологического каркаса, как одного из факторов среды обитания человека в планетарном и региональном масштабах определяет необходимость внимательного отношения к объектам долговременного мониторинга и продолжения на них исследований, направленных на сохранение и улучшение лесов не только Красноярского края. Очевидна необходимость объединения усилий разных структур и ведомств, а не только отдельных людей.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Абатуров А. В., Меланхолин П. Н.* Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмосковье. Тула: Гриф и К, 2004. 336 с.
2. *Буренина Т. А., Овчинникова Н. Ф., Федотова Е. В.* Изменение структуры водного баланса на вырубках черневого пояса Западного Саяна // География и природные ресурсы. 2011. 1. С. 92—100.
3. *Буренина Т. А., Федотова Е. В., Овчинникова Н. Ф.* Изменение структуры влагооборота в связи с возрастной и восстановительной динамикой лесных экосистем // Сиб. экол. журн. 2012. 3. С. 435—445.
4. *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, Ленингр. отд-е, 1983. 247 с.
5. *Ермоленко П. М.* Рубки ухода за кедром как одна из мер восстановления и сохранения кедровых лесов в Сибири // Охрана и рациональное использование лесов Красноярского края. Красноярск, 1975. С. 34—47.
6. *Ермоленко П. М.* Пространственно-временная структура древостоев темнохвойных лесов Западного Саяна // Продуктивность и структура лесных сообществ. Красноярск: ИЛиД, 1985. С. 59—70.
7. *Кедровые* леса Сибири / И. В. Семечкин, Н. П. Поликарпов, А. И. Ирошников и др. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1985. 256 с.
8. *Манько Ю. И., Кудинов А. И., Гладкова Г. А., Бутовец Г. Н.* Грабовый широколиственно-елово-кедровый лес за период 1962—2003 гг. (Уссурийский заповедник, Южное Приморье) // Сиб. экол. журн. 2009. 6. С.917—926.
9. *Овчинников А. Е., Овчинникова Н. Ф.* Применение дискриминантного анализа для решения задач прогнозирования жизнеспособности деревьев // Тр. XIII междунар. ЭМ'2009 конф. Красноярск: СФУ, 2009. С. 135—139.
10. *Овчинникова Н. Ф.* Возобновительные процессы в производных лесах черневого пояса Западного Саяна: Автореф. дис. … к. б. н.: 03.00.16 и 06.03.03. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2005. 17 с.

11. *Овчинникова Н. Ф.* Мониторинг лесной растительности в Западном Саяне // Почвы и растительный мир горных территорий: Матер. III междунар. конф. «Горные экосистемы и их компоненты». 24—29 авг. 2009 г., Нальчик. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. С. 240—245.
12. *Овчинникова Н. Ф.* О синантропности *Populus tremula* L. // Синантропизация растений и животных. Матер. всеросс. конф. с междунар. участием. Иркутск: Изд-во ИГ СО РАН, 2007. С. 195—198.
13. *Овчинникова Н. Ф.* Влияние видового состава древостоя на возобновление *Pinus sibirica* du Tour. и *Abies sibirica* Ledeb. // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: Матер. 3-го междунар. сов. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2011. С. 104—105.
14. *Овчинникова Н. Ф.* Динамика структуры древостоев на постоянных пробных площадях в Западном Саяне // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14 1 (5). С. 1344—1347.
15. *Овчинникова Н. Ф.* Эволюция, морфология, фенология у лесообразующих пород // Современные проблемы биологической эволюции: Матер. II междунар. конф. 11—14 марта 2014, Москва. М.: ГДМ, 2014. С. 349—352.
16. *Овчинникова Н. Ф., Ермоленко П. М., Пугачева И. Ю.* К методике изучения динамики структуры древостоев // Актуальные проблемы лесного комплекса: Сб. науч. тр. междунар. науч.-техн. конф. Вып. 10. Брянск: БГИТА, 2005. С. 39—42.
17. *Овчинникова Н. Ф., Черепнин В. Л.* Памяти Петра Мефодьевича Ермоленко // Ботан. иссл. в Сибири. Вып. 15. Красноярск, 2007. С. 84—85.
18. *Рысин Л. П.* Кедровые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 240 с.
19. *Свидетельство* о государственной регистрации базы данных № 2011620706. Учеты деревьев на постоянных пробных площадях Красноярского края / Н. Ф. Овчинникова, А. Е. Овчинников. № 2011620602, зарег. 30.09.2011.
20. *Структура* и динамика таежных лесов / В. А. Соколов, А. С. Аткин, С. К. Фарбер и др. Новосибирск: ВО Наука. Сиб. издат. фирма, 1994. 168 с.
21. *Филенкова Н. В., Суховольский В. Г. Захаров Ю. В. Овчинникова Н. Ф.* Кластерная модель ветроустойчивости деревьев с учетом ближайших соседей // Хвойные бореальной зоны. 2011. Т. 28. 1—2. С. 91—97.
22. *Чижов Б. Е. Санников С. Н., Казанцева М. Н., Глухарева М. В. и др.* Ценотическая роль осины в лесах Западной Сибири // Лесоведение. 2013. 2. С. 3—14.
23. *Chernetskiy M. Y., Shevyrnogov A. P., Ovchinnikova N. F.* A remote sensing technique for the assessment of stable interannual dynamical patterns of vegetation // Remote Sensing for Agriculture, Ecosystems, and Hydrology XIII, Proc. of SPIE. Vol. 8174, 817420. P. 1—7.
24. *Ivanova Y., Ovchinnikova N.* Comparison of forest ecosystems NPP in West Sayan Mountains with remoute sensing and ground observation data // Boreal Forest in a Changing World: Challenges and Needs for Actions: Proceedings of the international conference. Krasnoyarsk: Sukachev Institute of Forest SB RAS, 2011. P. 319—322.
25. *Ovchinnikova N. F.* Long-term forest vegetation inventories in West Sayan mountains // Boreal Forest in a Changing World: Challenges and Needs for Actions: Proceedings of the international conference. August 15—21 2011, Krasnoyarsk, Russia. Krasnoyarsk: Sukachev Institute of Forest SB RAS 2011. P. 42—46.

***

УДК 581.558.056.574.2

МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЫСОТНОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ ПРОИЗРАСТАНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

Т. М. ОВЧИННИКОВА, В. Г. СУХОВОЛЬСКИЙ, С. Д. БАБОЙ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Для описания высотно-поясной зональности древесной растительности предложена модель экологических фазовых переходов второго рода. Экологический фазовый переход представляет собой переход ценозов на разных высотах из состояния, когда деревья данной породы присутствуют на территории, в состояние, когда деревьев изучаемой породы на территории нет.

Горные леса являются уникальным в экологическом отношении объектом. В частности, по сравнению с равнинными лесами степень хозяйственного использования горных лесов существенно ниже как по техническим причинам (высокая крутизна склонов, на которых растет лес, затрудняющая рубку и трелевку стволов, трудности транспортировки древесины в горных условиях, отсутствие дорог), так и по экологическим причинам (риск эрозии горных почв после рубок, затрудненность лесовозобновления после рубок в условиях горного рельефа). Поэтому в горных лесах (особенно вблизи верхней границы лесного высотного пояса) преобладают естественные экологические процессы, на которые не оказывают сильного воздействия антропогенные и техногенные факторы. Все это делает горные леса уникальным объектом для исследования экологических процессов и сукцессионной динамики под влиянием природных регулирующих и модифицирующих факторов.

Сукцессионные процессы в горных экосистемах и высотно-поясная зональность растительных ценозов определяются одновременным воздействием на эти ценозы ландшафтных и погодных

(температуры и влажности воздуха и почвы, количества осадков) факторов, солнечной радиации в разных спектральных диапазонах, ветровым воздействием на деревья и т. п.

Для объяснения реакции лесных ценозов на сопряженное воздействие всех этих факторов, выявления особенностей сукцессионных процессов в горных лесных биоценозах в работе используются модели экологических фазовых переходов второго рода [1, 3].

В физических системах фаза определяется как часть объема системы, во всех точках которой физические и химические свойства одинаковы [4]. Фазовые переходы второго рода в физических системах происходят в тех случаях, когда меняется симметрия строения вещества (симметрия может полностью исчезнуть или понизиться) и происходят изменения фазы, в которой находится вещество.

По аналогии с такими определениями при описании высотно-зонального распределения деревьев отдельной породы можно ввести две фазы, характеризующие породный состав насаждения на территории. Состояние, при котором часть или вся изучаемая территория занята деревьями этой породы, будем называть упорядоченной фазой. Состояние, при котором на территории нет деревьев этой породы, будем называть неупорядоченной фазой. Экологический фазовый переход второго рода будет характеризовать ситуацию, когда на определенной высоте деревья отдельной породы исчезают (тогда можно говорить, что на этой высоте происходит переход из упорядоченной фазы в неупорядоченную) или, напротив, появляются (в этом случае следует полагать, что происходит переход из неупорядоченной фазы в упорядоченную).

Модели экологических фазовых переходов второго рода используются для выделения факторов, влияющих на породный состав насаждений в зависимости от высоты, и для определения границ высотных поясов у отдельных пород.

Достоинством модели экологических фазовых переходов второго рода при описании сукцессионных процессов является возможность введения в модель внешних экологических факторов, описываемых в виде некоторых экологических полей. Такое представление позволяет резко уменьшить размерность модели.

В работе использовались данные о высотной зональности лесной растительности среднегорных барьерно-дождевых ландшафтов Западного Саяна. В качестве модельной территории рассматривалось Танзыбейское лесничество, расположенное на Кулумысском хребте [2].

Для анализа изменений высотной поясности древесной растительности в пространстве ГИС были выбраны три трансекты длиной около 45 км и средней шириной 3 км каждая с минимальной высотой 320 м н. у. м. и максимальной высотой 1700 м н. у. м. На трансектах использовались данные о составе насаждения, площади и высоты н. у. м. для всех выделов, попавших в пределы трансекты. Трансекта 1 содержит 858 выделов, трансекта 2 — 506 выделов, трансекта 3 — 467 выделов общей площадью 7908, 9799 и 8589 га соответственно. Для выделенных трансект с шагом 47.6 м по высоте оценивались площади и породный состав лесных насаждений в заданном диапазоне высот.

По аналогии с физической моделью фазовых переходов второго рода введены параметр порядка (доля площади, занятой на определенной высоте деревьями одной породы) и управляющая переменная (высота растительного пояса). В качестве формальной связи между ними получен аналог уравнения Ландау для фазовых переходов второго рода в физических системах.

Модель хорошо согласуется с данными наблюдений. С ее помощью можно оценить верхнюю и нижнюю границы высотных поясов для отдельных пород (березы, осины, пихты сибирской, кедра сибирского) и ширину высотных экологических ниш для этих пород. В модели введены параметры, количественно характеризующие взаимодействия между породами. Универсальность подхода позволяет упростить описание и моделирование высотной зональности произрастания различных древесных пород и допускает возможность оценить реакцию растительных ценозов на климатические изменения.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Исаев А. С., Суховольский В. Г., Овчинникова Т. М., Мочалов С. А., Сотниченко Д. Л.* Сукцессионные процессы в лесных ценозах: модель фазовых переходов второго рода // Лесоведение. 2012. 3. С. 3—11.
2. *Исмаилова Д. М., Бабой С. Д., Гостева А. А., Назимова Д. И.* Применение ГИС для анализа связи лесной растительности с рельефом на примере барьерно-дождевых ландшафтов Западного Саяна // Геоинформатика. 2011. 3. С. 29—35.
3. *Овчинникова Т. М., Суховольский В. Г., Бабой С. Д.* Высотно-поясная зональность древесных пород в горных условиях Саян: модель экологических фазовых переходов второго рода // Журнал общей биологии. 2014. 1. С. 38—47.
4. *Статистическая* физика / Л. Д. Ландау, Е. М. Лифшиц. М.: Наука, 1964. 567 с.

***

УДК 630 *182.21

ДИНАМИКА ЗАПАСОВ И ПРОДУКЦИИ УГЛЕРОДА ХВОЙНЫХ ЭКОСИСТЕМ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

А. Ф. ОСИПОВ, М. А. КУЗНЕЦОВ

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

АННОТАЦИЯ

Приведены результаты 25—33-летней динамики содержания органического углерода в хвойных экосистемах средней тайги Республики Коми. Отмечено возрастание аккумуляции углерода в спелом ельнике долгомошно-сфагновом и сосновых насаждениях. На стадии их перехода из средневозрастных в спелые увеличение запаса углерода достигается за счет накопления его в фитомассе. Выявлено снижение интенсивности нетто-продукции в сосняках в период созревания и увеличение в ельнике.

Занимая значительные площади, бореальные леса являются крупнейшим резервуаром углерода органического вещества. В связи с изменением климата приобретает особую актуальность определение динамики содержания углерода органического вещества в таежных экосистемах во временном аспекте. Решение этой задачи позволит использовать полученные материалы для верификации существующих моделей динамики органического вещества и уточнения нормативных данных таблиц хода роста древостоев в условиях меняющегося климата и увеличения антропогенной нагрузки на лесные экосистемы [5]. Цель исследования — оценка динамики запасов и продукции углерода в среднетаежных сосняках черничных и ельнике долгомошно-сфагновом.

Объекты и методы. Исследования проведены в сосняках и ельнике, произрастающих на территории Чернамского лесного стационара (62°00′ с. ш., 50°20′ в. д.) Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Краткая лесоводственно-таксационная характеристика древостоев на постоянных пробных площадях в годы исследования приведена в табл. 1.

Оценка запасов и продукции углерода проведена по биологической продуктивности фитомассы. Для определения фитомассы древостоя в ельнике долгомошно-сфагновом было срублено и проанализировано 14 деревьев ели, 3 березы; в сосняке черничном — 19, чернично-сфагновом — 11 деревьев сосны. Фитомассу и прирост деревьев березы в сосняках определяли по уравнениям, опубликованным в [2]. Для пересчета фитомассы на углерод использовали его концентрации, свойственные отдельным фракциям [4]. Массу и прирост растений, напочвенный покров определяли методом укосов на площади 50 × 50 см в 10—15-кратной повторности. Массу органического вещества в крупных древесных остатках (КДО) определяли по запасам древесины и данным о базисной плотности, характерным для отдельных видов древесных растений и с учетом стадии разложения. Для пересчета на углерод применяли коэффициент 0.5. Запасы углерода в метровом слое почвы оценивали по данным концентрации углерода, мощности и объемного веса отдельных горизонтов. Результаты, характеризующие биологическую продуктивность насаждений и запасы гумуса в почве в 1978 и 1981 гг., приведены по К. С. Бобковой [3], И. Б. Арчеговой [1].

Таблица 1. Лесоводственно-таксационная характеристика древостоев

Год учета	Возраст, лет	Состав древостоя	Количество деревьев, экз. га$^{-1}$		Запас древесины, м^3 га$^{-1}$		Сумма площадей сечения, м^2 га$^{-1}$	Средние	
			растущих	сухих	растущих	сухих		диаметр, см	высота, м
Сосняк черничный									
1978	60	9С1Б едЕ	1730	55	205	4	24.9	14.4	15.9
2011	93	9С1Б+Е	1195	100	220	11	27.8	18.2	15
Сосняк чернично-сфагновый									
1981	60	10С+Б ед.Е	2040	100	109	4	15.7	10.0	10.0
2008	87	10С ед.Е	2266	327	141	8	24.0	12.0	11.0
Ельник долгомошно-сфагновый									
1978	70—180	7Е2Б1С	1858	43	170	2.9	25.2	15	14
2003	70—200	6Е3Б1С	1900	100	222	4.9	32.8	13	11

Результаты и обсуждение. За анализируемый период (25—33 года) в среднетаежных заболоченных хвойных фитоценозах произошли существенные изменения в составе и структуре древесного яруса (табл. 1). В ельнике долгомошно-сфагновом произошло увеличение доли участия в составе древостоя березы, а в средневозрастном сосняке чернично-сфагновом выявлен ее отпад. В

сосняке черничном значительных изменений в составе древостоя не выявлено. В насаждениях сосняка чернично-сфагнового и ельника долгомошно-сфагнового отмечалось повышение плотности древостоев в результате перехода подроста в состав древостоя. Количество растущих деревьев возросло в сосняке на 226, в ельнике — на 42 экз. га$^{-1}$. Выявлено увеличение суммы площадей сечения и запаса древесины. В сосняке черничном на стадии приспевания наблюдается уменьшение густоты древесного яруса от 1730 до 1195 экз. га$^{-1}$ с одновременным возрастанием полноты и запасов древесины. Согласно литературным данным как в сосняках, так и ельниках черничных по мере их развития при переходе от стадии средневозрастного к спелому происходит уменьшение числа стволов с увеличением площадей сечений и запаса древесины. Отмеченное возрастание числа деревьев в 80-летнем чернично-сфагновом сосняке свидетельствует о более медленном темпе развития древостоя в неблагоприятных лесорастительных условиях, чем в черничных типах сообществ. В исследуемых хвойных насаждениях выражена сильная дифференциация деревьев по состоянию. В древесном ярусе возрастает (в 2—3 раза) количество сухостойных деревьев, что ведет к росту концентрации органического вещества в крупных древесных остатках (КДО).

За период исследования в хвойных экосистемах наблюдается увеличение запасов углерода органического вещества (табл. 2). Так, в сосняках концентрация углерода возросла на 8—12, в ельнике — на 25 т га$^{-1}$. Рост запасов углерода обусловлен главным образом накоплением фитомассы в древесном ярусе. Накопление углерода в фитомассе ценозов происходит за счет древостоя, а именно древесины ствола — относительно стабильного и долговременного пула органического вещества в бореальных лесах. Однозначно говорить о роли КДО в динамике органического вещества в нашем случае нельзя, т. к. в первичные расчеты (для 1978 и 1981 гг.) не включены данные о валеже и пнях.

Таблица 2. Динамика запасов и нетто-продукции углерода в хвойных экосистемах средней тайги, т га$^{-1}$

Годы учета	Фитомасса	КДО	Подстилка	Почва (в т. ч. подстилка)	Нетто-продукция
Сосняк черничный					
1978	58.61	0.68	32.4	95.4	3.88
2011	69.28	5.57	25.1	88.1	2.50
Сосняк чернично-сфагновый					
1981	54.65	0.68	28.8	112.6	2.78
2008	60.20	2.11	34.5	118.3	2.29
Ельник долгомошно-сфагновый					
1978	79.04	1.92	25.5	63.7	2.81
2003	98.40	8.37	25.5	63.7	3.34

Пул углерода почвы за период наблюдений считали неизменным, т. к. катастрофических явлений не обнаружено. Однако в сосняках выявлены некоторые изменения в запасах подстилки. Так, в сосняке черничном наблюдается уменьшение мощности органогенного горизонта с одновременным уменьшением запасов углерода в ней. В сосняке чернично-сфагновом отмечается увеличение мощности лесной подстилки, соответственно возрастает масса углерода в этом пуле, что объясняется низкой интенсивностью разложения растительных остатков, поступающих на поверхность почвы с опадом.

Интенсивность накопления органического вещества является важнейшей характеристикой функционирования лесных экосистем. Нетто-продукция в среднетаежных сосняках на стадии приспевания снизилась на 18—35 %, а в спелом ельнике долгомошно-сфагновом увеличилась на 15 % (табл. 2). В депонировании углерода атмосферы в сосняке черничном возросла роль растений напочвенного покрова от 25 до 31 %, а в чернично-сфагновом сократилась от 49 до 28 %. В ельнике долгомошно-сфагновом основную роль (81—84 %) в секвестрации углекислого газа выполняют древесные растения. Участие растений напочвенного покрова в нетто-продукции напрямую связано с развитием эдификатора сообщества — древесного яруса. В исследованных хвойных насаждениях усиливается средообразующая роль древесных растений, что ведет к снижению накопления углерода в растениях напочвенного покрова.

Таким образом, сосняк черничный в возрасте 93 лет вступает в стадию спелости. Об этом свидетельствуют как таксационные показатели (уменьшение количества деревьев с одновременным увеличением запасов древесины и суммы площадей сечения древостоя), так и снижение интенсивности продукционных процессов и увеличение запасов углерода. В нетто-продукции возрастает роль ветвей, что способствует более эффективному усвоению окружающего пространства. В отличие от сосняка черничного, сосняк чернично-сфагновый в этом возрасте находится в стадии приспевания. Для него характерно увеличение плотности древесного яруса с одновременным увеличением суммы площадей сечения и запасов древесины. Вследствие интенсивной дифференциации деревьев по состоянию усиливается отпад ослабленных деревьев. В сосняке происходит сокращение общего прироста, но усиливается роль древесного яруса в продукции, что говорит об активном накоплении углерода

древостоем. Таким образом, сосняк чернично-сфагновый, произрастающий на переувлажненной почве, характеризуется замедленным по сравнению с сосняком черничным темпом развития фитоценоза.

В разновозрастном ельнике долгомошно-сфагновом наблюдаемое увеличение запасов органического вещества и углерода, а также усиление интенсивности нетто-продукции свидетельствуют о неравномерном продуцировании в развитии отдельных возрастных поколений ели, обеспечивающих стабильное депонирование углерода. Вместе с этим возрастает роль КДО в общем пуле углерода экосистемы, что связано с возросшим отпадом деревьев.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Арчегова И. Б.* Почвы некоторых типов хвойных фитоценозов среднетаежной подзоны // Комплексные биогеоценологические исследования хвойных лесов европейского Северо-Востока. Тр. Коми филиала АН СССР. № 73. Сыктывкар, 1985. С. 70—82.
2. *Биопродукционный* процесс в лесных экосистемах Севера / под ред. К. С. Бобковой, Э. П. Галенко. СПб.: Наука, 2001. 278 с.
3. *Бобкова К. С.* Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.
4. *Бобкова К. С., Тужилкина В. В.* Содержание углерода и калорийность органического вещества в лесных экосистемах Севера // Экология. 2001. №. 1. С. 69—71.
5. *Таблицы* и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесообразующих пород северной Евразии (нормативно-справочные материалы) / А. З. Швиденко, Д. Г. Щепащенко, С. Нильссон, Ю. И. Булуй. М., 2008. 886 с.

***

УДК 581.526 + 581.524 + 574.42 (235) (571.6)

ЛЕСА И РЕДКОЛЕСЬЯ ТАЕЖНО-ГОЛЬЦОВЫХ ЛАНДШАФТОВ БУРЕИНСКОГО НАГОРЬЯ (КЛАССИФИКАЦИЯ, СТРУКТУРА, ДИНАМИКА)

С. В. ОСИПОВ[1, 2]

[1] Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, Россия
[2] Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

АННОТАЦИЯ

Для центральной части Буреинского нагорья охарактеризована зональность (поясность) растительного покрова, разработана классификация лесов и редколесий, выявлены основные дигрессивные и демутационные серии растительности, подготовлены карты современного растительного покрова и ботанико-географического районирования.

Буреинское нагорье расположено в месте контакта таких различных в ботанико-географическом аспекте регионов, как Восточная Сибирь, Охотия и Маньчжурия. Общее представление о растительном покрове этой части региона позволяют получить обзорные геоботанические карты и немногие другие обобщающие работы. Более детальная характеристика лесов и редколесий содержится в работах В. Б. Сочавы, А. Я. Орлова, Ю. И. Манько, А. А. Бабурина, В. Н. Корякина, С. В. Осипова и некоторых других авторов.

Задача данной работы — охарактеризовать ценотическое разнообразие, пространственную структуру и сукцессионную динамику лесов и редколесий центральной части Буреинского нагорья.

Материалы и методы. Оригинальный материал представлен почвенно-геоботаническими и геоботаническими описаниями пробных площадей и трансект, определениями возраста древостоя, датировками нарушений, картами растительного покрова ключевых участков.

Для выявления зональности (поясности) растительного покрова использованы концепции зональной растительности и зонального местообитания (понятие зональное местообитание является дальнейшим развитием классических представлений о плакорных и аналогичных плакорным местообитаниях [6]).

Классификация растительности выполнена на основе эколого-фитоценологического подхода и представлений о жизненной форме растительности [2, 3].

Большую роль в отображении динамики растительного покрова сыграли классификация растительности, карты растительного покрова и метод «установления сукцессионных (временных) связей на основании изучения пространственных (экологических и фитоценотических) рядов сообществ» [1]. Датировка нарушений выполнена на основе наборов топографических карт и космических снимков разного времени, времени образования огневых подпалин на живых деревьях и возраста послепожарных древостоев.

Картографирование проведено на основе представлений о карте как о модели картируемого явления. Из этого следует, что универсальная геоботаническая карта и карта ботанико-географического районирования должны отражать основные закономерности современного растительного покрова, соответствующие масштабу карты. Подготовка карт осуществлена в программе ArcGIS.

Зональность (поясность) растительного покрова. В центральной части Буреинского нагорья схема высотной зональности (высотной поясности) имеет следующий вид (табл. 1, [8, 10]).

Высотные границы поясов и подпоясов указаны на основе высотного распространения зональной растительности и зональных местообитаний. Те же классы растительности на незональных местообитаниях могут встречаться значительно выше и ниже, чем на зональных. Например, таежные леса, подгольцовые леса, подгольцовые редколесья на южных склонах благодаря более высокой теплообеспеченности часто поднимаются на 50—100 м выше, чем на зональных местообитаниях. Подгольцовые леса и редколесья на склонах с грубообломочным чехлом (зарастающих после сильных пожаров и/или осыпей) и вершинах часто спускаются на 100—200 и более метров ниже, чем на зональных местообитаниях. Подгольцовые кедровостланичники и тундры на вершинах встречаются на 100—200 м ниже, чем на зональных местообитаниях.

Важно отметить, что рассматриваемая территория, как и другие горные территории, характеризуется контрастными внутриландшафтными градиентами. При этом контрастность внутриландшафтного уровня порой превышает межзональные (межпоясные) и межрайонные контрасты (более подробно об экологических градиентах рассматриваемых ландшафтов см. [3, 10]).

Таблица 1. Схема высотной зональности (высотной поясности) центральной части Буреинского нагорья

Пояс	Подпояс
Тундровый пояс кустарничково-лишайниковых тундр от 1600 (до 2200) м	Подпояс верхний от 1800—1900 (до 2200) м
	Подпояс нижний от 1600 до 1800—1900 м
Подгольцовый пояс лиственничных и еловых редколесий и кедровостланичников от 1400 до 1600 м	Подпояс (верхний) кедровостланичников от 1500 до 1600 м
	Подпояс (нижний) подгольцовых лиственничных и еловых редколесий от 1400 до 1500 м
Бореально-лесной пояс еловых и лиственничных лесов (от 500) до 1400 м	Подпояс (верхний) подгольцовых еловых и лиственничных лесов от 800—1000 до 1400 м
	Подпояс (нижний) таежных еловых и лиственничных лесов (от 500) до 800—1000 м

Разнообразие лесов и редколесий. Разнообразие типов растительности на рассматриваемой территории весьма значительное, их 9: лесной бореальный, кустарниковый гипоарктический, кустарниковый бореальный, тундровый, луговой бореальный, болотный гипоарктобореальный, эпилитно-лишайниковый, литофитный бореальный, аллювиальный бореальный [5, 6]. В бореально-лесном поясе не встречается лишь тундровый тип растительности.

Для лесного бореального типа растительности выявлены следующие классы формаций, группы формаций, формации и классы ассоциаций лесов и редколесий (табл. 2, [3—5, 10]).

Динамика растительного покрова. Причиной смен растительности на рассматриваемой территории являются разнообразные природные и антропогенные факторы. Главным фактором нарушения растительного покрова рассматриваемой территории являются пожары. Охарактеризованы основные пирогенные катастрофические смены и послепожарные демутационные (восстановительные) сукцессии. Кроме них выявлены послерубочные, технолитогенные (после добычи полезных ископаемых), литогенные, пойменные, заболачивания, пастбищные и эоловые серии [7—9].

Картографирование растительного покрова. Ключевым районом для картографирования растительного покрова послужила территория природного заповедника «Буреинский» и его охранной зоны. Подготовлена карта растительного покрова масштаба 1 : 200000 [8]. В основе структуры легенды лежат такие закономерности растительного покрова, как зональность (поясность), положение в рельефе (ландшафте) и динамические серии. Наиболее крупные подразделения легенды отражают, во-первых, высотно-зональную смену крупных классов мезокомбинаций растительности на уровне высотных поясов и, во-вторых, различия в бореально-лесном поясе между растительным покровом вершин и склонов гор с одной стороны и днищ речных долин с другой. Подразделения легенды второго уровня отражают, во-первых, зональные смены растительности в виде высотной и барьерной смен подпоясов, во-вторых, различия растительного покрова в разных геоморфологических условиях (малых и средних речных долин, северных склонов и т. п.). Подразделения легенды второго уровня соответствуют динамическим сериям единиц третьего уровня. Существенным дополнением к ней являются блок-схемы динамики растительного покрова, построенные на основе единиц легенды карты [8].

Таблица 2. Классификация лесов и редколесий центральной части Буреинского нагорья

Класс формаций	***Группа формаций***	*Формация*	*Класс ассоциаций*
Темнохвойно-лесной бореальный	***Еловый***	*Аянскоеловый*	*Таежный* *подгольцовый* *мохово-болотный* ** редколесный тундровый* ** редколесный луговой*
Летнехвойно-лесной бореальный	***Лиственничный***	*Каяндеролиственничный*	*Таежный* *подгольцовый* *мохово-болотный* *пойменный* ** редколесный таежный* ** редколесный тундровый* ** редколесный мохово-болотный* ** редколесный пойменный*
Мелколиственнолесной бореальный	***Каменноберезовый***	*Каменноберезовый*	*Субальпийский* *Подгольцовый*
	Белоберезовый	*Плосколистноберезовый*	
Лиственный пойменный	***Широколистный***	*Душистотополевый*	*Пойменный*
	Узколистный	*Чозениевый*	*Пойменный*

Для территории природного заповедника «Буреинский», его охранной зоны и окружающей территории выделено 11 ботанико-географических районов [8, 10]. Для растительного покрова этой территории высотно-поясная и районная дифференциация хорошо выражены. Их взаимосвязь проявляется в том, что выраженность поясов зависит от района, и разные районы характеризуются разными колонками поясности.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Александрова В. Д.* Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.—Л.: Наука, 1964. Т. 3. 1964. С. 300—447.
2. *Крылов А. Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 182 с.
3. *Осипов С. В.* Растительный покров таежно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья. Владивосток: Дальнаука, 2002. 378 с.
4. *Осипов С. В.* Подгольцовые леса Буреинского нагорья (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 10. С. 110—127.
5. *Осипов С. В*. Подгольцовые редколесья Буреинского нагорья (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 598—613.
6. *Осипов С. В.* Понятия «плакор» и «зональное местообитание» и их использование при выявлении зональной растительности и зональных экосистем // Изв. РАН. 2006. Сер. геогр. № 2. С. 59—65.
7. *Осипов С. В.* Серийная растительность участков золотодобычи в таежной зоне нижнего Приамурья // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 4. С. 521—532.
8. *Осипов С. В.* Растительный покров природного заповедника «Буреинский» (горные таежные и гольцовые ландшафты Приамурья). Владивосток: Дальнаука, 2012. 219 с.
9. *Осипов С. В.* Динамика растительного покрова таежных и гольцовых ландшафтов в верховьях реки Бурея (дальневосточный сектор Азии) // Сибирский экологический журн. 2012. № 3. С. 325—335.
10. *Осипов С. В.* Ботанико-географические районы и зональность растительного покрова в верховьях реки Буреи (российский Дальний Восток) // География и природные ресурсы. 2012. № 2. С. 74—81.

***

УДК 630*22:582.475(571.16)

ИССЛЕДОВАНИЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ПРОЦЕССОВ ТРАНСФОРМАЦИИ ПОДРОСТА НА ВЫРУБКАХ В ПРИПОСЕЛКОВЫХ КЕДРОВНИКАХ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

Е. Н. ПАЦ

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В работе рассмотрено жизненное состояние подроста на прегенеративных стадиях онтогенеза на вырубках различной давности в припоселковых кедровниках Томской области. Показана специфика распределения предварительного и последующего лесовозобновления. Выявлены основные факторы повреждений, приводящие к ухудшению жизненного состояния подроста.

Интенсивное освоение лесов Западной Сибири лесной промышленностью выявило ряд тенденций, определивших необходимость пересмотра некоторых научных положений и практических мер по дальнейшему использованию и воспроизводству кедровников. Устойчивость и перспективы насаждений зависят от своевременного и эффективного восстановления сообществ. В связи с этим изучение состава, численности и жизненного состояния подроста в разных условиях и на разных стадиях лесообразовательного процесса представляет собой необходимый этап для понимания динамических процессов в лесных экосистемах и их сохранения. Это касается как предварительного возобновления леса под материнским пологом, так и последующего восстановления естественным путем после выборочных санитарных рубок.

Известно, что для припоселковых кедровников Томской области характерны выраженные в той или иной степени признаки ослабления и деградации, связанные, прежде всего, с нерегулируемой деятельностью человека (многолетним стихийным орехопромыслом, выпасом скота, локальными лесными пожарами, повышенной рекреационной нагрузкой). В ослабленных насаждениях широкое распространение получили очаги вредных насекомых и гнилевых болезней, что сопровождается увеличением площадей санитарных рубок [1].

Наши исследования проведены в 2010—2012 гг. в припоселковых кедрово-темнохвойных древостоях Томской области. Определение видовой структуры, численности и морфометрических характеристик подроста (естественного возобновления) в исследованных насаждения проводилось при сплошном перечёте на трансектах площадью 0,01—0,625 га. Всего было заложено 9 трансект в 6 выделах (таблица 1).

Жизненное состояние молодых особей оценивалось путем сравнения с заранее подобранными эталонами, т.е. наиболее развитыми и жизнеспособными экземплярами подроста в каждом исследованном сообществе. При оценке естественного и искусственного возобновления на трансектах мы учитывали характеристики кроны [2], наличие механических повреждений, поражения вредителями и болезнями, что позволило применить пятибалльную шкалу категорий жизненного состояния: I — здоровый подрост (морфо-таксационные показатели составляют 100—91 % от эталона); II — ослабленные молодые особи подроста (90—71 %); III — сильно ослабленные (70—51 %); IV — отмирающий подрост (50—31 %); V — сухостой (с показателями менее 30 % от размеров эталона).

Выборочные санитарные рубки в припоселковых кедровниках, направленные на поддержание высокого санитарного состояния насаждений в исследованных кедровниках проводились с 1992 по 2006 гг. с периодичностью в два года [3]. Только в Базойском кедровнике рубка в 2012 г. проводилась после вспышки хвоегрызущего вредителя — сибирского шелкопряда. Из-за низкого потенциала возобновления кедра, когда общее количество его подроста обычно не превышает 1—2 тыс. шт./га, естественное восстановление исходных кедровых насаждений затруднено [7].

Таблица 1. Характеристика подроста на вырубках в припоселковых кедровниках Томской области

Название кедровника	Состав подроста	Фаутные деревья, %	Всходы, %	Средняя высота, м	Подрост, тыс. шт./га
Протопоповский	10К	-	-	5,1	0,57
	+ П			1,8	0,04
			Итого		0,61
Аксеновский	7П	-	-	1,95	1,56
	3Е			2,1	0,57
	+ ед. Б			1,5	0,05
			Итого		1,68
Белоусовский	3Е	-	7,5 кедра	3,9	2,83
	2К			3,4	0,67
	2П			2,5	0,50
	3Б			1,1	0,54
	+ ед. С			0,5	0,07
	+ ед. Ос			1,6	0,03
			Итого		4,64
Зоркальцевский	10К	-	2	0,77	0,04
			Итого		0,04
Губинский	8К	-	52 пихта	1,7	11,0
	2П			0,3	2,5
	+ С			2,8	0,3
			Итого		13,8
Базойский	5К	24	-	0,77	1,87
	5Е			0,92	0,88
	+ Б			0,65	0,13
			Итого		2,88

Исследуемые нами вырубки по лесовозобновительным процессам существенно отличаются от обычных вырубок. На них отсутствует перспектива естественного возобновления из-за постоянной повышенной антропогенной нагрузки. Анализ онтогенетического состава подроста показал, что лишь в небольшой части изученных фитоценозов (Губинском, Зоркальцевом, Протопоповском кедровниках) отмечено присутствие подроста имматурной — 35—39 % и виргинильных — 36—100 % стадий онтогенеза и только в Губинском кедровнике количество подроста соответствует уровню, необходимому для восстановления материнского древостоя (13,8 тыс. шт./га). В трех других кедровниках 80—100 % подроста отнесено к ювенильной стадии онтогенеза, то в дальнейшем он, скорее всего, выпадет из состава подроста.

Хвойный подрост на вырубках во всех припоселковых кедровниках по жизненному состоянию имеет левосторонний виталитетный спектр — от 70 до 92 % особей отнесено к здоровому подросту. Исключением является Базойский кедровник, где все молодые особи хотя и находятся на ювенильной стадии онтогенеза, доля здорового подроста только 21 %, а к IV и V баллу жизненного состояния отнесено до 60 % особей. Соответственно здесь отсутствует перспектива естественного возобновления, что можно объяснить постоянной повышенной антропогенной нагрузкой.

Одним из наиболее важных показателей жизненного состояния подроста является величина его приростов. Текущий линейный прирост стволика является интегральным показателем влияния продолжительности вегетационного периода и степени антропогенного воздействия [8, 4]. Поэтому, для оценки состояния и жизненности кедрового подроста в исследованных сообществах был рассмотрен также средний погодичный линейный прирост (рис. 1) за пятилетний период (с 2005 по 2009 гг.), обобщенный для всех возрастных групп. Его реконструкция показала, что естественное возобновление Белоусовского, Губинского и Зоркальцевского кедровников имело почти нулевую ростовую тенденцию, в то время как хвойный подрост Протопоповского и Аксеновского кедровников — выраженную положительную. Ежегодные приросты в среднем составляли от 5,3 до 23,7 см/год.

Во всех исследованных припоселковых кедровниках для ослабленных особей подроста свойственен комплекс факторов ослабления (рис. 2), среди которых основное значение имеют: гибель верхушечной почки, перевершинивания, болезни хвои, обдиры, а также хроническое поражение деревьев грибными инфекциями (ржавчинным и побеговым раком).

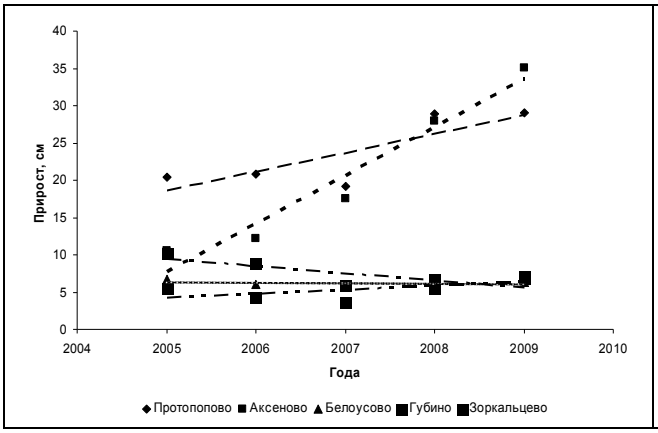


Рисунок 1. Динамика линейного прироста сосны кедровой сибирской за пятилетний период в припоселковых кедровниках Томской области

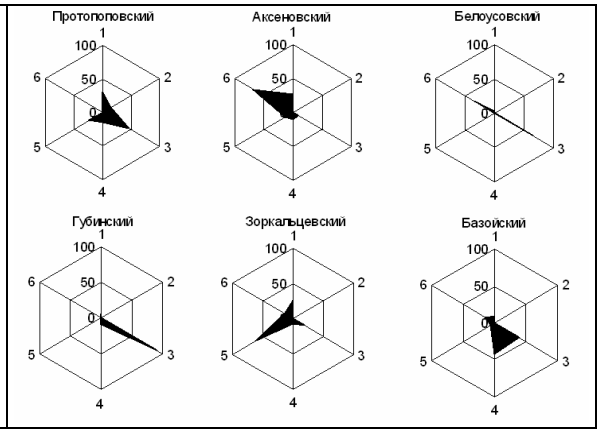


Рисунок 2. Повреждения подроста в припоселковых кедровниках. Оси: 1 — доля поврежденного подроста, %; 2 — гибель верхушечной почки, %; 3 — перевершинивания, %; 4 — болезни хвои, %; 5 — повреждения стволика, %; 6 — грибные инфекции, %

Нами выявлено, что в припоселковых кедровниках состояние естественного возобновления зависит в основном от местных эдафических и микроклиматических условий конкретных насаждений, и в различных кедровых урочищах мы наблюдаем отличия в спектрах повреждающих факторов. При этом необходимо отметить, что повсеместно преобладают перевершинивания и грибные инфекции, на долю которых приходится подавляющая часть повреждений. Это связано с тем, что при любых механических повреждениях резко возрастает вероятность заражения грибными патогенами [9].

Нашими исследованиями отмечено низкое жизненное состояние подроста и большой процент поврежденных особей на вырубках в припоселковых кедровниках. Произрастая рядом с населенными пунктами и постоянно испытывая повышенную антропогенную нагрузку, такие насаждения требуют проведения лесохозяйственных мероприятий по поддержанию их позиционной устойчивости, в том числе и из-за развития мощного травяного покрова. Поэтому мы, как и другие исследователи [2, 5] рекомендуем на вырубках лесовосстановление проводить сплошными культурами из крупномерых 4—6-

летних саженцев, так как отпадает необходимость в уходах, приживаемость возрастает до 80—87 %, в 1,5—2 раза сокращается потребность в саженцах.

ЛИТЕРАТУРА:

1. *Бех И. А., Кривец С. А., Бисирова Э. М.* Кедр — жемчужина Сибири. Томск: Изд-во «Печатная мануфактура», 2009. 50 с.
2. *Бирюкова А. М.* Создание культур сосны и ели крупномерным посадочным материалом / А. М. Бирюкова, И. М. Ряховский, И. А. Фрейберг //Лесное хозяйство, 1983. № 7. С. 53—54.
3. *Бисирова Э. М.* Деградация древостоев кедра сибирского в припоселковых керовниках Томской области // Контроль окружающей среды и климата. Мат-лы докладов VIII Всероссийского симпозиума. Томск, 1—3 октября, 2012. Томск: Аграф-пресс, 2012. С. 206—208.
4. *ВелисевичС. Н., Хуторной О. В., Горошкевич С. Н.*. Морфогенез стелющихся и прямостоячих форм *Pinus sibirica* Du Tour (Pinaceae) на интразональных границах распространения // Журнал Сибирского Федерального ун-та. Биология, 2013. Т. 6. № 3. С. 274—288.
5. *Ильичев Ю. Н.* Обоснование и экспериментальная отработка нового метода лесовосстановления на вырубках с отсутствием источников обсеменения // ГЕО-Сибирь—2011. Т. 3. Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью. Ч. 2: сб. матер. VII Междунар. научн. конгресса «ГЕО-Сибирь—2011», 19-29 апреля 2011 г., Новосибирск. Новосибирск: СГГА, 2011. С. 169—172.
6. *Кривец С. А., Бисирова Э. М., Демидко Д. А.* Виталитетная структура древостоев кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour на юго-востоке Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета, 2008. № 113. С. 225—231.
7. *Пац Е. Н.* Особенности возобновления на различных стадиях лесообразовательного процесса в кедровниках южной части Томской области // ГЕО-Сибирь—2012. Т. 4. Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью. Сб. материалов VIII Междунар. научн. конгресса «ИНТЕРЭКСПО ГЕО-Сибирь—2012». Новосибирск: СГГА, 2012. С. 94—98.
8. *Судьев Н. Г., Новиков Б. Н., Рожин Л. Н.* Лесохозяйственный справочник для лесозаготовителей. М.: Лесная промышленность, 1976. 224 с.
9. *Трейвас Л. Ю.* Болезни и вредители хвойных растений: атлас-определитель. М.: ЗАО «Фитон+», 2010. 144 с.

***

УДК 630*561.24: 582.47

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТА НА ПРИРОСТ *LARIX SIBIRICA* LEDEB., *PINUS SIBIRICA* DU TOUR И *ABIES SIBIRICA* LEDEB. В ГОРАХ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ

И. А. ПЕТРОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В работе представлены результаты исследования климатического отклика деревьев экотона горной лесотундры Кузнецкого Алатау. Выявлены основные лимитирующие прирост древесины климатические факторы. Показано влияние на прирост климатических изменений, произошедших за последние десятилетия.

Климатические изменения последних десятилетий находят широкий отклик в приросте древесных растений. Под воздействием климата изменяется их морфология и границы произрастания [4]. Наибольшую чувствительность проявляют деревья, произрастающие в зоне альпийской лесотундры [3]. Кроме того, в процессе роста дерева факторы, лимитирующие прирост, могут сменять друг друга, что требует более детального и внимательного подхода к проведению дендроклиматического анализа [5].

В данной работе выдвинута гипотеза о том, что изменения климата за последние десятилетия повлияли на прирост и жизненное состояние деревьев *Larix sibirica, Abies sibirica* и *Pinus sibirica* в экотоне горной лесотундры гор Кузнецкого Алатау.

Пробная площадь находится на высотах 1290—1360 метров над уровнем моря. Климат в исследуемой зоне континентальный, с холодной и длинной зимой и теплым или жарким летом. Средняя температура лета 11,6 °С, зимы — 14,7 °С. Редколесья образованы лиственницей, березой (*Betula tortuosa*) с примесью пихты и кедра. Относительно молодые деревья лиственницы поднимаются до высоты 1360 м н. у. м., достигая вершины горы и принимая флагообразную форму кроны в направлении преобладающих ветров (северо-восточное направление) по мере приближения к вершине. Кедр представлен преимущественно стланиковыми и полустланиковыми формами, также достигая вершины горы. Нижняя граница стланикового кедрового пояса на склоне северо-восточной экспозиции начинается

на высоте 1342 м н. у. м. Пихта поднимается по склону только до высоты 1337 м н. у. м. и присутствует лишь на склонах северо-восточной и восточной экспозиций.

Для построения хронологий было собрано 33 образца лиственницы, 20 образцов кедра и 16 образцов пихты со склона северо-восточной экспозиции. Измерение ширины годичных колец и перекрестная датировка проводились по общепринятой методике [1]. Для статистической проверки перекрестной датировки и построения обобщенных древесно-кольцевых хронологий использовались программы COFECHA, ARSTAN, TSAP [2]. Для каждого вида построено три хронологии: усредненная, стандартная и остаточная. Усредненные хронологии строились путем усреднения индивидуальных хронологий. Стандартные хронологии были построены в программе ARSTAN с помощью метода двойного детрендирования. Остаточные хронологии строились на основе стандартных путем удаления автокорреляционной составляющей, таким образом усиливая климатический сигнал [2]. Для анализа были выбраны участки хронологий с 1940 по 2012 годы.

Для усиления определенных климатических сигналов использовались усредненные хронологии, обработанные с помощью 5-летнего фильтра. Длина фильтра была подобрана таким образом, чтобы удалить высокочастотную составляющую, максимально усилив низкочастотные климатические сигналы. Климатические данные для анализа также были обработаны 5-летним фильтром. Для анализа климатических сигналов использовались коэффициенты корреляции (r_{yx}) между усредненными хронологиями и метеоданными, обработанными с помощью 5-летней скользящей средней, а также коэффициенты корреляции между метеоданными и стандартными (r_{cx}) и остаточными (r_{ox}) хронологиями. Для проведения дендроклиматического анализа использовались метеорологические данные, полученные с метеостанции «Ненастная».

Для всех видов наблюдаются положительные тренды изменения радиального прироста деревьев, согласующиеся с климатическими изменениями за последние десятилетия. Значимые тренды прослеживаются с начала 1970-х годов. Деревья кедра увеличили прирост в период с 1990 по 2010 годы в среднем на 40 % по сравнению с аналогичным периодом с 1950 по 1970 годы, деревья пихты — на 60 %, лиственницы — на 35 %. При этом среднегодовая температура возросла примерно на 1°. Наибольшие спады прироста отмечены в начале 1990-х и начале 2000-х, вероятно, в связи с периодами засух. Наиболее сильно спад прироста проявился у деревьев лиственницы как у самого чувствительного вида на данной площади.

Вероятнее всего сильный скачок прироста связан с повышением температуры воздуха и уровня CO_2 в атмосфере. Все усредненные хронологии имеют высокие положительные коэффициенты корреляции со значениями уровня концентрации CO_2 в атмосфере. Кроме того, повышение температуры воздуха способствует ускорению схода снежного покрова и увеличению продолжительности вегетационного периода. Обнаружена связь между суммой осадков ноября — декабря и хронологиями *Pinus sibirica* ($r_{cx} = -0.39$, $p < 0.01$, $r_{ox} = -0.52$, $p < 0.01$). Отрицательный характер связи объясняется тем, что кедр, представленный преимущественно стланиковыми и полустланиковыми формами, оказывается погребен под слоем зимних осадков, что ограничивает начало его вегетационного периода.

Для вида *Abies sibirica* наиболее сильный коэффициент корреляции проявился между среднегодовой температурой и усредненной хронологией ($r = 0.48$, $p < 0.01$). Применение к данным 5-летней скользящей средней позволило значительно усилить климатический сигнал ($r_{yx} = 0.86$, $p < 0.01$). Более подробный анализ показал, что в разные периоды времени на прирост оказывают влияние разные факторы. С 1940-х до конца 1980-х гг. преобладающим фактором, влияющим на радиальный прирост древесины, является сумма среднемесячных температур холодного периода (с ноября по март, $r_{yx} = 0.83$, $p < 0.01$). С начала 1990-х годов основным фактором становится сумма температур начала сезона вегетации (май — июнь, $r_{yx} = 0.78$, $p < 0.01$). Это может быть связано с повышением температуры начала сезона вегетации на фоне стабильных температур холодного периода и относительно мягких зим.

Для вида *Pinus sibirica* сильная связь проявилась между усредненной хронологией и суммой среднемесячных температур холодного периода (ноябрь — март, $r = 0.52$, $p < 0.01$). Связь между радиальным приростом и среднегодовой температурой также высокая и значимая ($r = 0.50$, $p < 0.01$). Для данного набора данных также был применен 5-летний фильтр. После фильтрации коэффициенты корреляции оказались равны 0.82 и 0.83 для температуры холодного периода и среднегодовой температуры соответственно, $p < 0.01$. Это может быть связано с тем, что низкие температуры холодного периода приводят к повреждениям побегов, тем самым влияя на прирост в последующий вегетационный сезон.

На прирост лиственницы температура также оказывает действие, но влияние данного фактора проявляется только с 1960-х ($r_{yx} = 0.80$, $p < 0.01$ для среднегодовой температуры), что также говорит о некоторой смене лимитирующего прирост фактора во времени.

Коэффициенты корреляции между хронологиями и осадками имеют преимущественно отрицательный знак. Наиболее сильная отрицательная связь проявилась между хронологиями, составленными по образцам *Pinus sibirica* ($r_{cx} = -0.38$, $p < 0.05$ и $r_{ox} = -0.44$, $p < 0.01$) и *Abies sibirica* ($r_{cx} = -$

0.33, $p < 0.05$), и суммой осадков мая, а также между стандартной ($r_{cx} = -0.47$, $p < 0.01$) и остаточной ($r_{ox} = -0.37$, $p < 0.05$) хронологиями, составленными по образцам лиственницы, и сумме осадков июня.

Подобное «запаздывание» ответа у деревьев лиственницы, вероятно, связано с формированием хвои текущего сезона вегетации, в то время как деревья пихты и кедра сразу начинают фотосинтезировать при наступлении благоприятных условий. Об этом также может свидетельствовать высокий коэффициент корреляции между продолжительностью солнечного сияния (ПСС) мая и индексами прироста деревьев *Pinus sibirica* ($r_{cx} = 0.36$, $p < 0.05$ и $r_{ox} = 0.56$, $p < 0.01$) и *Abies sibirica* ($r_{cx} = 0.39$, $p < 0.01$, $r_{ox} = 0.34$, $p < 0.05$).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Шиятов С. Г. и др.* Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
2. *Cook E. R., Holmes R. L.* Chronology development, statistical analysis. Guide for computer program ARSTAN. Laboratory of TreeRing Research, The University of Arizona, 1986. P. 50–65.
3. *Holtmeier F. K.* Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics. Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 2009. 438 p.
4. *Kharuk V. I., Ranson K. J., Im S. T. and Dvinskaya M. L.* Pinus sibirica and Larix sibirica response to climate change in Southern Siberian alpine forest-tundra ecotone. Scandinavian Journal of Forest Research. 2009. 24 (2): 130—39.
5. *Trindade M., Bell T., Laroque C.* Changing climatic sensitivities of two spruce species across a moisture gradient in Northeastern Canada. Dendrochronologia. 2011. 29. P. 25—30.

***

УДК 630*161:581.1

ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ВОДНЫЙ, УГЛЕРОДНЫЙ И МИНЕРАЛЬНЫЙ ОБМЕН ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ

В. Б. ПРИДАЧА, Т. А. САЗОНОВА

Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

АННОТАЦИЯ

В результате проведенных исследований были установлены масштабы природной изменчивости ряда функциональных показателей сосны, ели и березы в условиях таежной зоны Северо-Запада России. Для исследуемого спектра экологических условий выявлены количественные значения параметров CO_2-газообмена, водного режима и минерального питания деревьев сосны, ели и березы, характеризующие устойчивость древесных растений.

В настоящее время большое значение придается развитию лесопользования, оценке устойчивости целых сообществ и отдельных видов к внешним воздействиям. В контексте проблемы глобального изменения климата одной из актуальных является проблема устойчивости гидрологического и биохимического циклов в лесных экосистемах. Однако до сих пор вопрос о возможных ответных реакциях видов, сообществ и экосистем в разных регионах на прогнозируемые изменения среды остается открытым. В настоящей работе представлены результаты исследований влияния азотных удобрений, засухи и промышленного загрязнения на показатели углеродного, водного и минерального обменов основных лесообразующих пород Северо-Запада России.

Исследования проводили в средней тайге на экспериментальных участках Института леса КарНЦ РАН (южная Карелия, 61°45′ с. ш., 34°20′ в. д.) и в северной тайге в зоне действия комбината «Североникель» (Мурманская область, 67°60′ с. ш., 32°30′ в. д.). Объектами исследований были деревья обычной березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*), карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). Измерение устьичной проводимости (g_s), интенсивности фотосинтеза (A) и транспирации (E) листа проводили в дневной динамике с 9 до 15 часов в июне — августе на неотделенных сформировавшихся листьях в средней части кроны с помощью портативной фотосинтетической системы LI-COR 6400XT (LI-COR Inc., США). Водный потенциал (ψ) определяли в облиственных (охвоенных) побегах с помощью камеры давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., Великобритания). На отрезанных листьях определяли содержание воды в листьях (WC_f), дефицит водного насыщения (WSD) и насыщающее содержание воды (WC_s) согласно работе [6]. Определение содержания азота (N), фосфора (P), калия (K) выполняли согласно общепринятым методикам [3]. Для обработки результатов использовали методы вариационной статистики [1].

Известно, что биологическим круговоротом углерода в большей степени управляет круговорот азота, который является самым дефицитным элементом минерального питания для растений бореальной зоны вследствие особенностей гидротермического режима лесных почв. В этой связи было проведено исследование показателей H_2O и CO_2 обмена листа обычной березы повислой и карельской березы при разной обеспеченности среды азотом. Карельская береза (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merclin) Hämet Ahti) представляет особый интерес для исследователей в связи с выявлением механизмов формирования структурных аномалий [4 и др.]. Важную роль в комплексе внешних факторов, индуцирующих ее аномальный рост, отводят уровню почвенного плодородия, в частности, азотного питания. В результате проведенного исследования в условиях влияния азотных удобрений у обычной березы повислой и ее экологической формы — карельской березы — установлено увеличение g_s листа, приводящее к увеличению интенсивности A и E. Так, значения g_s и интенсивности A и E листа березы повислой и карельской березы в опыте по сравнению с контролем увеличились соответственно на 27, 20, 21 и 13, 19, 12 % и составили для березы повислой 0.28 моль H_2O $м^{-2}$ $с^{-1}$, 20.36 мкмоль CO_2 $м^{-2}$ $с^{-1}$ и 2.76 млмоль H_2O $м^{-2}$ $с^{-1}$ соответственно, карельской березы — соответственно 0.27 моль H_2O $м^{-2}$ $с^{-1}$, 20.06 мкмоль CO_2 $м^{-2}$ $с^{-1}$ и 2.75 млмоль H_2O $м^{-2}$ $с^{-1}$. При этом рост интенсивности E листа сопровождался увеличением ψ облиственного побега березы повислой, тогда как у карельской березы отмечена некоторая стабилизация этого показателя. Кроме того, при сравнении исследуемых форм берез в зависимости от обеспеченности растений азотным удобрением более высокие значения Ψ, WSD, WC_f и WC_s листа были установлены для карельской березы в удобренном варианте ($p < 0.05$). Сохранение ψ и WSD листа карельской березы на постоянном уровне при усилении интенсивности E листа свидетельствует о включении регуляторных механизмов, поддерживающих оводненность тканей карельской березы при изменении условий среды. Факт более высоких значений WC_f в листе карельской березы по сравнению с березой повислой, вероятно, может свидетельствовать о большей засухоустойчивости карельской березы. Структурной основой поддержания высокой оводненности тканей листа карельской березы и водного баланса на постоянном уровне при изменении условий среды может служить наличие резервного пула воды в вакуолях паренхимных клеток древесины и коры [5].

Особый интерес представляют результаты вегетационного опыта на двухлетних саженцах березы, выращенных в условиях продолжительной естественной атмосферной засухи при разной оводненности почвы в сосудах. В период исследования ночные и дневные температуры воздуха (T) варьировали в диапазоне 18—25 и 28—33 °С, дефицит водяного пара в воздухе (VPD) в предрассветные и дневные часы составил 0.5 и 3.0 кПа соответственно. В условиях влажности почвы в сосудах, близкой к полевой влагоемкости, саженцы березы повислой и карельской березы не испытывали полуденной депрессии испарения влаги, несмотря на высокий VPD. Сопоставление утренних и дневных значений интенсивности E не выявило значимых различий ($p > 0.05$) для обеих форм березы. Так, у березы повислой интенсивность E в 9 и 15 часов составила 4.99 и 4.16 ммоль $м^{-2}$ $с^{-1}$, а у карельской березы — 4.74 и 5.54 мкмоль $м^{-2}$ $с^{-1}$ соответственно. При сильной почвенной засухе с увеличением T и VPD в дневные часы происходит снижение интенсивности E как у березы повислой, так и у карельской березы. Значения исследуемого показателя у карельской березы и березы повислой в полуденные часы в сравнении с утренними были меньше в 4 и 5 раз соответственно. Таким образом, при сильной почвенной засухе большее снижение интенсивности E в дневные часы установлено для обычной березы повислой. Этот факт, вероятно, свидетельствует о более экономном расходовании влаги карельской березой по сравнению с березой повислой, что обусловлено внутривидовыми особенностями структуры проводящих тканей ствола дерева.

Исследования в условиях промышленного загрязнения параметров водного и минерального обменов сосны и ели показали, что между содержанием и соотношением NPK в хвое, ψ охвоенных побегов и жизненным состоянием дерева существует определенная и, как правило, нелинейная связь. Проведенные регрессионный и кластерный анализы данных по содержанию и соотношению NPK в хвое, ψ охвоенных побегов сосны и ели показали, что степень связи этих показателей с жизненным состоянием деревьев, определенным по визуальными признакам, была различной при сравнении исследуемых видов. Большее влияние категории жизненного состояния на исследуемые показатели характерно для ели по сравнению с сосной: это, вероятно, обусловлено большей чувствительностью ассимиляционного аппарата ели к загрязнению, что согласуется с данными ряда авторов [2, 7 и др.], которые отмечают в условиях загрязнения для ели более значимые изменения ультраструктуры хвои, большую чувствительность пигментного состава фотосинтетического аппарата и более высокую скорость аккумуляции поллютанта. Следует отметить, что если кластеризация данных по содержанию и соотношению NPK в хвое сосны и ели показала почти сходное соответствие между категориями состояния, определяемыми визуально и по физиологическим показателям, то кластеризация данных по ψ обнаружила следующее. Характерной особенностью деревьев сосны является их слабое соответствие между категориями состояния, определяемыми визуально и по физиологическому показателю, тогда как

у ели оно, напротив, более сильно выражено. Причины этих различий, вероятно, связаны с большей взаимозависимостью у ели между структурными компонентами дерева и его водным режимом, чем с элементным составом. При одинаковой дозе загрязнения ель может иметь более короткий период от начальной реакции на действие поллютантов до их гибели, в то время как у сосны эти стадии проходят медленнее.

Таким образом, в результате проведенных исследований были установлены масштабы природной изменчивости ряда функциональных показателей древесного растения в широком диапазоне природных условий северо-западной европейской части таежной зоны России. Для исследуемого спектра экологических условий выявлены количественные значения параметров CO_2-газообмена, водного режима и минерального питания деревьев, характеризующие устойчивость древесных растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 13-04-00827-а).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ивантер Э. В., Коросов А. В.* Введение в количественную биологию. Петрозаводск, 2003. 256 с.
2. *Кирпичникова Т. В., Шавнин С. А., Кривошеева А. А.* Состояние фотосинтетического аппарата сосны и ели в зонах промышленного загрязнения при различных микроклиматических условиях // Физиол. раст. 1995. 1. С. 107—113.
3. *Методы* биохимического исследования растений. Л.: Агропромиздат, 1987. 430 с.
4. *Новицкая Л. Л.* Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
5. *Новицкая Л. Л.* Механизмы индукции аномального камбиального роста древесных растений на примере карельской березы // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Матер. междунар. конф. 20—24 июня 2011 г., Петрозаводск. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 225—230.
6. *Шереметьев С. Н.* Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация). М., 2005. 271 с.
7. *Wulff A., Karenlampi L.* Effects of long-term open-air exposure to fluoride, nitrogen compounds and SO_2 on visible symptoms, pollutant accumulation and ultrastructure of Scots pine and Norway spruce seedlings // Trees. 1996. 10: 157—171.

***

УДК 630*23

ОСОБЕННОСТИ ЛЕСОВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОСЛЕ КАТАСТРОФИЧЕСКИХ ВОЗДЕЙСТВИЙ В ПОЯСЕ ПИХТОВЫХ ЛЕСОВ ВОСТОЧНОГО САЯНА

Л. С. ПШЕНИЧНИКОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Рассматривается неоднозначность катастрофических воздействий на лесовосстановительные процессы в горно-таежных пихтовых лесах.

Темнохвойный пояс пихтовых лесов Восточного Саяна расположен на высотах 350—700 м н. у. м., в пределах Алтае-Саянской лесорастительной провинции. Леса представлены крупными пихтовыми массивами с примесью кедра 1—2 ед. в составе. Леса разновозрастны, III—IV классов бонитета, обладают высоким лесовосстановительным потенциалом хвойных (5—25 тыс. подроста на га). Состав подроста повторяет состав древостоя. Преобладает зеленомошная группа типов леса [1, 3]. Леса постоянно подвергаются негативному воздействию рубок, пожаров, ветровалов, энтомовредителей. Цель работы: изучение начального этапа лесообразовательного процесса после катастрофических воздействий на пихтовые леса.

Лесовосстановление после рубок. На начальном этапе формирования молодняки на сплошнолесосечных вырубках коренного пихтарника зеленомошного различаются по росту, положению хвойных в ценозе, густоте, возрастной, высотной структуре и характеризуются широким диапазоном состава ценозов — от господства лиственных до господства хвойных.

Формирование молодняков происходит по трем основным сценариям сукцессий: с преобладанием хвойных без смены пород, с доминированием хвойных и лиственных при мозаичном их смешении и господством лиственных с кратковременной сменой пород.

Так, на сплошнолесосечных вырубках, разработанных традиционной техникой (бензопила + ТТ-4), спустя 16 лет формирующиеся молодняки представляют собой фрагментарное чередование участков

с различным сочетанием темнохвойных и лиственных пород в составе 1-10П1-9Ос1-8Б ед. К.Е. В значительной степени это обусловлено технологией лесозаготовок. Независимо от состава такие послерубочные молодняки обладают высоким лесообразующим потенциалом для формирования будущих пихтовых древостоев за счет сохраненного подроста и последующего возобновления хвойных. Количество подроста пихты под пологом лиственных колеблется от 1 до 12 тыс. шт./га, а с учетом верхнего яруса количество пихты еще более возрастает (рис. 1).

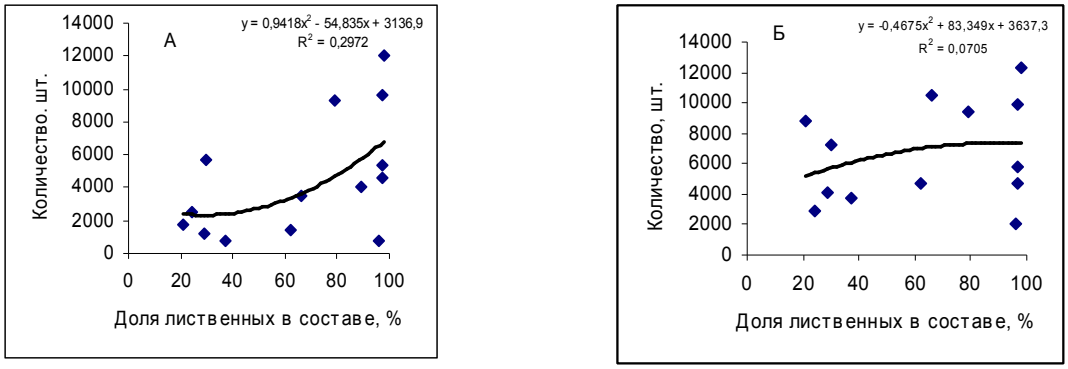


Рисунок 1. Влияние состава молодняков на количество деревьев пихты: А — подрост, самосев, Б — общее количество

На изменившиеся условия среды сохранившийся подрост пихты сразу же после рубки реагирует (в среднем до 4 раз) увеличением радиального прироста и прироста в высоту по сравнению с дорубочными показателями (соответственно 0,19 и 0,76 мм; 3,7 и 14,0 см). При этом прирост осевого побега тесно связан с высотой ствола. Вновь поселившийся самосев пихты быстро набирает темп роста, и к 4—5 годам его прирост значительно опережает прирост подпологового подроста, который был у него в этом возрасте.

Интенсивность реакции темнохвойного подроста на рубку зависит не только от изменившихся экологических факторов, но и от степени угнетенности особей; сильно угнетенные экземпляры подроста пихты, находящиеся под пологом поступающих в рубку древостоев, значительно дольше адаптируются к условиям сплошных вырубок.

В перспективе на обследованных вырубках можно ожидать, что в хвойных и хвойно-лиственных молодняках восстановление пихтовых лесов произойдет без смены пород. Высокие показатели прироста свидетельствуют о повышении жизнеспособности деревьев пихты и устойчивости нового поколения леса.

В лиственных молодняках с подпологовым размещением хвойных смена пород носит кратковременный характер, поскольку в молодняках имеется значительная примесь сохраненного подроста, способного сформировать темнохвойный древостой. Как отмечает В. Н. Смагин [2], такие насаждения относятся к неустойчиво производному типу леса, который сравнительно быстро восстанавливается в исходный коренной тип леса. Лиственные породы выполняют вспомогательную роль восстановления нарушенного взаимодействия главных элементов экосистем — хвойных пород. Своевременное интенсивное удаление лиственного полога может в короткий срок обеспечить восстановление исходных пихтовых древостоев.

Лесовосстановление после пожаров. На обезлесенных после рубки участках благоприятные условия увлажнения и почвенного плодородия способствуют интенсивному разрастанию травянистых и кустарниковых растений и подлесочных пород (черемуха, рябина, ива). В засушливый период такие участки являются первоочередным объектом возгорания.

При обследовании вырубок, пройденных пожаром, выяснилось, что в условиях отсутствия обсеменения хвойными породами большая часть вырубок-гарей к 20 годам успешно возобновилась мелколиственными породами: березой семенного и порослевого происхождения и корнеотпрысковой осиной, а также ивой. Почвенно-гидрологические условия определили направленность естественного возобновления. С увеличением влажности происходило усиление возобновительного процесса у осины, в результате чего формировались осиново-березовые насаждения, а на влажных почвах образовались чистые осиновые насаждения.

Примером устойчивой смены хвойных лиственными породами после пожаров являются большие массивы осиновых древостоев. Судя по сохранности самых старых и крупных деревьев осины, первое посткатастрофическое поколение возникло после сильного верхового пожара, уничтожившего хвойный древостой (возраст 90—100 лет). Последующие поколения осины возникали после пожара 50- и 12-

летней давности. В результате трех воздействий пожаров насаждение состоит из осины с единичной примесью пихты диаметром 10—20 см. Подрост хвойных отсутствует.

Устойчивые смены пород после пожаров обусловливаются прежде всего отсутствием заноса семян кедра и пихты. Мелколиственные же лесообразователи благодаря способности к вегетативному возобновлению способны обновлять свои поколения в течение многих десятков лет. Тем не менее устойчивые смены пород не являются необратимыми, т. к. условия местопроизрастания существенно не изменяются и соответствуют жизненным потребностям темнохвойных пород. При наличии источников семян восстановление хвойных древостоев после пожаров в зеленомошных типах леса происходит под пологом мелколиственных и завершается после распада древостоев березы и осины.

С учетом изложенного лесовосстановительный процесс на вырубках-гарях зеленомошной серии типов в лесах Восточного Саяна можно выразить следующими стадиями сукцессий: разрастание травяно-кустарниковой растительности, мелколиственные леса из березы и осины, мелколиственные леса со 2-м ярусом темнохвойных, смешанные темнохвойно-лиственные леса с участием пихты в 1-м ярусе и восстановившиеся темнохвойные пихтово-кедровые леса с примесью березы, осины и других пород.

Лесовосстановление после вспышек *Monochamus urussovi* (fisch.). Исходная обстановка, сложившаяся в этом природном территориальном комплексе, соответствует оптимуму обитания черного пихтового усача. Этому способствует высокая теплообеспеченность лесных участков, состав и строение древостоев, экологические особенности насекомых и характер их взаимодействия с компонентами лесных биогеоценозов [4].

В жизни пихтового леса происходят два противоположных и в то же время взаимосвязанных биологических процесса: процесс отпада деревьев и процесс появления и формирования новых поколений деревьев. В силу разновозрастности возобновительный процесс происходит постоянно во времени. Количество деревьев молодого возраста, а это в основном подрост, составляет 40—70 %, соответственно 30—60 % общего количества деревьев приходится на материнский древостой.

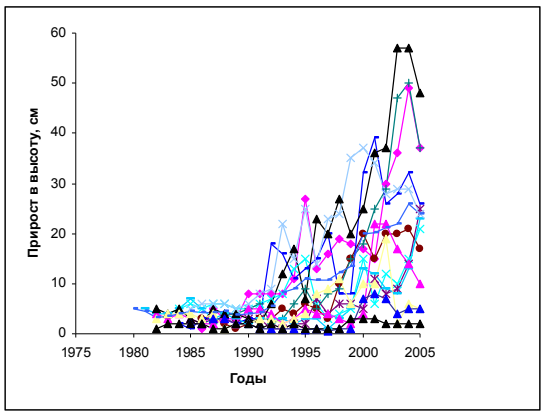


Рисунок 2. Динамика прироста в высоту подроста пихты в поврежденном усачом древостое

В поврежденных усачом пихтовых древостоях основу лесовосстановления, как и в коренных пихтарниках, составляет подрост предварительного и последующего возобновления. Это связано с тем, что усач практически не повреждает тонкомер и подрост, и в поврежденном древостое всегда остаются единичные крупномерные деревья, способные выполнять роль семенников. Подрост темнохвойных пород развивается удовлетворительно, так как очень высок процент благонадежных экземпляров, а на изменившиеся условия среды он реагирует интенсивным усилением роста (рис. 2, табл. 1).

Для постоянного и рационального лесопользования в пихтовых лесах Восточного Саяна, где черный пихтовый усач способен давать вспышки массового размножения, целесообразно проводить постоянный мониторинг динамики его численности. Это позволит перед массовым нападением стволового вредителя принять предупредительные меры, изменив параметры биотопов, обеспечивающих реализацию массовой вспышки. Лесохозяйственными приемами, в частности, рубками, можно изменить фитоценотическую структуру и состояние древостоя, своевременно удалив крупномерные спелые и перестойные деревья, и тем самым предотвратить их уничтожение пихтовым усачом и сохранить древесину.

Таблица 1. Распределение подроста по группам высот и возраста в пихтарнике после вспышки черного пихтового усача (числитель — шт./га, знаменатель — %)

Порода	Группы высот, м					Группы возраста, лет					Итого
	до 10	11—25	26—50	51—150	151 и более	всходы	2—5	6—10	11—15	16 и более	
Пихта	568 15,0	758 20,0	709 18,7	811 21,4	943 24,9	333 8,8	1481 39,1	940 24,8	421 11,1	614 16,2	3789 100
Ель	74 13,0	80 14,2	103 18,3	150 26,6	157 27,9	56 10,0	99 17,5	200 35,5	93 16,4	116 20,6	564 100
Кедр	101 9,1	278 24,9	298 26,7	224 20,1	214 19,2	65 5,8	320 28,7	448 40,2	226 20,3	56 5,0	1115 100
Итого	743 13,6	1116 20,4	1110 20,3	1185 21,7	1314 24,0	454 8,3	1900 34,8	1588 29,0	740 13,5	786 14,4	5468 100

Рисунок 3. Распределение количества деревьев по 10-летним классам возраста в пихтарнике зеленомошном

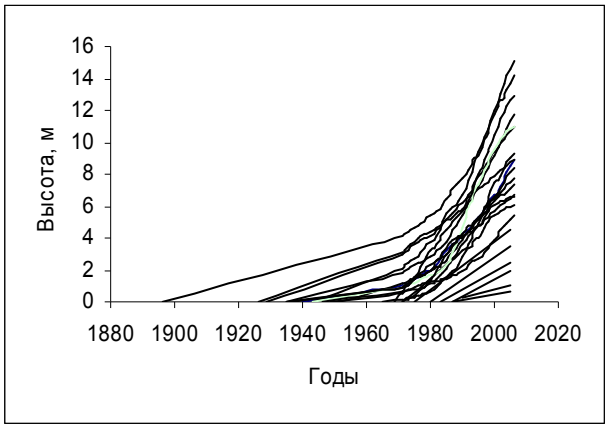


Рисунок 4. Ход роста пихты в высоту в пихтарнике зеленомошном после ветровала

Лесовосстановление после ветровалов. Первостепенное значение для лесовосстановления здесь имеет репродуктивный потенциал состава предшествующих ветровалу насаждений. Установлено, что стадии дегенерации и генерации в ветровальниках существуют одновременно. Распределение деревьев по классам возраста и ход роста в высоту свидетельствуют о постоянном лесовозобновительном процессе от всходов до возраста спелости и перестойности насаждений (рис. 2, 3). Ветровальный отпад старовозрастных деревьев интенсифицирует на освободившихся участках появление самосева, что обеспечивает постоянное сохранение разновозрастной структуры древостоев и состава коренных пихтовых древостоев.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Крылов Г. В.* Лесные ресурсы и лесорастительное районирование Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Изд-во Сибирского отд-я. АН СССР, 1962. 240 с.
2. *Смагин В. Н.* Основные закономерности развития и смены лесных биогеоценозов // Динамика лесных биогеоценозов Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. С. 6—28.
3. *Фалалеев Э. Н.* Пихтовые леса Сибири и их комплексное использование. М.: Лесная пром-сть, 1964. 166 с.
4. *Черный* пихтовый усач *Monochamus urussovi* (Fisch.) / А. С. Исаев, А. С. Рожков, В. В. Киселев. Новосибирск: Наука, 1988. 213 с.

***

УДК 630*221.2: 630*181.522

СЕМЕНОШЕНИЕ ЕЛИ ПРЕДВАРИТЕЛЬНОЙ ГЕНЕРАЦИИ НА ВЫРУБКАХ ЮЖНОТАЕЖНЫХ БЕРЕЗНЯКОВ

Н. А. РЫБАКОВА, М. В. РУБЦОВ

Институт лесоведения РАН, Успенское, Россия

АННОТАЦИЯ

Дан анализ семеношения ели предварительной генерации через 15 и 30 лет после сплошной рубки 45—75-летних древостоев березы с сохранением подроста и деревьев ели 2-го яруса. Рассмотрены возрастная структура семеносящих елей, количество шишек на них в урожайный 2007 г. и параметры крон деревьев. Дано сравнение семеношения ели под пологом березняков и после их рубки.

На Северной ЛОС (Ярославская обл.) Института лесоведения РАН проводятся комплексные стационарные исследования динамики лесных фитоценозов в спонтанно формирующихся березняках и после их рубки с сохранением ели предварительной генерации. На 6 постоянных пробных площадях (ПП) изучали семеношение ели предварительной генерации через 15 и 30 лет после сплошной рубки древостоев березы. Ширина пасек — около 35 м и трелевочных волоков — 5—6 м. Рубка с сохранением подроста ели производилась в березняках (кислично-черничных) возрастом 55 и 45 лет, а с сохранением деревьев ели 2-го яруса — в 75-летних древостоях березы. Давность рубки в период изучения семеношения ели составляла 15 лет (после рубки 55-летних березняков) и 30 лет (после рубки 45- и 75-летних березняков). На ПП проведено картирование и измерены параметры всех деревьев ели, определен

их возраст. В древостоях (на основании анализа их вертикальной структуры) выделены ярусы: первый — высота деревьев больше 13 м, второй — 13—4 м и подрост — меньше 4 м. На ПП учитывали все семеносящие деревья ели, на которых визуально определяли число шишек по градациям: 1—10 шт., 11—50, 51—100 и далее по градациям в 50 шт. Анализ семеношения ели дается по наиболее показательному 2007 году, который в районе исследований был урожайным для ели и по шкале А. А. Молчанова [1] оценивался высшим баллом.

Общими закономерностями для рассматриваемых ельников являются: размещение семеносящих деревьев одного возраста как в 1-м, так и во 2-м ярусах древостоя; значительная представленность (45—58 %) семеносящих елей в общей численности деревьев 1-го яруса (табл. 1). Это обусловлено в основном особенностями пространственного размещения деревьев ели разного возраста, определяющими степень их освещенности. Вместе с тем на семеношение ели существенно влияют густота, вертикальная и возрастная структура ельника. Отметим, что ель в подросте не семеносит.

Через 15 и 30 лет после рубки древостоя березы с сохранением елового подроста возрастные диапазоны семеносящих елей были равны соответственно 21—80 и 31—90 лет при преобладании 20-летних возрастных периодов 31—50 и 41—60 лет. Это в основном зависит от возрастной структуры популяции ели под пологом древостоя березы и сохранности ее после рубки. На распределение семеносящих деревьев ели по ярусам древостоя влияет давность рубки (Др). При Др = 15 лет формирование 1-го яруса не завершилось, в ельнике преобладают (97 %) деревья 2-го яруса. В последнем семеносят лидирующие деревья ели, представленность которых во 2-м ярусе мала (16 %). Через 30 лет после рубки березы с сохранением елового подроста в древостое преобладали (63 %) деревья 1-го яруса. В последнем была сосредоточена основная часть (97 %) семеносящих деревьев ели. Численность таких деревьев во 2-м ярусе древостоя незначительная (2 %). В этом ярусе семеносит ель, произрастающая в основном по границе волоков, в условиях лучшей освещенности.

Таблица 1. Количество и возраст семеносящих деревьев ели в урожайный 2007 г.

Давность рубки, лет (число ПП)	Ярус	Всего деревьев ели, тыс. экз. га$^{-1}$	Семеносящие деревья ели												
			итого		в возрасте, лет (% от итога)										средний возраст, лет
			экз. га$^{-1}$	%	21—30	31—40	41—50	51—60	61—70	71—80	81—90	91—100	100 и более		
1. Рубка с сохранением подроста ели															
15 (2)	1	0,05	29	58	10	21	28	10	21	10	-	-	-		59
	2	1,54	246	16	18	46	16	11	7	2	-	-	-		49
	1 + 2	1,59	275	17	17	44	17	10	8	4	-	-	-		50
30 (1)	1	1,58	715	45	-	1	35	37	13	12	2	-	-		56
	2	0,94	21	2	-	14	45	27	-	-	14	-	-		52
	1 + 2	2,52	736	29	-	1	35	37	13	12	2	-	-		56
2. Рубка с сохранением деревьев ели 2-го яруса															
30 (3)	1	0,50	273	55	-	14	25	13	6	8	13	14	7		66
	2	1,15	22	2	-	16	16	-	-	16	26	26			64
	1 + 2	1,65	295	18	-	14	24	12	6	9	14	15	6		66

Под пологом 75-летних березняков сформировался 2-й ярус ели. Рубка древостоя березы была направлена на сохранение деревьев 2-го яруса. Однако значительная часть этих деревьев отпала, что способствовало росту сохранившейся ели в подросте, изменению возрастной и вертикальной структуры ельника в течение 30 лет после рубки древостоя березы. Этим объясняется широкий возрастной диапазон семеносящих деревьев ели (21—130 лет) и существенная представленность в нем двух возрастных периодов: 31—50 и 81—100 лет.

В ельниках через 15 лет после рубки березы с сохранением подроста в урожайный 2007 г. число шишек было равно 15 тыс. шт. га$^{-1}$. С увеличением давности рубки до 30 лет и соответственно возраста ели численность шишек значительно возрастает: до 44 и 56 тыс. шт. га $^{-1}$ — при сохранении подроста и деревьев ели 2-го яруса. Нами также изучалось семеношение ели под пологом березняков [2]. Сравнительным анализом установлено значительное увеличение семеношения ели после рубки березы. В урожайный 2007 г. в ельниках, сформировавшихся на вырубках, число шишек было в 15 раз больше, чем в древостоях ели под пологом березняков. На некоторых ПП численность шишек была в 30 раз больше, что обусловлено 30-летней давностью рубки, густотой и особенностью возрастной структуры популяции ели.

Таблица 2. Средние характеристики крон семеносящих (числитель) и несеменосящих (знаменатель) деревьев ели

Давность рубки, лет	Ярус древостоя	Возраст ели, лет	Высота		Параметры крон					
			H, м	Kh*	протяженность		площадь горизонтальной проекции, $м^2$		объем	
					L_k, м	Kl_k**	S_k, $м^2$	Ks_k**	V_k,$м^3$	Kv_k**
1. Рубка с сохранением подроста ели										
15	1	59	14,2	1,0	10,6	1,1	10,9	1,2	38,6	1,2
		54	14,0		10,0		9,3		31,6	
	2	49	10.4	1,4	7,7	1,4	6,8	1,7	18,1	2,3
		43	7.5		5,3		4,0		7,9	
30	1	56	17.2	1.1	10,1	1,4	7,8	2,0	28,8	2,8
		51	15.4		7,3		3,8		10,4	
	2	52	11.0	1..2	6,6	1,7	5,0	1,7	15,3	3,5
		46	9.3		3,8		2,9		4,4	
2. Рубка с сохранением деревьев ели 2-го яруса										
30	1	66	16.9	1.1	12,4	1,2	12,2	1,8	52,7	2,3
		50	14.8		10,3		6,6		23,1	
	2	64	11.9	1.4	8,4	1,6	6,4	1,7	19,1	2,6
		41	8.4		5,2		3,7		7,4	

* Kh — коэффициент отношения высоты семеносящих деревьев к высоте несеменосящих деревьев ели;
** Kl_k,Ks_k,Kv_k — соответственно коэффициенты отношений протяженности, площади горизонтальной проекции и объема крон семеносящих деревьев к соответствующим параметрам несеменосящих деревьев.

У семеносящих деревьев ели кроны относительно хорошо развиты (табл. 2). В 1-м ярусе ельника параметры крон зависят от плотности яруса и представленности в нем семеносящих елей. С повышением значений этих характеристик различие между параметрами крон семеносящих и несеменосящих деревьев ели в 1-м ярусе древостоя увеличивается. Во 2-м ярусе елового древостоя по параметру крон семеносящие деревья значительно превосходят несеменосящие деревья ели. Это различие особенно выражено при сравнении объема крон деревьев. На параметры крон семеносящих елей, расположенных во 2-м ярусе елового древостоя, влияют густота популяции ели и представленность в ней семеносящих деревьев.

Таким образом, после удаления верхнего полога березы семеношение ели предварительной генерации значительно повышается. Это зависит от многих факторов, главными из которых являются: густота и возрастная структура популяции ели под пологом березняка, сохранность ели после удаления верхнего полога березы и давность рубки. С увеличением давности рубки и соответственно возраста деревьев семеношение повышается. В урожайные годы сохраненная на вырубках ель предварительной генерации успешно выполняет функцию обсеменения. Повторяемость таких годов в южной тайге центральной части Русской равнины в среднем составляет 3 (4) года. В неурожайные годы в ельниках семеношение деревьев значительно снижается и может быть причиной появления небольшого количества всходов ели.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Молчанов А. А.* География плодоношения главнейших древесных пород СССР. М.: Наука, 1967. 103 с.
2. *Рыбакова Н. А., Рубцов М. В.* Семеношение ели под пологом южнотаежных березняков // Вестник МГУЛ — Лесной вестник. 2014. 1. С. 73—79.

***

УДК 630*161:581.1

ХВОЙНЫЕ РАСТЕНИЯ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЯЮЩЕЙСЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ

Т. А. САЗОНОВА, В. Б. ПРИДАЧА

Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

АННОТАЦИЯ

В результате многолетних исследований были установлены масштабы природной изменчивости показателей водного и минерального обменов, характеризующие устойчивость растений сосны и ели в широком диапазоне природных условий на северо-западе таежной зоны России.

Хвойные растения широко представлены в условиях Северо-Запада России. Основными лесообразующими породами являются *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst., которые различаются по своим биологическим характеристикам. Вопрос об ответных реакциях этих видов на колебания условий природной среды является актуальным в свете прогнозируемых изменений климата. В этой связи необходимы количественные оценки основных показателей состояния растений, которые можно рассматривать как норму для данных условий произрастания. Для характеристики жизнедеятельности деревьев сосны и ели, произрастающих в широком диапазоне эдафических условий и гидрометеорологических переменных, мы использовали параметры водного и минерального обменов. Исследования проводили в течение ряда вегетационных периодов (май — сентябрь) в средней тайге на экспериментальных участках Института леса КарНЦ РАН (Южная Карелия, 61°45′ с. ш., 34°20′ в. д.).

Результаты нашего исследования показали высокую интенсивность процесса водного обмена в широких пределах варьирования гидрометеорологических переменных. Это свидетельствовало о приспособленности исследуемых видов к широкому диапазону условий вегетации. Так, максимальная движущая водный поток сила у сосны и ели наблюдалась при температуре (T) и относительной влажности (H) воздуха, равных ~15—25 °С и ~35—60 %. Эти диапазоны T и H одинаковы в разные вегетационные периоды. Их сходство для двух видов древесных растений является правомерным, поскольку они произрастают в регионах с одинаковой вариабельностью климатических условий.

Наши многолетние данные, полученные в условиях достаточного почвенного увлажнения, показали, что водный режим сосны и ели закономерно изменяется в течение суток и вегетационного периода. Максимальные скорости водного потока по стволам сосны и ели составили 9.96 и 8.60 г $см^{-2}$ $ч^{-1}$. Наибольшие среднемесячные величины V, наблюдаемые в летние месяцы, составили, например, в 1992 г. у сосны и ели 3.6 ± 0.25 и 2.9 ± 0.3 г $см^{-2}$ $ч^{-1}$. Как среднемесячные, так и максимальные величины V у сосны были выше, чем у ели, что связано с большим ксилемным сопротивлением у ели по сравнению с сосной [3]. Дневные величины водных потенциалов побегов сосны и ели варьировали в пасмурную и холодную погоду в пределах -0.65 … -0.95 МПа, в солнечную — сосны -1.0 … -1.6 МПа и ели -1.1 … -2.5, ночные Ψ_{max} для обоих видов колебались от -0.3 до -0.7 МПа.

Диапазоны изменчивости показателей водного обмена сохранялись в разные вегетационные периоды. Это явилось основанием для расчета средних за вегетационный период, который является целостным этапом в развитии древесного растения, величин скорости водного потока и водных потенциалов. Мы установили, что усредненные за эти интервалы времени показатели водного режима являются инвариантными, т. е. их величины слабо варьируют в разные вегетационные периоды. Эти данные свидетельствуют об адаптации процесса водного обмена не только к изменяющимся суточным и годичным ритмам, но и к среднегодичным значениям климатических показателей, что согласуется с гипотезой Л. К. Кайбияйнена [2] о существовании параметрической адаптации.

Аналогичные закономерности поддержания устойчивого диапазона варьирования при изменяющихся условиях среды мы установили по показателям минерального обмена сосны и ели, которые были исследованы в среднетаежной подзоне в сосняке черничном и ельнике черничном (Республика Карелия, Ботанический сад ПетрГУ). Так же, как и показатели водного обмена, усредненные за период вегетации данные по минеральному обмену — содержание и соотношение $N : P : K$ в ксилемном соке сосны — не различались по годам исследования, т. е. являлись инвариантными характеристиками этого процесса. В то же время отклонения от средних за вегетацию значений мы наблюдали при исследовании годичной динамики содержания и соотношения $N : P : K$ в ксилемном соке, почках, одно- и двухлетней хвое, поскольку потребности в минеральных элементах в разные фазы развития растения различны. При этом если содержание N, P и K в разных органах и тканях в течение вегетации колебалось в значительных пределах (в 2—3 раза), то их соотношение варьировало в меньшей степени. Наряду с этим оно значимо изменялось в процессе развития хвои от почки до двухлетней хвои.

Таким образом, исследование переменных водного и минерального обменов во времени выявило их инвариантность в межгодичной динамике.

Известно, что ареалы хвойных растений достаточно широки, и они произрастают в различных почвенно-климатических условиях. Поэтому представляло интерес посмотреть, изменяются ли значения инвариантных показателей в пространстве, в частности, в зависимости от эдафических условий. Наши исследования предрассветных и дневных водных потенциалов охвоенных побегов сосны, произрастающих при разных эдафических условиях и входящих в экологический ряд сосновых древостоев, показали отсутствие значимых различий в этих величинах как по отдельным дням, так и в целом за период вегетации. Одинаковыми были и диапазоны их изменчивости. Вариабельность этих величин была связана с колебаниями погодных условий и водного статуса растений, но не зависела от почвенных условий.

Изучение переменных минерального обмена сосны и ели, входящих в экологические ряды сосновых и еловых древостоев, показало стабильность $N : P : K$ в различных органах, тканях и целом растении. Это свидетельствовало о сбалансированности в растениях основных обменных процессов,

несмотря на различия в почвенных условиях. При этом больший уровень стабильности соотношения *N : P : K* был отмечен для ели по сравнению с сосной, для которой выявлены две контрастные группы фитоценозов. Анализ содержания минеральных элементов по органам растений (хвоя, кора, корни и ствол) показал их зависимость от почвенных условий. В то же время при расчете на целое растение (единицу массы древостоя) были получены стабильные значения содержания зольных элементов и азота. Для соснового древостоя эта величина составила 4.51 ± 0.06 кг $т^{-1}$, коэффициент вариации 3.5 %, для елового древостоя — 1.09 ± 0.03 %, коэффициент вариации 7.2 %. Этот результат представляет особый интерес, поскольку выявленные различия при расчете на орган и целое растение свидетельствуют о существовании механизма поддержания гомеостаза на уровне организма за счет перераспределения минеральных элементов между органами.

Это предположение подтверждается исследованиями структуры фитомассы при изменении почвенно-климатических условий и, в частности, для анализируемых экологических рядов сосновых и еловых древостоев [1]. Сопоставление данных по содержанию минеральных элементов в органах растений и по их структурным характеристикам показало, что при ухудшении почвенных условий увеличивается доля органов, более богатых элементами минерального питания (хвоя, корни), и уменьшается доля более бедных (ствол). Такие изменения приводят к тому, что в единице органической массы содержание зольных элементов и *N* оказывается постоянным, не зависящим от почвенных условий. Следовательно, формирование в худших условиях произрастания относительно высоких запасов хвои и корней, т. е. органов, выполняющих ассимиляционную и поглощающую функции, является адаптивным механизмом, направленным на обеспечение необходимого для нормальной жизнедеятельности растения уровня содержания и соотношения элементов минерального питания. В литературе этот механизм известен как «структурная адаптация» [2].

Результаты нашего исследования показали, что инвариантные показатели водного и минерального обменов поддерживаются растительным организмом на определенном уровне и, таким образом, стратегия адаптации древесных хвойных растений к изменяющимся условиям среды направлена на поддержание гомеостаза за счет изменения масс органов растения. Такую стратегию адаптации обеспечивают ряд структурных особенностей, присущих древесному растению как жизненной форме. Прежде всего это значительная масса растения, большая площадь ассимилирующей поверхности, причем разновозрастной; огромные пулы запасных веществ, в том числе субстратов для дыхания; длительная временная продолжительность жизненного цикла и возможность остановки процессов развития; большой объем неживых (одревеснев ших) тканей в проводящей системе. В отношении хвойных растений большое значение имеет и их эволюционная древность, связанная с типом проводящей системы (трахеиды, а не сосуды). Все это создает большой резерв структурных компонентов, соотношения между которыми могут варьировать, не нарушая целостности растительного организма.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 13-04-00827-а и 14-04-10076-к).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С., Иванчиков А. А., Морозова Р. М.* Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука, 1977. 304 с.
2. *Кайбияйнен Л. К.* Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2003. 5. С. 65—73.
3. *Hellkvist J., Richards G. P., Jarvis P. G.* Vertical gradients of water potential and tissue relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber // J. Appl. Ecol. 1974. 11: 637—667.

***

УДК 630 *182.23 : 630*23:581.55

СОВРЕМЕННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ ФОРМИРОВАНИЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ КОНТАКТА СРЕД В БАЙКАЛЬСКОМ РЕГИОНЕ

А. П. СИЗЫХ

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Россия

АННОТАЦИЯ

В работе приведены общие и некоторые отличительные характеристики современных тенденций формирования лесных сообществ контакта сред (переходных природных условий) конкретных районов Байкальского региона с различными физико-географическими условиями территорий исследования.

Проблема оценки состояний и прогноза изменений в экосистемах в целом и в структуре растительного покрова в частности является основой современных биогеографических, геоботанических, биогеоценотических и экологических исследований. Главной задачей является исследование пространственно-временной самоорганизации растительных сообществ, отражающих практически все изменения в природной среде на конкретный период времени. Для этого необходим синтез разных направлений их изучения, а не просто детальный анализ отдельных компонентов и элементов природных систем. Растительное сообщество при таком подходе рассматривается в качестве системы, которая формируется и развивается как единое целое и образует взаимообусловленные связи вещественно-энергетического обмена с системами иного иерархического уровня и условиями экотопов как для отдельных видов, так и сообществ в целом [1, 3, 16]. В этой связи актуальна проблема выбора и разработки понятийно-терминологических основ оформления выделяемых процессов, характеризующих современное состояние растительного покрова. Решение таких задач неизбежно приводит к необходимости внесения корректив в сложившееся понимание процессов, происходящих в растительном покрове, и позволяет наметить вектор их развития в системе природных факторов определенной территории. В результате появляются основания для определения возраста, места и роли текущих состояний растительных сообществ в сукцессионных системах. Для этого необходимо выявление особенностей состава и сложения растительных сообществ, связанных с природной динамикой среды и антропогенными воздействиями, и определение периодов гомеостаза экосистем, особенно для растительности контрастных природных (контакта сред) условий. Оптимальные значения разнообразия биосистем зависят от количества ресурса в среде, степени стабильности и эволюционного развития организмов [2]. Механизмы оптимизации разнообразия биосистем обусловлены экологическими, микроэволюционными и эволюционными процессами. Выявление особенностей пространственно-временной организации растительности в целом и лесных сообществ в частности между высотными поясами, зональной лесостепью и зональной степью, а также сообществ внутри зональных разностей среды позволяет определить современный вектор формирования лесов конкретных природных зон (или высотных поясов) обширных территорий. Наши исследования проводились на ключевых участках разных районов Байкальского региона. В сообщении приводятся характеристики условий формирования лесных сообществ в условиях контакта зоны лесостепи и степной природной зоны, а также лесов в границах территорий, занятых экстразональными степями. Были выбрано несколько ключевых участков — в бассейне р. Селенги (Юго-Западное Забайкалье), в Тункинской (Юго-Западное Прибайкалье) и Баргузинской (Северо-Восточное Прибайкалье) котловинах, на северо-западном побережье оз. Байкал и в горном обрамлении озера (хр. Хамар-Дабан, Байкальский хребет).

Один из ключевых участков расположен в среднем течении р. Селенги, Юго-Западное Забайкалье. По ботанико-географическому районированию растительность этой территории относится к Центральноазиатской (Дауро-Монгольской) подобласти степной области Евразии. Растительность района исследований относится к Хангайско-Даурской горнолесостепной провинции подпровинции Орхоно-Нижнеселенгинской лесостепи [13]. По провинциальному разделению Центральноазиатской подобласти степной области Евразии [7] и по ботанико-географическому районированию степей Центральной Азии [14] ключевой участок также относится согласно карте ботанико-географического районирования к зоне лесостепи. Состав и структура растительности этого региона достаточно подробно освещены в ряде научных работ разных лет [4, 12]. По физико-географическому районированию [8] район исследований относится к провинциям Южно-Сибирской горной области, Селенгинско-Хилокской провинции, Худунскому остепненно-котловинному округу лесостепных ландшафтов. Здесь следует отметить, что в регионе развиты зональные лесостепные почвы [6]. Основу растительности этого ключевого участка составляет таежная (бореальная) растительность Урало-Сибирской фратрии формаций горно-таежных сосновых и лиственнично-сосновых травяно-кустарниковых лесов в сочетании с сосновыми травяно-кустарниковыми остепненными лесами и мелкодерновинно-злаковыми степями южносибирских формаций разнотравно-злаковых и злаковых степей [11]. Согласно корреляционной эколого-фитоценотической карте [5] растительность района представлена преимущественно сосновыми и лиственнично-сосновыми лесами с разнотравно-злаковыми степями. В соответствии с картой [10] растительные сообщества территории ключевого участка входят в состав бореального (таежного) западнозабайкальского лесостепно-степного (Кяхтинского) пояса растительности. В результате многолетних исследований были выявлены основные структурно-динамические и пространственно-временные особенности формирования лесных сообществ, формирующихся в зоне контакта лесостепной и степной природных зон Юго-Западного Забайкалья. Вектор развития этих сообществ отражает облесение степных пространств как внутри зональных лесостепей, так и на контакте степи и лесостепи, с формированием устойчивых сообществ, свойственных светлохвойным лесам зонального типа.

Ключевой участок — средняя часть Тункинской котловины (Юго-Западное Прибайкалье). По физико-географическому районированию [8] район исследований относится к Южно-Сибирской горной области, Хамар-Дабанской горно-таежно-котловинной провинции. Одной из особенностей почв

Байкальских котловин в целом является отсутствие в них элювиально-иллювиальной дифференциации химических элементов, согласующихся с особенностями регионального климата, резким снижением содержания гумуса по профилю в глубину. Здесь сформированы криоаридные (холодные) типы ландшафтов, обусловивших формирование криоаридных типов почв [6]. По ботанико-географическому районированию Центральноазиатской (Даурско-Монгольской) подобласти степной области Евразии [13, 14] степи этого района исследований не относятся ни к одной подобласти и подпровинции лесостепей и степей. Растительность представлена комплексом лиственнично-сосновых разнотравных остепненных лесов в сочетании со степными (экстразональными для данной территории) сообществами, в составе которых формируется устойчивый подрост сосны и лиственницы, с тенденцией на облесение степных пространств повсеместно по днищу котловины и шлейфам склонов, обращенных к ее днищу.

Территория средней (ключевой участок) части Баргузинской котловины (Северо-Восточное Прибайкалье) согласно физико-географическому районированию [8] относится к Байкало-Джугджурской горно-таежной области, Прибайкальскому гольцово-горно-таежному округу, Баргузинской котловинной остепненно-подтаежной и горно-таежной провинции. По классификации [6] здесь также развиты криоаридные (экстразональные) почвы, что находит отражение и в структуре современного растительного покрова района. По ботанико-географическому районированию Центральноазиатской (Даурско-Монгольской) подобласти степной области Евразии [13, 14] степи данного района исследований не относятся ни к одной подобласти и подпровинции лесостепей и степей. Растительность представлена сосновыми с участием лиственницы остепненными лесами в комплексе со степными сообществами. Подрост сосны выходит за полог древостоя и активно формируется в составе степных сообществ. Здесь, как и в предыдущем примере, отмечается облесение экстразональных степей с устойчивым формированием лесных сообществ.

Ключевой участок северо-западное побережье оз. Байкал согласно физико-географическому районированию относится к Байкало-Джугджурской горно-таежной области, Предбайкальскому таежному горно-плоскогорному округу, Северо-Байкальской горно-таежной провинции [11]. По ботанико-географическому районированию Центральноазиатской (Даурско-Монгольской) подобласти степной области Евразии [13, 14] территория, занятая степными сообществами вышеуказанного района, не относится ни к одной подобласти и подпровинции лесостепей и степей. Степные территории ключевого участка входят в состав зональной тайги северного Прибайкалья. В настоящее время их характеризуют как «островные степи», и они не относятся к зональной степи и лесостепи по определению. Формирующиеся здесь сообщества представлены лиственничными с участием сосны и кедра сибирского лесами в комплексе со степными сообществами, в составе которых активно формируется подрост лиственницы и сосны, с тенденцией на облесение этой части экстразональных степей Прибайкалья. Процессы облесения территорий, занятых степными сообществами разного генезиса в разных физико-географических условиях, характерны для всего Байкальского региона в целом.

Район исследований средняя часть хр. Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) по физико-географическому районированию [8] относится к Южно-Сибирской горной области, Хамар-Дабанскому округу, Центральнохамардабанской горно-таежно-гольцовой провинции. Согласно корреляционной эколого-фитоценотической карте [5] растительные комплексы территории представлены преимущественно пихтово-кедровыми чернично-мелкотравно-зеленомошными, кедровыми и кедрово-еловыми кустарничково-зеленомошными лесами и их березово-осиновыми восстановительными сериями умеренно холодных и влажных местообитаний. В соответствии с картой [11] растительные сообщества района исследований относятся к таежной (бореальной) растительности Урало-Сибирской фратрии формаций, Южносибирским формациям горно-таежных темнохвойных лесов. В древостое на верхней границе леса прослеживаются все стадии лесовозобновления: всходы, подрост, жердняк и молодые пихты второго яруса. Возобновление пихты вне границы древостоя отражает благоприятные условия последних десятилетий. В целом продвижение подроста выше границы сомкнутого древостоя — процесс достаточно медленный, но при благоприятных обстоятельствах отмечается постепенное продвижение пихты в подгольцовый пояс до горной тундры, что и было зафиксировано для средней части хребта Хамар-Дабан.

Для территории окружения перевала Даван (северо-западная оконечность Байкальского хребта) в соответствии с картой [11] растительные сообщества района исследований относятся к таежной (бореальной) растительности Урало-Сибирской фратрии формаций, Южносибирским формациям Байкало-Джугджурской формации (Берингийской фратрии формаций) горно-таежных и редколесных лесов в комплексе с горными тундрами, представленными группировками среди залежей камней. В соответствии с картой [10] район исследований относится к Прибайкальскому гольцово-тундрово-стланиково-редколесно-таежному типу поясности растительности в приложении к Байкальскому региону. Практически повсеместно отмечается ярусная структура лесных сообществ, где I ярус составляют пихта сибирская, кедр (сосна сибирская), лиственница даурская, ель; во II-м — кедр,

пихта, ель, лиственница (часто береза). Подлесок образует душекия кустарниковая. В подросте доминируют пихта и лиственница в разных количественных соотношениях (вариациях) в зависимости от занимаемого положения (экспозиции склонов). Пихта и лиственница (редко кедр) репродуктивного возраста доходят и входят в подгольцовый пояс. В подгольцовом поясе доминирует кедровый стланик. На ключевом участке — верховье р. Гоуджекит — отмечается продвижение древесных пород в подгольцовый пояс и горную тундру, которое, соответственно, зависит от высот, экспозиции и уклона склонов, мест произрастания конкретных сообществ. Граница леса особенно четко прослеживается по склонам южных экспозиций, тогда как на «теневых» склонах граница леса и горной тундры менее проявляется и носит прерывистый характер. Часто по межгорным гребням древесные породы заходят глубоко (иногда до сотен метров) в подгольцовый пояс. Наличие в строении горной системы большого количества развитых каров и цирков также способствует формированию прерывистой, с существенными перепадами высот, границы леса и подгольцового пояса (нередко и тундры), что и находит отражение в присутствии подроста древесных пород как в подгольцовом поясе, так и среди каменистых тундр.

Общим для растительности двух последних районов исследований является продвижение древесных пород в подгольцовый пояс и горную тундру. Это отмечается и в структуре растительности горных систем Урала и Хибин [9, 15], где также происходит выход древесных пород из-под полога древостоя с изменением верхней границы леса.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Большаков В. Н., Кряжимский Ф. В., Павлов Д. С.* Перспективные направления развития экологических исследований в России // Экология. 1993. 3. С. 3—16.
2. *Букварева Е. Н., Алещенко Г. М.* Принципы оптимизации разнообразия биосистем. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 522 с.
3. *Горчаковский П. Л.* Проблемы экологии растений // Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии. Сб. науч. тр. М.: Наука, 1991. С. 109—142.
4. *Дамбиев Э. Ц., Намзалов Б. Б., Холбоева С. А.* Ландшафтная экология степей Бурятии. Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2006. 185 с.
5. *Корреляционная* эколого-фитоценотическая карта. Иркутск: Изд-во ИГ СО АН СССР, 1977. 1 л.
6. *Классификация* почв России. М.: Почвенный институт им. В. В. Докучаева, 2008. 182 с.
7. *Лавренко Е. М.* Провинциальное разделение Центральноазиатской подобласти степной области Евразии // Ботан. журн. 1970. 55. 12. С. 1734—1747.
8. *Ландшафты* юга Восточной Сибири (Карта. М 1 : 1 500 000). М.: ГУГК, 1977. 4 л.
9. *Михеева А. И.* Пространственная изменчивость положения верхней границы леса в Хибинах (по материалам дистанционного зондирования) // Вестник МГУ. Серия 5. География. 2010. 4. С. 18—23.
10. *Огуреева Г. Н.* Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных стран (Карта. М 1 : 8 000 000). М.: Изд-во МГУ, 1999. 2 л.
11. *Растительность* юга Восточной Сибири (Карта. М 1 : 500 000). М: ГУГК, 1972. 4 л.
12. *Рещиков М. А.* Степи Западного Забайкалья. М.: Наука, 1961. 174 с.
13. *Степи* Центральной Азии / отв. ред. В. А. Хмелев. Новосибирск: Наука, 2002. 296 с.
14. *Степи* Евразии / отв. ред. Е. М. Лавренко. Л.: Наука, 1991. 145 с.
15. *Шиятов С. Г.* Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2009. 219 с.
16. *Шмальгаузен И. И.* Интеграция биологических систем и их самоорганизация // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1961. 66.2. С. 104—135.

***

УДК 630*181.28:581.132.1

УРОВНИ ТЕХНОГЕННЫХ НАГРУЗОК И СТАБИЛЬНОСТЬ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ КРАСНОЯРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Л. Н. СКРИПАЛЬЩИКОВА, В. В. СТАСОВА, М. А. ПЛЯШЕЧНИК

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Многолетними мониторинговыми наблюдениями выявлены различные структурные изменения, происходящие в сосновых и березовых насаждениях в зонах интенсивного промышленного загрязнения предприятиями г. Красноярска в сравнении с фоновыми насаждениями в зависимости доза — эффект.

Среди многочисленных экологических вопросов современности определение уровней техногенных нагрузок на лесные экосистемы урбанизированных территорий и оценка их гомеостаза приобретают особую актуальность. Лесные экосистемы, продуцирующие в зонах влияния крупных

промышленных городов, в зависимости от уровней антропогенного пресса могут деградировать либо проявлять признаки адаптации к новым условиям произрастания. Сосновые и березовые насаждения Красноярской лесостепи, произрастающие по основному переносу воздушных масс, длительное время подвергаются техногенному загрязнению выбросами тепловых станций, алюминиевого, цементного заводов и других промышленных предприятий города Красноярска.

Среди потока загрязняющих веществ, попадающих в атмосферу, почву и компоненты лесных экосистем, тяжелые металлы и их соли являются наиболее токсичными. Эффект токсичности тяжелых металлов обусловлен их физическими, химическими и физико-химическими свойствами, возможным переходом одного токсического эффекта в другой [3]. Взаимодействие атмосферы, растительности и почвы при активном участии воды обусловливает стабильность лесных экосистем. Тенденции необратимых изменений в нарушенных экосистемах определяются как эволюционными процессами, так и воздействием антропогенных факторов.

Цель работы заключалась в сравнительной оценке стабильности развития сосновых и березовых фитоценозов Красноярской лесостепи, произрастающих в зоне длительных техногенных нагрузок от промышленных объектов города Красноярска и в условиях фона.

Исследования проводились на мониторинговых пробных площадях в сосновых насаждениях и в березняках разнотравных, произрастающих в зонах интенсивного промышленного загрязнения предприятиями металлургического, цементного производства, тепловыми станциями г. Красноярска, а также разрабатываемых известняковых карьеров. Для сравнения пробные площади были заложены в насаждениях в фоновых условиях, т. е. с минимально возможным антропогенным воздействием.

Исследуемые нарушенные сосновые насаждения чистые по составу, разнотравные, III класса бонитета, средняя высота 23—26 м, диаметр 38—43 см. По оценке жизненного состояния насаждения характеризуются как ослабленные и сильно ослабленные [10]. Фоном служили сосняки Академгородка г. Красноярска и насаждения Юксеевского бора Юксеевского лесничества. Сосновые насаждения Академгородка зеленомошно-осочкового типа леса, высокополнотные, с высокими эстетическими и санитарно-гигиеническими качествами. Сосняки в Юксеевском лесничестве разнотравного типа леса, V класса возраста, I—Ia классов бонитета, средняя высота 26—30 м, диаметр 26—43 см, здоровые. Нарушенные березняки характеризуются V классом возраста, II—III классов бонитета, сомкнутостью крон 0,6—0,8. Фоновые насаждения — березняки V класса возраста, II—III классов бонитета, с сомкнутостью крон 0,7—0,8, произрастающие в Емельяновском лесничестве, а также березовые сообщества порослевого происхождения, VI—VIII классов возраста с единично встречающейся в составе древостоя сосной и осиной Юксеевского лесничества.

В исследованиях были использованы стандартные лесотаксационные [5] и экологические методики, а также физико-химические и другие методы. Аккумуляция пыли компонентами насаждений изучалась по методике Ж. Детри [1]. Анализ образцов на содержание тяжелых металлов проводился на программно-аналитическом комплексе на основе портативного рентгенофлуоресцентного кристалл-дифракционного сканирующего спектрометра «СПЕКТРОСКАН—МАКС G» в лаборатории физико-химической биологии древесных растений в ИЛ СО РАН. Прибор утвержден в качестве средства измерений Госстандартом РФ [4]. Измерения морфологических характеристик древесины проводили методом световой микроскопии на поперечных срезах кернов, взятых на высоте 1,3 м из стволов 5 модельных деревьев на каждой пробной площади [8]. Определение асимметрии листовой пластинки у березы и оценка стабильности развития проводились по методике В. М. Захарова с соавторами [2]. Индекс флуктуирующей асимметрии (ИФА) длины хвои вычислялся по формуле Palmer, Strobeck [11].

Многолетними мониторинговыми наблюдениями выявлен ряд изменений, происходящих в сосновых и березовых насаждениях под влиянием антропогенных нагрузок.

Сосновые боры Красноярской лесостепи, произрастающие в 10—30 км от черты города, испытывают максимальные техногенные нагрузки. Установлено, что в насаждениях на поверхности и внутри хвои содержатся повышенные концентрации техногенной пыли, фтора, серы и тяжелых металлов [7, 6, 10]. Нарушения гомеостаза этих насаждений, вызванные многолетним техногенным прессом, установлены на фитоценотическом, организменном, тканевом, клеточном и физиологическом уровнях. Они включают в себя снижение жизненного состояния древостоя, отсутствие возобновления, обеднение видового разнообразия лесных видов живого напочвенного покрова, снижение годичного прироста древесины, изменение размеров клеток проводящих тканей стволов, изменение пигментного состава хвои. Кроме того, на нестабильность развития сосны обыкновенной, произрастающей под воздействием многолетнего загрязнения, указывают данные по изменчивости билатеральных морфологических и анатомических признаков хвои.

Обобщение результатов наблюдений за экологическим состоянием техногенно нарушенных березовых древостоев Красноярской лесостепи показало наличие высоких техногенных нагрузок. Концентрации отдельных токсичных веществ превышают допустимые нормы содержания в листьях и в почве [6]. Под влиянием повышенных концентраций тяжелых металлов замедлены ростовые процессы в

тканях стволов березы повислой. Воздействие тяжелых металлов проявляется в статистически значимых изменениях величины и структуры прироста древесины в стволах деревьев [9]. Увеличение содержания тяжелых металлов в листьях березы вызывает снижение годичных приростов ксилемы, увеличение количества ксилемных лучей и уменьшение диаметра сосудов. Кроме того, установлено, что даже небольшое уменьшение пылевых нагрузок на фитомассу древостоя приводит к стабилизации ростовых процессов. В древостоях, расположенных вблизи известняковых карьеров, динамика роста древесины имеет свои особенности. Так, величина годичных приростов снижается по мере увеличения пылевой нагрузки, в случае прекращения работы карьера и снижения пылевой нагрузки происходит стабилизация средних приростов ксилемы [8]. Низкая стабильность развития березы в условиях загрязнения подтверждается высокими значениями индексов флуктуирующей асимметрии ее листовой пластинки в сравнении с фоновыми насаждениями.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Детри Ж.* Атмосфера должна быть чистой. М.: Прогресс, 1973. 380 с.
2. *Захаров В. М., Баранов А. С., Борисов В. И. и др.* Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000. 66 с.
3. *Прохорова Н. В., Матвеев Н. М.* Тяжелые металлы в почвах и растениях в условиях техногенеза // Вестник СамГУ. 1996. Спец. выпуск. С. 125—147.
4. *Рентгенофлуоресцентный* метод анализа: методические указания к лабораторным работам / А. А. Комиссаренков, С. Б. Андреев / ГОУВПО СПб ГТУ РП., 2008. 36 с.
5. *Санитарные* правила в лесах Российской Федерации; введены 27.01.98. № 1458. М. 1998.
6. *Скрипальщикова Л. Н, Стасова В. В., Татаринцев А. И., Пляшечник М. А.* Оценка экологического состояния сосны обыкновенной на урбанизированных территориях Красноярской лесостепи // Вестн. КрасГАУ. 2013. № 11. С. 177—182.
7. *Скрипальщикова Л. Н., Стасова В. В., Татаринцев А. И., Пляшечник М. А.* Аккумуляция техногенной пыли березняками разнотравными в зоне воздействия известняковых карьеров г. Красноярска // Вестн. КрасГАУ. 2012. № 10. С. 96—100.
8. *Стасова В. В., Скрипальщикова Л. Н., Зубарева О. Н., Татаринцев А. И.* Строение и развитие тканей ствола *Betula pendula* (Betulaceae) в условиях антропогенного загрязнения // Растительные ресурсы. Т. 47. Вып. 2. 2011. С. 66—76.
9. *Стасова В.В., Скрипальщикова Л.Н., Секретенко О.П., Татаринцев А.И., Пляшечник М.А.* Влияние тяжелых металлов на структуру древесины *Betulapendula* (*betulaceae*) в техногенно-нарушенных ландшафтах Красноярской лесостепи // Растительные ресурсы, 2013. Т. 49, вып. 4. С. 532—541.
10. *Экологическое* состояние пригородных лесов Красноярска. Новосибирск: Академ. изд-во «Гео», 2009. 179 с.
11. *Palmer A. R., Strobeck C.* Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. V. 17. P. 391—421.

***

УДК 630.44:630.182(571.51)

ОБОСНОВАНИЕ СИСТЕМЫ ФИТОПАТОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ ЮЖНОЙ ЧАСТИ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

А. И. ТАТАРИНЦЕВ

Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Рассмотрены методологические основы системы фитопатологического мониторинга в лесных биогеоценозах южной части Красноярского края, относящихся к зонам средней и сильной лесопатологической угрозы. В разрезе ландшафтно-лесорастительных подразделений выделены первоочередные объекты фитопатологического мониторинга. Определены основные и дополнительные мероприятия в системе мониторинга.

В рамках системы лесного мониторинга России наиболее сложной и развитой составляющей является лесопатологический мониторинг (ЛПМ), который организуется и проводится с целью оперативного получения и анализа информации о патологических изменениях в лесных насаждениях с последующим обоснованием и принятием решений о проведении соответствующих лесозащитных и иных лесохозяйственных мероприятий [4]. В свою очередь важная и неотъемлемая часть ЛПМ — фитопатологический мониторинг. Основываясь на официальном определении ЛПМ [10], фитопатологический мониторинг (ФПМ) — это система наблюдений за состоянием, нарушением устойчивости лесов, поражением их болезнями, наблюдений за популяциями патогенных организмов, влияющих на состояние лесов, а также система их оценки и прогноза. Основной технологический уровень ЛПМ и ФПМ — региональный мониторинг.

На территории Красноярского края ЛПМ ведется на лесопокрытой площади в 105,1 млн га, которая в соответствии с лесозащитным районированием разделена на 3 зоны лесопатологической угрозы: слабая, средняя и сильная [1, 3]. Зоны средней (Красноярский, Енисейский, Саянский лесозащитные районы) и сильной (Тюхтетско-Кодинский лесозащитный район) лесопатологической угрозы в основном охватывают южную часть края (южнее русла р. Ангары). По отчетным данным [1], главной причиной усыхания лесов в Красноярском крае являются лесные пожары, в меньшей степени влияют на них повреждения насекомыми и поражение болезнями, неблагоприятные погодно-климатические и эдафические факторы. Среди инфекционных болезней по приоритетности отмечают стволовые гнили, раковые болезни, корневые гнили [3]. По нашему мнению, информация о фитопатологической ситуации, перечне и роли болезней основных лесообразующих пород в лесах региона, в частности, южной его части, не вполне объективна. Требуется теоретически и практически обоснованная система фитопатологического мониторинга, базирующаяся на знании биологии и экологии наиболее агрессивных представителей патогенной биоты лесных насаждений.

При обосновании системы ФПМ первоначально должны быть определены объекты мониторинга, основные и дополнительные мероприятия, порядок действий при сборе информации. К первоочередным объектам ФПМ следует относить высокоагрессивные фитопатогены; лесные насаждения, в которых их деятельность приводит к возникновению эпифитотий и, как следствие, расстройству и (или) утрате ресурсной ценности фитоценозов.

Объекты ФПМ целесообразно выделять на основе ландшафтных подразделений и лесорастительного районирования территории с обязательным учетом целевого назначения насаждений, породного состава, возрастного состояния древостоев, а также наличия природных и антропогенных факторов, ослабляющих их устойчивость. Первоочередные объекты ФПМ для лесных биогеоценозов южной части Красноярского края, установленные в результате фитопатологических исследований [6—8, 11—15], приведены в табл. 1.

Указанные некрозно-раковые и гнилевые болезни достигают в лесах региона масштабов прогрессирующих тардивных эпифитотий. Рассматриваемая территория характеризуется высоким уровнем урбанизации и лесопромышленного освоения, что определяет антропогенную нарушенность значительных площадей лесных насаждений и очевидное снижение их устойчивости к патогенам. В эксплуатационных сосняках Красноярского Приангарья вследствие отсутствия плановой лесоэксплуатации, несоблюдения оборота РГП значительны площади перестойных древостоев, в связи с чем возрастает распространенность стволовой гнили, что дополнительно усугубляется действием низовых пожаров. В пригородных лесах, испытывающих хроническое рекреационное воздействие и техногенное загрязнение, повышается вероятность активизации факультативных, раневых паразитов древесных растений.

В антропогенно освоенных лесах южной части края приоритетным является наземный ФПМ. Дополнительно для обнаружения и фиксирования очагов болезней при наличии дехромации ассимилирующего аппарата, изреженности, суховершинности крон у пораженных деревьев, появлении гнилевого ветровала и ветролома, прогалин целесообразно использовать дистанционный мониторинг (дешифрирование материалов дистанционного зондирования лесных территорий, аэровизуальное наблюдение), особенно в труднодоступных горно-таежных лесах.

Получение базовой информации о фитопатологической ситуации в лесах осуществляется при ведении ***лесопатологических надзоров*** (ЛПН). На этапе *общего ЛПН* выявляются случаи нарушения санитарного состояния насаждений, возникающие и возникшие очаги болезней в пределах любой лесопокрытой территории.

В насаждениях, являющихся по известным критериям первоочередными объектами ФПМ, должен проводиться плановый *специальный надзор* определенного уровня детализации. В рамках детального ЛПН по существующим методикам производятся учетные работы на выборочных единицах: постоянных пунктах наблюдений, постоянных маршрутных ходах, постоянных пробных площадях.

Необходимым элементом в структуре ФПМ в качестве дополнительных мероприятий выступают ***лесопатологические обследования*** (ЛПО), которые организуются и проводятся в очагах болезней, выявленных в результате ЛПН. Цель ЛПО — более полная диагностика, установление показателей проявления и вредоносности болезней в насаждениях. Методика ЛПО в очагах определенных болезней леса изложена в соответствующих руководствах и наставлениях [4, 5, 9, 10 и др.]. При этом следует учитывать возможное развитие комплексных очагов болезней, в которых происходит сопряженное заселение и поражение деревьев несколькими патогенами в соответствии с уровнем паразитизма и агрессивности последних. Такое явление нами выявлено в осинниках горно-таежной зоны [14], предположительно это же происходит при возникновении куртин усыхания в насаждениях пихты.

Для определения масштабов повреждения и усыхания деревьев в действующих, затухающих очагах болезней с последующим назначением санитарно-оздоровительных и других лесозащитных мероприятий предусматривается проведение *текущих оперативных* и *инвентаризационных ЛПО*.

Таблица 1. Основные объекты фитопатологического мониторинга в лесах южной части Красноярского края

Ландшафтно-лесорастительные подразделения [2]	Главные лесообразующие породы	Болезнь (возбудитель)	Негативные последствия
Западно-Сибирская равнинная ЛО Южнотаежные и подтаежные леса	*Abies sibirica*	Ржавчинный опухолевый рак (*Melampsorella caryophyllacearum*) Корневая гниль (*Armillaria mellea s. l., Heterobasidion annosum*) Бактериальная водянка (*Erwinia sp.*) Стволовые гнили (*Phellinus hartigii, Fomitopsis officinalis* и др. ксилотрофные грибы)	Групповое, куртинное усыхание; накопление гнилевого ветролома и ветровала; понижение товарности древостоев
	Pinus sylvestris	Рак-серянка (*Cronartium flaccidum; Peridermium pini*) Стволовая гниль (*Phellinus pini*) Корневая гниль (*H. annosum, A. mellea s. l.*)	Групповое, куртинное усыхание, понижение товарности древостоев
	P. sibirica	Корневая гниль (*H. annosum, A. mellea s. l.*)	Групповое усыхание, появление ветровала
	Betula pendula	Бактериальная водянка (*Erwinia multivora*) Корневая гниль (*A. mellea s. l.*) Стволовые гнили (*Fomes fomentarius*, *Inonotus obliguus* и др. ксилотрофные грибы)	Групповое, куртинное ослабление и усыхание, появление гнилевого ветролома
	Populus tremula	Черный рак (*Hypoxylon mammatum*) Бактериальная водянка (*E. multivora*) Опухолево-язвенный рак (*Pseudomonas sp.*) Корневая гниль (*A. mellea s. l.*) Стволовая гниль (*Phellinus tremulae*)	От группового до сплошного усыхания, значительное накопление гнилевого ветролома и ветровала
Алтае-Саянская горная ЛО Подтаежные, горно-таежные леса Северной Алтайско-Саянской и Восточно-Саянской ЛП	*Abies sibirica* *Pinus sylvestris* *P. sibirica* *Betula pendula* *Populus tremula*	То же	То же
Лесостепь, подтаежные леса Хакасско-Минусинской ЛП	*Pinus sylvestris*	Корневая гниль (*Heterobasidion annosum*)	Групповое, куртинное усыхание, накопление ветровала, образование прогалин
	Larix sibirica *Betula pendula*	Ступенчатый рак (*Lachnellula willkommii*) Бактериальная водянка (*Erwinia multivora*)	Групповое, куртинное ослабление и усыхание
Среднесибирская плоскогорная ЛО Приангарские южнотаежные и подтаежные светлохвойные леса	*Pinus sylvestris*	Стволовая гниль (*Phellinus pini*) Корневая гниль (*Phaeolus shweinitzii*)	Понижение товарности древостоев, появление гнилевого ветролома
	Larix sibirica *Betula pendula*	Стволовая гниль (*Ph. pini*) Бактериальная водянка (*Erwinia multivora*)	Групповое, куртинное ослабление и усыхание
Лесостепь Канско-Красноярско-Бирюсинской ЛП	*Pinus sylvestris*	Корневая гниль (*Heterobasidion annosum*)	Групповое усыхание с образованием прогалин
	Betula pendula	Бактериальная водянка (*Erwinia multivora*) Стволовые гнили (*Fomes fomentarius* и др. ксилотрофные грибы)	Диффузное, групповое ослабление и усыхание, появление гнилевого ветролома

Примечание. ЛО — лесорастительная область, ЛП — лесорастительная провинция.

Отмечающееся в настоящее время в южнотаежных и горно-таежных лесах Красноярского края прогрессирующее усыхание кедровых и особенно пихтовых насаждений не находит однозначного объяснения. В такой ситуации для установления этиологии усыхания пихтово-кедровых лесов требуется оперативное проведение *лесопатологической экспертизы* с привлечением специалистов в области лесной энтомологии, патологии леса, лесной экологии. Лесопатологическая экспертиза как разновидность ЛПО обязательно должна быть предусмотрена в системе ЛПМ и ФПМ на случай возникновения подобных процессов в лесах региона.

Таким образом, учитывая эпифитотиологическую ситуацию в лесных насаждениях южной части Красноярского края, необходимо оптимизировать систему ЛПМ в регионе в части фитопатологического мониторинга на основе вышеизложенных положений.

ЛИТЕРАТУРА
1. *Государственный* доклад «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае за 2012 год». Красноярск, 2013.
2. *Коротков И. А.* Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР // Углерод в экосистемах лесов и болот России. Красноярск, 1994. С. 29—47.
3. *Лесной* план Красноярского края на 2009—2018 гг. Утвержден указом от 26 декабря 2008 г. № 219-УГ.
4. *Методы* мониторинга вредителей и болезней леса / под общ. ред. В. К. Тузова. М.: ВНИИЛМ, 2004. 200 с.
5. *Мозолевская Е. Г., Катаев О. А., Соколова Э. С.* Методы лесопатологических обследований очагов стволовых вредителей и болезней леса. М.: Лесная пром-сть, 1984. 152 с.
6. *Павлов И. Н., Миронов А. Г., Юшкова Т. Ю.* Активизация патогенных свойств грибов комплекса *Armillaria mellea sensu lato* в хвойных лесах юга Восточной Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. 1. С. 9—20.
7. *Павлов И. Н., Барабанова О. А., Агеев А. А.* и др. Основная причина массового усыхания пихтово-кедровых лесов в горах Восточного Саяна — корневые патогены // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. XXVI. 1. С. 33—41.
8. *Павлов И. Н., Губарев П. В., Барабанова О. А.* и др. Влияние лесорастительных условий на устойчивость сосняков Минусинской впадины к корневым патогенам // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. XXVI. 1. С. 48—57.
9. *Руководство* по планированию, организации и ведению лесопатологических обследований: Прил. 3 к приказу Рослесхоза от 29.12.2007 № 523. 74 с.
10. *Руководство* по проектированию, организации и ведению лесопатологического мониторинга: Прил. 1 к приказу Рослесхоза от 29.12.2007 № 523. 98 с.
11. *Рыбалко Т. М., Гукасян А. Б.* Бактериозы хвойных Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 77 с.
12. *Татаринцев А. И.* Фитопатологическое состояние древостоев сосны обыкновенной в условиях Красноярского Приангарья // Биоразнообразие и редкие виды растений Средней Сибири: Тез. докл. конф., посв. 70-летию образ. госзаповедника «Столбы». Красноярск, 1995. С. 114—116.
13. *Татаринцев А. И., Скрипальщикова Л. Н.* Лесопатологическое состояние сосняков в зеленой зоне г. Красноярска // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. XXVI. 1. С. 42—48.
14. *Татаринцев А. И.* Состояние и причины усыхания древостоев *Populus tremula* L. в горно-таежных лесах зеленой зоны г. Красноярска (ТЭР заповедника «Столбы») // Хвойные бореальной зоны. 2011. Т. XXIX. 3—4. С. 324—327.
15. *Татаринцев А. И.* Эколого-ценотические особенности пораженности березняков бактериальной водянкой в южной части Средней Сибири (Красноярская группа районов) // Сиб. экол. журн. 2014. 2. С. 273—281.

***

УДК 630*5 001.891

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДЕРЕВЬЕВ В НАСАЖДЕНИИ ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ: ПОЛУКРУГОВАЯ МОДЕЛЬ

С. В. ТЕРЕШИН, Л. С. ПШЕНИЧНИКОВА, О. П. СЕКРЕТЕНКО, В. Г. СУХОВОЛЬСКИЙ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Предложена модель, описывающая распределение деревьев в насаждении по диаметру или высоте ствола. Модель верифицирована на данных натурных наблюдений.

Лесной ценоз как сложную систему можно охарактеризовать через видовой состав и взаимодействия его компонентов — деревьев, кустарников и трав. Определение видового состава не является проблемой, но достаточно сложно выявить особенности взаимодействий растений в лесном ценозе. Это связано, в частности, с тем, что большинство процессов взаимодействия происходят медленно. Так, характерные времена взаимодействия деревьев в лесу — годы и десятки лет. В такой ситуации проследить за взаимодействиями деревьев в конкретном ценозе в течение всего времени крайне затруднительно.

В связи с этим в лесной экологии возникает задача поиска «быстрых» индикаторов взаимодействий компонентов лесных ценозов. Одним из способов выявления характера взаимоотношений деревьев в лесу является изучение распределения деревьев в насаждении по высоте и диаметру ствола. В качестве теоретических функций, описывающих плотность распределения деревьев по высоте и диаметру ствола, предлагаются двухпараметрические функции нормального и логнормального распределения [6], трехпараметрическая функция Вейбулла [2, 4, 5]. Однако точность описания данных полевых учетов с помощью этих теоретических функций распределения невелика, во многих случаях значимого согласия между натурными данными и теоретической моделью не достигается. Еще важнее то, что с помощью гауссовской модели сложно объяснить механизмы отпада деревьев в насаждении, воздействие которых приводит к выпадению до 98 % от начального числа деревьев.

В настоящей работе предложена модель, с помощью которой возможно с высокой точностью описать распределение деревьев в насаждении по высоте и диаметру ствола.

1. Различия морфологических показателей между угнетенными деревьями в насаждении с точки зрения рисков гибели важнее различий по этим показателям между господствующими деревьями. Для наглядного отражения различий между меньшими деревьями в модели предлагается переход от обычной линейной шкалы размеров, в которой высота ***H*** деревьев измеряется в метрах, а диаметр ***D*** ствола — в сантиметрах, к шкалам обратных значений высот и диаметров ствола. Переход осуществляется по формулам:

$$d = \frac{1}{D},\ h = \frac{1}{H}\ , \qquad (1)$$

где d — значения диаметров в обратной шкале, h — значения высот в обратной шкале.

Значения морфологических показателей угнетенных деревьев могут быть много меньше значений высот или диаметров больших деревьев. Например: мы имеем H_1 = 1 м, H_2 = 2 м, H_3 = 9 м, H_4 = 10 м. Ввиду этого риск гибели угнетенных деревьев выше, чем риск гибели деревьев, господствующих в насаждении, в результате конкуренции. Различия морфологических характеристик между угнетенными и между господствующими деревьями соответственно составят $\Delta H_{12} = 2 - 1 = 1м$ и $\Delta H_{34} = 10 - 9 = 1м$. С экологической точки зрения разница в 1 метр между угнетенными деревьями не одно и то же, что разница в 1 метр между господствующими деревьями. Дерево с наименьшими морфологическими характеристиками в насаждении имеет наибольшую вероятность гибели, тогда как господствующим деревьям ничего не угрожает (кроме факторов внешнего воздействия: ветровала, пожара и т. д.). В рассматриваемом примере в линейной шкале различия между угнетенными и между господствующими деревьями равны. Однако в шкале обратных значений различия морфологических характеристик между угнетенными и между господствующими деревьями будут отличаться: $\Delta H_{12} = 1 - 0{,}5 = 0{,}5$ и $\Delta H_{34} = 0{,}11 - 0{,}1 = 0{,}01$. Таким образом, в предлагаемой шкале различия между господствующими в насаждении деревьями окажутся незначительными, несмотря на возможные значительные различия в высоте и диаметре стволов, тогда как даже достаточно малые различия характеристик угнетенных деревьев будут приводить к существенным различиям показателей этих деревьев в шкале обратных значений.

На рис. 1 приведено соотношение диаметров и высот в линейной шкале. На рис. 2 приведено соотношение диаметров и высот в обратной шкале, где в правой части отчетливо видны деревья с наименьшими морфологическими показателями. Это угнетенные деревья, подверженные наибольшему риску гибели. Господствующие деревья отображены плотным скоплением на графике.

2. Для нормализации данных производилась последовательная замена переменных.

$$s = \frac{p - p_{\min}}{p_{\max} - p_{\min}}, \qquad (3)$$

где p — данные в обратной шкале по диаметру или высоте (d или h); p_{min} , p_{max} — минимальное и максимальное значения p; s — нормализованные значения.

После нормализации по формуле 3 значения новых данных ***s*** будут изменяться в пределах от 0 до 1 для каждого рассматриваемого насаждения.

3. Для описания функции плотности ***f(x)*** распределения деревьев в насаждении по высотам и диаметрам в шкалах обратных значений используется модель гауссовского ортогонального ансамбля (ГОА) [3, 6]

$$f(s) = A \cdot \frac{\pi s}{2B} \cdot \exp\left(-\frac{\pi s^2}{4B^2}\right)\ , \qquad (4)$$

где s — моделируемые переменные — нормализованные значения диаметров или высот в обратных шкалах (d или h); *A* и *B* — константы модели.

4. Для верификации модели использовались данные перечетов в сосновых древостоях (*Pinus sylvestris* L.) Средней Сибири, Иркутской области на территориях Тангуйского лесхоза, провинции Тоболо-Убаганской равнинной степной зоны Северного Казахстана [1, 8, 9]; также использовались оригинальные данные соавторов.

На рис. 3 приведены функции плотности распределения для нормального, логнормального и распределения Вейбулла деревьев в насаждении по диаметру стволов в шкалах прямых значений. На рис. 4 приведена функция плотности распределения (4) в шкалах обратных значений s. Значения диаметров взяты из [9].

Таким образом, использование предложенной модели позволяет с высокой точностью охарактеризовать распределение деревьев в насаждении по их высотам и диаметрам стволов. Представляется, что найденные при переходе к обратной шкале с помощью ГОА-ансамбля

закономерности распределения деревьев в насаждении по высотам и диаметрам носят общий характер для разных насаждений.

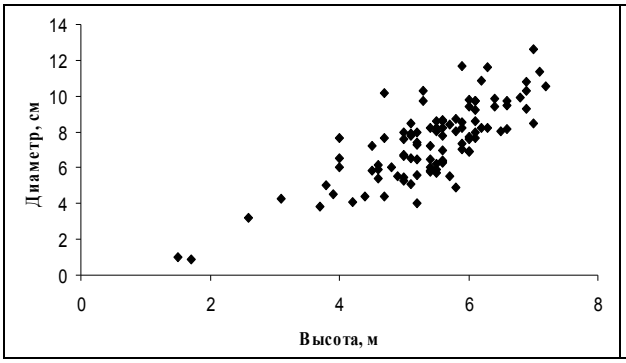


Рисунок 1. Соотношение высот и диаметров в прямой линейной шкале

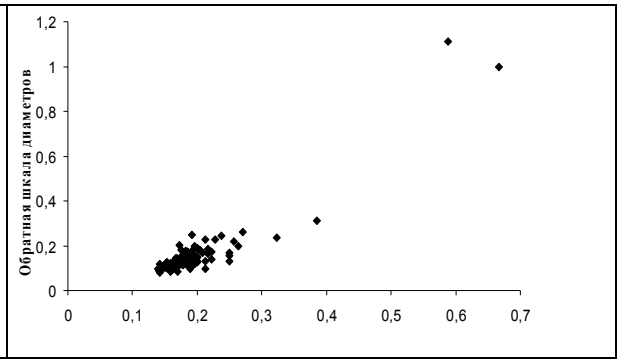


Рисунок 2. Соотношение высот и диаметров в шкале обратных значений

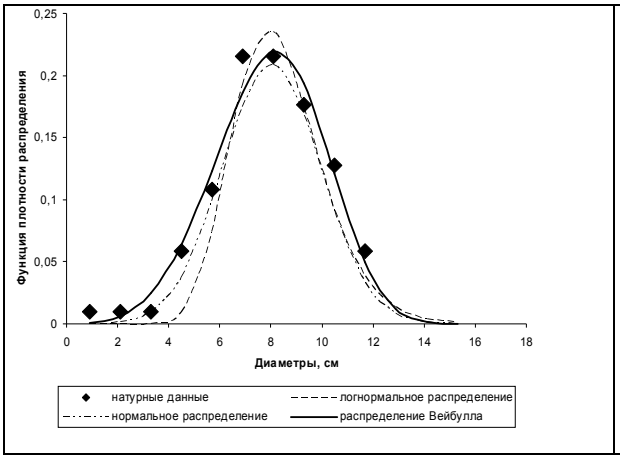


Рисунок 3. Функции плотности распределения в прямой шкале

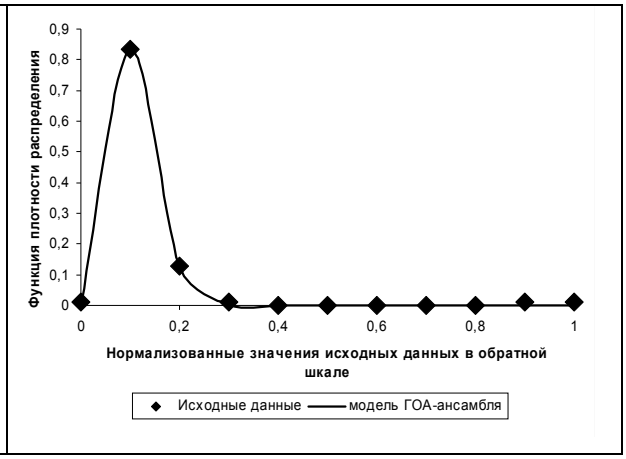


Рисунок 4. Функции плотности распределения в обратной шкале

Авторы благодарят Г. Б. Кофмана за полезные советы и консультации.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бузыкин А. И., Секретенко О. П., Хлебопрос Р. Г.* Данные наблюдений и анализ горизонтальной структуры на пяти пробных площадях в одновозрастных древесных ценозах. Препринт Ин-та леса им. В. Н. Сукачева СО РАН. Красноярск, 2009. 80 с.
2. *Ганина Н. В.* Распределение деревьев по диаметру с помощью функции Вейбулла // Лесоведение. 1984. № 2. С. 17—19.
3. *Дайсон Ф.* Статистическая теория энергетических уровней сложных систем. М.: ИЛ, 1963. 121 с.
4. *Лебков В. Ф.* Динамика распределений деревьев сосны по морфометрическим показателям ствола и кроны // Лесоведение. 1990. № 5. С. 57—69.
5. *Лебков В. Ф.* Типы строения древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 12—20.
6. *Мета М. Л.* Случайные матрицы. М: Изд-во МЦНМО, 2012. 648 с.
7. *Поллард Дж.* Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 1982. 344 с.
8. *Семечкина М. Г.* Структура фитомассы сосняков. Новосибирск: Наука, 1978. 167 с.
9. *Усольцев В. А.* Продукционные показатели и конкурентные отношения деревьев. Исследование зависимостей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2013. 555 с.

***

УДК 599.32:591.55

СУКЦЕССИОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ВЫРУБКАХ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ЕНИСЕЙСКОГО КРЯЖА

А. С. ШИШИКИН, Е. В. ЕКИМОВ, А. Н. БОРИСОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

АННОТАЦИЯ

Получены данные об изменении структуры населения сообществ мелких млекопитающих в ходе послерубочных сукцессий. Вырубка приводит к замещению лесных видов на обитателей открытых пространств, с преобладанием зеленоядных и насекомоядных трофических групп. Восстановление лесных сообществ совпадает со смыканием молодняка и завершается после достижения стадии жердняка. Сообщества мелких млекопитающих хвойных жердняков существенно отличаются от населения лиственных серий, а также темнохвойных местообитаний.

Сукцессионная динамика лесных экосистем представляет собой одно из значимых направлений в современных исследованиях лесообразовательного процесса. Трансформация лесов в результате рубок главного пользования вносит свои изменения в ход естественных сукцессий. Влияние лесозаготовительных работ на сообщества мелких млекопитающих Средней Сибири исследовалось преимущественно в горно-таежных лесах Саян и Кузнецкого Алатау [1, 7—9, 10]. Системные изучения сукцессионной динамики сообществ млекопитающих в темнохвойных лесах Приенисейской Сибири практически не проводились, за исключением серии работ, выполненных в сосняках Южного Приангарья [2, 3]. Последствия и процессы формирования сообществ мелких млекопитающих специфичны для различных насаждений, а также зависят от технологии лесосечных рубок [4—6]. Современные требования к сертификации лесной продукции включают оценку воздействия заготовки древесины на биологическое разнообразие. Оно изучено слабо, не учитывается и его сукцессионная динамика, которая в большинстве случаев дает возможность многим видам активно развиваться на стадии от вырубки до смыкания полога лесовозобновления. При этом в старовозрастном (климаксовом) состоянии зоокомплекс открытых биотопов находится в угнетенном состоянии. Это обстоятельство предопределяет необходимость изучения воздействия лесоэксплуатации на сообщества млекопитающих в каждом регионе, отличающемся природными условиями и формой лесопользования.

Исследования проводились в верхней части бассейна р. Сухой Пит (южнотаежная часть Енисейского кряжа), где преобладают зеленомошные пихтовые, в меньшей степени — кедровые, спелые и перестойные насаждения. Территория находится в зоне интенсивной и длительной лесоэксплуатации. Возобновление древостоя на вырубках происходит преимущественно со сменой пород на лиственные (березу), под пологом которых после 20 лет начинает появляться подрост темнохвойных пород.

Полевые работы проводились в конце августа с 2007 по 2010 гг. на 7 постоянных пробных площадях. Учетные работы проводились стандартным методом с экспонированием 50 ловушек Геро на каждой пробной площади с учетом общепринятых рекомендаций. Отработано 4310 ловушко-суток, отловлено более 900 животных 12 видов.

Выделены четыре послерубочных стадии: свежая вырубка; травяная; молодняк и жердняк. Последняя стадия рассматривалась на примере лиственного и темнохвойного вариантов возобновления. В качестве контроля исследовалось население невырубаемого приречного темнохвойного древостоя (5Е3П2К) и лесоэксплуатационного плакорного чернично-зеленомошного пихтарника (10П).

Материалы анализировали с помощью процедуры пошагового дискриминантного анализа с последовательным включением переменных, в качестве которых использовали доли видов в сообществе.

Темнохвойные лесные формации представляют собой коренные местообитания насекомоядных и грызунов в исследованном районе. Население мелких млекопитающих этих местообитаний имеет общий облик от горных лесов Кузнецкого Алатау, Западного и Восточного Саянов до южнотаежных равнинных лесов левобережья Енисея в бассейне р. Кеть [7—10]. В районе исследований микротериофауна представлена 12—15 видами. Во всех типах леса доминируют два вида — красная (*Clethrionomys rutilus*) и красно-серая (*Cl. rufocanus*) полевки. В долинных кедрово-пихтово-еловых травянисто-зеленомошных лесах их общая доля составляет от 73 до 100 %, в водораздельных чернично-зеленомошных пихтарниках — от 66 до 86 %. В отдельные годы относительно многочисленной (13—19 %) бывает обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*). Все остальные виды мелких млекопитающих на фоновых участках занимают подчиненное положение.

Дискриминантный анализ показал, что териокомплексы разновозрастных вырубок и фоновых лесов по структуре объединяются в две специфичные категории. Первая дискриминантная функция (χ^2 = 60.048; $P < 0.000$) позволяет выделить население вырубок с возрастом 0—7 лет, в котором преобладали полевка-экономка, обыкновенная бурозубка и красно-серая полевка (рис. 1). По второй дискриминантной оси выделяется группировка животных, отловленных в жердняках (χ^2 = 21.894; $P <$

0.081). Выборки животных, отловленных в лиственных молодняках, заняли промежуточное положение между населением фоновых участков и травяных вырубок. Дискриминация по второй оси основана на вкладе в население семеноядных видов: восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae*), лесной мышовки (*Sicista betulina*) и бурундука (*Tamias sibiricus*). Представленная схема указывает на наибольшую степень специфичности населения вырубок с доминированием травяной растительности, находящихся на ранних стадиях лесовосстановления, и согласуется с общетеоретическими представлениями о динамике сообществ мелких млекопитающих послерубочных сукцессий, полученными в других регионах [5, 8].

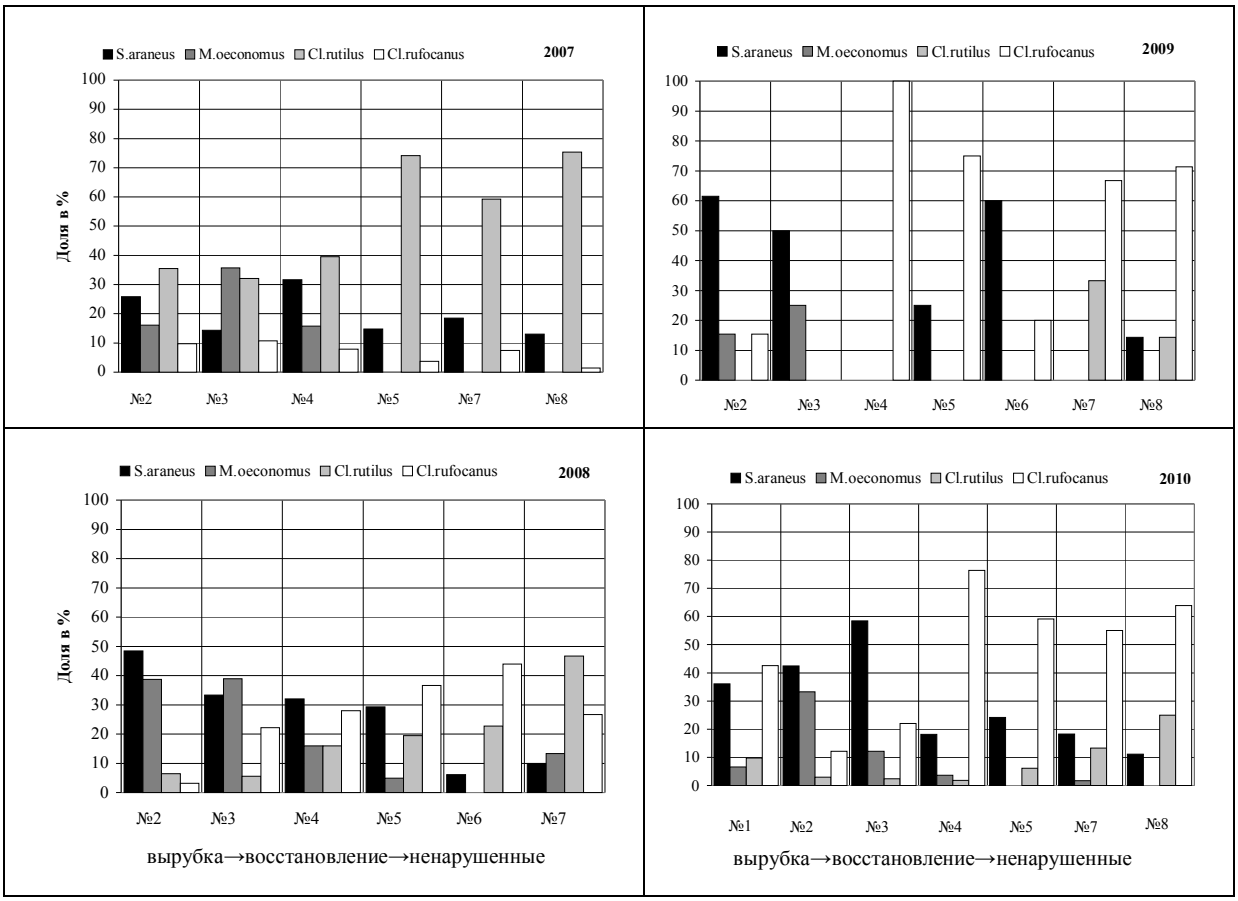


Рисунок 1. Встречаемость мелких млекопитающих на вырубках разного возраста и фоновых участках: 1 — свежая вырубка; 2, 3 — травянистая стадия; 4 — лиственный молодняк; 5 — лиственный жердняк; 6 — пихтовый жердняк; 7, 8 — фоновые участки

Изменения условий обитания на вырубках сопровождались резкой сменой доминантов, хотя в целом видовой состав остается прежним. После рубки практически полностью исчезли лесные стенобионтные виды: красная и красно-серая полевки, средняя бурозубка (*Sorex caecutiens*), бурундук, лесной лемминг (*Myopus schisticolor*). Частичное сохранение этих видов в составе населения, по-видимому, возможно при оставлении на лесосеках недорубов. Возрастающая же при вырубке освещенность приводит к деградации зеленомошного покрова, что ведет к экспансии травяной растительности, которая в свою очередь обусловливает увеличение привлекательности местообитаний для зеленоядной полевки-экономки, и конкурентному вытеснению лесных видов. Вместе с этим большое количество порубочных остатков и брошенной нетоварной древесины на фоне развития травяной растительности способствует массовому размножению ксилофагов и других беспозвоночных, составляющих основу кормового рациона мелких насекомоядных млекопитающих. Эти обстоятельства в совокупности предопределяют вселение и массовое размножение неспецифичных для коренных типов леса видов животных в первые годы после рубки.

Изменения структуры населения мелких млекопитающих имели непрерывный и постепенный характер, сопутствующий сукцессионному процессу развития древесной и травяной растительности. Это хорошо заметно на вырубках, где наблюдения велись с первого года. Пробная площадь № 2 за четыре года перешла от лесосеки и травяной стадии до несомкнувшегося лиственного молодняка, поэтому отлов 2010 г. показал отчетливое смещение структуры населения в сторону группы «лиственных молодняков». Отчетливо дифференцируется население травяных вырубок от жердняков, которые наиболее близки с

выборками животных из фоновых местообитаний. Это указывает на частичную завершенность формирования сообщества мелких млекопитающих в жердняках с сомкнувшимся пологом и сильно угнетенной травяной растительностью. Основной критерий восстановления лесного комплекса заключается в снижении вклада эврибионтных и интразональных видов и увеличении доли обитателей леса.

Более детальное представление о смене доминирующих видов в течение 4 лет наблюдений получено при сравнении их долевого участия в населении разновозрастных вырубок (рис. 1). На гистограммах хорошо заметно снижение доли полевки-экономки и обыкновенной бурозубки по мере восстановления древесно-кустарниковой растительности на вырубках. Отрицательная связь между возрастом и встречаемостью этих видов в отловах характеризуется высокими значениями преобразованных (Z-Фишера) коэффициентов корреляции $r = –0.92$ и $r = –0.65$ ($P< 0.05$). Одновременно увеличивается встречаемость типичных для лесных сообществ доминантов — красной и красно-серой полевок ($r = 0.96$ и $r = 0.89$ при $P < 0.05$). На контрольных участках изменение состава населения мелких млекопитающих характеризует фоновую динамику численности зверьков без воздействия сукцессионных изменений местообитаний.

Заключение. Сплошные вырубки темнохвойных лесов Енисейского кряжа приводят к перераспределению биомассы экологических группировок мелких млекопитающих при сохранении видового состава. Перестройка зоокомплекса в соответствии с изменяющимися условиями происходит с эффектом запаздывания на 1—2 года и быстро выравнивается в период пика численности. При этом проявляются видоспецифические особенности, подвижные виды (лесные полевки, бурозубки) быстрее осваивают территорию, а условно колониальные серые полевки — медленнее. В соответствии с этапами лесовосстановления формируется доминирующая, тестовая группа млекопитающих: на свежих вырубках — бурозубки; на травяной стадии — полевки-экономки; в молодняках и жердняках — лесные полевки. При этом проявляется эффект свободной экологической ниши, когда на первой стадии ее заселения ослабевают межвидовые отношения, а после заполнения экологической емкости начинается биоценотическое упорядочивание численности. Это явление хорошо заметно по асинхронности динамики численности обыкновенной бурозубки и экономки, которая могла бы иметь более высокую плотность на травяной стадии при отсутствии первой.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Дулькейт Г. Д., Козлов В. В.* Материалы к фауне млекопитающих заповедника «Столбы» // Тр. гос. заповедника «Столбы». Красноярск: Красн кн. изд-во, 1958. Вып. 2. С. 168—189.
2. *Ельский Г. И., Шишикин А. С., Швецова В. Я.* О группировках растительноядных млекопитающих в подтайге Красноярского Приангарья // Биоценотические группировки таежных животных. Красноярск: Изд-во Ин-та леса и древесины, 1978. С. 155—164.
3. *Ельшин С. В., Каратаев А. Б., Бахтин А. А.* Структура населения мелких млекопитающих на вырубках ельников южной тайги в годы депрессии // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных: Тез. всесоюз. совещ. Ч. 2. М.: Наука, 1987. С. 66—67.
4. *Керзина М. Н.* Влияние вырубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1956. С. 217—304.
5. *Куприянова И. Ф., Недосекина И. Б., Большаков Н. М.* Влияние вырубок на население полевок рода Clethrionomys в разных регионах средней тайги Европейского Севера // Грызуны: Тез. докл. VII всесоюз. совещ. 27 сентября — 1 октября 1988 г., Нальчик. Т. III. Л.: Наука, 1988. С. 27—28.
6. *Плешак Т. В.* Влияние рубок леса на видовое соотношение мелких млекопитающих южной тайги // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных: Тез. всесоюз. совещ. М.: Наука, 1987. Ч. 2. С. 64—66.
7. *Соколов Г. А.* Млекопитающие кедровых лесов Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 256 с.
8. *Тупикова Н. В.* Влияние концентрированных рубок леса на численность грызунов и землероек Вятско-Камского междуречья // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных: Тез. всесоюз. совещ. М.: Наука, 1987. Ч. 2. С. 59—60.
9. *Штильмарк Ф. Р.* Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М.: Наука, 1965. С. 5—52.
10. *Юдин Б. С.* Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука, 1989. 360 с.

***

УДК 630*232.22

ЛЕСОВОЗОБНОВЛЕНИЕ НА ОТВАЛАХ УГОЛЬНЫХ РАЗРЕЗОВ ЛЕСОСТЕПИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

А. С. ШИШИКИН, Р. Т. МУРЗАКМАТОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Рассматривается естественное формирование насаждений на отвалах разного типа и лесная рекультивация на нарушенных землях Бородинского буроугольного разреза.

Карьерная разработка месторождений бурых углей в Средней Сибири имеет более чем полувековую историю. Наиболее сильные воздействия проявляются в лесостепной зоне, где расположены основные сельхозугодья и высока плотность населения. В связи с этим изучение закономерностей формирования посттехногенных ландшафтов актуально по нескольким направлениям: экологическая оценка последствий, корректировка действующих нормативов с учетом опыта их применения и разработка новых подходов использования техногенных ландшафтов.

Начиная с 2007 г. на отвалах буроугольного разреза «Бородинский» проводятся стационарные экологические исследования почвогрунтов, растительности и животного населения (Шишикин, 2013). В настоящем сообщении приводятся результаты лесоводственных исследований отвалов двух типов: технологических и рекультивированных под лесозаращивание.

Вся нарушенная горными работами территория угольного разреза «Бородинский» представляет собой сочетание внешних отвалов и выработанное пространство карьера глубиной до 200 м, частично заполненное породами внутреннего отвала. По материалам дешифрирования космической съемки, при общей площади нарушенности территории деятельностью разреза 4,0 тыс. га старые рекультивированные отвалы (более 25 лет) составляют 22,2 %, средневозрастные (12—15 лет) — 6,0 % и свежие (до 5 лет) — 13,9 %. Территории, не прошедшие горный этап рекультивации (технологические отвалы), занимают 10,3 %.

Наиболее активно проводится лесная рекультивация путем создания лесных культур сосны обыкновенной, ели сибирской и облепихи. Наибольший возраст посадок облепихи — 25, сосны — 14 лет. Облепиха высаживалась вручную на откосах для их закрепления, сосна — по традиционной технологии на выровненных отвалах и по откосам лесопосадочными машинами рядами с 3-метровым расстоянием. Дальнейшее расселение облепихи проходило в основном с помощью птиц. Приживаемость посадок сосны колеблется от 70 до 90 %, уже через три года прирост превышает 30 см, что указывает на высокие лесорастительные свойства вскрышных пород. Локально высаживалась ель, сохранность которой достаточно высокая (90 %), как и последующий прирост (до 13,2 см.). Для расширения рекреационного потенциала лесных участков техногенных территорий и возможности формирования кедровых садов проведен эксперимент ручной посадки кедра сибирского (250 шт.) под полог лиственного естественного возобновления на 14-летнем отвале. По результатам осенней инвентаризации приживаемость саженцев первого года роста составила 95 %. К сожалению, прошедший низовой пожар уничтожил эти посадки.

Естественное формирование насаждений наблюдается на трех типах отвалов: северных склонах откосов; при гребенчатом образовании рельефа в процессе горного этапа рекультивации с перепадом высот 1—2 м; на нерекультивированных технологических отвалах бугристого типа. Во всех вариантах по-разному проявляются лесообразующие факторы.

Залесение северных склонов — зональная норма произрастания мелколиственных пород на всхолмленной лесостепи Средней Сибири, где фрагментами встречаются и сосновые боры на выровненных элементах рельефа, естественный аналог создаваемых культур сосны на отвалах. Гребенчатый микрорельеф способствует задерживанию семян и метелевого переноса снега, создавая более влажные условия, лимитирующие произрастание древесных в лесостепи. Сочетание теневых склонов и влагонакапливающих западин мезорельефа технологических отвалов определяет максимальное видовое разнообразие деревьев и кустарников. По динамике заселения всех отвалов доминируют мелколиственные породы (береза и осина), единично в составе участвует сосна. После начала ее плодоношения и наступающего изреживания под пологом лиственных активно появляется подрост сосны, который представляет и опушечную часть насаждений на контакте с отвалами сельскохозяйственного назначения.

Для оценки появления сеянцев древесных пород проведен экспериментальный посев с различными вариантами (разброс, в борозды, в борозды с микоризной подстилкой) сосны и лиственницы на молодых отвалах с ПСП и без, а также под пологом лиственного возобновления. Полученные

результаты указывают на неоднозначность и сложность появления всходов древесных пород на отвалах и резкое отличие от естественных условий лесовозобновления.

Специфика грунтов отвалов Бородинского разреза и режим их увлажнения определяют поверхностное строение корневой системы. Это может способствовать формированию редкостойных насаждений и вывалу деревьев.

Проведенные исследования и полученные результаты позволяют оценить лесорастительный потенциал отвалов угольных разрезов лесостепной зоны Средней Сибири и предложить систему хозяйственных мероприятий по их рекультивации, сокращающих расходы на них с одновременным повышением экологической эффективности.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Шишикин А. С.* Организация биологического мониторинга на отвалах Бородинского разреза // Природно-техногенные комплексы: рекультивация и устойчивое функционирование: Сб. матер. междунар. науч. конф. 10—15 июня 2013 г. Новосибирск: Изд-во «Окарина», 2013. С. 225—227.

БИОСФЕРНАЯ РОЛЬ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 630

ЛЕСА РОССИИ — КОМПОНЕНТ УГЛЕРОДНОГО БАЛАНСА

Б. Г. ФЕДОРОВ

Институт народнохозяйственного прогнозирования РАН, Москва, Россия

1. Одной из острейших и дискуссионных является проблема составления национального научно обоснованного баланса потоков CO_2 с целью оценки технико-экономических процессов, связанных с выбросами CO_2, и управления ими.

Исследования и расчеты миграции российских потоков CO_2 ведутся в системе суша↔атмосфера↔океан как составляющей глобальных потоков антропогенного углерода. Российские антропогенные выбросы поступают в атмосферу и вкупе с выбросами других стран формируют глобальный поток, при этом, потеряв свое национальное происхождение, преодолев национальные границы атмосферного пространства, мигрируют по одним и тем же направлениям, удобряют растительный мир и проникают в океанские толщи.

2. Поступающий в атмосферу поток CO_2 с территории России состоит из индустриальных выбросов CO_2, которые образуются при сжигании топлива, производстве цемента, соды и т. п. К этому потоку следует присовокупить и выбросы, учтенные как одномоментные, связанные с пожарами, окислением изъятой из леса и использующейся на территории России древесины, сжиганием дров, а также сжиганием и разложением отходов на делянках.

Динамика выбросов показана на рис. 1.

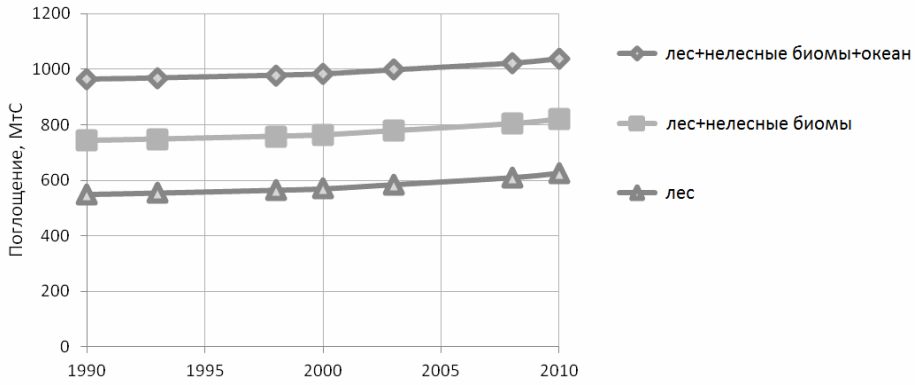


Рисунок 1. Графики выбросов при сжигании топлива и производстве продукции из минерального сырья + выбросы при пожарах + эмиссия срубленной древесины [1]

Общий объем индустриальных выбросов за период с 1990 по 2010 г. составил 9,2 Гт С. На эмиссию от срубленной древесины за эти годы приходилось 1,3 Гт С, а за вычетом экспорта лесной продукции (20 %) — 1,0 Гт С. Выбросы и эмиссия от пожаров составили 3,3 Гт С. Суммарный объем выбросов составил 13,5 Гт С.

В 2010 г. на россиянина пришлось 4,6 т С/чел. выбросов, в том числе индустриальных — 2,9 т С/чел.

3. Антропогенная молекула CO_2 поглощается биомами суши, океаном и накапливается в атмосфере. Наиболее изученными в качестве резервуаров-хранилищ углерода и стоков-поглотителей являются леса.

Леса. Расчеты чистой экосистемной продукции (NEP) по чистому ежегодному приросту запаса стволовой древесины, выполненные А. Н. Филипчуком и Б. Н. Моисеевым [2], показывают, что с 1990 по 2008 г. NEP лесов России выросла с 570 Мт С/год до 619 Мт С/год, т. е. продуктивность леса за 18 лет выросла на 8,6 %, или ежегодно увеличивалась на 0,48 %.

Одним из объясняющих это факторов является изменение возрастных групп лесов — с 1966 г. в течение четырех с половиной десятилетий леса «помолодели» на 19 %. Доля молодняков и средневозрастных лесов в общей площади лесов за это время увеличилась с 26,5 % в 1966 г. до 45,5 % в 2010 г. При этом произошло снижение на 20 % доли спелых и перестойных лесов — с 63 % в 1966 г. до 43 % в 2010 г. Поскольку растительность делянок поглощает CO_2 в несколько раз более интенсивно, чем срубленные спелые и перестойные древостои, то величина NEP лесной территории возрастает. Таким образом, происходит расширенное воспроизводство углеродной поглощающей способности лесов,

поэтому и не существует антагонистического противоречия между рубками леса и поглощением CO_2 лесами.

Нелесные биомы. Углекислый газ поглощают луга и сельскохозяйственные угодья, болота, тундра и кустарники; затем происходят накопления в почве. Эти показатели биомов оценены на состояние начала столетия в работе [3] и приведены в табл. 1.

Таблица 1. Оценка депонирования углерода нелесными биомами России в начале столетия

Биом	Площадь	NPP	Дыхание биомов	NEP	Эмиссия	Депонировано
Размерность	Млн га	Мт С/год	Мт С/год	Мт С/год	Мт С/год	Мт С/год
Луга, с.–х. угодья	221*	610	340	270	140	130
Болота	153*	180	140	40	4	36
Тундра, кустарники	343**	160	130	30	3	27
Всего	717	950	610	340	147	193

* Данные Росземкадастра на 01.01.2003.

** Приблизительная оценка.

Луга и сельскохозяйственные угодья (130 Мт С/год : 193 Мт С/год × 100 % = 67 %), болота (36 Мт С/год : 193 Мт С/год × 100 % = 18,6 %), тундра и кустарники (27 Мт С/год : 193 Мт С/год × 100% = 14%).

Поглощение океаном. Исходя из распределения глобальных углеродных выбросов [4] часть выбросов углерода в атмосферу в размере 27 % поглощается океаном. В составе глобальных выбросов находится и российский CO_2. В таком случае поток от российских антропогенных выбросов в сторону океана оценивается в размере 220 Мт С/год (807 Мт С/год × 27 %).

Депонирование углерода естественными поглотителями показано на рис. 2.

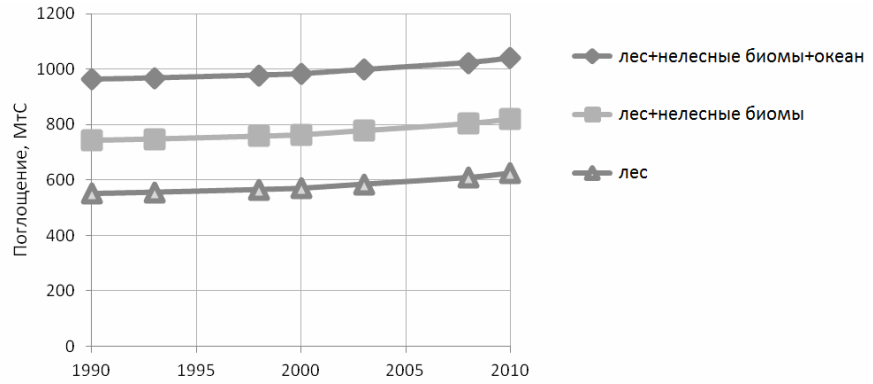


Рисунок 2. Депонирование российских выбросов лесами, нелесными биомами и океаном

За два десятилетия лесами депонировано 11,8 Гт С (58,7 %) российских выбросов, нелесными биомами — 3,9 Гт С (19,4%) и океаном — 4,4 Гт С (21,9 %); всего — 20,1 Гт С.

В 2010 г. на каждого жителя России приходилось 5,8 т С/чел. поглощающей способности биоты, из них только на леса приходилось 4,3 т С/чел.

4. **Национальный углеродный баланс.** По данным выбросов и поглощений построены характеризующие их графики, рис. 3.

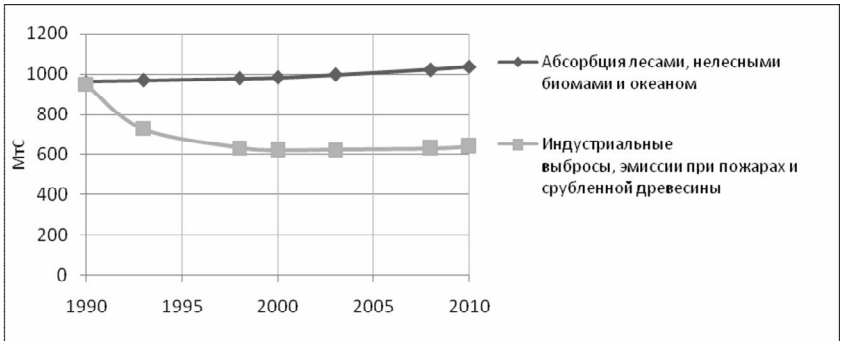


Рисунок 3. Диаграмма выбросов CO_2 России (индустриальные выбросы, эмиссии при пожарах и срубленной древесины) и абсорбция CO_2 (лесами и нелесными биомами России и океаном)

Характер графиков (рис. 3) четко свидетельствует, что поглощение CO_2 (20,1 Гт С за 20 лет) превышает выбросы (13,5 Гт С за те же 20 лет).

Как видно из перечня компонентов (табл. 2), составляющих баланс, — баланс замкнут, так как все главные антропогенные потоки CO_2 учтены!

«Остаточные мощности» депонирования биотой «пылесосили» в 2010 г. из атмосферы «чужой», т. е. поступивший в атмосферу с других территорий земли CO_2 в объеме 180 Мт С [(620 Мт С + 210 Мт С) − 650 Мт С]. При этом одни только леса практически полностью (620 Мт С : 650Мт С × 100 % = 95 %) поглощали выбросы.

Таблица 2. Национальные потоки углекислого газа в 2010 г., Мт С/год

Эмиттеры		Поглотители	
Индустриальные выбросы	410	Леса	620
Пожары	200	Нелесные биомы	210
Рубки	40	Океан	220
Итого	***650***	***Итого***	***1050***

Если учесть только стоимость углеродной квоты по рыночной цене (6,5 долл./т С), то «избыточная» поглотительная способность биомов России оценивается в размере 1,2 млрд долл.

Вывод. В сферу оценки экономической и экологической роли российских лесов в национальной и мировой системе природопользования должна войти также оценка ее значимости в глобальном формировании климата.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Федоров Б. Г.* Выбросы углекислого газа: углеродный баланс России // Проблемы прогнозирования. 2014. № 1.
2. *Филипчук А. Н., Моисеев Б. Н.* Вклад лесов России в углеродный баланс планеты // Сб. науч.-техн. информации по лесному хозяйству. Лесохозяйственная информация, 2003. № 1.
3. *Моисеев Б. Н.* Баланс органического углерода в лесах и растительном покрове России // Лесное хозяйство. 2007. № 2.
4. *C. Le Quéré, et al.*: The global carbon budget 1959—2011 Earth Syst. Sci. Data, 5, 165—185, 2013 www.earth-syst-sci-data.net/5/165/2013/.

***

УДК 631. 461 (470.13-924.82)

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОЧВЕННОЙ МИКРОБИОТЫ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА

Ю. А. ВИНОГРАДОВА[1], Е. М. ЛАПТЕВА[1], Н. Н. ШЕРГИНА[2], Ю. В. ХОЛОПОВ[1]

[1] Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия
[2] ФБГОУ ВПО «Сыктывкарский государственный университет», Сыктывкар, Россия

АННОТАЦИЯ

Исследованы структура и функциональные характеристики микробных сообществ глееподзолистых и болотно-подзолистых почв, формирующихся в подзоне северной тайги. Показано, что наиболее стабильное и благополучное с точки зрения качества почвы микробное сообщество складывается в органогенных горизонтах глееподзолистых почв ельников зеленомошных. Заболачивание почв в ельниках долгомошных и сфагновых обусловливает снижение как численности и биомассы бактерий, так и функциональной активности почвенной микробиоты.

На территории Европейского Северо-Востока основные площади занимают еловые (60,2 %) и сосновые (25,7 %) леса. Они приурочены к различным типам подзолистых и болотно-подзолистых почв, сформированных на суглинистых (ельники) или песчаных (сосняки) почвообразующих породах [4]. Особенности структуры и состава почвенной микробиоты наиболее подробно исследованы в сообществах южно- и среднетаежных хвойных лесов [7—9]. В почвах северотаежных лесов микроорганизмы функционируют в более жестких экологических условиях, характеризующихся недостатком тепла и переувлажнением. Это оказывает соответствующее влияние на активность микроорганизмов, участвующих в минерализации растительного опада и обеспечении растений элементами минерального питания и азотом.

Цель данной работы заключалась в изучении структуры и особенностей функциональных характеристик микробных комплексов подзолистых и болотно-подзолистых почв, формирующихся в градиенте влажности северотаежных еловых лесов.

Исследования проводили на территории Республики Коми (Печорский р-н), в подзоне северной тайги. Объектом исследования послужили почвы ключевых участков, заложенных в разных типах

еловых лесов. Ключевые участки подбирали таким образом, чтобы они образовывали естественный ряд по мере нарастания увлажнения. Таким образом, в еловых лесах экологический ряд представлен ельником зеленомошным (*Езел*) → ельником долгомошным (*Едол*) → ельником сфагновым (*Есф*). Соответственно на участке *Езел* почвенный покров представлен глееподзолистыми почвами с микропрофилем подзола (Пг), на участке *Едол* — торфянисто-подзолисто-глееватыми почвами (Пб1), на участке *Есф* — торфяно-подзолисто-глеевыми (Пб2). Физико-химические свойства исследованных почв отражают их типовую принадлежность [1].

Пробы почв для изучения структуры микробных сообществ и их функциональных характеристик отбирали в летний период (июль) 2012 года из верхних органогенных (гор. О) и минеральных (гор. A2(h)g) генетических горизонтов почв в 5—10-кратной повторности. Микробный компонент почв (численность бактерий и спор грибов, длину мицелия) и его структуру (соотношение грибы / бактерии) определяли методом люминесцентной микроскопии [6]. Оценку функционального состояния микробных сообществ проводили с использованием метода мультисубстратного тестирования (МСТ) [5]. На основании полученных спектров потребления субстратов рассчитывали коэффициенты биоразнообразия (индекс Шеннона, индекс выравненности Пиелу), рангового распределения потребления субстратов, стабильности сообщества (d), а также удельную метаболическую работу (W) и интегральный параметр (G) общего благополучия системы [2]. Для сравнения спектров потребляемых субстратов применяли дискриминантный и кластерный анализы (кластеризация — по Варду, мера расстояния — манхэттенское расстояние).

Как показали проведенные исследования, в почвах, формирующихся в градиенте влажности еловых северотаежных лесов, микробиота в основном сконцентрирована в горизонтах лесных подстилок (табл. 1). В нижележащих минеральных горизонтах численность бактерий снижается в 5—41, спор грибов — в 4—6 раз, что, в принципе, характерно для профильного распределения микроорганизмов в почвах таежных экосистем [7—9]. В структуре биомассы микробных сообществ основную роль играет мицелий микроскопических грибов. На его долю в почвах участков *Езел* и *Едол* приходится 85.6—89.1 % общей биомассы микроорганизмов, в почве участка *Есф* — 92.6—93.6 %. Микробные сообщества глееподзолистой (*Езел*) и торфянисто-подзолисто-глееватой (*Едол*) почв характеризуются достаточно близкими и в ряде случаев статистически не различающимися параметрами численности клеток бактерий, спор грибов и длины грибного мицелия, а также биомассы бактерий и грибного мицелия. Торфяно-подзолисто-глеевая почва (*Есф*) отличается от почв двух других ключевых участков резким снижением численности и биомассы бактериальных клеток при возрастании общего количества спор грибов, длины грибного мицелия и их биомассы.

Таблица 1. Некоторые параметры структуры микробных сообществ почв северотаежных еловых лесов (X ± Δ)*

Ключевой участок	Тип почвы	Горизонт почвы	Численность		Длина мицелия грибов, мг/г	Биомасса, мг/г		
			бактерии, млрд кл./г	споры грибов, млн/г		бактерии	споры грибов	мицелий грибов
Езел	Пг	O	0.75 ± 0.18	2.57 ± 0.15	91.7 ± 24.8	0.020 ± 0.006	0.024 ± 0.005	0.36 ± 0.10
		A2g	0.10 ± 0.03	0.66 ± 0.05	19.5 ± 7.8	0.002 ± 0.001	0.007 ± 0.001	0.08 ± 0.03
Едол	Пб1	O	0.91 ± 0.22	3.31 ± 0.39	81.8 ± 29.4	0.018 ± 0.004	0.034 ± 0.005	0.31 ± 0.12
		A2hg	0.17 ± 0.02	0.79 ± 0.04	21.1 ± 1.8	0.003 ± 0.001	0.008 ± 0.001	0.08 ± 0.01
Есф	Пб2	O	0.46 ± 0.23	8.08 ± 2.59	282 ± 135	0.008 ± 0.003	0.080 ± 0.022	1.10 ± 0.53
		A2hg	0.011 ± 0.01	1.26 ± 1.14	46 ± 36	0.0003 ± 0.0001	0.012 ± 0.010	0.18 ± 0.14

* X — среднее арифметическое; Δ — стандартное квадратичное отклонение.
Растительные сообщества: Езел — ельник зеленомошный; Едол — ельник долгомошный; Есф — ельник сфагновый; почвы: Пг — глееподзолистая с микропрофилем подзола; Пб1 — торфянисто-подзолисто-глееватая; Пб2 — торфяно-подзолисто-глеевая.

Следует отметить, что максимальной функциональной активностью, оцениваемой по интенсивности ассимиляции различных источников органического вещества, характеризуется только микробное сообщество, населяющее горизонт лесной подстилки (гор. О) глееподзолистой почвы (рис. 1 А). Это обусловлено тем, что в северотаежных еловых лесах наиболее благоприятные условия для жизнедеятельности почвенной микробиоты складываются в верхних органогенных горизонтах глееподзолистых почв. Эти почвы формируются в условиях нормального увлажнения, характеризуются отсутствием избыточной влаги и преимущественно окислительными условиями [3]. Однако уже в

нижележащем подзолистом горизонте активность поглощения субстратов бактериями снижается в 4.8 раза, что обусловлено резким снижением в нем численности и биомассы микроорганизмов (табл. 1).

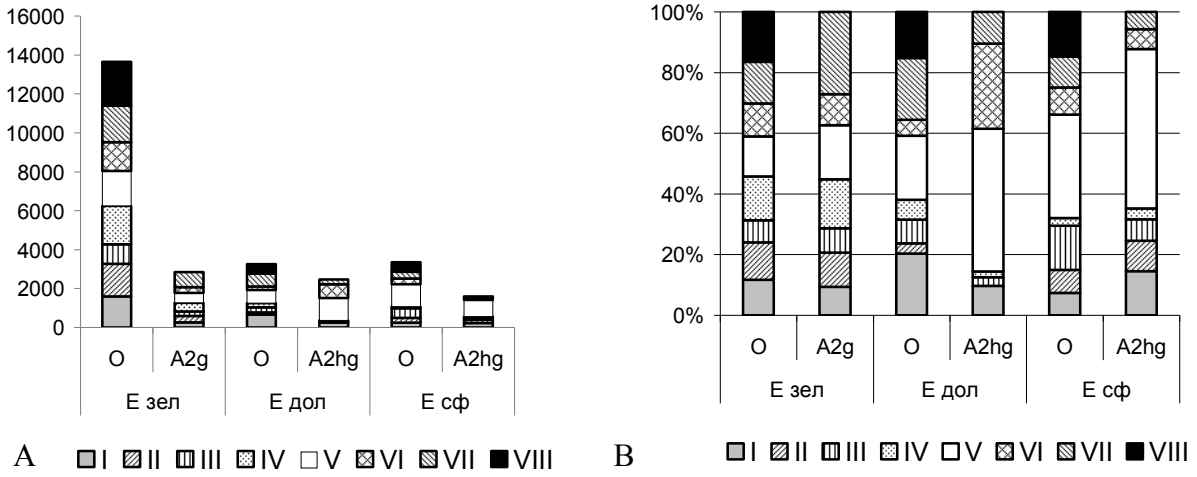


Рисунок 1. Абсолютная (А; по вертикали: оптическая плотность) и относительная (В; по вертикали: процент) интенсивность потребления микробными сообществами почв еловых лесов (по горизонтали: горизонт почвы, участок) различных групп субстратов: I — пентозы; II — гексозы; III — олигосахариды; IV — спирты; V — аминокислоты; VI — низкомолекулярные органические кислоты; VII — полимеры; VIII — азотсодержащие органические соединения

Различные подтипы болотно-подзолистых почв (Пб1 и Пб2), несмотря на существенную разницу в численности и биомассе микроорганизмов, оказались близки по их функциональной активности. Причем в органогенных горизонтах почв участков *Едол* и *Есф* интенсивность потребления субстратов микроорганизмами оказалась в 4.1—4.2, а в минеральных — в 1.1—1.8 раза ниже по сравнению с аналогичными горизонтами почвы участка *Езел*. Минимальной функциональной активностью отличался минеральный подзолистый горизонт A2hg торфяно-подзолисто-глеевой почвы ельника сфагнового.

Высокая функциональная активность микробных сообществ глееподзолистой почвы ельника зеленомошного проявилась не только в более значительной интенсивности потребляемых субстратов, оцениваемой по величине оптической плотности, но и в их большем количестве. Из 47 использованных для МСТ субстратов микробные сообщества почвы участка *Езел* утилизировали от 27 (гор. A2g) до 38 (гор. О) источников органического вещества и энергии, в то время как в почвах участков *Едол* и *Есф* микроорганизмы ассимилировали только 10—13 (гор. A2hg) и 16—18 (гор. О) субстратов. Снижение общего количества потребляемых субстратов в почвах с повышенным уровнем увлажнения осуществлялось за счет уменьшения потребления различных типов сахаров и аминокислот.

Общей закономерностью для микробных сообществ всех ключевых участков является резкое снижение потребления азотсодержащих соединений (мочевина, тимидин), аминокислот (аланин, лизин), сахаров (мальтоза) в минеральных горизонтах (гор. A2(h)g) по сравнению с органогенными (гор. О) (рис. 1 В). Для генетических горизонтов глееподзолистой почвы, формирующейся в наиболее благоприятных в рассмотренном ряду почв гидротермических условиях, характерно относительно равномерное потребление субстратов микроорганизмами. По мере нарастания увлажнения (участки *Едол* и *Есф*) активность микробиоты, ассимилирующей спирты, снижается. При этом наблюдается относительное возрастание использования аминокислот (АК) при уменьшении общего количества потребляемых АК. В частности, микробные сообщества переувлажненных почв по сравнению с автоморфными практически не используют такие АК, как аргинин, аспарагин, валин и серин.

Статистическая обработка результатов МСТ свидетельствует о значительно более высоком разнообразии микроорганизмов в глееподзолистой почве ельника зеленомошного: значения индекса Шеннона характеризуются величинами 4.4—4.9. В почвах заболоченных еловых лесов этот показатель составляет 3.0—3.8. Минеральные горизонты всех исследованных почв отличаются более низкими (в 1.1—1.3 раза) значениями индекса биоразнообразия по сравнению с горизонтами лесных подстилок.

Анализ спектров потребления субстратов почвенными микробными сообществами по величине такого показателя, как метаболическая работа W, показал их четкие различия в зависимости от условий увлажнения и, следовательно, от типа леса и типа почвы. Наибольшие показатели метаболической работы микробных сообществ отмечены для органогенных горизонтов почвы ельника зеленомошного. В почвах ельника долгомошного и ельника сфагнового этот показатель снижен в 2.5 раза. Причем

органогенные (784—816) и минеральные (722—615) горизонты заболоченных еловых лесов (*Едол*, *Есф*) близки по величине показателя W, что свидетельствует о сходном уровне функционирования почвенных микробных сообществ рассматриваемых экотопов. Об этом же свидетельствуют расчетные величины показателя d, отражающего стабильное состояние почвенной микробной системы, и интегрального индекса G, характеризующего благополучие системы [2]. Для микробных сообществ болотно-подзолистых почв ельника долгомошного и ельника сфагнового, а также подзолистого горизонта почвы ельника зеленомошного получены весьма значительные величины показателя d (2.0—3.8) и крайне низкие — показателя G (7—28). Эти данные свидетельствуют о нестабильном и неблагополучном состоянии микробных сообществ в рассмотренных местообитаниях. Только горизонт лесной подстилки в профиле глееподзолистой почвы, формирующейся под пологом ельника зеленомошного, может быть отнесен к наиболее благополучной системе с точки зрения функционирования его микробного комплекса. Этот вывод подтверждается результатами кластерного анализа полученных спектров потребления субстратов. Показано, что по функциональной активности микробные сообщества органогенных и минеральных горизонтов болотно-подзолистых почв близки к характеристикам комплекса микроорганизмов минерального горизонта глееподзолистой почвы и существенно отличаются от микробного сообщества ее лесной подстилки.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта программы ОБН РАН № 12-Т-4-1006 «Экологические качества эталонных почв *Европейского Северо-Востока* России, их биоорганический потенциал как критерий продуктивности и охраны в свете подготовки Красной книги почв Республики Коми».

ЛИТЕРАТУРА

1. *Атлас* почв Республики Коми / под ред. Г. В. Добровольского, И. В. Забоевой, А. И. Таскаева. Сыктывкар, 2010. 356 с.
2. *Добровольская Т. Г., Горленко М. В., Костина Н. В., Степанов А. Л., Нестеров С. А., Тиунов А. В.* Реакция бактериальных сообществ лесной подстилки и почвы на внесение легкодоступных источников углерода и азота // Проблемы агрохимии и экологии. 2012. 2. С. 36—41.
3. *Забоева И. В.* Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1975. 344 с.
4. *Леса* Республики Коми / Г. М. Козубов, А. И. Таскаев и др. М.: Издательско-продюсерский центр «Дизайн. Информация. Картография», 1999. 332 с.
5. *Методика* выполнения измерений интенсивности потребления тест-субстратов микробными сообществами почв и почвоподобных объектов фотометрическим методом: ФР.1.37.2010.08619., ПНД Ф Т 16.1.17-10. М., 2010.
6. *Методы* почвенной микробиологии и биохимии / под. ред. Д. Г. Звягинцева. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
7. *Регуляторная* роль почвы в функционировании таежных экосистем / Г. В. Добровольский. Москва: Наука, 2002. 364 с.
8. *Стольникова Е. В., Ананьева Н. Д., Чернова О. В.* Микробная биомасса, ее активность и структура в почвах старовозрастных лесов европейской территории России // Почвоведение. 2001. № 4. С. 479—494.
9. *Хабибуллина Ф. М.* Почвенные микромицеты ельника чернично-зеленомошного средней тайги // Лесоведение. 2001. 1. С. 43—48.

***

УДК 631.12;1+630.161.1:630*116.19

ОЛИГОТРОФНЫЕ БОЛОТА ЮЖНОТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕТР И СОВРЕМЕННЫЙ БАЛАНС УГЛЕРОДА В НИХ

Т. В. ГЛУХОВА, А. Г. КОВАЛЕВ, С. Э. ВОМПЕРСКИЙ

Институт лесоведения РАН, Москва, Россия

АННОТАЦИЯ

В результате исследований предложен новый методический подход к натурной оценке современного (последние 20—30 лет) баланса углерода болотных биогеоценозов. Он основан на определении современной скорости отложения органической массы в поверхностном (0—20 см) слое торфяника — главном депо углерода в таких экосистемах с учетом его потерь в газообразной и растворенной формах из подповерхностной (глубже 20 см) толщи торфяника.

Различные методические подходы, призванные в природной обстановке измерить все составляющие пулы и потоки углерода в экосистеме (замкнуть баланс), обречены пока на низкую точность результатов. При оценке этих составляющих складываются многочисленные ошибки натурных измерений пулов и потоков веществ с допущениями прямо не измеряемых значений того или другого параметра. Существенное теоретическое и практическое значение имеет также изучение влияния гидромелиорации на углеродный баланс экосистем в определении методов устойчивого управления и использования болот. О том, что происходит с болотным биогеоценозом после осушения по части

баланса веществ и энергии, известно пока мало, а имеющиеся данные далеко не однозначны. Широко распространенные оценки средней за голоцен скорости роста торфяника не показывают современного прироста болот, т. е. не могут характеризовать состояние болотообразовательных процессов в наше время, их реакцию на текущее изменение климата и воздействие других факторов.

В основу оценки современного (последние 20—30 лет) баланса углерода болот предложено положить определение накапливаемой за это время массы торфа в поверхностном слое торфяника (по существу это современная нетто-экосистемная продукция, NEP). Разработан и испытан способ такого определения [1, 2]. Однако данный подход требует знания не учитываемых при этом расходных статей — потерь углерода из остальной, более глубокой, толщи отложений в газообразной и растворенной формах.

Целью нашей работы являлось измерение эмиссии CO_2 и CH_4 с поверхности болотной почвы, определение вклада в нее потока CO_2 из подповерхностной (глубже 20 см) толщи торфяника с учетом выноса растворенного углерода и оценка современного баланса олиготрофных болот разных стадий развития.

Исследования проводили на Западнодвинском лесоболотном стационаре Института лесоведения РАН на 10 пробных площадях: в грядово-озерковом безлесном и грядово-мочажинных слабооблесенных болотах, в естественных более дренированных и подвергнутых 30 лет назад лесоосушительной мелиорации сосняках кустарничково-сфагновых.

Разработан и испытан метод определения накапливаемой за 30 лет массы торфа в поверхностном слое торфяника [1, 2]. Метод базируется на усовершенствованной технике датировки возраста торфа по болотной сосне; более надежном определении объемной массы торфа с использованием буров диаметром 20 см; учете представленности разных элементов нанорельефа поверхности, различающихся скоростью прироста торфа.

В предлагаемой методике определения современного баланса углерода использованы цилиндрические полые пластиковые основания (воротники) диаметром 10 см и высотой 10, 15 и 20 см с заостренным (по окружности) нижним краем, врезаемые в торфяник на нужную глубину. Поток углерода (CO_2, CH_4), транзитом проходящий снизу через верхний слой торфяника, включается в общую эмиссию газообразного углерода с поверхности. Если перекрыть поток, поступающий в основание фиксированного опытного объема торфа, то разность потоков углерода с поверхности до и после перекрытия можно принять на малом временном интервале за величину потерь углерода в газообразной форме из подповерхностной толщи торфяника. Воротники устанавливали на глубине 10, 15, 20 см в количестве 10—12 штук на каждый горизонт. Через сутки определяли эмиссию CO_2 на этих воротниках сначала с поверхности почвы (контроль), затем металлическими пластинами (их роль выполняли кельмы) перекрывали потоки CO_2 на глубине 10, 15 и 20 см и еще через сутки снова измеряли эмиссию (опыт).

Используя усовершенствованный метод, получили современную годичную скорость накопления абсолютно сухой массы торфа за последние 30 лет в разных болотных биогеоценозах; скорости торфонакопления в шести из них представлены в табл. 1. В естественных верховых болотах скорости торфонакопления близки по значению. Гидролесомелиорация олиготрофных верховых болот за 30 лет привела к существенному сокращению этих скоростей. В результате осушения происходит увеличение прироста древостоя и уменьшение прироста надземной фитомассы травяно-кустарничкового и мохового ярусов.

Таблица 1. Скорость торфонакопления за последние 30 лет, г $м^{-2}$ $год^{-1}$

Биогеоценоз	Грядово-озерковое болото	Грядово-мочажинный комплекс с редкой сосной по болоту	Грядово-мочажинное слабооблесенное болото (1)	Грядово-мочажинное слабооблесенное болото (2)	Сосняк кустарничково-сфагновый (неосуш.)	Сосняк кустарничково-сфагновый (осуш.)
Абс. сух. масса торфа	299 ± 8	241 ± 22	269 ± 14	232 ± 14	290 ± 40	182 ± 47

Для оценки современного баланса углерода исследуемых верховых болот были определены расходные статьи — потери углерода из более глубокой толщи торфяных отложений (глубже 20 см) в газообразной и растворенной формах [3].

При переходе из зоны аэрации в поверхностном слое торфа в зону постоянного затопления разложение растительных остатков резко уменьшается, как и сама величина потока CO_2. Это подтвердилось в процессе наших экспериментальных исследований (рис. 1). В грядово-мочажинных верховых болотах доля подповерхностного притока CO_2 составляет 6 %. Весь регистрируемый поток CO_2 образует только верхний 10-сантиметровый слой. Он определяет баланс углерода этих болот. Поток

CH_4 с них в среднем составляет 2 % от эмиссии CO_2 с поверхности. В более дренированных сосняках кустарничково-сфагновых доля эмиссии из слоя глубже 20 см равна 5 %, а поток метана не превышает 1 % от эмиссии диоксида углерода с поверхности. В мелиорированных сосняках доля подповерхностного (глубже 20 см) притока CO_2 равна 15 %, т. е. ниже 20 см еще идут деструкционные процессы, генерирующие диоксид углерода. Метан в таких сосняках не фиксируется.

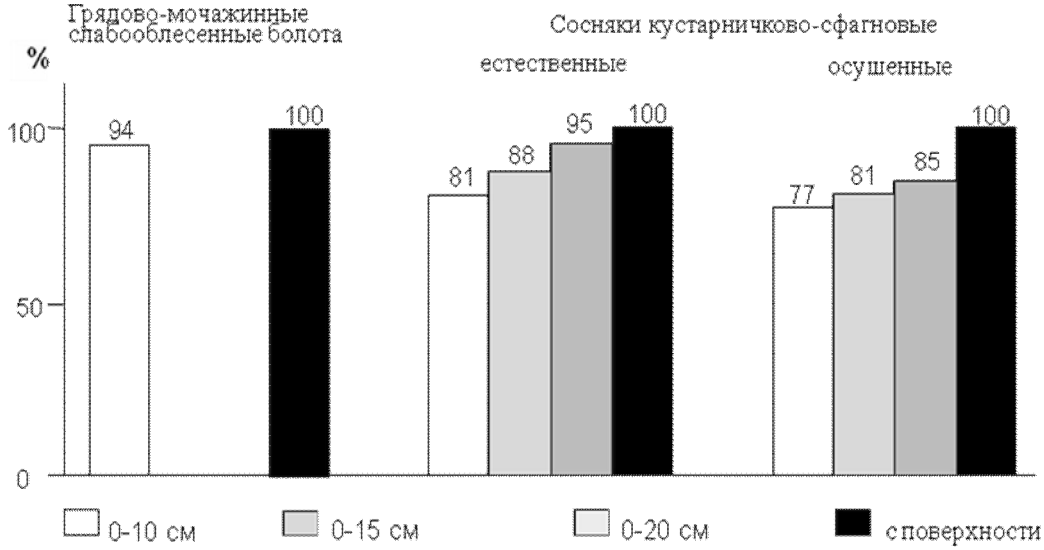


Рисунок 1. Эмиссия CO_2 с разных слоев торфяника относительно эмиссии CO_2 с поверхности почвы

Величина потерь углерода в газообразной форме из подповерхностной толщи торфяника рассчитывается как разность эмиссии CO_2 с поверхности почвы (контроль) и определенного горизонта (опыт).

В одновременных наблюдениях на Западнодвинском лесоболотном стационаре Института лесоведения РАН вынос растворенного в болотной воде углерода составляет 2,3 с естественных и 9,6 г $м^{-2}$ $год^{-1}$ с осушенных водосборов. По многолетним данным, вынос углерода со стоком с осушенных болот равен 7—8 г $м^{-2}$ $год^{-1}$. По данным других исследователей, вынос растворенного углерода колеблется от менее 1 до 20 г $м^{-2}$ $год^{-1}$ [4].

Оценка вымываемого растворенного углерода дает возможность теоретически замкнуть современный баланс углерода болотного биогеоценоза, который равен накоплению углерода в поверхностном слое торфа за вычетом потерь углерода из остальной, более глубокой, толщи торфяника в газообразном и растворенном виде (табл. 2).

Таблица 2. Современный баланс углерода болотных биогеоценозов, г С $м^{-2}$ $год^{-1}$

Биогеоценоз	Скорость торфо-накопления	Подповерхностная эмиссия CO_2 (разница контроль — опыт)	Достоверность разницы при вероятности, %	Эмиссия CH_4	Вынос CO_2 со стоком	Баланс углерода
Грядово-мочажинное слабооблесенное болото (1)	142,57	91,57	98	20,31	2,3	+ 28
Грядово-мочажинное слабооблесенное болото (2)	122,60	0	–	23,21	2,3	+ 97
Сосняк кустарничково-сфагновый (неосушенный)	153,70	61,25	95	9,81	5,0	+ 78
Сосняк кустарничково-сфагновый (осушенный)	96,46	210,31	99,9	0	7,9	– 122

Современный баланс углерода естественных олиготрофных болотных биогеоценозов южно-таежной зоны — положительный и близок к типичному среднемноголетнему накоплению углерода верховыми болотами. Осушенные болотные биогеоценозы имеют отрицательный баланс за счет изменения их функциональных характеристик, ведущих к существенным сокращениям скорости торфонакопления.

ЛИТЕРАТУРА
1. *Вомперский С. Э., Ковалев А. Г., Глухова Т. В. и др*. О методике оценки современного прироста торфа болот // Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана. Матер. междунар. симпозиума. Петрозаводск, 2006. С. 48—60.
2. *Вомперский С. Э., Ковалев А. Г., Глухова Т. В. и др*. Современное торфонакопление и первичная продукция олиготрофных болот и влияние на них гидролесомелиорации // Сб. ст. «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами». Москва, 2005. С. 254—265.
3. *Глухова Т. В., Ковалев А. Г., Вомперский С. Э.* Составляющие углеродного баланса верховых болот южнотаежной зоны ЕТР // Резервуары и потоки углерода в лесных и болотных экосистемах бореальной зоны. Тезисы докладов. Междунар. науч. конф. Сыктывкар, 2011. С. 30—32.
4. *Urban N. R., Eesenreich S. J. Bayley S. E.* Export of dissolved organic carbon and a iron from peatlands // Water Resour. Rec. 1989. V. 25. P. 1619—1628.

***

УДК 631.472.51

МОРФОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТИПЫ МОХОВЫХ ПОДСТИЛОК В ЕЛЬНИКАХ ГИДРОМОРФНО-КРИОГЕННОГО РЯДА РАЗВИТИЯ НИЗКОГОРИЙ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ

Т. Т. ЕФРЕМОВА, А. Ф. АВРОВА, С. П. ЕФРЕМОВ, Н. В. МЕЛЕНТЬЕВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Впервые для лесоболотных экосистем разработана морфолого-экологическая классификация и диагностика моховых подстилок. Установлено, что физико-химические показатели (степень разложения, зольность, объемная масса, мощность) статистически значимо дискриминируют визуально выделенные подгоризонты лесных подстилок, отражающие особенности их строения и процессы формирования.

Исследования, посвященные диагностическим критериям лесных подстилок на основе их генетической расчлененности на подгоризонты, выполнены в основном для автоморфных местообитаний. Классификация подстилок болотных лесов остается практически неразработанной. В последние годы достаточно подробно изучены болотные березняки Западной Сибири [1—8]. Диагностические показатели моховых подстилок как гидроморфного, так и автоморфного ряда развития пока не привлекли должного внимания исследователей.

В текущий 8-летний период нами исследовалось экосистемное разнообразие лесоболотных комплексов долинно-приречного и приручейного типов, характерных для низкогорий Кузнецкого Алатау. Среди них доминирует формация мшистых ельников. В питании болот наряду с атмосферными осадками участвуют аллювиальные и делювиальные воды, а также эоловая пыль, обогащая торфяной субстрат зольными элементами. Торфяная залежь и минеральные днища таких массивов постоянно проморожены вследствие тотального господства психрофильных видов мхов, образующих плотную теплоизоляционную дерновину. Сезонное протаивание не превышает 38—42 см. Мерзлотные явления обусловливают криогенное преобразование торфяного субстрата, морозобойное трещинообразование, процессы пучения, определяют гидротермический режим и формируют выраженный мезо- и микрорельеф болотного массива. В качестве примера рассмотрим один из ключевых объектов — ельник зеленомошно-гипновый, сформированный в межгорной заторфованной долине р. Тунгужуль шириной около 2 км. Гидрографическая сеть помимо основного русла образует водотоки (рукава) двух-трех порядков с различной глубиной эрозионного вреза. Пробная площадь размером 1,2 га заложена в направлении от русла к рукаву речки. В пределах межруслового пространства с шагом 12 м отобрано 100 образцов подстилки, морфолого-генетические признаки и физико-химические свойства которых подробно изучены.

Особенности гидротермического режима и рельефа поверхности болота, оказывая влияние на структуру напочвенного покрова в ельнике зеленомошно-гипновом, определяют пространственную мозаичность подстилки, ее мощность, строение профиля, запасы, глубину деструкции древесно-мохового опада. Выделено пять морфолого-генетических типов моховых подстилок: торфяная, торфянистая, торфянистая редуцированная, перегнойно-торфянистая, перегнойно-торфянистая редуцированная. Для доказательства статистически значимых различий между визуально выделенными подгоризонтами в соответствующих типах подстилок использованы физико-химические показатели в качестве линейной комбинации переменных в дискриминантном анализе (табл. 1).

Торфяная подстилка в большинстве случаев формируется под монодоминантными сообществами томентгипнума блестящего (*Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske), а также под смешанными сообществами гилокомиума блестящего (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Br.. Sch. et Ymb.) с включением

аулакомниума вздутого (*Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr.) и томентгипнума блестящего. Подстилка занимает 43 % межруслового пространства, в основном срединную его часть, приближаясь к рукаву р. Тунгужуль. Средняя мощность торфяной подстилки — 16,9 см. Степень разложения — 17 %. Запасы органической массы — 8,3 кг/м^2. Зольность —11,3%. Плотность сложения — 0,049 г/см^3. Все показатели сильно варьируют: коэффициент вариации (C_v) составляет 21—36 %. Граница подстилки с торфяной залежью четко обозначена по цвету, биогенности подстилки, плотности сложения торфа 0,152 г/см^3.

Торфяная подстилка характеризуется следующим морфолого-генетическим строением: L — F_p, где L — листовой подгоризонт, F — ферментативный подгоризонт, p — торфяные агрегаты плитовидного типа. Характеристика фракционного состава подгоризонтов приведена на рис. 1 а.

Торфянистая подстилка формируется главным образом под сообществами томентгипнума блестящего (*Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske) с включением аулакомниума вздутого (*Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr.) и аулакомниума болотного (*Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr.). В пределах межруслового пространства подстилка встречается преимущественно на расстоянии 12—36 м от рукава р. Тунгужуль и занимает около 12 % пробной площади. Мощность подстилки — 14,8 см.

Таблица 1. Итоги классификации подгоризонтов различных типов подстилок методом пошагового дискриминантного анализа по физико-химическим показателям

Переменные модели и их значимость		Оценка модели в целом	Степень различия подгоризонтов подстилок		
Показатели	*p*-уровень		индексы	*p*-уровень	% попадания
Торфяная подстилка					
Степень разложения	0.001	Лямбда Уилкса (λ) 0.189, *F*-критерий 49.5, *p*-уровень < 0.001	L	< 0.001	100
Зольность	0.001		F_p	< 0.001	92
Плотность	исключен		Итоговое предсказание классификации 96 %		
Мощность	исключен				
Торфянистая подстилка					
Степень разложения	0.005	Лямбда Уилкса (λ) 0.143, *F*-критерий 15.3, *p*-уровень < 0.0001	L	< 0.001	100
Зольность	0.204		F'_{pc}	< 0.001	91
Плотность	0.206		$F''H_c$	< 0.001	91
Мощность	исключен		Итоговое предсказание классификации 94 %		
Торфянистая редуцированная подстилка					
Зольность	0.001	Лямбда Уилкса (λ) 0.140, *F*-критерий 36.8, *p*-уровень < 0.001	L	< 0.001	100
Степень разложения	0.001		FH_c	< 0.001	100
Мощность	0.017		Итоговое предсказание классификации 100 %		
Плотность	исключен				
Перегнойно-торфянистая подстилка					
Степень разложения	0.000	Лямбда Уилкса (λ) 0.061, *F*-критерий 18.3, *p*-уровень < 0.001	L	< 0.001	100
Зольность	0.024		$F'Z_{pc}$	< 0.001	100
Плотность	0.003		$F''ZH_c$	< 0.001	100
Мощность	0.363		Итоговое предсказание классификации 100 %		
Перегнойно-торфянистая редуцированная подстилка					
Зольность	0,001	Лямбда Уилкса (λ) 0.300, *F*-критерий 26.5, *p*-уровень < 0.001	L	< 0.001	100
Плотность	0,002		FZH_c	< 0.001	84
Мощность	0,095		Итоговое предсказание классификации 92 %		
Степень разложения	исключен				

Примечание. Условные обозначения индексов подгоризонтов см. в тексте.

Степень разложения — 24 %. Запасы органической массы — 11,1 кг/м^2. Зольность — 14,4 %. Плотность — 0,083 г/см^3. Все показатели сильно варьируют: C_v составляет 30—36 %. Граница подстилки достаточно легко определяется по цвету, биогенности подстилки и плотности нижележащего торфяного горизонта, объемная масса которого составляет 0,165 г/см^3.

Торфянистая подстилка характеризуется следующим морфолого-генетическим строением L —F'_{pc}–$F''H_c$, где FH — гумифицированно-ферментативный подгоризонт, с — гумусовые агрегаты кубовидного типа (рис. 1 б).

Торфянистая редуцированная подстилка формируется под смешанными сообществами из томентгипнума блестящего (*Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske*) и аулакомниума вздутого (*Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.*). Встречается главным образом вдоль рукава р. Тунгужуль, занимая около 10 % пробной площади. Мощность подстилки — 14,6 см. Степень разложения — 27 %. Запасы — 9,8 кг/м^2. Зольность — 15,4 %. Плотность — 0,069 г/см^3. Варьирование показателей в основном высокое: C_v — 23— 42 %. Граница подстилки четко обозначена по цвету, биогенности подстилки и плотности нижележащего торфяного горизонта, объемная масса которого составляет 0,152 г/см^3.

Торфянистая редуцированная постилка характеризуется следующим морфолого-генетическим строением — L–FH_c (рис. 1 в).

Перегнойно-торфянистая подстилка формируется в основном под синузиями аулакомниума вздутого (*Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr.). Она встречается в 20—48 м от русла р. Тунгужуль и занимает около 11 % пробной площади. Мощность подстилки — 10,9 см. Степень разложения — 25 %. Запасы — 9,0 кг/м^2. Зольность — 24,6 %. Плотность — 0,085 г/см^3. Изменчивость показателей высокая: C_v — 31—42 %. Граница подстилки четко обозначена по биогенности подстилки и плотности нижележащего торфяного субстрата объемной массой 0,210 г/см^3.

Перегнойно-торфянистая подстилка характеризуется следующим морфолого-генетическим строением — L–$F'Z_{pc}$–$F''ZH_c$, где F'Z — высокозольно-ферментативный подгоризонт, F''ZH — перегнойно-ферментативный подгоризонт (рис. 1 г).

Перегнойно-торфянистая редуцированная подстилка формируется в основном под монодоминантными синузиями дрепанокладуса крючковатого (*Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst.). Она залегает вдоль русла р. Тунгужуль в 30 м от берегового вала и занимает 24 % пробной площади. Мощность — 9,0 см. Степень разложения — 26 %. Запасы — 7,6 кг/м^2. Зольность — 29,5 %. Плотность — 0,089 г/см^3. Подстилка характеризуется высокой вариабельностью свойств: C_v — 33—47 %. Граница подстилки четко определяется биогенностью подстилки и плотностью торфяного субстрата — 0,237 г/см^3.

Перегнойно-торфянистая редуцированная подстилка характеризуется следующим морфолого-генетическим строением: L–FZH_c (рис. 1 д).

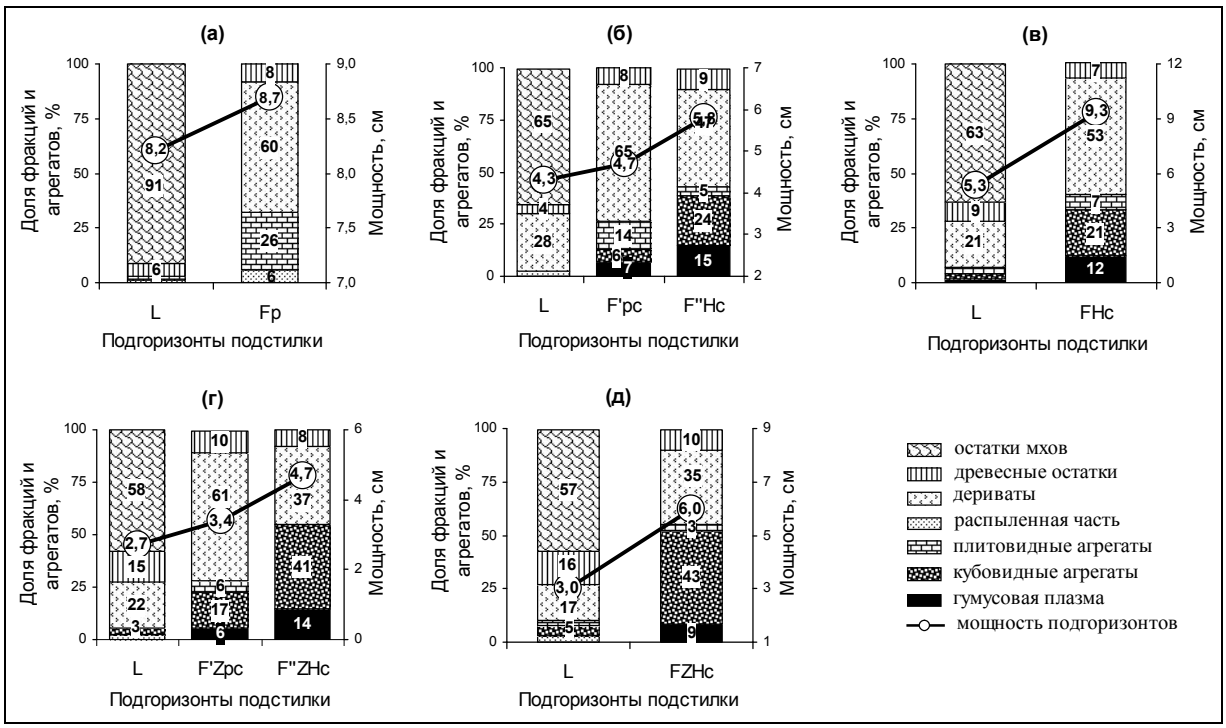


Рисунок 1. Фракционный состав подгоризонтов подстилок: (а) — торфяная, (б) — торфянистая, (в) — торфянистая редуцированная, (г) — перегнойно-торфянистая, (д) — перегнойно-торфянистая редуцированная. Условные обозначения подгоризонтов см. в тексте

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН № 30 «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ефремова Т. Т., Ефремов С. П., Аврова А. Ф.* Строение и пространственно-временная изменчивость накопления подстилки в болотных березняках Западной Сибири // Вестник ТГУ. Биология. 2009. 2 (6). С. 84—95.
2. *Ефремова Т. Т., Аврова А. Ф., Ефремов С. П., Мелентьева Н. В.* Стадийность трансформации органического вещества подстилок болотных березняков // Почвоведение. 2009. № 10. С. 1203—1212.
3. *Ефремова Т. Т., Ефремов С. П., Аврова А. Ф.* О сопряженности морфогенетических типов подстилок с их свойствами в болотных березняках // Почвоведение. 2010. 8. С. 920—928.
4. *Ефремова Т. Т., Ефремов С. П., Аврова А. Ф., Мелентьева Н. В.* Минеральная компонента подстилок болотных березняков: условия накопления и связь с производительностью древостоев // Журнал СФУ. Серия Биология. 2010. 3 (2). С. 211—223.

5. *Ефремова Т. Т., Секретенко О. П., Аврова А. Ф., Ефремов С. П.* Геостатистический анализ пространственной изменчивости запасов зольных веществ в подстилке болотных березняков Западной Сибири // Почвоведение. 2013. 1. С. 56—66.
6. *Ефремова Т. Т., Аврова А. Ф., Ефремов С. П.* Формализованный анализ сопряженности морфогенетических типов и гумусного состояния подстилок болотных березняков // Сиб. экол. журнал. 2013. 5. С. 751—760.
7. *Ефремова Т. Т., Секретенко О. П., Аврова А. Ф., Ефремов С. П.* Пространственная структура кислотных свойств подстилки в сукцессионном ряду болотных березняков // Известия РАН. Серия биол. 2013. 5. С. 1—13.
8. *Ефремова Т. Т., Ефремов С. П.* Природа кислотных свойств подстилки болотных березняков // Журнал СФУ. Серия Биология. 2013. 2. С. 205—219.

***

УДК 574.24*574.45

ГОДИЧНАЯ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЭНЕРГО- И МАССООБМЕНА В ЛИСТВЕННИЧНОМ ЛЕСУ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ

В. И. ЗЫРЯНОВ[1], Ю. НАКАИ[2], О. А. ЗЫРЯНОВА[1], Ю. МАТСУУРА[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Институт леса и лесных продуктов, Тцукуба, Япония

АННОТАЦИЯ
Исследована годичная и сезонная динамика энерго- и массообмена в лиственничном лесу при помощи методики микровихревых пульсаций на протяжении вегетационных сезонов 2004, 2005, 2007, 2008 годов в рамках проекта RFFI-JSPS. Установлено, что экосистема является стоком углерода различной силы: -53, -60, -67 и -107 г С $м^{-2}$ $сезон^{-1}$ для этих лет соответственно.

Систематические долговременные измерения с применением методики микровихревых пульсаций в спелом лиственничнике *Larix gmelini* в Центральной Сибири (64°16’ с. ш., 100°12’ в. д.) были начаты в 2004 году Институтом леса им. Сукачева СО РАН (Красноярск, Россия) в сотрудничестве с Институтом лесных продуктов (Саппоро, Япония). Энерго- и массообмен, а также потоки CO_2 анализировались по данным, полученным в течение вегетационного сезона (июнь — начало сентября, примерно 90 дней).

Вышка с оборудованием была установлена на пробной площади, расположенной в 20 км от пос. Тура, Эвенкия. Различные микрометеорологические параметры, а также потоки углекислого газа и водяного пара измерялись соответствующими приборами и инфракрасными газоанализаторами. Приборы и газоанализаторы были установлены на высоте 20 м. Все параметры записывались с частотой 10 Гц в специальный блок контроля и записи данных [1]. Получасовые значения потоков вещества и энергии вычислялись и подвергались контролю качества с использованием программного обеспечения FFPRI FluxNet [5]. Потоки рассчитывались как ковариации тридцатиминутных высокочастотных значений вертикальной скорости ветра с температурой воздуха, атмосферной концентрации H_20 или CO_2. Все данные по потокам углекислого газа, водяного пара и тепла вычислялись каждые 30 минут после сбора первичных (сырых) данных. Для исходных данных применялась коррекция угла потока [4]. Для данных применялись процедуры контроля качества, они заключались в фильтрации шумов, возникших вследствие налета влаги на поверхностях датчиков. Также исключались и интерполировались данные, выходящие за пределы интервала измерений.

Установлено, что дневные средние значения температуры воздуха и относительной влажности воздуха составляли 10—15 ^oC и 50—70 % соответственно. В этих условиях дневной максимум NEE (чистый экосистемный обмен) достигал 9—11 мкмоль $м^{-2}$ $с^{-1}$ в 2007 и 2008 годах и 5—6 мкмоль $м^{-2}$ $с^{-1}$ в 2004 и 2005 годах. Эта картина наблюдалась в середине июля, что связано с максимумом осадков в этот месяц. Дневная динамика потоков углекислого газа имела сходную картину для всех изученных годов. Максимальная интенсивность выделения CO_2 составляла 1—2 мкмоль CO_2 $м^{-2}$ $с^{-1}$, а максимальная величина поглощения равна –5—11 мкмоль CO_2 $м^{-2}$ $с^{-1}$. Выделение углекислого газа в 5—6 часов утра уступает место его поглощению, которое продолжается до полуночи, реже — до часа ночи следующих суток. Связано это прежде всего со спецификой района исследований — высокой продолжительностью дня в начале вегетационного сезона. В сравнении с другими экосистемами полученные данные близки к *Larix Cajandera* в Центральной Якутии (-7 мкмоль CO_2 $м^{-2}$ $с^{-1}$, [7]) and *Picea mariana* (Mill.) in North America (-9 — 10 мкмоль CO_2 $м^{-2}$ $с^{-1}$, [3, 6]). Установлено, что интенсивность потока углекислого газа коррелирует с относительной влажностью (R = 0,51) и температурой воздуха (R = -0,47).

Дневные значения ассимиляции CO_2 в начале вегетационного периода составляли 1 г С $м^{-2}$ $день^{-1}$. В конце июня они увеличились до 4 г С $м^{-2}$ $день^{-1}$ (с пиковыми значениями, достигающими 7,7 г С $м^{-2}$ $день^{-1}$). Конец вегетационного периода характеризовался снижением значений ассимиляции до 2,5 г С $м^{-2}$ $день^{-1}$. Значения экосистемной эмиссии постепенно увеличивались с 0,8 г С $м^{-2}$ $день^{-1}$ в начале вегетационного периода до 3—4 г С $м^{-2}$ $день^{-1}$ в его конце соответственно. Чистый экосистемный обмен

логично уменьшался с начала вегетации с 3 г С $м^{-2}$ $день^{-1}$ до 1,2 г С $м^{-2}$ $день^{-1}$. Во влажные сезоны абсолютные значения среднесуточных величин поглощения CO_2 возрастали в 2—3 раза, выделения — в 2—4 раза, нетто-обмена — в 1.5—2.5 раза.

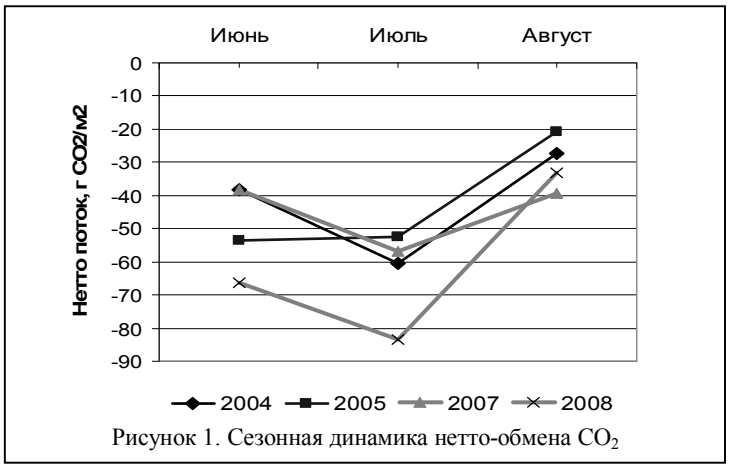


Рисунок 1. Сезонная динамика нетто-обмена CO_2

Рисунок 2. Сезонный нетто-обмен углерода

Выделение CO_2 во все годы нарастало от июня к августу. Поток поглощения атмосферной углекислоты характеризовался максимальными значениями в июле 2004, 2005 и 2008 годов, в 2007 году он нарастал в течение сезона. Нетто-поток углекислого газа достигал максимума в июле 2004, 2007 и 2008 годов, в вегетационный сезон 2005 года он закономерно снижался от июня к августу (рис. 1).

Такая внутрисезонная динамика нетто-потоков с максимальными значениями в июле согласуется с результатами, полученными в сосновом лесу [2].

Сезонный нетто-обмен углерода в северотаежном лиственничнике в разные годы варьировал от 52,7 до 109,9 г С $м^{-2}$ сезон $^{-1}$, возрастая пропорционально количеству выпавших осадков (рис. 2).

Таким образом, можно сделать выводы, что оценки сезонного экосистемного обмена углерода в северотаежном лиственничнике близки к нижнему пределу для бореальных экосистем и являются самыми низкими среди изученных лиственничных экосистем Сибири. Погодные условия в значительной мере влияют на сезонный обмен углерода лиственничной экосистемы в Центральной Эвенкии.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Зырянов В. И., Накаи Ю., Ваганов Е. А.* Влияние микроклимата на потоки углекислого газа в лиственничнике центральной Эвенкии // Хвойные бореальной зоны. 2008. XXV. № 1—2. С. 122—127.
2. *Чебакова Н. М., Колле О., Золотухин Д. А., Ллойд Дж., Арнет А., Парфенова Е. И., Шульце Е.-Д.* Годичная и сезонная динамика энерго- и массообмена в сосновом лесу средней тайги // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск: Наука, 2002. С. 252—264.
3. *Jarvis P. G., Massheder J. M., Hale S. E., Moncrieff J. B., Rayment M., Scott S. L.* Seasonal variation of carbon dioxide, water-vapour, and energy exchanges of a boreal black spruce forest // Journal of Geophysical Research. 1997. 102 D. 28. P. 28953—28966.
4. *Nakai T., Van der Molen M. K., Gash J. H. C, Kodama Y.* Correction of some anemometer angle of attack errors // Agric Forest Meteorology. 2006. № 136. P. 19—30.
5. *Ohtani Y., Mizoguchi Y., Watanabe T., Yasuda Y.* Parametrization of NEP for gap filling in cool-temperate coniferous forest in Fujiyoshida, Japan // J Agric Meteorol. 2005. № 60. P. 769—772.
6. *Pattey E., Desjardins R. L., St-Amour G.* Mass and energy exchanges over a black spruce forest during key periods of BOREAS 1994 // Journal of Geophysical Research. 1997. 102 D. 28. P. 28967—28975.
7. *Schulze E.-D., Lloyd J., Kelliher F. M. and 17 core authors.* Productivity of forests in the Eurosiberian boreal region and their potential to act as a carbon sink — a synthesis // Global Change Biol. 1999. V. 5. P. 703—722.

***

УДК 631.433.3

ПОТОКИ И ПУЛЫ УГЛЕРОДА В ПОЧВАХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

И. Н. КУРГАНОВА[1], В. О. ЛОПЕС ДЕ ГЕРЕНЮ[1], М. С. КУЗНЕЦОВ[2], А. Ф. ОСИПОВ[2], Т. Н. МЯКШИНА[1], Д. В. САПРОНОВ[1], В. В. КАГАНОВ[3], К. С. БОБКОВА[2], В. Н. КУДЕЯРОВ[1]

[1] Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия
[2] Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия
[3] Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия

АННОТАЦИЯ

В работе представлена количественная оценка пулов почвенного органического вещества и эмиссионных потоков CO_2 из почв в лесных экосистемах различных лесорастительных зон Европейской России. Показано, что в лесных ценозах запасы углерода в почвах, интенсивность накопления лесной подстилки и время ее оборачиваемости определяются типом леса и степенью гидроморфности почвы. Обнаружена тесная обратная связь между годовым потоком CO_2 из почв и временем оборачиваемости подстилки.

Введение. Органическое вещество (ОВ) почв является третьим по величине (после литосферы и океана) резервуаром органического углерода ($C_{орг}$) на планете, размер которого составляет 1500—1700 Гт С [6]. В глобальном биогеохимическом круговороте углерода оно представляет собой тот пул, который временно выводится из углеродного цикла и накапливается в почве в виде органических соединений с различным временем пребывания [1, 8]. Размер этого важного для биосферы пула углерода, формирующего чистую биомную продукцию экосистемы, в значительной степени зависит от природно-климатических условий, определяющих типовую принадлежность почв и соотношение в них процессов минерализации / гумификации органических материалов [2]. Посредством непрерывно протекающих в почве процессов разложения органического вещества пул почвенного углерода тесно связан с эмиссионной составляющей углеродного цикла (или дыханием почвы). Территория Европейской России с четко выраженной зональностью почвенно-растительных и климатических условий представляет собой отличную природную модель для изучения взаимосвязей между почвенными потоками и пулами углерода в лесных экосистемах. Цель настоящего исследования состояла в количественной оценке пулов почвенного органического углерода и эмиссионных потоков CO_2 из почв в лесных экосистемах различных климатических зон Европейской России.

Объекты и методы исследования. Оценку основных пулов почвенного органического углерода и биогенной эмиссии CO_2 проводили в лесных экосистемах, приуроченных к разным лесорастительным зонам / подзонам европейской части России: (1) среднетаежной (Ляльский лесной стационар и стационар 17 км, ИБ Коми НЦ УрО РАН), (2) южнотаежной (Приокско-террасный государственный биосферный заповедник) и (3) хвойно-широколиственной (опытно-полевая станция ИФХиБПП РАН). Исследованные лесные экосистемы, образующие меридиональную трансекту с отчетливым градиентом среднегодовой температуры воздуха, составляющим 4,3 °С, и близким годовым количеством осадков (585—646 мм), отличались по составу и возрасту древостоя (табл.1) и были сформированы на разных типах почв (табл. 2).

Определение содержания $C_{орг}$ в почвах, подстилке и опаде проводили на автоматическом CHN анализаторе (Elementar, Германия). Запасы углерода в почвах рассчитывали с учетом объемной массы отдельных горизонтов, а в опаде и подстилке — принимая во внимание размер пробных площадок. Коэффициенты минерализации углерода в подстилке оценивали исходя из простого соотношения между запасами углерода в лесной подстилке и количеством ежегодного опада, в соответствии с уравнением Олсона [7]: $\boldsymbol{k} = О/П$, где k — коэффициент минерализации С подстилки (год$^{-1}$), О — годовое поступление опада (т С/га/год), П — запасы $C_{орг}$ в подстилке (т С/га). Величина, обратная коэффициенту минерализации k, представляла собой среднее время оборачиваемости органического вещества подстилки (*MRT*), которое выражалось количеством лет.

Наблюдения за эмиссией CO_2 из почв проводились в 2008—2010 гг. в двух лесных ценозах на заболоченных почвах средней тайги (площадки СТ-1 и СТ-2), в смешанном лесу южной тайги (ЮТ-1) и лиственном лесу хвойно-широколиственной зоны (ХШЛ-1). В зоне средней тайги измерения проводили несколько раз в течение всего вегетационного периода (май — октябрь) с использованием открытой динамической камеры и инфракрасного газоанализатора Li-COR 8100 (Biosciences, США), а годовые потоки CO_2 оценивались на основе суммарной летней эмиссии CO_2 из почв с помощью несложной модели, позволяющей рассчитать вклад летнего сезона в годовой поток CO_2 на основе среднегодовой температуры воздуха [3]. В лесных экосистемах южнотаежной и хвойно-широколиственной зон эмиссию диоксида углерода из почв определяли круглогодично (через каждые 7—10 дней), используя камерный статический метод, специально модифицированный для проведения измерений в снежный период года

[4]. Сезонные и годовые потоки CO_2 из почв были получены суммированием соответствующих месячных потоков.

Таблица 1. Общая характеристика объектов исследования

Лесорастительная зона / подзона	Географические координаты	Сумма осадков, мм/год	Среднегодовая Тв, °С	Тип леса, состав и возраст насаждения	Обозначение площадки
Средняя тайга (Ляльский стационар ИБ Коми НЦ УрО РАН)	61°40' с. ш. 50°52' в. д.	622	1.5	Ельник чернично-сфагновый; 9Е1Б + Сед. Пх; 108—200 лет	СТ-1
				Сосняк чернично-сфагновый; 10С + Е, Б, Ос; ~ 120 лет	СТ-2
Средняя тайга (Стационар «17-й километр» ИБ Коми НЦ УрО РАН)	61°33' с. ш. 50°37' в. д.			Ельник чернично-зеленомошный; 8Е1С1Б; >100 лет	СТ-3
	61°34' с. ш. 50°38' в. д.			Березняк разнотравный; 8Б2Е; ~ 100—110 лет	СТ-4
	61°34' с. ш. 50°38' в. д.			Осинник разнотравный; 5Ос3Е2Б; ~ 100—110 лет	СТ-5
Южная тайга (Приокско-террасный заповедник)	54°55' с. ш. 37°34' в. д.	646	5.4	Хвойно-лиственный лес; 4С3Л2О1Б ед. Д.; 100—110 лет	ЮТ-1
Хвойно-широколиственные леса (ОПС ИФХиБПП РАН)	54°20' с. ш. 37°37' в. д.	585	5.8	Вторичный лиственный лес; 5О3Л2К ед. Д и Б; 55—60 лет	ХШЛ-1

Таблица 2. Общая характеристика почв трансекты (слой 0—10 см), запасы $C_{орг}$ в почве, опаде и подстилке, коэффициенты минерализации (k) и среднее время оборачиваемости подстилки (MRT)

Площадка	Почва	$C_{орг}$, г/кг почвы	C/N	pH_{KCl}	Запасы С, т /га			**k**, год$^{-1}$	**MRT**, лет
					Почва, 0—20 см	Подстилка	Опад		
СТ-1	Торфянисто-подзолисто-глееватая суглинистая	6,90	17,7	3,37	37,4	26,6	1,26	0,048	21,0
СТ-2	Болотно-подзолистая супесчаная	2,00	15,4	4,35	31,9	33,5	0,37	0,011	91,0
СТ-3	Подзол иллювиально-железистый супесчаный	4,00	15,7	3,27	0,28	16,2	1,56	0,097	10,3
СТ-4	Слабодерновая слабоподзолистая, суглинистая	27,9	14,0	4,03	6,33	13,4	1,93	0,144	7,0
СТ-5		33,2	15,5	*nd*	6,58	8,23	2,48	0,301	3,3
ЮТ-1	Дерново-слабоподзолистая супесчаная	37,5	18,3	3,67	16,3	5,76	2,07	0,360	2,8
ШЛ-1	Серая лесная суглинистая	36,3	11,8	5,56	55,1	2,40	2,78	1,160	0,9

Результаты и обсуждение.

Анализ климатических условий в 2008—2010 гг. В зоне средней тайги на фоне положительных отклонений температуры воздуха от климатической нормы (КН), за которую принимался период 1961—1990 гг. в соответствии с [5], в 2008 и 2009 гг. наблюдалось избыточное увлажнение, а в 2010 г. был зарегистрирован слабый дефицит осадков. В южнотаежной и хвойно-широколиственной зонах в 2010 г. наблюдался значительный дефицит осадков при аномально высоких положительных отклонениях от КН среднелетних температур, в то время как 2008 г. был аномально влажным на фоне незначительного превышения КН по среднелетней температуре воздуха.

Общая характеристика почв. Изучаемые почвы характеризовались значительными различиями по климатическим условиям их формирования. Так, почвы средней тайги можно охарактеризовать как экстравлажные и холодные (сезонно промерзающие), а почвы южной тайги и зоны хвойно-широколиственных лесов относятся к умеренно влажным и умеренно холодным, промерзание которых наблюдается не каждый год. Наибольшие различия верхние горизонты изучаемых почв проявляли по содержанию в них $C_{орг}$ — от 2—4 до 36—37 г С/кг почвы (табл. 2). Соотношение C/N в верхнем слое изучаемых почв варьировало от 11,8 до 18,3. Широкое географическое разнообразие изучаемых почв обусловило и заметную вариабельность значений pH_{KCL} гумусовых горизонтов — от 3,3 до 5,6 единиц pH.

Запасы углерода в почвах трансекты. Запасы $C_{орг}$ в почвенном профиле (включая подстилку) вдоль изучаемой трансекты варьировали в широких пределах в зависимости от климатической зоны, ценоза, степени гидроморфности почв и их механического состава. Минимальное количество $C_{орг}$ (17—

22 т С/га) содержалось в профиле автоморфных почв среднетаежной зоны (площадки СТ-3, СТ-4 и СТ-5), а максимальное (66—86 т С/га) — в профиле заболоченных почв средней тайги (площадки СТ-1 и СТ-2) и серых лесных почвах хвойно-широколиственной зоны. Анализ полученных данных показал, что в пределах одной климатической зоны запасы $C_{орг}$ в заболоченных (гидроморфных) почвах (площадки СТ-1 и СТ-2) в 3—4 раза превосходят таковые в автоморфных (СТ-3 – СТ-5). Общие запасы $C_{орг}$ в профиле суглинистых серых лесных почв более чем в 2,5 раза превышают аналогичные показатели в дерново-слабоподзолистых супесчаных почвах (табл. 2). Решающим фактором, обусловливающим интенсивность накопления лесной подстилки, степень ее разложения и интенсивность процессов минерализации органического вещества, являлась степень гидроморфности почвы. Среди всех почв трансекты доля подстилки была максимальной в почвенном профиле автоморфных почв средней тайги (48—86 % общих запасов $C_{орг}$ в почвенном профиле). В пределах одной климатической зоны оборачиваемость углерода в подстилке хвойно-широколиственных лесов была приблизительно в 3 раза выше, чем в хвойных или смешанных насаждениях.

Эмиссия CO_2 из почв лесных ценозов. На рис. 1 представлены величины суммарных летних и годовых потоков CO_2 из почв вдоль трансекты в 2008—2010 гг. Их межгодовая динамика была обусловлена сочетанием погодных условий в тот или иной сезон измерений. Так, в аномально засушливом 2010 г. суммарная летняя эмиссия CO_2 из почв всех экосистем была существенно ниже, чем в 2008 г., который характеризовался избыточным увлажнением. Исключение составила только болотно-подзолистая почва под сосняком, где в засушливом 2010 году наблюдалось более интенсивное выделение CO_2 из почв. Величина почвенных потоков CO_2 в зоне средней тайги в значительной мере определялась степенью гидроморфности почв, а в южнотаежной и хвойно-широколиственной зонах она оценивалась очень близкими величинами. Летние потоки CO_2 из почв составляли основную часть годовой эмиссии CO_2 из почв всех лесных экосистем. В пределах изучаемой трансекты нами была обнаружена обратная экспоненциальная зависимость между временем оборачиваемости подстилки (MRT) и величиной годового потока CO_2 из почв ($R^2 = 0,99$; $P = 0,006$; рис. 2). Т. е. самая низкая эмиссия CO_2 из почв наблюдалась в лесных ценозах, подстилка которых характеризовалась самой низкой скоростью оборачиваемости (самым длительным временем пребывания).

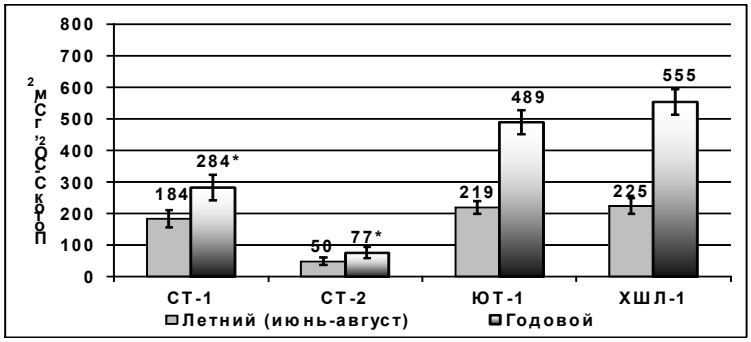


Рисунок 1. Годовые и летние потоки CO_2 из почв лесных экосистем в 2008—2010 гг. (* — оценка годовых потоков получена расчетным путем)

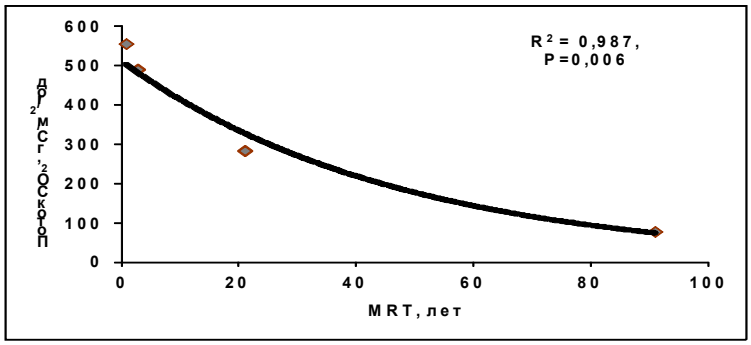


Рисунок 2. Взаимосвязь между оборачиваемостью подстилки (MRT) и годовыми потоками CO_2 из почв лесных ценозов

Заключение. Таким образом, проведенные исследования показали, что в лесных ценозах запасы углерода в почвах, интенсивность накопления лесной подстилки и время ее оборачиваемости определяются видовым составом пород и степенью гидроморфности почвы. Так, почвы заболоченных участков средней тайги характеризуются самыми высокими в пределах трансекты запасами С в подстилке и самой низкой скоростью ее оборачиваемости. Прогнозируемое усиление засушливости климата, по-видимому, вызовет снижение эмиссионных потерь CO_2 из почв автоморфных позиций, в то время как потоки CO_2 из гидроморфных почв, напротив, могут увеличиться. В ряду исследуемых лесных ценозов обнаружена тесная обратная связь между годовыми потоками CO_2 из почв и временем оборачиваемости подстилки.

Работа выполнялась при поддержке МНТЦ № 4028, РФФИ (проекты 12-04-00201а,12-05-00197а), НШ-6123.2014.4 и программы Президиума РАН.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Глазовская М. А.* Роль и функции педосферы в геохимических циклах углерода. Почвоведение. 1996. 2. С. 74—186.
2. *Пулы* и потоки углерода в наземных экосистемах России / В. Н. Кудеяров, Г. А. Заварзин, С. А. Благодатский и др. М.: Наука, 2007. 315 с.
3. *Кудеяров В. Н., Курганова И. Н.* Дыхание почв России: анализ базы данных, многолетний мониторинг, моделирование, общие оценки // Почвоведение. 2005. 9. С. 1112—1121.
4. *Лопес де Гереню В. О., Курганова И. Н., Розанова Л. Н., Кудеяров В. Н.* Годовая эмиссия диоксида углерода из почв южнотаежной зоны России // Почвоведение. 2001. 9. С. 1045—1059.
5. *Оценочный* доклад об изменениях климата (техническое резюме). М.: Росгидромет, 2008. 89 с.
6. *IPCC:* Special report on land use, land use change, and forestry. 2000. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
7. *Olson J. S.* Energy storage and balance of producers and decomposers in ecological systems // Ecol. 1963. 44: 322—331.
8. *Steffen W., Canadell J., Apps M., et al.* The terrestrial carbon cycle: implication for the Kyoto Protocol // Science. 1998. 280. P. 1393—1394.

***

УДК 631.433.3

ОЦЕНКА СКОРОСТИ МИНЕРАЛИЗАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ПОЧВАХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

В. О. ЛОПЕС ДЕ ГЕРЕНЮ, И. Н. КУРГАНОВА

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия

АННОТАЦИЯ

В лабораторных экспериментах определяли потенциальную минерализационную способность (PR_{min}) и содержание углерода в микробной биомассе (C_{mic}) в почвах широтной трансекты (от подзолов средней тайги до бурых полупустынных почв) под лесной растительностью. Для всего ряда изученных почв найдена тесная положительная связь между величиной PR_{min} и C_{mic}. Показано, что PR_{min} определяется в первую очередь активностью микробного сообщества и обогащенностью почв органическим веществом (ОВ).

Введение. Минерализация и гумификация органического вещества (ОВ) почв являются ключевыми процессами в ходе его трансформации. Разложение ОВ в почвах имеет главным образом микробиологическую природу, а его конечными продуктами являются углекислый газ и вода [2]. Поэтому весьма важным представляется характеризовать ОВ почв по его доступности для почвенных микроорганизмов и активности участия углерода во внутрипочвенных превращениях [6]. Интенсивность процессов минерализации ОВ почв зависит от качественных характеристик самого органического материала (содержание лигнина, целлюлозы, аминокислот, моносахаров; соотношение C/N и пр.), текстуры и других свойств почвенной матрицы (величина pH, обогащенность азотом и др.), а также гидротермического режима почв. В значительной степени перечисленные выше факторы определяются типовой принадлежностью почв и особенностями растительности (или землепользования). К примеру, недостаток влаги, как и ее избыток, может тормозить процессы разложения растительных остатков [9], а с повышением температуры интенсивность минерализации ОВ, как правило, возрастает, но с неодинаковой скоростью в различных температурных интервалах [4]. Условия, которые принято считать наиболее благоприятными (оптимальными) для функционирования микробоценозов в почве, соответствуют температуре 22—25 ^{o}C и влажности 60—65 % от их предельной полевой влагоемкости (ППВ) [1]. Скорость выделения CO_2 из почв при этих условиях характеризует потенциальную скорость минерализации ОВ — PR_{min} (*Potential Rate of Mineralization*), которая соответствует ее потенциальной биологической активности, или скорости базального дыхания (V_{basal}, дыхание необогащенной почвы). Поскольку определение PR_{min} проводится в искусственно созданных лабораторных условиях, эта величина только с определенной долей условности может характеризовать реальное развитие микроорганизмов в почвах и связанных с их активностью процессов, но вместе с тем она позволяет корректно провести сравнительный анализ почв как в пределах почвенного профиля, так и в зависимости от условий их формирования [3]. Целью настоящего исследования являлось определение потенциальной минерализационной способности почв в основных типах почв европейской части России, расположенных вдоль широтной трансекты от зоны средней тайги до полупустыни.

Объекты и методы исследования. Объектами исследования служили верхние (0—10 см) наиболее богатые гумусом горизонты основных типов почв европейской части России (подзолы, дерново-подзолистые, серые лесные, черноземы, каштановые и бурые полупустынные), сформированных либо под естественными лесными ценозами, либо под лесополосами (табл. 1).

Потенциальная скорость минерализации органического вещества (PR_{min}) оценивалась в лабораторных условиях по интенсивности выделения CO_2 из почв при увлажнении, соответствующем 70—75 % их ППВ, и температуре 22 °С. В почвенных образцах определяли также содержание органического углерода (C_{org}) с помощью автоматического CHN-анализатора (Elementar, Германия) и содержание углерода, иммобилизованного в микробной биомассе (C_{mic}), используя метод субстрат-индуцированного дыхания [7]. Определение полной полевой влагоемкости (ППВ) и величины pH (1M KCl вытяжка) проводили по стандартным методикам.

Результаты и обсуждение.

Общие свойства почв. Изучаемые почвы относились к различным природно-климатическим регионам и значительно отличались по условиям обеспеченности теплом и влагой. Так, почвы средней тайги можно охарактеризовать как экстравлажные и холодные (сезонно промерзающие), почвы южной тайги и зоны широколиственных лесов относились к умеренно влажным и умеренно холодным, регулярно промерзающим. Почвы лесополос в зоне степей, сухих степей и полупустынь можно отнести, соответственно, к теплым, регулярно промерзающим, умеренно сухим, сухим и очень сухим. Верхние (гумусовые) горизонты изучаемых почв существенно различались по содержанию в них C_{org} — от 2—4 г С/кг почвы (супесчаные подзолистые почвы средней тайги) до 89 г С/кг почвы (чернозем типичный Воронежской области, степная зона). Широкое географическое разнообразие изучаемых почв обусловило и заметную вариабельность значений pH_{KCL} которые в гумусовых горизонтах изменялись от 3,3—3,6 ед. в торфяно-глеевой и подзолистой почвах средней тайги до 8,2 ед. в черноземе обыкновенном малогумусном степной зоны (Ростовская обл.). По способности удерживать влагу, которая характеризовалась значениями ППВ, почвы также сильно разнились — от 29 до 69 %.

Таблица 1. Общая характеристика объектов исследования и основные почвенные характеристики (слой 0—10 см)

Природно-географическая зона	Название почвы	Ценоз	pH_{KCl}	ППВ, %	C_{org}, г С/кг почвы	C/N
Среднетаежная (Сыктывкарская обл.)	Подзол иллювиально-железистый песчаный	Ельник чернично-зеленомошный	3,3	29.0	4,0	15.7
	Слабодерновая слабо-подзолистая суглинистая	Березняк разнотравный	4,0	46.5	27,9	14.0
Южнотаежная (Московская обл.)	Дерново-слабоподзо-листая супесчаная	Смешанный лес	3,7	40.5	12,2	18.3
Широколиственная (Московская обл.)	Серая лесная суглинистая	Вторичный лес	5,6	57.5	30,0	11.8
Степная (Воронежская обл.)	Чернозем типичный	Лесополоса (дуб + клен)	6,9	56.1	88,6	14.9
Степная (Ростовская обл.)	Чернозем обыкновенный малогумусный	Лесополоса (абрикос + акация)	8,3	69,5	40,0	9.6
Сухостепная (Волгоградская обл.)	Лугово-каштановая	Лесополоса (дуб)	7,2	45.6	26,5	12.6
Полупустынная (Астраханская обл.)	Бурая полупустынная	Лесополоса (вяз)	7,0	29,9	7,2	9.6

Потенциальная скорость минерализации ОВ почв. Самые высокие значения потенциальной скорости минерализации (PR_{min}) ОВ верхних наиболее гумусированных горизонтов изученных почв (> 25 мг С/кг почвы/сут.) были характерны для серых лесных почв лиственно-лесной зоны, черноземов типичного и малогумусного степной зоны и лугово-каштановой почвы сухой степи. Наиболее низкой способностью к минерализации (< 5 мг С/кг почвы/сут.) отличались иллювиально-железистые подзолы северной тайги и бурые полупустынные почвы (табл. 2). Для почв зонального ряда найдена положительная связь между величиной PR_{min} и содержанием в них C_{org} ($R^2 = 0,48$; $P < 0.001$; рис. 1 А) и C_{mic} ($R^2 = 0,89$; $P < 0.0001$; рис. 1 Б). Проведенный в рамках настоящего исследования корреляционный анализ показал также, что значения PR_{min} имеют значимую положительную связь с величиной ППВ ($R^2 = 0,83$; $P < 0.002$), в то время как корреляция между значениями PR_{min} и величиной pH довольно слабая ($R^2 = 0,27$; $P = 0,18$). Таким образом, проведенные исследования свидетельствуют в пользу того, что общий и микробный пулы органического углерода в почве являются одним из основных показателей, определяющих потенциальную способность микробоценозов к разложению органического вещества.

Если потенциальную скорость минерализации выразить на единицу органического углерода, то получаемая величина (удельная скорость минерализации, PR_{min}/C_{opr}, мг С/г C_{opr}/сут) может служить косвенной характеристикой устойчивости органического вещества почв к разложению и в какой-то степени отражать степень гумифицированности (стабильности) ОВ [5, 8]. Можно предположить, что чем ниже значения PR_{min}/C_{org}, тем менее подвержено ОВ этих почв минерализации и соответственно более стабильно, и наоборот. В ряду изученных почв значения PR_{min}/C_{org} в верхних (0—10 см) органо-минеральных горизонтах почв изменялись в широких пределах: от 0,31 до 1,25 мг С/г C_{org}/сут. Среди

почв южной ветви трансекты в естественных ценозах наиболее стабильным было органическое вещество почв черноземов типичных (PR_{min}/C_{org} = 0,31 мг С/г $C_{орг}$/сут), в то время как в северной части трансекты более устойчивым было ОВ подзола иллювиально-железистого под ельником (PR_{min}/C_{org} = 0,6 мг С/г C_{org}/сут).

Таблица 2. Потенциальная скорость минерализации изученных почв и некоторые характеристики микробного сообщества (среднее ± стандартная ошибка)

Название почвы	PR_{min}, мг С/кг почвы/сут.	PR_{min}/C_{org}	C_{mic} мг С/кг почвы	C_{mic}/C_{org}, %
Подзол иллювиально-железистый песчаный	2,4 ± 0,2	0,60	33 ± 5,2	0,81
Слабодерновая слабоподзолистая суглинистая	19,7 ± 5,7	0,71	441 ± 112	1,58
Дерново-слабоподзолистая супесчаная	15,3 ± 2,6	1,25	157 ± 5	1,29
Серая лесная суглинистая	27,4 ± 3,4	0,91	681 ± 94	2,30
Чернозем типичный	27,2 ± 1,5	0,31	481 ± 21	0,50
Чернозем обыкновенный малогумусный	28,4 ± 0,8	0,71	647 ± 30	1,62
Лугово-каштановая	26,1 ± 1,9	0,99	514 ± 21	1,90
Бурая полупустынная	5,1 ± 0,4	0,71	121 ± 13	1,60

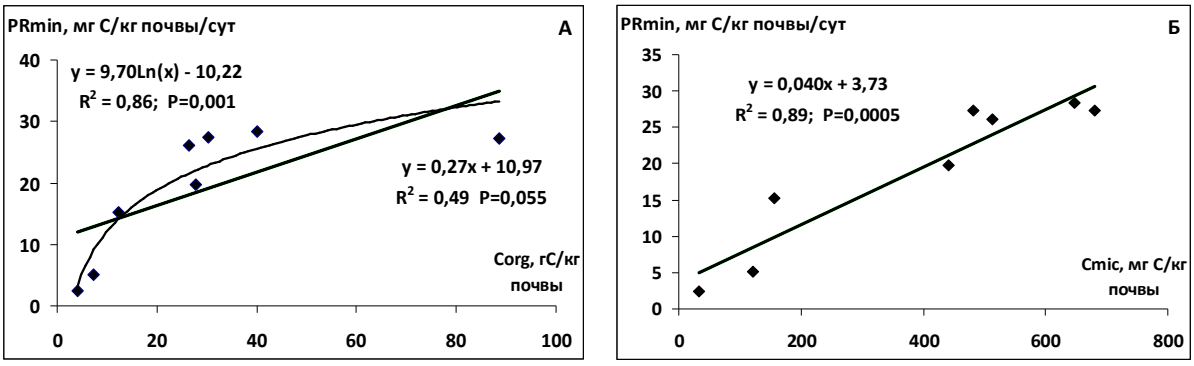


Рисунок 1. Взаимосвязь между значениями PR_{min} и C_{org} (А), PR_{min} и C_{mic} (Б)

Характеристика микробных сообществ в почвах. Содержание углерода, иммобилизованного в микробной биомассе, изменялось вдоль трансекты в очень широких пределах: от 33 мг С/кг почвы в подзоле иллювиально-железистом до 647—681 мг С/кг почвы в черноземе обыкновенном и серой лесной почве. В количественном отношении пул микробной биомассы в почве невелик и редко превышает 3—4 % от общего количества органического углерода в почве [3], а более высокие величины C_{mic}/C_{opr} характерны, как правило, для зрелых экосистем и свидетельствуют о более высоком разнообразии почвенного микробного сообщества. Среди изученных почв, сформированных в условиях различных климатических зон, наиболее благоприятными условиями для функционирования микробных сообществ и более высоким биоразнообразием микробоценоза характеризуются серые лесные почвы, поскольку соотношение C_{mic}/C_{opr} в этих почвах самое высокое — 2.3 %. В южной части трансекты недостаток влаги в почве сдерживает развитие микробных сообществ, что подтверждается сравнительно невысокими значениями соотношения C_{mic}/C_{org}, которые составляют от 0.5 до 1.6 %. Исключение составляет только бурая полупустынная почва, где это отношение достигает 1.9 %.

Заключение. Таким образом, проведенные исследования показали, что для всего ряда зональных почв, сформированных под лесной растительностью, найдена тесная положительная связь между величиной PR_{min} и содержанием в них органического и микробного углерода, свидетельствующая в пользу того, что потенциальная минерализационная способность почв определяется в первую очередь активностью микробного сообщества и обогащенностью почв органическим веществом. Выявлено, что среди изученных почв, сформированных в условиях различных климатических зон, наиболее благоприятными условиями для функционирования микробных сообществ и более высоким биоразнообразием микробоценоза характеризуются серые лесные почвы лиственно-лесной зоны, поскольку соотношение C_{mic}/C_{org} в этих почвах самое высокое и составляет 2,3 %.

Работа выполнялась при поддержке МНТЦ № 4028, РФФИ (проекты 12-04-00201а,12-05-00197а), НШ-6123.2014.4 и программы Президиума РАН.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ананьева Н. Д., Благодатская Е. В., Орлинский Д. Б., Мякшина Т. Н.* Методические аспекты определения скорости субстрат-индуцированного дыхания почвенных микроорганизмов // Почвоведение. 1993. № 11. С. 72—77.

2. *Заварзин Г. А.* Лекции по природоведческой биологии. М.: Наука, 2004. 348 с.
3. *Звягинцев Д. Г., Бабьева И. П., Зенова Г. М.* Биология почв. М.: Изд-во Московского университета, 2005. 445 с.
4. *Курганова И. Н., Лопес де Гереню В. О., Розанова Л. Н., Мякшина Т. Н., Сапронов Д. В., Кудеяров В. Н.* Многолетний мониторинг эмиссии CO_2 из дерново-подзолистой почвы: анализ влияния гидротермических условий и землепользования // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2007. Т. XXI. С. 23—44.
5. *Курганова И. Н., Лопес де Гереню В. О., Галлардо Ланчо Х. Ф., Ем К. Т.* Оценка скорости минерализации органического вещества почв в лесных экосистемах внутриконтинентального умеренного, средиземноморского и тропического муссонного климата // Почвоведение. 2012. 1. С. 82—94.
6. *Семенов В. М., Иванникова Л. А., Кузнецова Т. В.* Структурно-функциональное состояние органического вещества почвы // Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв / ред. В. Н. Кудеяров. М.: Наука, 2006. С. 230—247.
7. *Anderson J., Domsch K. H.* A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. 1978. 10. P. 215—221.
8. *Charro E., Gallardo J. F., Moyano A.* Degradability of soils under oak and pine in Central Spain // Eur J Forest Res. 2010. 129. P. 83—91.
9. *Kirschbaum M. U. F.* The temperature dependence of organic matter decomposition — still a topic debate // Soil Biol. Biochem. 2006. 38. P. 2510—2518.

***

УДК 631.416.5+631.461.4

ВЛИЯНИЕ АЗОТА НА АКТИВНОСТЬ МИНЕРАЛИЗАЦИИ УГЛЕРОДА В ПОЧВАХ ПОД РАЗНЫМИ ДРЕВЕСНЫМИ ПОРОДАМИ

А. И. МАТВИЕНКО, О. В. МЕНЯЙЛО

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Было изучено влияние добавления N на активность минерализации С в почвах под разными древесными породами и почвы лесной поляны. В работе показано, что 1) добавление азота приводит к увеличению активности гетеротрофных микроорганизмов, разлагающих органическое вещество почв, 2) этот эффект наблюдается в большей степени в минеральных горизонтах почвы, нежели в подстилке.

Человеческая деятельность, производство азотных удобрений разбалансировали глобальный цикл азота в большей степени, чем цикл углерода [1, 2]. Однако поступление азота в экосистемы как в виде удобрений, так и с атмосферными осадками приводит к существенным изменениям в процессах не только азотного, но и углеродного цикла [2, 3]. Поступление азота в экосистему приводит к росту ее биологической продуктивности и накоплению углерода в растениях: для лесов умеренного и бореального пояса подсчитано, что добавление 1 кг N приводит в среднем к дополнительному накоплению 25 кг С в растительной биомассе [4]. Судьба основного резервуара углерода в биосфере, почвенного углерода, менее однозначна. Внесение азота может приводить как к накоплению [5], так и к потере почвенного С [6]. Анализ литературы указывает на преобладающее накопление углерода в почве при повышенном поступлении N вследствие подавления активности гетеротрофных микроорганизмов [7]. Однако большинство публикаций основано на экспериментах, проведенных в Центральной Европе, США [8] и в последнее время в Китае [9], т. е. в индустриальных странах с высоким уровнем промышленных выбросов и азотных выпадений. Предполагается, что при низких или средних показателях поступления азота в экосистемы отклик процессов трансформации углерода может быть принципиально другим [8]. В Сибири, где азотные поступления из атмосферы являются одними из самых низких в мире (0.25—1 кг га$^{-1}$ год$^{-1}$) [10], данные о влиянии азота на минерализацию почвенного углерода отсутствуют.

Целью работы было изучение влияния N на активность минерализации С в почвах под разными древесными породами и в почве лесной поляны. В работе показано, что 1) добавление азота приводит к увеличению активности гетеротрофных микроорганизмов, разлагающих органическое вещество почв, 2) этот эффект наблюдается в большей степени в минеральных горизонтах почвы, нежели в подстилке, 3) положительный эффект наблюдался под всеми древесными породами, но не обнаружен в почве лесной поляны. Данные свидетельствуют, что почвы Сибири даже вблизи промышленных центров, таких как Красноярск, не испытывают азотного загрязнения, и поэтому эффект от внесения азота в почву носит принципиально иной характер по сравнению с почвами промышленно развитых стран с высоким поступлением азота из атмосферы в почву.

Почвенные образцы отобраны с опытных участков Института леса СО РАН, на которых в 1971 г. были сформированы различные лесные культуры [11, 12]. Образцы верхнего минерального горизонта А1 (0—10 см) и подстилки отобраны в трех повторностях под шестью древесными породами: ель (*Picea*

abies), сосна (*Pinus sylvestris*), кедр (*Pinus sibirica*), лиственница (*Larix sibirica*), береза (*Betula pendula*), осина (*Populus tremula*). На примыкающей к эксперименту лесной поляне были также отобраны почвенные образцы (только минеральный горизонт, т. к. подстилка отсутствует). Тип почвы — серая лесная. Активность минерализации углерода определяли в инкубационном эксперименте (70 г почвы или 30 г подстилки в 500-мл сосуде) с постоянной температурой (25 °C) и влажностью (60 % ППВ). Азот вносили в форме NH_4NO_3, концентрация вносимой соли соответствовала поступлению 50 кг N га$^{-1}$. Скорость образования CO_2 измеряли с помощью инфракрасного анализатора (Li-Cor 8100) и 16-канального мультиплексора (Li-Cor 8150) до внесения и через сутки после внесения N. Для точного вычленения влияния азота (уменьшения влияния неоднородности почвенных образцов) была рассчитана относительная активность минерализации углерода для каждого образца как процент от первоначальной активности (до внесения азота). Влияние факторов оценивали в 2- и 3-факторном дисперсионном анализе. Эффект считался статистически значимым при $P < 0.05$. Статистическая обработка данных проведена с использованием программы STATISTICA 8.0.

Активность минерализации углерода была выше в подстилках по сравнению с минеральной почвой в 3—5 раз (рис. 1), что объясняется более высоким содержанием углерода в подстилках и высокими активностями микробиологических процессов разложения. За исключением почвы под кедром, активность минерализации в минеральной почве коррелировала с таковой в подстилках, т. е. породы с высокими скоростями разложения подстилки имели высокие скорости минерализации и в минеральной почве. Это свидетельствует о соответствии качества надземного и подземного опада для большинства древесных пород. Образцы под разными древесными породами различались в 1.5—2 раза по активности минерализации углерода ($P < 0.001$, табл. 1).

Трехфакторный дисперсионный анализ показал, что породы, горизонт и добавление азота оказали сильное влияние на относительную скорость минерализации углерода (табл. 1).

Таблица 1. Результаты двух- и трехфакторного дисперсионного анализа скорости минерализации углерода

Факторы и их взаимодействия	Для скорости минерализации углерода	*Для относительной скорости минерализации углерода*		
	Двухфакторный анализ	Трехфакторный анализ	Двухфакторный анализ с подстилкой	*Двухфакторный анализ с минеральной почвой*
Горизонт (подстилка, минеральная почва)	**< 0.001**	**< 0.001**	–	–
Древесные породы	**< 0.001**	**0.001**	**0.021**	***< 0.001***
Внесение N	–	**0.004**	0.700	***< 0.001***
Горизонт × породы	**0.034**	**< 0.001**	–	–
Горизонт × внесение N	–	**< 0.001**	–	–
Породы × внесение N	–	0.398	0.437	*0.099*
Горизонт × породы × внесение N	–	*0.194*	–	–

Примечание. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые значения ($p < 0.050$); «–» — не определено.

Раздельный анализ влияния факторов для подстилки и для минеральной почвы (2-факторный дисперсионный анализ) показал, что влияние азота проявляется только в минеральной почве, где эффект добавления азота был положительным и вызвал значимое увеличение скорости минерализации углерода под всеми древесными породами за исключением кедра и лиственницы. В лесной подстилке и в почве лесной поляны эффект внесения азота отсутствовал.

Увеличение активности минерализации углерода после внесения азота объясняется уменьшением C/N. Низкие значения этого показателя, как правило, коррелируют с высокими активностями минерализации органического вещества почв, поскольку увеличивается доступность азота для гетеротрофных микроорганизмов [12]. Отсутствие эффекта внесения азота в подстилках можно объяснить более высокими значениями C/N по сравнению с минеральными горизонтами и относительно небольшой дозой внесения минерального азота (50 кг/га). Произошедшие изменения в C/N в подстилках были недостаточными для изменения (увеличения) скорости минерализации углерода. Помимо увеличения доступности азота для микроорганизмов возможно и изменение структуры микробного сообщества, в частности, увеличение доли бактериальной биомассы по сравнению с грибной [13]. Бактерии имеют меньшую эффективность использования углерода, чем грибы [12], т. е. большая часть от утилизируемого углерода превращается в CO_2 и меньшая часть идет на строительство биомассы. Сдвиг в соотношении бактериальная / грибная биомасса при внесении азота может быть еще одной причиной увеличения скорости образования CO_2. Доля грибов, как и соотношение C/N, выше в подстилке, чем в минеральной почве, что и объясняет отсутствие эффекта добавления N в подстилках.

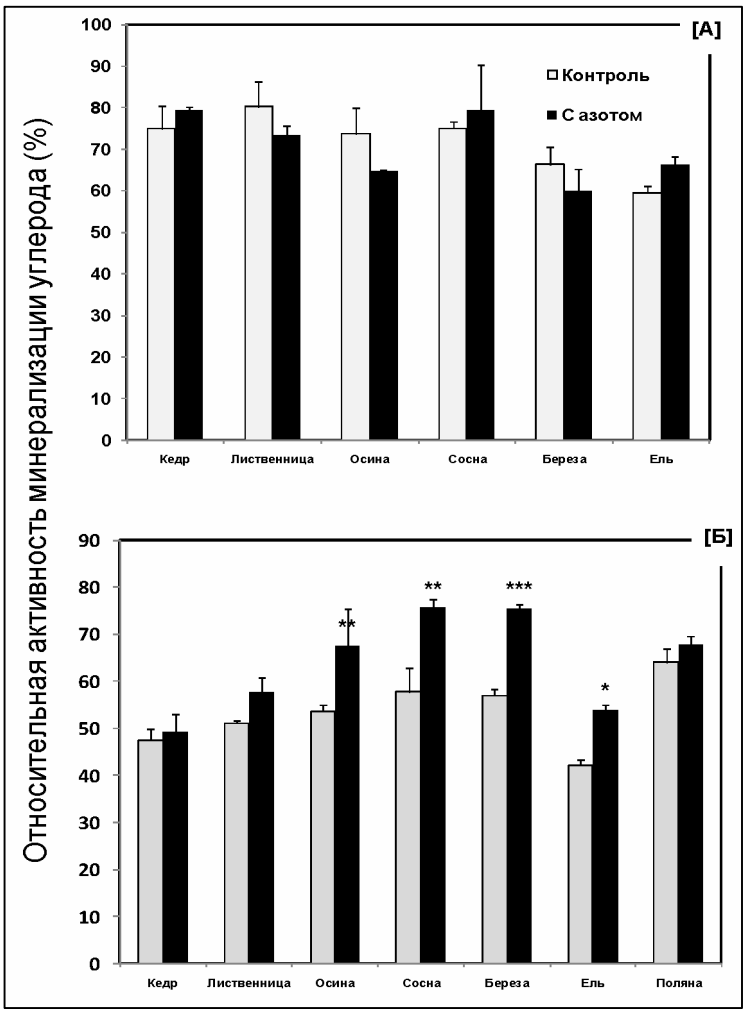


Рисунок 1. Относительная активность минерализации углерода (%) в органическом (А) и минеральных (Б) горизонтах почв под шестью древесными породами и почвы лесной поляны. Указаны средние значения и среднестатистические ошибки (n = 3). Звездочки над породами в минеральной почве показывают статистическую значимость эффекта азота (* — P < 0.050, ** — P < 0.010, *** — P < 0.001)

Кроме того, в минеральных образцах почв под лиственницей, кедром и почвы лесной поляны ранее обнаружены максимальные скорости N-минерализации и нитрификации (нетто) [12]. Похоже, высокое накопление минеральных форм азота и его слабая иммобилизация микробной биомассой являются причинами невосприимчивости микробного сообщества к добавлению азота. В почвах под елью, сосной, березой и осиной активность накопления минеральных форм азота была ниже [12], поэтому добавление азота и вызвало увеличение активности гетеротрофов на 20—30 %.

Итак, два результата представляются важными. Первое: внесение азота в лесных почвах Сибири вызывает увеличение минерализации углерода. Это говорит о том, что почвы не содержат избыточного азота, и на этой стадии увеличение поступления азота будет приводить к потере почвенного углерода. Второе: посадка леса (лесовосстановление), хотя и приводит к накоплению углерода в почве [15], делает его уязвимым к поступлению N, т. е. увеличение азотных поступлений приведет к потерям почвенного углерода, в первую очередь, в лесных экосистемах.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Fields S.* Environ Health Perspect. 2004. V. 10. P. 556—563.
2. *Vitousek P. M., Aber J. D., Howarth R. W., Likens G. E., Matson P. A., Schindler D. W., Schlesinger W. H., Tilman D. G.* // Ecological Applications. 1997. V. 7. P. 737—750.
3. *Меняйло О. В., Степанов А. Л., Макаров М. И., Конрад Р.* // Доклады Академии наук. 2012. Т. 447. № 1. С. 103—105. [Doklady Biological Sciences. 2012. V. 447. P. 335—337].
4. *Fleischer K., Rebel K. T., van der Molen M. K., Erisman J. W., Wassen M. J., van Loon E. E., Montagnani L., Gough C. M., Herbst M., Janssens I. A., Gianelle D., Dolman A .J.* // Global Biogeochem. Cycles. 2013. V. 27. P. 187—199.
5. *Sillen W. M. A., Dieleman W. I. J.* // Biogeosciences. 2012. V. 9. P. 2247—2258.
6. *Mack M. C., Schuur E. A. G., Bret-Harte M. S., Shaver G. R., Chapin F. S., III.* // Nature. 2004. V. 431. P. 440—443.
7. *Janssens I. A., Dieleman W., Luyssaert S., Subke J-A., Reichstein M., Ceulemans R., Ciais P., Dolman A. J., Grace J., Matteucci G., Papale D., Piao S. L., Schulze E-D., Tang J., Law B. E.* // Nature Geosciences. V. 3. P. 315—322.
8. *Reay D., Dentener F., Smith P., Grace J., Feely R. A.* // Nature Geoscience. 2008. V. 1. P. 430—437.
9. *Liu X. J., Zhang Y., Han W., Tang A., Shen J., Cui Z., Vitousek P., Erisman J. W., Goulding K., Christie P., Fangmeier A.* // Nature. 2013. V. 494 (7438). P. 459—462.
10. *Dentener F., Drevet J., Lamarque J.-F., Bey I., Eickhout B., Fiore A. M., Hauglustaine D., Horowitz L. W., Krol M., Kulshrestha U. C., Lawrence M., Galy-Lacaux C., Rast S., Shindell D., Stevenson D., Van Noije T., Atherton C., Bell N., Bergman D., Butler T., Cofala J., Collins B., Doherty R., Ellingsen K., Galloway J., Gauss M., Montanaro V., Muller J. F., Pitari G., Rodriguez J., Sanderson M., Solmon F., Strahan S., Schultz M., Sudo K., Szopa S., Wild O.* // Global Biogeochemical Cycles. 2006. V. 20. DOI: 10.1029/2005GB002672.
11. *Menyailo O. V., Hungate B. A., Zech W.* // Plant and Soil. 2002. V. 242. P. 171—182.
12. *Menyailo O. V., Hungate B. A., Zech W.* // Plant and Soil. 2002. V. 242. P. 183—196.
13. *Parna H.* // Soil Biology & Biochemistry. 1975. V. 7. P. 161—169.
14. *Corre M. D., Beese F. O., Brumme R.* // Ecological Applications. 2003. V. 13. P. 287—298.
15. *Меняйло О. В.* // Экология. 2008. № 1. С. 23—27. [Russian Journal of Ecology. 39 (1): 21—25.]

ИНТЕГРИРОВАННЫЙ ПОДХОД ДЛЯ КОМПЛЕКСНОЙ ОЦЕНКИ ПОЖАРНОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ГАЗОАЭРОЗОЛЬНЫЙ СОСТАВ АТМОСФЕРЫ И ЛЕСНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

А. В. ПАНОВ[1], С. ЧИ[2], А. С. ПРОКУШКИН[1], А. В. БРЮХАНОВ[1], М. А. КОРЕЦ[1], Е. И. ПОНОМАРЕВ[1], М. В. БРЮХАНОВА[1], А. В. ТИМОХИНА[1], Л. В. КРИВОБОКОВ[1], Н. В. СИДЕНКО[1], М. АНДРЕА[2], М. ХАЙМАНН[3]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Институт химии им. М. Планка, Майнц, Германия
[3] Институт биогеохимии им. М. Планка, Йена, Германия

АННОТАЦИЯ

В современных условиях происходящие изменения климата ведут к увеличению экстремальных пожароопасных сезонов, частоты и площади пожаров и сокращению межпожарных интервалов [1, 2; Kharuk, et al, 2012]. Динамика возгораний лесов Сибири за последние десятилетия показывает устойчивую тенденцию к росту как по числу пожаров, так и по охваченной ими площади. Так, пожары в Сибири в 2012 году за сравнительно небольшое время приобрели масштабы региональной катастрофы, когда огнем было охвачено около 1 млн га площади лесного фонда. Отсутствие достоверных натурных данных не дает возможности оценки прямого воздействия таких крупномасштабных пожаров на физико-химический состав атмосферы и их последствий для лесов региона, пройденных пожарами и на десятилетия утративших в той или иной степени свою роль в поглощении углерода атмосферы.

Для комплексной оценки пожарного воздействия на процессы атмосферно-экосистемного обмена в работе представлен интегрированный многоуровневый подход (рис. 1), объединяющий анализ данных дистанционного зондирования, стационарные лесобиологические исследования и сопряженный инструментальный мониторинг газоаэрозольного состава атмосферы. Крупномасштабные лесные пожары 2012 года в районе исследования предоставили уникальную возможность для пилотных работ с целью тестирования и развития данного подхода. Площади, пройденные огнем в результате лесных пожаров 2012 г. в среднетаежной подзоне Приенисейской Сибири в непосредственной близости от обсерватории ZOTTO — станции высокоточного атмосферного мониторинга (60° с. ш. 90° в. д.), превысили 850 тысяч гектаров, что дало возможность организовать здесь систему долгосрочного стационарного лесобиологического мониторинга в преобладающих типах леса с целью анализа изменений (кратковременных, долговременных) баланса потоков углерода в ходе пирогенных сукцессий и выявления влияния этих изменений на сопряженные инструментальные оценки физико-химического состава атмосферы.

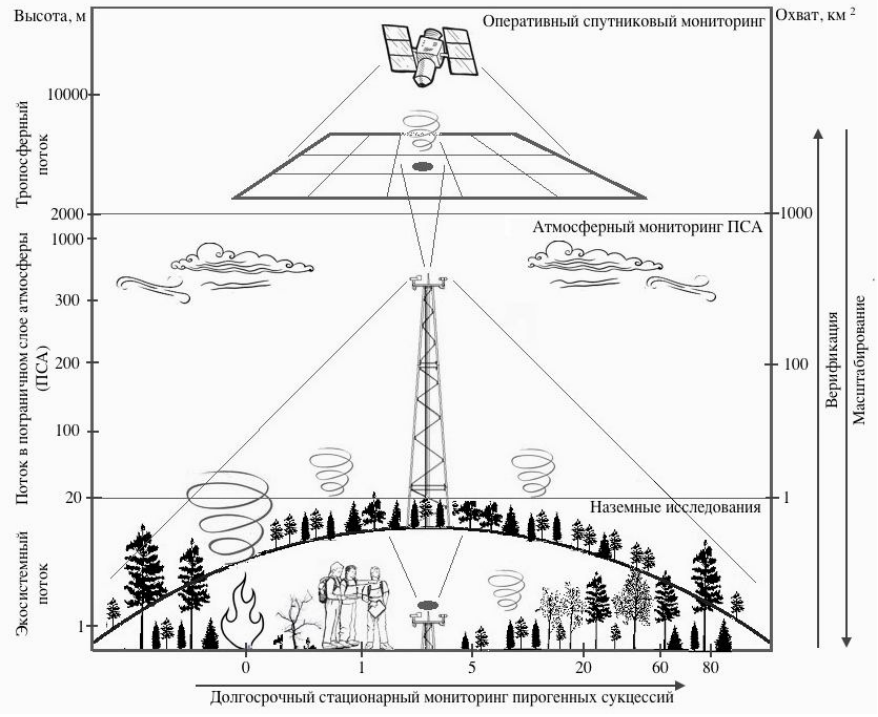


Рисунок 1. Интегрированный многоуровневый подход для комплексной оценки воздействия пожаров на газоаэрозольный состав атмосферы и структурно-функциональное состояние экосистем

Определение границ территорий, пройденных пожаром, и предварительная оценка степени послепожарной нарушенности растительности на выбранном пробном полигоне в районе исследований выполнялись на основе данных мультиспектральной спутниковой съемки Landsat 5 и 8 с пространственным разрешением 30 м. Степень нарушенности растительности пожаром и, опосредованно, интенсивность горения определялись на основе нормализованного индекса интенсивности пожара *NBR* (Normalized Burn Ratio) [3], который вычислялся как нормализованное зональное отношение:

$$(1)\ NBR = (R_4 - R_7) / (R_4 + R_7),$$

где R_4 и R_7 — отражательная способность в ближнем инфракрасном и коротковолновом инфракрасном спектральных каналах соответственно.

Поскольку *NBR* характеризует интенсивность поглощения солнечной радиации хлорофиллом и влагой растительности, содержание которых может меняться по причинам, не связанным с последствиями пожара, то в работе был использован разностный индекс *dNBR*, рассчитанный как

$$(2)\ dNBR = (NBR_{до\ пожара} - NBR_{после\ пожара}) * 10^3$$

Для ранжирования непрерывной шкалы индекса *dNBR* по степени повреждения растительности или интенсивности пожара использовался комплексный индекс пожарной нарушенности *CBI* (Composite Burn Index), рассчитанный по эмпирическому алгоритму в ходе наземных исследований на пробных площадях как непрерывная безразмерная величина, характеризующая величину общего пожарного воздействия на экосистему, складывающегося из балльной оценки повреждения пожаром на всех ярусах и структурных элементах растительности, включая живой напочвенный покров, кустарники, подлесок, деревья по группам высоты и структуру полога.

Интегральная мощность теплоизлучения от пожаров растительности изучалась посредством съемки аппаратурой TERRA/Modis, на которой фиксировалась радиояркостная температура поверхности в диапазоне 4 мкм. Соотношение, характеризующее связь между мощностью излучаемого теплового потока от пожара и радиояркостными температурами цели и фона на изображениях в диапазоне 4 мкм, было впервые предложено в работе [4]. Показатель, получивший название *FRP* (Fire Radiative Power), вычислялся как

$$(3)\ FRP = 4.34 \cdot 10^{-19} \left(T_4^8 - T_{4bg}^8\right),$$

где T_4 — радиояркостная температура термически активного пикселя (цели) в 21 канале радиометра Modis (λ = 3.989 — 3.929 мкм), T_{4bg} — радиояркостная температура для фоновой поверхности снимка, измеренная в том же спектральном диапазоне.

Для учета площадных характеристик излучающей поверхности соотношение было адаптировано к виду:

$$(4)\ FRP = 20.25 \cdot S \cdot \left(R_4 - R_{4bg}\right), \quad R = \sigma \cdot T^4,$$

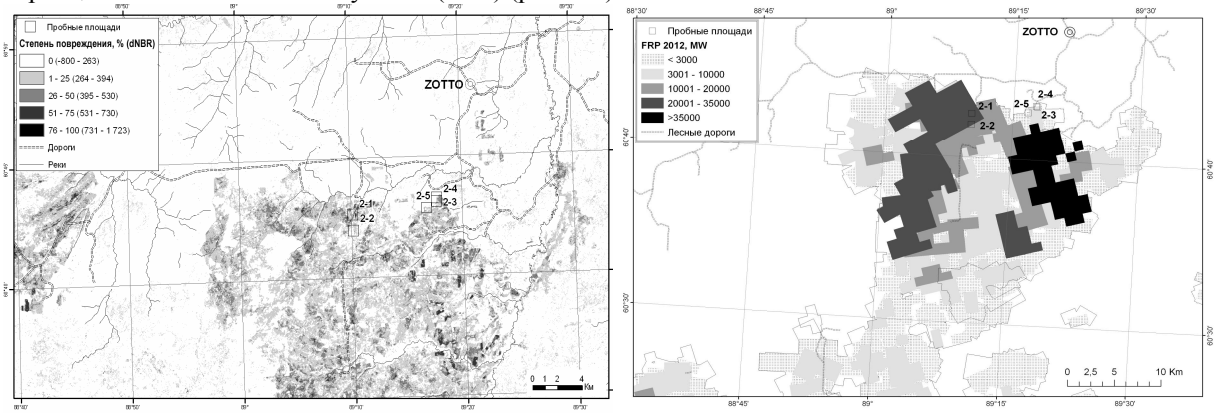
где R_4 и R_{4bg} — энергетическая светимость, вычисляемая на основе закона Стефана — Больцмана в диапазоне 4 мкм, $\sigma = 5.6704 \cdot 10^{-8}$ Вт/(м^2·K^4) — постоянная, S — площадь термически активной зоны.

Наземная верификация данных дистанционного зондирования проводилась в ходе лесобиологических исследований на территории пробного полигона. Фитоценотическая структура и другие особенности разных типов экосистем, их динамика изучались на свежих (2012 г.) гарях в преобладающих типах экосистем среднетаежной подзоны Сибири: сосняк лишайниковый, сосняк зеленомошный, смешанный тип леса, тип леса с преобладанием темнохвойных пород деревьев и сосновый ряд. Количественные и качественные характеристики насаждений на пробных площадях были определены с помощью программно-измерительного комплекса (ПИК ГИЛ), с картированием и оценкой запасов, пространственной структуры и жизненного состояния древостоя, запасов и распределения фитодетрита (сухостой, валеж, пни).

Инструментальная оценка физико-химического состава пограничного слоя атмосферы (ПСА) (до 300 м) в районе исследований проводилась на базе обсерватории ZOTTO (www.zottoproject.org). Спектр регистрируемых параметров позволял оперативно диагностировать возникновение и распространение лесных пожаров в зоне охвата измерений обсерватории. Оценка воздействия лесных пожаров на инструментальные наблюдения проводилась на основе инструментальных данных содержания моноксида углерода (CO) в ПСА с использованием стохастической инверсионной лагранжевой транспортной модели STILT [5] на базе метеорологических полей Европейского центра среднесрочных прогнозов погоды (ECMWF; http://www.ecmwf.int).

Для опытного полигона в районе исследований были получены индексы *dNBR* на основе сравнительного анализа сцен Landsat 5 2011 (допожарное состояние) и 2013 г. (после пожара), что позволило оценить как площади, так и интенсивность крупномасштабных пожаров 2012 г. Посредством величины индекса *CBI*, рассчитанного в ходе наземных исследований для пробных площадей в основных типах леса с различной структурой насаждений и степенью повреждения пожаром, проведено предварительное ранжирование индекса *dNBR* по степени пожарного воздействия на растительный

покров (рис. 2 а.) Для дополнительной верификации площадных характеристик пожарных повреждений лесов на территории опытного полигона и качественной оценки воздействия огня изучены диапазоны вариации показателя теплоизлучения (*FRP*) (рис. 2 б).



а) б)

Рисунок 2. Отображение исследуемых ландшафтов, пройденных пожарами, с использованием ранжированного по степени нарушенности индекса *dNBR* (а) и соответствующие им вариации показателя теплоизлучения *FRP* (б) (2.1—2.5 — стационарные пробные площади в преобладающих типах леса)

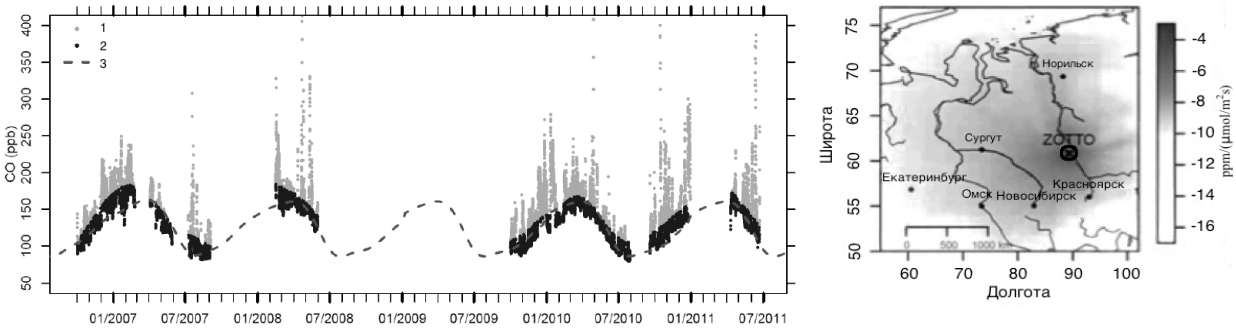
На основе ранжированного индекса *dNBR* и наземной лесобиологической оценки насаждений, пройденных пожарами, предварительно установлено, что степень пожарного повреждения экосистем в районе исследований варьирует от 25 до 50 %. Наибольшие значения *dNBR*, порядка 40—45 %, отмечены в светлохвойных насаждениях с доминированием сосны в составе. Через год после пожара эти насаждения частично погибли, и максимальная гибель была зафиксирована на участках с заглублением пожара в подстилку, что свидетельствует о преобладании устойчивых низовых пожаров. Степень повреждения таких насаждений снижается с ростом увлажненности местопроизрастания от 40—45 % в сухих сосняках лишайниковых до 30—40 % в более увлажненных сосняках зеленомошных. Отмечено также общее снижение степени пожарного повреждения насаждений с увеличением присутствия в них лиственных пород деревьев (25—30 % в смешанных типах леса). На участках с преобладанием темнохвойных пород деревьев зафиксирована наиболее высокая вариабельность степени повреждения — от 25 до 50 %, обусловленная прохождением значительной части таких насаждений верховыми пожарами и наличием больших запасов лесных горючих материалов (ЛГМ).

Сходные закономерности демонстрируют и средние значения мощности излучения от пожаров, возрастающие со сменой типа леса от 2100 МВт в сосновых насаждениях до 3200 МВт в насаждениях с преобладанием темнохвойных пород деревьев. При этом пожары распространялись в районе исследования длительное время (25—45 дней в июле — начале августа 2012) и в отдельные сроки характеризовались значениями *FRP* на уровне от 19 000 МВт (в сосняках) до 24 400 МВт (в темнохвойных насаждениях), что свидетельствует об увеличении интенсивности пожаров со сменой типа леса и ростом запасов ЛГМ, а также периодическом возникновении верховых пожаров. Однако очевидно и то, что фиксируемая вариация значений мощности излучения от пожаров в различных типах леса определяется не только запасом ЛГМ в зоне пожара, но и особенностями динамики горения, которые зависят от внешних метеорологических факторов, рельефа, уровня пожарного созревания ЛГМ. Эти показатели лимитируют как скорость развития пожара, длительность существования, итоговые площади, так и его энергетические характеристики на различных стадиях. В результате экстремально крупные пожары, как в районе исследований в 2012 году, так и на территории Сибири в целом, имеют спорадические максимумы мощности излучения, в 2—4 раза превышающие показатели, определенные для выборки «стандартных» пожаров.

Посредством стохастической инверсионной лагранжевой транспортной модели STILT на основе инструментальных данных содержания моноксида углерода (CO) в ПСА проведена оценка пожарного сигнала в измерениях на базе обсерватории ZOTTO (рис. 3 а, б). Многолетний ход CO в атмосфере (рис. 3 а) продемонстрировал высокую вариабельность значений и после разложения ряда посредством алгоритма RIBS [Chi, et al., 2013] дал возможность выявить сезонные флуктуации фоновых концентраций CO и пожарные сигналы (сжигание ископаемого топлива + лесные пожары).

Установлено, что уровни повышения фоновых концентраций CO в ПСА, обусловленные сжиганием ископаемого топлива зимой (отопительный сезон) и влиянием лесных пожаров летом, сходны по значениям и достигают 22 ppb. Однако поскольку частота возникновения пожарных сигналов летом значительно ниже (20 %), чем регулярные антропогенные выбросы зимой (47 %), воздействие лесных

пожаров на газовый состав ПСА оказывается более интенсивным. Суммарный период влияния лесных пожаров на измерения на базе обсерватории не превышает 12 %.



а) б)

Рисунок 3. А) многолетний ход CO в атмосфере, где 1 — пожарные эмиссии, 2 — фоновые значения, 3 — фоновые значения ПСА (60.8 С.Ш.) (GLOBALVIEW-CO, 2009); б) зона влияния пожарных эмиссий (сжигание ископаемого топлива + лесные пожары) на проводимые измерения по результатам использования транспортной модели STILT

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта МНТЦ № 2757, РФФИ в рамках научного проекта № 13-05-98053 и гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых МК-1691.2014.5.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Soja A. J., Tchebakova N. M., French N. H. F., Flannigan M. D., Shugart H. H., Stocks B. J., Sukhinin A. I., Varfenova E. I., Chapin F. S. & Stackhouse P. W.* (2007) Climate-induced boreal forest change: Predictions versus current observations. Global and Planetary Change. 56. P. 274—296.
2. *Иванова Г. А., Иванов В. А., Кукавская Е. А., Конард С. Г., Макрей Д. Д.* Влияние пожаров на эмиссии углерода в сосновых лесах Средней Сибири // Сибирский экологический журнал. № 6. Новосибирск: Российская академия наук, 2007. С. 885—895.
3. *Cocke A. E., Fulé P. Z. and Crouse J. E.* (2005) Comparison of burn severity assessments using Differenced Normalized Burn Ratio and ground data. International Journal of Wildland Fire. 14. P. 189—198.
4. *Kaufman Y. J., Kleidman R. G., King M. D.* (1998). SCAR-B fires in the tropics: Properties and remote sensing from EOS-MODIS // Journal of Geophisical Research. 1998. Vol. 103. D. 24. P. 31955—31968.
5. *Lin J. C., Gerbig C., Wofsy S. C., Andrews A. E., Daube B. C., Davis K. J., and Grainger C. A.* (2003) A near-field tool for simulating the upstream influence of atmospheric observations: The Stochastic Time-Inverted Lagrangian Transport (STILT) model. J. Geophys. Res., 108, 4493, doi:10.1029/2002jd003161.
6. *Kaufman Y. J., Kleidman R. G., King M. D., Chi X., Winderlich J., Mayer J.-C., Panov A. V., Heimann M., Birmili W., Heintzenberg J., Cheng Y. and Andreae M. O.* (2013) Long-term measurements of aerosol and carbon monoxide at the ZOTTO tall tower to characterize polluted and pristine air in the Siberian taiga. Atmos. Chem. Phys. 13. P. 12271—12298.

***

УДК 630*161.32:582.47(571.53)

СВЯЗЬ РОСТА И ДЫХАТЕЛЬНЫХ ЗАТРАТ СТВОЛА С ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТЬЮ КРОНЫ У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Г. Г. СУВОРОВА[1], В. А. ОСКОЛКОВ[1], В. В. СТАСОВА[2], Н. В. АСТРАХАНЦЕВА, Г. Ф. АНТОНОВА[2]

[1] Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Россия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Исследовалось соотношение первичных механизмов депонирования углерода в сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в течение вегетации. Показана температурная регуляция дыхательных затрат ствола и корреляция фотосинтеза кроны с дыхательной активностью ствола в весенний и осенний периоды. По максимальным значениям процессов выявлена согласованность дыхания роста с темпами накопления биомассы в клеточных стенках ксилемы, а также дыхания поддержания с фотосинтетической активностью кроны. Наиболее высокие за вегетацию уровни дыхания роста и дыхания поддержания при низком уровне фотосинтеза и самых низких темпах формирования древесины ствола отмечены в летний период в условиях температурного и водного стресса.

К настоящему времени проведено много исследований по оценке пулов, потоков и бюджета углерода в лесных экосистемах, исследована первичная брутто-продукция растительных экосистем мира. Наряду с фотосинтезом полноправным элементом продукционного процесса является дыхание

ассимилирующих и неассимилирующих органов дерева. Для древостоя, где масса неассимилирующих органов относительно велика, это имеет большое значение, так как доля углерода, расходуемого на дыхание поддержания живых тканей, и на дыхание, связанное с ростом, постоянно меняется. В настоящее время практически отсутствуют работы по комплексному исследованию потоков углерода с учетом фотосинтеза, дыхания и депонирования углерода в стволовой части дерева, где аккумулируется основная биомасса годичного прироста, в зависимости от погодно-климатических условий отдельных периодов вегетации. Имеющиеся многочисленные работы по изучению влияния факторов среды на годичный прирост не позволяют конкретизировать вклад фотосинтеза и дыхательной активности в распределение углерода и его аккумуляцию в стволах в течение вегетации. Продуктивность хвойных деревьев зависит от фотосинтетической активности хвои и затрат на дыхание, связанных с ростом вновь образованных и поддержанием уже имеющихся живых органов и тканей ствола, а также с адаптацией к неблагоприятному воздействию условий среды. Значительный вклад в дыхание ствола вносит флоэма. Поэтому ростовая составляющая дыхания, как и дыхание поддержания, будут связаны с формированием не только ксилемы, но и флоэмы. Все это обусловливает сложность анализа баланса фотосинтетического и дыхательного углерода при формировании годичного прироста древесины. Целью данного исследования было изучение особенностей соотношения фотосинтетической продуктивности кроны, дыхательных затрат и ростовой активности ствола сосны обыкновенной в разных условиях вегетации на юге Восточной Сибири.

Исследование первичных механизмов депонирования углерода проводили на примере представителя одного из видов хвойных, определяющих высокую продуктивность древостоев многих регионов России, — сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Климатические условия региона проведения исследований (Иркутская область) характеризуются продолжительной зимой с промерзанием почвенной толщи до 2 метров. Погодные условия вегетации отличаются контрастностью: неравномерное выпадение осадков, высокие температуры и засушливость летнего периода сменяются оптимальным температурным режимом и высоким уровнем атмосферного увлажнения.

Экспериментальные исследования проводили в вегетационные периоды 1999—2001, 2006—2011 гг. в насаждении, заложенном в 1984 г. на окраине г. Иркутска. Углекислотный газообмен хвои и дыхательную активность стволов сосны обыкновенной фиксировали круглосуточно в течение трех дней каждой недели по методу, описанному ранее [1, 2]. Сопоставление фотосинтетической активности кроны и дыхания ствола с приростом ксилемы в стволе проводили по 1999 г., характеризовавшемуся засушливыми условиями (табл. 1). Для определения характеристик роста и формирования тканей со стволов 10 деревьев через 7—10 дней на высоте 1,3 м отбирали высечки. Анализ образцов древесины проводили в соответствии с методическими подходами, использованными ранее [3]. Для расчета связи фотосинтетической активности кроны и дыхательных затрат ствола с темпами радиального прироста весь набор полученных данных делили на периоды наблюдений (7—10 суток). Средние значения показателей фотосинтеза и дыхания в сутки экстраполировали на весь период наблюдений. Дополнительно рассчитывали дыхательные затраты на рост и поддержание за тот же период.

Таблица 1. Гидротермические условия вегетации 1999 и 2001 гг.

Год	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
	Осадки, мм						
1999	15	29	59	146	49	12	14
2001	6	42	61	247	80	52	23
Среднее многолетнее[1]	16	32	70	92	85	44	21
	Средняя месячная температура воздуха, °С						
1999	2,7	12,4	15,2	19,6	16,2	10,0	1,3
2001	2,5	10,2	19,5	18,2	16,6	10,7	2,2
Среднее многолетнее[1]	1,0	8,4	14,8	17,6	15,0	8,1	0,5

[1] Среднее многолетнее за 100 лет. Цит. по: [4].

Фотосинтез кроны — дыхание ствола. За девятилетний период наблюдений (1999—2001, 2006—2011 гг.) фотосинтетическая активность крон и дыхательная активность стволов изменялись в зависимости от погодных условий в разной степени. В течение этих лет фотосинтетическая активность была более стабильна, чем дыхание: минимальные и максимальные показания годичной продуктивности фотосинтеза изменялись в 2 раза (4,5—10,7 молей $CO_2 \cdot м^{-2}$), в то время как годовые дыхательные затраты участка ствола — более чем в 6 раз (26,6—178,7 мг $CO_2 \cdot дм^{-2}$). Минимальные уровни фотосинтетической продуктивности были отмечены для 1999 и 2006 гг., вегетационные сезоны которых характеризовались низким количеством осадков и высокими температурами воздуха. Низкая дыхательная активность ствола отмечалась в сезоны с умеренным увлажнением (2000, 2009 гг.). В высокопродуктивные по фотосинтезу годы (9,1—10,7 молей $CO_2 \cdot м^{-2}$) дыхательная активность могла быть как высокой, так и низкой (33,0—141,4 мг CO_2 $дм^{-2}$).

Корреляционная зависимость суточных дыхательных затрат ствола от среднесуточной температуры воздуха была более выраженной весной и осенью (R^2 = 0,71—0,85), как и у фотосинтеза [1]. Зависимость дыхания от температуры воздуха в середине вегетации 1999 г. из-за засушливых условий отсутствовала (R^2 = 0,09) и была слабой (R^2 = 0,42) при умеренно влажных условиях 2001 г. В осенние периоды выявлена корреляция суточных дыхательных затрат ствола с дневной фотосинтетической продуктивностью хвои в условиях умеренно влажного 2001 г. (R^2 = 0,78) и засушливого 1999 г. (R^2 = 0,46). По данным 1999 г., в середине вегетации (июль) с повышением дневной температуры до 24 °С и ночной до 19 °С и при отсутствии осадков в течение 20 суток фотосинтез снижался, тогда как дыхание роста и дыхание поддержания возрастали. В этот период корреляция между показателями фотосинтеза и дыхания была отрицательной при R^2 = 0,88, что обусловлено собственной реакцией процессов на экстремальные погодные условия и их сочетание. Эти данные свидетельствуют о различии климатических оптимумов фотосинтетической активности крон и отдельных составляющих дыхательной активности стволов.

Ростовая активность — фотосинтез. При высоком значении запаса почвенной влаги в конце мая 1999 г. камбиальные инициали наиболее активно делились в сторону ксилемы при среднесуточной температуре 15 °С. Снижение запаса почвенной влаги, отсутствие осадков и повышение температуры в июле отрицательно влияли на активность деления камбия. В августе при температуре дня 18 °С и ночи 15 °С на фоне увеличения количества осадков активность камбия резко возрастала. Строгой зависимости активности камбия по производству клеток ксилемы от температуры в ходе вегетации 1999 г. обнаружено не было, тогда как число делений инициалей в сторону флоэмы имело отрицательную связь со среднесуточной температурой воздуха (R^2 = 0,48). В то же время при среднесуточной температуре до 20 ºС активность фотосинтеза имела слабую положительную связь с числом делений камбия в сторону ксилемы (R^2 = 0,31) и отрицательную связь с числом делений в сторону флоэмы (R^2 = 0,23). При анализе темпов накопления биомассы годичного слоя ксилемы, выраженного приростом площади поперечного сечения стенок трахеид, и динамики суммарной фотосинтетической продуктивности выявлена положительная слабая корреляционная связь процессов при R^2 = 0,28 за весь вегетационный период, включая экстремально засушливый период (июль). В наиболее активные по делению инициалей месяцы (июнь и август) корреляция между отложением биомассы в стволе и фотосинтезом, т. е. количеством доступных ассимилятов, была выше (R^2 = 0,44).

Дыхание — рост ствола. Две составляющих дыхания — дыхание роста и дыхание поддержания — косвенно характеризуют затраты пластических веществ на формирование древесины и поддержание живых тканей ствола — камбия, формирующихся ксилемы и флоэмы, а также функционирующих слоев флоэмы текущего и прошлого годов. Было выявлено, что дыхание поддержания по максимальным значениям в большей степени, чем дыхание роста, совпадало с ходом фотосинтетической продуктивности кроны. Вместе с тем дыхание роста больше соответствовало темпам формирования стенок трахеид. При наступлении засухи наряду с развитием депрессии фотосинтеза происходило одновременное адаптивное увеличение и дыхания поддержания, и дыхания роста. Наиболее высокие значения дыхания роста отмечены при самых низких за вегетацию темпах прироста площади клеточных стенок в засушливых условиях июля. Корреляционные коэффициенты в этот период показывают практически отсутствие связи дыхания роста (R^2 = 0,035) с приростом веществ в стенках трахеид, тогда как высокая корреляция существует с дыханием поддержания (R^2 = 0,84). Доля дыхания, связанного с ростом, постепенно увеличивалась при повышении запаса почвенной влаги в августе, в то время как доля дыхания поддержания до конца вегетации была очень низкой.

Таким образом, у хвойного дерева *Pinus sylvestris* L. прослежены корреляционные связи между фотосинтетической активностью кроны, дыханием и ростовыми процессами ствола. Собственно камбиальная активность по производству как клеток ксилемы, так и флоэмы имеет слабую связь с фотосинтетической активностью кроны. Процесс накопления биомассы в клеточных стенках, за исключением экстремально засушливого периода, более тесно связан с процессом фотосинтеза как источником поступления ассимилятов. Общие дыхательные затраты ствола в осенний период коррелируют как с фотосинтетической активностью кроны, так и с темпами формирования клеточных стенок. Это позволяет предположить возможность прямой трофической регуляции ростовых процессов и дыхательной активности ствола со стороны фотосинтезирующей кроны. Если судить по абсолютным величинам, в процессе вегетационного развития преимущество в потреблении ассимилятов имеет дыхание роста, связанное с процессами формирования годичного кольца. Уровень затрат на дыхание поддержания ниже и, по-видимому, регулируется уровнем фотосинтетической продуктивности кроны. В условиях экстремального воздействия высоких температур и ограничения водопотребления темпы отложения биомассы в клеточных стенках снижаются, сопровождаясь резким возрастанием обеих составляющих дыхания, и в большей степени — дыхания роста. Это свидетельствует о чрезвычайно высоких адаптивных затратах, связанных с ростом и поддержанием живых тканей ствола в экстремальных условиях летнего периода.

Снижение дыхания поддержания во второй половине вегетации может быть обусловлено снижением ростовых процессов в дереве. Постепенное восстановление высокого уровня дыхания роста в августе может быть связано не только с усилением темпа развития клеточных стенок, но и с восстановлением процесса формирования новых флоэмных элементов текущего года, как это отмечалось ранее для сосны обыкновенной, растущей в Средней Сибири [5]. Эти факты, а также выявление особенностей влияния условий среды и фотосинтетической активности кроны на формирование флоэмы требуют проведения дополнительных исследований. Отдельного рассмотрения заслуживают результаты исследования первичных механизмов депонирования углерода у хвойного растения в высокопродуктивные годы.

Работа поддержана грантом программы Президиума РАН «Живая природа» № 30.24.
Авторы выражают благодарность к. б. н. Л. Д. Копытовой, к. б. н. М. В. Оскорбиной, Л. С. Яньковой за помощь в получении экспериментального материала.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Суворова Г. Г.* Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск: Наука. Сибирское предприятие, 2009. 258 с.
2. *Щербатюк А. С.* Многоканальные установки с CO_2-газоанализаторами для лабораторных и полевых исследований // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений. М.: Наука, 1990. С. 38—54.
3. *Antonova G. F., Stasova V. V.* Effect of environmental factors on wood formation in Scots pine stem // Trees. 1993. V. 7. № 4. P. 214—219.
4. *Климат* Иркутска / Ч. А. Швер, Н. П. Форманчук. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. 246 с.
5. *Антонова Г. Ф., Стасова В. В.* Сезонное развитие флоэмы в стволах сосны обыкновенной // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 5. С. 1—16.

***

УДК 504.064.36:551.586

ДИНАМИКА КОНЦЕНТРАЦИИ CH_4 И CO_2 В ПРИЗЕМНОЙ АТМОСФЕРЕ НАД СРЕДНЕТАЕЖНЫМИ ЭКОСИСТЕМАМИ СИБИРИ

А. В. ТИМОХИНА[1], А. С. ПРОКУШКИН[1], А. В. ПАНОВ[1], А. А. ОНУЧИН[1], М. ХАЙМАНН[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Институт биогеохимии им. Макса Планка, Йена, Германия

АННОТАЦИЯ
Представлены оценки суточной и сезонной динамики концентраций парниковых газов (CO_2 и CH_4) над среднетаежными экосистемами Приенисейской части Сибири по данным пятилетнего мониторинга на обсерватории ZOTTO.

Значительная площадь распространения лесов бореального пояса и редколесий субарктики (15.7 млн км^2) и их климатические особенности обусловливают долговременное депонирование значительных запасов органического углерода в Северном полушарии [7]. Согласно большинству оценок, наблюдаемые в настоящее время изменения климата, особенно температурного режима и количества осадков в высоких широтах, могут существенно повлиять на атмосферно-экосистемный газообмен в лесных биогеоценозах, а именно изменить направленность потоков парниковых газов (ПГ) в них, превращая их из стока в источник [4]. В связи с тем, что 60 % всех северных лесов произрастают в Сибири, такие воздействия могут существенно повлиять на глобальный цикл углерода в целом [3].

Увеличение температуры атмосферного воздуха, связываемое с ростом концентрации ПГ в результате антропогенных выбросов (9.5 ПгС/год [6]), усугубляется однозначным положительным откликом эмиссионных потоков (минерализация почвенного органического вещества) в экосистемах. При этом ответная реакция фотоассимиляционных процессов (поглощение CO_2 атмосферы) и метанотрофного звена (окисление CH_4) экосистем остается слабоизученной. Тем не менее в большинстве натурных исследований и используемых в настоящее время моделях отмечается, что повышение стока ПГ в биогеоценозах (продуктивность) при повышении температур не компенсирует потерь в результате роста их эмиссий (дыхание) [5]. В связи с этим ключевым моментом в понимании отклика бореальных лесов на изменения климата является сопряженный анализ долговременных высокочастотных наблюдений содержания CO_2 и CH_4 в пограничном слое атмосферы и климатических и биогеоценотических параметров экосистем.

В Российской Федерации государственная система мониторинга за содержанием ПГ включает всего несколько станции, а научные исследования охватывают небольшие по площади территории [1].

Поэтому значительная часть российских лесов остается малоизученной с точки зрения пространственного и временного изменения атмосферных CO_2 и CH_4. В связи с этим в 2006 году в среднетаежной подзоне Сибири создана научная обсерватория **Zo**tino**T**all**T**ower**O**bservatory (ZOTTO). В работе приводятся результаты оценки временной динамики концентрации CO_2 и CH_4 в атмосферном воздухе, полученные по высотному профилю до 301 м в районе исследований за период с мая 2009 по март 2014 г.

Обсерватория ZOTTO расположена в среднетаежной подзоне Приенисейской Сибири на левом берегу р. Енисей (Красноярский край, 60°48′ с. ш., 89°21′ в. д., 114 м н. у. м.). Тип климата — континентальный с суровой снежной зимой и умеренно теплым влажным летом. По данным метеостанции Бор (в 100 км севернее обсерватории ZOTTO), среднегодовая температура воздуха равна минус 3.7 °С, средняя температура января — минус 24.2 °С, июля — +17.8 °С, годовое количество осадков — 536 мм.

Район исследований согласно лесорастительному районированию относится к Сымско-Дубческому округу среднетаежных лесов. Геоморфология, литология и климат округа способствуют значительной заболоченности — около 60 % территории. В результате комплексных инвентаризационных исследований, проведенных в радиусе 100 км вокруг высотной мачты, установлено, что преобладающими типами леса являются ельники и пихтачи зеленомошные (46.0 %) и болотные экосистемы (10.5 %). Дополнительную мозаичность в биогеоценотический покров территории вносят сосняки зеленомошные (8.3 %), сосняки лишайниковые (7.6 %) и кедрачи зеленомошные (1.8 %). На вырубки и гари приходится соответственно 2.6 и 5.1 % территории [2]. Основной фон в структуре почвенного покрова автоморфных позиций составляют подзолы. Вечная мерзлота в почвенных разрезах не обнаружена.

Круглогодичный мониторинг CO_2 и CH_4 в приземном слое воздуха проводится с помощью комплекса измерительного оборудования на базе обсерватории ZOTTO с мая 2009 г. Измерительная система включает воздухозаборники, расположенные на шести высотах металлической мачты (4, 52, 92, 156, 227 и 301 м), и газоаналитический комплекс EnviroSense 3000i (PicarroInc., США), установленный в лаборатории у основания мачты. Подробно экспериментальная установка описана ранее [8].

Значения суточных концентраций CO_2 и CH_4 представлены усредненными концентрациями с 13:00 до 17:00 местного времени. Рассматриваемый период характеризуется полным перемешиванием воздуха во всей толще пограничного слоя атмосферы, а вертикальный градиент концентрации исследуемых газов по высотному профилю близок к 0. Кроме того, использование такого способа расчета позволяет исключить завышение средних значений концентраций, связанное с их накоплением (ночное дыхание растительного покрова и эмиссия CH_4 из болотных экосистем) в приземном воздухе при температурной инверсии. Усредненные значения были использованы для получения сглаженной кривой временного хода концентрации CO_2и CH_4 с помощью метода, рекомендованного для квазинепрерывных измерений концентрации парниковых газов [8]. Данный метод основан на аппроксимации динамики концентрации CO_2 рядом Фурье, состоящим из линейного тренда и четырех гармоник сезонного цикла.

Установлено, что наиболее выраженные изменения концентрации исследуемых газов по профилю высоты в течение суток наблюдаются в теплое время года, а для холодного периода характерны незначительные различия. Эти изменения определяются эффективностью вертикального перемешивания приземного слоя атмосферы, экосистемным газообменом (фотосинтез и дыхание), а также интенсивностью эмиссии CH_4 из болотных экосистем. В течение годового цикла показано, что период с ярко выраженными суточными колебаниями содержания диоксида углерода в атмосфере продолжительнее по сравнению с таковым для метана на 2 месяца. Так, накопление CO_2 в ночные часы и его снижение в дневные часы начинает проявляться уже в апреле, а заканчивается только в октябре, для метана эти сроки сдвинуты на май и сентябрь соответственно. Максимальная величина суточной амплитуды для обоих исследуемых газов наблюдается в приземном слое (4 м) и приходится на июль. Суточный максимум атмосферной концентрации CO_2 регистрируется в 6:00—7:00 ч. местного времени, тогда как пик концентрации CH_4 приходится на период 7:00—10:00 ч. Минимум концентраций приходится на вечерние часы — 16:00—19:00 ч. Смещение утренних пиков в содержании исследуемых газов объясняется тем фактом, что фотосинтез (поглощение CO_2) запускается до того, как начинается перемешивание пограничного слоя атмосферы. На верхней высоте измерений (301 м) практически отсутствуют суточные колебания концентраций CO_2 и CH_4 в течение всего года, однако прослеживалось незначительное увеличение их уровня утром в летний период, когда происходит проникновение восходящих потоков приземного воздуха с повышенным содержанием диоксида углерода и метана в верхний слой приземной атмосферы.

В холодный период (ноябрь — февраль) изменения в содержании диоксида углерода и метана по высотному профилю приземной атмосферы совпадают, что подтверждается высоким коэффициентом корреляции между исследуемыми газами ($R = 0.645$, $p = 0.0000$). Данный факт свидетельствует о том, что

в зимний период часовые колебания исследуемых газов определяются одними и теми же факторами, главным образом погодными условиями.

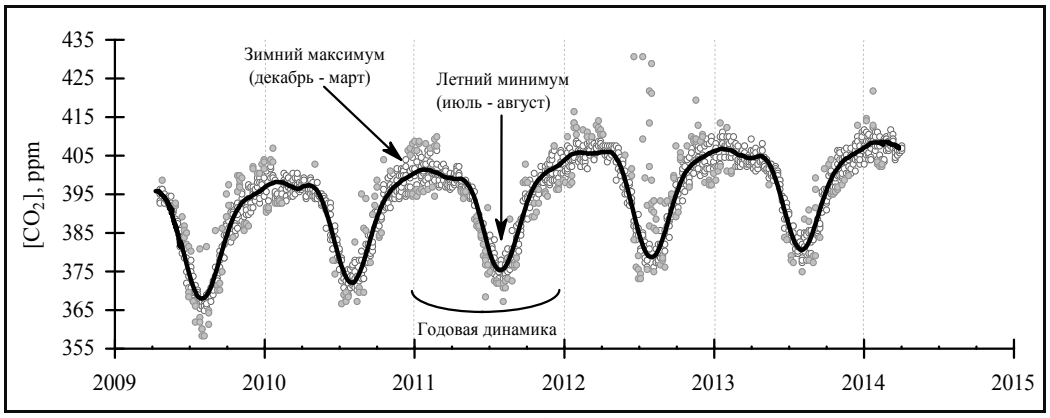


Рисунок 1. Динамика дневных концентраций атмосферного CO_2 на обсерватории ZOTTO за период измерений (май 2009 — март 2014). Белыми точками обозначены дневные средние (13:00—17:00) концентрации CO_2, серыми точками — дневные средние концентрации CO_2, лежащие за пределами 2σ, черная кривая — выровненная суточная динамика

Динамика концентрации CO_2 в атмосферном воздухе в районе обсерватории ZOTTO за пятилетний период наблюдений имела ярко выраженную сезонную периодичность с максимумами в зимний и минимумами в летний периоды (рис. 1). Начало снижения содержания диоксида углерода фиксируется, как правило, в апреле — мае в период запуска фотосинтетической активности в районе обсерватории и продолжается до конца июля — начала августа, когда достигает минимума. При этом для всего периода наблюдений регистрируется устойчивое возрастание концентраций CO_2 в атмосфере. Так, с начала наших измерений минимальные концентрации возросли на 14 ppm: с 367.3 ± 1.5 ppm в 2009 г. до 382.4 ± 2.4 ppm в 2013 г. Начиная с августа, несмотря на продолжающуюся фотоассимиляцию CO_2 растительным покровом, наблюдается нарастание его концентрации в атмосфере, что свидетельствует о превышении поглощения респирационным потоком в этот период. Накопление CO_2 в атмосфере наблюдается вплоть до марта. Тем не менее пиковых концентраций CO_2, по данным обсерватории ZOTTO, достигает в декабре — январе. Подобно летним концентрациям мы наблюдаем ежегодный прирост CO_2 и в зимний период: от 397.2 ± 2.7 ppm в 2010 г. до 407.6 ± 2.7 ppm в 2014 г. Сравнительный анализ прироста концентраций в летний (15 ppm) и зимний (10 ppm) периоды свидетельствует о значительно более выраженном росте концентраций CO_2 в течение вегетационного сезона. Результаты наблюдений в районе обсерватории ZOTTO позволили оценить годовую амплитуду колебаний концентрации CO_2 для среднетаежной подзоны Сибири на основе непрерывных высокочастотных наблюдений. Ее величина с мая 2009 г. по март 2014 г. варьировала незначительно — от 29.9 ppm в 2009 до 25.2 ppm в 2013, составляя в среднем 28.2 ± 1.3 ppm.

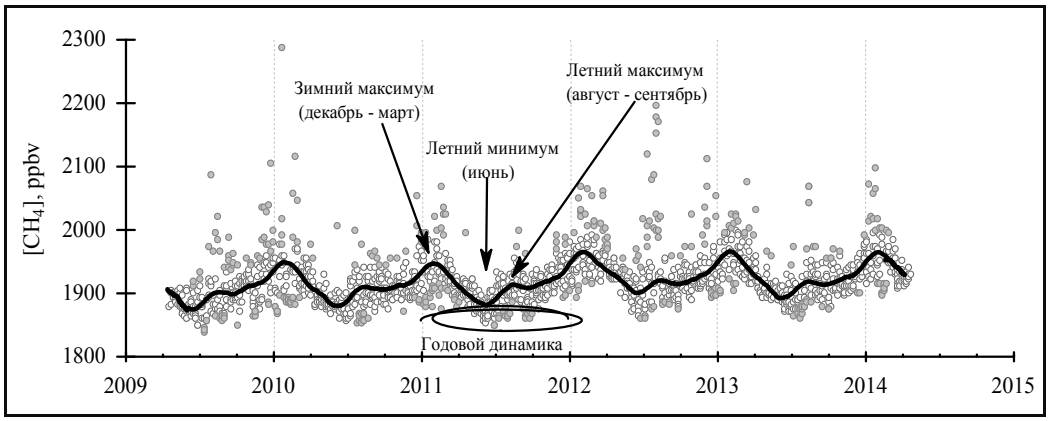


Рисунок 2. Динамика дневных концентраций атмосферного CH_4 на обсерватории ZOTTO за период измерений (май 2009 — март 2014). Белыми точками обозначены дневные средние (13:00—17:00) концентрации CH_4, серыми точками — дневные средние концентрации CH_4, лежащие за пределами 2σ, черная кривая — выровненная суточная динамика

В отличие от поведения годового цикла атмосферного CO_2, концентрации CH_4 в атмосфере в районе обсерватории ZOTTO имеют 2 ярко выраженных максимума — в летний (август) и зимний (январь — февраль) периоды (рис. 2). Возрастание концентрации CH_4 в летний период фиксируется с середины июня, когда температура почвы и уровень грунтовых вод способствуют нарастанию активности метаногенных микроорганизмов, и достигает своего пика в августе, отражая сезонный максимум эмиссий CH_4 из болотных экосистем. За исследуемый пятилетний период среднее содержание атмосферного метана в августе возросло от 1900 ± 45 ppb в 2009 г. до 1941 ± 52 ppb в 2013 г. В октябре уровень метана в атмосфере вновь начинает увеличиваться до своего зимнего максимума в январе — феврале. В отличие от концентрации CO_2 в зимний период, в содержании атмосферного CH_4 не отмечается устойчивого ежегодного прироста. Так, в 2010—2011 гг. оно сохранялась на уровне 1935—1945 ppb, а с 2012 г. возросло до 1964—1967 ppb. Сезонная динамика концентрации CH_4 в районе обсерватории ZOTTO хорошо согласуется с ранее показанной для разных постов Западной Сибири [1], но при существенно меньших среднемесячных значениях, что отражает общую тенденцию к снижению содержания метана в атмосфере в восточном направлении от 65^o до 89^o в. д.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта МНТЦ № 2757, РФФИ в рамках научного проекта № 13-05-98053 и гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых МК-1691.2014.5.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Аршинов М. Ю., Белан Б. Д., Давыдов Д. К. и др.* Динамика вертикального распространения парниковых газов в атмосфере // Оптика атмосферы и океана. 2012. 12. С. 1051—1061.
2. *Климченко А. В., Верховец С. В., Слинкина О. А., Кошурникова Н. Н.* Запасы крупных древесных остатков в среднетаежных экосистемах Приенисейской Сибири // Геогр. и пр. ресурсы. 2011. 2. С. 91—97.
3. *Bird M. I., Santruckova H., Atneth, et al.* Soil carbon inventories and carbon-13 on a latitude transect in Siberia // Tellus B. 2002. 54B. P. 361—641.
4. *Friedlingstein P., Dufresne J.-L., Cox P. M. and Rayner P.* How positive is the feedback between climate change and the carbon cycle? // Tellus B. 2003. 55. P. 692—700.
5. *Ostle N. J., Ward S. E.* Climate change and soil biotic carbon cycling. Soil Ecology and Ecosystem Services / Wall D. H., et al. Oxford: Oxford University Press, 2012. P. 241—256.
6. *Peters G. P., Marland G., Le Quere, et al.* Rapid growth in CO_2 emissions after the 2008—2009 global financial crisis // Nature Climate Change. 2012. № 2. P. 2—4.
7. *Shvidenko A.* Changing world, boreal forest and IBRFA // Proceeding of the international conference: boreal forests in a changing world: challenges and needs for action. Krasnoyarsk: Sukachev Institute of Forest SB RAS, 2011. P. 8—12.
8. *Winderlich J.* Setup of a CO_2 and CH_4 measurement system in Central Siberia and modeled of its results // Technical reports. 2012. № 26. P. 120.

***

630*116

ВОДОРЕГУЛИРУЮЩИЕ СВОЙСТВА ГОРНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО УРАЛА

О. В. ТОЛКАЧ

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

АННОТАЦИЯ

На базе стационарных и экспедиционных исследований лесов Среднего Урала проведен анализ формирования весеннего и летнего стока, их характеристик на лесных и безлесных водосборах и территориях с разной нарушенностью растительного и почвенного покрова.

Цель исследования — изучить ранговую структуру факторов, определяющих водоохранно-защитные свойства горных лесов Урала.

Район исследования расположен в среднетаежном и южнотаежном лесорастительных округах Среднеуральской низкогорной провинции Уральской горно-лесной области в зоне репродуктивно-защитного направления в использовании лесов [4]. Лесистость района составляет 62 %. Объектами исследования являлись в основном сосновые и еловые насаждения широкого типологического спектра от нагорных до мшистых (травяные, разнотравные, липняковые, нагорные, ягодниковые, разнотравно-зеленомошные, кисличные, мшистые типы леса) разного возраста и полноты, а также смежные с ними вырубки.

Исследования почвозащитной и гидрологической роли леса на Урале проводили А. В. Письмеров [6], Л. В. Гончаров [1], В. И. Терентьев [7], Б. А. Миронов [5]. Крупные комплексные исследования

осуществлялись коллективом научных сотрудников, включая автора под руководством д. с.-х. н. В. Н. Данилика [2, 3].

При формировании весеннего стока талые снеговые воды составляют значительную часть руслового стока (около 40 % твердых осадков). Влияние леса на гидрологический режим при различных вариантах метеорологических условий было проанализировано за 18-летний период.

В результате снегомерных съемок установлено, что мощность снегового покрова различается на достоверно значимом уровне в лесу и на вырубке. В лесу высота снега меньше в среднем на 21 %, по запасу воды в снеге эта разница остается достоверной, но сокращается до 14 %. Установлено, что высота снега в лесу определяется в первую очередь полнотой, возрастом древостоя и средними зимними температурами сезона. Запас воды в снеге в наибольшей степени обусловлен метеорологическими факторами и экспозицией участка и в меньшей — возрастом и полнотой древостоя. В случае древостоев одной полноты ведущим фактором в формировании запасов воды в снеге является участие хвойных пород в составе древостоя.

Наибольший запас воды в снеге наблюдается в древостоях с относительной полнотой 0,5—0,6**.** В пределах древостоев одной полноты он определяется количеством хвойных пород в составе древостоя. Установлено, что при увеличении темнохвойных пород в составе древостоев одного возраста и класса бонитета запас воды в снеге, как правило, уменьшается, но при погодных условиях отдельных лет отмечается превышение его по сравнению с лиственными древостоями. Период снеготаяния, по усредненным данным, на вырубках меньше, чем в лесу, и составляет 28 и 35 дней соответственно, с диапазоном колебаний на вырубках от 13 до 46 дней, в лесу от 20 до 51 дня. В годы с затяжной холодной весной и массированным наступлением тепла разница между периодом снеготаяния в лесу и на вырубках не наблюдалась или составляла 1—2 дня. В такие периоды наблюдается высокая паводковая волна.

Интенсивность водоотдачи на вырубках в среднем на 33 % больше, чем в лесу (8,6 и 5,8 мм/сут.). Установлено, что на вырубках она в первую очередь определяется средней температурой воздуха апреля и мая, экспозицией вырубки, запасом воды в снеге; в лесу — также запасом воды в снеге, количеством хвойных в составе и возрастом древостоя, то есть на интенсивность водоотдачи можно влиять лесохозяйственными приемами.

Малые водосборы являются начальным звеном формирования гидрологической ситуации на территории. Стокорегулирующая роль лесных водосборов подтверждается такими параметрами весеннего поверхностного стока, как коэффициент, модуль, слой стока (табл. 1). Поверхностный сток на вырубках в среднем составляет более половины запаса воды на водосборе, но в отдельные годы он может увеличиваться до 90 %. В лесу средняя величина поверхностного талого стока чуть выше 30 % от запаса воды на водосборе, максимальная — 60%. Вырубка леса в условиях низкогорного рельефа дестабилизирует гидрологический режим территории. Увеличение поверхностного стока в весенний период на вырубках сохраняется 10—18 лет после рубки. Несмотря на эти важнейшие экологические функции леса, в исключительных случаях параметры стока в лесу приближаются или даже превышают таковые на вырубках. Возникает угроза повышенного паводка после холодной и многоснежной зимы (превышение осадков по среднемноголетним показателям составляет до 90 %), при контрастных декадных температурах марта (превышение и уменьшение показателей от среднемноголетних составляет 4—5 ^{o}C) и при очень теплых последних декадах апреля или первой декады мая (превышение показателей от среднемноголетних составляет 5—6 ^{o}C).

Таблица 1. Основные параметры весеннего стока с водосборов, покрытых лесом и пройденных рубками (усредненные данные за 18 лет наблюдений)

Показатель	Лесное насаждение (5.4 га)	Вырубка 1966 г. (4.3 га)
Коэффициент стока	0.31 ± 0.035 а	0.57 ± 0.040 в
Максимальный суточный модуль стока, л/с/га	0.91 ± 0.136 а	3.10 ± 0.314 в
Средний модуль стока за весь период стока, л/с/га	0.19 ± 0.029 а	0.49 ± 0.058 в
Слой стока за весь период стока, мм	74.8 ± 8.91 а	203.0 ± 22.68 в

Примечание. Достоверные различия ($P < 0,05$) показаны разными буквами.
Лесной водосбор: VI класс возраста, состав 7Е2П1Б, класс бонитета III, полнота 0,7. Тип леса — ельник липняковый. Безлесный водосбор: сплошнолесосечная вырубка 1966. Тип вырубки — травяно-липняковый.

Многолетние наблюдения позволяют прогнозировать объем поверхностного стока с малых водосборов, а следовательно, и паводковую опасность. Для этого необходимо использовать метеоданные о сумме зимних осадков, на основе которых определяется запас воды в снеге на площади водосборов под насаждениями и на открытых местах. Коэффициенты стока определяются по средней температуре воздуха в апреле**.**

Формирование и перераспределение летнего стока исследовано в шести типах леса: условно коренных ельниках нагорном, липняковом, травяном, разнотравном, разнотравно-зеленомошном и ельнике ягодниковом. В ненарушенном состоянии почвы участков характеризуются низкими значениями

плотности (0,63 г/см^3), высокими скважности (74 %) и водопроницаемости (16,7 мм/мин.). Полученные результаты имеют широкое варьирование данных и большую ошибку средних показателей, что является подтверждением пестроты и неоднородности свойств лесных почв в пределах одного типа, но взятых из разных биогеоценозов.

Таблица 2. Водно-физические свойства лесных почв

Тип леса	Плотность, г/см^3	Скважностъ, %	Водопроница-емость, мм/мин.	Коэффициенты		
				поверхностного стока	внутрипоч-венного стока	защитности
Нагорный	0,59 ± 0,04 в	77,1 ± 1,2 а	7,9 ± 1,2 в	0,0010	0,000	3,41
Ягодниковый	0,55 ± 0,04 в	76,2 ± 2,1 а	24,99 ± 3,92с	0,0000—0,0004	0,024—0,045	2,26—3,88
Липняковый	0,68 ± 0,05 с	72,5 ± 1,9 а	18,24 ± 10,55 вс	0,0070—0,0770	0,065—0,200	2,54—3,51
Травяной	0,74 ± 0,14 с	70,5 ± 4,8 а	20,00 ± 4,78 с	0,0010—0,0026	0,027—0,057	4,82—4,22
Разнотравный	0,45 ± 0,04 а	82,9 ± 1,8 в	9,25 ± 3,25 в	0,0000—0,0020	0,001—0,293	5,17—13,39
Разнотравно-зеленомошный	0,47 ± 0,02 а	81,6 ± 0,0 в	4,20 ± 0,90 а	0	0,0014	не опр.

Примечание. Достоверные различия (P < 0,05) показаны разными буквами.

На вырубках наименьшие потери водно-физических и стокорегулирующих свойств лесных почв наблюдаются на пасеках выборочных рубок и на не поврежденных при рубке участках (пасеки с сохраненным подростом), наибольшие — на волоках, занимающих от 15 до 35 % площади вырубки. Изменения большей частью проявляются в снижении водопроницаемости почвы и в увеличении коэффициента поверхностного стока.

Период их восстановления максимальный на волоках. Через 20 лет после рубки плотность почвы там составляет 0,96—1,35 г/см^3, а на магистральных волоках достигает 1,63 г/см^3. Коэффициент поверхностного стока в 9—53 раза выше, чем в лесу, внутрипочвенный сток часто отсутствует, коэффициент защитности на 60—85 % ниже, чем в лесу. Минимальный период восстановления наблюдается на пасеках с сохраненным подростом и составляет 12—20 лет. Период восстановления зависит также от механического состава и каменистости почвы вырубок. Наибольший период требуется для восстановления свойств тяжелосуглинистых некаменистых почв. Дифференциации по устойчивости почвы к повреждению и по скорости восстановления относительно типов леса и типов лесорастительных условий выявлено не было.

Экономическая оценка стокорегулирующей роли лесов рассматривается через снижение экономической ценности водорегулирующих функций угодий после вырубки древостоя. Она выражается произведением годового прироста поверхностного стока с учетом норматива приведения разновременных затрат и результатов на ренту с 1 м^3 воды (для лесного хозяйства равно 0,02), что составляет в среднем на пользование поверхностными водами 0,31 руб./м^3, подземными — 0,45 руб./м^3 (реки Волга, Обь, Урал и прочие реки и озера). Полученные стоимостные оценки водоохранной роли леса будут иметь большую ценность в случае повышения доли рентных платежей в доходной части бюджета. Применение рентной стоимости водоохранных качеств леса должно стимулировать рациональное использование природных ресурсов.

Таким образом, водорегулирующее значение горных лесов Среднего Урала неоспоримо. Использование характеристик насаждений, влияющих на формирование стока, позволяет предложить систему лесохозяйственных мероприятий, улучшающих гидрологический режим. Определены сроки восстановления физических и химических свойств почвы после вырубки древостоев. Учет потерь воды при нарушении водоохранных (водорегулирующих) функций леса может выступать в качестве объекта экономической оценки. При расширении использования экологической ренты будет иметь значение экономическая мотивация максимального сохранения водоохранных функций леса.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Гончаров Л. В.* Эрозия почв и борьба с ней при лесозаготовках в горных лесах Пермской области // Леса Урала и хозяйство в них. 1970. 5. С. 68—70.
2. *Данилик В. Н., Макаренко Г. П., Мурзаева М. К., Теринов Н. Н., Толкач О. В.* Изменение водоохранно-защитной роли лесов Среднего и Южного Урала под влиянием хозяйственных мероприятий // Средообразующая роль лесов и ее изменения под влиянием антропогенного воздействия. ВНИИЛМ, 1987. С. 3—21.
3. *Данилик В. Н., Макаренко Г. П., Мурзаева М. К., Теринов Н. Н., Толкач О. В.* Сохранение водоохранно-защитных функций горных лесов Урала при ведении хозяйства в них // Горные экосистемы Урала: проблемы рационального природопользования. УНЦ АН СССР, 1986. С. 16—17.
4. *Лесорастительные* условия и типы лесов Свердловской области / Б. П. Колесников, Р. С. Зубарева, Е. П. Смолоногов. Свердловск: Изд-воУНЦ АН СССР, 1974. 175 с.
5. *Миронов Б. А.* О водоохранно-защитном значении горных лесов Ильменского государственного заповедника // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1963. 36. С. 93—101.

6. *Письмеров А. В.* Влияние сплошнолесосечных рубок на инфильтрационные свойства горно-лесных почв и ливневой сток в лесах Уфимского плато // Леса Урала и хозяйство в них. 1970. 5. С. 65—67.
7. *Терентьев В. И.* К характеристике эрозионных процессов на вырубках в горной полосе Среднего Урала // Леса Урала и хозяйство в них. 1968. 1. С. 323—331.

***

УДК 630*181.6

ЗАПАС И СТРУКТУРА КОРНЕВОГО ДЕТРИТА В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ СОСНЯКАХ ЕНИСЕЙСКОЙ РАВНИНЫ

О. В. ТРЕФИЛОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
В работе приводятся оценки запаса и структуры корневого детрита, полученные для среднетаежных зеленомошных сосняков Енисейской равнины. Показано, что в корневом детрите сосредоточено от 15 до 38 т га $^{-1}$, что составляет 17—33 % общего запаса мертвого органического вещества насаждений. Большая часть корневого детрита приходится на фракцию «прочая мортмасса», относительная доля мертвых корней не превышает 6—17 %. Соотношение массы живых и мертвых тонких корней (< 5 мм) изменяется в пределах 0.4—1.4.

Масса растительных остатков, сосредоточенных в толще почвы, называется корневой мортмассой (корневым детритом) [1—3]. Актуальность исследований по оценке запасов и структуры корневого детрита обусловлена необходимостью уточнения их роли, с одной стороны, в депонировании углерода атмосферы в лесных экосистемах, с другой — в формировании минерализационного потока углерода в атмосферу. Накопление и структура корневого детрита в лесных почвах России в литературе обсуждается редко [4].

Цель данной работы сводилась к оценке запасов и изучению структуры корневого детрита сосняков Енисейской равнины.

В пределах равнины сосновые насаждения сосредоточены в основном на плоских водно-ледниковых песчаных зандровых равнинах в междуречье Елогуя, Ваха, Сыма, Тыма и Каса. Исследования проводятся на постоянных пробных площадях, заложенных в междуречье Сыма и Дубчеса (60^{o}53` с. ш., 89$^{o}$38` в. д.). Растительный покров пробных площадей характеризует различные этапы формирования сосняков зеленомошной группы типов леса на возрастном отрезке от 20 до 250 лет. Таксационные характеристики древесного яруса сосновых насаждений собраны в табл. 1.

Таблица 1. Основные таксационные параметры древостоя пробных площадей

Параметры	Пр. пл. 1*	Пр. пл. 2	Пр. пл. 3	Пр. пл. 4**
Породный состав	7С 3Б	10С	10С	10С
Средний возраст древостоя, лет	20 (23)	55	90	250 (90)
Средний диаметр, см	7 (7.5)	11.5	20.5	25.4 (12.1)
Средняя высота древостоя, м	7.3 (8.9)	15.9	18.3	20.8 (13.3)
Густота, тыс. шт. га$^{-1}$	4 (1.4)	3.9	0.9	0.4 (0.2)
Площадь поперечного сечения, м^{2}га$^{-1}$	15.0 (6)	41.4	30.2	30.4 (2.1)
Запас стволовой древесины, м^{3}га$^{-1}$	71 (54)	345	311	369 (16)

* в скобках — таксационные параметры березы.
** в скобках — таксационные параметры второго яруса сосны.

В пределах изучаемой территории ведется промышленная заготовка леса. Молодое и средневозрастное сосновые насаждения (пр. пл. 1, 2) восстанавливаются после сплошной рубки. Насаждения периодически испытывают действие пожаров, следы которых в виде ожогов на стволах деревьев, углей и углистой пыли на границе подстилки и минерального слоя почвы обнаруживаются на всех пробных площадях. Почвенный покров в зеленомошных сосняках, как правило, представлен подзолами разной степени оглеения.

Отбор образцов корневого детрита проводили по диагонали каждой пробной площади. Для учета корневого детрита вырезались монолиты размером 20 х 20 х 20 см (n = 5—10). Корневая масса из монолитов отмывалась от мелкозема в проточной воде на почвенных ситах с минимальным диаметром ячей 0.5 мм и фракционировалась. Учитывая то, что различные фракции корневого детрита весомо различаются по скорости их разложения [1, 3], массу корневого детрита разделяли на фракции «мертвые корни», «угли», «древесные остатки», «кора корней» и «прочая мортмасса», объединяя в состав

последней морфологически неразличимые растительные остатки (мелкие обломки коры и корней, тяжи мицелия, корневые чехлики).

Согласно полученным данным, в корневой мортмассе сосредоточено от 17 до 33 % общего запаса мертвого органического вещества насаждений. Она относительно равномерно распределяется в изучаемой толще почвы: коэффициент вариации ее запаса составляет 21—48 % (табл. 2). Основная масса растительных остатков почвы представлена фракцией «прочая мортмасса», на долю запаса мертвых корней приходится 6—17 %.

Наибольшими запасами мертвых корней характеризуются молодняки (табл. 2). Соотношение массы живых и мертвых корней < 5 мм в молодняке составляет 0.8. Близкая масса мертвых корней (2.6 т га $^{-1}$) аналогичного диаметра приводится L. Henry et.al. [1986, цит. по 6] для 27-летних насаждений *Pinus elliottii*. В 12-летних насаждениях *Pinus radiata* в Новой Зеландии масса мертвых корней (диаметром менее 5 мм) в верхнем слое почвы 0—20 см составляет 3.3 т га$^{-1}$ [6]. В первом случае количество мертвых корней было почти в два раза меньше, во втором — в 1.8 раза больше, чем живых. В 15-летних лишайниковых сосняках (*Pinus sylvestris* L) в слое 0—20 см иллювиально-железистого подзола соотношение массы живых (2.2 т га$^{-1}$) и мертвых корней (2.1 т га$^{-1}$) чуть больше единицы [5]. Относительное содержание мертвых корней в составе корневого детрита 25-летних культур сосны Кемчугской возвышенности — почти 9 %, или 1.9 т га$^{-1}$. Величины запаса живых и мертвых корней практически равны [2, 3].

Таблица 2. Запас и структура корневой мортмассы изучаемых сосняков, т га $^{-1}$ (слой почвы 0—20 см)

№ пр. пл.; возраст древостоя, лет	Мертвые корни	Прочая мортмасса	Общий запас корневого детрита** (∑)	$V_{\sum}$, %***	Фитомасса живых корней < 5 мм
Пр. пл.1; 20	3.2 ± 0.2*	30.9 ± 5.3	37.7 ± 5.3	45	2.4
Пр. пл. 2; 55	1.3 ± 0.2	10.7 ± 0.7	15.3 ± 1.3	18	1.8
Пр. пл. 3; 90	1.3 ± 0.3	16.2 ± 1.8	20.7 ± 2	31	1.6
Пр. пл. 4; 250	2.8 ± 0.4	12.0 ± 1.7	16.2 ± 2.2	43	1.1

* ошибка среднего, т га$^{-1}$.

** включая угли, древесные остатки и кору корней.

*** коэффициент вариации.

Оценки, характеризующие запас ОВ мертвых корней в насаждениях *Pinus sylvest*ris L в возрасте 40—178 лет, обнаружены нами только в работе A. Mäkelä и P. Vanninen [5]. Получено, что в сосняках засушливых районов их запас может изменяться от 1.7 до 4.6 т га$^{-1}$, при этом максимальные величины наблюдались в приспевающих, а минимальные — в перестойных древостоях. От 3.2 до 3.4 т га-1 ОВ сосредоточено в почвенной толще 0—20 см 43- и 83-летних насаждений мезофитных условий местообитания. Соотношение живых и мертвых корней изменяется от 0.5 до 1.3.

Запас мертвых корней в средневозрастных и приспевающих насаждениях Енисейской равнины характеризуется близкими величинами — 1.3 т га $^{-1}$ и увеличивается более чем в 2 раза при появлении второго яруса в перестойных насаждениях (табл. 2). При этом соотношение живых и мертвых корней с возрастом сокращается от 1.4 в средневозрастных до 1.2 в приспевающих и 0.4 — в перестойных. Запас живых тонких корней по мере созревания сосняков сокращается от 1.8 в средневозрастных до 1.6 в приспевающих и 1.1 т га $^{-1}$ в перестойных.

Резюмируя вышесказанное, отметим, что запас корневого детрита в зеленомошных сосняках Енисейской равнины изменяется в пределах 15—38 т га$^{-1}$, формируя от 17 до 33 % общего запаса мертвых растительных остатков насаждений. Наибольшие запасы корневого детрита сосредоточены в 0—20 см слоя почвы молодых сосняков — 38 т га$^{-1}$, в средневозрастных насаждениях данный показатель снижается более чем в 2 раза и далее слабо меняется с возрастом — 15—20 т га$^{-1}$. В структуре корневого детрита запас мертвых корней снижается от молодняков к средневозрастным соснякам и вновь увеличивается в перестойных насаждениях.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 13-04-01128.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ведрова Э. Ф.* Деструкционные процессы в углеродном цикле лесных экосистем Енисейского меридиана: Автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2005. 60 с.
2. *Ведрова Э. Ф., Мухортова Л. В., Стаканов В. Д.* Цикл углерода в насаждениях разного возраста и состава / Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 240—245.
3. *Мухортова Л. В.* Запас и трансформация органического вещества почв под лесными культурами: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2001. 23 с.
4. *Пулы* и потоки углерода в наземных экосистемах России / В. Н. Кудеяров, Г. А. Заварзин, С. А. Благодатский и др. М.: Наука, 2007. 315 с.

5. *Mäkelä A., Vanninen P.* Estimation of fine-root mortality and growth from simple measurements: a method based on systems dynamics // Trees. 2000. № 14. P. 316—323.
6. *Santantonio D., Santantonio E.* Effect of thinning on production and mortality of fine roots in a Pinus radiata plantation on a fertile site in New Zealand // Can. J. For Res.. 1987. 17. P. 919—928.

***

УДК 630*22:631.4

ЗАПАС ФИТОМАССЫ В ЕСТЕСТВЕННЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ ОТВАЛОВ БОРОДИНСКОГО РАЗРЕЗА

О. В. ТРЕФИЛОВА, Р. Т. МУРЗАКМАТОВ, Д. Ю. ЕФИМОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Приводятся оценки запаса и структуры фитомассы в естественных березовых травяных сообществах, формирующихся на промышленных отвалах Бородинского разреза. Показано, что продуктивность березняков на отвалах сопоставима с продуктивностью аналогичных насаждений, растущих на естественных почвах. Анализ полученных данных позволяет заключить, что значительная часть склоновых поверхностей отвалов северной и северо-восточной экспозиции обладают удовлетворительными лесорастительными свойствами по отношению к таким породам, как береза, осина, сосна.

Успех лесной рекультивации промышленных отвалов во многом зависит от лесорастительных свойств почвогрунтов [1, 3, 5 и др.], научно обоснованную оценку плодородия которых, как правило, проводят на основе изучения: а) процессов естественного возобновления лесных насаждений на старых отвалах; б) состава и свойств грунтов [3]. Результаты таких работ позволяют определить научно-практическое направление полевых производственных опытов по разработке эффективной системы мероприятий искусственного восстановления лесных сообществ, способов интенсификации роста лесных культур и технологий их создания.

Настоящая работа является частью комплексных исследований динамики структуры и функционирования экосистем, формирующихся на отвалах разрезов Канско-Ачинского угольного бассейна в пределах Красноярского края. Данное направление развивается на базе лаборатории техногенных лесных экосистем Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН. Объектами исследования являются отвалы Бородинского буроугольного разреза. Лесные сообщества здесь формируются в основном в результате естественного зарастания мелколиственными породами (береза, осина) с участием сосны. Такие сообщества, как правило, приурочены к северным, северо-восточным склонам спланированных отвалов, также они часто встречаются в нижних частях склонов нерекультивированных старых отвалов. По [6], насаждения формируются на техногенных промышленных образованиях группы натурфабрикаты, подгруппы литостраты.

Определенное представление о составе и свойствах литостратов Бородинского разреза было получено ранее при изучении агрохимических параметров молодых почв, эколого-функционального состояния их микробного комплекса и почвенных беспозвоночных [2, 4].

Изучение процессов естественного лесовозобновления проводили на примере 22-летнего березняка травяного, сформировавшегося на 25-летнем спланированном отвале (пр. пл. 1). При этом возраст отвала и деревьев верхнего полога одинаковый, что свидетельствует о благоприятных стартовых условиях возобновления [7]. Древостой разнородный по составу, преобладают береза (*Betula pendula* Roth) и осина (*Populus tremula* L.), очень редко встречается сосна (*Pinus sylvestris* L.). Основные таксационные параметры древостоя отражены в табл. 1 (пр. пл. 1). Подрост березы и осины разновозрастный, высотой до 4 м, сосна — 0,5—1 м. В составе редкого подлеска — *Salix bebbiana* Sarg., *S. caprea* L., *Sorbus sibirica* Hedl.

Таблица 1. Основные таксационные показатели березовых насаждений на отвалах и фоновых участках

№ пр. пл., тип леса	Состав	Возраст, лет	$D_{1.3}$ ср., см	H_0 ср., м	Полнота	Запас, $м^3$/га
1. Березняк травяной (литострат)	6Б4Ос + С	22	15	10	1,0	86
2. Березняк травяной (серая лесная почва)	10Б	47	26	15	0,6	90

Травостой очень бедный по флористическому составу. Общее проективное покрытие не достигает 10 %. В составе травяно-кустарничкового яруса присутствуют вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), клевер ползучий (*Amoria repens* (L.) C. Presl), грушанка круглолистная (*Pyrola*

rotundifolia L.), горошек (*Vicia* sp.), ортилия (*Orthilia secunda* (L.) House) и др. Моховой покров характеризуется синузиями зеленых мхов (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G.) в виде некрупных и обширных латок, среди которых отмечаются включения накипных лишайников.

Кроме этого, рассматривается условно ненарушенный 47-летний березняк травяной (пр. пл. 2), сформировавшийся на серой лесной почве. Насаждение занимает типичное для лесостепи местоположение на склоне северной экспозиции. Разреженность полога обусловлена периодическим прогоранием участка и развитым травостоем, что сдерживает образование подроста и подлеска семенного происхождения. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 85— 95%. Доминанты яруса: *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Thalictrum minus* L., *Vicia unijuga* A. Braun, *Galium boreale L., Carex macroura* Meinsh.

Определение запаса надземной органической массы древесных растений производили по результатам сплошного перечета на пробной площади в единицах объема. Перерасчет в единицы массы и запас абсолютно сухого вещества отдельных фракций древесных растений осуществляли по регрессионным уравнениям, составленным по опубликованным данным [8, 9, 12].

Для определения запаса напочвенного покрова на площадках размером 50 × 50 см в 5-кратной повторности взяты укосы растений травяно-кустарничкового яруса и мохово-лишайникового покрова. Линию раздела подземной и надземной частей фитомассы у последнего проводили по границе живого и мертвого мха или лишайника. Отбор укосов производили в течение трех лет.

Запас фитомассы подземной части равен сумме запасов биомассы корней древостоя, подроста, подлеска и травяно-кустарничкового яруса. Корни древесных растений диаметром более 5 мм условно отнесены к «скелетным», их запас для древостоя вели по данным, рассчитанным В. А. Усольцевым для березовых насаждений Канской котловины [10].

Общая масса тонких корней (<5 мм) определялась методом почвенных монолитов (15 х 15 см до глубины 20 см, n = 5). Корневая масса из монолитов отмывалась от мелкозема в проточной воде на почвенных ситах с минимальным диаметром ячей 0.5 мм. Из отмытой корневой массы отбирали живые корни, фракционируя последние по классам диаметра: <1, 1—5 мм.

Преобладающая часть (86—87 %) фитомассы березовых насаждений, сформировавшихся как на литострате, так и на фоновых серых лесных почвах, сосредоточена в надземной сфере распространения растительного сообщества (табл. 2 А). Запас надземной фитомассы формируется в основном древесной растительностью — 98—99 %. Средние за три года оценки массы органического вещества травяно-кустарничкового яруса не превышают 0.4 в высокосомкнутом 22-летнем березняке (пр. пл. 1) и 1.5 т га$^{-1}$ под пологом изреженного 47-летнего березняка (пр. пл. 2).

Таблица 2. Запас и структура фитомассы березовых насаждений на отвале и естественной почве, т га $^{-1}$

Фракции фитомассы	**Пр. пл. 1** Березняк травяной (литострат), 22 года	**Пр. пл. 2** Березняк травяной (серая лесная почва), 47 лет
Надземная часть насаждения (A),	55.4	61.0
в т. ч. древесные растения	55.0	59,5
древесина стволов	45.7	48.9
листья (L)	1.8	1.9
ветви	7.5	8.7
растения травяно-кустарничкового яруса	0.4	1.5
Подземная часть насаждения (G),	8.1	10.2
в т. ч. скелетные корни	7.0	7.9
тонкие корни (FR) в слое 0—20 см,	1.1	2.3
в т. ч. < 1 мм	0.4	1.0
1—5 мм	0.7	1.3
Итого	63.5	71.2
Соотношение: A/G	6.8	6.0
FR/L	0.6	1.2

В структуре запасов фитомассы древесных растений преобладает древесина стволов, на долю листвы и веток приходится 4 и 16—18 % соответственно. Относительный вклад скелетных корней составляет 15—16 %. Общая масса фотосинтезирующих тканей березняка, формирующегося на отвале, составляет 2.2, а для березняка на естественной почве — 3,4 т га $^{-1}$. Соотношение фотосинтезирующих и одревесневших частей растений в изучаемых насаждениях равно 0,04 и 0,05 соответственно на пр. пл. 1 и 2.

В тонких корнях (FR) слоя 0—20 см литострата (пр. пл. 1) сосредоточено 14 % общей подземной фитомассы насаждения (G), для условно ненарушенного березняка (пр. пл. 2) — 23 %. Большая часть

массы FR — 64 и 57 % соответственно для березняков пр. пл. 1 и 2 — формируется за счет корней диаметром от 1 до 5 мм. Масса тонких корней (< 5 мм) составляет 2—3 % от общего запаса фитомассы анализируемых березняков.

Анализ литературных данных показал, что фитомасса стволовой древесины в 20—25-летних чистых березняках (10 Б) Канской и Ачинской лесостепи изменяется в широких пределах: от 57 до 105 $м^3$ га $^{-1}$ [8, 9, 11, 12]. Продуктивность таких насаждений соответствует II—III классам бонитета. По продуктивности березняки, формирующиеся на отвалах Бородинского разреза, сопоставимы с аналогичными насаждениями, растущими на естественных почвах.

Выводы. Естественные лесные сообщества отвалов Бородинского разреза в основном представлены травяными березняками с примесью сосны. Запас фитомассы в таких насаждениях может достигать 63.5 т $га^{-1}$. Преобладающая часть запаса сосредоточена в древесных растениях, распределяясь между фракциями: ствол — 65 %, листва — 4 %, ветви — 16 % и корни — 15 %. В тонких корнях сосредоточено не более 2 % фитомассы насаждения в целом. В составе тонких корней преобладает фракция «1—5 мм», доля корней < 1 мм не превышает 36 %.

Учитывая, что по продуктивности березняки, формирующиеся на отвалах, сопоставимы с аналогичными насаждениями ненарушенных территорий, можно заключить, что значительная часть склоновых поверхностей отвалов северной и северо-восточной экспозиции обладают удовлетворительными лесорастительными свойствами по отношению к таким породам, как береза, осина, сосна. В то же время говорить об успешности естественного восстановления леса на отвалах Бородинского разреза преждевременно. В пределах изучаемой территории не обнаружены насаждения более поздних этапов развития. Составление научно обоснованного прогноза развития лесных сообществ на отвалах предполагает наличие натурных данных по возрастной динамике строения и структуры формирующихся сообществ.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 14-05-3113, 13-04-01128.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Баранник Л. П.* Биоэкологические принципы рекультивации. Новосибирск: Наука, 1988. 85 с.
2. *Богородская А. В., Краснощекова Е. Н, Трефилова О. В., Шишикин А. С.* Сезонная динамика развития микробоценозов и комплекса беспозвоночных на отвалах вскрышных пород Бородинского буроугольного разреза (КАТЭК) // География и природные ресурсы. 2010. № 4. С. 36—45.
3. *Горбунов Н. И., Зарубина Т. Г., Запевалова И. С., Туник Б. М.* Рекультивация земель как часть проблемы рационального использования природных ресурсов и охраны окружающей среды // Почвоведение. 1976. № 1. С. 87—97.
4. *Гродницкая И. Д., Трефилова О. В., Шишикин А. С.* Агрохимические и микробиологические свойства техногенных почв отвалов (Канско-Рыбинской котловины) // Почвоведение. 2010. № 7. С. 867—878.
5. *Келеберда Т. Н., Данько В. Н., Жаромский В. Я.* Использование облепихи при облесении отвалов // Лесоведение. 1978. № 4. С. 69—74.
6. *Классификация* и диагностика почв России / Авторы и составители: Шишов Л. Л., Тонконогов В. Д., Лебедева И. И., Герасимова М. И. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
7. *Мурзакматов Р. Т., Шишикин А. С.* Лесообразовательный процесс на отвалах Бородинского буроугольного разреза // Лесная таксация и лесоустройство: межвуз. сб. науч. трудов. Красноярск: Сиб ГТУ, 2009. № 1 (41). С. 29—32.
8. *Спицына Н. Т.* Оценка лесоводственного состояния березовых насаждений восточной части КАТЭКа // География и природные ресурсы. 1990. № 1. С. 145—150.
9. *Спицына Н. Т.* Биологическая продуктивность березовых насаждений Канской лесостепи: Автореф. дис. … канд. с.-х. наук, КГТА. Красноярск, 1996. 25 с.
10. *Усольцев В. А.* Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 708 с.
11. *Фалалеев Э. Н., Шевелев С. Л.* Отчет НИР «Изучить качественное состояние лесов Сибири и составить нормативно-справочные материалы для древостоев основных лесообразующих пород». СибТИ. Красноярск, 1983. 108 с.
12. *Шевелев С. Л., Субочев Г. К.* Фитомасса крон деревьев в березовых древостоях зоны КАТЭК // Лесная таксация и лесоустройство: межвуз. сб. науч. трудов. Красноярск: СибТИ, 1983. С. 90—94.

***

УДК 630.114.351

ЛЕТУЧИЕ ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА ПОДСТИЛКИ ХВОЙНЫХ И ЛИСТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

О. А. ШАПЧЕНКОВА[1], М. А. ШЕЛЛЕР[2], Э. Ф. ВЕДРОВА[1], А. А. АНИСКИНА[1]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Центр защиты леса Красноярского края, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Проведено исследование компонентного состава ЛОВ подстилки в кедровом, сосновом, еловом, лиственничном, осиновом и березовом насаждениях Средней Сибири. Приведены доминирующие компоненты в составе монотерпеновой и сесквитерпеновой фракций, а также терпеноидов. Проанализирован характер изменения доли моно- и сесквитерпенов в общем составе ЛОВ подстилки при переходе от подгоризонта L к F в хвойных и лиственных насаждениях.

В последние десятилетия большое внимание уделяется изучению эмиссии летучих органических веществ (ЛОВ) растительностью, которая является основным источником органического углерода в атмосфере в глобальном масштабе. По оценкам, эмиссия ЛОВ достигает 1150—1500 Тг ежегодно. Эти вещества активно вовлекаются в процессы окисления, что при определенных условиях ведет к образованию больших количеств озона и других фотооксидантов, а также субмикронных аэрозольных частиц [3]. В связи с этим значительная часть научных работ связана с исследованием эмиссии ЛОВ листьями и хвоей живых растений. «Мертвый» растительный покров остается малоизученным в качестве источника ЛОВ, хотя его вклад в общую биомассу в лесах бореального пояса оказывается весьма значительным [1]. По мнению некоторых исследователей [2, 4], подстилка может являться важным источником ЛОВ, в частности, терпенов.

Источником эмиссии ЛОВ в подстилке являются живые корни растений и разрушающееся органическое вещество. Выделение ЛОВ происходит посредством молекулярной диффузии или вследствие физического и биологического разрушения вместилищ летучих соединений при разложении подстилки (опада). ЛОВ, выделяемые корнями растений и высвобождаемые при разложении подстилки, оказывают влияние на рост и активность микроорганизмов. Установлено, что наиболее летучие органические соединения (монотерпены) влияют на ряд экологических процессов в почвах, включая ингибирование окисления метана, минерализации азотсодержащих органических веществ и нитрификации, активности сапротрофных грибов. Кроме того, деструкторы органического вещества (бактерии, грибы) сами выделяют ЛОВ [7—9].

Целью данной работы являлось изучение компонентного состава ЛОВ лесной подстилки в хвойных и лиственных насаждениях Средней Сибири.

Объекты и методы исследований. Объектом исследований являлась лесная подстилка, отобранная в искусственных насаждениях сосны (*Pinus sylvestris* L.), кедра (*Pinus sibirica* Du Tour), лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.), ели (*Picea obovata* Ledeb.), березы (*Betula fruticosa* Pall.) и осины (*Populus tremula* L.). Лесные культуры были высажены в 1971—1972 гг. 2—3-летними саженцами на территории восточной окраины Кемчугской возвышенности (56° 13′ с. ш., 92°19′ в. д.) Чулымо-Енисейской денудационной равнины.

Отобранная растительная масса разделялась на три слоя. Морфологически хорошо сохранившийся растительный материал (хвоя, листья, шишки, ветви, кора) диагностировался как слой (подгоризонт) L подстилки. Оставшаяся масса просеивалась через набор сит с размером ячейки от 7 до 0.5 мм. Хрупкие темноокрашенные, в разной степени затронутые разложением растительные остатки, сохранившие морфологическое строение, представляют собой компоненты слоя ферментации (F), а остатки d < 1 мм — слоя гумификации (H) подстилки. Образцы были высушены до воздушно-сухого состояния и измельчены.

Для газохроматографического анализа был подготовлен один смешанный образец из 10повторностей для каждого подгоризонта подстилки хвойных и лиственных насаждений. Анализ состава летучих органических соединений проводился на хромато-масс-спектрометре Agilent 5975C-7890A (США) с использованием парофазного пробоотборника Head Space Sampler G 1888. В отличие от традиционного ввода анализируемой пробы эфирного масла в колонку через испаритель хроматографа, использование парофазного пробоотборника позволяет максимально приблизить условия выделения ЛОВ в газовую фазу к естественным условиям. В парофазный пробоотборник помещали виалу с навеской образца около 150 мг. Разделение веществ происходило на 30-метровой кварцевой колонке HP-5, в качестве газа-носителя использовался гелий со скоростью потока 1,1 мл/мин. Температурная программа для печи была следующая: начальный изотермический участок —50 ºС 10 мин., затем нагрев со скоростью 4 ºС/мин. до 200 ºС. Объем вводимой пробы 1 мкл, с делением потока 1 : 1. Температура

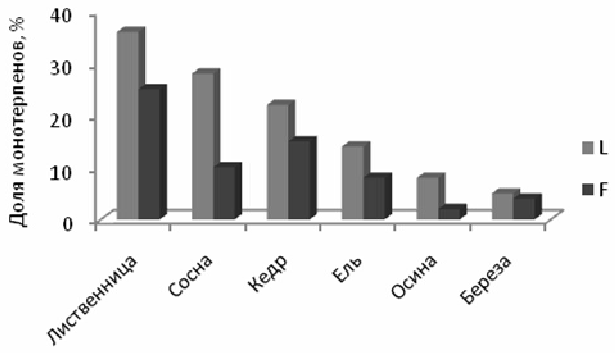


Рисунок 1. Доля монотерпенов в составе ЛОВ подстилки хвойных и лиственных насаждений

инжектора — 280 °С, температура ионизационной камеры —170 °С, энергия ионизации —70 эВ. Идентификацию компонентов проводили путем сравнения масс-спектров исследуемых образцов с данными библиотеки NIST 05 с помощью газохроматографических стандартов индивидуальных терпенов и терпеноидов фирм SIGMA-ALDRICH и FLUKA —α-пинена, β-пинена, камфена, мирцена, δ^3-карена, лимонена, камфоры, терпинолена, α-фелландрена, борнеола, борнилацетата, а также линейных индексов удерживания, используя программу AMDIS.

Результаты и обсуждение. В результате газохроматографического анализа подстилки хвойных и лиственных насаждений идентифицировано около 80 соединений, относящихся к терпенам и их производным. Обнаружено, что относительное содержание легколетучих компонентов (монотерпенов) в общем составе ЛОВ подгоризонта L подстилки хвойных культур в 2—7 раз выше, чем лиственных (рис. 1). Это обусловлено высокой концентрацией терпенов в хвое и смоле. Среди хвойных культур наибольшей долей монотерпенов в составе ЛОВ характеризуется подстилка лиственничника, наименьшей — подстилка ельника.

Кедровое и лиственничное насаждения характеризуются близким качественным составом монотерпенов подгоризонта L, в то время как в подстилке сосняка отсутствуют о-цимен и о-цименен, ельника — о-цимен, о-цименен иδ^3-карен.Доминирующим компонентом монотерпеновой фракции в подстилке кедрового, соснового и лиственничного насаждений является α-пинен, в ельнике —камфен (18 %). По доле α-пинена в составе легколетучих углеводородов подгоризонта L подстилки хвойные культуры располагаются в ряду: кедр (53 %) > сосна (39 %) > лиственница (22 %) > ель (11 %). Превалирование α-пинена в составе ЛОВ подстилки хвойных пород отмечали и другие исследователи [1, 5]. Подгоризонт L подстилки березового насаждения характеризуется меньшим числом монотерпенов по сравнению с подстилкой осинового: не были обнаружены α-туйен, сабинен, β-пинен,лимонен. В составе монотерпеновой фракции подгоризонта L подстилки березняка и осинника преобладают р-цимен (41 %) и α-пинен (65 %) соответственно. Эти данные согласуются с работами других авторов. В частности, V. Isidorov, M. Jdanova [3] отмечали, что в составе ЛОВ опада березы (*Betula pendula*) и осины (*Populus tremula*) присутствовали вещества монотерпеновой фракции: р-цимен, α-пинен, камфен, лимонен и трициклен.

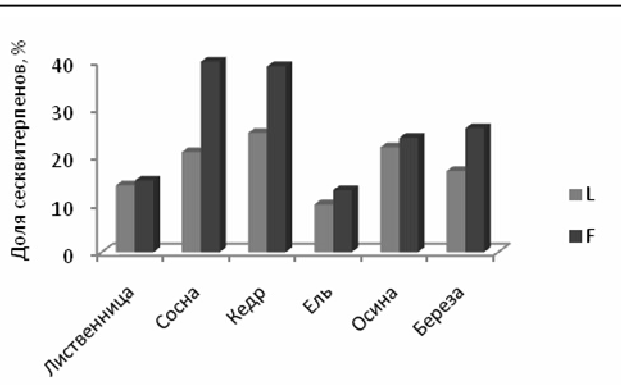


Рисунок 2. Доля сесквитерпенов в составе ЛОВ подстилки хвойных и лиственных насаждений

На долю сесквитерпенов в составе ЛОВ подгоризонта L подстилки хвойных культур приходится от 10 до 25 % (рис. 2). Максимальное относительное содержание сесквитерпенов обнаружено в подгоризонте L подстилки в кедровом насаждении, наименьшее — в ельнике. В составе сесквитерпеновой фракции превалируют лонгифолен (ель, лиственница) и каламенен (сосна, кедр). В подстилке лиственных насаждений доля сесквитерпенов соизмерима с хвойными насаждениями, но число индивидуальных соединений в составе сесквитерпеновой фракции меньше. В подгоризонте L подстилки лиственных культур среди сесквитерпенов доминирует каламенен.

В составе терпеноидов подстилки хвойных насаждений превалируют борнилацетат и вербенон, лиственных — борнилацетат и α-кадинол.

В подстилке хвойных и лиственных насаждений при переходе от подгоризонта L к F доля монотерпеновой фракции в составе ЛОВ снижается в 1,2—3,3 раза, а сесквитерпеновой— возрастает в 1,1—1,9 раза. Происходит перераспределение долей индивидуальных соединений внутри каждой фракции, что, вероятно, связано с их частичным или полным улетучиванием в процессе разложения

органического вещества. Среди хвойных культур наибольшее снижение доли легколетучих соединений отмечено в подстилке сосняка, среди лиственных — в подстилке осинника. В подстилке всех насаждений при переходе от подгоризонта L к F отмечено снижение относительного содержания α-пинена. Низкую концентрацию монотерпенов в слое F подстилки под культурами *Picea abies*, *Picea sitchensis*, *Pinus sylvestris* отмечали K. E. Ludley с соавторами [6]. Это свидетельствует о том, что монотерпены хоть и в низких концентрациях, но все-таки присутствуют в разлагающемся более одного года материале.

Резюмируя, можно отметить, что в подстилке хвойных насаждений доля легколетучих соединений в составе ЛОВ и число индивидуальных монотерпеновых углеводородов значительно больше, чем в подстилке лиственных. Среди хвойных насаждений в подгоризонте L подстилки ельника отмечено наименьшее относительное содержание монотерпеновой и сесквитерпеновой фракций. Вследствие деструкции органического вещества происходит снижение доли легколетучих углеводородов в составе ЛОВ подстилки как в хвойных, так и в лиственных насаждениях.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Исидоров В. А.* Летучие выделения растений: состав, скорость эмиссии и экологическая роль. С.-Петербург: «Алга-Фонд». Ассоциации «Алга», 1994. 188с.
2. *Asensio D., Owen S. M., et al.* The distribution of volatile isoprenoids in the horizons around *Pinushalepensis* trees // Soil Biology & Biochemistry.2008.40: 2937—2947.
3. *Isidorov V., Jdanova M.* Volatile organic compounds from leaves litter // Chemosphere. 2002. 48: 975—979.
4. *Isidorov V.*, *Smolewska, Purzyńska-Pugacewicz A., Tyszkiewicz Z.* Chemical composition of volatile and extractive compounds of pine and spruce leaf litter in the initial stage of decomposition // Biogeosciences. 2010. 7: 2785—2794.
5. *Janson R., De Serves C., Romero R.* Emission of isoprene and carbonyl compounds from a boreal forest and wetland in Sweden // Agr. Forest Meteorol. 1999. 98—99: 671—681.
6. *Ludley K. E., Jickells S. M., Chamberlain P. M., et al.* Distribution of monoterpenes between organic resources in upper soil horizons under monocultures of *Picea abies, Picea sitchensis*, and *Pinus sylvestris* // Soil Biology & Biochemistry. 2009. 41: 1050—1059.
7. *Ludley K. E., Robinson C. H., Jickells S. M., et al.* Differential response of ectomycorrhizal and saprotrophic fungal mycelium from coniferous forest soils to selected monoterpenes // Soil Biology & Biochemistry. 2008. 40: 669—678.
8. *Maurer D., Kolb S., Haumaier L., Borker W.* Inhibition of methane oxidation by monoterpenes in Norway spruce and European beech soils // Soil Biology & Biochemistry.2008.40: 3014—3020.
9. *Smolander A., Ketola R. A., et al.* Volatile monoterpenes in soil atmosphere under birch and conifers: Effects on soil N transformations // Soil Biology & Biochemistry. 2006. 38: 3436—3442.

***

УДК 630* *181.9(470.317)

КРУПНЫЕ ДРЕВЕСНЫЕ ОСТАТКИ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ КОРЕННЫХ ТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ

Е. В. ШОРОХОВА[1, 2], Е. А. КАПИЦА[1]

[1] Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет, Санкт-Петербург, Россия
[2] Научно-исследовательский институт леса Финляндии, Финляндия

АННОТАЦИЯ

Запасы и структурное разнообразие крупных древесных остатков (КДО) в биогеоценозах (БГЦ) коренных лесов европейской части таежной зоны отличались значительной вариабельностью в зависимости от подзоны тайги, преобладающей в древостое породы, возрастной структуры древостоя и фазы его возрастной динамики.

КДО — это сухостой, валеж, зависшие стволы, пни, а также обломки, крупные ветви и корни со средним диаметром более 2.5 см [6].

Роль КДО в функционировании лесных экосистем трудно переоценить [4]. Недостаток этого субстрата является лимитирующим фактором для многих редких и исчезающих видов мхов, лишайников, грибов, насекомых и птиц [10]. Масса и скорость ксилолиза КДО оказывают значительное влияние на значение чистой продукции экосистем [8] и скорость круговорота веществ [1, 9]. В последнее время КДО выбраны в качестве индикатора экосистемных услуг лесов [7].

В настоящее время собран значительный экспериментальный материал по запасам и структуре КДО в лесах европейской части таежной зоны России [2, 3 и др.]. Однако факторы, определяющие показатели КДО в лесных экосистемах, количественно не оценены. Это затрудняет моделирование динамики КДО и разработку практических рекомендаций для ведения устойчивого лесного хозяйства.

Основной целью данной работы являлось определение диапазонов естественной изменчивости и факторов, ее определяющих, для показателей КДО в коренных лесах европейской части таежной зоны России. В связи с поставленной целью решались следующие задачи:

1) оценить объемы КДО, их долю в общем запасе древесинного вещества, а также охарактеризовать распределение КДО по древесным породам, классам разложения, положению и размеру;
2) количественно оценить влияние зоны растительности, преобладающей в древостое породы, сукцессионного статуса БГЦ и формы возрастной циклической динамики на изменчивость вышеперечисленных показателей.

Мы тестировали рабочие гипотезы об 1) увеличении запасов КДО с севера на юг; 2) уменьшении запасов и увеличении структурного разнообразия КДО в ряду БГЦ условно одновозрастных древостоев с поступательной динамикой после сильных ветровалов и пожаров → относительно одновозрастных древостоев с циклической постветровальной и пирогенной динамикой → абсолютно разновозрастных древостоев с эндогенной оконной динамикой без значительных нарушений.

Полевые исследования проводили в период с 1997 по 2009 гг. в коренных лесах резерватов «Вепсский лес» и «Ащозерский» природного парка «Вепсский лес» Ленинградской области, Центрально-Лесного государственного биосферного заповедника Тверской области, заказника «Гридино» и окрестностей национального парка «Паанаярви» Республики Карелия, заповедника «Пинежский» и национального парка «Кенозерский» Архангельской области. Результаты основаны на данных учетов на 194 пробных площадях.

Учеты валежа, зависших деревьев и крупных ветвей проводили на трансектах длиной 100 м. Объем КДО рассчитывали отдельно по породам, классам разложения [4] и положению по формуле [11]:

$$V = \left(\frac{\pi^2}{8} \sum d_i^{\,2} S \right) \sum L_j \ , \qquad (1)$$

где: V — объем крупных древесных остатков данного класса разложения, di — диаметр i-го объекта в месте пересечения ходовой линии, Lj — длина j-й ходовой линии, S — площадь, в данном случае равная 1 га.

Сухостой и пни учитывали вдоль трансект на полосах шириной 4 м и длиной 100 м. Объем пней по породам и классам разложения (V_{St}) рассчитывали как:

$$V_{st} = \frac{\pi h}{3}(R^2 + Rr + r^2), \qquad (2)$$

где h — высота пня, м; R и r — максимальный и минимальный радиусы, м.

Объем сухостойных (Vsn) деревьев по породам рассчитывали по формуле:

$$Vsn = SHF, \qquad (3)$$

где S — площадь поперечного сечения сухостойного дерева на высоте 1.3 м, в м^2, HF — видовая высота.

Структурное разнообразие КДО оценивали по формуле Шеннона.

Запасы КДО отличались значительной вариабельностью — от 2 до 1267 м^3 га$^{-1}$. Самые высокие запасы отмечены после сплошного ветровала в высокопродуктивных южнотаежных ельниках. Запасы КДО и отношение этого запаса к запасу древостоя зависели от взаимно сопряженных факторов — подзоны тайги, преобладающей в древостое породы, возрастной структуры древостоев и характера их возрастной динамики. Запасы КДО увеличивались от севера к югу и были выше в ельниках по сравнению с сосняками. Самые высокие объемы КДО наблюдались в условно одновозрастных ельниках и в относительно разновозрастных сосняках, развивающихся под воздействием периодических низовых пожаров (табл. 1). В ельниках минимальная доля КДО в общих запасах древесинного вещества отмечена в абсолютно разновозрастных древостоях; запасы КДО превышали запасы древостоя в условно и относительно одновозрастных древостоях. В относительно разновозрастных сосняках запасы КДО были меньше по сравнению с запасами древостоя; в условно и абсолютно разновозрастных сосняках запасы КДО превышали запасы древостоя (табл. 1).

Распределения КДО по классам разложения, древесным породам и положению субстрата также сильно варьировали. Индексы Шеннона изменялись от 0 до 2.03; 2.27 и 1.98 для распределений по древесным породам, классам разложения и положению соответственно. Распределения КДО по классам разложения в БГЦ абсолютно разновозрастных древостоях отличались наибольшей выровненностью по сравнению с таковыми, развивающимися после нарушений. Доля КДО поздних классов разложения была меньше по сравнению с КДО начальных классов в БГЦ условно и относительно одновозрастных древостоев после ветровалов и пожаров. Максимальные значения КДО в третьем классе разложения наблюдались в БГЦ старовозрастных древостоев. В распределениях по положению во всех типах БГЦ преобладал валеж. Доля зависших стволов увеличивалась, доля пней и сухостоя уменьшалась в ряду БГЦ: условно одновозрастные древостои после сильных нарушений → относительно разновозрастные древостои с циклической возрастной динамикой → абсолютно разновозрастные древостои с эндогенной оконной динамикой без значительных нарушений. В распределениях КДО по размеру наблюдались пики в объеме КДО небольших размеров в условно одновозрастных древостоях и пики в объеме КДО средних

размеров в относительно разновозрастных древостоях. Распределения КДО по диаметру в абсолютно разновозрастных древостоях характеризовались J-образной кривой (рис. 1).

Таблица 1. Характеристики КДО (среднее (SE)) в зависимости от преобладающей в древостое породы и формы динамики

Показатель	Условно одновозрастные древостои после сильных нарушений	Относительно разновозрастные древостои, ветровалы или низовые пожары	Абсолютно разновозрастные древостои, оконная динамика
Объем КДО, $м^3$ $га^{-1}$	199.5 (30.3)	139.2 (10.3)	73.0 (5.5)
Ельники	210.5 (36.0)	128.4 (8.1)^	128.4 (8.1)^
Сосняки	152.1 (32.6)	68.0 (13.5)^	68.0 (13.5)^
Отношение КДО / запас древостоя	134.9 (21.2)	78.5 (9.2)^	78.5 (9.2)^
Ельники	115.3 (10.8)^	115.3 (10.8)^	39.1 (4.3)
Сосняки	178.8 (51.3)^	34.1 (5.6)	178.8 (51.3)^
Индекс Шеннона, древесные породы	0.76 (0.08)	0.52 (0.04)^	0.52 (0.04)^
Ельники	0.61 (0.04)^	0.61 (0.04)^	0.61 (0.04)^
Сосняки	0.73 (0.14)^	0.19 (0.10)	0.73 (0.14)^
Индекс Шеннона, классы разложения	1.71 (0.03)^*	1.71 (0.03)^*	1.71 (0.03)^*
Индекс Шеннона, положение	1.54 (0.03)^	1.54 (0.03)^	1.54 (0.03)^
Ельники	1.54 (0.03)^	1.54 (0.03)^	1.54 (0.03)^
Сосняки	1.16 (0.09)^	1.28 (0.09)	1.16 0.09)^

* нет статистически достоверных отличий для ельников и сосняков при $p < 0.05$.
^ нет статистически достоверных отличий по формам динамики при $p < 0.05$.

Высокая вариабельность КДО как компонента БГЦ коренных лесов и ее источники требуют дальнейшего изучения.

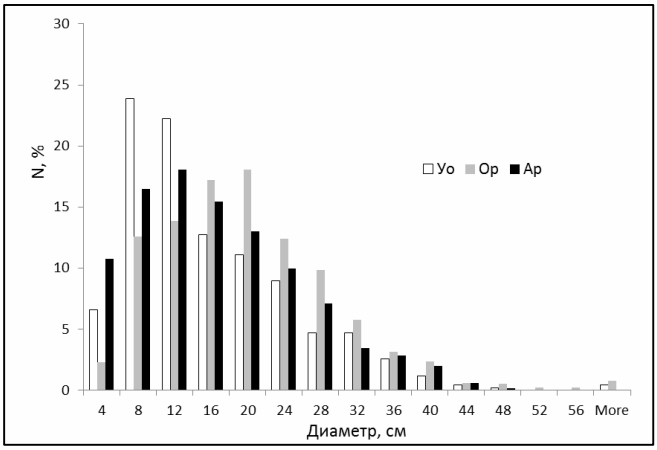


Рисунок 1. Распределения КДО по диаметру в БГЦ условно одновозрастных древостоев после сильных нарушений (Уо) относительно разновозрастных древостоев с циклической возрастной динамикой (Ор) и абсолютно разновозрастных древостоев с эндогенной оконной динамикой без значительных нарушений (Ар)

Авторы выражают искреннюю признательность всем участникам полевых работ. Исследование выполнено при поддержке РФФИ (№ 05-04-4847; 06-04-3039; 09-04-00209-а; 09-04-10100-k) правительства г. Санкт-Петербурга (№ 27.05/082/34), гранта Марии Кюри (236030). Окончательная обработка данных проведена в рамках проекта ENPI CBC KA401.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Соколова В. Е., Шорохова Е. В., Соловьев В. А., Гринькова Е. Я., Алексеева С. А.* Динамика минеральных элементов при ксилолизе крупных древесных остатков в ельниках кисличных южной тайги // Лесоведение. 2007. № 5. С. 32—38.
2. *Стороженко В. Г.* Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины. М.: КМК, 2011. 122 с.
3. *Трефилова О. В., Ведрова Э. Ф., Оскорбин П. А.* Запас и структура крупных древесных остатков в сосняках Енисейской равнины // Лесоведение. 2009. № 4. С. 16—23.
4. *Шорохова Е. В., Шорохов А. А.* Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Тр. СПбНИИ Лесного хозяйства. Вып. 1. СПб, 1999. С. 17—23.
5. *Шорохова Е. В.* Роль крупных древесных остатков в лесных экосистемах // Ксилобиология и биологическое древесиноведение. Под ред. В. А. Соловьева. СПб.: СПбГЛТА, 2003. С. 68—76.
6. *Harmon M. E., et al.* Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems // Adv. Ecol. Res. 1986. V. 15. P. 133—202.
7. *Helfenstein J. and Kienast F.* 2014. Ecosystem service state and trends at the regional to national level: A rapid assessment. Ecological Indicators 36: 11—18.
8. *Janisch J. and Harmon M.* 2002. Successional changes in live and dead wood carbon stores: implications for net ecosystem productivity. Tree Physiology. 22. P. 77—89.
9. *Laiho R. and Prescott C. E.* 2004. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. Can. J. For. Res. 34: 763—777.
10. *Stokland J. N., Siitonen J. and Jonsson B. G.* 2012. Biodiversity in dead wood. Cambrigde Univ. Press. 509 p.
11. *Ståhl G., Ringvall A., Fridman J.* Assessment of coarse woody debris — a methodological overview // Ecol. Bull. 2001. V. 49. P. 57—70.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ГЕНОМНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТВЕННИЦЫ В ГОРНЫХ РАЙОНАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ

А. П. БАРЧЕНКОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
В работе приведены материалы исследований изменчивости морфологических признаков лиственницы, произрастающей в горных районах Республики Хакасия. Основным фактором вариации признаков в исследуемых популяциях является уровень высоты расположения насаждения над уровнем моря. Выделены две группы популяций, достоверно различающихся между собой по основным диагностическим признакам.

Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) является одним из основных лесообразующих видов хвойных в Южной Сибири. В Республике Хакасия лиственничные насаждения располагаются преимущественно в предгорьях Кузнецкого Алатау, на склонах высотой до 800 метров над уровнем моря. Установлено, что основным фактором, определяющим дифференциацию морфологических признаков лиственницы в популяциях Хакасии, является высотная поясность. В зависимости от высоты над уровнем моря выделяется две группы популяций: 1) низкогорные популяции, которые произрастают преимущественно в нижнем и среднем горных поясах, до высоты 300—400 м над уровнем моря; 2) высокогорные популяции, которые распространяются до высоты 700—800 м над уровнем моря.

Установлено, что изученные группы популяций достоверно различаются по размерам шишек. В высокогорных популяциях средняя длина и ширина шишек снижается примерно на 4—5 мм (табл. 1) по сравнению с низкогорными насаждениями. По числу семенных чешуй в шишке подобной закономерности не наблюдается. Вариация морфометрических признаков шишек в пределах популяции проявляется на низком и среднем уровнях по шкале С. А. Мамаева [6] (Cv = 10,0 – 15,6 %). Также значительная изменчивость проявляется по длине хвои и по числу хвоинок в пучке. Длина хвои изменяется от 22,5 до 29,6 мм, а число хвоинок в пучке — от 20,3 до 28,5 шт., при этом достоверной зависимости в изменчивости этих признаков от высоты расположения популяции не проявляется.

Для оценки генетической обусловленности изменчивости морфометрических признаков шишек использовался коэффициент повторяемости [1]. Этот показатель устанавливает верхнюю границу наследуемости признака и рассчитывается с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Значение величины наследуемости позволяет сравнить существенность вариации того или иного признака в общей фенотипической изменчивости популяции и судить о степени различия генетической структуры популяций. В большинстве изученных популяций коэффициент повторяемости признаков морфологического строения шишек превышает 0,35, что соответствует значительной наследственной детерминации.

С помощью иерархического дисперсионного анализа проведена оценка совокупного вклада дисперсий признаков в их общую фенотипическую изменчивость. Результаты вычисления факторных долей изменчивости размеров шишек и числа семенных чешуй у лиственницы сибирской показали, что наибольшая часть вариации (44—50 %) в общей фенотипической изменчивости реализуется в пределах кроны отдельных деревьев, внутрипопуляционная дисперсия составляет 32—40 %, и на межпопуляционную вариацию приходится всего 10—20 %.

Для изучения изменчивости качественных морфологических признаков шишек использовался такой признак, как форма края семенной чешуи. Диагностическая ценность этого признака доказывалась преимущественно при изучении межвидовой дифференциации лиственницы [2, 3, 5], однако некоторые особенности вариации формы края семенной чешуи наблюдаются и на популяционном уровне. Как в высокогорных популяциях, так и в нижнем лесном поясе Хакасии наблюдается преобладание деревьев с округлой формой края семенной чешуи (83—92 %), однако при увеличении высоты произрастания отмечено увеличение частоты встречаемости деревьев с прямой формой края семенной чешуи до 15 %. Присутствие в структуре популяций сибирской лиственницы форм с прямой формой края семенной чешуи указывает на то, что этот признак сохранился в генотипе от древних предков и проявляется в популяции у определенных особей. Увеличение встречаемости особей с прямым краем семенной чешуи в наиболее экстремальных условиях существования свидетельствует о проявлении признака в стрессовых условиях.

Кроме того, в южных районах Красноярского края проведены исследования изменчивости окраски микростробилов лиственницы. По результатам исследования не выявлено какой-либо зависимости признака от высоты расположения популяции, во всех насаждениях установлено преобладание деревьев с зелеными и желтыми микростробилами (от 64 до 70 %), встречаемость деревьев с розовой окраской

микростробилов составила 24—36 %. При сравнении полученных результатов с литературными данными прослеживается широтная зависимость в географической изменчивости признака. Так, по данным А. И. Ирошникова [4], у северо-восточной границы ареала сибирской лиственницы (Талнахская популяция) деревья с микростробилами розовой окраски составили 65,7 %, с желто-розовыми — 33,8 %, с зелеными, желтыми и зелено-желтыми — 0,5 % особей популяции. Южнее, в популяциях лиственницы сибирской в Западном Саяне (Республика Тыва), абсолютное большинство деревьев (90—100 %) имеют микростробилы зелено-желтой окраски [5].

Полученные результаты свидетельствуют о том, что у лиственницы сибирской, как и у сосны, при продвижении на север, в более холодные районы, увеличивается встречаемость деревьев с розовой окраской микростробилов. Можно предположить, что эта изменчивость может иметь адаптивное значение, так как более темная пигментация микростробилов в северных популяциях обеспечивает лучшее поглощение ими тепла во время цветения.

Одними из наиболее ценных хозяйственных признаков хвойных являются показатели посевных качеств семян, которые считаются важной характеристикой продуктивности популяций. В исследуемых нами насаждениях лиственницы наблюдается снижение полнозернистости и массы 1000 семян с увеличением высоты над уровнем моря. Масса семян снижается в среднем на 1,6 г, а полнозернистость на 3—4 %. Сходные результаты были получены нами и в других горных районах Южной Сибири, однако в Хакасии выделены относительно четкие границы между высокогорными и низкогорными лиственничными сообществами. По нашим предположениям, переходные высоты составляют 400—500 м над уровнем моря. Однако эти границы весьма условны и находятся в значительной зависимости от крутизны и экспозиции склона.

Существенных изменений всхожести и энергии прорастания семян в зависимости от высоты склона не выявлено. Подобную дифференциацию признаков качества семян в горах Хакасии, по-видимому, можно объяснить тем, что ключевыми факторами, определяющими семеношение в горных условиях произрастания, являются микроклиматические условия во время опыления.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Драгавцев В. А.* О возможности элиминации межиндивидуальной средовой компоненты дисперсии при оценке коэффициента повторяемости у растений // Генетика. 1969. Т. 5. № 2. С. 3035.
2. *Дылис Н. В.* Сибирская лиственница. М., 1947. 137 с.
3. *Дылис Н. В.* Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.: АН СССР, 1961. 209 с.
4. *Ирошников А. И., Федорова А. И.* Некоторые механизмы адаптации лиственницы сибирской к условиям Севера // IV симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов). Якутск, ЯФ СО АН СССР. 1974. Вып. 5. С. 5—13.
5. *Круклис М. В., Милютин Л. И.* Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 210.
6. *Мамаев С. А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 283 с.

***

УДК 582.475:575.222.72

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СОВМЕСТИМОСТЬ РОССИЙСКИХ ВИДОВ 5-ХВОЙНЫХ СОСЕН С РОДСТВЕННЫМИ ВИДАМИ ИЗ ПОДРОДА *STROBUS* РОДА *PINUS* (ПО РЕЗУЛЬТАТАМ КОНТРОЛИРУЕМОГО СКРЕЩИВАНИЯ)

Г. В. ВАСИЛЬЕВА, С. Н. ГОРОШКЕВИЧ

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия

АННОТАЦИЯ

С помощью метода контролируемого опыления рассмотрена возможность генетической совместимости кедра сибирского, кедра корейского, а также гибридов кедра сибирского и кедрового стланика с родственными 5-хвойными видами. Приведен анализ полученных шишек и качества семян. Показано, что кедр сибирский и кедр корейский способны формировать полноценные семена от опыления пыльцой экзотических видов сосен, а гибриды кедра сибирского и кедрового стланика успешно скрещивались с сосной мелкоцветковой.

Виды подрода Strobus составляют примерно пятую часть от всех видов рода Pinus. Н. Т. Миров в своей монографии «The genus Pinus» (1967) отмечал, что виды этого рода по-разному проявляют себя в отношении гибридизации. Многие довольно отдаленные виды свободно скрещиваются и образуют фертильные гибриды; с другой стороны, есть много близкородственных пар видов, между которыми существуют непреодолимые барьеры, препятствующие межвидовым скрещиваниям [4]. Репродуктивные барьеры среди веймутовых сосен развиты довольно слабо, и многие виды успешно переопыляются. К ним относятся сосна восточная веймутова (*P. strobus* L.), сосна западная веймутова (*P. monticola* Douglas

ex D. Don), сосна мексиканская веймутова (*P. ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl.), сосна мелкоцветковая (*P. parviflora*), сосна гималайская (*P. wallichiana*), сосна румелийская (*P. peuce* Griseb.) [3, 4, 6]. Российские виды 5-хвойных сосен (кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour), кедр корейский (*P. koraiensis* Sieb. et Zucc.) и кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel)) крайне редко использовались для искусственной гибридизации с другими видами. Контролируемые скрещивания кедра сибирского с некоторыми видами р. Pinus проводились лишь в 70-х годах XX века [1]. Возможность межвидовых скрещиваний определяется таксономической принадлежностью обоих родителей, поэтому искусственная межвидовая гибридизация является одним из подходов при изучении филогении. Цель нашей работы заключалась в выявлении возможности и характера генетического взаимодействия между 5-хвойными соснами с разной степенью родства.

Объектами для контролируемого скрещивания выступали кедр сибирский, кедр корейский, а также гибриды кедра сибирского и кедрового стланика. Опыт проводили на научном стационаре «Кедр» ИМКЭС СО РАН, где данные виды и гибриды представлены прививками. Для опыления использовали пыльцу 11 видов и 4 разных гибридов 5-хвойных сосен: *P. pumila, P. koraiensis, P. cembra, P. parviflora*, *P. armandii*, *P. strobus*, *P. monticola, P. ayacahuite*, *P. peuce*, *P. wallichiana, P. schwerinii, P. sibirica* × *koraiensis, P. sibirica* × *pumila, P. flexilis* × *parviflora, P. pumila* × *parviflora.* Сбор пыльцы проводился в нашем научном стационаре и в европейских арборетумах в конце мая — начале июня 2012 г. Опыление проводили в июне 2012 г.: всего было опылено 15 клонов кедра корейского, 11 клонов кедра сибирского и 7 клонов гибридов кедра сибирского и кедрового стланика.

Для проведения контролируемого опыления женские шишки изолировали бумажными пакетами (использовали крафт-бумагу) за 1—2 дня до вылета пыльцы. После изолирования шишек фазы их развития наблюдали каждый день, опыление проводили двукратно в рецептивные фазы женской шишки. Изоляторы снимали после того, как чешуи женской шишки полностью смыкались. Шишки были собраны в августе 2013 г. В каждой шишке подсчитывали число развитых и число недоразвитых семян. Качество развитых семян определяли рентгенографическим методом [2].

У кедра корейского было опылено 240 шишек, у кедра сибирского — 184, у гибридов кедра сибирского и кедрового стланика — 105 шишек. Сохранность шишек у видов после контролируемого опыления была очень хорошей, и в среднем потери от опада озими не превышали 7 %. В разных комбинациях скрещивания сохранность шишек существенно варьировала от выживания всех шишек до полного их опада. Так, у кедра корейского опали все шишки, опыленные пыльцой *P. schwerinii*. У кедра сибирского наблюдался наибольший опад шишек, опыленных пыльцой *P. pumila*. У гибридов опад озими не превышал 10 %.

В опыте с контролируемыми скрещиваниями у кедра сибирского и гибридов кедра сибирского и кедрового стланика опыление чужой пыльцой обычно не приводило к существенному уменьшению числа семян в шишке, исключение составляло опыление пыльцой *P. wallichiana*, которое повлекло за собой двукратное снижение числа семян в шишке (табл. 1). У кедра корейского, напротив, такое снижение было обычным явлением и произошло почти в каждом варианте опыления, кроме двух скрещиваний: *P. koraiensis* × *P. monticola* и *P. koraiensis* × *P. cembra*. В некоторых случаях у кедра корейского в шишках отсутствовали семена (как развитые, так и недоразвитые). Такие шишки наблюдались в скрещиваниях с *P. peuce*, *P. wallichiana*, *P. ayacahuite*.

Анализ качества семян показал, что кедр корейский не образует полных семян, имеющих хорошо развитый зародыш, с *P. strobus*, *P. wallichiana*, *P. pumila*, *P. ayacahuita*, *P. cembra*, *P. peuce*, также не было полноценных семян от опыления пыльцой гибридов *P. flexilis* × *P. parviflora*, *P. sibirica* × *P. pumila*. Больше всего полных семян было получено от возвратных скрещиваний кедра корейского с гибридами *P. sibirica* × *P. koraiensis* (табл. 2). Среди межвидовых скрещиваний наиболее успешным было *P. koraiensis* × *P. armandii*, а в скрещиваниях с *P. parviflora* и *P. monticola* было получено всего по 1 полноценному семени.

Кедр сибирский в нашем опыте не формировал полных семян в скрещиваниях с пятью видами: *P. strobus*, *P. monticola*, *P. peuce*, *P. schwerinii*, *P. parviflora*. Лучшая генетическая совместимость (более 63 % полных семян) кедра сибирского наблюдалась с кедром европейским. Довольно много полных семян получено от возвратных скрещиваний с гибридами *P. sibirica* × *P. koraiensis, P. sibirica* × *P. pumila*. Интересно отметить, что от скрещивания с сосной гималайской (*P. wallichiana*) было получено несколько десятков полных семян. С 4 видами (*P. armandii*, *P. ayacahuita*, *P. parviflora* × *P. pumila*, *P. pumila*) были получены лишь единичные семена.

В скрещиваниях, в которых гибриды кедра сибирского и кедрового стланика были материнскими деревьями, опыление прошло успешно как в случае с контролируемым самоопылением, так и с сосной мелкоцветковой, хотя в последнем случае было получено всего 4 полных семени, среди которых только одно имело хорошо развитый зародыш. Предыдущие наши исследования показали, что гибриды кедра сибирского и кедрового стланика успешно скрещиваются с обоими родительскими видами как в качестве материнского растения, так и в качестве опылителя [5].

Таблица 1. Характеристика шишек, полученных в результате контролируемых скрещиваний

Используемая пыльца	Число шишек, сохранившихся к осени в год опыления, шт.	Число собранных шишек, шт.	Число семян в шишке, шт.	Доля недоразвитых семян, %	Число развитых семян, шт.
Pinus koraiensis					
Свободное опыление	–	25	63,9	6,8	59,5
parviflora	28	9	8,8	2,5	8,6
armandii	36	13	11,7	7,9	10,8
sibirica × koraiensis	40	23	32,6	40,3	19,5
monticola	28	21	50,8	2,6	49,5
wallichiana	35	16	6,6	3,8	6,4
strobus	16	8	22,6	4,4	21,6
pumila	2	2	20,0	15,0	17,0
ayacahuite	26	6	4,5	7,4	4,2
flexilis × parviflora	1	1	1,0	0,0	1,0
cembra	7	4	81,3	0,6	80,8
peuce	4	4	0,3	0,0	0,3
sibirica×pumila	3	1	29,0	3,4	28,0
Pinus sibirica					
Свободное опыление	–	36	42,1	2,3	41,1
armandii	27	20	58,8	3,9	56,5
ayacahuite	10	10	61,3	7,6	56,6
cembra	32	32	60,4	7,0	56,2
wallichiana	17	17	22,1	1,6	21,7
parviflora × pumila	9	9	35,7	6,2	33,4
pumila	9	3	74,3	5,4	70,3
sibirica × pumila	14	9	54,1	7,4	50,1
sibirica × koraiensis	3	2	57,5	5,2	54,5
parviflora	27	27	50,6	4,1	48,5
schwerinii	4	4	67,5	5,2	64,0
strobus	29	29	58,6	4,0	56,3
monticola	14	14	40,9	4,7	38,9
peuce	10	9	51,2	3,7	49,3
Гибриды *P. sibirica* и *P. pumila*					
Свободное опыление	–	10	25,4	36,6	16,1
sibirica × pumila	34	27	23,0	27,8	16,6
parviflora	63	51	18,1	28,2	13,0

Таблица 2. Качество семян кедра корейского, кедра сибирского и гибридов кедра сибирского и кедрового стланика

Тип опыления или используемая пыльца	Число просмотренных семян, шт.	Число полных семян, шт. / %	Число семян с недоразвитым эндоспермом, шт. / %	Число пустых семян, шт. / %
Pinus koraiensis				
Свободное опыление	752	568 / 75,5	7 / 0,9	177 / 23,5
parviflora	74	1 / 1,4	0 / 0,0	73 / 98,6
armandii	137	14 / 10,2	1 / 0,7	122 / 89,1
sibirica × koraiensis	415	244 / 58,8	5 / 1,2	166 / 40,0
monticola	1039	1 / 0,1	0 / 0,0	1038 / 99,9
Pinus sibirica				
Свободное опыление	1551	1105 / 71,2	63 / 4,1	383 / 24,7
armandii	1018	1 / 0,1	0 / 0,0	1017 / 99,9
ayacahuite	488	1 / 0,2	0 / 0,0	487 / 99,8
cembra	1580	1004 / 63,5	44 / 2,8	532 / 33,7
wallichiana	353	45 / 12,7	0 / 0,0	308 / 87,3
parviflora × pumila	270	3 / 1,1	3 / 1,1	264 / 97,8
pumila	191	1 /0,5	0 /0,0	190 / 99,5
sibirica × pumila	381	158 / 41,5	16 / 4,2	207 / 54,3
sibirica × koraiensis	98	33 / 33,7	7 / 7,1	58 / 59,2
Гибриды *P. sibirica* и *P. pumila*				
Свободное опыление	248	37 / 14,9	24 / 9,7	187 / 75,4
sibirica × pumila	295	62 / 21,0	22 / 7,5	211 / 71,5
parviflora	522	4 / 0,8	20 / 3,8	498 / 95,4

Таким образом, результаты наших исследований выявили репродуктивную совместимость кедра сибирского и кедра корейского с родственными 5-хвойными видами. Было показано, что возвратные скрещивания видов с гибридами намного успешнее, чем скрещивания между видами. Совместимость российских видов с североамериканскими крайне низкая, полноценные семена удалось получить в двух вариантах скрещиваний: *P. sibirica* × *P. ayacahuite* и *P. koraiensis* × *P. monticola*. Более успешными были скрещивания кедра сибирского и кедра корейского с экзотическими азиатскими видами *P. wallichiana* и *P. armandii* соответственно.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Титов Е. В.* Опыт скрещивания кедра сибирского с другими соснами в условиях северо-восточного Алтая // Лесоведение. 1977. № 4. С. 81—87.
2. *Щербакова М. А.* Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1965. 36 с.
3. *Critchfield W. B.* Hybridization and classification of the white pines (Pinus section Strobus) // Taxon. 1986. 35 (4): 647—656.
4. *Mirov N. T.* The genus Pinus. N.—Y.: Ronald, 1967. 602 p.
5. *Vasilyeva G. V., Goroshkevich S. N.* Crossability of *Pinus sibirica* and *P. pumila* with their hybrids // Silvae Genetica. 2013. 62 (1-2): 61—68.
6. *Wright J. W.* Species hybridization in the white pines // Forest Sci. 1959. 5: 210—222.

***

УДК 574.472:502.4:630

СТРУКТУРА РАЗНООБРАЗИЯ В ГРУППЕ СОВМЕСТИМЫХ ВИДОВ КАК БАЗОВОЙ ЕДИНИЦЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ НА ГЕНЕТИЧЕСКОМ УРОВНЕ ЕГО ОРГАНИЗАЦИИ

С. Н. ГОРОШКЕВИЧ

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия

АННОТАЦИЯ

Предложена новая система форм изменчивости лесных древесных растений. Показано, что экотип и популяция не являются внутривидовыми ареальными отдельностями, а представляют собой лишь два ключевых и взаимодополняющих принципа организации генетически совместимых особей. На примере лесных древесных растений обосновано выделение группы совместимых видов как базовой единицы биологического разнообразия на генетическом уровне его организации.

Разнообразие (изменчивость) есть фундаментальное свойство живого. Оно лежит в основе существования и развития живой природы. Вся история биологии есть история изучения разнообразия. Эта история очень сложна, как и само понятие. Сложные и важные вопросы обычно изучаются одновременно с разных сторон: разными научными дисциплинами, а внутри каждой из дисциплин — разными научными школами. В каждой из тех и других складывается своя система организации знаний, соответственно, своя терминология. На начальных этапах познания научные дисциплины и научные школы не мешают друг другу, ибо каждая из них исследует объект с какой-то одной стороны. По мере освоения объекта они начинают соприкасаться, взаимодействовать, конкурировать. Системы знаний и системы терминов при этом переплетаются и нередко входят в противоречие. Универсальная система знаний есть идеал. Идеал есть диалектическая противоположность реальности. Он невоплотим по определению. Его нельзя достичь, но суть нашей научной деятельности — это вечное стремление к нему. Мой доклад есть попытка сделать маленький шаг в сторону идеала и вдохновить ученое сообщество на дальнейшее движение.

В лесной науке до сих пор наиболее употребительна классификация изменчивости С. А. Мамаева [2]. Вот она:

Тип изменчивости	**Форма изменчивости**
Внутри вида	Половая
	Индивидуальная
	Хронографическая
	Экологическая
	Географическая
	Гибридогенная
Внутри организма	Эндогенная

Эта система хороша своим принципом: сочетанием уровней (тип) и факторов (форма) разнообразия. Она, бесспорно, сыграла большую организующую роль. Однако она явно нуждается в совершенствовании на основе ее же базового принципа. Рассмотрим необходимые изменения. (1) Половая изменчивость. Очевидно, что пол — это всего лишь признак (группа признаков), но никак не фактор (группа факторов). Значит, эту форму изменчивости следует исключить. (2) Хронографическая изменчивость. По С. А. Мамаеву, это онтогенез и сезонные циклы развития. Почему она отнесена к внутривидовой изменчивости? Ее логично отнести к организменному уровню, это тоже эндогенная (модификационная) изменчивость, только не пространстве, а во времени. Исключаем. (3) Гибридогенная изменчивость. По С. А. Мамаеву, это изменчивость в зонах межвидовой гибридизации. Опять же непонятно, почему она отнесена к внутривидовой. Ясно, что это явление другого, более высокого, уровня организации. Непонятно также, почему, обсуждая изменчивость внутри группы близкородственных видов, мы ограничиваемся лишь ее сравнительно редким и частным случаем — межвидовой гибридизацией. Очевидно, что логичней рассмотреть этот уровень разнообразия во всей его широте. Назовем эту изменчивость межвидовой в рамках группы генетически совместимых видов. (4) Изменчивость внутри вида. Очевидно, что здесь налицо, как минимум, два уровня. Это группы внутри вида и особи внутри группы. О какой группе идет речь, если это группа для исследования индивидуальной изменчивости? Это максимально однородный во всех отношениях *выдел* или — в другой системе терминов — *ценопопуляция*. Вносим в схему соответствующее изменение. (5) Внутри вида дифференцирующие генофонд факторы естественного отбора четко делятся на две большие группы. Первая — зонально-провинциальные (макроклимат и все, что с ним связано); вторая — интразонально-интрапровинциальные (все остальное). Первая группа факторов дифференцирует вид на **цельные уникальные** отдельности — географические (климатические) экотипы. Вторая группа дифференцирует географические экотипы на **мозаично повторяющиеся разрозненные неуникальные отдельности** — почвенные и другие экотипы. По С. А. Мамаеву, это географическая и экологическая изменчивость соответственно. Вносим в схему соответствующее изменение. (6) После проведенных преобразований в каждом типе изменчивости осталось по одной форме, они как бы слились. Поэтому необходимость двух столбцов в таблице отпала сама собой. Вносим соответствующее изменение и получаем итоговый вариант:

Тип (форма) изменчивости:
Внутри группы близкородственных совместимых видов — межвидовая;
Внутри вида — географическая;
Внутри географического экотипа — экологическая;
Внутри группы особей (выдел, ценопопуляция) — индивидуальная;
Внутри организма — эндогенная.

В этой системе прежде всего обращает на себя внимание отсутствие ПОПУЛЯЦИИ. Почему? Видимо, потому, что популяция не является структурной единицей вида. Вот, пожалуй, наиболее полное определение популяции из книги Н. В. Тимофеева-Ресовского с соавторами [3]: «совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции». Отличное определение. Отличное потому, что честное: в нем 6 элементов неопределенности (подчеркнуты). Под это определение подходит совокупность генетически совместимых особей принципиально любого масштаба: от микроизолята до вида в целом. Очевидно, что термин «популяция» в этом понимании неприменим к лесным древесным видам, которые в большинстве своем имеют сплошные ареалы и (если исключить исключения) представляют собой гигантские мегапопуляции. Понятно, что некоторые ее сегменты более тесно генетически интегрированы внутри себя, чем между собой. Исследование этих вопросов вполне актуально для понимания того, как живет и развивается вид. Но любое корректное исследование как раз и показывает следующее: (1) У лесных древесных видов нет конкретного уровня разнообразия, который принципиально отличался бы от двух соседних уровней настолько, что именно его можно было бы назвать популяцией в строгом смысле, а остальные уровни назвать популяцией было бы нельзя. (2) Степень генетического взаимодействия внутри двух соседних внутривидовых отдельностей лишь ненамного выше, чем между этими отдельностями. Поэтому ни о каких реальных границах между ними как популяциями в строгом смысле и речи быть не может. Значит, не может быть и речи о выделении популяций как неких ареальных отдельностей внутри вида**.** Принципиально решить проблему можно только признав, что популяция — это не ареальная отдельность, а принцип структурной организации генетического разнообразия. Любые совокупности генетически совместимых особей — от двух отдельно стоящих деревьев до группы совместимых видов с перекрывающимися ареалами — есть популяции разного уровня.

В науке о структуре изменчивости есть два ключевых понятия — популяция и экотип. Термин «популяция» имеет генетическое происхождение. Тем не менее существует много определений популяции, где очень силен экологический компонент. Термин «экотип» имеет экологическое происхождение. Тем не менее главной задачей исследования экотипов является выявление наследственного компонента в их разнообразии. Так что же такое популяция и экотип: почти синонимы или одинаково необходимые взаимодополняющие понятия? Очевидно, что они перекрываются в той части, в которой популяция и экотип характеризуются некоторой общностью генотипического состава, но в популяции она определяется родством особей и уровнем генетического обмена, а в экотипе — общностью среды обитания и факторов естественного отбора. Таким образом, два термина характеризуют разнообразие с разных, но одинаково важных сторон: популяционно-генетической и эколого-генетической.

Принцип выделения популяционно-генетических единиц — уровень генетического обмена, соответственно, родства особей; на практике, видимо, доля мигрантов (зигот) или полумигрантов (гамет) в генофонде данной отдельности. В современных терминах это примерно такой ряд: дем → субпопуляция → собственно популяция → группы популяций разного ранга (включая подвиды и совместимые виды) → группа совместимых видов.

Принцип выделения эколого-генетических единиц — близость генотипического состава; на практике, видимо, уровень различий в генотипическом составе, главным образом, в адаптивной части генома. В современных терминах это примерно такой ряд: ценопопуляция (почвенный + микроклиматический экотип) → смежный ряд ценопопуляций → совокупность нескольких таких похожих рядов (например, на уровне мезоклиматических отдельностей) → совокупность нескольких таких совокупностей (например, на уровне макроклиматических отдельностей) → вид или гибридная зона → группа совместимых видов.

Понятно, что уровень генетического обмена и близость генотипического состава обычно связаны между собой. Но связь эта не жесткая, корреляционная. Поэтому актуальны обе параллельные шкалы. У растений популяцией в строгом смысле обычно называют такую ареальную совокупность особей, внутри которой налицо интенсивный обмен генами на семенном и (или) пыльцевом уровне. Почему у исследователей всегда было желание втиснуть популяцию в ряд экологических единиц, а в число ее признаков включить близость генотипического состава? Потому что этому условию — интенсивный обмен генами на семенном и (или) пыльцевом уровне — часто соответствует конкретный эколого-географический уровень организации, а именно ряд смежных ценопопуляций (типов леса). Часто, но далеко не всегда. Нередко интенсивный генетический обмен имеется на других эколого-географических уровнях. Более того, высокий (популяционный) уровень интеграции возможен НА ЛЮБОМ (!) эколого-географическом уровне: от самого низкого до самого высокого. Он возможен на более низком, ценопопуляционном уровне: это многократно и убедительно показано на примере суходольных и болотных сосняков. Но возможен он и на максимально высоком, межвидовом уровне: опять же многократно и убедительно показано, что многие «хорошие» виды в гибридных зонах образуют, бесспорно, единую популяцию. Некоторая проблема есть со средними уровнями эколого-генетической организации: мезо- и макроклиматическими экотипами. Действительно, на равнине нет и не может быть высокого уровня их интеграции. Не может его быть и в горах на пыльцевом уровне из-за различий между экотипами в сроках цветения. Но в горах на семенном уровне он вполне возможен. На пологом макросклоне мезоклиматические экотипы могут быть довольно тесно интегрированы через обмен семенами. На крутом макросклоне тесно интегрированными могут быть и макроклиматические экотипы.

Таким образом, экотип и популяция — это не отдельности с границами. Это ПРИНЦИПЫ организации структуры. Две смежных территориальных совокупности могут образовывать единую популяцию (активно обмениваться генами), но быть совершенно разными экотипами (закономерно и существенно различаться по генотипическому составу). И наоборот, две разобщенных территориальных совокупности могут быть разными популяциями (почти не обмениваться генами), но принадлежать к одному экотипу (достоверно не отличаться по генотипическому составу в его адаптивной части).

В любом определении популяции или экотипа обязательно есть фраза «совокупность особей определенного вида». Возникает вопрос: как же быть с гибридными зонами, которые есть почти у всех лесных древесных видов? Там происходят активные и интересные процессы межвидового генетического взаимодействия, включая адаптивную эволюцию. Как они там могут происходить, если в гибридной зоне нет ни популяций, ни экотипов? Этот простой пример показывает, что популяция или экотип вовсе не структурные элементы вида. Они — основополагающие принципы существования и развития живой материи на определенном уровне ее организации. На каком? На том, где генетические различия не мешают генетическому взаимодействию. Обычно считается, что таковое взаимодействие осуществляется лишь внутри вида как основной систематической категории. Ибо основным критерием вида считается его нескрещиваемость с другими видами. Однако если посмотреть на реальную ситуацию, то среди лесных древесных растений мы с большим трудом найдем несколько таких видов. Добрая половина

видов (если не 2/3) имеют современные гибридные зоны. Остальные либо имели их в прошлом (сетчатая эволюция), либо могут иметь их в будущем (так как генетически совместимы).

В настоящее время очевидно, что реальные сколько-нибудь значительные эволюционные новообразования появляются совсем не так, как предполагал Ч. Дарвин. Главным условием их появления является генетическая несовместимость новой ветви филогенетического древа с материнской ветвью. Из этой новой ветви, если она обладает еще и какими-то актуальными свойствами, в дальнейшем развивается новая система ветвления: совокупность существенно разных, но генетически совместимых отдельностей. Именно такая система ветвления и является главной, основной, центральной единицей эволюции живой материи. Она является таковой потому, что внутри нее протекает процесс дарвиновской сетчатой микроэволюции, а вне ее — процесс недарвиновской дихотомической макроэволюции. И протекают эти два процесса по принципиально разным законам!

Какие варианты решения этой проблемы возможны? Их всего два. (1) Пользуясь современным основным критерием вида, объединить все ныне существующие генетически совместимые виды в один вид. (2) Не рассматривать больше вид как основную систематическую категорию, основную единицу и основной продукт эволюционного процесса. Считать таковыми совокупность генетически совместимых видов. Оба варианта очень сложны в плане их практической реализации. Ф. Д. Авров [1], который впервые поставил этот вопрос, выступил за второй вариант. Он предложил общепризнанные ныне виды оставить в покое, а главной формой существования живой материи считать род. Споры о том, является ли какая-то совокупность особей видом, он предложил прекратить. «Что вижу, то и вид», — сказал он. А видит каждый по-своему. Критерием рода он предложил считать абсолютно объективный признак — генетическую совместимость входящих в него видов. Приглашаем ученое сообщество присоединиться к этой идее и тем самым сделать решительный шаг в сторону естественной системы природы.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Авров Ф. Д.* Экология и селекция лиственницы. Томск: Спектр, 1996. 213 с.
2. *Мамаев С. А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 283 с.
3. *Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов К В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.

***

УДК 581.142

ФРАКЦИОННЫЙ СОСТАВ БЕЛКОВ И ПОСЕВНЫЕ КАЧЕСТВА ЖИЗНЕСПОСОБНЫХ СЕМЯН ПИХТЫ СИБИРСКОЙ

В. В. ЕРМОЛЕНКО, С. Г. ПРОКУШКИН

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Установлены посевные качества и содержание общего, белкового азота и фракций белков семян пихты сибирской в зависимости от интенсивности роста дерева (по классам Крафта) и расположения семян в генеративном ярусе кроны. Выявлена высокая зависимость всхожести семян от содержания в них белкового азота ($r = 0.88$), а также количества альбуминов ($r = 0.97$), труднорастворимой фракции ($r = 0.93$) и глобулинов ($r = 0.76$).

Качество семян, как и интенсивность развития растения в период гетеротрофного питания, определяются темпами мобилизации запасных веществ, среди которых азотистым соединениям принадлежит особая роль. От их содержания, скорости трансформации и использования в метаболических процессах в значительной степени зависит успешность прорастания и дальнейший рост проростков в экстремальных условиях среды.

В исследованиях были использованы семена пихты сибирской *(Abies sibirica* Ledeb) Козульского лесничества (56° с. ш. и 92° в. д.) с пробной площади, расположенной на юго-восточном склоне (зеленомошно-папоротниково-крупнотравный тип леса, возраст — 120 лет, высота — 22 м, полнота — 0.7, бонитет — III). Сбор образцов семян проводился в конце августа 2010 г. Для сбора было отобрано по 3 дерева с I по V классы роста и развития (всего 15 деревьев). Для выявления влияния эколого-фитоценотических условий, определяющих изменения во фракционном составе белков семян и их посевных качеств, женский генеративный ярус был условно разделен еще на три части, которые в дальнейшем приняты за верхнюю, среднюю и нижнюю части генеративного яруса крон [9]. Среди общего количества полнозернистых семян поврежденных выявлено 6 % для верхней части генеративного яруса. Полнозернистые семена, способные прорастать сразу после их сбора, в дальнейшем называем жизнеспособными. При определении посевных качеств семена с деревьев одного класса роста были объединены в один образец по их положению в генеративном ярусе кроны (верх, середина, низ

яруса).

Определение посевных качеств семян производили по ГОСТу 14161-86. Оценка посевных качеств семян в образцах производилась подсчетом количества проросших семян через 7, 14 и 21 сутки проращивания. Исследования по установлению содержания общего, белкового азота и отдельных его фракций были проведены в семенах пихты по общепринятой в биохимии и физиологии растений методике [1, 5]. На основании содержания отдельных форм азота оценивали общее количество белков в образцах.

Установлено, что энергия прорастания и лабораторная всхожесть семян у деревьев разного класса роста зависит от их расположения в генеративной сфере кроны и в шишке. Наибольшей всхожестью обладают семена, расположенные в средней части шишки и верхней части генеративного яруса. Максимальное значение лабораторной всхожести семян с деревьев I класса роста составляет 44.2 %, IV класса — 21 % в верхней части яруса (рис. 1).

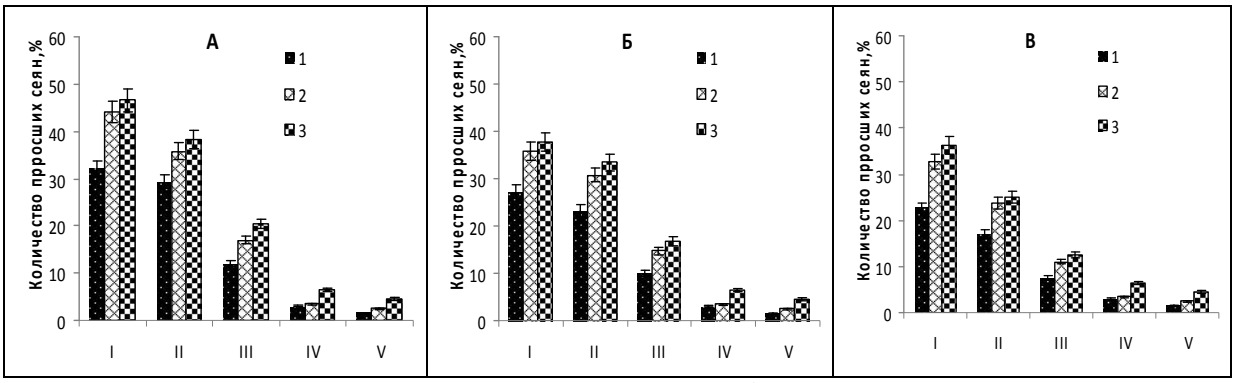


Рисунок 1. Всхожесть семян пихты у деревьев разного класса по Крафту (А — верх, Б — середина, В — низ генеративного яруса кроны); 1 — энергия прорастания, 2 — лабораторная, 3 — потенциальная всхожесть, %

При изучении содержания общего и белкового азота в семенах из разных частей генеративного яруса кроны отмечено, что независимо от класса роста дерева семена, собранные из верхней части, обладают максимальным их содержанием, которое составляет от 10.2 до 10.6 мг/г а. с. в. для общего и от 7.4 до 9.5 мг/г а. с. в. для белкового азота. В семенах из средней и нижней частей количество азота значительно ниже, и различия в его содержании всегда достоверны. Показано, что в семенах из всех частей генеративной сферы преобладает труднорастворимая фракция белкового азота, которая составляет от 1.3 ± 0.08 до 3.7 ± 0.14 мг/г а. с. в. (рис. 2). Затем по мере убывания следуют глобулины и альбумины, достигая в семенах из верхней генеративной части крон деревьев I класса 2.3 ± 0.08 и 1.7 ± 0.07 мг/г а. с. в., в средней части — 1.4 ± 0.02 и 1.7 ± 0.07 мг/г а. с. в. соответственно (рис. 2).

Выявлена положительная зависимость между содержанием в семенах белкового азота и их лабораторной всхожестью, составляющая r = 0.88 с величиной достоверности аппроксимации $R^2 = 0.77$, что характерно для деревьев как I, так и IV класса роста по Крафту (рис. 3 А). Высокая положительная зависимость установлена и между лабораторной всхожестью и водорастворимой фракцией (r = 0.97), которая, как считают исследователи, выполняет функцию катализатора, отвечает за физиологическую активность семян и играет защитную роль в стабилизации протоплазмы при адаптации к экстремальным условиям среды (рис. 3 Б) [2, 3, 6].

Также выявлена зависимость между всхожестью семян и содержанием трудно- и солерастворимой фракциями, которая составила 0.93 и 0.76 соответственно (рис. 3 Б). Большое содержание труднорастворимой фракции азота в семенах пихты и очень высокая корреляция ее со всхожестью вполне закономерна, так как нерастворимые белки играют роль в повышении энергетической эффективности дыхания клетки, а также входят в состав клеточных структур [4, 7]. Кроме того, эта фракция регулирует транспорт ионов в клетку [8].

Выявленная корреляция между количеством солерастворимой фракции и всхожестью семян также закономерна. Глобулины в семенах растений являются в основном запасными белками, отличающимися по ряду признаков: они тканеспецифичны, синтезируются позднее других белков, дольше накапливаются и в первую очередь расходуются при прорастании семян [2, 10].

Зависимость между содержанием спирто- и щелочерастворимой фракций азота в семенах и их всхожестью оказалась незначительной (0.01—0.27).

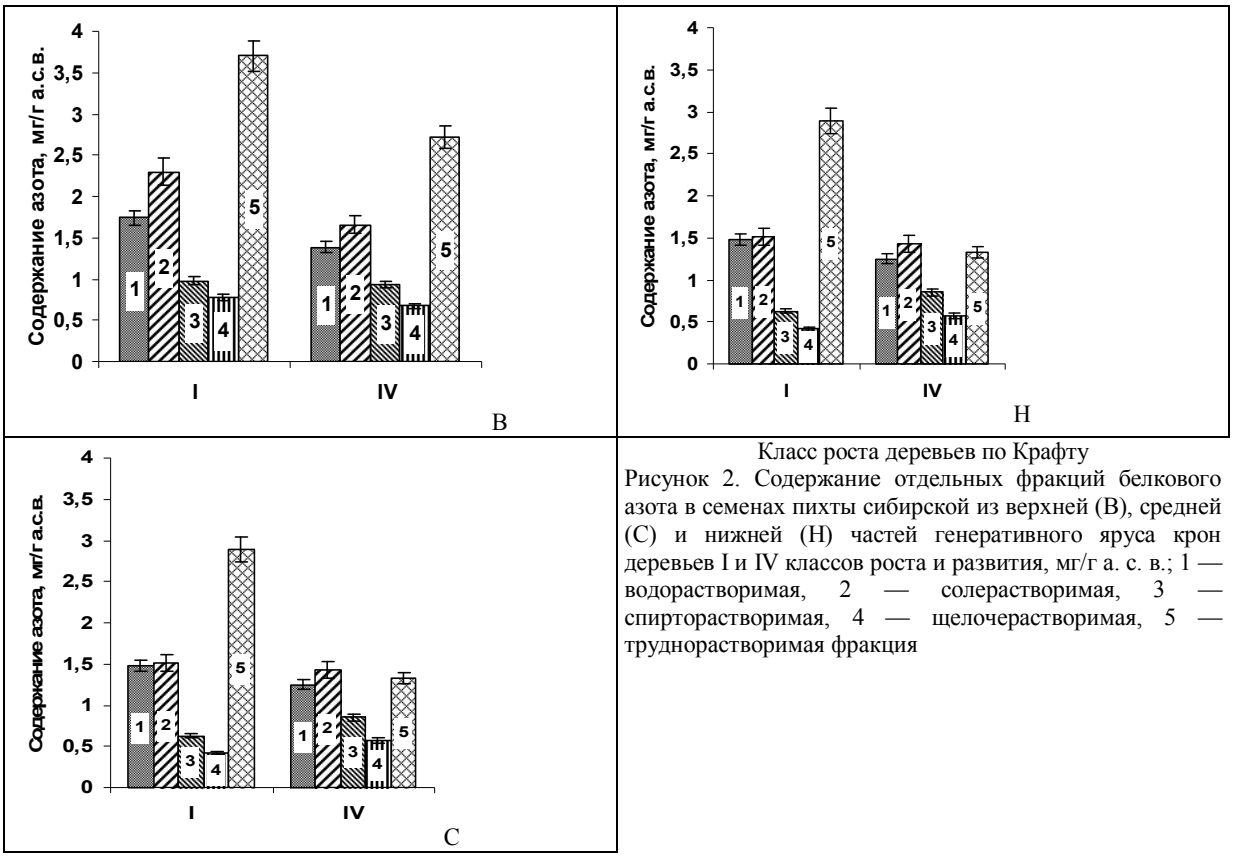


Рисунок 2. Содержание отдельных фракций белкового азота в семенах пихты сибирской из верхней (В), средней (С) и нижней (Н) частей генеративного яруса крон деревьев I и IV классов роста и развития, мг/г а. с. в.; 1 — водорастворимая, 2 — солерастворимая, 3 — спирторастворимая, 4 — щелочерастворимая, 5 — труднорастворимая фракция

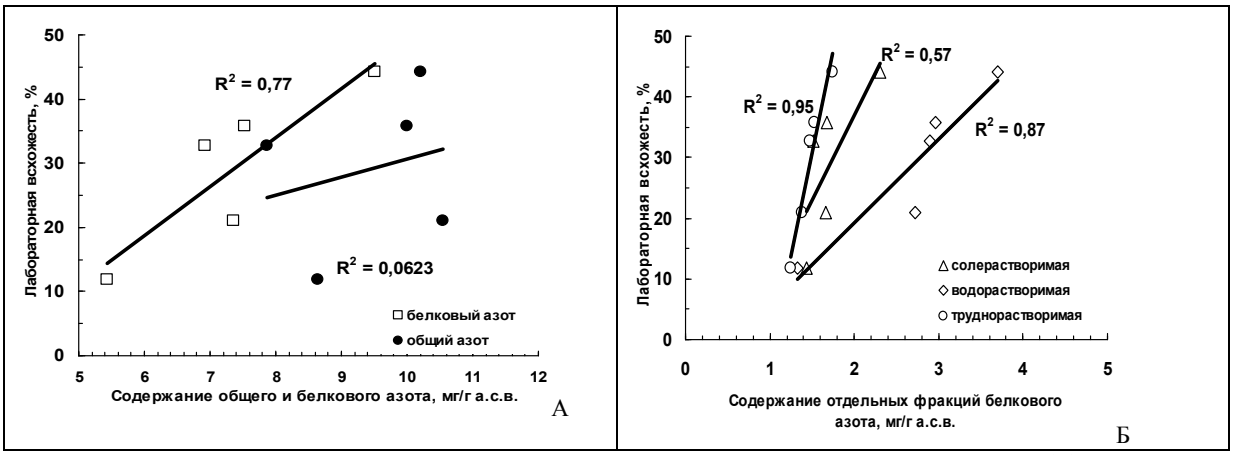


Рисунок 3. Зависимость лабораторной всхожести семян от содержания в них общего, белкового (А) и отдельных фракций азота (Б)

Выводы.

1. Отмечена существенная зависимость посевных качеств семян пихты сибирской от эколого-фитоценотических условий. Их высокие показатели наблюдаются у семян деревьев I и II классов роста в верхней части генеративного яруса кроны, в средней части шишки и с высоким содержанием азота.

2. Содержание белкового азота в жизнеспособных семенах пихты сильно варьирует в зависимости от эколого-фитоценотических условий, и оно всегда выше в семенах деревьев I класса роста с максимальным его количеством в верхней части генеративного яруса кроны.

3. В жизнеспособных семенах во всех частях кроны деревьев после труднорастворимой фракции белкового азота преобладают глобулины и альбумины, причем в верхней части генеративного яруса кроны содержание глобулинов всегда несколько выше, чем в остальных ее частях.

4. Отмечена высокая положительная корреляция между лабораторной всхожестью семян и содержанием в них белкового азота, а также с количеством альбуминов, труднорастворимой фракцией и глобулинами.

ЛИТЕРАТУРА
1. *Ермаков А. И., Арасимович В. В., Смирнова-Иконникова М. И.* Методы биохимического исследования растений. Ленинград, 1972. 456 с.
2. *Лазарева Т. Н.* Полиморфизм белков семян у видов и сортов гречихи Fagopyrum Mill.: Автореф. дис. ... канд биол. наук: 03.00.12. Санкт-Петербург, 2007. 19 с.
3. *Новожилова О. А., Арефьев Л. П., Прусаков А. Н.* Альбумины и глобулины семян злаков и оценка их разнообразия // Известия РАН. Серия биологическая. 1999. 1. С. 16—25.
4. *Пахомова В. М.* Основные положения современной теории стресса и неспецифический адаптационный синдром у растений // Цитология. 1995. 1/2. С. 66—91.
5. *Починок Х. Н.* Методы биохимического анализа растений. Киев: Наукова думка, 1976. 334 с.
6. *Прокушкин С. Г., Абаимов А. П., Прокушкин А. С.* Структурно-функциональные особенности лиственницы Гмелина в криолитозоне Центральной Эвенкии. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2008. 163 с.
7. *Садилова М. Ю.* Азот в белках прорастающих семян лиственниц Гмелина и сибирской: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Красноярск, 2005. 17 с.
8. *Судачкова Н. Е., Милютина И. Л., Семенова Г. П. и др.* Влияние экологических стрессов на состав метаболитов в сеянцах сосны // Лесоведение. 1990. 1. С. 49—57.
9. *Третьякова И. Н., Бажина Е. В.* Морфоструктура кроны и состояние генеративной сферы у пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах близ озера Байкал // Изв. РАН. Сер. биол. 1995. 6. С. 685—692.
10. *Чиркова Т. В.* Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002. 260 с.

***

УДК 575.22: 582.475.4

ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ: ИССЛЕДОВАНИЕ *EX SITU*

Е. А. ЖУК

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия

АННОТАЦИЯ
Внутривидовая дифференциация кедрового стланика по морфологическим признакам была исследована на примере семенного потомства из 5 популяций, выращенного в однородных условиях. Районы происхождения семян были расположены в разных типах климата: резко континентальном, субарктическом с чертами морского и муссонном. Различия между популяциями по всем признакам были значимыми. Длина и диаметр ствола, высота и ширина кроны, длина побегов и хвои, интенсивность ветвления в целом уменьшались от западных популяций к восточным.

Кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel.) имеет самый большой ареал среди видов подрода Strobus [12], составляющий около 6 млн км^2, основная часть которого находится на территории России [7]. Кедровый стланик имеет жизненную форму стланца (стелющегося дерева), является преимущественно субарктическим и субальпийским видом.

Растение имеет очень высокие показатели генетической изменчивости: в частности, исследования аллозимного полиморфизма показали, что этот вид обладает самой высокой степенью генетической изменчивости среди видов семейства Pinaceae [2, 3, 4, 5, 6, 8, 11]. Исследования внутривидового разнообразия по морфологическим признакам проводились только в природных популяциях. В частности, была показана изменчивость по длине побегов и хвои в зависимости от климатических условий [10] и изменчивость по структуре и форме семенных чешуй женских шишек [1, 13].

Неизвестно, насколько географическая и экологическая изменчивость морфологических признаков генетически обусловлена, потому что исследования морфологии ex situ у кедрового стланика до сих пор не проводились. Целью данной работы было выявить различия по морфологическим признакам у кедрового стланика различного географического происхождения при выращивании в одинаковых условиях.

Семена были собраны в августе 2004 г. в 5 российских популяциях кедрового стланика (табл. 1). Популяции расположены далеко друг от друга и охватывают большую часть климатического разнообразия ареала.

В каждой популяции было выбрано по 25 деревьев, с каждого из которых было собрано по 5 шишек. После 3-месячной холодной стратификации смешанные образцы семян из каждой популяции были посеяны в открытый грунт в мае 2005 г. на научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (56°14′ с. ш., 84°30′ в. д., 150 м н. у. м., умеренно континентальный климат) В мае 2008 года сеянцы были пересажены в школьное отделение питомника и выращивались с размещением 30 × 40 см.

Таблица 1. Географическое положение и тип климата районов происхождения растительного материала

Экотип	Широта	Долгота	Высота н. у. м.	Тип климата
Нижнеангарск	55°47′ с. ш.	109°34′ в. д.	700 м	резко континентальный
Северо-Муйский хребет	56°10′ с. ш.	113°30′ в. д.	900 м	резко континентальный
Циммермановка	51°17′ с. ш.	139°13′ в. д.	100 м	муссонный
Кунашир	44°20′ с. ш.	145°40′ в. д.	150 м	муссонный
Магадан	59°34′ с. ш.	150°48′ в. д.	175 м	субарктический с чертами морского

В 2012 г. у 8-летних сеянцев были измерены высота и ширина кроны, длина ствола и его диаметр на высоте 2 см от поверхности почвы, длина главных годичных побегов 2010, 2011 и 2012 годов, длина хвои 2011 и 2012 гг., подсчитано число боковых ветвей на стволе. Так как кедровый стланик способен к полеганию, длина ствола и высота сеянца — это разные величины. Высота измерялась как расстояние от поверхности почвы до высшей точки сеянца. Выборка из каждой популяции содержала от 31 до 78 сеянцев.

С помощью критерия Колмогорова — Смирнова было установлено, что все признаки имели нормальное распределение. Для оценки разнообразия между популяциями по этим признакам использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Если анализ показывал, что совокупность неоднородна, то разные популяции сравнивали с помощью теста Дункана. Значимость различий между популяциями показана буквами: наличие одинаковой буквы у разных популяций означает отсутствие значимых различий между ними по данному признаку.

Межпопуляционное разнообразие было высоким. Однофакторный дисперсионный анализ показал наличие значимых различий ($P < 0{,}0001$) между популяциями по всем морфологическим признакам. Лучшими по всем ростовым признакам были сеянцы из Нижнеангарска, худшими — из Магадана (рис. 1). Сеянцы из Нижнеангарска превосходили Магаданские в 2—3 раза. Остальные 3 группы по этим признакам занимали промежуточное положение между сеянцами из Нижнеангарска и Магадана. В свою очередь, по большинству ростовых признаков сеянцы из Циммермановки уступали сеянцам с Северо-Муйского хребта и Кунашира, а по остальным занимали среднее положение между ними.

Длина и диаметр ствола, высота и ширина кроны, длина побегов и хвои в целом уменьшались от западных популяций к восточным. Интенсивность ветвления, которую отражает число боковых ветвей, также уменьшалась с запада на восток. Отчасти это объясняется, вероятно, общим угнетением роста сеянцев из восточных популяций, вследствие чего у них снижалась способность к формированию боковых побегов.

Высокий уровень изменчивости может объясняться двумя причинами. Первая причина — сильная климатическая и топографическая подразделенность ареала. Популяции формировались в условиях принципиально разного климата, были разделены горными хребтами и при перенесении в нехарактерные для них условия по-разному проявляли ростовой потенциал. Вторая причина — происхождение популяций из разных позднеплейстоценовых ледниковых рефугиумов.

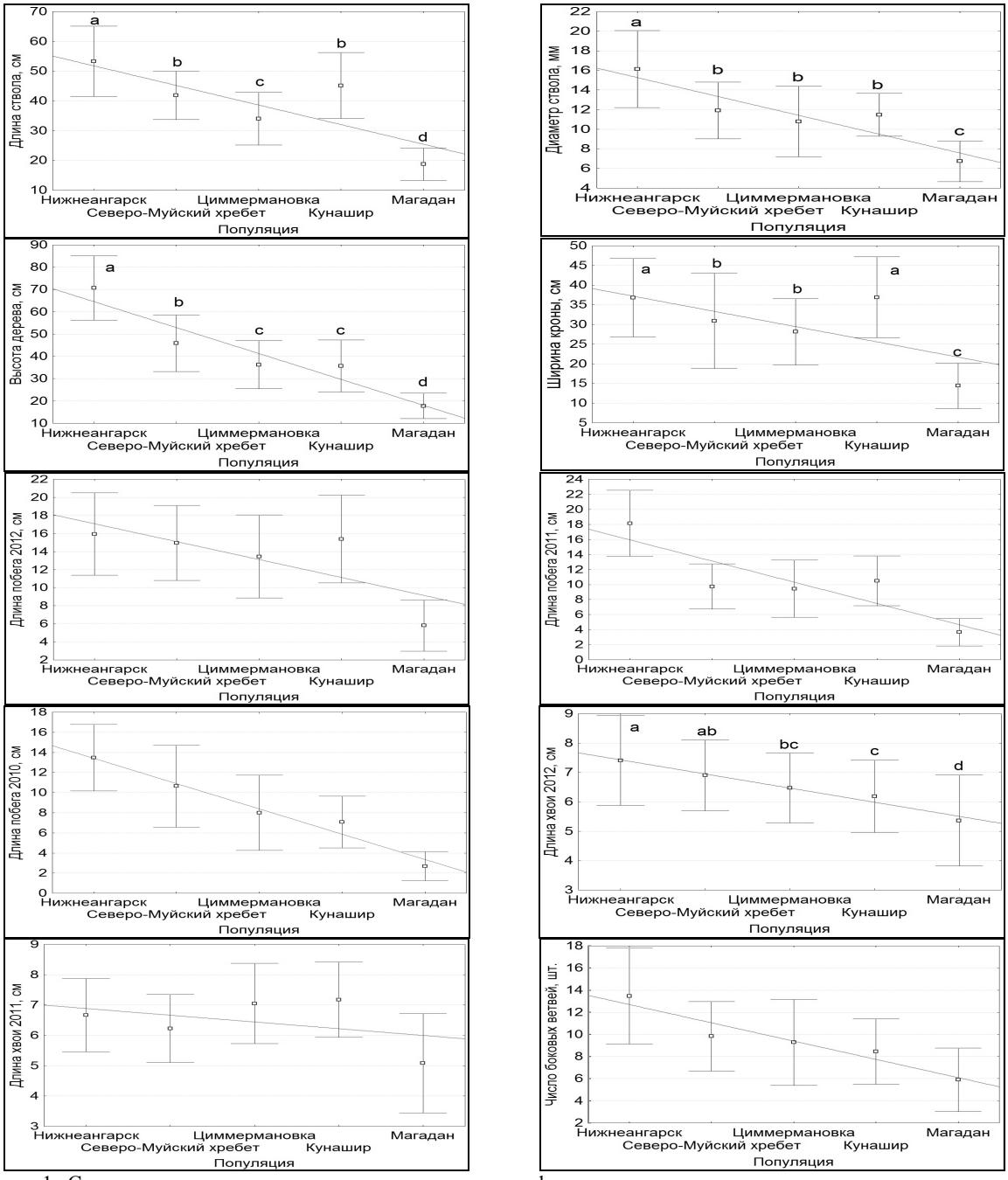


Рисунок 1. Средние значения и стандартные отклонения морфологических признаков у семенного потомства из различных популяций кедрового стланика

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ветрова В. П., Савенкова Ю. В.* Изменчивость количественных признаков семенных чешуй и шишек кедрового стланика // Лесоведение. 2009. 1. С. 42—51.
2. *Крутовский К. В., Политов Д. В., Алтухов Ю. П.* Межвидовая генетическая дифференциация кедровых сосен Евразии по изоферментным локусам // Генетика. 1990. 26 (4). С. 694—707.
3. *Наконечная О. В., Холина А. Б., Корень О. Г., Janeček V., Kohutka A., Gebauer R., Журавлев Ю. Н.* Характеристика генофондов трех популяций *Pinus pumila* (Pall.) Regel на границах ареала // Генетика. 2010. 46 (12). С. 1609—1618.
4. *Малюченко О. П., Политов Д. В., Белоконь Ю. С., Белоконь М. М.* Генетическая дифференциация кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel в Прибайкалье / О. П. Малюченко [и др.] // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 38—45.
5. *Goncharenko G. G., Padutov V. E., Silin A. E.* Allozyme variation in natural populations of Eurasian pines. I. Population structure genetic variation and differentiation in *Pinus pumila* (Pall.) Regel from Chukotsk and Sakhalin // Silvae Genetica. 1993. 42 (4—5). P. 237—253.
6. *Krutovskii K. V., Politov D. V., Altukhov Y. P.* Study of genetic differentiation and phylogeny of stone pine species using

isozyme loci // Proceedings — Intern. workshop on subalpine stone pines and their environment: The status of our knowledge. Ogden, Utah: USDA Forest Service Intermountain Research Station, 1994. P. 19—30.
7. *Mirov N. T.* The genus *Pinus.* New York: The Ronald Press Company, 1967.
8. *Politov D. V., Krutovskii K. V.* Phylogenetics, genogeography and hybridization of 5-needle pines in Russia and neighboring countries // Five-needle pine species: Genetic improvement, disease resistance, and conservation. IUFRO Working Party 2.02.15. Proceedings RMRS-P–032 (July 24—25, 2001, Medford, OR). Ogden, Utah, USA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 2004. P. 85—97.
10. *Takahashi K.* Shoot growth chronology of alpine dwarf pine (*Pinus pumila*) in relation to shoot size and climatic conditions: a reassessment // Polar Bioscience. 2006. 19: 123—132.
11. *Tani N., Tomaru N., Araki M., Ohba K.* Genetic diversity and differentiation in populations of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) in Japan // Canadian Journal of Forest Research. 1996. 26 (8): 1454—1462.
12. *Syring J., Farrell K., Businsky R., Cronn R., Liston A.*. Widespread genealogical nonmonophyly in species of *Pinus* subgenus *Strobus* // Systematic Biology. 2007. 56: 163—181.
13. *Vetrova V. P.* Geometric morphometric analysis of shape variation in the cone-scales of *Pinus pumila* (Pall.) Regel (*Pinaceae*) in Kamchatka // Botanica Pacifica. 2013. 2 (1): 19—26.

***

УДК 630.232+631.523

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КЛОНОВЫХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В АЛТАЙСКОМ КРАЕ

К. Г. ЗАЦЕПИНА[1, 2], А. К. ЭКАРТ[1], В. В. ТАРАКАНОВ[1], М. М. БЕЛОКОНЬ[3], Ю. С. БЕЛОКОНЬ[3], А. Я. ЛАРИОНОВА[1], Д. В. ПОЛИТОВ[3], А. Н. КРАВЧЕНКО[1]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Филиал ФБУ «Рослесозащита» — «Центр защиты леса Алтайского края», Барнаул, Россия
[3] Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва, Россия

АННОТАЦИЯ
Проведен сравнительный анализ аллозимной изменчивости в трех клоновых плантациях и пяти естественных насаждениях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Алтайском крае. Искусственные и естественные популяции довольно близки по среднему числу аллелей на локус, средней наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности. Доля полиморфных локусов в клонированных популяциях незначительно выше, чем в естественных. Средняя генетическая дистанция D_N между клоновыми плантациями почти в 2 раза ниже, чем между естественными насаждениями.

К настоящему времени в России отобраны тысячи плюсовых деревьев основных лесообразующих видов, потомствами которых созданы тысячи гектаров лесосеменных и архивных клоновых плантаций [6]. В этой связи остро встает вопрос о том, насколько сильно влияет «плюсовая» селекция на генетическую гетерогенность и устойчивость искусственных популяций.

Имеющиеся данные о различиях в уровне полиморфизма между естественными популяциями и лесосеменными плантациями плюсовых деревьев сосны обыкновенной противоречивы. Некоторые исследователи констатируют отсутствие существенных различий [3], другие обнаруживают сужение изменчивости под действием искусственного отбора [5, 9, 10]. При этом данные по Сибири, на территории которой сосредоточена большая часть лесов России, отсутствуют. Исходя из изложенного, цель работы заключалась в сравнении клоновых плантаций и естественных популяций сосны обыкновенной в Алтайском крае по уровню их генетического полиморфизма, оцениваемого с помощью анализа изменчивости аллозимных локусов.

В качестве объектов исследования выбраны три клоновые плантации и пять естественных популяций сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., расположенные на относительно небольшой площади в пределах Присалаирского (№ 69а) и Бурла-Касмалинского (№ 69б) подрайонов Верхне-Обского лесосеменного района [7] (табл. 1). Клоновые лесосеменные плантации 1980 и 1988 годов закладки (далее ЛСП-80 и ЛСП-88 соответственно) и архив клонов 1996 г. (далее АК-96) созданы вегетативными потомками плюс-деревьев, отобранными в указанных выше лесосеменных районах, за исключением ЛСП-80, на которой частично представлены клоны плюс-деревьев из Алтайского низкогорного района (№ 70). Подробное описание исследуемых плантаций можно найти в работе [4]. На плантацию анализировали 20—45 клонов.

Естественные популяции подобраны с расчетом возможности их сравнения с клоновыми плантациями. Популяции Ларичиха и Бобровка располагаются в северной и южной частях правобережных приобских боров в границах лесосеменного подрайона 69а, остальные популяции взяты в северо-восточных частях ленточных боров в границах лесосеменного подрайона 69б. В анализ брали по 25—30 случайно отобранных взрослых деревьев, за исключением популяции Бобровка, в которой

использовали подрост сосны.

Таблица 1. Местоположение популяций (плантаций) и происхождение плюс-деревьев, представленных на плантациях

Популяции (плантации)	Лесничество	Координаты популяций			№ лесосеменного района	
		с. ш.	в. д.	Высота н. у. м., м	Популяции	Плюс-деревья
АК-96	Озерское	53°41'	83°47'	192	69а	69а
ЛСП-88	Озерское	53°40'	83°45'	175		69а, 69б
ЛСП-80	Озерское	53°40'	83°45'	177		69б, 70
Ларичиха	Ларичихинское	53°52'	83°10'	193		-
Бобровка	Бобровское	53º14'	83º56'	210		-
Мамонтово	Новичихинское	52º42'	81º38'	210	69б	-
Ребриха	Ребрихинское	53º03'	82º20'	160		-
Макарово	Кулундинское	53º17'	82º00'	170		-

Материалом для исследования послужили вегетативные почки, собранные с отдельных деревьев. Гомогенизацию почек осуществляли в 1—2каплях экстрагирующего буфера 0.05 М Трис-HCl pH 7,7, содержащего поливинилпирролидон (3 %), дитиотрейтол (0,06 %), трилон Б (0,02 %) и β-меркаптоэтанол (0,05 %). Разделение экстрактов проводили методом горизонтального электрофореза в 13%-м крахмальном геле в трех буферных системах. Гистохимическое окрашивание ферментов после электрофореза осуществляли по стандартным прописям [11, 14, 12 и др.] с некоторыми модификациями. Для изучения генетической структуры популяций анализировали следующие ферментные системы и локусы (в скобках указано число выявленных аллелей): MDH — *Mdh-1* (2), *Mdh-2* (2), *Mdh-3* (2); GOT — *Got-1* (3), *Got-2* (5), *Got-3* (3); SkDH — *Skdh-1* (7), *Skdh-2* (2); 6-PGD — *6-Pgd-2* (3); FDH — *Fdh* (4); PGM — *Pgm-1* (3), *Pgm-2* (1); GDH — *Gdh* (2); IDH — *Idh* (1); ADH — *Adh-1* (2), *Adh-2* (4); LAP — *Lap-1* (1), *Lap-2* (3). Обозначение ферментов, локусов и аллелей производили по Ф. Айала [1].

Всего было проанализировано 18 локусов, их которых три (*Idh*, *Lap-1* и *Pgm-2*) оказались мономорфными. На основании распределения наблюдаемых генотипов были рассчитаны частоты аллелей изоферментных локусов и стандартные показатели генетической изменчивости (табл. 2).

Таблица 2. Показатели генетической изменчивости в исследованных популяциях

Объект	P, %	N_a	N_e	H_O	H_E	F
АК-96	83,3	2,389	1,369	0,217	0,217	- 0,021
ЛСП-88	72,2	2,222	1,398	0,238	0,227	- 0,033
ЛСП-80	77,8	2,056	1,359	0,211	0,221	0,017
Среднее по плантациям	*77,8 ± 2,36*	*2,222 ± 0,408*	*1,375 ± 0,142*	*0,222 ± 0,119*	*0,222 ± 0,071*	*-0,012 ± 0,162*
Ларичиха	72,2	2,056	1,387	0,231	0,224	- 0,012
Бобровка	77,8	2,222	1,385	0,225	0,226	- 0,102
Мамонтово	77,8	2,222	1,404	0,244	0,230	- 0,048
Ребриха	77,8	2,389	1,415	0,223	0,243	0,059
Макарово	61,1	2,278	1,425	0,224	0,236	0,060
Среднее по популяциям	*73,3 ± 2,69*	*2,233 ± 0,347*	*1,403 ± 0,132*	*0,229 ± 0,093*	*0,232 ± 0,088*	*-0,009 ± 0,264*
Среднее по всем вариантам	75,0 ± 2,58	2,229 ± 0,357	1,393 ± 0,149	0,227 ± 0,104	0,228 ± 0,091	-0,010 ± 0,234

Примечание. P — полиморфность (процент полиморфных локусов); N_a — среднее число аллелей на локус; N_e — среднее эффективное число аллелей на локус; H_O — средняя наблюдаемая гетерозиготность; H_E — средняя ожидаемая гетерозиготность; F — индекс фиксации (коэффициент инбридинга).

Сравнение наших данных с литературными свидетельствует, что изученные популяции сосны в целом характеризуются средним для вида уровнем генетического разнообразия [5, 8—10]. При этом почти по всем показателям плантации и естественные популяции оказываются очень близки. Лишь по доле полиморфных локусов наблюдается недостоверная тенденция к ее повышению на 4,5 % на клоновых плантациях в сравнении с популяциями (t = 1,241; v = 6; p > 0.10),причем максимальная оценка 83,3 % тоже относится к одной из плантаций. Возможно, увеличение полиморфности обусловлено некоторым смещением частот редких аллелей в выборке клонов. Таким образом, на уровне усредненных оценок внутрипопуляционного генетического разнообразия клоновые плантации по меньшей мере не уступают естественным популяциям, что свидетельствует о сохранении в них достаточно высокого уровня полиморфизма.

Что касается значений индекса фиксации Райта, то они невелики (F_{IS} = -0,017, F_{IT} = 0,012), из чего следует, что популяции сосны, произрастающие в исследованной части ареала, находятся в состоянии,

близком к равновесному соотношению генотипов (согласно равновесию Харди — Вайнберга). Величина индекса F_{ST}, отражающего долю межпопуляционной изменчивости, варьировала от 0,005 (*Adh-1*) до 0,048 (*Got-1*), составив в среднем характерную для сосны величину 0,028. Наибольший вклад в межпопуляционную дифференциацию вносят локусы *Got-1, Mdh-3, Skdh-2* и *Pgm-1* (F_{ST} равно 0,048; 0,042; 0,040 и 0,036 соответственно).

Генетическое расстояние D_N [13] между популяциями в целом варьирует от 0,0033 до 0,0175, что характерно для различий между географически близкими (смежными) популяциями (табл. 3). Например, для сосны обыкновенной в Западной Сибири и Казахстане приводятся генетические дистанции в пределах от 0,007 до 0,016 [8]. Но обращает на себя внимание то, что в целом степень различий между клоновыми плантациями существенно ниже, чем между природными популяциями. Диапазон оценок D_N в первом случае составляет 0,0033—0,0065; во втором — 0,0051—0,0175. Усредненные значения генетической дистанции в варианте «между плантациями» составляют 0,0045 ± 0,0010, в то время как «между естественными популяциями» — 0,0085 ± 0,0013, что почти в 2 раза выше. По критерию Вилкоксона — Манна — Уитни [2] эти различия статистически значимы на уровне $p < 0,05$ ($U_{эксп} = 3$; $n_1 = 3$; $n_2 = 10$). При этом средняя генетическая дистанция в варианте «плантации — популяции» составляет 0,0093 ± 0,0008.

Таблица 3. Генетические расстояния D_N М. Неи [13] между изученными популяциями сосны обыкновенной

Популяции	АК-96	ЛСП-88	ЛСП-80	Ларичиха	Бобровка	Мамонтово	Ребриха	Макарово
АК-96	0,0000	0,0037	0,0033	**0,0084**	**0,0117**	0,0060	**0,0080**	**0,0076**
ЛСП-88		0,0000	0,0065	**0,0110**	**0,0161**	0,0103	**0,0125**	**0,0105**
ЛСП-80			0,0000	0,0053	**0,0129**	0,0053	0,0058	0,0082
Ларичиха				0,0000	**0,0175**	0,0066	0,0054	**0,0078**
Бобровка					0,0000	0,0051	**0,0092**	**0,0134**
Мамонтово						0,0000	0,0048	0,0069
Ребриха							0,0000	**0,0113**

Примечание. Жирным шрифтом выделены оценки D_N между популяциями, для которых значения χ^2 теста на гетерогенность аллельных частот достоверны на уровне $p < 0.05$.

В целом полученные результаты могут объясняться тем, что на клоновых плантациях представлены «смешанные» генофонды различных локальных популяций, что снижает «межплантационные» различия. Однако некоторые факты трудно объяснить с этих позиций. Первым из них является низкий уровень различий между плантациями ЛСП-80 и АК-96, которые основаны плюс-деревьями из различных лесосеменных районов (табл. 1). К сожалению, мы не располагаем выборками насаждений из района 70. Тем не менее отметим, что, например, средняя генетическая дистанция между районами 69а (популяции Ларичиха и Бобровка) и 69б (популяции Мамонтово, Ребриха и Макарово) составляет 0,0079 ± 0,0013, а соответствующие дистанции для парных сравнений варьируют в пределах 0,0051—0,0134, что существенно выше генетической дистанции между рассматриваемыми плантациями D_N = 0,0033 (табл. 3). Второй интересный факт состоит в том, что плантация АК-96, основанная исключительно потомками плюс-деревьев из Ларичихинского лесничества, достоверно дистанцирована от естественной популяции Ларичиха из этого же лесничества (D_N = 0,0084). Из этих фактов допустимо предположение, что массовый отбор на скорость роста по крайней мере в некоторых ситуациях сопровождается изменением генетической структуры по аллозимным локусам. Для проверки этого предположения необходимы более детальные исследования.

В заключение отметим, что максимальная оценка D_N = 0,0175 наблюдается между естественными популяциями Ларичиха и Бобровка из одного и того же лесосеменного района 69а, что соответствует уровню их дифференциации по частотам фенов [4].

ЛИТЕРАТУРА

1. *Айала Ф.* Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир, 1984. 232 с.
2. *Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н.* Биометрия. Л.: ЛГУ, 1982. 264 с.
3. *Гончаренко Г. Г., Силин А. Е., Падутов А. Е.* и др. Генетические ресурсы сосен, елей и пихт бывшего Советского Союза: анализ состояния генофондов, филогенетических взаимоотношений и организации генома // Программы сохранения и постоянного воспроизводства лесных генетических ресурсов в новых независимых государствах бывшего СССР. Зволен-Рим: Арбора Паблишерс, 1998. С. 89—106.
4. *Кальченко Л. И.* Анализ изменчивости клонов плюсовых деревьев и естественных насаждений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Алтайском крае с использованием методов фенетики: Дис. канд. с.-х. наук: 06.03.01. Йошкар-Ола: Поволжский государственный технологический университет, 2013. 127 с.
5. *Камалова И. И., Карачанская С. И., Ефимов Ю. П.* Генетическая изменчивость сосны обыкновенной на лесосеменной плантации и в аутохтонном насаждении в лесостепной зоне // Генетика. 1994. Т. 30 (приложение). С. 64.
6. *Кобельков М. Е.* Лесное семеноводство на пороге перемен // Лесная Россия. Лесное семеноводство. 2008. № 9. С.

4—8.
7. *Лесосеменное* районирование основных лесообразующих пород в СССР. М.: Лесная пром-сть, 1982. 368 с.
8. *Санников С. Н., Петрова И. В.* Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 246 с.
9. *Шигапов З. Х.* Генетический анализ природных популяций и лесосеменных плантаций сосны обыкновенной // Генетика. 1994. Т. 30 (приложение). С. 183.
10. *Шигапов З. Х.* Частота самоопыления в природных популяциях и на лесосеменных плантациях сосны обыкновенной // Лесоведение. 1997. № 1. С. 51—56.
11. *Brewer G. J.* Introduction to isozyme techniques. N.Y.—L.: Academ. Press, 1970. 186 p.
12. *Manchenko G. P.* Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels. G.P CRC Press, Inc., 1994. 574 p.
13. *Nei M.* Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. V. 106. P. 283—292.
14. *Vallejos C. E.* Enzyme activity staining // Isozymes in plant genetics and breeding / Ed. By S. D. Tanksley, T. J. Orton. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ., 1983. P. 469—516.

***

УДК 630*232.11:582.47

РОЛЬ СЕЛЕКЦИИ В РЕШЕНИИ ПРОБЛЕМ КЕДРА СИБИРСКОГО (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR)

А. И. ЗЕМЛЯНОЙ

Западно-Сибирский филиал Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Новосибирск, Россия

АННОТАЦИЯ

Подведены итоги многолетних исследований по селекции кедра сибирского на семенную продуктивность. Опыт создания на селекционной основе семенных плантаций кедра в Присалаирье Новосибирской области показал очень раннее начало вступления их в репродуктивную фазу и более высокую семенную продуктивность по сравнению с естественными и припоселковыми кедровниками. Это открывает широкие перспективы для создания не только семенных плантаций, но и промышленных кедросадов для массового получения высокопитательных семян.

В решении проблем повышения продуктивности, качества и устойчивости лесов основная роль отводится селекционным методам. Основатель Института леса АН СССР академик В. Н. Сукачев отмечал, что проблему «преодоления барьера времени в лесоводстве «способна решить только селекция, поэтому среди основных научных задач института на первое место была поставлена «Разработка теории и методики селекции древесных пород в целях улучшения наших лесов...».

Кедровые леса по разнообразию получаемой из них продукции являются уникальной растительной формацией и своеобразным экологическим каркасом на территориях их произрастания. Особо важное значение они приобретают в горных районах, где формируют верхнюю границу леса, выполняя при этом почвозащитную, влагосберегающую и водорегулирующую функции.

Из всего многообразия полезных свойств кедра наибольшую ценность представляют его семена-орешки, которые не только служат кормом для многочисленных обитателей тайги, но и являются объектом массовых заготовок в качестве целебного и высокопитательного продукта. На основании детального исследования биохимического состава семян кедра установлено, что в их ядрышках содержится до 65 % жиров, 15 % углеводов и 17 % белков, включающих 19 аминокислот, в том числе наиболее дефицитных: триптофана, лизина, метионина, аргинина, цистина и гистидина. Семена кедра также содержат жирорастворимые витамины: А-ретинол, D-кальциферол, Е-токоферол, F, P, разнообразные биологически активные вещества и дефицитные микроэлементы (Mn, Zn, Cu, Co, I) [3]. Кедр сибирский благодаря сбалансированному комплексу биологически активных веществ в семенах по праву считается символом здоровья и долголетия. Поэтому селекцию кедра сибирского на семенную продуктивность следует считать наиболее важной и перспективной по сравнению с селекцией на смолопродуктивность, быстроту роста и качество стволовой древесины.

Интерес к кедру как «орехоносному» дереву известен с давних времен. Первопоселенцы Сибири по достоинству оценили полезность кедровых орешков, что нашло свое отражение в бережном отношении к деревьям кедра и создании полуокультуренных высокоурожайных припоселковых кедровников. Государственную значимость заготовки семян кедра приобрели после Великой Октябрьской революции: так, только в 1927 г. в Сибири было заготовлено 12000 тонн семян кедра.

В 1931г. был создан Институт кедра, сотрудники которого провели масштабные обследования лучших кедровников Горного Алтая, Восточной Сибири и Забайкалья. На основании полученных материалов Л. А. Шарнас и В. Г. Джебеян в 1934 г. разработали «Методику определения урожаев кедровых орехов и урожайности кедровников» [5], которая и в настоящее время является основой для проведения селекционных работ по семенной продуктивности кедра.

Особую роль в решении проблем кедра сыграла научно-производственная конференция по комплексному использованию и воспроизводству кедровых лесов (Новосибирск, 1959), которая послужила мощным импульсом всестороннегоих изучения. После перебазирования в 1959 г. Института леса и древесины СО РАН в г. Красноярск в его тематическом плане ведущее место отводилось кедровой тематике [4]. Значительные по объему и глубине исследования генеративных процессови селекции кедра сибирского в 1957—1983 гг. были проведены под руководством проф. Т. П. Некрасовой в лаборатории плодоношения хвойных пород отдела леса Института леса и древесины СО РАН. По итогам этих работ Т. П. Некрасова опубликовала классическую монографию «Биологические основы семеношения кедра сибирского» [2], а совместно с автором этой статьи была разработана «Методика отбора плюсовых деревьев кедра сибирского по семенной продуктивности» [1], утвержденная в 1980 г. Гослескомитетом СССР в качестве официального документа. Семенная продуктивность — интегральный показатель успешности осуществления генеративного процесса, который у деревьев кедра сибирского слагается из отдельных этапов и совершается в течение 3 вегетационных периодов.

В соответствии с требованиями этой методики в лесхозах Новосибирской области были отобраны и аттестованы плюсовые деревья кедра по семенной продуктивности. Заготовленные с этих деревьев черенки были привиты на 3—4-летние саженцы кедра, которые использовали для создания селекционных плантаций и клоновых архивов в Елбашинском лесничестве Бердского спецсемлесхоза. Создание этих плантаций проводилось специалистами производственной семеноводческой станции при непосредственном научно-методическом руководстве сотрудников лаборатории плодоношения хвойных пород Института леса и древесины, а также новосибирской лаборатории ЦНИИЛГиС. Черенки для прививок заготавливали с верхней части крон плюсовых деревьев в зимнее время с привлечением верхолазов. Строгое выполнение основных требований и научное руководство на всех этапах, а также достаточное финансирование работ обеспечили хорошее качество созданных лесосеменных плантаций и клоновых архивов, которые могут служить положительным примером для других регионов.

Очень удачным оказалось место закладки семенных плантаций кедра сибирского — южная часть выровненного плато Буготакских сопок (Приобский лесорастительный район). Удаление этого участка на 100 км от южной границы естественного ареала кедра обеспечило надежную изоляцию от заноса его фоновой пыльцы. Темно-серые лесные и дерново-слабоподзоленные почвы с мощным гумусовым горизонтом и достаточное увлажнение способствовали успешному росту и развитию деревьев кедра на плантациях. Особенностью мезоклимата этой территории является более позднее, на 7—10 дней, таяние снега, что значительно снижает вероятность повреждения мужских и женских генеративных органов кедра весенними заморозками. Этим объясняется более устойчивая динамика его семеношения.

Данные о семенной продуктивности лучших клонов в сравнении с деревьями кедра в насаждениях разного типа приведены в табл. 1.

Таблица 1. Сравнительная характеристика показателей семенной продуктивности деревьев в кедровых насаждениях разного типа

Наименования	Типы кедровых насаждений						
	Искусственные					Естественные	
	Клоновые архивы		Кедросад	Культуры		Припоселковые	Таежные
Возраст	21	31	27	52	70	120	180
Число деревьев на га,	250	250	100	456	538	88	204
в т. ч. с шишками	250	250	17	62	133	88	162
Диаметр, см	9,5	15,0	14,3	18,0	25,3	61,2	57,5
Высота, м	4,5	5,7	6,8	13,2	14,5	20,5	25,1
Проекция кроны, м²	11,9	13,8	12,6	10,2	11,3	86,5	30,2
Среднее число шишек	83,1	185,2	33,6	16,5	42,0	208,6	108,0
Семенная продуктивность, кг	1,4	3,2	0,4	0,1	0,4	2,8	1,6
Расчетный урожай, кг/га	348,8	798,8	60,8	72,5	54,5	241,6	262,4

Анализ табл. 1 позволяет сделать следующие выводы:

1. В загущенных лесных культурах деревья кедра очень поздно — в 35—70 лет — вступают в репродуктивную фазу и характеризуются низкой семенной продуктивностью.
2. В изреженных посадках (10 х 10 м) кедросада, созданного из непривитых саженцев, формирование генеративных органов начинается в 18—30 лет лишь в 17 % деревьев, очень сильно различающихся по количеству шишек в кронах.
3. Лучшие клоны, привитые черенками с лучших по семенной продуктивности деревьев, рано — в 7—10 лет — образуют шишки, количество которых очень быстро нарастает и достигает: в 20 лет — до 200, а в 30 лет — до 500 шишек на дерево.
4. Созданные по садовому типу 5 × 8 м семенные плантации позволяют широко применять средства

механизации для внесения удобрений, борьбы с вредителями и болезнями, а также сбора урожая, что способствует повышению семенной продуктивности деревьев и экономической эффективности производства семян.

5. Отсутствие в районе Буготакских сопок основного потребителя семян — кедровки тонкоклювой, массового размножения вредителей и болезней способствует более полному сохранению биологического урожая семян.
6. Указанные особенности семеношения плантаций в Присалаирье позволяют считать этот регион своеобразным «репродуктивным оптимумом» кедра, где обеспечивается его успешное генеративное развитие и, как следствие этого, повышенные и устойчивые урожаи семян.
7. Созданию в Присалаирье промышленных кедросадов благоприятствует наличие больших площадей заброшенных сенокосов, пастбищ и пашен, зарастающих мелколесьем.

Таким образом, девиз-мечта академика В. Н. Сукачева «О преодолении барьера времени в лесоводстве» по отношению к семенной продуктивности кедра сибирского успешно сбывается.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Земляной А. И., Некрасова Т. П.* Методика отбора плюсовых деревьев кедра сибирского по семенной продуктивности. М.: Госкомитет СССР по лесному хозяйству, 1980. 21 с.
2. *Некрасова Т. П.* Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 274 с.
3. *Руш В. А.* Новое в исследовании химического состава кедрового ореха / Использование и воспроизводство кедровых лесов. Новосибирск: Наука, 1971. С. 240—244.
4. *Труды* Института леса и древесины АН СССР / А. И. Ирошников, Е. Г. Минина, Л. Ф. Правдин, И. В. Семечкин и др. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 190 с.
5. *Шарнас Л. А., Джебеян В. Г.* Методика определения урожая кедровых орехов и урожайности кедровников / Рукопись СибНИИЛХ. Красноярск, 1934. 105 с.

***

УДК 630*165:575.17

ВЛИЯНИЕ ЭДАФО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОГО И ВОЗРАСТНОГО ФАКТОРОВ НА ФОРМИРОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

С. И. ИВАНОВСКАЯ, Д. И. КАГАН, В. Е. ПАДУТОВ

Институт леса Национальной академии наук Беларуси, Гомель, Беларусь

АННОТАЦИЯ

На основе изоферментного анализа 37 насаждений сосны обыкновенной естественного происхождения установлено, что формирование их генетической структуры происходит под воздействием эдафо-фитоценотических факторов. Вследствие произрастания в разных эдафотопах в сосняках черничных, с одной стороны, и сосняках мшистых и вересковых, с другой, формируется специфическая генетическая структура. На примере плюсовых насаждений *P. sylvestris* показано, что на генетическую структуру популяций может также оказывать влияние возрастной критерий.

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) на территории Беларуси является основной лесообразующей породой по своему народнохозяйственному значению, обширности распространения, степени экологической пластичности и уровню генетической изменчивости [1, 3, 6, 14]. Большинство популяционных исследований сосны обыкновенной посвящены общей оценке уровня генетической изменчивости в различных частях ареала [1, 6] и не уделяют при этом должного внимания особенностям формирования генетической структуры популяций в связи с произрастанием в неодинаковых экологических условиях. В опубликованных же к настоящему времени работах по оценке экологической изменчивости *P. sylvestris* в качестве основного фактора, влияющего на структуру насаждений, рассматривается гидрологический режим (суходольные и болотные насаждения) [4, 7, 8, 11, 13].

Целью данного исследования являлось изучение генетической структуры популяций сосны обыкновенной в Беларуси и влияния эдафо-фитоценотического и возрастного критерия на ее формирование.

Исследование проведено в основных для Беларуси типах сосняков (черничные, мшистые и вересковые). Всего проанализировано 37 насаждений сосны обыкновенной естественного происхождения, в т. ч. 20 в составе эксплуатационных лесов, 14 из плюсовых насаждений и три из НП «Беловежская пуща». В среднем для анализа отбиралось около 100 деревьев из каждого насаждения. В качестве экспериментального материала использовались диплоидные ткани почек. Генетический анализ проводили по 11 ген-ферментным системам, которые кодируются 20 изоферментными локусами [10].

Нами были установлены генотипы всех проанализированных деревьев по 20 изоферментным

генам и на основе полученных аллельных частот рассчитаны показатели дифференциации (D_N) для исследованных насаждений *P. sylvestris*. Сравнительный анализ групп показал, что наиболее сходной генетической структурой обладают сосняки вересковые (D_N = 0,003). Наибольшие различия выявлены для сосняков мшистых, где D_N в среднем равен 0,006. Для группы сосняков черничных коэффициент генетической дистанции составил в среднем 0,005. Сравнительный анализ значений D_N, проведенный нами ранее при изучении суходольных и болотных популяций сосны обыкновенной и рассчитанный для двух наиболее различающихся локусов (Gdh и Fe) [7], показал, что различия генетических структур между изученными экотипами в 3—10 раз превышают таковые между насаждениями со сходными условиями гидрологического режима. Следует отметить, что в целом по двум локусам генетическая дифференциация между насаждениями не превысила 5 % [7]. Значения D_N, полученные на основании анализа всех изученных локусов, находились в пределах межпопуляционных различий, выявленных для белорусских популяций сосны обыкновенной [1, 6]. В то же время другим исследователям удалось выявить различия между суходольными и болотными насаждениями сосны обыкновенной по аллельному составу и генетическим дистанциям Неи (на уровне популяций), рассчитанным с учетом всей совокупности проанализированных локусов [8]. При анализе популяций сосны обыкновенной из Западной Сибири (14 изоферментных локусов, восемь пар популяций) было установлено, что генетическая дифференциация между смежными суходольными и болотными популяциями в четыре раза выше, чем между соседними суходольными, и в два — чем между смежными болотными популяциями [11]. Интересно отметить, что сходные данные были получены при проведении исследований по дубу черешчатому в Беларуси, коэффициент генетической дистанции между суходольными и пойменными насаждениями (0,009) в два раза превысил значения D_N между различными популяциями суходольных дубрав (0,004) и в полтора раза — между популяциями пойменных дубрав (0,006) [2].

На основании значений коэффициентов генетической дистанции с использованием невзвешенного парно-группового метода кластерного анализа (UPGMA) была построена дендрограмма, позволяющая проиллюстрировать степень генетической дифференциации среди изученных популяций сосны обыкновенной (для основных типов сосняков Беларуси), которые были сгруппированы по лесосеменным районам (рис. 1). Сосняки черничные (особенно хорошо это видно в случае Полесского лесосеменного района) формируют относительно самостоятельный кластер, несколько обособленный от группы мшистых и вересковых сосняков. Такое разделение может быть объяснено тем, что рассматриваемые типы сосновых лесов характеризуются разными эдафическими условиями. Сосняки мшистые и вересковые произрастают на более сухих песчаных почвах, встречаясь также и на двучленах песок-супесь. Сосняки черничные, в свою очередь, в основном занимают более пониженные, влажные места с дерново-подзолистыми супесчаными и суглинистыми почвами, а в случае наиболее увлажненных условий могут иметь оторфованный горизонт [5]. Таким образом, вследствие произрастания в разных эдафотопах в сосняках черничных, с одной стороны, и сосняках мшистых и вересковых, с другой стороны, под влиянием гетерогенной среды обитания формируется специфическая генетическая структура, адаптированная к соответствующим условиям произрастания. В ряде случаев отдельные мшистые сосняки, произрастающие на территории обоих лесосеменных районов (Осиповичский л-з и НП «Беловежская пуща»), входили в состав кластера сосняков черничных (рис. 1). При этом необходимо отметить, что среди проанализированных сосняков мшистого типа эти насаждения были самыми молодыми, и их возраст не превышал 55 лет.

Сосняки мшистые и сосняки вересковые в обоих лесосеменных районах объединяются в один кластер (рис. 1), что свидетельствует о сходстве их генетических структур. Такое сходство можно объяснить как эдафо-фитоценотическими взаимосвязями типов сосновых лесов, так и сукцессионными изменениями, в том числе антропогенной природы. В первом случае сосняк мшистый и сосняк вересковый входят в состав одного эдафо-фитоценотического ряда (по В. Н. Сукачеву), контактируя друг с другом [5]. Во втором при изреживании древостоя в сосняке мшистом на его месте может формироваться сосняк вересковый. Так, с внедрением вереска обыкновенного под полог сосняков мшистых в связи с нарушением их полноты образуются производные дигрессивные ассоциации, в которых вереск преобладает в покрове. В случае антропогенной природы сукцессионных изменений (вырубка) фитоценозы, часто относимые лесоустроителями к соснякам вересковым, будут представлять собой дигрессивно-демутационные возрастные ассоциации коренных мшистых типов [5]. Учитывая, что возраст исследованных нами сосняков вересковых составлял 45—65 лет, что меньше возраста сосняков мшистых в 1,5—2 раза, при принятии в качестве основной причины сходства генетических структур сосняков вересковых и мшистых сукцессионные изменения более вероятной является природная сукцессия без влияния антропогенного фактора.

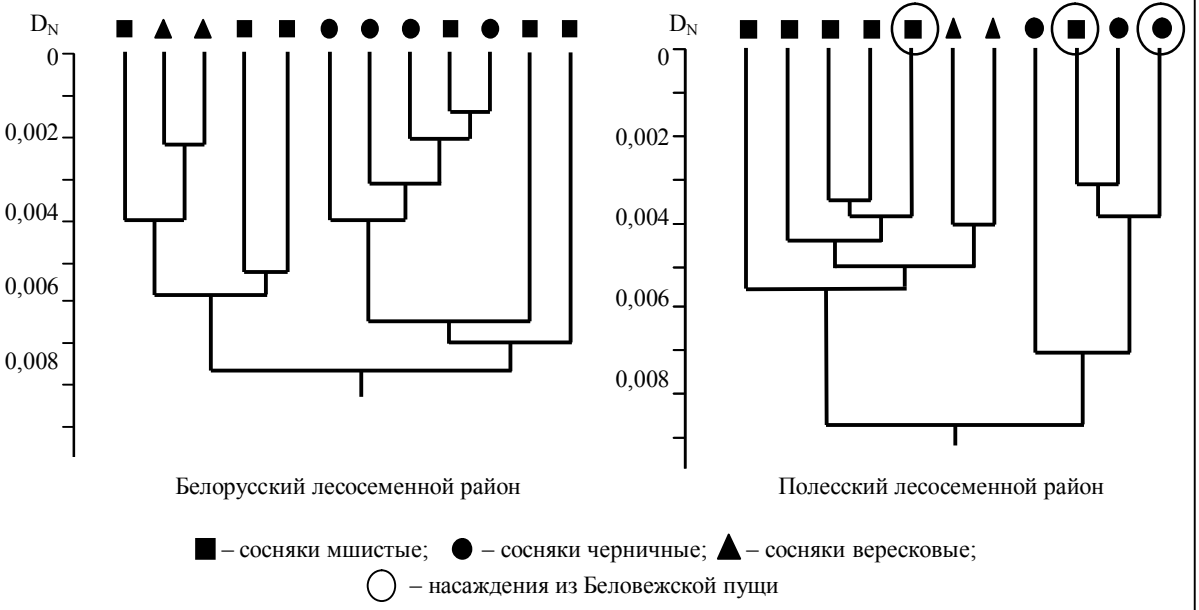
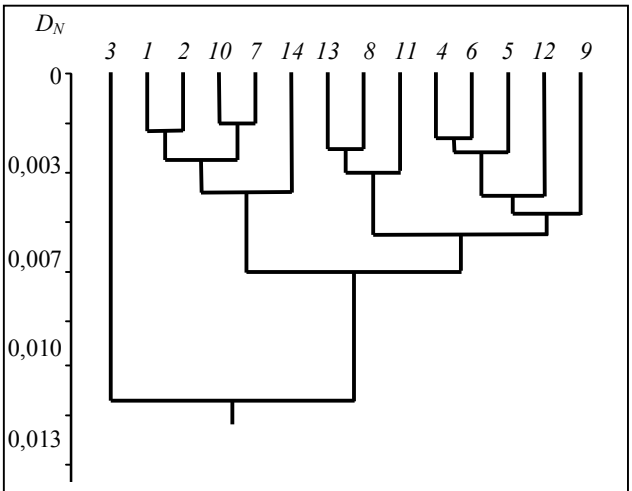


Рисунок 1. Лесотипологическая дифференциация *P. sylvestris* в Белорусском и Полесском лесосеменных районах

Помимо влияния эдафо-фитоценотических факторов нами были изучены особенности формирования генетической структуры насаждений сосны обыкновенной в зависимости от их возраста. При этом для минимизации антропогенного воздействия были проанализированы только плюсовые насаждения. В результате проведенного генетического анализа плюсовых насаждений было выявлено, что среднее значение D_N для них составило 0,006. На рис. 2 представлена дифференциация исследованных плюсовых насаждений Беларуси. Из рисунка видно, что все проанализированные плюсовые насаждения сосны обыкновенной формируют три кластера. Отдельно отстоит насаждение № 3 из Россонского лесхоза (Заборское лесничество), что свидетельствует об отличиях его генетической структуры от остальных исследованных плюсовых насаждений. Интересно отметить, что это плюсовое насаждение имеет самое низкое значение ожидаемой гетерозиготности, достоверно отличающееся от установленного в сосновых древостоях эксплуатационных лесов.



1 — Верхнедвинский л-з; *2* — Россонский л-з, Россонское лес-во; *3* — Россонский л-з, Заборское лес-во; *4* — Слуцкий л-з; *5* — Молодечненский л-з; *6* — Логойский л-з; *7* — Ушачский л-з; *8* — Городокский л-з; *9* — Волковысский л-з; *10* — Слонимский л-з; *11* — Ельский л-з; *12* — Кореневская ЭЛБ; *13* — Гомельский л-з; *14* — Буда-Кошелевский л-з

Рисунок 2. Дифференциация исследованных плюсовых насаждений *P. sylvestris*

Проведенная кластеризация не выявила закономерностей в распределении насаждений в зависимости от географической удаленности или типа лесорастительных условий произрастания (восемь из исследованных плюсовых насаждений относятся к соснякам мшистым). Однако определенная тенденция объединения проанализированных древостоев в группы была выявлена при анализе возраста исследованных насаждений. Плюсовые насаждения под номерами 1, 2, 7, 10 и 14 составляют кластер, в который вошли насаждения в основном младше 100 лет (за исключением № 14 из Буда-Кошелевского лесхоза, возраст которого 100 лет). Остальные плюсовые насаждения № 4–6, 8, 9, 11—13, возраст которых составляет более 100 лет (за исключением № 4 — 90 лет), формируют второй кластер. Следует также отметить, что плюсовые насаждения, составляющие второй кластер, обладают в основном более высокими показателями средней гетерозиготности по сравнению с установленными в сосновых насаждениях

естественного происхождения эксплуатационных лесов. Возможно, увеличение параметров гетерозиготности с увеличением возраста насаждения происходит за счет отбора в ходе онтогенеза в пользу гетерозиготных деревьев [9, 12].

Таким образом, по данным изоферментного анализа основных для Беларуси типов сосняков (черничные, мшистые и вересковые) естественного происхождения установлено, что формирование их генетической структуры происходит под воздействием эдафо-фитоценотических факторов. На примере плюсовых насаждений *P. sylvestris* показано, что на генетическую структуру популяций может также оказывать влияние возрастной критерий.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Гончаренко Г. Г., Силин А. Е.* Популяционная и эволюционная генетика сосен Восточной Европы и Сибири. Минск: Тэхналогія, 1997. 191 с.
2. *Каган Д. И.* Популяционно-генетическая структура дуба черешчатого в лесосеменных плантациях и насаждениях Белорусского Полесья: Автореф. дис. … канд. биол. наук: 06.03.01. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2012. 24 с.
3. *Лабоха К. В., Шиман Д. В., Бортко А. Ч.* Современное состояние и динамика сосновых лесов Беларуси // Селекция, генетические ресурсы и сохранение генофонда лесных древесных растений (Вавиловские чтения). Сб. науч. тр. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2003. С. 192–196.
4. *Ларионова А. Я., Экарт А. К.* Генетическое разнообразие и дифференциация болотных популяций сосны // Хвойные бореальной зоны. 2010. XXVII. 1—2. С. 120—126.
5. *Ловчий Н. Ф.* Кадастр типов сосновых лесов Белорусского Полесья. Минск: Беларуская навука, 2012. 221 с.
6. *Падутов В. Е.* Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси. Гомель: ИЛ НАНБ, 2001. 144 с.
7. *Падутов В. Е., Ивановская С. И., Каган Д. И. и др.* Особенности генотипической структуры популяций сосны обыкновенной, различающихся условиями гидрологического режима // Проблемы лесоведения и лесоводства. Сб. науч. тр. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2007. С. 592—596.
8. *Петрова И. В.* Изоляция, дифференциация и хорологическая структура популяций сосны обыкновенной (на примере Северной Евразии): Автореф. дис. … докт. биол. наук: 03.00.16. Екатеринбург: Ин-т экол. растений и животных УрО РАН, 2002. 48 с.
9. *Политов Д. В., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С.* Динамика аллозимной гетерозиготности в дальневосточных популяциях кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel: сравнение зародышей и материнских растений // Генетика. 2006. 42. 10. С. 1348—1358.
10. *Рекомендации* по генетической инвентаризации объектов лесосеменной базы и их использованию: утв. Министерством лесного хоз-ва Респ. Беларусь 06.03.12. Минск, 2012. 50 с.
11. *Санников С. Н., Петрова И. В.* Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.
12. *Старова Н. В., Янбаев Ю. А., Юмадилов Н. Х. и др.* Генетическая изменчивость сосны обыкновенной в возрастных группах // Генетика. 1990. 26. 3. С. 498—505.
13. *Шейкина О. В., Демаков Ю. П., Гладков Ю. Ф.* Генетическая изменчивость и дифференциация суходольной и болотной ценопопуляций сосны обыкновенной в Республике Марий Эл // Науч. журн. КубГАУ. 2013. 10. С. 1—11.
14. *Юркевич И. Д., Ловчий Н. Ф.* Сосновые леса Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1984. 176 с.

***

УДК 630×165.5+582.477.6

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХВОИ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО (*JUNIPERUS COMMUNIS* L.) КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ОТНОШЕНИЯ К ВЛАГЕ

С. Г. КНЯЗЕВА[1], Е. В. ХАНТЕМИРОВА[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

АННОТАЦИЯ

Изучены 24 природные популяции *J. communis,* произрастающие на территории европейской и азиатской частей России, а также можжевельник из Македонии, Австрийских Альп и Аляски. Проводилось сравнительное исследование анатомических параметров хвои. Установлено, что можжевельник северных районов ареала отличается мелкой хвоей, а высокогорные популяции характеризуются более крупной, толстой хвоей с более крупными проводящими пучками и развитыми покровными тканями. Апробирована шкала засухоустойчивости Нестеровича для можжевельников. Исследованные популяции можжевельника по данной шкале относятся к группам мезофитов и ксеромезофитов.

Можжевельник обыкновенный имеет обширный ареал, встречаясь на всей территории Евразии. Высокая экологическая пластичность вида помогает растениям приспособиться к разным природно-климатическим условиям. Основным абиотическим фактором, лимитирующим распространение

можжевельника, считается влажность. Изучение особенностей структуры листа растений, изменений соотношения между проводящей системой и тканями листа позволяет судить о состоянии растительного организма в тех или иных условиях произрастания и выявить принадлежность их к той или иной экологической группе [4].

Нами изучены 24 природные популяции *J. communis,* произрастающие на территории европейской и азиатской частей России, а также можжевельник из Македонии, Австрийских Альп и Аляски (табл. 1). С каждого участка было собрано не менее 30 особей. Проводилось сравнительное исследование анатомических параметров хвои.

Таблица 1. Пункты сбора природных популяций можжевельника обыкновенного

Пункт сбора	Широта	Долгота	Высота н. у. м.
Северобайкальск	109	55	536
Газимурский хребет	119	52	936
Камчатка	160	57	50
Сихотэ-Алинь	136	45	842
Лазавский р-н	134	43	1287
Ергаки	93	52	1750
Иремель	58	54	800
Полярный Урал	59	61	1290
Таганай	55	59	1570
Машак	54	59	1265
Горная Шория	88	53	1570
Колыма	161	69	750
Якутия	120	63	120
Магадан	150	59	118
Аляска	147	65	135
Тянь-Шань	80	42	2000
Оймякон	138	63	193
Туруханск	87	65	150
Македония	21	41	700
Жумалы	87	51	3075
Чаган-Узун	88	50	2900
Нижняя Тунгуска	91	65	381
Томск	84	56	133
Альпы	13	47	1850

Исследование параметров поперечного сечения хвои показало, что популяции из Якутии и Магадана имеют наименьшие ширину (1.12 мм и 1.2 мм соответственно) и толщину хвои (0.33 мм и 0.35 мм), а также периметра (2.62 мм и 2.76 мм.) и площади среза хвои (0.25 мм^2 и 0.28 мм^2). Самой широкой хвоей характеризуются растения высокогорий Горного Алтая (1.49—1.56 мм) и Македонии (1.48 мм). Наиболее толстая хвоя наблюдается у можжевельника Горного Алтая и Газимурского хребта (0.52 мм). Периметр и площадь среза хвоинки и проводящего пучка также оказались больше у высокогорных популяций (рис. 1).

Периметр и площадь проводящего пучка значимо коррелируют с периметром и площадью поперечного среза. Коэффициент корреляции площади поперечного разреза и проводящего пучка составляет 0.84. У более крупной хвои — более крупные проводящие пучки. Самые крупные жилки наблюдаются у высокогорных популяций, самые мелкие — у северных.

Изучение покровных тканей показало, что эпидерма, гиподерма и кутикула более развиты у растений из горных мест произрастания. Самой развитой эпидермой характеризуется можжевельник из Македонии (24.7 мкм), Газимура (23.5 мкм), Горной Шории (22.9 мкм), Альп (22.2 мкм).

Таким образом, высокогорные популяции можжевельника характеризуются более крупной, толстой хвоей с более крупными проводящими пучками и хорошо развитой покровной тканью, что позволяет лучше регулировать водный баланс в суровых горных условиях произрастания.

Можжевельник северных районов ареала имеет узкую, тонкую хвою и мелкие жилки. В то же время для него характерно более высокое значение отношения площади проводящего пучка к площади поперечного сечения хвои. Это отношение Н. Д. Нестерович [4] положил в основу шкалы для оценки засухоустойчивости видов. По его шкале, разработанной для сосен, виды, которые имеют отношение этих параметров до 0.07, являются гигромезофитами, с 0.08 до 0.20 — мезофитами, с 0.20 до 0.27 — ксеромезофитами, с 0.28 до 0.32 — ксерофитами.

По нашим исследованиям, большую часть популяций можжевельника можно отнести к группе мезофитов (рис. 2). Но 9 из 24 исследованных популяций по шкале Нестеровича относятся к ксеромезофитам. Это противоречие совпадает с литературными данными. Некоторые ботаники считают можжевельник мезофитом, предпочитающим умеренно увлажненные почвы [1, 4], другие говорят, что можжевельники являются ксеромезофитами [2, 3]. Сочетание мезоморфных и ксероморфных признаков повышает экологическую пластичность можжевельника и способствует широкому распространению вида.

Таким образом, шкала засухоустойчивости Нестеровича может быть использована для определения отношения к влаге и можжевельников.

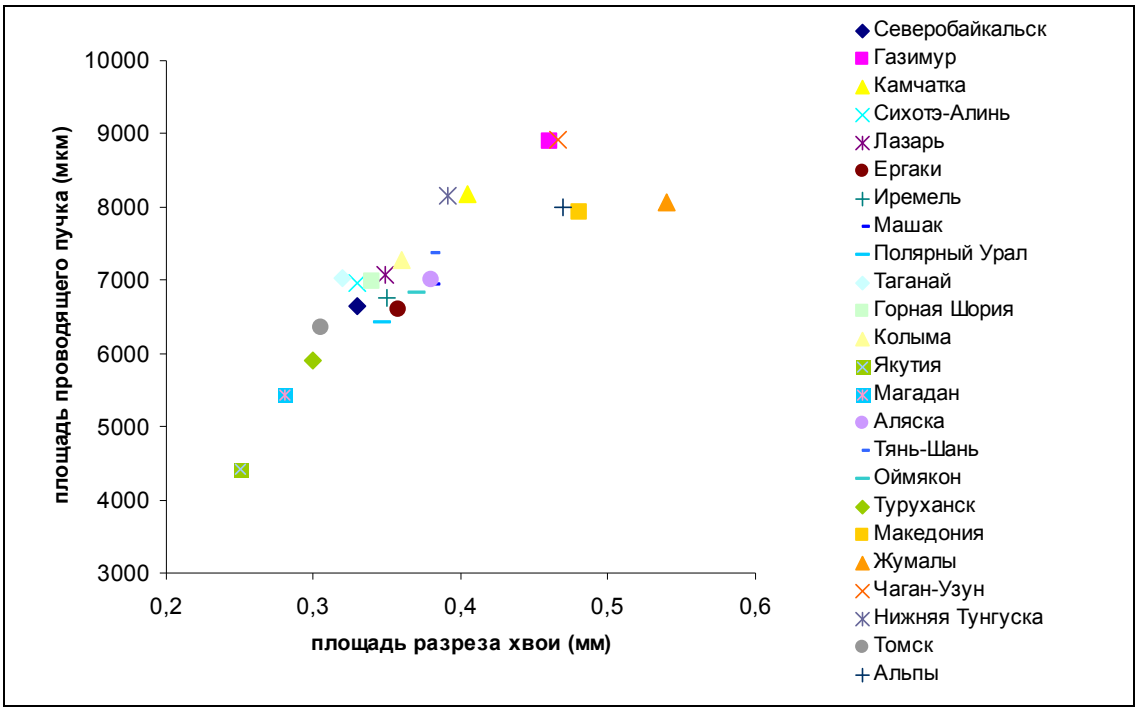


Рисунок 1. Соотношение площади поперечного разреза и площади проводящего пучка хвои можжевельника в природных популяциях

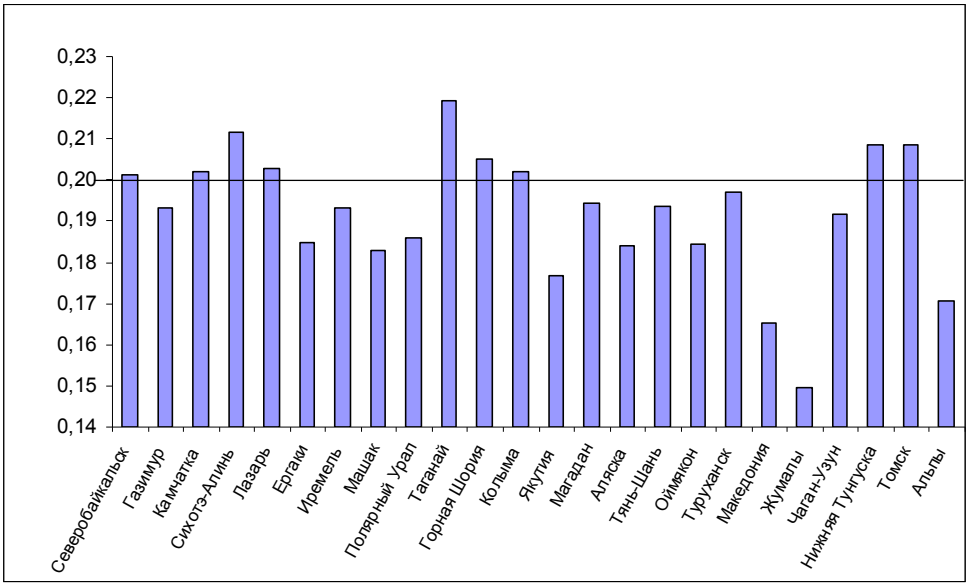


Рисунок 2. Отношение площади проводящего пучка к площади поперечного сечения хвои природных популяций можжевельника обыкновенного

ЛИТЕРАТУРА

1. *Атлас* ареалов и ресурсов лекарственных растений. М., 1976. 340 с.
2. *Коропачинский И. Ю.* Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 383 с.
3. *Встовская Т. Н.* Древесные растения — интродуценты Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. 279 с.
4. *Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф., Лучков А. И.* Структурные особенности листьев хвойных. Минск: Наука и техника, 1986. 143 с.

***

УДК 630.228.7

АДАПТАЦИОННЫЕ ПРИЗНАКИ РОСТА КЕДРОВЫХ СОСЕН (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR, *PINUS KORAIENSIS* SIEBOLD ET ZUCC.) В ИСКУССТВЕННЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ

Г. В. КУЗНЕЦОВА[1], Ю. А. ДАРИКОВА[2], В. С. ГРЕК[3]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева, Красноярск, Россия
[2] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия
[3] Дальневосточный НИИ лесного хозяйства, Хабаровск, Россия

АННОТАЦИЯ
Приводятся результаты исследований роста, сохранности, анатомической структуры кедровых сосен в географических культурах, созданных в разных регионах: на юге Красноярского края в Ермаковском районе и Хабаровском крае. Данные исследования выявили специфику приспособления, адаптацию к новым условиям произрастания исследуемых культур.

Кедровые сосны в природных популяциях существенно отличаются между собой по холодостойкости, а также по оптимальным температурам, необходимым для вегетации. Это связано с разным режимом тепловых условий в пределах ареала каждого вида, к которым они адаптировались в процессе длительной эволюции. Кедр корейский (*Pinus koraiensis*) произрастает в условиях континентального климата с низкими температурами воздуха зимой и высокими летом. Для кедра сибирского (*Pinus sibirica*) свойственна более высокая холодостойкость, но кедр сибирский не выносит холодных почв, его северная и восточная границы совпадают с юго-западной границей распространения вечномерзлотных грунтов. Кедровые сосны, произрастая в искусственных фитоценозах в различных лесорастительных условиях, вынуждены адаптироваться к условиям окружающей среды. От успешности адаптации зависит дальнейшее существование данного растения в конкретных лесорастительных условиях.

Для оценки адаптации кедровых сосен в искусственных фитоценозах в местах их тестирования проведены наблюдения за ростом, характером развития деревьев в условиях необычных для них сочетаний климата, почвы. Исследования проводились на экспериментальных объектах географических культур кедровых сосен, созданных в разных регионах в Красноярском и Хабаровском краях по единой программе (Программа, 1972).

Пункт тестирования на юге Красноярского края (Ермаковское лесничество) находится в условиях оптимума произрастания сибирского кедра в предгорье Западного Саяна, в Западно-Саянском округе горно-таежных и подгольцово-таежных кедровых лесов Северной Алтае-Саянской горной лесорастительной провинции пихтовых и кедровых лесов [2, 5] на высоте 500 м над уровнем моря. Среднегодовая температура января — -18,5 °С, июля — +18,8 °С. Климат достаточно влажный. Средняя продолжительность вегетационного периода составляет 144 дня, сумма t° > 5°— 1851 °С, годовое количество осадков — 805 мм. Средняя продолжительность безморозного периода — 90 дней.

Пункт тестирования в Хабаровском крае (Хехцирское лесничество) находится на северной оконечности хребта Большой Хехцир в зоне хвойно-широколиственных лесов Приамурско-Приморского хвойно-широколиственного района на высоте 110—120 м н. у. м. Среднегодовая температура января — -21,6 °С, июля — +21,1 °С [6]. Климат территории относится к южной части муссонной лесной области умеренного пояса (Амуро-Уссурийский климатический район). Средняя продолжительность вегетационного периода составляет 160—180 дней, сумма t° > 5° — 2500—2700 °С, годовое количество осадков — 600—670 мм. Средняя продолжительность безморозного периода — 141 день.

В данной работе представлена частичная оценка ростовых и анатомо-морфологических показателей климатипов кедровых сосен на юге Красноярского края в Ермаковском районе в пункте тестирования и в Хабаровском крае. Для получения сравниваемых результатов в обоих пунктах дается анализ роста и сохранности климатипов в 20-летнем возрасте (табл. 1).

Как показали данные исследований в пункте создания географических культур в Красноярском крае, отмечена высокая сохранность (от 80 до 89 %) у всех климатипов кедровых сосен (табл. 1). Важным показателем, характеризующим свойства потомств разных происхождений в местах произрастания, является их рост в высоту. Из наблюдений за культурами в первые годы наблюдений [3, 4] была выявлена дифференциация климатипов кедровых сосен по росту. До 10 лет устойчивость культур кедровых сосен и их рост в основном определяются технологическими факторами и местными условиями произрастания. С возрастом доля влияния географического происхождения семян на устойчивость культур отражает особенности развития растений, происходящих из различных географических зон. В 20-летнем возрасте потомство климатипов корейского кедра по средней высоте деревьев и диаметру почти не отличаются (табл. 1).

В Хабаровском крае к 20-летнему возрасту наблюдается большая элиминация деревьев как у кедра сибирского, так и у кедра корейского, сохранность у потомства климатипов кедра корейского составляет от 20 до 22 % и чуть больше, 32 %, — у потомства кедра сибирского (табл. 1). Отпад деревьев кедра корейского составил 70 %, кедра сибирского — 60 % [1]. Более интенсивный рост потомства климатипов кедра корейского вызвал ускоренную дифференциацию и, естественно, большой отпад. Немаловажным фактором усыхания географических культур на данном участке явилось также периодически избыточное застойное увлажнение в подножии пологого вогнутого склона. Кедровые сосны этого не переносят.

Таблица 1. Сравнительная характеристика роста кедра сибирского и кедра корейского (в 1999 году) в пунктах тестирования

Край, область, климатип	Высота (м)	Диаметр (см)	Сохранность (%)
Красноярский край, Ермаковское лесничество			
Красноярский, ермаковский, кедр сибирский	4.86 ± 0.14	6.35 ± 0.27	89
ЕАО, облученский, кедр корейский	5.57 ± 0.15	6.73 ± 0.28	80
Приморский, чугуевский, кедр корейский	5.55 ± 0.15	6.68 ± 0.30	89
Хабаровский край, Хехцирское лесничество			
Красноярский, ермаковский, кедр сибирский	2.89 ± 0,05	2.49 ± 0.09	32
ЕАО, облученский, кедр корейский	5.66 ± 0.08	6.30 ± 0.12	20
Приморский, чугуевский, кедр корейский	5.42 ± 0.06	6.59 ± 0.11	22

При сравнении роста и состояния кедровых сосен в местах тестирования более благоприятными для этих деревьев оказались условия на юге Красноярского края. По высоте и радиальному приросту потомство кедра корейского обоих климатипов не уступает потомству данных климатипов, выращенных в Хабаровском крае, а по сохранности даже превышает его.

Ростовые процессы у климатипов в течение длительного промежутка времени в пунктах их тестирования изучали по радиальному росту (ширине годичных колец, ШГК). Проведен анализ ширины годичных колец у климатипов кедровых сосен в Ермаковском (рис. 1) и Хабаровском краях (рис. 2). Показана погодичная изменчивость ширины годичных колец за 10-летний период у кедра сибирского местного климатипа и климатипов кедра корейского в пунктах тестирования.

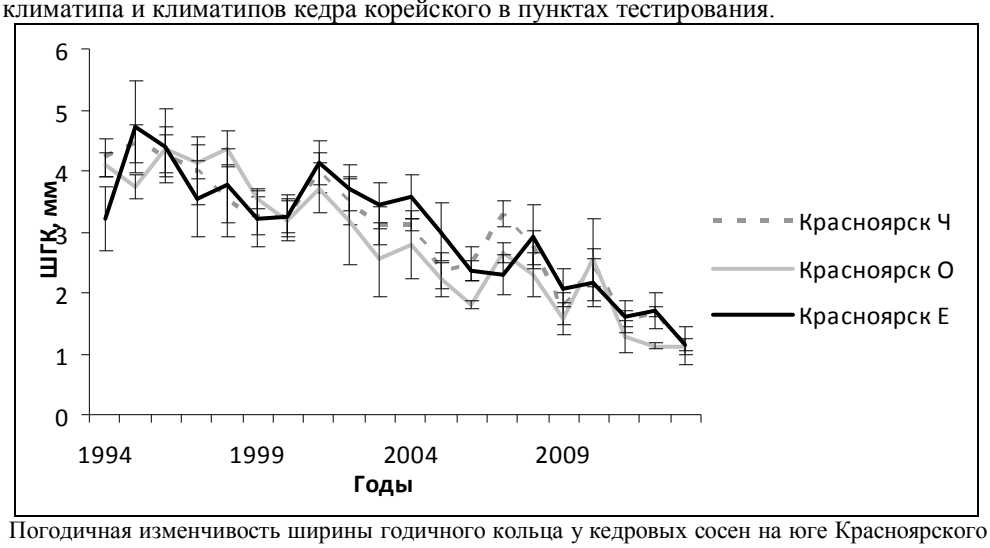


Рисунок 1. Погодичная изменчивость ширины годичного кольца у кедровых сосен на юге Красноярского края (Е — кедр сибирский, ермаковский климатип; Ч — кедр корейский, чугуевский климатип; О — кедр корейский, облученский климатип).

В результате проведенных исследований по радиальному росту выявлено, что ширина годичного кольца (ШГК) у кедра сибирского в оптимальных условиях его роста в Красноярском крае (рис. 1) достигает максимальной величины 4,8 мм в возрасте 14 лет, в пункте тестирования в Хабаровском крае (рис. 2) максимальная ШГК у потомства кедра сибирского отмечена в возрасте 15 лет — 2,5 мм. Затем наблюдается постепенное уменьшение ШГК до 1,5 мм к 2013 году в обоих пунктах тестирования. Максимальная величина ШГК у кедра корейского в пункте тестирования в Красноярском крае (рис. 1) в возрасте 18 лет достигает 4,8 мм, почти такая же она у этих же климатипов в оптимальных условиях роста в Хабаровском крае (рис. 2). В последующие годы отмечается уменьшение ширины годичного кольца в обоих пунктах тестирования. Но если в условиях роста на юге Красноярского края после 30-летнего возраста ШГК стабилизируется, то в Хабаровском крае наблюдается увеличение ШГК у обоих потомств климатипов кедра корейского.

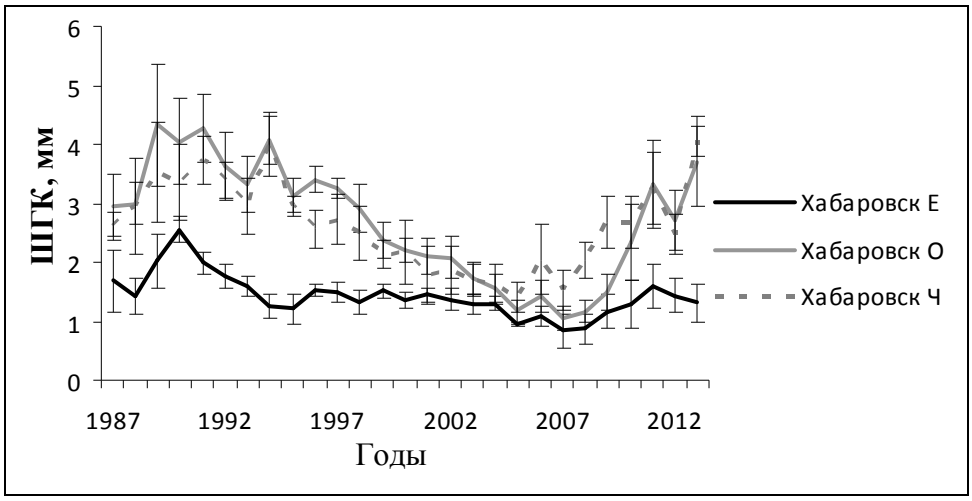


Рисунок 2. Погодичная изменчивость ширины годичного кольца у кедровых сосен в Хабаровском крае (Е — кедр сибирский, ермаковский климатип; Ч — кедр корейский, чугуевский климатип; О — кедр корейский, облученский климатип)

По результатам исследований радиального роста в пункте тестирования на юге Красноярского края (рис. 1) выявлено положительное влияние условий среды на ширину годичного кольца в первые годы роста у потомств климатипов кедра корейского. Сравнительный анализ погодичной изменчивости радиального роста в местах тестирования выявил большую реакцию ширины годичного кольца на условия среды для климатипов кедра корейского в Хабаровском крае и меньшую у кедра сибирского.

Заключение. Полученные по фенотипическим, анатомо-морфологическим признакам потомства климатипов кедровых сосен в искусственных фитоценозах на юге Красноярского края данные отражают специфику приспособления, адаптацию к новым условиям существования исследуемых культур. В результате проведенных исследований установлено, что в новых условиях произрастания темп роста потомств климатипов кедровых сосен обусловлен не только наследственными особенностями, но и адаптацией их к новым климатическим условиям. Потомства климатипов кедра корейского почти не уступают по сохранности и росту кедру сибирскому на юге Красноярского края в Ермаковском районе. Сравнительный анализ особенностей радиального роста кедра сибирского и кедра корейского в местах тестирования дает представление о видовой специфике адаптации кедровых сосен и определяет возможности их интродукции в определенные географические районы.

Работа поддержана РФФИ (грант 13-04-01671).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Грек В. С., Корякин В. Н.* Мониторинг географических насаждений кедра корейского и кедра сибирского в Хехцирском опытном лесхозе // Леса и лесообразовательный процесс на дальнем Востоке. Матер. междунар. конфер., посв. 90-летию Б. П. Колесникова. Владивосток, 1999. С. 144—145.
2. *Жуков А. Б., Коротков И. А., Кутафьев В. П., Назимова Д. И., Речан С. П., Савин Е. Н., Чередникова Ю. С.* Леса Красноярского края // Леса СССР. М.: Наука, 1969. Т. 4. Леса Урала, Сибири и Дальнего Востока. С. 230—248.
3. *Кузнецова Г. В.* Рост и репродуктивный процесс кедра сибирского и кедра корейского в географических культурах в Красноярском крае // Лесное хоз-во. 1998. № 6. С. 37—38.
4. *Кузнецова Г. В.* Рост, состояние и развитие кедровых сосен в географических культурах на юге Красноярского края // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26. № 3—4. С. 420—430.
5. *Назимова Д. И.* Алтае-Саянская горная лесорастительная область // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1980. С. 26—148.
6. *Петров Е. С., Новороцкий П. В., Ленщин В. Т.* Климат Хабаровского края и Еврейской автономной области. Владивосток — Хабаровск: Дальнаука, 2000. 174 с.

***

УДК 630*582.47.4.086

ДИНАМИКА КЛИМАТОГЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ И АДАПТАЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ *PINUS SYLVESTRIS* L. ПО ДАННЫМ МОНИТОРИНГА СИСТЕМ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НА ГРАНИЦЕ ЛЕСОСТЕПНОЙ И СТЕПНОЙ ЗОНЫ ЦЧР

Н. Ф. КУЗНЕЦОВА

Всероссийский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, Воронеж, Россия

АННОТАЦИЯ

По признакам семенной продуктивности — коэффициенту самофертильности, проценту и числу семян в шишке — изучена норма реакции сосны обыкновенной в оптимальные годы и ее сдвиги в стрессовом градиенте 6 засушливых лет. Предложена классификация засух на категории «слабая», «умеренная» и «сильная», критерии которой разработаны на основе региональных климатических характеристик и шкалы чувствительности сосны к засухе.

Изменение экологической обстановки как результат глобального потепления климата в настоящее время идет повсеместно [3, 6—8]. В России более половины сельскохозяйственных площадей приходится на регионы с недостаточным увлажнением. На европейской части РФ иссушению подвергается уникальный лесостепной ландшафт, огромный сельскохозяйственный и экономически важный Центрально-Черноземный район (ЦЧР), характеризующийся мощными черноземами [1, 4, 8]. Необходимо отметить, что засухи уровня экологической катастрофы (1891, 1921, 1946, 1972, 2010 гг.) как общая беда всегда фиксировались на самом высоком государственном уровне. Более слабые, как правило, проходили незамеченными, несмотря на то, что они усиливают аридизацию земель. Целью настоящего исследования являются изучение адаптационных процессов и темпов аридизации климата на территории ЦЧР; классификация засух на категории «слабая», «умеренная», «сильная» в системе «генотип — среда» и «вид — среда» — состояния и сдвига норм реагирования генеративной сферы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в ответ на градиент изменения климатических характеристик (температура, влажность, гидротермический коэффициент).

Климатические характеристики. Гидротермические условия принято оценивать по коэффициенту Селянинова, который рассчитывается по данным среднесуточной температуры и количеству осадков за месяц и вегетационный сезон. На анализируемой территории он равен 0.9—1.2. Установлено, что показатели гидротермического коэффициента за сезон в оптимальный 2011 г. и в год самой сильной и продолжительной за всю историю метеонаблюдений засухи 2010 г. существенно не отличались друг от друга, а среднемесячное значение августа 2010 г. вообще не соответствует действительности. Рассмотрим причины такого явления.

Засуха — это особое природное явление, начало которого привязано не к границам месяца, а к установлению над определенной территорией блокирующего антициклона. Так, засуха 2010 г. началась с 3-й декады июня и закончилась 28 августа. В августе в Воронежской области отклонение температуры от среднемесячной нормы за первые 27 дней месяца составило 212.4 °С, был установлен новый температурный рекорд 40.5 °С, дождей практически не было (4.6 мм). 28 и 29 августа прошли обильные дожди, и за два дня выпало более полуторной нормы осадков. С учетом этих дождей гидротермический коэффициент августа стал равен 1.14. В Тамбовской и Курской областях осадки были менее обильными, и его величина составила 0.59 и 0.29 соответственно. Поэтому мы пришли к заключению, что в засушливый сезон засуху необходимо оценивать как самостоятельный природный феномен. В этом случае гидротермический коэффициент должен вычисляться с начала установления и до разрушения антициклона. Таким образом, в оптимальные годы со стороны «среды» состояние природной среды изучается по общепринятым в метеорологии характеристикам (среднесуточная температура, количество осадков, гидротермический коэффициент и др.). В засушливые годы дополнительно к ним вводятся новые показатели, которые характеризуют саму засуху — ее начало, продолжительность и напряженность. Напряженность определяется по степени отклонения гидротермического коэффициента и среднесуточной температуры (превышение должно быть не менее 2 °С в пересчете на один день засухи) от региональной нормы.

В табл. 1 приведены метеорологические данные трех последних засух — 2007, 2010, 2012 гг. Засуха 2007 г. вызвала снижение урожайности сосны: полнозернистость семян уменьшилась в 3 раза, число семян на шишку — в 1.5 раза. В 2012 г. полностью опали шишки 2-го года развития и частично шишки 1-го года развития. Аномальные условия 2010 г. нарушили генетический материал семян. Подавляющая часть сеянцев погибла при прорастании, а выжившие (менее 2 %) характеризовались низкорослостью и уродствами. Поэтому реакция генеративной сферы на засуху дает нам дополнительную информацию о силе погодного стресса, которую можно использовать для классификации засух на категории.

Таблица 1. Характеристика гидротермических условий в Воронежской области в 2007, 2010 и 2012 гг.

Год	Категория засухи	Сроки засухи	Продолжительность засухи, кол-во недель	Гидротермический коэффициент	Отклонение среднесуточной t от нормы
2007	ранняя сильная	с середины мая — 15.06	5	0.3	4.8
2010	летняя уровня экологической катастрофы	III декада июня — 27.08	10	0.27	7.9
2012	ранняя летняя	III декада апреля — 14.06	7—8	0.35	3.6

Характеристика систем семенного размножения сосны обыкновенной в оптимальные и засушливые годы. Реакция генеративной сферы сосны на засуху с позиции «генотипа» изучалась на популяционном уровне на 30—50 модельных деревьях сосны обыкновенной Ступинского тест-объекта (Воронежская обл., Рамонский р-н, экологически благоприятная территория) [5]. Генетическая структура семян оценивалась при свободном опылении (с 1987 г. и по настоящее время) и самоопылении (1987—1999 гг.) по трем экологически зависимым признакам: 1) коэффициент самофертильности ($К_{сф}$); 2) полнозернистость семян (%); 3) число семян на шишку (полные + пустые, шт.). Генеративная сфера очень чувствительна к погодному стрессу, особенно если его действие приходится на период мейоза (вторая половина апреля — начало мая), формирования семяпочек и роста пыльцевых трубок в шишках 1-го и 2-го года развития (май — первая половина июня), оплодотворения (конец мая — первая половина июня); раннего эмбриогенеза (июнь — начало июля). Так как все критические точки репродуктивного цикла укладываются во временной отрезок «апрель — июнь», то анализируемые признаки обладают индикационными свойствами только в раннюю засуху (апрель — июнь). В летнюю и позднюю засуху использовать сосну в качестве биоиндикатора нельзя.

В районе исследований ¾ вегетационных сезонов характеризуются высокой урожайностью сосны. Наиболее ранний срок ее цветения отмечен 3 мая 1975 г. [2] и 7 мая 2012 г., самый поздний — 28 мая 1982 г. За последние 30 лет средняя (за десятилетие) фенодата вылета пыльцы сместилась на 6 дней — с 20—21 (1981—1990 гг.) на 14—15 мая (2004—2013 гг.). До конца прошлого столетия частота засух в регионе составляла 1—2 в десятилетие. В последние годы произошла их череда: 2007 г. — ранняя сильная; 2008 г. — поздняя слабая; 2010 г. — летняя уровня экологической катастрофы, 2012 г. — ранняя сильная засуха. Май 2013 г. был самым теплым за всю историю метеонаблюдений. Важно отметить, что из перечисленных засух официально зафиксирована только одна — 2010 г.

Учет засух на основе мониторинга генотип-средовых взаимодействий должен проводиться на стационарных объектах, расположенных на юге оптимальной зоны, где репродуктивный потенциал сосны как вида-индикатора наивысший и процесс воспроизведения реализуется на пределе адаптивных возможностей вида. В ходе мониторинга систем семенного размножения получена шкала чувствительности (норм реагирования) сосны к засухе, параметры которой можно использовать в качестве критериев для классификации засух на категории «слабая», «умеренная» и «сильная». Ниже по категориям дана региональная норма реакции и ее сдвиги в стрессовом градиенте засушливых лет.

Оптимальные годы. Урожайность сосны соответствует региональной норме — ≈ 80 %. Изменчивость деревьев по уровню полнозернистости составляет 50—95 %. ¾ из них относятся к IV классу продуктивности, особи I, II класса отсутствуют. Среднее значение второго признака — числа семян на шишку — 20—26 шт. Распределение деревьев приближено к нормальному, с модальным значением в области II—III классов продуктивности. Доля инбредного потомства в семенной продукции минимальна (6—8 %), изменчивость по уровню самофертильности, тестированному по величине $К_{сф}$, находится в пределах 0—0.75, ¾ деревьев имеют $К_{сф}$ менее 0.1, т. е. являются самостерильными формами. Вклад засухоустойчивых форм в семенную продукцию года составляет 10—12 %.

Слабая засуха. Среднеурожайный год. Урожайность сосны снижается на 20—40 % и составляет 60—75 %. Диапазон изменчивости деревьев по полнозернистости семян расширяется за счет роста представительства низкопродуктивных классов. Модальное значение признака смещается в область III класса. Число семян на шишку соответствует данным оптимальных лет. Доля инбредного потомства увеличивается вдвое, потомств от засухоустойчивых форм — на 20—30 %.

Умеренная засуха. Слабоурожайный год. Урожай семян в шишках редуцирован вдвое. Диапазон изменчивости деревьев по полнозернистости семян достигает максимума — 0—85 %, с модальным значением признака в области 40—60 %. Число семян на шишку не меняется. Доля инбредных потомств выше уровня оптимальных лет в 3 раза, вклад засухоустойчивых форм — на 70—100 %. Число самостерильных, частично самофертильных и самофертильных форм в выборке приблизительно одинаково.

Сильная засуха. Неурожайный год. Редукция урожая семян составляет 3 и более раз. Снижены оба

показателя семенной продуктивности: по полнозернистости семян — от 40 до 0 %; по числу семян на шишку — от 1.5 и более раз. Частотное распределение деревьев становится антисимметричным по отношению к оптимальным годам. Мода смещается в правую половину вариационного ряда и находится в области низкопродуктивных I—II классов. Доля засухоустойчивых и инбредных потомств в семенной продукции приблизительно равна — ≈ 1/3 от объема выживших семян. При более сильной засухе (уровня экологической катастрофы) нарушения начинают затрагивать вегетативную сферу (отмирание хвои, нижних ветвей, суховершинность, гибель молодых растений и др.).

Для маркирования модельных деревьев по уровню самофертильности необходимо ежегодно проводить опыт по самоопылению, что для практического осуществления проблематично. Поэтому показатель самофертильности для мониторинговых работ не подходит. Признак «число семян на шишку» имеет пониженный порог чувствительности к засухе. С его помощью можно классифицировать засуху, начиная с уровня «сильная». Таким образом, индикационную ценность со стороны «генотипа» представляет только один показатель — полнозернистость семян и набор норм его реагирования на ухудшение погодных условий. Классификация засух на категории на основе метеорологических показателей и шкалы чувствительности сосны к засухе по полнозернистости семян приведена в табл. 2.

Таблица 2. Характеристика метеорологических данных и состояния генеративной сферы сосны обыкновенной по признаку «полнозернистость семян» в зависимости от категории засухи

Категория года	Гидротермический коэффициент	Отклонение среднесуточной t во время засухи	Полнозернистость семян, %
Оптимальный год, урожайный год	0..9—1..2 (за вегетационный сезон)	-	76 % и выше; ¾ деревьев относится к высокопродуктивному IV классу
Слабая засуха, среднеурожайный год	0.7—0.9 (за период засухи)	2—3 °С	60—75 %; появляется II класс, число деревьев IV класса снижается в 1,5—2 раза
Умеренная засуха, слабоурожайный год	0.5—0.7 (за период засухи)	3—4 °С	59—40 %; диапазон изменчивости признака максимален — 0—90 %
Сильная засуха, неурожайный год	менее 0.5 (за период засухи)	3.5—8 °С и выше	39 % и ниже; частотное распределение деревьев асимметрично к opt годам, большая часть деревьев — I класса продуктивности

Заключение. Контроль состояния и устойчивости лесов в разных природно-климатических зонах — одна из актуальных задач экологического мониторинга. Для оценки климатогенных изменений и темпов остепнения ЦЧР необходимо вести учет всех засух независимо от их напряженности. Шкала чувствительности сосны к засухе разработана в ходе изучения генотип-средовых взаимодействий генеративной сферы с погодными условиями у одних и тех же деревьев на популяционном уровне в длительной динамике [5]. Показано, что семенной генофонд засушливых лет характеризуется не только низким качеством семян, но и повышенной долей инбредных потомств. Установлено, что перестройка генотипического состава семян в направлении адаптации к новым условиям носит закономерный характер.

Категория засухи определяется в системе «генотип — среда» и «вид — среда». Со стороны «среды» напряженность засухи отражают такие метеорологические показатели, как ее сроки и продолжительность, гидротермический коэффициент и превышение среднесуточной температуры над региональной нормой во время засухи. Со стороны «генотипа» отражена шкала чувствительности сосны обыкновенной к засухе по признаку «полнозернистость семян».

ЛИТЕРАТУРА

1. *Докучаев В. В.* Наши степи прежде и теперь. М.: Сельхозгиз, 1953. 152 с.
2. *Ефимов Ю. П.* Семенные плантации в селекции и семеноводстве сосны обыкновенной. Воронеж: Истоки, 2010. 252 с.
3. *Керженцев А.С.* Функциональная экология. М.: Наука, 2006. 259 с.
4. *Коломыц Э. Г.* Организация и устойчивость хвойных лесных экосистем на бореальном экотопе Русской равнины // Изв. РАН. Сер. географ. 1995. № 3. С. 37—51.
5. *Кузнецова Н. Ф.* Чувствительность генеративной сферы сосны обыкновенной к засухе в Воронежской области // Лесоведение. 2010. 6. С. 58—65.
6. *Минин А. А.* Некоторые аспекты взаимосвязей наземных экосистем с изменяющимся климатом // Усп. совр. биол. 2011. 131 (4). С. 407—415.
7. *Оценочный* доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Т. 1. Изменения климата. М.: Росгидромет, 2008. 228 с.
8. *Сазонов Б. И.* Суровые зимы и засухи. Л.: Гидрометеоиздат, 1991. 240 с.

***

УДК 582.475.4; 630*561.21

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАДИАЛЬНОГО РОСТА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ ЗАПАДНОЙ И СРЕДНЕЙ СИБИРИ

С. Р. КУЗЬМИН[1], Р. В. РОГОВЦЕВ[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Филиал ФГУ «Рослесозащита» ЦЗЛ Новосибирской области, Новосибирск, Россия

АННОТАЦИЯ
Проведен сравнительный анализ динамики радиального прироста у шести климатипов сосны, тестируемых в разных пунктах испытания — в географических культурах Сузунского лесничества (лесостепная зона, Западная Сибирь) и Богучанского лесничества (южная тайга, Средняя Сибирь). Выявлены различия между пунктами испытания и сравниваемыми контрастными происхождениями.

Известно, что в естественных условиях в течение онтогенеза у деревьев из разных климатических условий в процессе эволюции формируются определенные закономерности в приростах в высоту и по диаметру. По данным В. В. Загреева [2], в сосновых древостоях в северных и восточных районах бывшего СССР преобладают типы кривых замедленного роста, а в условиях теплого и влажного климата ход роста характеризуется кривыми ускоренного типа. Отмечается, что в лучших климатических условиях влияние географического района сказывается в ускорении роста в молодом возрасте и в постепенном ослаблении темпов роста с увеличением возраста. В худших климатических условиях рост древостоев в высоту замедлен в молодом возрасте, но с увеличением возраста темпы роста возрастают, и рост продолжается дольше. Данные наблюдения отражают лишь общую тенденцию и не учитывают в полной мере такие факторы, оказывающие влияние на радиальный рост растений, как густота стояния и площадь питания деревьев, наличие заболеваний в отдельные годы. Исследования деревьев в географических культурах позволяют сравнивать рост деревьев в относительно выравненных условиях среды, при необходимости учитывать изменения в сохранности и данные ежегодного мониторинга за их состоянием. Сравнение потомства одних и тех же происхождений в разных пунктах испытания позволяет оценить адаптационную реакцию деревьев в связи с изменением климатических условий. Результаты таких исследований являются научной основой для прогнозирования перспективности выращивания отдельных происхождений в разных условиях среды при изменении климата и почвенных условий.

Объектом исследования являлись одни и те же климатипы сосны, выращиваемые в географических культурах в лесостепной зоне в Сузунском лесничестве Новосибирской области и в южной тайге в Богучанском лесничестве Красноярского края. К ним относятся: богучанский и сузунский климатипы (контрольные в каждом пункте испытания) и климатипы, представляющие контрастные по месту происхождения условия — плесецкий (средняя тайга Архангельской области), балгазынский (горная лесостепь Тывы), чемальский (горная тайга Республики Алтай) и енисейский (южная тайга Средней Сибири).

Сравниваемые географические культуры обладают следующими характеристиками: одинаковый возраст (35 лет), схожая схема посадки: 2,5 × 0,75 м в сузунских географических культурах и 1,5 × 0,75 м в богучанских [3, 7]. Географические культуры в Богучанском лесничестве растут на двух участках — на участке с темно-серой лесной суглинистой почвой и на участке с дерново-подзолистой песчаной почвой, далее называемой песчаной. Сузунские географические культуры расположены на дерново-подзолистой суглинистой почве. Анализ некоторых почвенных характеристик на всех этих участках показал самые низкие значения по органическому углероду, общему азоту и другим характеристикам на участке с песчаной почвой и самые высокие показатели — на темно-серой лесной почве, исключение составил только диоксид фосфора, которого отмечается больше на участке с дерново-подзолистой почвой в Сузунском лесничестве [4]. Согласно средним многолетним климатическим данным [5, 6], два пункта испытания климатипов сосны имеют следующие различия: участок в Сузунском лесничестве по сравнению с Богучанским характеризуется большей суммой температур выше 5 ºС (2399 против 2167), большей продолжительностью безморозного периода (120 дней против 109). Оба объекта имеют схожее среднегодовое количество осадков — 354 и 377 мм.

Образцы древесины у исследуемых деревьев в географических культурах брались приростным буравом на высоте 20 см от поверхности почвы с целью получить наибольшее количество годичных колец, включая максимально возможные ранние годы жизни деревьев. В географических культурах Сузунского лесничества в сравнительном анализе радиального роста климатипов участвовали образцы с 10 деревьев с двумя противоположными радиусами (с юго-восточной и северо-западной стороны), которые сравнивались по отдельности и усреднялись для получения средних кривых для каждого климатипа. В географических культурах из Богучанского лесничества исследования проводились у 5

деревьев на каждом участке.

Сравнительный анализ усредненных значений радиального прироста сосны в разных пунктах испытания географических культур показал существенное отставание в росте климатипов на участке с бедной песчаной почвой (рис. 1). Радиальный рост сосны на песчаной почве имеет сильно угнетенный характер — в 2,3—2,5 раза по сравнению с ростом одноименных климатипов на участках с суглинистой почвой. На участке с песчаной почвой максимальные приросты наблюдаются заметно позднее — в 19 лет, после чего происходит спад в 25-летнем возрасте, обусловленный действием грибного патогена [3, 8]. Позднее радиальные приросты вновь увеличиваются и отмечается повторный пик максимумов радиального прироста, средние значения ширины годичных колец начинают быть сопоставимыми с таковыми на двух других участках.

В динамике радиальных приростов в лесостепной зоне и на темно-серой лесной почве в южной тайге можно выделить наличие четкого максимума. В первом случае максимум наблюдается в 9-летнем возрасте, во втором — на 4 года позднее, в 13-летнем возрасте. Очевидно, что на участке географических культур в лесостепной зоне деревья в первые годы жизни растут быстрее и интенсивнее, это касается и прироста в высоту. Благодаря высоким приростам в высоту на участке в лесостепной зоне при взятии образца керна на высоте 20 см были получены образцы 1978—1979 гг., а на участке с темно-серой лесной почвой самый ранний наблюдаемый год — 1981. После достижения максимума на участке в лесостепной зоне у деревьев отмечается резкий спад радиального роста в отличие от участка с темно-серой лесной почвой, где уменьшение радиального роста после достижения максимума носит плавный характер.

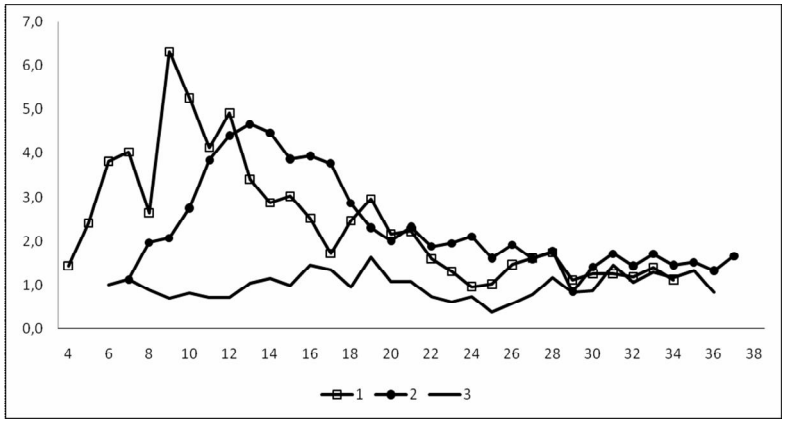


Рисунок 1. Средняя динамика радиального роста у шести климатипов сосны обыкновенной в географических культурах в лесостепной зоне в Западной Сибири (1) и в южной тайге Средней Сибири: на темно-серой лесной почве (2) и на песчаной (3) (по оси ординат — ширина годичного кольца, мм; по оси абсцисс — возраст, лет)

Все исследуемые климатипы на участке в лесостепной зоне показывают синхронность в достижении максимума радиального прироста в 9 лет (рис. 2). В южной тайге максимальные приросты у климатипов в среднем отмечаются в 12—16 лет: у чемальского — в 12, у балгазынского, енисейского и плесецкого — в 13, богучанского — в 14 и сузунского — в 16 (рис. 3).

В географических культурах в лесостепи выделяется енисейский климатип, имеющий в раннем возрасте (до 13 лет) наименьшую высоту и сохранность [1] и, как показали наши исследования, наименьшие значения радиальных приростов по

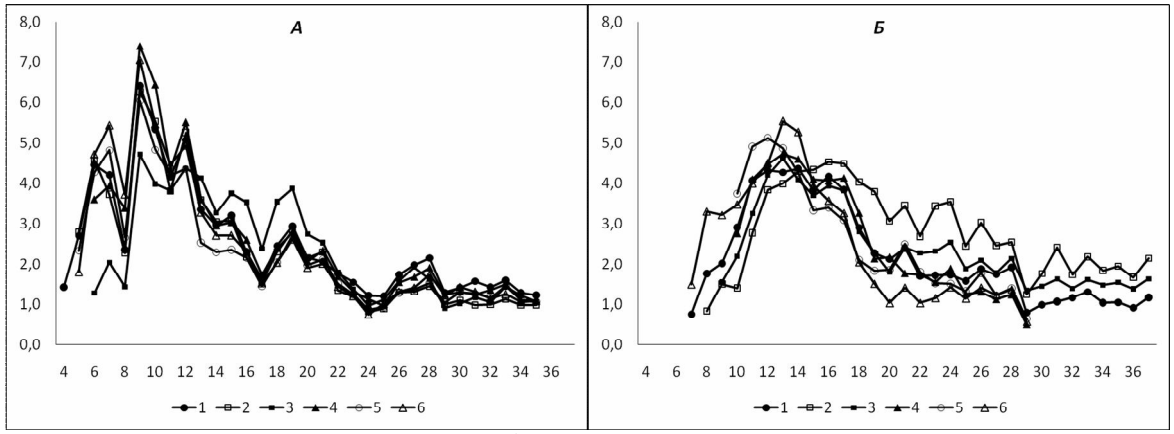


Рисунок 2. Динамика радиального роста в географических культурах на дерново-подзолистой почве в лесостепи в Западной Сибири (*А*) и на темно-серой лесной в южной тайге в Средней Сибири (*Б*) у климатипов сосны обыкновенной (1 — богучанский, 2 — сузунский, 3 — енисейский, 4 — плесецкий, 5 — чемальский, 6 — балгазынский) (по оси ординат — ширина годичного кольца, мм; по оси абсцисс — возраст, лет)

сравнению с остальными климатипами. Позднее (с 13 лет и до 21 года) деревья этого климатипа имеют наибольшие значения радиального прироста. В географических культурах в южной тайге на участке с темно-серой лесной почвой подобным образом выделяется сузунский климатип. До 14-летнего возраста его радиальные приросты самые низкие, однако годами позже этот климатип занимает лидирующее положение по данному показателю среди остальных. Очевидно, что в разных условиях среды у климатипов сосны отмечается разная адаптационная реакция. Адаптируясь к новым климатическим условиям, потомства сосны, имеющие отставание в развитии в раннем возрасте, способны превышать лидирующие климатипы позднее, что согласуется с выделяемыми В. В. Загреевым [2] типами роста для различных условий.

Сравнение средних значений ширины годичных приростов противоположных радиусов (с юго-восточной и северо-западной стороны) на участках с интенсивным ростом не показало значимых закономерностей, а на участке с песчаной почвой зависимость между шириной годичного кольца и стороной света была выявлена. Дисперсионный анализ, проводимый сразу по всем климатипам, выявил достоверное влияние радиуса на ширину годичного кольца, которая достоверно больше с более освещенной юго-восточной стороны ($F(1, 276) = 6{,}7739$; $p < 0{,}01$).

Анализ динамики радиального роста сосны в разных пунктах испытания показал, что исследуемые климатипы в лесостепи и южной тайге имеют разные типы роста. В условиях лесостепи значительно раньше (в 9 лет), чем в южной тайге (в 12—16 лет), отмечается наступление максимальных приростов у сосны, затем происходит резкий спад роста. Исключение составляет енисейский климатип, который имеет тенденцию сохранить тип роста, присущий ему в условиях южной тайги на темно-серой лесной почве.

Особенностью радиального роста у климатипов сосны в южной тайге является более позднее формирование максимальных приростов и последующее постепенное падение радиального роста. В условиях песчаной почвы в южной тайге обнаружено влияние сторон света на радиальный рост и не выявлен период формирования максимальных приростов из-за нарушений в росте в результате общего угнетения и болезней.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Демиденко В. П., Алексеев Ю. Б., Урусов В. М.* Географические культуры сосны и ели на юге Западной Сибири // Лесное хозяйство. 1984. № 3. С. 40—42.
2. *Загреев В. В.* Географические закономерности роста и продуктивности древостоев. М.: Лесная пром-сть, 1978. 240 с.
3. *Кузьмин С. Р.* Динамика радиального роста сосны обыкновенной в географических культурах на дерново-подзолистой песчаной почве // Хвойные бореальной зоны. 2012. 30. № 1—2. С. 106—110.
4. *Наумова Н. Б.*, *Макарикова Р. П., Тараканов В. В., Кузьмина Н. А., Новикова Т. Н., Милютин Л. И.* Влияние климатипов сосны обыкновенной на некоторые химические и микробиологические свойства почв // Сибирский экологический журнал. 2009. 16. № 2. С. 287—292.
5. *Научно*-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Ч. 1—6. Вып. 21. Кн. 1. Ленинград: Гидрометеоиздат, 1990. 487 с.
6. *Научно*-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Ч. 1—6. Вып. 20. Кн. 1. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат, 1993. 357 с.
7. *Роговцев Р. В., Тараканов В. В., Ильичев Ю. Н.* Продуктивность географических культур сосны в условиях среднеобского бора // Лесное хозяйство. 2008. № 2. С. 36.
8. *Kuzmina N. A., Kuzmin S. R.* Intraspecific response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to pathogens in a provenance trial in Middle Siberia // Eurasian Journal of Forest Research. 2008. 11. № 2. P. 51—59.

***

УДК 582.475.4; 632.4

ОСОБЕННОСТИ ХВОИ И ДРЕВЕСИНЫ У КЛИМАТИПОВ СОСНЫ С РАЗНОЙ УСТОЙЧИВОСТЬЮ К ПАТОГЕНАМ

Н. А. КУЗЬМИНА, С. Р. КУЗЬМИН

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В географических культурах сосны обыкновенной в Красноярском крае выделены группы климатипов с разной устойчивостью к грибным патогенам: обыкновенному шютте, фацидиозу и ценангиевому некрозу. Показаны морфолого-анатомические особенности хвои и древесины устойчивых и неустойчивых к патогенам климатипов.

Одним из эффективных методов селекции сосны на устойчивость к грибным патогенам является

метод прямого отбора отдельных форм, индивидов и популяций, имеющих высокую сопротивляемость. В этой связи удобным объектом для отбора являются географические культуры, выращиваемые на однородном экологическом фоне. Устойчивость происхождений в пункте испытания к грибным болезням характеризует их выживаемость. Этот показатель является одним из важных, по которому делают вывод о целесообразности использования происхождения в лесном хозяйстве региона.

Многолетний опыт географических культур в мировой науке показывает, что сосна разного географического происхождения в экспериментах значительно различается по сопротивляемости к патогенам [1, 2, 3, 7, 8, 9, 10, 11, 12]. В географических культурах, созданных в 1976—1977 гг. в Богучанском лесничестве Красноярского края, испытываются 84 климатических экотипа сосны обыкновенной, места происхождений которых простираются от Кольского полуострова до Охотского моря (от 50°10' до 69°40' с. ш. и от 26°28' до 138°00' в. д.). Цель работы — показать особенности хвои и радиального роста климатипов сосны с разной устойчивостью к патогенам.

За 35-летний период жизни географические культуры перенесли несколько заболеваний, вызванных такими патогенами, как обыкновенное шютте (*Lophodermium pinastri* Chev.), снежное шютте (*Phacidium infestans* Karst.), ценангиевый некроз (*Cenangium abietis* (Pers) Pehm). В период отмеченных заболеваний интенсивность распространения болезни зависела от географического происхождения сосны. Так, в период заболевания 2—3-летних сеянцев обыкновенным шютте наибольшая элиминация (до 85 %) отмечалась у потомств сосны из западных и южных районов России, а также Украины и Беларуси.

Снежное шютте, зафиксированное в восьмилетнем возрасте, в географических культурах вызвало разную степень повреждения деревьев. При сильной степени повреждения деревьев отмечалось усыхание верхушечной почки и дефолиация хвои более 50 % в кроне. Деревья со средней тяжестью повреждений имели от 20 до 40 % усохшей хвои. Слабо поврежденные деревья имели до 20 % усохшей хвои. Наблюдения показали, что более 50 % поврежденных деревьев отмечалось в основном у климатипов из центральных (Московская, Владимирская, Горьковская, Костромская, Брянская, Тамбовская, Воронежская, Пензенская, Рязанская области), западных (Латвия, Ровенская, Псковская, Гомельская области) и южных (Сумская, Киевская области) районов ареала сосны. Значительное распространение болезни регистрировалось у потомства сосны из Казахстана (Семипалатинская область) и некоторых южных и лесостепных районов Сибири (Омская, Новосибирская области, Алтайский край, юг Красноярского края). Устойчивыми к снежному шютте оказались в основном климатипы сосны из таежной зоны Сибири и некоторые климатипы с Европейского Севера. Менее 20 % больных деревьев отмечено у потомств сосны Красноярского края, Якутии, Иркутской и Читинской областей, а также Мурманской области и Республики Коми.

В период эпифитотии, вызванной ценангиевым некрозом, как и в случае с фацидиозом, лучшей устойчивостью отличалась сосна из районов Европейского Севера (Карелия, Мурманская и Архангельская области) и Сибири (Красноярский край, Иркутская и Читинская области, Республика Саха). От 50 до 90 % деревьев этих климатипов имели здоровую или слабо поврежденную хвою [6]. К менее устойчивым климатипам с сильной и средней степенью повреждения хвои относились потомства сосны из Прибалтики, центральных районов России, ряда районов Поволжья и Урала, а также из южных районов Сибири. Доля пораженных деревьев варьировала у них от 50 до 80 %. Массовый характер заболевания отмечен у потомств сосны из Пензенской, Воронежской, Сумской, Оренбургской и Владимирской областей.

Анализ многолетнего фитопатологического мониторинга в географических культурах выявил группы климатипов, устойчивых к грибным патогенам, у которых доля пораженных деревьев не превышала 30 %, и неустойчивых — доля деревьев с сильной степенью поражения хвои составила более 50 % [6].

В результате исследования морфологических показателей хвои на примере устойчивых климатипов: печенгского с севера Архангельской области, кандалакшского из Карелии, енисейского и богучанского (контроль) из Красноярского края и неустойчивых: чемальского с Алтая, минусинского с юга Красноярского края, балгазынского из Тывы и кяхтинского из Бурятии — выявлены существенные различия между ними. Все неустойчивые к патогенам климатипы имеют относительно длинную хвою и меньшую продолжительность жизни. Так, средняя длина двухлетней хвои у деревьев неустойчивых климатипов в годы без заболеваний варьирует от 52 до 65 мм, продолжительность жизни хвои составляет 3.1—3.2 года. Средние параметры этих показателей у деревьев устойчивых климатипов составляют соответственно 33—50 мм и 3.8—4.3 года [4]. Продолжительность жизни хвои у деревьев устойчивых климатипов достоверно больше, а длина хвои короче ($r = –0.73$; $p < 0.001$). В период эпифитотий повреждения, вызванные патогенами, сокращают продолжительность жизни хвои. Полная или частичная дефолиация хвои приводит к замедленному росту деревьев или полной его остановке. Очень часто у растений впоследствии отмечается замещение центрального побега и ухудшается форма ствола.

Существенные различия между климатипами сосны отмечаются по плотности устьиц хвои. У

более устойчивых к грибным болезням климатипов сосны — печенгского, кандалакшского, енисейского, богучанского — плотность устьиц хвои колеблется от 60 до 81 шт. мм$^{-2}$, в среднем составляя 69 шт. мм$^{-2}$ при длине хвои 33—50 мм. Неустойчивые к грибным болезням климатипы — чемальский, минусинский, балгазынский, кяхтинский — имеют плотность устьиц в пределах 79—85 шт. мм$^{-2}$ при длине хвои 52—65 мм. Среднее значение плотности устьиц хвои у неустойчивых климатипов составляет 82 шт. мм$^{-2}$, что на 19 % выше, чем у устойчивых [5]. Между длиной хвои и плотностью устьиц выявлена корреляционная связь ($r = 0.84$ при $p < 0.01$): чем больше устьиц, тем выше вероятность поражения растения патогеном.

Таким образом, устойчивые к грибным болезням потомства климатипов сосны имеют короткую хвою с меньшим числом устьиц и большей продолжительностью жизни. Данные особенности хвои выявлены у деревьев сосны из северных регионов: печенгского, кандалакшского, енисейского и контрольного богучанского климатипов, в меньшей степени подверженных грибным заболеваниям по сравнению с климатипами из западных и южных районов ареала вида.

Исследование радиального роста климатипов сосны, проведенное на образцах древесины, взятых методом кернов, выявило, что период зафиксированного заболевания ценангиевым некрозом совпадает с минимальным радиальным приростом или остановкой роста у некоторых климатипов сосны. В связи с этим были проведены детальные исследования радиальных приростов у деревьев сосны с разной сопротивляемостью к патогену. Исследование проводилось у 15 климатипов, восемь из которых имели относительно высокую устойчивость к патогену (богучанский, печенгский, пинежский, туруханский, кандалакшский, енисейский, вихоревский, усть-кутский), а семь (балгазынский, кяхтинский, сузунский, чемальский, минусинский, заудинский, плесецкий) — меньшую сопротивляемость к ценангиевому некрозу. У каждого климатипа исследовались пять деревьев.

Выяснилось, что нарушение деятельности камбия, приводящее к отсутствию клеток ксилемы (выпадение древесных колец), отмечалось у климатипов из группы «неустойчивых к ценангиевому некрозу» в годы эпифитотии (1999—2001 гг.). Отсутствие годичных колец фиксировалось на древесном керне в одном или двух противоположных радиусах. К климатипам, у которых отмечается выпадение годичного древесного кольца, относились потомства сосны из южных лесостепных регионов Сибири — климатипы сузунский, кяхтинский, чемальский, балгазынский, заудинский. В год максимального спада радиального прироста (1999 г.) у климатипов из группы «устойчивых к ценангиевому некрозу» отмечались относительно максимальные приросты. Этими климатипами являлись в основном потомства сосны из северных регионов: енисейский и туруханский климатипы Красноярского края, кандалакшский Мурманской области и вихоревский Иркутской области.

Анализ погодных условий показал, что годы, предшествующие заболеванию, были относительно сухими: это ослабило растения и способствовало развитию болезни. Трехлетний период развития болезни привел к постепенной деградации радиального прироста с абсолютным минимумом значений в 1999 г. Засушливые годы последующих лет не оказали негативного влияния на рост сосны, подобного влиянию в период заболевания ценангиевым некрозом.

Таким образом, причиной деградации радиального роста, сопровождающейся спадом прироста и отсутствием годичных колец, является комплексное воздействие грибного заболевания и погодных условий. В условиях дерново-подзолистой песчаной почвы лимитирующим фактором являются осадки, поэтому реакция деревьев в засушливые и фитопатологически неблагоприятные периоды ярко проявляется в существенном уменьшении радиального прироста или его отсутствии.

Разная устойчивость сосны к патогену в географических культурах обусловлена наследственными свойствами климатипов, сформированными под действием комплекса климатических и экологических факторов в местах происхождения. Высокая устойчивость северных климатипов в пункте испытания определена в первую очередь генетическим контролем морфолого-анатомических показателей хвои, являющихся защитным механизмом от патогенов и других внешних факторов. Северные климатипы сосны, имеющие короткую, широкую хвою с сильным развитием покровных тканей и небольшим количеством устьиц, являются наиболее устойчивыми к грибному заболеванию. В условиях географических культур енисейский и вихоревский климатипы сосны из южной тайги являются перспективными, так как они имеют устойчивый тренд на увеличение прироста, что связано с их хорошей адаптацией к почвенным и климатическим условиям. Южные климатипы более чувствительны к грибным заболеваниям и погодным условиям, их прирост по диаметру значительно снижается или полностью останавливается в период эпифитотий.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ирошников А. И.* Географические культуры хвойных в Южной Сибири // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1977. С. 4—110.
2. *Ирошников А. И.* Дифференцированное поражение грибами-ржавчинниками потомства локальных популяций сосны обыкновенной в географических культурах // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 219—221.
3. *Крутов В. И.* Грибные болезни хвойных пород в искусственных ценозах таежной зоны Европейского Севера

СССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1989. 208 с.
4. *Кузьмин С. Р., Кузьмина Н. А.* Внутривидовая изменчивость морфологических признаков хвои у сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья // Вестник Томского государственного университета, 2004. № 10. С. 41—45.
5. *Кузьмин С. Р., Ваганов Е. А., Кузьмина Н. А., Милютин Л. И., Силкин П. П.* Плотность устьиц хвои сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья // Лесоведение. 2009. № 2. С. 35—40.
6. *Кузьмина Н. А., Кузьмин С. Р.* Селекция сосны обыкновенной по устойчивости к грибным патогенам в географических культурах // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26. № 1. С. 76—81.
7. *Пихельгас Э. И.* О влиянии географического происхождения семян на рост культур сосны в условиях Эстонской ССР // Матер. совещ. о работе учебно-опытных лесхозов. Тарту, 1975. С. 29—49.
8. *Пихельгас Э. И.* Географические опытные культуры сосны обыкновенной в Эстонской ССР // Географические опыты в лесной селекции Прибалтики. Рига: Зинатне, 1981. С. 73—81.
9. *Проказин А. Е, Куракин Б. Н.* Происхождение сеянцев сосны обыкновенной и устойчивость их к шютте // Лесное хозяйство. 1983. № 2. С. 51—53.
10. *Hantula J., Kasanen R., Kaitera J. and Moricca S.* Analyses of genetic variation suggest that pine rusts *Cronartium flaccidum* and *Peridermium pini* belong to the same species // Mycological Reasearch. 2002. 106. P. 203—209.
11. *Karlman M.* Damage to *Pinus contorta* in northern Sweden with special emphasis on pathogens // Studia Forestalia Suecica. 1986. № 176: 42 p.
12. *Martinsson Owe.* Testing Scots pine for resistance to Lophodermium needle cast. Nr 150. Studia forestalia suecica. Uppsala: The Swedish University of Agricultural Sciences. Sweden, 1979. 63 p.

***

УДК 630*575.174.015.3:582.475.4

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА *PICEA OBOVATA* LEDEB. В СРЕДНЕЙ И ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

А. Я. ЛАРИОНОВА[1], А. Н. КРАВЧЕНКО[1], А. К. ЭКАРТ[1], С. А. СЕМЕРИКОВА[2], В. Л. СЕМЕРИКОВ[2], Д. С. ДЫМШАКОВА[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

АННОТАЦИЯ
Представлены данные о популяционной структуре, генетическом разнообразии и внутривидовой дифференциации природных популяций ели сибирской (*Picea abies* Ledeb.) в азиатской части ареала этого вида на территории, простирающейся от 47°48′до 60°21′ с. ш. и от 84°33′ до 118°16′ в. д.

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) является одним из наиболее распространенных лесообразующих видов хвойных в России. Современный ареал этого вида охватывает север Скандинавии, северо-восточные районы европейской части России, Урал и всю Сибирь (кроме Крайнего Севера) до побережья Охотского моря и среднего Амура. За пределами России ель сибирская растет в северной части Монголии и Китая [2, 1].

Целью данной работы являлось исследование популяционно-генетической структуры ели сибирской в наименее изученной в этом отношении восточной части ее ареала. В анализ включено 27 популяций (ценопопуляций) ели из Тывы, Алтая, Красноярского края, Бурятии, Томской и Иркутской областей, Забайкальского края и Монголии. Красноярский край представлен популяциями из Ермаковского, Емельяновского, Козульского, Большемуртинского, Тюхтетского, Ирбейского, Енисейского, Эвенкийского и Туруханского районов. В Республике Тыва изучены две популяции: одна из них (Туран) расположена у северной границы республики, а вторая (Хандагайты) — на юге, вблизи южного предела распространения вида. В Иркутской области исследовано 4 популяции, включая уникальный реликтовый ельник, расположенный на острове Ольхон (озеро Байкал), — единственный массив елового леса, сохранившийся с ледникового периода. Шесть популяций проанализировано в Республике Бурятия (Кабанский, Селенгинский, Иволгинский, Северобайкальский районы), в том числе популяция исчезающей голубой «разновидности» ели сибирской с южного побережья озера Байкал (Выдрино, голубая). В остальных регионах Сибири (Томская область, Алтай, Забайкальский край) и в Монголии изучено по одной популяции. Включенная в исследование монгольская популяция ели (заповедник Богд-Уул) находится у южной границы распространения вида в Монголии и изолирована от других насаждений этого вида. Название популяционных выборок и их географическое положение приведены в табл. 1.

Исходным материалом для исследования послужили вегетативные почки и семена, собранные отдельно с 796 деревьев. В качестве генетических маркеров использовали аллозимные варианты 11 ферментных систем: 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (6-PGD, КФ 1.1.1.44), малатдегидрогеназы (MDH,

КФ 1.1.1.37), шикиматдегидрогеназы (SKDH, КФ 1.1.1.25), формиатдегидрогеназы (FDH, КФ 1.2.1.2), изоцитратдегидрогеназы (IDH, КФ 1.1.1.42), глутаматдегидрогеназы (GDH, КФ 1.4.2.3), глутаматоксалоацетаттрансаминазы (GOT, КФ 2.6.1.1), фосфоглюкомутазы (PGM, КФ 2.7.5.1), фосфоглюкоизомеразы (PGI, КФ 5.3.1.9), лейцинаминопептидазы (LAP, КФ 3.4.11.1) и супероксиддисмутазы (SOD, КФ 1.15.1.1).

Для определения уровня генетического разнообразия использовали общепринятые показатели изменчивости: процент полиморфных локусов (P), среднее число аллелей на локус (N_a), эффективное число аллелей (N_e), среднюю наблюдаемую (H_o) и ожидаемую (H_e) гетерозиготности. Популяционную структуру определяли с помощью показателей F-статистик Райта [3]. Количественную оценку степени генетических различий между популяциями производили по методу, предложенному М. Неи [4]. Для вычисления показателей использовали компьютерную программу GenAlex 6 [5].

В результате проведенных исследований обнаружено, что произрастающая в исследованной части ареала ель сибирская различается по уровню генетического разнообразия (табл. 1). Процент полиморфных локусов в популяциях колеблется от 52,38 до 80,95 %, среднее число аллелей на локус — от 1,667 до 2,238. Наиболее высокие значения указанных показателей наблюдаются в популяции Ялань (Енисейский район Красноярского края), наиболее низкие — в уникальной реликтовой популяции ели с острова Ольхон (Ольхонский район Иркутской области). Существенно варьируют в разных популяциях и другие используемые для оценки уровня генетической изменчивости показатели: эффективное число аллелей на локус, наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность. Минимальные и близкие к ним значения этих показателей отмечены в изолированной популяции из Монголии, расположенной в заповеднике Богд-Уул вблизи южной границы распространения вида, и в северной популяции Ванавара из Эвенкийского района Красноярского края. Максимальные значения гетерозиготности, как и полиморфности, наблюдаются в популяции Ялань. В среднем в изученных популяциях ели в полиморфном состоянии находится около 65 % проанализированных аллозимных локусов. Среднее число аллелей на локус составляет 1,891, наблюдаемая гетерозиготность — 0,163, ожидаемая гетерозиготность — 0,166, эффективное число аллелей — 1,257.

Анализ популяционной структуры ели сибирской в исследованной части ареала показал, что изученные популяции находятся в состоянии, близком к равновесному по Харди — Вайнбергу. Средние значения коэффициентов инбридинга Райта Fis и Fit, отражающих соответственно инбридинг особи относительно популяции и инбридинг особи относительно вида в целом, невелики: 0,023 и 0,055. Значение коэффициента Fst, отражающего инбридинг популяции относительно вида, составило в среднем 0,033. Это означает, что на межпопуляционную компоненту изменчивости приходится лишь 3,3 % выявленной изменчивости. Полученное значение Fst свидетельствует о низкой в среднем внутривидовой дифференциации популяций ели сибирской по изученным аллозимным локусам.

Генетическое расстояние D [4] между изученными популяциями, рассчитанное по частотам аллелей 21 проанализированного локуса, варьирует от 0,002 до 0,022, составляя в среднем 0,008. Большая часть исследованных популяций имеет сходную генетическую структуру. Различия между ними проявляются в основном по редким аллелям, не оказывающим существенного влияния на степень дифференциации. Следует, однако, отметить, что между некоторыми сравниваемыми парами популяций уровень генетических различий по частотам аллелей значительно превышает средний уровень. Анализ генетических расстояний D показал, что наиболее сильно отличается от других проанализированных популяций реликтовая популяция ели с острова Ольхон. Среднее генетическое расстояние между ольхонской и остальными популяциями равно 0,015, что практически в 2 раза больше среднего значения. Самыми близкими к ольхонской популяции по генетической структуре оказались популяция, расположенная в Северобайкальском районе Бурятии (D = 0,005), и популяция Новая Чара из Забайкальского края (D = 0,008). Максимальный уровень генетических различий (D = 0,022) выявлен между ольхонской популяцией и включенной в исследование популяцией ели с голубой окраской хвои, произрастающей в Бурятии на южном побережье озера Байкал в окрестностях поселка Выдрино (Выдрино, голубая).

Приблизительно такой же уровень дифференциации (D = 0,021) наблюдается между ольхонской популяцией ели, с одной стороны, и популяциями из Енисейского района Красноярского края (Ялань) и Монголии (заповедник Богд-Уул), с другой. Существенно отличается по генетической структуре от других проанализированных популяций, хотя и в меньшей степени, чем ольхонская, изолированная популяция ели из Монголии, имеющая самые низкие среди включенных в исследование популяций показатели гетерозиготности и эффективного числа аллелей. Генетическое расстояние между монгольской и остальными популяциями составляет в среднем 0,013. Наиболее значительно она дифференцируется от популяции острова Ольхон и от слабо отличающейся от нее по генетической структуре популяции Новая Чара из Забайкальского края (D = 0,020). Существенный уровень дифференциации (D = 0,017—0,018) наблюдается также между монгольской популяцией и популяциями ели из Ирбейского района Красноярского края (Степановка) и Кабанского района Бурятии (Выдрино,

зеленая и Выдрино, голубая).

Таблица 1. Географическое положение исследованных популяций ели сибирской и показатели их изменчивости, установленные на основе анализа 21 аллозимного локуса

Название популяций	Местоположение (регион, район)	Координаты		P, %	Na	Ne	Ho	He
		с. ш.	в. д.					
Томск	Томская обл., Томский р-н	56°22′	84°33′	71,43	1,905	1,236	0,155	0,163
Ильинка	Алтай, Шебалинский р-н	51°22′	85°10′	66,67	1,810	1,204	0,150	0,141
Туруханск	Красн. край, Туруханский р-н	65°50′	88°00′	71,43	2,045	1,293	0,173	0,187
Зареченка	Красн. край, Тюхтетский р-н	56°35′	89°10′	66,67	2,048	1,244	0,151	0,164
Татарка	Красн. край, Козульский р-н	56°15′	91°05′	66,67	1,905	1,246	0,178	0,163
Козулька	Красн. край, Козульский р-н	56°10′	91°30′	66,67	1,952	1,241	0,158	0,159
Ялань	Красн. край, Енисейский р-н	58°21′	91°49′	80,95	2.238	1,286	0,190	0,190
Хандагайты	Тыва, Овюрский р-н	50°46′	92°02′	76,19	1,952	1,265	0,179	0,174
Еловка	Красн. край, Емельяновский р-н	56°12′	92°32′	61,90	1,857	1,264	0,167	0,173
Б. Мурта	Красн. край, Б. Муртинский р-н	57°16′	92°45′	71,43	2,096	1,278	0,179	0,180
Арадан	Красн. край, Ермаковский р-н	52°40′	93°22′	57,14	1,762	1,231	0,157	0,152
Ручей	Красн. край, Ермаковский р-н	52°21′	93°37′	61,90	1,810	1,245	0,156	0,164
Туран	Тыва, Пий-Хемский р-н	52°14′	93°43′	66,67	1,810	1,290	0,182	0,176
Степановка	Красн. край, Ирбейский р-н	55°10′	95°46′	61,90	1,905	1,285	0,190	0,186
Бирюса	Иркут. обл., Тайшетский р-н	56°01′	97°53′	61,90	1,905	1,282	0,172	0,179
Тулюшка	Иркут. обл., Куйтунский р-н	54°27′	101°12′	61,90	1,857	1,281	0,190	0,180
Ванавара	Красн. край, Эвенкийский р-н	60°21′	102°16′	66,67	1,905	1,213	0,133	0,143
Выдрино, гол.	Бурятия, Кабанский р-н	51°26′	104°43′	61,90	1,810	1,300	0,171	0,187
Выдрино, зел.	Бурятия, Кабанский р-н	51°26′	104°43′	61,90	1,952	1,295	0,163	0,182
Косая Степь	Иркут. обл., Ольхонский р-н	52°51′	106°04′	61,90	1,857	1,251	0,152	0,163
Кабанск	Бурятия, Кабанский р-н	51°59′	106°32′	66,67	1,857	1,221	0,141	0,148
Убукун	Бурятия, Селенгинский р-н	51°28′	106°43′	66,67	1,810	1,210	0,156	0,150
Богд-Уул	МНР, заповедник Богд-Уул	47°48′	106°51′	61,90	1,762	1,187	0,111	0,114
Красноярово	Бурятия, Иволгинский р-н	51°51′	107°16′	61,90	1,857	1,292	0,170	0,179
Ольхон	Иркут. обл., Ольхонский р-н	53°15′	107°43′	52,38	1,667	1,279	0,159	0,156
С.-Байкальск	Бурятия, Северобайкальский	55°38′	109°19′	66,67	1,857	1,256	0,157	0,165
Новая Чара	Забайкальский край, Каларский	56°46′	118°16′	57,14	1,857	1,256	0,162	0,158
В среднем				**65,08 ± 1,14**	**1,891 ± 0,03**	**1,257 ± 0,01**	**0,163 ± 0,01**	**0,166 ± 0,01**

Примечание. P — процент полиморфных локусов, Na — среднее число аллелей на локус, Ne — эффективное число аллелей на локус, Ho — наблюдаемая гетерозиготность, He — ожидаемая гетерозиготность, ± — стандартная ошибка, F — индекс фиксации Райта.

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что произрастающая в изученной нами части ареала ель сибирская характеризуется достаточно высоким в среднем генетическим разнообразием (P = 65,08; Na = 1,891; Ne = 1,257; Ha = 0,163; He = 0,166), слабой подразделенностью (Fst = 0,033) и низким уровнем генетической дифференциации (D = 0,008). Большая часть проанализированных популяций имеет сходную генетическую структуру. Значительно дифференцированы друг от друга (D = 0,021) и от остальных популяций (D среднее варьирует от 0,013 до 0,015) лишь две изолированные популяции ели: реликтовая популяция с острова Ольхон и популяция из Монголии (заповедник Богд-Уул). Обнаружено, что в ольхонской популяции ели, отличающейся от других популяций наиболее низкими показателями полиморфности и аллельного разнообразия проанализированных аллозимных локусов, уровень гетерозиготности оказался близким к среднему для вида в исследованной части ареала. В монгольской популяции наоборот: полиморфность аллозимных локусов была лишь немного ниже средней, однако эффективное число аллелей и уровни наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности были самыми низкими среди изученных популяций. Полученные данные согласуются с результатами исследования этих популяций с помощью cpSSR-маркеров. Анализ трех микросателлитных локусов хлоропластной ДНК (Pt63718, Pt26081, Pt71936) показал, что в монгольской популяции при практически таком же низком, как и в ольхонской популяции, количестве обнаруженных гаплотипов (9 и 8 гаплотипов соответственно) показатель гаплотипического разнообразия *He* был значительно ниже среднего значения, установленного для совокупности изученных популяций ели сибирской. В ольхонской же популяции снижения гаплотипического разнообразия не наблюдалось. Уровень гаплотипического разнообразия в этой популяции соответствовал среднему. Низкие параметры cpSSR-изменчивости в монгольской популяции Богд-Уул указывают на возможное сокращение

численности этой популяции ели в прошлом («bottleneck»), что вполне ожидаемо для популяции, расположенной у южной границы распространения вида в Монголии.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 10-04-00786а, грант 13-04-00777а). Авторы выражают глубокую признательность А. П. Барченкову и С. Жамъянсурену за помощь в сборе экспериментального материала в районах исследования.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.
2. *Правдин Л. Ф.* Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 176 с.
3. *Guries R. P, Ledig F. T.* Genetic diversity and population structure in pitch pine (Pinus rigida Mill.) // Evolution. 1982. V. 36. P. 387—402.
4. *Nei M.* Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. V. 106. P. 283—292.
5. *Peakall R., Smouse P. E.* GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes. 2006. N. 6. P. 288—295.

***

УДК 634.0.165.4 : 576.312.35/37

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ КЛАССИЧЕСКИМИ И НОВЫМИ МЕТОДАМИ

Е. Н. МУРАТОВА, Т. С. СЕДЕЛЬНИКОВА, О. В. ГОРЯЧКИНА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Приведены результаты кариологического и цитогенетического исследования древесных растений бореальной зоны в оптимальных и экстремальных условиях произрастания. Изучение хромосом у видов семейств сосновых и кипарисовых выявило кариотипическое разнообразие и широкий спектр хромосомных аномалий.

Кариологические и цитогенетические исследования древесных растений вносят большой вклад в изучение их биологического разнообразия, в решение таксономических проблем, вопросов эволюционной и популяционной генетики. В Институте леса кариологические исследования древесных растений начаты Л. Ф. Правдиным в 60-х годах XX в. изучением сосны обыкновенной [8]. В конце 60-х — начале 70-х годов большой вклад в развитие этих исследований внесла М. В. Круклис. Она изучила кариотипы лиственниц сибирской, Гмелина и Чекановского, мейоз у этих видов, кариотип ели сибирской, впервые обнаружила В-хромосомы у хвойных [4—5]. С 70-х годов в Институте леса проводятся кариологические исследования основных лесообразующих видов хвойных. Изученные виды относятся к четырем родам семейства *Pinaceae*: *Abies* — пихта, *Larix* — лиственница, *Picea* — ель, *Pinus* — сосна и 5 родам семейства *Cupressaceae*: *Chamaecyparis* — кипарисовик, *Cupressus* — кипарис, *Juniperus* — можжевельник, *Microbiota* — микробиота, *Thuja* — туя. В общей сложности изучено более 150 популяций и местообитаний в оптимальных и экстремальных условиях, в нарушенных экосистемах, ботанических садах и парках.

Исследование представителей рода *Abies* показывает, что диплоидный набор пихт включает 24 хромосомы (2n = 24). Кариотипы содержат 7 пар метацентрических и 4 пары субмета- и субакроцентрических хромосом [3, 6, 9]. Разные виды пихты различаются по числу и локализации нуклеолярных районов. Наибольшее внимание уделено кариологическому изучению пихты сибирской как одного из основных лесообразователей бореальной зоны Сибири. Исследование данного вида из разных популяций выявило сравнительно низкий уровень внутривидового кариологического полиморфизма и небольшие различия по количеству и особенностям локализации нуклеолярных районов. Изучен мейоз у пихты сибирской в естественном древостое и в условиях дендрария. Установлено, что большинство наблюдаемых на разных стадиях аномалий относится к общему типу. В условиях интродукции частота нарушений значительно выше по сравнению с естественными насаждениями, и спектр нарушений значительно шире.

Лиственницы, включенные в анализ, представляют две родственные группы видов: первая — *Larix sibirica* и *L. sukaczewii*, вторая — *L. gmelinii* и *L. cajanderi*, а также родственные им виды. Диплоидный набор лиственниц включает 24 хромосомы (2n = 24). В кариотипах содержится шесть пар симметричных (метацентрических) и шесть пар асимметричных (субмета- или интерцентрических) хромосом [6-7, 9]. Проведено кариологическое исследование широко распространенных бореальных видов лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина в разных популяциях. Виды лиственниц и

популяции изученных видов различаются по числу и локализации вторичных перетяжек. Кариотипы всех живых организмов состоят из определенного числа постоянных хромосом (А-хромосом), но некоторые виды включают еще и непостоянные добавочные или В-хромосомы. Нами у представителей данного рода впервые были обнаружены добавочные хромосомы. По одной В-хромосоме (2n = 24 + 1В) было найдено у лиственницы Гмелина из Читинской обл. и лиственницы сибирской из окр. г. Норильска и Хакасии.

Кариотипы изученных видов рода *Picea* включают 24 хромосомы (2n = 24): 8 пар длинных метацентрических, две пары коротких метацентрических и 2 пары коротких субметацентрических хромосом [1, 2, 6, 9]. Проведены детальные кариологические исследования ели сибирской из многих популяций Сибири. Во многих популяциях данного вида обнаружены добавочные хромосомы (2n = 24 + 1—4В). Кроме ели сибирской, одну или несколько В-хромосом включают и другие исследованные нами виды ели: *P. abies* (2n = 24 + 1—4В), *P. ajanensis* (1—3В), *P. breweriana* (1В), *P. x fennica* (1В), P. *glehnii* (1—5В), *P. koyamae* (1В), *P. meyeri* (1—3В), *P. pungens* (1В), *P. purpurea* (1В), *P. schrenkiana* (1В). К настоящему времени в роде *Picea* найдено 20 видов с добавочными хромосомами, включая межвидовой гибрид *P. x fennica*.

Изученные виды сосен относятся к двум подродам рода *Pinus*: *Strobus* (секция *Strobi*, подсекция *Cembrae* — кедровые сосны) и *Pinus* (секция *Pinus*, подсекция *Sylvestres* — обыкновенные сосны). В группе кедровых сосен проанализированы *P. sibirica*, *P. koraiensis* и *P. pumila*. В группе *Sylvestres* подробно изучена сосна обыкновенная (*P. sylvestris*). Кариотипы сосен содержат 24 хромосомы (2n = 24). У кедровых сосен имеется 11 пар симметричных (метацентрических) и одна пара асимметричных хромосом — субметацентрических или близких к ним. У сосен группы *Sylvestres* имеется десять пар симметричных и две пары асимметричных хромосом. Виды сосен и популяции в пределах видов различаются по числу и локализации вторичных перетяжек [6, 9].

У изученных видов сосны, лиственницы, ели и пихты отмечены геномные мутации, такие как анеуплоиды, миксоплоиды и в отдельных случаях полиплоиды. В популяциях у границ ареалов, в экстремальных условиях существования, имеются отклонения в числе хромосом и изменение их морфологии, повышается встречаемость вторичных перетяжек и хромосомных перестроек. У сосны обыкновенной около южной и северной границ ареала выявлен широкий спектр хромосомных мутаций — кольцевые и полицентрические хромосомы, делеции, фрагменты, множественные нарушения. У этих же деревьев имеются нарушения митоза и мейоза. Хромосомные перестройки найдены у лиственницы сибирской в Казахстане, Монголии, на Таймыре в условиях воздействия сернистых эмиссий, у лиственницы Сукачева на Южном Урале, в северных популяциях лиственницы Гмелина, кедрового стланика, ели сибирской, у пихты сибирской в горах Хамар-Дабана и высокогорьях Западного Саяна (рис. 1).

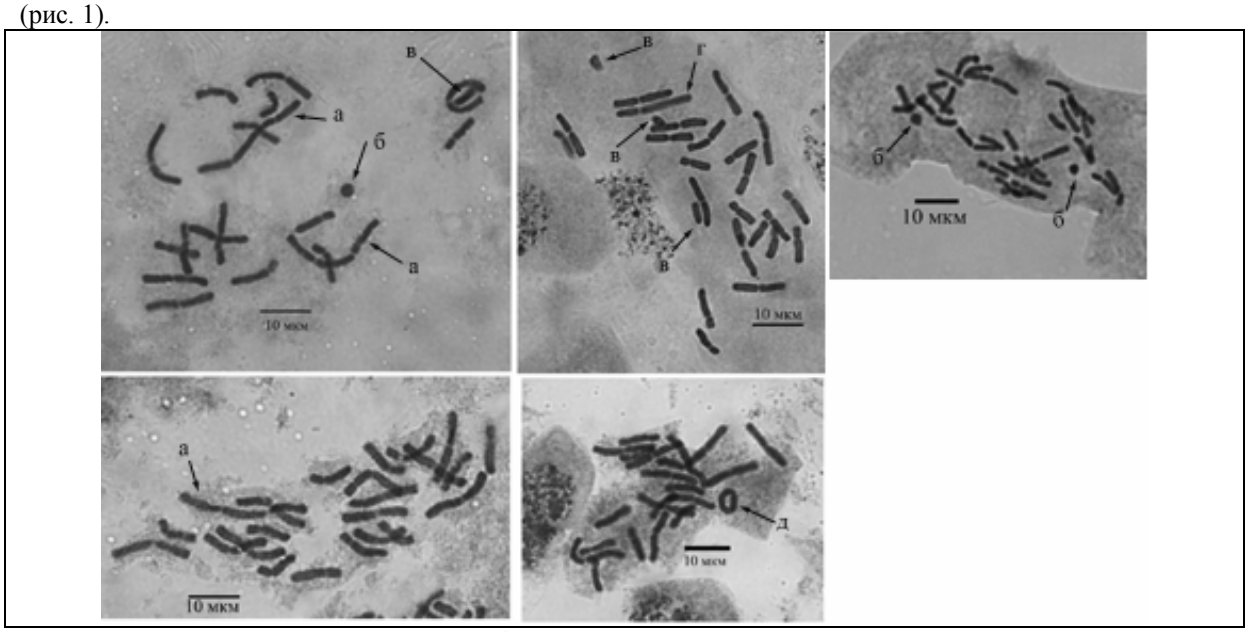


Рисунок 1. Хромосомные перестройки в метафазных пластинках *Larix gmelinii*: а — дицентрические хромосомы, б — ацентрические кольца, в — хромосомные фрагменты, г — удлиненная хромосома, д — кольцевая хромосома

Большое внимание уделено кариологическому изучению хвойных на суходолах и болотах различного типа в южнотаежной подзоне Западно-Сибирской низменности [9]. У всех изученных видов выявлена миксоплоидия (2n = 24, 36, 48) и анеуплоидия. Спектр геномных и хромосомных мутаций в метафазах и ана-телофазах у деревьев на болоте шире, чем на суходоле. Аберрации представлены

кольцевыми и полицентрическими хромосомами, фрагментами, нарушениями спирализации. Встречались многополюсные митозы, отстающие хромосомы, одиночные и парные мосты, фрагменты, отстающие хромосомы, выбросы за пределы пластинки, агглютинация хромосом. У сосны обыкновенной с «ведьминой метлой» наблюдались необычные формы ядрышек и «остаточные ядрышки», митотические нарушения, с-митоз.

Кариологическое изучение можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis, Cupressaceae*) на болотах и суходолах Западной Сибири показало, что кариотип данного вида содержит 22 хромосомы. Все хромосомы метацентрические, одна пара близка к субметацентрическому типу. Существенных различий в кариотипах болотных и суходольных популяций не обнаружено. Среди представителей семейства кипарисовых исследовано еще несколько видов — представителей родов *Chamaecyparis*, *Cupressus*, *Microbiota*, *Thuja*. У них также имеется 22 хромосомы (2n = 22). Изучено несколько происхождений широко распространенного в интродукции вида *T. orientalis*, сбор семян производился в парковых насаждениях и дендрариях. Для него характерна миксоплоидия (2n = 19, 22, 44; 22, 24, 33; 22, 33; 22, 33, 44).

Большинство представителей хвойных являются диплоидами со стабильными основными числами хромосом и сходными кариотипами. Для работы с такими геномами перспективно применение молекулярно-цитогенетических маркеров. Это дает возможность идентифицировать отдельные хромосомы в кариотипе, подбирать пары гомологичных хромосом, выявлять хромосомные перестройки. К настоящему времени с помощью флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) с пробами 5S и 45S рРНК генов изучены хромосомные наборы основных лесообразующих видов хвойных Сибири (*Abies sibirica*, видов *Larix, Picea obovata*, *Pinus sylvestris*). Проведено сравнительное изучение кариотипов трех видов лиственницы — *L. sibirica, L. gmelinii* и *L. cajanderi* [10]. У *L. sibirica* выявлено 2 мажорных локуса 45S рДНК в дистальных районах хромосом III и IV и 4 минорных локуса семейства этих генов в перицентромерных районах хромосом I, II, VI, XII. Установлено, что близкородственные виды *L. gmelinii* и *L. cajanderi* не различаются по рисунку гибридизации (рис. 2). Оба вида содержат дополнительный мажорный локус 45S рДНК в хромосоме VII, которого нет у *L. sibirica*. У изученных видов в хромосоме III, имеющей локус 45S рДНК, на другом плече выявлен локус 5S рДНК. Данная хромосома, несущая мажорные локусы двух семейств рибосомных генов, является маркером для видов рода *Larix*. В перицентромерных районах хромосом лиственниц выявляются DAPI-бэнды, рисунок которых у этих видов сходен (рис. 2).

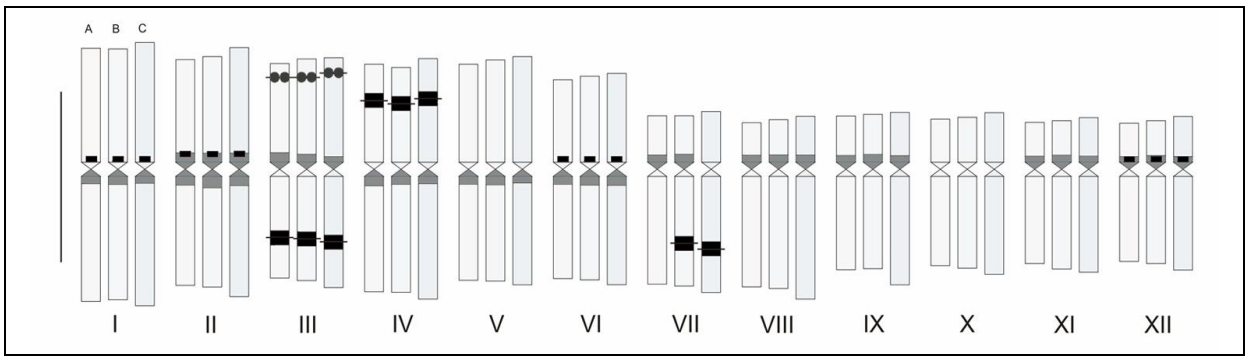


Рисунок 2. Сравнительная идиограмма *L. sibirica* (A), *L. gmelinii* (B) и *L. cajanderi* (C). Черными полосками показаны локусы 45S рДНК, черными кружками — локусы 5S рДНК, серыми полосками — DAPI-бэнды. Масштабная линейка — 10 мкм

В кариотипах исследованных видов *Abies*, *Larix, Picea* и *Pinus* выявлены локусы 5S рДНК у одной пары хромосом. У видов *Larix* и *Pinus sylvestris* наблюдается сходная локализация этих генов на коротких плечах одного из длинных метацентриков. Ортологичная хромосома *Picea obovata* содержит дополнительный локус 5S рДНК на длинном плече, рядом с локусом 45S рДНК. У *Abies sibirica* минорный сайт 5S рДНК находится в перицентромерном районе короткого плеча хромосомы XII. У *P. obovata* мажорные сайты генов 45S рРНК локализованы на шести парах хромосом. В кариотипе *A. sibirica* мажорные локусы 45S рДНК выявлены у четырех пар метацентриков. В кариотипе *P. sylvestris* выявлено наибольшее число локусов 45S рДНК, они имеются на всех хромосомах, за исключением одной пары метацентриков. Семь метацентрических хромосом содержат мажорные сайты этих генов в дистальном районе и минорные в области центромеры. Таким образом, кариотипы разных видов хвойных значительно различаются по числу и распределению локусов рибосомных генов. Использование метода флуоресцентной гибридизации *in situ* открывает новые возможности при анализе генетического разнообразия, микроэволюции, внутривидовой и межвидовой дивергенции хвойных.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 13-04-98045-р_сибирь_а и интеграционного проекта СО РАН № 140.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Владимирова О. С.* Добавочные хромосомы хвойных (на примере представителей рода *Picea* A. Dietr.): Автореф. дис. … канд. биол. наук. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2002. 23 с.
2. *Карпюк Т. В.* Кариология рода *Picea* A. Dietr. в азиатской части ареала: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2004. 16 с.
3. *Квитко О. В.* Цитогенетическая и кариологическая характеристика пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.): Автореф. дис. … канд. биол. наук. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2009. 19 с.
4. *Круклис М. В.* Добавочные хромосомы у голосеменных (на примере *Picea obovata* Ldb.) // Докл. АН СССР. 1971. Т. 196, 5. С. 1213—1216.
5. *Круклис М. В., Милютин Л. И.* Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 211 с.
6. *Муратова Е. Н.* Кариосистематика семейства *Pinaceae* Lindl. Сибири и Дальнего Востока: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 1995. 32 с.
7. *Муратова Е. Н., Седельникова Т. С., Пименов А. В., Карпюк Т. В., Квитко О. В., Сизых О. А.* Кариологический полиморфизм лиственниц // Биоразнообразие лиственниц Азиатской России. Новосибирск: ГЕО, 2010. С. 34—49.
8. *Правдин Л. Ф.* Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 191 с.
9. *Седельникова Т. С.* Дифференциация болотных и суходольных популяций видов семейства *Pinaceae* Lindl.: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск, ТГУ, 2008. 35 с.
10. *Goryachkina O. V., Badaeva E. D., Muratova E. N., Zelenin A. V.* Molecular cytogenetic analysis of Siberian *Larix* species by fluorescence *in situ* hybridization // Plant Systematics and Evolution. 2013. Vol. 299. 2. P. 471—479.

***

УДК 630*x232

ПРИРОДНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ И ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ПОТОМСТВА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ПРОЦЕССЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОТИП — СРЕДА

Т. Н. НОВИКОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Исследованы потомства одноименных климатипов сосны, выращенные в условиях Западного Забайкалья и Красноярской лесостепи. Сравнивается производительность потомств с аналогичными показателями материнских насаждений. Анализируется динамика производительности в связи с возрастом культур, происхождением климатипов и условиями выращивания. Отражены признаки и свойства женских репродуктивных органов (шишек и семян) в нормальный и экстремальный периоды вегетации.

Устойчивость и рост потомств климатипов сосны в различающихся по климатическим и лесорастительным условиям районах ареала (табл. 1) характеризуют реакцию представителей данного вида на изменение климата, отражая при этом адаптивные свойства материнских популяций.

Таблица 1. Географическое положение и климатическая характеристика условий выращивания географических культур сосны

Район выращивания	Широта	Долгота	Сумма температур более 5 ºС	Период с температурой 5 ºС, дни	Сумма осадков, за год, мм	Конти-ненталь-ность, %
Красноярская лесостепь	56º00′	93º00′	1968	149	410	68
Западное Забайкалье	51º50′	107º40′	2130	149	241	90

Сравнительная оценка группы одноименных климатипов сосны, выращиваемых в лесостепных районах Восточной Сибири, обнаружила определенные различия в адаптивных свойствах представителей данного вида. Показатели выживаемости и роста потомств сибирских климатипов в контрастных условиях лесостепной зоны Западного Забайкалья [3] и Красноярской лесостепи [1] послужили основной характеристикой для выявления реакции климатипов сосны из лесостепных и таежных районов Сибири на новые условия в раннем возрасте (10—12 лет).

Особое значение в исследовании географических культур имеют показатели их роста и развития в раннем возрасте в связи с тем, что свободное размещение особей в культурах исключает конкурентные взаимоотношения между ними [3]. Тем не менее ценность таких лесосеменных объектов возрастает с увеличением их возраста, поскольку позволяет исследовать производительность, урожайность потомств климатипов и показатели качества семян в меняющихся климатических и погодных условиях.

При исследовании географических культур необходимо учитывать также, что на диаметр помимо наследственных свойств оказывает влияние густота культур и, соответственно, скорость самоизреживания. Таким образом, высота деревьев в большей степени отражает наследственные особенности климатипов. Выращивание одноименных потомств в контрастных условиях и сравнительная динамика линейного роста характеризуют их адаптивные свойства в онтогенезе. Большой интерес представляет также влияние экстремальных погодных условий на репродуктивные свойства представителей вида в новых условиях.

К 31-летнему возрасту выживаемость потомств климатипов из южной и северной лесостепи имеет значительные различия в зависимости от природно-климатических условий района выращивания. Наиболее устойчив ермаковский климатип, его сохранность составила соответственно 46,4 % (Западное Забайкалье) и 64,7 % (Красноярская лесостепь). Показатели сохранности наиболее удаленного в северо-восточном направлении олекминского климатипа из Якутии в районах исследования близки — 42,3 % и 49,6 %. При этом в Красноярской лесостепи такая выживаемость является следствием самоизреживания в связи с большей начальной густотой и высотой деревьев, тогда как в Забайкалье влияние этих факторов не так значительно в связи с элиминацией особей и небольшими темпами роста в раннем возрасте.

В целом сосна из средней тайги в Якутии характеризуется значительным наследственным потенциалом устойчивости и роста, который реализуется при улучшении гидротермического режима. Слабоустойчивы в Западном Забайкалье сузунский (Новосибирская область) и боровлянский (Алтай) климатипы, представляющие более теплые и влажные лесостепные районы Западной Сибири, в Красноярской лесостепи эти климатипы более устойчивы — их сохранность составила соответственно 47,0 и 56,8 %.

Таблица 2. Показатели выживаемости климатипов сосны в 31-летнем возрасте в Западном Забайкалье и Красноярской лесостепи

Происхождение (республика, край, область)	Климатип	Выживаемость, %	
		в Западном Забайкалье	в Красноярской лесостепи
Новосибирская	Сузунский	26,6	56,8
Алтай	Боровлянский	31,2	47,0
Красноярский	Канский	36,0	58,5
Красноярский	Ачинский	42,6	55,8
Красноярский	Ермаковский	46,4	64,7
Якутия	Олекминский	42,3	49,6

При изучении потомств климатипов сосны, выращиваемых в жестких условиях лесостепи Западного Забайкалья, было обнаружено, что культуры характеризуются слабыми темпами роста, однако начиная с 16-летнего возраста наблюдается значительное увеличение годичного прироста. Темпы роста климатипов сосны изучались на примере модельных деревьев, характеризующихся диаметрами, близкими к среднему для климатипа показателю толщины деревьев. Так, на примере модельной сосны ачинского климатипа отмечено, что в благоприятные по увлажнению годы линейный прирост достигает 58 см, в неблагоприятные годы этот показатель снижается до 38 см, тогда как в 15-летнем возрасте было отмечено снижение прироста до 7 см. Средние показатели линейного прироста по пятилетиям составили 47 и 46 см, в пределах совокупности особей — по 40 см.

При выращивании в Красноярской лесостепи производительность потомств высокопродуктивных климатипов Западной Сибири возрастает на 1 класс бонитета. Климатипы из лесостепных районов Восточной Сибири менее производительны и достигают к 31-летнему возрасту II класса бонитета. Наиболее чувствительно к улучшению природно-климатических условий потомство олекминского климатипа из Якутии, его производительность возрастает на 2 класса бонитета.

В условиях Западного Забайкалья одноименные потомства I класса возраста (20 лет) характеризуются IV классом бонитета — к ним относятся потомства высокопродуктивных климатипов из районов Западной и Восточной Сибири. Наиболее низка производительность олекминского климатипа (V класс). С переходом во II класс возраста наблюдается увеличение производительности на 1 класс бонитета потомств сузунского, боровлянского, канского, ачинского, ермаковского и олекминского климатипов, что свидетельствует о некоторой адаптации к жестким природным условиям района эксперимента. При этом производительность потомств не достигает аналогичных показателей, характерных для исходных насаждений, за исключением сосны олекминского климатипа, IV класс бонитета которого соответствует аналогичному показателю материнского насаждения.

Известно, что адаптация хвойных, в том числе и климатипов сосны обыкновенной, к стрессовым (климатическим и экологическим) условиям проявляется в особенностях и свойствах генеративных структур. При этом морфометрические показатели женских генеративных органов сосны (шишек) считаются генетически обусловленными и характеризуют одну из сторон потенциальной семенной продуктивности сосны. Они не только привлекаются для характеристики репродукции, но и являются

достаточно информативными признаками при таксономических построениях, если при этом выполняются методические рекомендации, исключающие влияние аномальных факторов среды и эндогенную изменчивость. В годы с острым дефицитом влаги наряду с уменьшением размеров шишек отмечены увеличение числа недоразвитых чешуй в нижней части шишки и уменьшение числа развитых чешуй, тогда как общее число чешуй остается неизменным или варьирует незначительно. Наблюдается также значительное уменьшение массы семян у потомств климатипов сосны из разных районов ареала в стрессовых погодных условиях периода вегетации. При этом индекс формы шишек (отношение длины к ширине) не меняется в связи с погодными условиями, за исключением сосны олекминского климатипа.

Таблица 3. Производительность потомств климатипов в Западном Забайкалье и Красноярской лесостепи

Климатип	Классы бонитета				
	материнских насаждений	потомств в Западном Забайкалье			потомств в Красноярской лесостепи в 31 год
		в 20 лет	в 24 года	в 31 год	
Сузунский	II	IV	III	III	I
Боровлянский	II	IV	III	III	I
Канский	III	IV	III	III	II
Ачинский	III	IV	III	III	II
Ермаковский	III	IV	III	III	II
Олекминский	IV	V	IV	IV	II
Заудинский Улан-Удэнский	IV	IV	III	III	II

Таблица 4. Характеристика шишек и семян потомств климатипов сосны в экстремальные по увлажнению годы

Происхождение (республика, край, область, лесхоз)	Размеры шишек, см		Число чешуй в шишке, шт.				Масса 1000 шт. семян (г) в насаждениях		
	Длина	Ширина	недоразвитых		развитых	всего	природных	в культурах	
			снизу	сверху					
Мурманская Кандалакшский	3,0	1,6	14	9	35	58	3,3	7,3	4,3*
Карелия Сортавальский	2,8	1,4	12	9	33	54	5,2	6,1	3,4*
Якутия Олекминский	3,0	1,8	26	6	30	62	5,1	7,9	4,1*
Рязанская Солотчинский	3,8	2,1	24	5	31	60	6,1	8,6	5,8*
Нижегородская Борский	3,5	1,9	12	9	39	60	6,2	8,6	4,6*
Бурятия Заудинский	3,9	2,1	22	5	34	61	6,7	7,2	5,6*

* Масса семян в период с дефицитом влаги.

Число полнозернистых семян в 1 шишке в благоприятные годы наиболее высоко (30 шт.) у сосны местного климатипа из Бурятии, аналогично самое высокое содержание семян в шишке было отмечено у потомства бурятской сосны (26 шт.), выращенной в Красноярской лесостепи [2]. Среднее положение по данному признаку занимает сосна из Мурманской области (15 шт.), Якутии (11 шт.) и Рязанской области (11 шт.), несколько ниже этот показатель у сосны из Карелии (8 шт.) и Нижегородской области (7 шт.) В экстремальные годы, как и в нормальные, очевидно, сказывается влияние условий опыления — наличие достаточного количества пыльцы, ее физиологическое состояние и соответствие фазе перцепции женских шишек.

Наименьшее снижение массы семян характерно для потомства местной сосны из Бурятии (в 1,3 раза) и сосны солотчинского климатипа (в 1,5 раза), материнские насаждения которых, очевидно, формировались при периодически наступающих периодах засухи. Снижение массы семян для остальных климатипов более значительно — в 1,7—1,9 раза.

Работа поддержана грантом РФФИ № 13-04-00495.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ирошников А. И.* Географические культуры хвойных в Южной Сибири // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1977. С. 4—10.
2. *Новикова Т. Н.* Особенности семеношения сосны обыкновенной в географических культурах в Красноярской лесостепи // Хвойные бореальной зоны. Вып. 2. Красноярск, Сиб. ГТУ. 2008. С. 62—67.
3. *Новикова Т. Н.* Влияние происхождения сосны на признаки и свойства потомств при выращивании в разных природно-климатических провинциях // Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса. Красноярск: Матер. Всеросс конф. с участием иностр. ученых, 23—25 сент. 2009. С. 209—211.

***

УДК 575.174.015.3:582.475.2

ОЦЕНКА ПОЛИМОРФИЗМА МАРКЕРОВ ЯДЕРНОГО ГЕНОМА ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ (*LARIX SIBIRICA* LEDEB.) В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ ЕЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Н. В. ОРЕШКОВА[1], К. О. ДЕЙЧ[2], А. А. ИБЕ[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Филиал ФБУ «Рослесозащита» «Центр защиты леса Красноярского края», Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Проведена оценка полиморфизма маркеров ядерного генома на примере SSR-анализа. Для анализа генетического разнообразия изменчивости лиственницы сибирской использовали восемь ядерных микросателлитных локусов (*bcLK056, bcLK066, bcLK224, bcLK232, bcLK260, bcLK235, UAKLly6, UBCLXtet-1-22*) [5, 7, 6, 4]. Микросателлитный анализ выявил высокий уровень генетического разнообразия лиственницы в выборках из Ермаковского и Шушенского районов Красноярского края и сравнительно низкий в выборках с полуострова Таймыр.

Одним из наиболее эффективных инструментов по оценке и мониторингу генетического полиморфизма, количественного анализа внутри- и межпопуляционной генетической изменчивости хвойных видов давно зарекомендовали себя маркеры ядерного генома, такие как микросателлиты. Эти маркеры являются фрагментами ДНК, амплифицируемыми в полимеразной цепной реакции (ПЦР) и содержащими короткие последовательности, представленные в различном числе копий. Высокий полиморфизм, кодоминантное наследование, относительно равномерное распределение в геноме — это основные плюсы использования ядерных микросателлитов в качестве генетических маркеров в современных популяционно-генетических исследованиях.

Целью данной работы явились оценка полиморфизма ядерных микросателлитных локусов, получение новых данных по генетическому разнообразию, популяционной структуре и дифференциации лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) из различных районов распространения.

Объектами исследования послужили выборки лиственницы сибирской из шести природных популяций, произрастающих на территории Таймырского, Богучанского, Шушенского, Ермаковского районов Красноярского края и Ширинского района Республики Хакасия.

На основании проведенного SSR-анализа у лиственницы сибирской было установлено, что локусы *bcLK056, bcLK260, bcLK235* и *UAKLly6*, у которых наблюдалось от 8 до 14 аллелей, проявили себя как высокополиморфные. Остальные локусы (*bcLK066, bcLK224, bcLK232, UBCLXtet-1-22*) менее полиморфны: идентифицированных у них аллельных вариантов было существенно меньше, всего от 4 до 7.

При анализе восьми ядерных микросателлитных локусов в 6 выборках лиственницы сибирской было выявлено 64 аллельных варианта, 31 (48,4 %) из которых был общим. Наиболее высокое аллельное разнообразие было обнаружено в популяциях Шушенского и Ермаковского районов — 51 и 56 аллелей соответственно. В популяциях районов Норильска и Кутарамакана аллельное разнообразие было значительно ниже — 39 и 43 аллеля соответственно.

Оценка изменчивости частот аллелей с помощью χ^2–теста на гетерогенность показал, что наблюдаемая гетерогенность аллельных частот у изученных популяций лиственницы сибирской в исследованных регионах является статистически достоверной, причем на очень высоком уровне значимости ($\chi^2 = 892{,}357$; DF = 273, $P < 0.001$) (табл. 1).

Таблица 1. Гетерогенность аллельных частот

Локусы	**N**	**d.f.**	**χ^2**	**P***
bcLK056	14	91	228,467	0,000***
bcLK066	7	21	49,552	0,000***
bcLK224	5	10	28,118	0,002**
bcLK232	4	6	33,540	0,000***
bcLK260	8	28	210,134	0,000***
bcLK235	10	45	163,337	0,000***
UAKLly6	13	66	148,805	0,000***
UBC-1-22	4	6	30,405	0,000***
В целом		273	892,357	0,000***

Примечание. n — число выявленных аллелей, d.f. — число степеней свободы, χ^2 — тест на гетерогенность, P — уровень значимости, ** — уровень достоверности при $P < 0{,}01$, *** — уровень достоверности при $P < 0{,}001$.

Анализ показателей генетического разнообразия (табл. 2) показал, что лиственница сибирская из Таймырского района Красноярского края генетически менее изменчива по сравнению с другими изученными выборками. Более значительный по сравнению с другими популяциями уровень

генетической изменчивости выявлен в популяциях из Ермаковского и Шушенского районов Красноярского края. Эффективное число аллелей (N_E) в этих популяциях составляет 3,833 и 3,771, наблюдаемая гетерозиготность (H_O) — 0,596 и 0,617, ожидаемая (H_E) — 0,654 и 0,659 соответственно. Низкий уровень генетического разнообразия в таймырских выборках (табл. 2) можно объяснить их изолированностью и суровыми природно-климатическими условиями произрастания.

Таблица 2. Показатели генетической изменчивости лиственницы сибирской, рассчитанные по результатам микросателлитного анализа

Популяции	N	N_A	N_E	Гетерозиготность	
				H_O	H_E
Норильск	30	4,750	3,011	0,444	0,600
Кутарамакан	30	5,375	3,143	0,396	0,600
Богучаны	30	6,125	3,561	0,542	0,601
Шушенское	30	6,375	3,771	0,617	0,659
Ермаковское	30	7,000	3,833	0,596	0,654
Черное озеро	30	6,125	3,770	0,592	0,627
В среднем		**5,958 ± 0,384**	**3,515 ± 0,273**	**0,531 ± 0,026**	**0,623 ± 0,027**

Примечание. N — число деревьев в выборке, N_A — среднее число аллелей на локус, N_E — эффективное число аллелей на локус, H_O — наблюдаемая гетерозиготность, H_E — ожидаемая гетерозиготность, ± — стандартная ошибка.

Сопоставление наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготностей показало, что во всех 6 исследованных популяциях лиственницы наблюдается дефицит гетерозиготных генотипов. Наименьший дефицит гетерозигот был выявлен в популяциях Шушенского района (F = 0,057) и Черного озера (F = 0,050), что свидетельствует о приближении популяции к равновесному состоянию. Наиболее высокие значения индекса фиксации Райта (F) были выявлены у таймырских популяций: Норильской (F = 0,263) и Кутарамаканской (F = 0,318). Такой серьезный избыток гомозигот в этих популяциях может объясняться низкой эффективной численностью и плотностью насаждений, крайне сложным рельефом местности, климатическими условиями произрастания и усиленной антропогенной нагрузкой в окрестностях Таймырского промышленного района.

Анализ популяционной структуры вида с помощью индексов фиксации Райта [9] показал, что каждое дерево лиственницы сибирской в исследованных частях ареала в среднем обнаруживает почти 14%-й недостаток гетерозигот относительно популяции (F_{IS} = 0,138) и почти 18%-й (F_{IT} = 0,167) относительно вида в целом. Степень подразделенности популяций (F_{ST}) показала, что только 3,5 % (F_{ST}=0,035) выявленной у лиственницы сибирской генетической изменчивости распределяется между популяциями, а остальные 96,5 % приходятся на внутрипопуляционную изменчивость.

Оценка степени генетических различий между изученными популяциями с помощью генетических расстояний D_N [8] (табл. 3) показала, что наиболее существенные различия в генетической структуре наблюдаются между двумя группами популяций лиственницы сибирской: двумя таймырскими и четырьмя популяциями из южных районов (F_{ST} = 0,026, D_N = 0,096).

Таблица 3. Генетические расстояния D_N между изученными популяциями лиственницы сибирской

Норильск	***Кутарамакан***	***Богучаны***	***Шушенское***	***Ермаковское***	**Популяции**
***					***Норильск***
0,051	***				***Кутарамакан***
0,073	0,108	***			***Богучаны***
0,128	0,114	0,075	***		***Шушенское***
0,092	0,122	0,056	0,056	***	***Ермаковское***
0,066	0,065	0,061	0,069	0,082	***Черное озеро***

Выявленные значения генетических дистанций D_N показали четкую корреляцию с географическими дистанциями согласно тесту Мантела (r = 0,835, P = 0,01).

Построенная на основе матрицы генетических дистанций UPGMA-дендрограмма (рис. 1) достаточно четко иллюстрирует группировку исследованных нами популяций лиственницы сибирской в два кластера. Для построения дендрограммы были использованы еще и аналогичные данные ранее исследованных популяций лиственницы сибирской из Таймырского района Красноярского края (Боганидское, Талнах) и Республик Тыва (Улар-1, Улар-2) и Алтай (Черга, Перевал) [1—3]. Всего в кластеризации по методу невзвешенных парногрупповых средних были включены 12 популяций лиственницы сибирской.

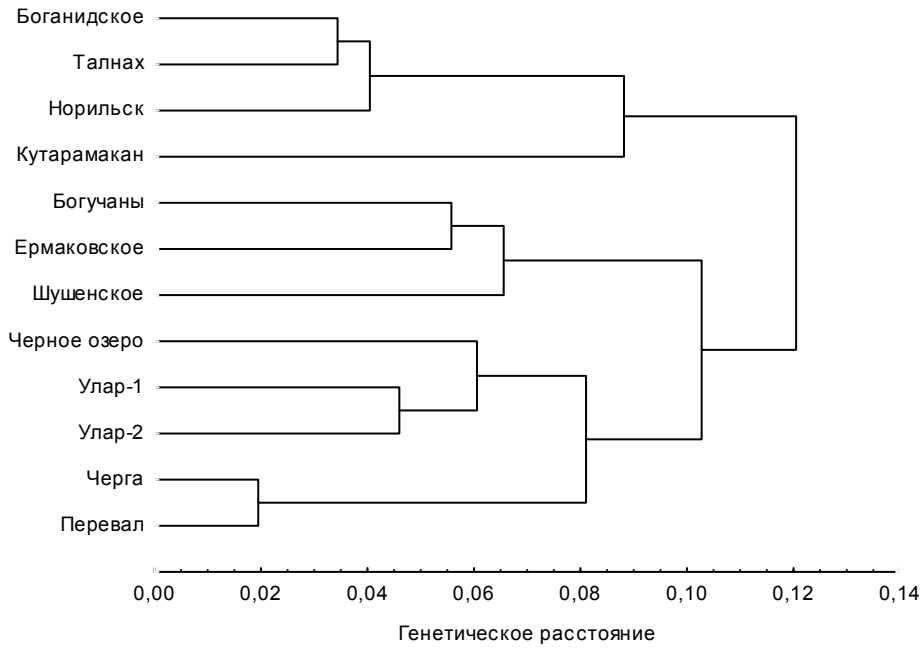


Рисунок 1. UPGMA-дендрограмма генетических расстояний между изученными популяциями лиственницы сибирской, построенная на основании SSR-анализа

Первый кластер формируют четыре популяции лиственницы сибирской из Таймырского района Красноярского края. Стоит заметить, что таймырская популяция Кутарамакан оказалась несколько отстраненной от трех других. И это не случайно, так как данная популяция произрастает непосредственно в зоне естественной гибридизации двух видов: *L. sibirica* и *L. gmelinii*.

Во втором кластере четко выделились две группы: группа, объединяющая популяции из Богучанского, Ермаковского и Шушенского районов, и группа, объединяющая популяции лиственницы из Республик Хакасия (Черное озеро), Тыва (Улар-1, Улар-2) и Алтай (Черга, Перевал). Между популяциями этих двух групп наблюдаются достаточно серьезные различия по частотам исследованных ядерных микросателлитных локусов. Кластеризация выборок лиственницы сибирской указывает на видовую генетическую неоднородность на территории ареала с высокой степенью отличий между географически удаленными популяциями.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Орешкова Н. В., Белоконь М. М.* Оценка генетической изменчивости лиственницы сибирской с использованием микросателлитных маркеров // Вестник МГУЛ. Лесной вестник. 2012. № 1 (84). С. 118—122.
2. *Орешкова Н. В., Белоконь М. М., Жамъянсурен С.* Изменчивость ядерных микросателлитных маркеров у лиственниц Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и камчатской (*Larix kamtschatica* (Rupr.) Carr) // Хвойные бореальной зоны. 2012. XXX. № 1—2. С. 145—151.
3. *Орешкова Н. В., Белоконь М. М., Жамъянсурен С.* Генетическое разнообразие, популяционная структура и дифференциация лиственниц сибирской, Гмелина и Каяндера по данным SSR-маркеров // Генетика. 2013. Т. 49. № 2. С. 204—213.
4. *Chen C., Liewlaksaneeyanawin C., Funda T., et al.* Development and characterization of microsatellite loci in western larch (*Larix occidentalis* Nutt.) // Molecular Ecology Resources. 2009. V. 9. P. 843—845.
5. *Isoda K., Watanabe A.* Isolation and characterization of microsatellite loci from *Larix kaempferi* // Molecular Ecology. 2006. V. 6. P. 664—666.
6. *Khasa D. P., Jaramillo-Correa J. P., Jaquish B., et al.* Contrasting microsatellite variation between subalpine and western larch, two closely related species with different distribution patterns // Molecular Ecology. 2006. V. 15. P. 3907—3918.
7. *Khasa D. P., Newton C. H., Rahman M. H., et al.* Isolation, characterization, and inheritance of microsatellite loci in alpine larch and western larch // Genome. 2000. № 43 (3) P. 439—448.
8. *Nei M.* Genetic distance between populations // Amer. Natur. 1972. V. 106. P. 283—291.
9. *Wright S.* The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating // Evolution. 1965. V. 19. P. 355—420.

***

УДК 575.222.7+582.47

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЗОНЫ ГИБРИДИЗАЦИИ КЕДРА СИБИРСКОГО (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR) И КЕДРОВОГО СТЛАНИКА (*PINUS PUMILA* PALLAS REGEL)

Е. А. ПЕТРОВА[1], Г. В. ВАСИЛЬЕВА[1], С. Н. ГОРОШКЕВИЧ[1], Е. А. ЖУК[1], Д. В. ПОЛИТОВ[2], М. М. БЕЛОКОНЬ[2], Ю. С. БЕЛОКОНЬ[2]

[1] Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия
[2] Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва, Россия

АННОТАЦИЯ
Проведены эколого-генетические исследования популяций на северо-востоке зоны гибридизации кедра сибирского и кедрового стланика на Алданском нагорье. Анализ многолокусных аллозимных генотипов деревьев кедра сибирского, кедрового стланика и естественных гибридов показал наличие в насаждениях нескольких поколений гибридов. С помощью метода главных компонент установлена слабая дифференциация гибридных форм и родительских видов, что свидетельствует о значительном периоде гибридизации на изученной территории. Впервые сообщается о факте интрогрессии мтДНК кедрового стланика в популяции кедра сибирского.

Межвидовая гибридизация является значимым фактором эволюционного процесса растений. Роль сетчатого компонента эволюции наиболее велика в тех относительно древних таксонах, где кариотип и геном стабильны и консервативны, а механизмы генетической несовместимости развиты слабо [6]. К числу таких таксонов, бесспорно, относится семейство *Pinaceae* [2]. В мировой научной литературе гибридные зоны хорошо изучены лишь на примере морфологически и экологически близких видов *Abies*, *Picea*, *Larix* и *Pinus*. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедровый стланик (*Pinus pumila* Pallas Regel) в значительной степени различаются — и габитусом, и экологией произрастания. По морфофизиологическим и генетическим признакам появившиеся в результате их гибридизации растения имеют выраженный промежуточный фенотип и вносят значительный вклад в разнообразие популяций из зоны симпатрии видов [1, 4, 5]. По результатам наших предыдущих исследований, типичный гибрид кедра сибирского и кедрового стланика — это древесное растение с несколькими изогнутыми в основании стволами, по высоте, цвету хвои и размеру шишек занимающее промежуточное положение между родительскими видами. Целью данного сообщения является анализ генетической структуры популяций кедра сибирского, кедрового стланика и их естественных гибридов на северо-востоке зоны симпатрии в районе Алданского нагорья.

Исследования проведены в Восточной Сибири, на Алданском нагорье (Республика Саха (Якутия)), которое образует восточное окончание системы гор Южной Сибири, между реками Олекма и Учур. В окрестностях г. Алдан были заложены три пробные площади, где проводился сбор материала.

В полевых условиях по морфологии было выделено 4 группы растений: (1) кедр сибирский — одноствольные прямостоячие деревья с сильным доминированием главной оси; (2) одноствольные гибриды — прямостоячие деревья с менее выраженным доминированием главной оси, из-за чего они имели значительно более широкую крону и характерный саблевидный изгиб вверх всех крупных ветвей, включая нижние; (3) типичные гибриды — мощные полустелющиеся деревья, высота которых была примерно равна диаметру их кроны, со скелетной основой из нескольких (2—5 шт.) более или менее одинаковых по размеру стволов-ветвей, саблевидно изогнутых в основании; (4) — кедровый стланик, типичные стелющиеся деревья, диаметр кроны которых был всегда заметно больше, чем высота. Их скелетную основу составляли многие десятки единообразных стволов ветвей, саблевидно изогнутых на всем их протяжении.

(1) Кедровник, расположенный в 15 км к северу от г. Алдан (58°45′ с. ш., 125°25′ в. д., 570 м н. у. м.). Состав насаждения: 6К2Е2Л + С, полнота — 0,7, возраст — 160—180 лет, класс бонитета — IV, средний диаметр — 26 см, средняя высота — 21 м. Подрост (кедр, ель, лиственница) многочисленный, но угнетенный, высотой до 1 м. Деревья кедра сибирского имели типичный габитус. Кедровый стланик изредка встречался в подлеске, но был стерильным из-за низкой освещенности. Растения, которые по фенотипическим признакам могут быть отнесены к гибридам, здесь не обнаружены.

(2) Лиственничная редина (58º28′ с. ш., 125º24′ в. д., 903 м н. у. м.) с мощными (до 6 м высотой) зарослями кедрового стланика во втором ярусе. Состав насаждения: 8Л2Е + К. В подросте ель, пихта, кедр сибирский, кедровый стланик, подрост редкий, высотой до 1,5 м. Кедр сибирский встречался небольшими группами, а также единично в зарослях кедрового стланика. В этом месте было отмечено значительное количество одноствольных гибридов, а также типичных гибридов.

(3) Смешанный лиственнично-елово-кедровый лес вблизи пос. Ленинский (58º34′ с. ш., 125º28′ в. д., 750 м н. у. м.), средней полноты, во втором ярусе — мощный, фертильный кедровый стланик. Состав насаждения: 4Л3К1Е + Б. Здесь встречено максимальное количество одноствольных гибридов.

Соотношение кедрового стланика и этих гибридов примерно 4 : 1. Типичных гибридов обнаружено мало.

Проведен аллозимный анализ 94 растений. Генотипы 36 растений кедра сибирского, 20 одноствольных гибридов, 14 типичных естественных гибридов и 24 растений кедрового стланика установлены по 21 аллозимному локусу — они кодируют 15 ферментных систем. Генотипы растений кедра сибирского с типичным и нетипичным габитусом были рассмотрены отдельно.

Анализ генотипов показал, что все особи кедрового стланика представляли собой «чистый» вид. Из 20 одноствольных гибридов 6 были гетерозиготны по видоспецифичному, диагностическому локусу *Skdh-2* [11], следовательно, подтвердили свою предполагаемую гибридную природу. Еще 5 растений из этой группы имели в генотипе аллели, характерные главным образом для кедрового стланика (полудиагностические). Анализ генотипов деревьев кедра сибирского, типичных по морфологии, также выявил среди них 2 дерева, гетерозиготных по *Skdh-2*, и 5 деревьев, имеющих в генотипе полудиагностические «стланиковые» аллели.

Результаты анализа многолокусных генотипов с помощью метода главных компонент представлены на рис. 1.

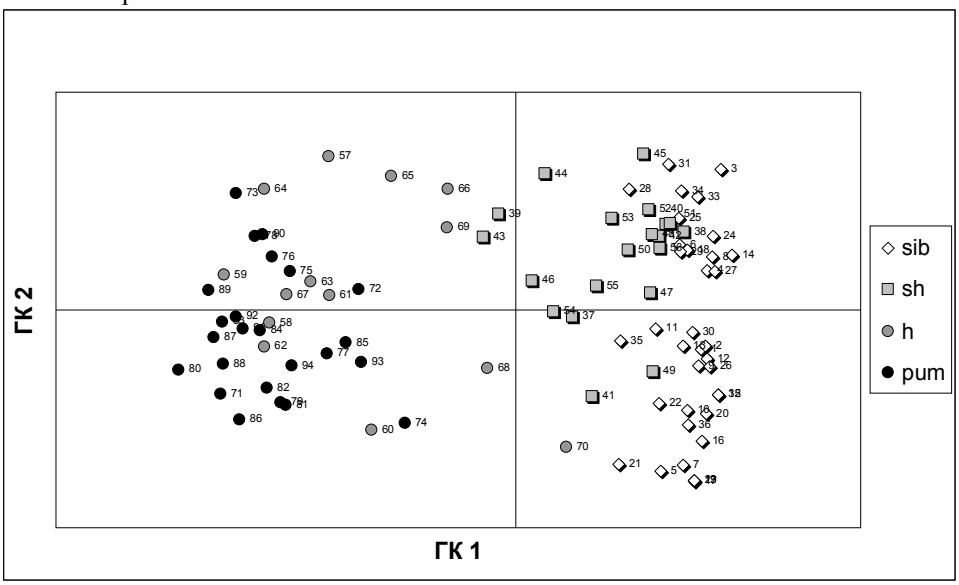


Рисунок 1. Распределение генотипов кедра сибирского, кедрового стланика и их естественных гибридов в плоскости главных компонент, выявленных по результатам многомерного анализа многолокусных генотипов. Sib — кедр сибирский, типичные деревья, sh — одноствольные гибриды, h — типичные гибриды, pum — кедровый стланик

Анализ распределения генотипов в плоскости главных компонент показал, что одноствольные гибриды несколько дифференцированы от группы деревьев кедра сибирского и на графике частично смещены в сторону, которую занимают генотипы типичных гибридных растений и кедрового стланика. Также по расположению на рисунке генотипов большинства растений, по морфологическим признакам отнесенных к гибридам, можно утверждать, что по аллозимному генотипу они являются кедровым стлаником или результатом множественных возвратных скрещиваний гибридов со стлаником. В то же время у некоторых растений, которые в полевых условиях были отнесены к типичным гибридам, но на рисунке расположились внутри «облака» генотипов кедрового стланика, в генотипе не было обнаружено аллелей, характерных для кедра сибирского. Следовательно, они представляют собой либо кедровый стланик, ошибочно отнесенный к гибридам, либо результат многократных возвратных скрещиваний гибридов с кедровым стлаником.

В целом распределение генотипов в плоскости ГК более компактное по сравнению с аналогичным представлением данных по другим участкам зоны гибридизации, т. е. генотипы деревьев чистых видов и гибридов не представляют собой дискретные классы [3, 10], а объединены переходными формами практически в единое облако. Это, на наш взгляд, свидетельствует о значительной интеграции генофондов кедра и стланика вследствие длительности интеграционных процессов на данной территории.

Фрагмент митохондриальной ДНК, второй интрон локуса nad1, использовали для определения материнского вклада в генотип гибридных растений, а также определения видовой принадлежности митохондриальной ДНК растений, по морфологическим признакам отнесенных к чистым видам. Известно, что этот фрагмент имеет размер 2530 п. н. у кедра сибирского и 2181 п. н. — у кедрового стланика [7]. Анализ длины фрагмента проведен с помощью электрофореза ПЦР-продуктов в агарозном геле. По нашим данным, все проанализированные растения имели длину фрагмента мтДНК, характерную для кедрового стланика. Этот удивительный феномен впервые отмечается для популяций из зоны

гибридизации кедра сибирского и кедрового стланика. Ранее были изучены зоны гибридизации этих видов в Прибайкалье и на юго-востоке зоны симпатрии родительских видов. Установлено, что гибридные растения могут иметь митохондриальную ДНК как кедрового стланика, так и кедра сибирского [10]. Однако во всех изученных популяциях из зоны гибридизации чистые виды имели соответствующий размер nad1int2. Кроме того, анализ ДНК растений кедра сибирского из различных географических локальностей не выявил вариации размера этого фрагмента [9]. Следовательно, на территории Алданского нагорья мы столкнулись с уникальным для истории взаимодействия кедрового стланика и кедра сибирского явлением. Мы предполагаем, что обнаружение мтДНК кедрового стланика у растений, фенотипически сходных с кедром сибирским, связано с длительностью процессов гибридизации на изучаемой территории. Интрогрессия мтДНК кедрового стланика в популяции сосны мелкоцветковой (*Pinus parviflora*) отмечена на о. Хонсю, на юго-восточной границе распространения *P. pumila*. Там деревья, внешне не отличимые от деревьев *P. parviflora* из популяций вне зоны гибридизации, имели мтДНК кедрового стланика [12]. Территория, на которой произрастают исследуемые нами популяции, расположена на востоке зоны симпатрии ареалов кедра сибирского и кедрового стланика. Это восточная граница ареала кедра сибирского, которая, по-видимому, стабильна. Кедровый стланик, напротив, активно расширяет свой ареал, продвигаясь на запад. Таким образом, на территории Алданского нагорья мы столкнулись с последствиями расширения ареала кедрового стланика, экспансии его генофонда на новые территории, в том числе путем замещения митохондриального компонента в цитоплазматическом наследственном материале кедра сибирского. Следовательно, на изучаемой территории процессы гибридизации происходят значительно более длительное время по сравнению, например, с байкальским регионом. Вероятно, этим и объясняются особенности генетической структуры изученных популяций — наличие множества переходных форм между чистыми видами и глубокая интрогрессия мтДНК кедрового стланика в генофонд кедра сибирского.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Горошкевич С. Н.* О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* в Прибайкалье // Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 9. С. 48—57.
2. *Козубов Г. М., Муратова Е. Н.* Современный голосеменные / Г. М. Козубов, Е. Н. Муратова. Ленинград: Наука, 1986. 192 с.
3. *Петрова Е. А., Горошкевич С. Н., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Политов Д. В.* Естественная гибридизация кедра сибирского и кедрового стланика в южном Забайкалье // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. 30. № 1—2. С. 152—156.
4. *Петрова Е. А., Горошкевич С. Н., Политов Д. В., Белоконь М. М., Попов А. Г., Васильева Г. В.* Семенная продуктивность и генетическая структура популяций в зоне естественной гибридизации кедра сибирского и кедрового стланика // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 2/3. С. 329—335.
5. *Goroshkevich S. N.* Natural hybridization between Russian Stone Pine (*Pinus sibirica*) and Japanese stone pine (*Pinus pumila*) / S. N. Goroshkevich // In: Sniezko Richard A.; Samman Safiya; Schlarbaum Scott E.; KriebelHoward B. eds. 2004. Breeding and genetic resources of five-needle pines: growth, adaptability, and pest resistance; 2001 July 23—27; Medford, OR, USA. IUFRO Working Party 2.02.15. Proceedings RMRS-P-32. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. P. 169—171.
6. *Grant V.* 1981: Plant speciation. Columbia University Press, New York, N.Y.
7. *Gugerli F., Senn J., Anzidei M., Madaghiele A., Büchler U., Sperisen C. and Vendramin G. G.* Chloroplast microsatellites and mitochondrial *nad* 1 intron 2 sequences indicate congruent phylogenetic relationships among Swiss stone pine (*Pinus cembra*), Siberian stone pine (*Pinus sibirica*), and Siberian dwarf pine (*Pinus pumila*) // Molecular Ecology. 10. 2001. P. 1489—1497.
8. *Petrova E. A., Belokon M. M., Goroshkevich S. N.* Siberian Stone Pine (*Pinus sibirica* Du Tour) and Siberian Dwarf Pine (*Pinus pumila* Pallas Regel) natural hybridization: allozyme diversity and mitochondrial DNA polymorphism // Plant Genetics, Genomics, and Biotechnology: Abstract book of the International Conference. Novosibirsk, Russia, June 7—10, 2010. P. 73.
9. *Petrova E. A., Golubenko M. V., Popov A. G.* Study of mitochondrial DNA in Siberian Stone Pine *(Pinus sibirica* Du Tour) // 4th Conference on the Breeding and Genetic Resources of Five Needle Pines: Abstract book. 9—18 August, Tomsk, Russia. 2011. P. 37—38.
10. *Petrova E. A., Goroshkevich S. N., Belokon M. M., Belokon Y. S., Politov D. V.* Population genetic structure and mating system in the hybrid zone between *Pinus sibirica* Du Tour and *P. pumila* (Pall.) Regel at the eastern Baikal Lake shore // Annals of Forest Research. 2008. Vol. 51. P. 19—30.
11. *Politov D. V., Belokon M. M., Maluchenko O. P., Belokon Y. S., Molozhnikov V. N., Mejnartowicz L. E. & Krutovskii K. V.* Genetic evidence of natural hybridization between Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, and dwarf Siberian pine, *P. pumila* (Pall.) Regel / D. V. Politov, et al. // Forest Genetics. 1999. Vol. 6. № 1. P. 41—48.
12. *Senjo M., Kimura K., Watano Y., Ueda K. and Shimizu T.* Extensive mitochondrial introgression from *Pinus pumila* to *P. parviflora* var. *pentaphylla (Pinaceae)* // J. Plant. Res. 112. 1999. P. 97—105.

***

УДК 574.32+574.22./23+582.475

ПОИСК И ВЫЯВЛЕНИЕ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ РЕФУГИУМОВ *PINUS SYLVESTRIS* L.

С. Н. САННИКОВ, И. В. ПЕТРОВА, Е. В. ЕГОРОВ

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

АННОТАЦИЯ

На основе аллозимного анализа 67 популяций *Pinus sylvestris* L. в пределах всего ареала выявлена локализация в его южной маргинальной части 12 гипотетичных плейстоценовых рефугиумов (ГПР). С помощью параметра минимальных генетических дистанций Неи [7] показано, что доминирующий вклад в генофонд этого вида в Центральной Европе, Скандинавии и на Русской равнине внесли Балканский и Южноуральский рефугиумы, а в Западной и Средней Сибири — Южноуральский, Тургайский и гор Южной Сибири.

Одна из ключевых проблем эволюционной биологии — выявление места и времени происхождения популяций, определяющее их исходный генетический пул, пути иммиграции, особенности филогении, современной структуры и дифференциации.

В последние десятилетия в связи с прогрессом палеоботанических и молекулярно-генетических методов широко обсуждается вопрос о местонахождении ледниковых рефугиумов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) — одного из главных лесообразующих видов Северной Евразии. В Европе проведены и частью обобщены [4] широкие палеоботанические и популяционно-генетические исследования. В их итоге некоторые авторы склонны считать одним из плейстоценовых центров происхождения современных европейских популяций *P. sylvestris* Балканский полуостров. Другие предполагают вероятность ее реколонизации из более северных, авангардных местообитаний переживания [4, 8]. В общем, определенные выводы о местонахождении и тем более об относительной роли в формировании генофонда постплейстоценовых популяций *P. sylvestris* различных рефугиумов пока не сделаны. Это обусловлено отсутствием достаточно широкой и хорологически равномерной информации о геногеографической структуре вида, а также его слабой палеоботанической изученности.

Более информативным в плане изучения геногеографии генофонда популяций *P. sylvestris* оказался их систематизированный аллозимный анализ на достаточно густой сети трансект, пересекающих весь ареал. На его основе с помощью метода «минимальных генетических дистанций» между популяциями северной («ледниковой») и маргинальной южной частей ареала предварительно выявлены локализация трех наиболее вероятных плейстоценовых рефугиумов этого вида — Балканского, Южноуральского и Северомонгольского — и некоторые направления реколонизации популяций в позднем плейстоцене [2, 3]. Однако кроме этих, вероятно, основных центров выживания и расселения *P. sylvestris* в плейстоцене, по-видимому, существовали и некоторые другие.

Цель настоящего доклада — поиск, выявление и попытка сравнительной оценки эффективности системы наиболее вероятных плейстоценовых рефугиумов *P. sylvestris* вдоль южной границы ареала вида на основе результатов аллозимного географического анализа его популяций в пределах всего ареала.

Объекты и методы. Исследования проведены с позиций общевидового подхода («вид в ареале» [3]) на двух сериях объектов, охватывающих весь ареал *P. sylvestris*. Они включают: 1) 12 маргинальных популяций, расположенных в гипотетичных плейстоценовых рефугиумах (ГПР) вдоль южной границы ареала (Мадрид, Бергамо, Пирин, Тауз, Иремель, Наурзум, Актогай, Усть-Каменогорск, Телецкое озеро, Кызыл, Кяхта, Комсомольск-на-Амуре); 2) 7 филогеографических групп популяций (ФГП) по 7—8 популяционных выборок в каждой из расположенных в северной («ледниковой») части ареала (Центральная Европа, Скандинавия, Русская равнина, Урал, Западная Сибирь, Средняя Сибирь, Якутия). К «ледниковой» зоне ареала *P. sylvestris* отнесена территория покровного оледенения в эпоху его максимума с перигляциальной зоной шириной 200 км. Ориентировочная локализация ГПР *P. sylvestris* определена по данным палеоботаники [1, 4, 5, 6].

Основной методический подход сводится к сравнительному анализу средних генетических дистанций Неи [7] между популяциями ГПР маргинальной южной, «внеледниковой», зоны и ФГП «ледниковой» зоны. Критерием достаточной степени генетического сходства популяции того или иного рефугиума с генофондом данной ФГП служила минимальная величина средней DN_{78} менее 0.015 между ними, т. е. в пределах не выше верхней границы популяционного ранга нашей геносистематической шкалы [2]. При этом если DN_{78} не превышает субпопуляционный уровень (0—0.008), минимальные дистанции и соответствующие рефугиумы отнесены к первому рангу сходства, а при DN_{78} в пределах популяционого уровня (0.008—0.014) — ко второму рангу сходства (рис. 1). Генетические дистанции Неи DN_{78} между всеми локальными популяциями вычислены по результатам их аллозимного анализа на основе общепринятых методов [2] по 16 белковым локусам (в том числе 14 полиморфным).

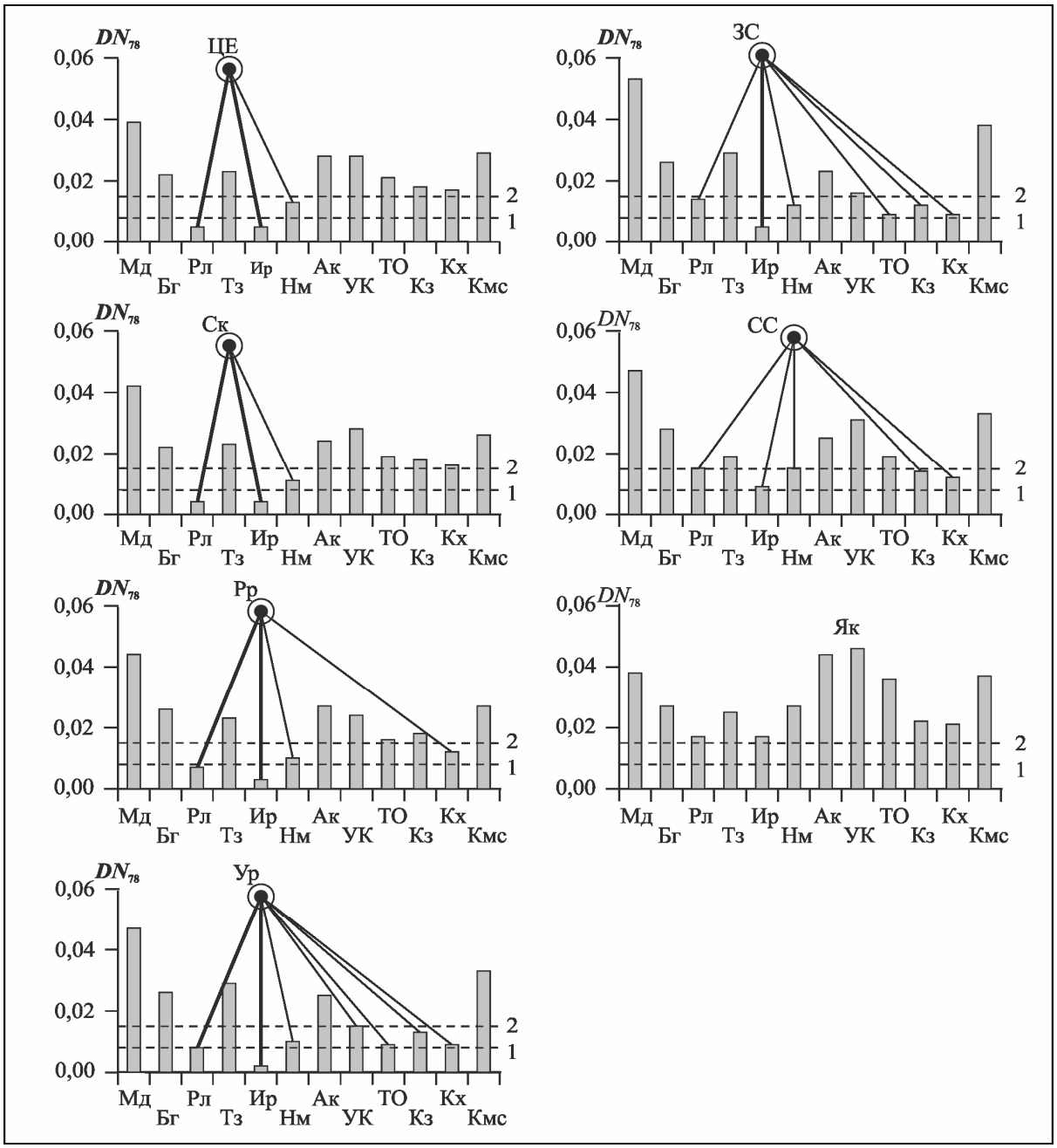


Рисунок 1. Средние генетические дистанции Неи (DN_{78}) между популяциями *Pinus sylvestris* L. ледниковой зоны и гипотетических плейстоценовых рефугиумов.

1 — первый ранг минимальных DN_{78} = 0—0.008, *2* — второй ранг минимальных дистанций DN_{78} = 0.008—0.015. Шифры ФГП: ЦЕ — Центральная Европа, Ск — Скандинавия, Рр — Русская равнина, Ур — Урал, ЗС — Западная Сибирь, СС — Средняя Сибирь, Як — Якутия; Шифры ГПР: Мд — Мадрид, Бг — Бергамо, Рл — Рила, Тз — Тауз, Ир — Иремель, Нм — Наурзум, Ак — Актогай, УК — Усть-Каменогорск, ТО — Телецкое озеро, Кз — Кызыл, Кх — Кяхта, Кмс — Комсомольск-на-Амуре

Результаты и их обсуждение. На количественном уровне отчетливо выявляются два основных плейстоценовых рефугиума *P. sylvestris* — Южноуральский (Иремель) и Балканский (Рила), ранее уже выявленные нами [2]. Минимальные DN_{78} I субпопуляционного ранга (DN_{78} = 0—0.008) с Южноуральским рефугиумом установлены у пяти филогеографических регионов — Центральной Европы, Скандинавии, Русской равнины, Урала и Западной Сибири (рис. 1), а с Балканским рефугиумом — у тех же групп популяций ледниковой зоны, за исключением Западной Сибири. Таким образом, отчетливо выраженное генетическое сходство с этими главными центрами постплейстоценовых реколонизаций популяций *P. sylvestris* проявляется почти на всей западной половине ареала вида. Кроме того, у Балканского рефугиума, судя по его минимальным DN_{78} II ранга (0.009—0.014) с ФГП и соответствующим максимальным индексам идентичности (I = 0.966–0.991), менее близкая связь в плейстоцене существовала с популяциями Западной Сибири (0.014), а у Южноуральского — Средней

Сибири (0.009). На уровне II ранга минимальных DN_{78} с ФГП Европы (0.010—0.014), Урала (0.009) и Западной Сибири (0.012) выявляется также генетическое сходство степного Наурзумского рефугиума (Северный Тургай).

Согласно палинологическим исследованиям [1], можно предположить существование в позднем Валдае (около 13 000 лет назад) нескольких рефугиумов на западе региона гор Южной Сибири. Действительно, по параметрам минимальных DN_{78} (рис. 1) здесь выявляются три рефугиума II порядка: 1) Алтайский (Телецкое озеро, DN_{78} с ФГП Урала и Западной Сибири — 0.009); 2) Южно-Прибайкальский (Кяхта), или Северомонгольский [2]; DN_{78} с ФГП Урала и Западной Сибири — 0.009, а Средней Сибири — 0.012); 3) Тувинский (Кызыл, точнее, Балгазикский бор; DN_{78} с ФГП Западной Сибири и Урала — 0.012). Характерно, что все эти южносибирские рефугиумы более близкородственны ФГП не ближе расположенной Средней Сибири, а Западной Сибири. По нашим предположениям, именно сюда в межгляциальные фазы были наиболее вероятны потоки генов хвойных (*Pinus sylvestris, Larix sibirica, Abies sibirica*) путем гидрохории семян по течению рек Ангары, Оби и Иртыша [3]. Прямолинейной реколонизации сосны на север из гор Южной Сибири на Лено-Ангарское плато и западносибирскую равнину препятствовали горные барьеры Алтая, Западных и Восточных Саян.

Параметры DN_{78} с популяциями ледниковой зоны остальных шести гипотетичных рефугиумов маргинальной южной зоны ареала *P. sylvestris* — Иберийского (Мадрид), Южноальпийского (Бергамо), Малоазиатского (Тауз), Центральноказахстанского (Актогай), Верхнеиртышского (Усть-Каменогорск) и Нижнеамурского (Комсомольск-на-Амуре) — значительно превышают верхний популяционный уровень дифференциации (DN_{78} = 0.015). Можно считать, что их роль в формировании генофонда северных ФГП относительно невелика, уменьшаясь по мере увеличения DN_{78}. Тем не менее она, несомненно, сказалась в итоге неоднократных миграционных контактов, гибридизации и дифференциации популяций в течение 1.8 млн лет плейстоцена (и не только в межгляциальные, но и в гляциальные фазы). Факторами, которые препятствовали реколонизации этой группы популяций на север, по-видимому, могли быть мощные горные (Мадрид, Бергамо, Усть-Каменогорск) или морские барьеры (Тауз, Шотландия), а также высокая степень дизъюнктивности островного ареала (Актогай, Комсомольск-на-Амуре).

Локализация минимальных DN_{78}, не превышающих верхний предел субпопуляционного ранга (DN_{78} = 0.008), свидетельствует (рис. 1) о том, что основной вклад в генофонд популяций трех европейских регионов (Центральной Европы, Скандинавии и Русской равнины) определяют два отчетливо выраженных горных плейстоценовых рефугиума — Балканский (Рила, DN_{78} = 0.004—0.005) и Южноуральский (Иремель, DN_{78} = 0.004—0.005). Кроме того, на территории Русской равнины и Скандинавии проявляется слабое влияние (на уровне DN_{78} = 0.009—0.015) смежного с Южноуральским степного островного рефугиума в Северном Тургае (Наурзум, DN_{78} = 0.013—0.015).

Резкое доминирование Южноуральского рефугиума (Иремель, DN_{78} = 0.001) с сохранением роли Балканского (0.006), усилением Тургайского (0.010) и появлением вклада трех горных южносибирских рефугиумов (Телецкое озеро, Кызыл, Кяхта; DN_{78} — 0.009—0.012) характерно для узкоочерченного филогеографического региона Среднего и Северного Урала (рис. 1).

В Западной Сибири по мере удаления от Балканского рефугиума (рис. 1) сохраняется доминантная роль Южноуральского рефугиума (DN_{78} = 0.005), а также аддитивная роль Тургайского и южносибирских рефугиумов (0.009—0.012), но втрое ослабляется вклад Балканского рефугиума (0.014).

На Среднесибирском плато значительно уменьшается влияние Южноуральского (0.009), Тувинского (Кызыл, 0.015) и особенно Алтайского (Телецкое озеро, 0.019) рефугиумов. При этом сохраняется некоторое влияние Южно-Прибайкальского (Кяхта, 0.012), ранее названного нами Северомонгольским [2]. И, наконец, для ФГП Якутии пока вообще не выявляется более или менее отчетливо выраженной связи с каким-либо рефугиумом южной маргинальной зоны ареала.

В общем можно заключить, что доминирующий вклад в формирование генофонда *P. sylvestris* ледниковой зоны Центральной Европы, Скандинавии и Русской равнины, вероятно, внесли Балканский и Южноуральский, а в Западной и Средней Сибири — Южноуральский, Тургайский и южносибирские рефугиумы.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бляхарчук Т. А.* Послеледниковая динамика растительного покрова Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области (по данным спорово-пыльцевого анализа болотных и озерных отложений): Автореф. дис. … докт. биол. наук. Томск, 2010. 43 с.
2. *Санников С. Н., Петрова И. В.* Филогеногеография и генотаксономия популяций *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2012. 6. С. 1—8.
3. *Санников С. Н., Санникова Н. С, Петрова И. В.* Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 272 с.
4. *Cheddadi R., Vendramin G. G., Litt T., François L., Kageyama M., Lorentz S., Laurent J.-M., de Beaulieu J.-L., Sadori L., Jost A., Lunt D.* Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris* // Global Ecol. Biogeogr. 2006. V. 15. P. 271—282.
5. *Huntley B., Birks H. J.* An atlas of past and pollen maps for Europe: 0—13000 years ago. Cambridge: Cambridge Univ.

Press, 1983. 667 p.
6. *Lang G.* Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. Jena; Stuttgart; N.Y.: G. Fischer. 1994. 462 s.
7. *Nei M.* Estimation of average heterozygosis and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. V. 89. P. 583—590.
8. *Pihäjärvi T., Salmela M. J., Savolainen O.* Colonization routes of *Pinus sylvestris* inferred from distribution of mitochondrial DNA variation // Tree Genetics and Genomes. 2008. V. 4. P. 247—254.

***

УДК 575.224:581.52:582.475

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВНУТРИВИДОВЫХ ФОРМ *PINUS SYLVESTRIS* L. В БОЛОТНЫХ И СУХОДОЛЬНЫХ ЭКОТОПАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Т. С. СЕДЕЛЬНИКОВА, А. В. ПИМЕНОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Проведено сравнительное исследование желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной, произрастающих в гидротермически контрастных болотных и суходольных экотопах, по кариологическим признакам. Выявлены адаптивно значимые различия между желтопыльниковой и краснопыльниковой формами сосны как компонентами внутривидового разнообразия по частоте встречаемости нарушений числа хромосом, размерам хромосом (суммарной длине диплоидного набора, абсолютной и относительной длине), локализации вторичных перетяжек в хромосомах.

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является одним из основных лесообразующих видов Евразии. Разнообразный эколого-географический фон в пределах обширной территории, которую охватывает ареал сосны обыкновенной, обусловливает большое число форм, рас и разновидностей, образовавшихся в процессе эволюции данного вида. У сосны обыкновенной описаны две внутривидовые формы по окраске микростробилов, различающиеся по содержанию антоциана: f. (var.) *sulfuranthera* Kozubow — желтопыльниковая и f. (var.) *erythrantera* Sanio — краснопыльниковая [5]. Доля краснопыльниковой формы в сосновых древостоях повышается с нарастанием континентальности климата, а также в условиях, связанных с ухудшением температурного режима местообитаний, — в северных, горных и болотных экотопах [3, 8, 9]. Показано, что селективное преимущество желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны в тех или иных условиях произрастания обусловлено их различиями по эмбриологическим, морфологическим и лесоводственным признакам, а также по устойчивости к неблагоприятным факторам среды [1, 2, 4]. Хромосомный полиморфизм этих форм сосны не изучался. Целью данной работы является кариологическое исследование желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной, произрастающих в болотных и суходольных экотопах.

Исследования проводились в южнотаежной подзоне Западной Сибири на территории Томской области. Объектами исследования послужили экологически контрастные в соответствии с температурными и почвенно-гидрологическими условиями среды типы сосновых лесов (популяции): сосняки кустарничково-сфагновые Va класса бонитета на глубокозалежных олиготрофных болотах (Киргизное — 56°21' с. ш., 84°34' в. д.; Цыганово — 56°22' с. ш., 84°26' в. д.); сосняки лишайниково-зеленомошные и зеленомошно-брусничные I—II классов бонитета на прилегающих к этим болотам суходолах. В сосняках, произрастающих на болотах, соотношение деревьев краснопыльниковой и желтопыльниковой форм составляет в среднем 29 : 71 %, в суходольных сосняках — 7 : 93 %.

Было сформировано 4 выборки семян сосны обыкновенной, каждая из которых собиралась с 30 деревьев в болотном и суходольном экотопах (далее — суходол и болото): 1 — желтопыльниковая форма с олиготрофных болот Киргизное, Цыганово; 2 — краснопыльниковая форма с олиготрофных болот Киргизное, Цыганово; 3 — желтопыльниковая форма с суходолов; 4 — краснопыльниковая форма с суходолов. Для кариологического анализа использовали меристематические ткани кончиков корней. Проростки подвергали предфиксационной обработке 1%-м раствором колхицина в течение 4—6 часов, промывали в дистиллированной воде, фиксировали спиртово-уксусной смесью (3 : 1). Окрашивали проростки 1%-м раствором ацетогематоксилина. Для просмотра использовали «давленые» препараты, приготовленные стандартным способом. Препараты просматривали в проходящем свете под микроскопом Axiostar plus (Carl Zeiss) с использованием системы формирования изображений AxioVision. Подсчет числа хромосом производился в метафазных клетках. Метафазные пластинки с полным набором хромосом фотографировали в иммерсионной системе (объектив ×90). Для каждой хромосомы определяли: суммарную длину диплоидного набора хромосом ($\sum L^a$, мкм); абсолютную длину

(L^a, мкм); относительную длину (L^r, %), центромерный индекс (I^c, %); локализацию вторичных перетяжек на плечах хромосомы (sc).

В результате исследования установлено, что в диплоидном наборе как желтопыльниковой, так и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной, произрастающих на суходоле и на болоте, имеется 24 хромосомы (2n = 24). В отдельных случаях отмечена миксоплоидия — нарушение числа хромосом, при котором в проростках наряду с диплоидными содержались полиплоидные клетки (2n = 36, 2n = 48). На суходоле встречаемость полиплоидных клеток у желтопыльниковой формы сосны составляет 1.5 %, у краснопыльниковой формы — 2.0 %. На болоте полиплоидные клетки встречаются у желтопыльниковой формы сосны с частотой 6.0 %, у краснопыльниковой — с частотой 2.5 %. Очевидно, что отклонения числа хромосом от нормального наиболее распространены у обеих форм сосны на болоте. При этом в болотном экотопе процент полиплоидных клеток выше у желтопыльниковой формы. На суходоле, напротив, нарушения числа хромосом встречаются несколько чаще у краснопыльниковой формы.

Хромосомы сосны измеряли на 22 метафазных пластинках у желтопыльниковой формы с суходола, на 29 — у краснопыльниковой формы с суходола, на 25 — у желтопыльниковой формы с болота, на 19 — у краснопыльниковой формы с болота. Суммарная длина диплоидного набора хромосом сосны с суходола в среднем составляет у желтопыльниковой формы 371.3 ± 4.22 мкм, у краснопыльниковой формы — 402.1 ± 4.49 мкм. На болоте средняя суммарная длина диплоидного набора хромосом сосны составляет у желтопыльниковой формы 342.8 ± 4.71 мкм, у краснопыльниковой формы — 350.4 ± 5.48 мкм. Сравнительный анализ показывает, что суммарная длина хромосом диплоидного набора сосны на суходоле достоверно выше, чем на болоте, что согласуется с проведенными ранее исследованиями [6]. При этом как в суходольной, так и в болотной популяциях суммарная длина хромосом оказалась выше у краснопыльниковой формы по сравнению с желтопыльниковой.

Для построения поликариограмм и вычисления средних параметров хромосом отбирали 13 метафазных пластинок желтопыльниковой формы с суходола, 14 пластинок краснопыльниковой формы с суходола, 15 пластинок желтопыльниковой формы с болота и 10 пластинок краснопыльниковой формы с болота в соответствии со значениями общей длины исследуемых хромосомных наборов в интервале спирализации $x \pm 1\sigma$. Этот интервал составляет для желтопыльниковой формы с суходола 340—400 мкм, краснопыльниковой формы с суходола — 380—440 мкм, желтопыльниковой и краснопыльниковой форм с болота — 320—380 мкм. С помощью метода поликариограммного анализа в суходольной и болотной популяциях как желтопыльниковой, так и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной выделяется большая группа, состоящая из 9 пар длинных равноплечих (I—IX) хромосом, при этом индивидуально идентифицируются 3 пары более коротких неравноплечих (X, XI, XII) хромосом. В соответствии со значениями центромерного индекса все хромосомы относятся к метацентрическому типу. Морфометрические параметры хромосом желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны в болотных и суходольных экотопах представлены в табл. 1. Между болотной и суходольной популяциями сосны выявлены достоверные отличия по абсолютной длине хромосом. Краснопыльниковая и желтопыльниковая формы сосны различаются между собой по абсолютной и относительной длинам хромосом как в болотных, так и в суходольных экотопах.

При идентификации отдельных пар хромосом в качестве дополнительных маркеров использовались вторичные перетяжки. К постоянным были отнесены вторичные перетяжки, частота встречаемости которых была более 15 %, к непостоянным — менее 15 %. В болотном и суходольном экотопах у обеих форм сосны с наибольшей частотой встречаются постоянные вторичные перетяжки в медиальной и дистальной зонах плеча III—IV пар хромосом. Общее число вторичных перетяжек в хромосомах деревьев, произрастающих в болотном экотопе, выше по сравнению с суходольным. Локализация перетяжек в соответствующих парах хромосом желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны в основном совпадает. Однако выявлены и некоторые различия. Так, в суходольном экотопе I пара хромосом краснопыльниковой формы сосны содержит вторичную перетяжку, а желтопыльниковой — перетяжек не имеет. В болотном экотопе V пара хромосом содержит две вторичные перетяжки, встречающиеся с невысокой частотой как у желтопыльниковой, так и у краснопыльниковой форм сосны. Эти перетяжки характеризуются одинаковой локализацией у обеих форм на коротком плече и различной — на длинном. Увеличение числа вторичных перетяжек в хромосомах и наличие хромосом с двумя и более перетяжками, диагностирующее структурные перестройки ядрышковых организаторов типа инверсий или транслокаций, свойственно различным видам хвойных в болотных экотопах и может интерпретироваться в качестве адаптаций, регулирующих процессы метаболизма растений в экстремальных условиях произрастания [7]. С учетом морфометрических параметров хромосом и данных, полученных при изучении локализации и встречаемости вторичных перетяжек, построена сравнительная идиограмма желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны, произрастающих в болотном и суходольном экотопах (рис. 1).

Таблица 1. Морфометрические параметры хромосом желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны обыкновенной

Номера хромосом	Абсолютная длина		Относительная длина		Центромерный индекс	
	$x \pm m_x$, мкм	CV, %	$x \pm m_x$, %	CV, %	$x \pm m_x$, %	CV, %
Суходол (желтопыльниковая форма)						
I—IX	16.6 ± 0.11	10.6	4.4 ± 0.03	10.2	47.9 ± 0.13	4.0
X	13.4 ± 0.24	9.1	3.6 ± 0.06	8.9	45.2 ± 0.44	4.9
XI	12.3 ± 0.28	11.5	3.3 ± 0.07	11.2	42.3 ± 0.49	5.9
XII	10.7 ± 0.18	8.8	2.9 ± 0.05	8.3	41.4 ± 0.45	5.5
Суходол (краснопыльниковая форма)						
I—IX	17.9 ± 0.12	10.6	4.5 ± 0.03	9.6	47.8 ± 0.12	4.1
X	14.4 ± 0.24	9.0	3.6 ± 0.06	8.3	46.0 ± 0.51	5.8
XI	13.2 ± 0.24	9.7	3.3 ± 0.05	8.5	45.1 ± 0.39	4.6
XII	12.0 ± 0.23	10.0	3.0 ± 0.05	9.7	41.6 ± 0.51	6.4
Болото (желтопыльниковая форма)						
I—IX	15.3 ± 0.09	10.2	4.4 ± 0.02	8.9	48.0 ± 0.11	3.7
X	12.6 ± 0.21	9.0	3.7 ± 0.05	7.0	47.0 ± 0.33	3.8
XI	11.7 ± 0.24	11.4	3.4 ± 0.07	11.2	43.5 ± 0.47	5.9
XII	9.8 ± 0.16	9.0	2.9 ± 0.04	8.3	41.6 ± 0.42	5.6
Болото (краснопыльниковая форма)						
I—IX	15.6 ± 0.12	10.8	4.5 ± 0.03	9.6	48.1 ± 0.12	3.3
X	12.7 ± 0.26	9.1	3.6 ± 0.05	6.4	45.8 ± 0.39	3.8
XI	11.8 ± 0.27	10.2	3.4 ± 0.07	8.8	43.2 ± 0.60	6.3
XII	10.1 ± 0.23	10.1	2.9 ± 0.06	9.3	41.9 ± 0.49	5.2

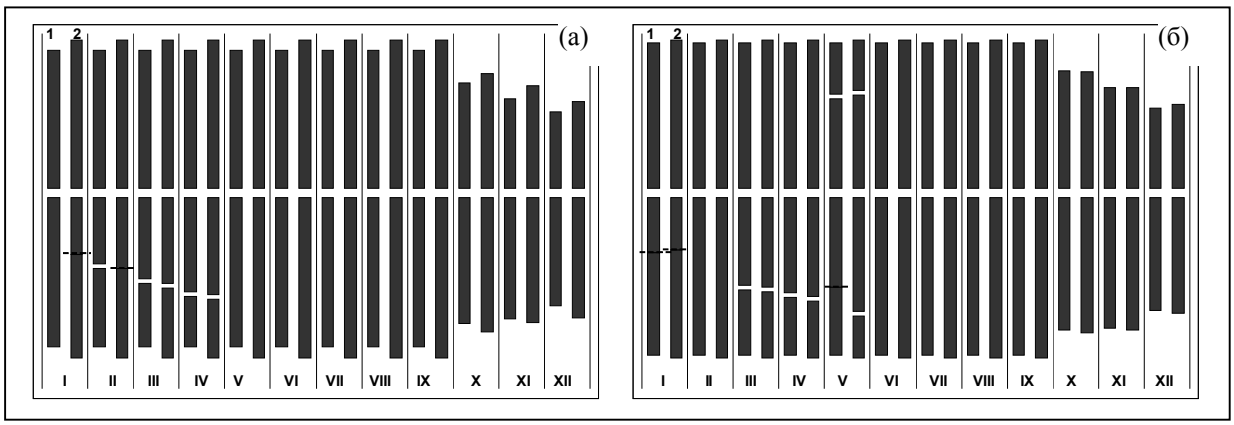


Рисунок 1. Сравнительные идиограммы желтопыльниковой (1) и краснопыльниковой (2) форм сосны обыкновенной на суходоле (а) и на болоте (б). I—XII — номера хромосом; пробелами обозначены постоянные вторичные перетяжки, пунктирной линией — непостоянные вторичные перетяжки

Таким образом, желтопыльниковая и краснопыльниковая формы сосны обыкновенной, встречаясь с различной частотой в контрастных болотых и суходольных экотопах, имеют ряд значимых различий по кариологическим признакам и являются фенотипически дифференцированными компонентами внутривидового генетического разнообразия, адаптивный потенциал каждого из которых реализуется в соответствии с условиями произрастания.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН № 30 «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (проект № 30.11 «Оценка биогеоценотического разнообразия и его функциональных эффектов в зональной системе болот Западной Сибири»).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бабушкина Л. Г., Зуева Г. В., Аникеев Д. Р.* Изменчивость окраски микростробилов сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 1997. 4. С. 80—85.
2. *Божок А. А.* Внутривидовая изменчивость сосны обыкновенной в различных экологических условиях Львовской области: Автореф. дис. … канд. с.-х. наук: 06.03.01. Рига: Латвийский НИИ лесохозяйственных проблем, 1979. 16 с.
3. *Новикова Т. Н.* Сибирские климатипы сосны в географических культурах Западного Забайкалья: дифференциация по росту и цвету микростробилов // Хвойные бореальной зоны. 2012. 1—2. С. 140—144.
4. *Пименов А. В., Седельникова Т. С., Ефремов С. П.* Морфология и качество пыльцы желто- и краснопыльниковой форм *Pinus sylvestris* в болотных и суходольных условиях произрастания (Томская область) // Ботан. журн. 2011. 3. С. 367—376.

5. *Правдин Л. Ф.* Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 190 с.
6. *Седельникова Т. С., Муратова Е. Н.* Генеративные органы и кариотип сосны обыкновенной на олиготрофных болотах Западной Сибири // Лесоведение. 1991. 3. С. 34—43.
7. *Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Пименов А. В.* Экологическая обусловленность дифференциации кариотипов болотных и суходольных популяций видов *Pinaceae* // Ботан. журн. 2010. 11. С. 1513—1520.
8. *Седельникова Т. С., Пименов А. В., Ефремов С. П.* Морфология пыльцы сосны обыкновенной на болотах и суходолах // Лесоведение. 2004. 6. С. 1—5.
9. *Черепнин В. Л.* Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука, 1980. 183 с.

***

УДК 630*135

НЕРАВНОВЕСИЕ ПО СЦЕПЛЕНИЮ АЛЛОЗИМНЫХ ЛОКУСОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

В. Л. СЕМЕРИКОВ[1], И. В. ТИХОНОВА[2]

[1] Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Исследовано межлокусное сцепление аллелей в 16 популяциях сосны обыкновенной. Выявлены существенные корреляции между 1—9 парами локусов в большинстве выборок. Установлено пространственное и временное (в поколениях) экологически обусловленное непостоянство степени ассоциированности аллелей разных локусов. Сделаны предположения о возможных причинах межпопуляционной изменчивости числа и наборов сцепленных локусов.

Многие исследования межлокусной корреляции аллелей у видов сем. Pinaceae посвящены выяснению локализации на хромосоме некоторых локусов, кодирующих синтез изоферментов [20, 15, 9, 2]. Однако эти работы не менее важны при изучении адаптации видов к условиям их произрастания. Неслучайное сочетание аллелей в генотипах и интеграция генов в полигенные системы, проявляющиеся в большей частоте и относительной приспособленности некоторых генотипов в разных местообитаниях, подтверждается массой примеров из популяционной биологии [14, 5, 1]. Это связано с тем, что аллозимы, кодируемые разными аллелями, отличаются приспособленностью к воздействию различных факторов среды [16, 13, 4, 1 и др.]. Некоторые исследователи связывают явление гетерозиса (по признакам устойчивости и продуктивности), складывающегося у родительских форм в результате отбора на жизнеспособность, именно с формированием комплекса генов [11].

Считается, что гаметическая интеграция аллелей чаще наблюдается в популяциях самоопыляющихся растений [5, 11]. Однако нередко неравновесие по сцеплению аллелей обнаруживается в популяциях перекрестно опыляемых видов, таких, как, например, сосна обыкновенная (*Punus sylvestris* L.) [22, 5].

Целью данного исследования был анализ межлокусного сцепления аллелей в популяциях сосны обыкновенной на обширном ареале, а также внутри нескольких популяций — в ценопопуляциях из контрастных условий произрастания — для установления распространенности этого явления у сосны и приуроченности к условиям произрастания в связи с адаптацией к ним популяций вида.

Материалом послужила хвоя, отобранная в 16 популяционных выборках по 40—278 деревьев сосны обыкновенной: в европейской части ареала — Воронеж, Сев. Донец, Гуниб (Кавказ), п-ов Кольский, о. Касьян (Белое море); на Урале — Шарташ; в Казахстане — Щучинск; в Западной Сибири — Сев. Сосьва, Конда, Сухой Полуй, Мал. Сосьва, р. Сыня; в Средней Сибири — Шира, Минусинск, Балгазын, Танзыбей. Электрофоретический анализ изменчивости 12 полиморфных изоферментных систем проводили в полиакриламидном геле по [23]. Гистохимическое окрашивание гелей проводили в соответствии с [17, 6, 24]. В анализе использовали следующие ферментные системы: глутамат-оксалоацетаттрансаминаза (GOT, E.C.2.6.1.1.), глутаматдегидрогеназа (GDH, E.C.1.4.1.2.), шикиматдегидрогеназа (SKDH, E.C.1.1.1.25.), фосфоглюкомутаза (PGM, E.C.2.7.5.1.), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (PGD, E.C. 1.1.1.44.), алкогольдегидрогеназа (ADH, E.C.1.1.1.1.), диафораза (DIA, E.C.1.6.4.3), флюоресцентная эстераза (FEST, E.C. 3.1.1.1). Тест на неравновесие по межлокусному сцеплению генотипов рассчитывали с помощью программы GENEPOP [18, 19]. Мерой значимости отклонений в распределении частот генотипов послужил критерий χ^2.

Оценка генотипического неравновесия по межлокуснуму сцеплению выявила существенные (при $p = 0.95$—0.999) связи между 1—9 парами локусов в 15 из 16 выборок. Наибольшее число связанных пар обнаружено в популяциях из Тывы и Хакасии (табл. 1). В исследованных популяциях установлены пространственное и временное (в поколениях) экологически обусловленное непостоянство степени

Таблица 1. Оценка достоверности парных межлокусных корреляций у сосны обыкновенной

Популяции	Пары локусов										
	Got2 6pgd	Got2 Gdh	Got2 Dia	Got2 Pgm1	Got2 Adh1	Got3 Pgm1	Got3 Gdh	Got2 Got3	Got3 Adh2	Got3 Skdh	Got3 Dia
Воронеж	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Сев. Донец	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Гуниб	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
Кольский	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
О. Касьян	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Шарташ	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
Щучинск	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Сев. Сосьва	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Конда	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
Мал. Сосьва	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сух. Полуй	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сыня	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Шира	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-
Минусинск	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Танзыбей	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Балгазын	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
	Adh1 6pgd	Adh1 Adh2	Adh1 Gdh	Adh1 Skdh1	Adh1 Pgm1	Adh1 Dia	Adh2 Dia	Skdh1 Gdh	Pgm1 Dia	Pgm1 Gdh	Gdh Dia
Воронеж	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сев. Донец	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Гуниб	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
Кольский	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
О. Касьян	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
Шарташ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Щучинск	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сев. Сосьва	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Конда	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
Мал. Сосьва	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-
Полуй	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сыня	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Шира	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+
Минусинск	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Танзыбей	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-
Балгазын	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+	+
	Skdh1 Dia	Skdh1 6pgd	Fest Adh1	Fest Adh2	Fest Gdh	Fest GotB	Fest GotC	Fest Skdh1	Fest 6pgd	Fest Dia	Fest Pgm1
Воронеж	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Сев. Донец	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Гуниб	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Кольский	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
О. Касьян	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Шарташ	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
Щучинск	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-
Сев. Сосьва	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Конда	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Мал. Сосьва	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Полуй	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Сыня	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Шира	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Минусинск	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
Танзыбей	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Балгазын	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-

+ — достоверные отклонения ($P < 0.05$—0.000).

ассоциированности аллелей разных локусов. Например, в 3 разных ценопопуляциях Ширинской популяции число пар сцепленных локусов варьирует от 2 (в наиболее благоприятном экотопе) до 10 (на скалах), в Балгазынской популяции — от 3 (на дерново-подзолистой почве) до 5 (на песке), в популяции Шарташ — от 2 (на суходоле) до 8 (на избыточно увлажненном месте). Наоборот, в популяции Сев. Сосьва в более сухом месте отмечено большее число пар связанных локусов (3—5), чем в увлажненных местообитаниях (1—3). В Кокчетавских борах (Щучинск) в более сухом месте у сосен отмечено 4 пары связанных локусов, в более влажном — 1. Таким образом, в целом прослеживается тенденция проявления неравновесия по сцеплению преимущественно в неблагоприятных условиях среды. Если

допустить, что неравновесие по сцеплению в локальной популяции является следствием непропорционально большого вклада в следующее поколение отдельных генотипов (т. е. выраженного эффекта основателя), то естественно предположить, что более существенное неравновесие по сцеплению в неблагоприятных условиях есть следствие малого числа основателей и естественного отбора в популяциях, имеющих неблагоприятные условия.Существуют разные мнения о причинах отклонений от случайного сочетания аллелей в популяционных выборках генотипов: отклонение является следствием близкого расположения локусов на хромосоме [22, 9, 2, 10], полиморфизма по инверсиям, действия стабилизирующего отбора и большей относительной приспособленности некоторых генотипов [12, 5. 1], особенностей системы скрещивания и двойного кроссинговера [20] и других причин.

Анализ полученных нами данных свидетельствует о большой изменчивости не только числа, но и наборов сцепленных локусов. Несмотря на то, что в целом для видов сосен характерен консерватизм групп сцепления при сравнительном анализе материнских генотипов с генотипами их семенного потомства [15, 9], в популяционных выборках обнаружена высокая изменчивость выявляемых межлокусных связей. Последнее согласуется с выводами К. В. Крутовского и Д. Б. Нила [21] о невысокой устойчивости подобных межлокусных ассоциаций в череде поколений у хвойных видов. Первый подход, таким образом, позволяет определять наследуемость и характерную для вида генетическую структуру, а второй — взаимодействие генофондов популяций со средой обитания. При этом механизмом появления подобных ассоциаций может быть не только естественный отбор (что прослеживается при сравнении ценопопуляций из контрастных экотопов). Сосна хотя и является перекрестно опыляемым видом, однако периоды, когда роль инбридинга в репродукции повышается, для нее нередки [8, 3, 7], что также повышает вероятность отклонения в распределении генотипов следующих поколений. Кроме того, сосна, как известно, — пионерный вид, и чистые насаждения она может образовывать либо в неблагоприятных для других видов условиях, либо после каких-либо нарушений лесного покрова, связанных с пожарами и другими событиями, что сопряжено с ограниченным числом генотипов, участвующих в их формировании.

Отметим также, что, по мнению некоторых исследователей, гаметическая интеграция достаточно широко распространена в природе, и часто обнаружить ее [5] не позволяет лишь слабая разрешающая способность современных методов генетического исследования, а также ограниченный объем выборок [20].

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 13-04-00495-а.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Алтухов Ю. П.* Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с.
2. *Гончаренко Г. Г., Силин А. Е., Падутов В. Е.* Анализ сцепления и локализация некоторых генов, кодирующих изоферменты у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и сосны крымской (*Pinus pallasiana* Asch., Graebn.) // Доклады АН СССР. 1991. Т. 321. № 6. С. 1264—1268.
3. *Духарев В. А.* Частота самоопыления и отбор в популяциях сосны обыкновенной // Лесоведение. 1985. № 3. С. 35.
4. *Духарев В. А., Животовский Л. А.* Адаптивность биохимического полиморфизма популяций сосны обыкновенной // Тез. Всесоюз. совещ. по вопросам адаптивности древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 31—33.
5. *Животовский Л. А.* Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984. 183 с.
6. *Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И.* Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 275 с.
7. *Кузнецова Н. Ф., Исаков Ю. Н.* Проявление уровня самофертильности у сосны обыкновенной в зависимости от климатических условий года // Экология. 1996. Т. 27. № 4. С. 256—259.
8. *Минина Е. Г., Ларионова Н.А.* Морфогенез и проявление пола у хвойных. М.: Наука, 1979. 215 с.
9. *Политов Д. Д., Крутовский К. В., Алтухов Ю. П.* Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. (сцепление между изоферментными локусами) // Генетика. 1989. Т. 25. № 9. С. 1606—1618.
10. *Потенко В. В., Кривко В. Г.* Изменчивость и сцепление изоферментных локусов у ели восточной *Picea orientalis* (L.) Link // Генетика. 1993. Т. 29. № 4. С. 632—638.
11. *Струнников В. А.* Природа гетерозиса и новые методы его повышения. М.: Наука, 1994. 108 с.
12. *Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции: теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 445 с.
13. *Brown A.* Physiological correlates of an enzyme polymorphism // Nature. 1977. V. 269. N. 5631. P. 803—804.
14. *Clarke B.* The contribution of ecological genetics to evolution theory: detecting the direct effect of natural selection on particular polymorphic loci // Genetics. 1975. V. 79. N. 1. P. 101—113.
15. *Conkle M. T.* Isozyme variation and linkage in six conifer species // Theor. Appl. Genet. 1986. V. 72. P. 483—493.
16. *Johnson L. B.* Enzyme polymorphism and metabolism // Science. 1974. V. 184. P. 28—37.
17. *Harris H., Hopkinson D. A.* Handbook of enzyme electrophoresis. Amsterdam: North Holland Press, 1976. 600 p.
18. *Ohta T.* Linkage disequilibrium due to random genetic drift in finite subdivided populations// Proc. Natl. Acad. Sci. 1982. 79: 1940—1944.
19. *Raymond M., Rousset F.* GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism // Heredity. 1995. V. 86. P. 248—249.
20. *Rudin D., Ekberg I.* Linkage studies in *Pinus sylvestris* L. — using macro gametophyte allozymes // Silvae Genetica. 1978. V. 27 (1). P. 1—12.

21. *Krutovsky K. V., Neale D. B.* Nucleotide diversity and linkage disequilibrium in cold hardiness and wood quality related candidate genes in Duglas-fir // Genetics. 2005. V. 171. P. 2029—2041.
22. *Niebling C. R., Johnson K., Gerhard H. D.* Electrophoretic analysis of genetic linkage in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Biochem. Genet. 1987. V. 25. P. 803—814.
23. *Shurkhal A. V., Podogas A.V., Zhivotovsky L. A.* Allozyme differentiation in the genus *Pinus* // Silvae Genetica. 1992. V. 41. P. 105—109.
24. *Szmidt A. E., Yazdani R.* Electrophoretic studies of genetic polymorphism of shikimate and 6-phosphogluconate dehydrogenases in Scots pine (*Pinus sylvestris L.*) // Arboretum Kornickie. 1984. V. 29. P. 63—72.

***

УДК 575.174.015.3

ИЗМЕНЧИВОСТЬ НУКЛЕОТИДНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ФРАГМЕНТОВ ГЕНОВ NAD5 И NAD7 МТДНК СОСНЫ СИБИРСКОЙ

В. Л. СЕМЕРИКОВ[1], Д. Н. ШУВАЕВ[2, 3]

[1] Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия
[2] Западно-Сибирский филиал Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Новосибирск, Россия
[3] ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Алтайского края», Барнаул, Россия

АННОТАЦИЯ
Определены и проанализированы нуклеотидные последовательности фрагментов генов *nad5/4-5* и *nad7/1-2* мтДНК популяций сосны сибирской из 5 отдаленных географических точек произрастания. Анализ нуклеотидных последовательностей данных фрагментов не выявил различий между исследуемыми популяциями, что говорит о необходимости дальнейшего подбора более информативных маркеров. Для сосны сибирской впервые получена последовательность четвертого интрона гена *nad5*.

Сосна сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour) является ценной лесообразующей породой России, ареал которой охватывает Западную и Восточную Сибирь и восходит к предгорьям Урала и Саян. На протяжении длительной геологической истории растительность данных регионов неоднократно претерпевала посткатастрофические перестройки, связанные с покровными оледенениями, что приводило к полной или частичной элиминации флоры [2]. Предполагают, что в послеледниковый период расселение темнохвойных лесов, включая сосну сибирскую, происходило из ледниковых рефугиумов, расположенных в горах Южной Сибири и в Прибайкалье. Историю послеледниковой колонизации территорий данным видом можно установить, применяя высокоизменчивые маркеры митохондриального генома.

В настоящее время молекулярные цитоплазматические маркеры широко применяются в филогеографических исследованиях древесных растений. Рядом экспериментальных работ было показано, что кластеры близких гаплотипов мтДНК у многих видов имеют четкую географическую локализацию [1]. В семействе *Pinaceae* мтДНК передается по материнской линии и распространяется с семенами [4]. Такой способ наследования мтДНК в популяции должен приводить к снижению потока генов и способствовать сохранению первичной популяционной структуры по сравнению с двуродительским наследованием ядерной ДНК [6]. Однако у хвойных наблюдается довольно низкий уровень изменчивости мтДНК [7], что является помехой при поиске информативных маркеров. Кроме того, геном мтДНК хвойных чрезвычайно велик и обладает высоким уровнем структурных перестроек [10]. Эти особенности являются главными препятствиями на пути разработки молекулярных маркеров. Нуклеотидные последовательности отобранных молекулярных маркеров мтДНК сосны сибирской могут служить основой для построения эволюционных сценариев и реконструкций ландшафтов и климата прошлого. Данная работа носит характер предварительного исследования, где сделана попытка найти информативные маркеры мтДНК у сосны сибирской, которые могли бы стать основой для филогеографических исследований у данного вида.

Образцы сосны сибирской (хвоя и зародыши семян) были представлены выборками из 4 естественных популяций, расположенных в Иркутской области (окрестности оз. Байкал, северо-западный склон хр. Хамар-Дабан), в Красноярском крае (Ермаковский район, Западный Саян и Республика Тыва, западный макросклон Восточного Саяна) и в Свердловской области (Алапаевский лесхоз). Кроме этого, в Новосибирской области были взяты образцы с 2 клонов плюс-деревьев № 86 и № 32, произрастающих на лесосеменной плантации Елбашинского лесничества.

Суммарная ДНК образцов хвои была выделена согласно протоколу Devey [3]. ДНК зародышей семян выделялась по модифицированной методике Lee and Taylor [11]. Для поиска полиморфных гаплотипов было проверено две пары праймеров, специфичных к мтДНК сосны обыкновенной: *nad5* интрон 4 [5], *nad7* интрон 1 [8]. ПЦР проводили на амплификаторе модели BioRad C1000 Touch.

Условия ПЦР соответствовали указанным авторами. После электрофореза в 1,5%-м агарозном геле фрагменты выделяли из геля путем растворения агарозного геля в 6М йодиде натрия и адсорбции ДНК на частицах диоксида кремния. Секвенирование ДНК-образцов проводили на секвенаторе модели ABI PRISM 3130 с использованием BigDye Terminator v. 3.1 cycle sequencing kit (Applied Biosystems, Foster City, CA). Все образцы были секвенированы с обоих концов. Обработку сырых данных полученных последовательностей проводили в программе анализа биологических последовательностей BioEdit 7.1.3.0.

Всего было секвенировано 8 последовательностей каждого гена *nad* — по две последовательности на одну точку сбора образцов (за исключением выборок из Западного и Восточного Саяна, где было секвенировано по одному образцу). Полная длина генов *nad5/4-5* и *nad7/1-2* составила 793 и 1386 нуклеотидов соответственно. Идентификацию полученных последовательностей проводили с помощью Web-программы BLAST базы данных NCBI. Сравнение последовательностей всех образцов для каждого гена *nad* не выявило какой-либо изменчивости. Средняя вероятность обнаружить замену в некодирующем регионе генома составляет 1 : 500; возможно, что для сосны сибирской данная величина гораздо ниже. В качестве интересного примера можно привести работу Godbout J. с соавторами [6]. Для проведения разведочного анализа на изменчивость мтДНК они взяли небольшую выборку из 22 особей *Pinus banksiana*, которые представляли значительную часть естественного ареала данного вида на юге Канады. Из 14 проанализированных регионов митохондриального генома изменчивым оказался только *nad7/1-2* — у 22 особей было обнаружено 5 гаплотипов по вариантам длины фрагментов. После включения в исследование всей остальной выборки численностью 521 особь количество гаплотипов *nad7/1-2* возросло до 14, однако другие регионы мтДНК снова не показали никакой изменчивости. Оказалось, что за всю наблюдаемую изменчивость региона *nad7/1-2* отвечал короткий 32-нуклеотидный тандемный повтор, причем изменчивость проявлялась в количестве данных повторов, а не в их качестве. Мы проверили нашу последовательность гена *nad7/1-2* на присутствие такого повтора и обнаружили схожую с ним последовательность (табл. 1). В последовательности *P. sibirica* имелось 5 пропусков (п) и 4 замены (з). Возможно, что отличная от *P. banksiana* структура данной последовательности у *P. sibirica* каким-то образом обусловила нарушение механизма его копирования. Тем не менее, чтобы подтвердить или опровергнуть такое суждение, необходимо проверить большее количество материала. В настоящий момент природа данного повтора нам неизвестна. Относительно причин в целом наблюдаемого у хвойных низкого уровня изменчивости мтДНК можно сделать предположение о большей степени автономии митохондрий хвойных, что может быть обусловлено большей величиной генома (минимальный — свыше 750 т. п. н. у лиственницы [9]) и, соответственно, большим количеством синтезируемых белков. Возможно, благодаря этому митохондриальные геномы хвойных имеют более эффективные механизмы репарации ошибок репликации.

Таблица 1. Последовательности нуклеотидов повтора из гена *nad7/1-2 P. banksiana* (1) и *P. sibirica* (2)

1	T	C	T	C	C	T	T	A	T	C	A	G	T	C	G	A	G	C	C	T	G	C	T	T	G	C	G	C	A	T	C	C
2	T	C	T	C	C	T	T	A	T	C	A	G	T	C	G	A	G	C	C	–	–	C	–	–	–	C	C	T	A	C	C	G
3																				п	п		п	П	п		з	з		з		з

Таким образом, среди 5 изученных популяций сосны сибирской по последовательностям фрагментов генов *nad5/4-5* и *nad7/1-2* не было обнаружено никакой изменчивости. Несмотря на малую величину выборки, учитывая большой ареал взятия образцов, можно сказать, что данные маркеры малоинформативны или, возможно, неинформативны вовсе для целей филогеографических исследований. Поэтому поиск информативных маркеров остается актуальным в наших дальнейших исследованиях. Последовательности данных фрагментов будут загружены в базу данных NCBI, где они смогут послужить для разработки специфических праймеров на регионы мтДНК сосны сибирской.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Абрамсон Н. И.* Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 307—331.
2. *Кедровые* леса Западной Сибири / А. М. Данченко, И. А. Бех. Томск: Томский государственный университет, 2010. 424 с.
3. *Devey M. E., Bell J. C., Smith D. N., et al.* A genetic linkage map for *Pinus radiate* based on RFLP, RAPD and microsatellite markers // Theoretical and Applied Genetics. 1996. 92: 673—679.
4. *Dong J., Wagner D. B.* Taxonomic and population differentiation of mitochondrial diversity in *Pinus banksiana* and *Pinus contorta* // Theoretical and Applied Genetics. 1993. 86: 573—578.
5. *Dumolin-Lapegue S., Pemonge M. H., Petit R. J.* An enlarged set of consensus primers for the study of organelle DNA in plants // Mol. Ecol. 1997. V. 6. P. 393—397.
6. *Godbout J., Jaramillo-Correa J. P., Beaulieu J., et al.* A mitochondrial DNA minisatellite reveals the postglacial history of jack pine (*Pinus banksiana*), a broad-range North American conifer // Molecular Ecology, 2005, 14: 3497—3512.
7. *Jaramillo-Correa J. P., Bousquet J., Beaulieu J., et al.* Cross-species amplification of mitochondrial DNA sequence-tagged-site markers in conifers: the nature of polymorphism and variation within and among species in *Picea* //

Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106: 1353—1367.
8. *Jaramillo-Correa J. P., Beaulieu J., Bousquet J.* Variation in mitochondrial DNA reveals multiple distant glacial refugia in black spruce (*Picea mariana*), a transcontinental North American conifer // Mol. Ecol. 2004. Vol. 13. P. 2735—2747.
9. *Kumar R., Lelu M.-A., Small I.* Purification of mitochondria and mitochondrial nucleic acids from embryogenic suspension cultures of a gymnosperm, *Larix × leptoeuropaea* // Plant Cell Reports. 1995. 14: 534—538.
10. *Palmer J. D., Herbon L. A.* Plant mitochondrial DNA evolves rapidly in structure, but slowly in sequence // Journal of Molecular Evolution. 1988. 28: 87—97.
11. *PCR protocols:* a guide to methods and applications / M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky, et al. San Diego: Academic Press, 1990. 461 p.

***

УДК 632.4: 577

ВИДОВАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ ФИТОПАТОГЕНОВ ХВОЙНЫХ ПОРОД СРЕДНЕЙ СИБИРИ (НА ПРИМЕРЕ ГРИБОВ РОДА *FUSARIUM*)

Е. А. ШИЛКИНА[1, 2], Т. Ю. ЮШКОВА[1, 3], М. А. ШЕЛЛЕР[1]

[1] Филиал ФБУ «Рослесозащита» Центр защиты леса Красноярского края, Красноярск, Россия
[2] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия
[3] Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Показаны результаты видовой идентификации возбудителей заболеваний древесных растений на территории Красноярского края методом секвенирования нуклеотидных последовательностей на примере грибов рода *Fusarium*.

Эффективность лесовосстановительных работ напрямую зависит от качества посадочного материала, выращивание которого является важной и трудной задачей. Существует множество болезней, поражающих семена, всходы, сеянцы и саженцы. Своевременная и быстрая диагностика этих фитозаболеваний позволяет запланировать проведение необходимых лесозащитных мероприятий и избежать лишних потерь ценного посадочного материала или снижения его качества.

Основными источниками инфекции в питомниках являются почва и семенной материал. Среди участников инфекционного процесса, вызывающего загнивание семян и полегание всходов, чаще других встречаются грибы — представители родов *Fusarium, Alternaria, Rhizoctonia, Botrytis, Pythium, Verticillium, Pestalotia, Penicillium.* По распространенности и причиняемому ущербу для хвойных пород ведущее место в указанном списке занимают грибы рода *Fusarium* [2].

Род фузариум в целом представляет обширную и биологически неоднородную группу грибов. Среди них есть и достаточно выраженные паразиты растений, и группы полупаразитов, способных поражать только ослабленные организмы, и, наконец, сапрофиты, живущие в почве, на растительных остатках и отмерших частях растений. В связи с этим обнаружение представителей указанного рода в исследуемом материале (семена, почва, сеянцы) не всегда свидетельствует о необходимости проведения профилактических мероприятий и об угрозе эпифитотии. Поэтому быстрая видовая идентификация грибов данного рода представляет не только научный, но и практический интерес.

Классический метод определения вида грибов р. *Fusarium* является длительным и трудоемким из-за обилия у представителей данного рода морфологических и культуральных признаков, сильной изменчивости изолятов, а также из-за несовершенства имеющихся определителей. Поэтому представляется интересной и актуальной перспектива определения вида фузариума с использованием молекулярно-генетических методов, среди которых одним из наиболее точных является секвенирование нуклеотидных последовательностей ДНК.

Целью данной работы была видовая идентификация грибов рода *Fusarium* методом секвенирования. В задачи исследования входило:

1. Выделение чистых культур фитопатогенов;
2. Расшифровка структуры амплифицированных локусов;
3. Сравнительный анализ полученных нуклеотидных последовательностей в генетических базах данных.

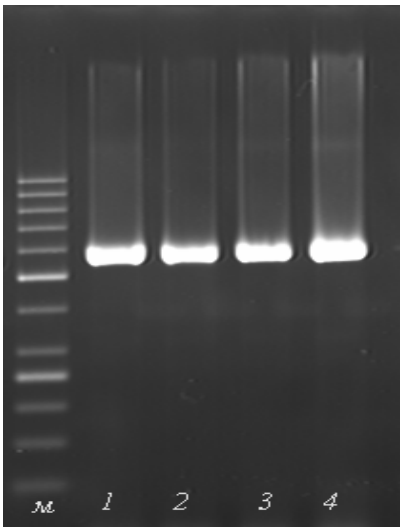
Для фитопатологической диагностики использовали семена сосны кедровой сибирской, отобранные на территории Красноярского края, любезно предоставленные отделом «Лесосеменная станция» Филиала ФБУ «Рослесозащита» «ЦЗЛ Красноярского края».

Выделение чистых культур фитопатогенов рода *Fusarium* из зараженных семян проводилось согласно стандартным методам микологии [3]. Экстракцию ДНК проводили с помощью набора реагентов Diatom (ООО «Лаборатория Изоген») в соответствии с протоколом фирмы-производителя. Для проведения ПЦР использовали набор реагентов GenPak PCA Core (ООО «Лаборатория Изоген») и

универсальные праймеры ITS1/ITS4 [5]. Процесс амплификации проводили в термоциклере по следующей программе: денатурация t = 4 мин, T = 96 °C (1 цикл); денатурация t = 1 мин, T = 96 °C (30 циклов); отжиг t = 30 сек, T = 55 °C; элонгация t = 2 мин, T = 72 °C; элонгация t = 10 мин, T = 72 °C (1 цикл); охлаждение реакционной смеси t = 5 мин, T = 4 °C.

Электрофоретическое разделение фрагментов ДНК проводили в агарозном геле (2 %) при следующих параметрах тока: 90 V / 60 мА. Визуализация продуктов электрофореза достигалась окрашиванием гелевых пластин в растворе бромистого этидия.

Для видовой идентификации патогенов методом секвенирования производили иссечение фрагмента геля, содержащего ДНК-фрагмент патогена. Очистка фрагментов ДНК от геля проводилась в соответствии с протоколом набора реагентов Cleanup mini (Евроген). Считывание последовательностей ДНК осуществлялось на генетическом анализаторе ABI PRISM 310 (Applied Biosystems) по методике, предложенной фирмой-производителем. Интерактивный анализ нуклеотидных последовательностей образцов производился с помощью программ Sequencing Analysis v. 6 и CLC DNA Workbench v. 6. Результаты секвенирования в формате FASTA использовались для идентификации с помощью баз данных NCBI [6] и Mycobank [7].



А Б

TTCCGTAGGTGAACCTGCGGAGGGATCATTACCG
AGTTTACAACTCCCAAACCCCTGTGAACATACCT
TTATGTTGCCTCGGCGGATCAGCCCGCGCCCCGT
AAAACGGGACGGCCCGCCGCAGGAAACCCTAAA
CTCTGTTTTTAGTGGAACTTCTGAGTATAAAAAA
CAAATAAATCAAAACTTTCAACAACGGATCTCTT
GGTTCTGGCATCGATGAAGAACGCAGCAAAATG
CGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAAT
CATCGAATCTTTGAACGCACATTGCGCCCGCCAG
TATTCTGGCGGGCATGCCTGTTCGAGCGTCATTT
CAACCCTCAAGCCCAGCTTGGTGTTGGGATCTGT
GTGCAAACACAGTCCCCAAATTGATTGGCGGTCA
CGTCGAGCTTCCATAGCGTAGTAATTTACACATC
GTTACTGGTAATCGTCGCGGCCACGCCG

Рисунок 1.
А Пцр — спектр, М — электрофоретический стандарт; 1, 2, 3, 4 — ампликоны образцов
Б Нуклеотидная последовательность *Fusarium sporotrichioides*

В ходе проведенной молекулярно-генетической диагностики идентифицировали 48 изолятов фитопатогенных грибов р. *Fusarium*. Они были представлены 5 видами. Доминирующими видами были *F. tricinctum*, *F. proliferatum* и *F. sporotrichioides* — 48 %, 29 % и 15 % соответственно от всех исследуемых образцов. На долю других видов — *F. accuminatum* и *F. redolens* — приходится по 4 % от общего числа идентифицированных микромицетов.

Согласно литературным данным, среди грибов данного рода в условиях Сибири наиболее опасными для сеянцев хвойных являются такие виды, как *F. avenaceum*, *F. heterosporum*, *F. nivale*, *F. sporotrihioides* [4]. Таким образом, в ходе молекулярно-генетической диагностики среди доминирующих видов на семенах сосны кедровой сибирской был обнаружен вредоносный для сеянцев хвойных вид *F. sporotrihioides,* ПЦР-спектр и нуклеотидная последовательность которого представлены на рис. 1.

Проведенные исследования показывают, что использование метода секвенирования позволяет на качественно новом уровне осуществлять раннюю диагностику и видовую идентификацию возбудителей заболеваний хвойных пород.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Баранов О. Ю., Ярмолович В. А., Пантелеев С. В., Купреенко Д. Г.* Молекулярно-генетическая диагностика грибных болезней в лесных питомниках // Лесное и охоничье хозяйство. 2012. 6. С. 21—29.
2. *Бородин С. Г., Котлярова И. А.* Биологические особенности грибов рода *Fusarium* LINK на сое и подсолнечнике // Масличные культуры. 2005. 2 (133). С. 19—23.
3. *Практикум* по микробиологии: учебное пособие / Под ред. *Н. С. Егорова*. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976. 307 с.
4. *Литовка Ю. А.* Видовой состав грибов рода *Fusarium* и их роль в патогенезе сеянцев хвойных в лесопитомниках Средней Сибири: дис. … канд. биол. наук: 03.00.16, 03.00.07. Красноярск: КГУ, 2003. 176 с.
5. *Mirhendi H., Ghiasian A., Vismer H. F., et al.* Preliminary Identification and Typing of Pathogenetic and Toxigenic *Fusarium* Species Using Restriction Digestion of ITS1-5.8S rDNA. ITS2 Region. Iran.: Iranian J Publ Health, 2010. Vol. 39. N. 4. P. 35—44.

6. *Электронный* ресурс. URL: http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/.
7. *Электронный* ресурс. URL: http://www.mycobank.org/.

***

УДК 630*575.174.015.3:582.475.4

ИССЛЕДОВАНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЯДЕРНЫХ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЕЛИ СИБИРСКОЙ

А. К. ЭКАРТ, А. Н. КРАВЧЕНКО, А. Я. ЛАРИОНОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Приведены результаты исследования генетического разнообразия и дифференциации популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), полученные на основании анализа шести ядерных микросателлитных локусов.

В последние годы в связи с разработкой специфических праймеров значительно увеличилось число генетических исследований хвойных, в которых в качестве ДНК-маркеров используются ядерные микросателлитные локусы, обнаруживающие более высокий по сравнению с изоферментными локусами уровень изменчивости. Микросателлитные локусы — это участки генома с повторяющимися короткими последовательностями, характеризующиеся высокой частотой встречаемости и достаточно равномерным распределением по длине генома, кодоминантным типом наследования и высокой скоростью мутирования. Большое аллельное разнообразие и гетерозиготность по микросателлитным локусам позволяют выявлять генетическую изменчивость и дифференциацию популяций даже в тех случаях, когда она не обнаруживается по изоферментным локусам, особенно у видов с низкой изменчивостью этих локусов.

Целью настоящей работы явилось изучение изменчивости ядерных микросателлитных локусов ели сибирской и определение параметров ее внутри- и межпопуляционного генетического разнообразия по этому типу ДНК-маркеров.

Исследования проводились в шести ценопопуляциях (популяциях) ели сибирской из Красноярского края, Иркутской области, Бурятии и Монголии, изученных нами ранее методом изоферментного анализа (табл. 1). В качестве материала для исследования использовались образцы хвои, собранной с отдельных деревьев. В каждой ценопопуляции в анализ включено не менее 30 деревьев.

Таблица 1. Название и географическое положение исследованных ценопопуляций ели сибирской

Название популяций	Местоположение (регион, район)	Координаты	
		с. ш.	в. д.
Ванавара	Красноярский край, Эвенкийский район	60°21′	102°16′
Ольхон	Иркутская область, Ольхонский район (о. Ольхон)	53°15′	107°43′
Косая Степь	Иркутская область, Ольхонский район	52°51′	106°04′
Выдрино	Республика Бурятия, Кабанский район	51°26′	104°43′
Убукун	Республика Бурятия, Селенгинский район	51°28′	106°43′
Богд-Уул	Монголия, заповедник Богд-Уул	47°48′	106°51′

Из 15 протестированных микросателлитных локусов, разработанных для *Picea abies* (L.) Karst. и *Picea glauca* Moench. [4, 2, 5], для исследования генетической изменчивости ели сибирской было выбрано 6 локусов с высокой воспроизводимостью амплификации (табл. 2).

Таблица 2. Использованные для анализа ели сибирской ядерные микросателлитные локусы

Локус	Мотив	Размер фрагмента	Источник литературы
EATC2C06	(CAT)7	130—163	Scotti, et al. (2002)
SpAGG3	(GA)24	124—156	Pfeiffer, et al. (1997)
UAPgAG150A	(AG)19	142—168	Hodgetts, et al. (2001)
UAPgAG150B	(AG)19	130—132	
UAPgAG105	$(AG)_{11}$	159—165	
EATC1B02	$(ATC)_7(AT)_3$	199—219	Scotti, et al. (2002)

Исследование изменчивости этих локусов показало, что наиболее полиморфным из них у ели сибирской является локус SpAGG3. В исследованных популяциях этого вида выявлено 18 аллельных вариантов с длинами фрагментов амплификации от 120—156 пар оснований, а наблюдаемая

гетерозиготность в среднем превысила 90 %. В локусе UAPgAG150A обнаружено 15 аллелей, размер фрагментов составил 142—174 пар оснований. В локусе UAPgAG150B, амплификация которого проводилась той же парой праймеров, что и локуса UAPgAG150A, обнаружено 3 аллеля с размерами фрагментов 128, 130 и 134 пар оснований. В локусе EATC2C06 идентифицировано 5 аллелей с длинами амплифицируемых фрагментов от 130 до 163 пар оснований. Пять аллелей с размерами фрагментов от 161 до 171 пар оснований выявлено также в локусе UAPgAG105. Локус EATC1B02 в исследованных популяциях ели представлен четырьмя аллелями, размеры фрагментов которых находились в пределах от 197 до 215 пар оснований. Таким образом, в результате проведенных исследований было установлено, что все проанализированные у ели сибирской микросателлитные локусы обнаруживают изменчивость. Всего в перечисленных выше локусах выявлено 50 аллелей, 24 % из которых оказались уникальными, то есть встречающимися только в какой-либо одной из популяций. Рассчитанные по результатам микросателлитного анализа значения основных показателей генетического разнообразия в изученных популяциях ели сибирской приведены в табл. 3.

Таблица 3. Параметры генетической изменчивости популяций ели сибирской, исследованных с помощью ядерных микросателлитных локусов (Na — среднее число аллелей на локус, Ne — эффективное число аллелей, Ho — наблюдаемая гетерозиготность, He — ожидаемая гетерозиготность, F — индекс фиксации Райта)

Популяция	Na	Ne	Ho	He	F
Убукун	5,167 (1,869)	3,362 (1,193)	0,417 (0,125)	0,474 (0,143)	0,063 (0,076)
Косая Степь	5,833 (1,869)	3,399 (1,363)	0,473 (0,131)	0,497 (0,129)	0,053 (0,075)
Ванавара	6,000 (2,236)	3,041 (1,251)	0,441 (0,121)	0,471 (0,118)	0,042 (0,091)
Богд-Уул	5,000 (1,592)	3,225 (1,099)	0,568 (0,141)	0,524 (0,117)	-0,056 (0,083)
Выдрино	5,833 (2,120)	3,334 (1,459)	0,509 (0,135)	0,469 (0,132)	-0,093 (0,037)
Ольхон	5,333 (1,476)	2,783 (0,923)	0,492 (0,105)	0,505 (0,095)	0,033 (0,061)
В среднем	5,528 (0,713)	3,191 (0,465)	0,483 (0,049)	0,490 (0,047)	0,007 (0,029)

Из представленных в табл. 3 данных видно, что среднее число аллелей на локус варьирует в популяциях от 5,00 (Богд-Уул) до 6,00 (Ванавара), эффективное число аллелей — от 2,78 (Ольхон) до 3,39 (Косая Степь), значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности — соответственно от 0,417 (Убукун) до 0,568 (Богд-Уул) и от 0,469 (Выдрино) до 0,524 (Богд-Уул). Средние для изученных популяций значения этих показателей составляют: Na = 5,528, Ne = 3,191, Ho = 0,483, He = 0,490. Наиболее высокие значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности по изученным микросателлитным локусам установлены в монгольской популяции из заповедника Богд-Уул, а самые низкие — в популяции Убукун из Бурятии. В двух популяциях, Богд-Уул и Выдрино, выявлен избыток (F = -0,056 и F = -0,093 соответственно), в остальных популяциях — дефицит гетерозиготных генотипов (F варьирует от 0,033 до 0,063).

Исследование популяционной структуры с помощью F-статистик Райта [1] показало, что каждое дерево в изученных популяциях ели сибирской обнаруживает в среднем 3,2%-й дефицит гетерозиготных генотипов (F_{is} = 0,032) относительно популяции и 8,1%-й дефицит гетерозигот (F_{it} = 0,081) относительно вида. Индекс фиксации Райта Fst, отражающий меру дифференциации популяций, равен 0,054. Это означает, что на межпопуляционную генетическую изменчивость приходится только 5,4 % выявленной в популяциях изменчивости. Остальная изменчивость (94,6 %) сосредоточена внутри популяций. Наиболее весомый вклад (12 %) в межпопуляционную дифференциацию вносит локус EATC2C06, наименьший (1,7 %) — локус UAPgAG150B.

Степень генетической дифференциации популяций определяли с помощью генетических расстояний D М. Неи [3], рассчитанных по частотам аллелей всех 6 проанализированных ядерных микросателлитных локусов. Установлено, что генетическое расстояние D между включенными в исследование популяциями ели сибирской варьирует от 0,015 до 0,103, составляя в среднем 0,061 (табл. 4).

Анализ полученных значений D показал, что наиболее значительные различия в генетической структуре по этому типу ДНК-маркеров наблюдаются между популяцией ели из Бурятии (Убукун) и остальными популяциями (D варьирует от 0,087 до 0,103). Максимально дифференцированы друг от друга две популяции ели из Бурятии: популяция Убукун и популяция Выдрино, отличающаяся от всех включенных в исследование популяций ели голубой окраской хвои. Самый низкий уровень дифференциации обнаруживают популяция Ванавара из Эвенкийского района Красноярского края и

популяция Выдрино (D = 0,015). Установленный уровень генетической дифференциации изученных популяций ели сибирской по шести микросателлитным локусам достаточно наглядно иллюстрирует расположение популяций на плоскости двух координат, полученное при многомерном шкалировании матрицы генетических расстояний М. Неи [3] (рис. 1). На рисунке видно, что наиболее значительно удалены друг от друга пространственно популяции Убукун и Выдрино. Популяции Ванавара, Косая Степь и Выдрино, обнаруживающие значительное сходство в генетической структуре по изученным микросателлитным локусам, находятся на плоскости двух координат недалеко друг от друга. Ближе всего к этой группе популяций располагается популяция ели с байкальского острова Ольхон.

Таблица 4. Генетическое расстояние D [3] между популяциями ели сибирской, рассчитанное по частотам аллелей шести ядерных микросателлитных локусов

Популяции	Убукун	Косая Степь	Ванавара	Богд-Уул	Выдрино
Косая Степь	0,093	-			
Ванавара	0,089	0,025	-		
Богд-Уул	0,089	0,076	0,071	-	
Выдрино	0,103	0,021	0,015	0,077	-
Ольхон	0,087	0,043	0,030	0,048	0,046

Полученные нами результаты являются предварительными. В дальнейшем предполагается включить в исследование другие ядерные микросателлитные локусы и популяции. Это позволит нам получить более объективную информацию об уровне генетической изменчивости и степени дифференциации популяций ели сибирской по микросателлитным локусам.

Рисунок 1. Проекция изученных популяций ели сибирской на плоскости двух координат по данным PCA-анализа матрицы генетических расстояний М. Неи [3]

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант № 13-04-00777а).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Guries R. P., Ledig F. T.* Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // Evolution. 1982. V. 36. P. 387—402.
2. *Hodgetts R. B., et al.* Development of microsatellite markers for white spruce (*Picea glauca* Moench) and related species // Theor. Appl. Genet. 2001. N. 101. P. 1252—1258.
3. *Nei M.* Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. V. 106. P. 283—292.
4. *Pfeiffer A., Oliveri A. M., Morgante M.* Identification and characterization of microsatellites in Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst) // Genome. 1997. V. 40. P. 411—419.
5. *Scotti I., et al.* Trinucleotide microsatellite in Norway spruce (*Picea abies*): their features and the development of molecular markers // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 106. P. 40—50.

***

УДК 630*575.174.015.3:582.475.4

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА ЮЖНОСИБИРСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

А. К. ЭКАРТ[1], А. Я. ЛАРИОНОВА[1], К. Г. ЗАЦЕПИНА[2], А. Н. КРАВЧЕНКО[1], В. В. ТАРАКАНОВ[2]

[1] Институт леса им В. Н.Сукачева СОРАН, Красноярск, Россия
[2] Западно-Сибирский филиал Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Новосибирск, Россия

АННОТАЦИЯ

Представлены результаты исследования генетического разнообразия, структуры и степени дифференциации сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Южной Сибири.

На основе анализа 19 локусов, кодирующих аллозимное разнообразие MDH (EC 1.1.1.37), GOT (EC 2.6.1.1), SKDH (EC 1.1.1.25), LAP (EC 3.4.11.1), 6-PGD (EC 1.1.1.44), IDH (EC 1.1.1.42), FDH (EC 1.2.1.2), PGM (EC 2.7.5.1), GDH (EC 1.4.2.3) и ADH (EC 1.1.1.1), определены основные параметры генетической изменчивости и степень дифференциации 20 ценопопуляций сосны обыкновенной из южной части ее ареала (Алтай, юг Средней Сибири, Бурятия). Юг Средней Сибири представлен популяциями сосны из Красноярского края (Минусинск, Танзыбей), Тывы (Шагонар, Балгазын), Хакасии (Шира, Абаза), а также популяцией, расположенной на Куртушибинском перевале, разделяющем Красноярский край и Тыву (Перевал). На Алтае изучено 9 популяций из разных районов, в том числе одна популяция (Камлак) из Горного Алтая, в Республике Бурятия — 4 популяции. Большая часть включенных в исследование популяций расположена в лесостепной и степной зонах. Название популяций и их местоположение приведены в табл. 1.

Материалом для настоящей работы послужили вегетативные почки, собранные отдельно с каждого из 615 деревьев, проанализированных в южносибирских популяциях. Разделение экстрактов ферментов проводили методом горизонтального электрофореза в 13%-м крахмальном геле. Каждый экстракт исследовали в трех буферных системах: морфолин-цитратной, pH 7.0 [1], трис-цитратной, pH 8.5 / гидроокись лития-боратной, pH 8.1 [6], трис-ЭДТА-боратной, pH 8.6 [3]. Гистохимическое окрашивание ферментов после электрофореза осуществляли по стандартным методикам ([7, 2] и др.), адаптированным к объекту изучения. Для вычисления показателей использовали компьютерную программу GenAlex 6 [5].

Таблица 1. Географическое положение и показатели генетической изменчивости исследованных в Южной Сибири популяций сосны обыкновенной (P — процент полиморфных локусов, Na — среднее число аллелей на локус, Ne — эффективное число аллелей, Ho — наблюдаемая гетерозиготность, He — ожидаемая гетерозиготность)

Популяция	Местоположение	Координаты		Параметры генетической изменчивости				
		с. ш.	в. д.	P, %	Na	Ne	Ho	He
Алтай								
Макарово	Шалаболихинский р-н	53°17′	82°00′	57,9	2,21	1,40	0,212	0,224
Ребриха	Ребрихинский р-н	53°04′	82°21′	73,7	2,32	1,39	0,212	0,231
Мирный	Зональный р-н	51°28′	79°56′	68,4	2,16	1,34	0,215	0,201
Сросты	Егорьевский р-н	51°59′	81°07′	73,7	2,42	1,37	0,224	0,227
Крестьянка	Мамонтовский р-н	53°48′	83°42′	73,7	2,21	1,37	0,224	0,218
Мамонтово	Мамонтовский р-н	52°42′	81°38′	73,7	2,16	1,38	0,231	0,218
Круглое	Угловский район	51°19′	80°22′	73,7	2,21	1,37	0,214	0,213
Бобровка	Первомайский р-н	53°14′	83°56′	73,7	2,16	1,37	0,242	0,214
Камлак	Шебалинский р-н	51°35′	85°40′	68,4	2,16	1,36	0,217	0,211
Среднее				70,8	2,22	1,37	0,221	0,217
Юг Средней Сибири								
Минусинск	Минусинский р-н Кр. края	53°37′	91°38′	68,4	2,21	1,45	0,275	0,245
Шагонар	Улуг-Хемский р-н (Тыва)	51°31′	93°14′	73,7	2,32	1,42	0,233	0,236
Шира	Ширинский р-н (Хакасия)	54°24′	89°59′	78,9	2,10	1,37	0,209	0,218
Балгазын	Тавдинский р-н (Тыва)	51°02′	95°03′	73,7	2,16	1,47	0,252	0,255
Танзыбей	Ермаковский р-н Кр. края	53°04′	92°34′	73,7	2,26	1,38	0,243	0,227
Перевал	Куртушибинский перевал	52°18′	93°37′	68,4	1,95	1,28	0,165	0,168
Абаза	Абазинский р-н (Хакасия)	52°27′	90°23′	73,7	2,05	1,37	0,216	0,216
Среднее				72,9	2,15	1,39	0,228	0,224
Бурятия								
Джида	Джидинский р-н	50°50′	105°37′	68,4	2,32	1,40	0,212	0,228
Чикой	Кяхтинский р-н	50°17′	106°51′	73,7	2,53	1,42	0,232	0,228
Иволгинск	Иволгинский р-н	51°48′	107°16′	73,7	2,32	1,42	0,244	0,228
Новоселенгинск	Селенгинский р-н	50°58′	106°36′	68,4	2,16	1,39	0,226	0,219
Среднее				71,0	2,33	1,41	0,229	0,226

Анализ основных параметров генетической изменчивости показал, что произрастающая в южных районах Сибири сосна обыкновенная характеризуется достаточно высоким в среднем уровнем генетического разнообразия (P = 71,2; Na = 2,23; Ne = 1,39; Ho = 0,226; He = 0,222). В полиморфном состоянии находится 71,2 % проанализированных локусов, а каждое среднестатистическое дерево гетерозиготно по 22 % генов. Обнаружено, что в пределах регионов значения показателей генетической изменчивости существенно варьируют, хотя и в разной степени. Наиболее значительно различаются по уровню генетической изменчивости популяции юга Средней Сибири (Красноярский край, Тыва, Хакасия). Среди исследованных в этом регионе популяций максимальные значения гетерозиготности и эффективного числа аллелей (Ho = 0,275; He = 0,245; Ne = 1,45) наблюдаются в степной популяции

сосны из Минусинского бора, минимальные значения (Ho = 0,165; He = 0,168; Ne = 1,28) — в горно-таежной популяции, расположенной на Куртушибинском перевале. Однако в среднем уровень генетического разнообразия сосны в исследованных регионах Южной Сибири практически не отличается (табл. 1).

Для количественной оценки степени дифференциации популяций были использованы генетические расстояния D M. Неи [4], рассчитанные по частотам аллелей проанализированных аллозимных локусов. Анализ полученных значений D показал, что включенные в исследование алтайские и бурятские популяции сосны обнаруживают более низкий и практически одинаковый в среднем уровень генетической дифференциации по сравнению с популяциями, расположенными на юге Красноярского края, в Хакасии и в Тыве. Среднее генетическое расстояние D между популяциями сосны на Алтае и в Бурятии составляет 0,006 и 0,007 соответственно. Полученные значения D оказались в 2 раза меньше среднего значения D (D = 0,014) для популяций из Средней Сибири. Сравнение популяций из разных регионов исследованной части ареала показало, что самые большие различия в генетической структуре наблюдаются между популяциями сосны из Бурятии и Средней Сибири. Генетическое расстояние между сравниваемыми парами популяций из этих регионов варьирует от 0,006 до 0,030, составляя в среднем 0,017. Наиболее значительно отличается от среднесибирских популяций популяция сосны из Селенгинского района Бурятии (Новоселенгинск). Среднее генетическое расстояние равно 0,021. Максимальный уровень дифференциации установлен между этой популяцией и популяцией с Куртушибинского перевала (Перевал). Самой близкой к бурятским популяциям оказалась минусинская популяция сосны (D = 0,008). В меньшей степени удалены друг от друга алтайские и бурятские популяции. Уровень генетических различий между ними в среднем (D = 0,013) сопоставим с уровнем различий между популяциями, расположенными на территории Средней Сибири. Такая же в среднем степень дифференциации (D = 0,013) наблюдается между алтайскими и среднесибирскими популяциями. Наибольшее сходство с популяциями из Средней Сибири обнаруживают популяция Камлак из республики Горный Алтай (D = 0,008) и популяция Абаза из Хакасии (D = 0,009), наименьшее (D = 0,018) — популяция Бобровка из Алтайского края

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о генетической неоднородности сосны обыкновенной, произрастающей в различных регионах Южной Сибири. Включенные в исследование популяции с юга Красноярского края, Хакасии и Тывы (Средняя Сибирь) обнаруживают более высокий в среднем уровень генетической дифференциации по сравнению с популяциями, расположенными в Бурятии и на Алтае. Уровень выявленных между ними различий в генетической структуре сопоставим в среднем с уровнем различий между популяциями с Алтая и Бурятии, Алтая и Средней Сибири. В большей степени дифференцированы лишь популяции из Средней Сибири и Бурятии.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант № 13-04-00495а).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Clayton J. W., Tretiak D. N. J.* Amino-citrate buffer for pH control in starch gel electrophoresis // Fisheries Research Board. Canada. 1972. V. 29. P. 1169—1172.
2. *Manchenko G. P.* Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels. G.P CRC Press, Inc., 1994. 574 p.
3. *Markert C. L., Faulhaber I.* Lactate dehydrogenase isozyme patterns in fish // J. Exp. Zool. 1965. V. 159. N. 2. P. 319—332.
4. *Nei M.* Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. V. 106. P. 283—292.
5. *Peakall R., Smouse P. E.* GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes. 2006. N. 6. P. 288—295.
6. *Ridgway G. J., Sherburne S. W., Lewis R. D.* Polymorphism in the esterases of atlantic herring // Trans. Am. Fish. Soc. 1970. V. 99. P. 147—151.
7. *Vallejos C. E.* Enzyme activity staining // Isozymes in plant genetics and breeding (Ed. by S. D. Tanksley, T. J.Orton). Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. 1983. P. 469—516.

ЗАЩИТА ЛЕСА И ЛЕСНОЙ КАРАНТИН: ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РЕЗУЛЬТАТОВ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 630.906

СОВМЕСТНЫЙ ПРОЕКТ ОРГАНИЗАЦИЙ РАН И РОСЛЕСХОЗА ПО СОЗДАНИЮ И ВНЕДРЕНИЮ СИСТЕМЫ МОНИТОРИНГА СИБИРСКОГО ШЕЛКОПРЯДА

Ю. Н. БАРАНЧИКОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Оптимизированная система мониторинга сибирского шелкопряда включает последовательные стадии лесопатологического районирования субъектов федерации, отдельных лесхозов, организации феромонного мониторинга разреженных популяций и лишь при фиксации ловушками подъема численности — перехода к учету гусениц. Опробованная и внедренная в 2000—2005 гг. на территории семи субъектов Российской Федерации система мониторинга служит ярким примером плодотворной кооперации ученых РАН и практиков лесного хозяйства.

Циклично повторяющиеся вспышки массовых размножений сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus* Tschetv. — один из главных факторов, определяющих размещение, формирование и продуктивность южнотаежных лесов Сибири и хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока. Они приводят к глубоким изменениям в структуре таежных лесов, разрушению древостоев и смене лесных формаций. С конца XIX века на территории только Красноярского края зафиксировано 9 вспышек массового размножения сибирского шелкопряда, охвативших более 10 млн га таежных лесов [13, 14].

Специфика защиты лесов Сибири и Дальнего Востока заключается в преимущественном значении мероприятий по своевременному обнаружению очагов размножения насекомых-вредителей. Мониторинг популяций сибирского шелкопряда включает маршрутно-наземные и авиадесантные обследования, систематические учеты гусениц на постоянных маршрутах и пробных площадях с околотом и валкой модельных деревьев [1, 15]. Высокая трудоемкость и стоимость этих мероприятий определяет необходимость их оптимизации на основе разработки и внедрения в практику новых технологий [2].

В Институте леса им. В. Н. Сукачева Сибирского отделения РАН исследования по проблеме сибирского шелкопряда проводятся с 1961 года. Подробно изучены распространение, фенология, жизненный цикл, паразитофауна, патогенная микрофлора, ландшафтно-экологическая специфика массовых размножений, закономерности развития вспышек во времени и пространстве [13, 14]. Проводится изучение экологических последствий разрушения дефолиированных древостоев [7] и процессов лесовосстановления в шелкопрядниках [20]. Прикладные исследования позволили оптимизировать существующие и разработать новые методы надзора и прогнозирования численности шелкопряда [15]. Внедрены технологии малолитражного мелкокапельного авиахимического опрыскивания и микробиологических методов защиты таежных лесов.

Разработана теория динамики численности [12] и экологические основы мониторинга таежных лесов в зоне очагового распространения сибирского шелкопряда на основе широкого применения дистанционных методов и ГИС-технологий [9, 10, 11]. Предложенные институтом методы надзора, прогнозов, авиахимической и авиабактериологической защиты таежных лесов доведены до практически приемлемых технологий и прошли производственную проверку в лесхозах Красноярского края при проведении лесозащитных мероприятий в период вспышек 60-х и 90-х годов [1].

Вдохновляющим примером сотрудничества лесной науки и производства может служить недавняя история создания модифицированной системы мониторинга сибирского шелкопряда. В немалой степени ее реализации способствовали два события: идентификация полового феромона шелкопряда [4, 32] и старт финансируемого Агентством США по международному развитию (USAID) проекта «Лесные ресурсы и технологии» (ФОРЕСТ) [4, 33]. Усилиями инициативной команды (М. МакФадден и А. Шаров, Heron Group, США и Ю. Баранчиков, ИЛ СО РАН, Россия) разработка системы мониторинга основного вредителя хвойных лесов России вошла в заявку программы проекта в качестве одного из четырех обязательных компонентов [6, 27, 33]. Реализацию проекта в 2000—2005 гг. курировал Международный институт сельскохозяйственного развития Winrock International, США. Теоретическую часть работы лесозащитного компонента выполнили ученые ИЛ СО РАН (Ю. Баранчиков, Ю. Кондаков, М. Корец, В. Черкашин, В. Петько и др.) с участием коллег из Тихоокеанского института географии ДВО РАН (С. Краснопеев) и Института мониторинга климатических и экологических систем СО АН (С. Кривец), а также Дальневосточного института лесного хозяйства (Г. Юрченко, Г. Турова), Института химических средств защиты растений (Н. Вендило, К. Лебедева, В. Плетнев) и Московского

университета леса (Е. Мозолевская, С. Ижевский и др.).

Разработанная система мониторинга популяций сибирского шелкопряда была основана на учете региональной специфики популяций вредителя, оригинальном подходе к подбору постоянных пробных площадей, широком использовании геоинформационных технологий и комбинированном применении современных и классических методов надзора [6, 33].

Первоначально проводится лесозащитное районирование территории отдельных субъектов Российской Федерации, в результате чего создаются карты районов массовых размножений вредителя в масштабе 1 : 1 000 000 и мельче [17, 18, 19, 28, 29, 30, 31]. Для каждого из выделенных районов предлагаются методы мониторинга с учетом региональной специфики экологии вредителя [2, 3].

На территориях лесхозов, расположенных в районах возможных вспышек массового размножения сибирского шелкопряда, выделяются массивы с различным риском возникновения вспышки. Интегральная оценка оптимальности местообитаний проводится на ландшафтно-экологической основе с использованием ГИС-технологий, материалов лесоустройства и спектрозональной аэрофотосъемки. В границах лесничеств проводится экологическая оценка всех лесотаксационных выделов с использованием следующих показателей: структура рельефа, породный состав насаждений, класс возраста, полнота древостоя, группа типов леса, удаленность выдела от гарей и шелкопрядников прошлых лет, структура подлеска. Помимо лесотаксационной базы данных ГИС используется цифровая растровая модель рельефа местности, включающая карты высот над уровнем моря, углов наклона и экспозиций склонов. Созданные карты масштаба 1 : 200 000 позволяют оптимизировать расположение постоянных учетных площадей, приурочивая их к местам вероятного возникновения первичных очагов вредителя [16].

В межвспышечный период мониторинг на этих площадях осуществляется преимущественно с использованием феромонных ловушек, что позволяет существенно снизить трудовые и материальные затраты на проведение этих работ. Синтез полового феромона сибирского шелкопряда в 1998—1999 годах [32] открыл новые возможности оптимизации существующей системы мониторинга популяций этого вида. Российский аттрактант Деналол показал высокую привлекательность для самцов лиственничной и пихтовой рас шелкопряда в разных регионах его обширного ареала: Урал, Сибирь и Дальний Восток [2, 4]. Разработанная технология феромонного мониторинга сибирского шелкопряда включает оптимальную конструкцию феромонной ловушки, тип диспенсера и фумигационной пластинки, оптимальную концентрацию феромона (20 мкг/диспенсер) и схему размещения ловушек [4].

В течение 5—7 лет после вспышки достаточно использовать лишь феромонный мониторинг популяций шелкопряда. В разреженных популяциях информационность феромонных ловушек на порядок превышает таковую учетов гусениц. Маршрутно-ключевые обследования с околотом и валкой учетных деревьев назначаются лишь при поднятии численности вредителя, выявленном феромонными ловушками (100 и более бабочек / ловушку / сезон).

При поддержке проекта ФОРЕСТ, а также руководства Государственной лесной службы (Л. С. Матусевич) и Российского центра защиты леса (М. Кобельков, В. Тузов) данная система мониторинга с 2001 года была опробована филиалами Рослесозащиты в Красноярском, Приморском и Хабаровском краях, Томской, Иркутской и Сахалинской областях, Республиках Хакасия и Бурятия. На местах работу курировали директора центров: А. Чемоданов (Томск), В. Солдатов (Красноярск), В. Миронов (Иркутск) А. Попов (Владивосток), В. Поселеннова (Хабаровск), А. Середкин (Улан-Удэ). Разработанные для этих регионов карты районов массового размножения насекомых-филлофагов позволили на 70—80 % уменьшить территории риска потенциального ущерба во время вспышек шелкопряда. Построение карт оптимальности местообитаний сводит территории проведения мониторинга до 4—5 % от лесопокрытой площади региона. Наконец, оптимизированное расположение феромонных ловушек делает достаточным проведение мониторинга разреженных популяций на 0,1 % от лесопокрытой площади. По словам В. Солдатова, «метод околота уже не панацея: феромонный мониторинг, проводимый на площади в несколько тысяч гектаров, в итоге дает объективную картину изменения численности шелкопряда на площади в несколько миллионов гектаров» [23].

Достойным заключительным аккордом проекта ФОРЕСТ было создание иллюстрированного трехтомника «Болезни и вредители в лесах России», ставшего настольной книгой для поколений практиков защиты леса [8, 21, 25].

Оцененные по достоинству начинания ФОРЕСТа были впоследствии успешно развиты в программах Агентства лесного хозяйства по лесопатологическому районированию России [5, 22], а также при разработке серии рекомендаций по феромонному мониторингу вредителей леса [26]. Хочется надеяться, что имеющийся опыт плодотворного сотрудничества будет востребован и в дальнейшем, в частности, при выполнении программы Российской Федерации «Развитие лесного хозяйства на 2013—2020 годы».

Автор посвящает статью памяти коллег, внесших большой вклад в разработку системы мониторинга сибирского шелкопряда в 2000—2005 гг.: Юрия Павловича Кондакова (1931—2006),

Вячеслава Павловича Черкашина (1949—2010), Михаила Егоровича Кобелькова (1955—2011) и Любови Сергеевны Матусевич (1950—2014).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Баранчиков Ю. Н., Кондаков Ю. П.* Массовые размножения сибирского шелкопряда: система мониторинга и комплексная оценка последствий // Структурно-функциональная организация и динамика лесов. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2004. С. 256—258.
2. *Баранчиков Ю. Н.* Организация мониторинга популяций сибирского шелкопряда в Приенисейской Сибири // Экосистемы Монголии и приграничных территорий соседних стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы. Тр. междунар. конф. Улан-Батор: Изд-во «Бемби Сан», 2005. С.245—247.
3. *Баранчиков Ю. Н., Кондаков Ю. П., Корец М. А., Черкашин В. П.* Использование показателей биоразнообразия и градационной активности насекомых-филлофагов для целей лесоэнтомологического картографирования // Биоразнообразие и динамика экосистем: информационные технологии и моделирование / отв. ред. В. К. Шумный и др. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006. С. 558—571.
4. *Баранчиков Ю. Н., Кондаков Ю. П., Петько В. М.* Комплексный мониторинг популяций сибирского шелкопряда // Защита и карантин растений. 2006. Вып. 5. С. 39—40.
5. *Баранчиков Ю. Н., Кондаков Ю. П., Тузов В. К.* Лесозащитное районирование Красноярского края // Дистанционные методы в лесоустройстве и учете лесов. Приборы и технологии. Матер. всеросс. совещания-семинара с междунар. участием. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2005. С. 20—24
6. *Баранчиков Ю. Н., Кондаков Ю. П.. Корец М. А., Краснопеев С. М., Кривец С. А., МакФадьен М., Турова Г. И., Юрченко Г. И.* Система мониторинга популяций сибирского шелкопряда — результат проекта USAID «Лесные ресурсы и технологии» (ФОРЕСТ) // Гео-Сибирь—2005. Сб. матер. науч. конгресса. Новосибирск: Министерство образования и науки РФ, 2005. Т. 3. Ч. 1. С. 171—174.
7. *Баранчиков Ю. Н., Перевозникова В. Д.* Очаги массового размножения сибирского шелкопряда как источники дополнительного выброса углерода // Чтения памяти В. Н. Сукачева. М.: Наука, 2004. С. 34—72.
8. *Болезни и вредители* в лесах России. Т. 3. Методы мониторинга вредителей и болезней леса. Справочник / под общ. ред. В. К. Тузова. М.: ВНИИЛМ, 2004. 200 с.
9. *Исаев А. С., Ряполов В. Я.* Анализ ландшафтно-экологической приуроченности очагов сибирского шелкопряда с применением аэрокосмической съемки // Исследование таежных ландшафтов дистанционными методами. Новосибирск: Наука, 1979. С. 113—124.
10. *Исаев А. С., Кондаков Ю. Г., Киселев В. В.* Пространственная структура популяций сибирского шелкопряда в межвспышечный период. Лесоведение. 1995. № 6. С. 3—11.
11. *Исаев А. С., Кондаков Ю. П.* Принципы и методы лесоэнтомологического мониторинга // Лесоведение. 1986. Вып. 4. С. 3—9.
12. *Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г., Недорезов Л. В., Кондаков Ю. П., Киселев В. В., Суховольский В. Г.* Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.
13. *Кондаков Ю. П.* Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 206—265.
14. *Кондаков Ю. П.* Массовые размножения сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края // Энтомологические исследования в Сибири. Вып. 2. Красноярск: РЭО, 2002. С. 25—74.
15. *Кондаков Ю. П.* Наставление по надзору и прогнозу массового размножения сибирского шелкопряда. М.: Минлесхоз СССР, 1988. 91 с.
16. *Кондаков Ю. П., Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Корец М. А., Черкашин В. П.* Интегральная оценка местообитаний сибирского шелкопряда в равнинных темнохвойных леса // Региональные проблемы экосистемного лесоводства. Красноярск: Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2007. С. 274—285.
17. *Кондаков Ю. П., Баранчиков Ю. Н., Черкашин В. П., Корец М. А.* Районы массового размножения сибирского шелкопряда в лесах Приенисейской Сибири. Карта М 1 : 1 800 000. Красноярск: Ин-т леса СО РАН. Проект USAID ФОРЕСТ, 2001. 1 лист.
18. *Кондаков Ю. П., Баранчиков Ю. Н., Черкашин В. П., Корец М. А.* Районы массового размножения насекомых-филлофагов в лесах Приенисейской Сибири. Карта М 1 : 1 800 000. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, Винрок Интернешнл, 2003. 1 лист.
19. *Кондаков Ю. П., Баранчиков Ю. Н., Черкашин В. П., Корец М. А.* Районы массовых размножений сибирского шелкопряда в лесах Приенисейкой Сибири. Карта М 1 : 1 000 000. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2001. 1 лист.
20. *Кузьмичев В. В., Черкашин В. П., Корец М. А., Михайлова И. А.* Формирование лесов на шелкопрядниках и вырубках в верховьях реки Большая Кеть // Лесоведение, 2001. Вып. 4. С. 20—28.
21. *Кузьмичев Е. П., Соколова Э. С., Мозолевская Е. Г.* Болезни и вредители в лесах России. Т. 1. Болезни древесных растений. Справочник. М.: ВНИИЛМ, 2004. 129 с.
22. *Лямцев Н. И., Жуков А. М.* Лесозащитное районирование лесного фонда России. Лесное хозяйство. 2005. № 2. С. 36—38.
23. *Миронов Г.* Западня для шелкопряда. Российская лесная газета. 2005. № 32 (110). [Электронный ресурс]. URL: http://www.wood.ru/ru/lg_2005_650.html (дата обращения: 17.05.2014).
24. *Надарейшвили Г.* Уроки «Фореста». Лесная газета. 2005. № 38. С. 1, 3; № 39. С. 3; № 40. С. 3; № 41. С. 3; № 42. С. 3; № 43. С. 3.
25. *Никитский Н. Б., Ижевский С. С.* Болезни и вредители в лесах России. Т. 2. Жуки-ксилофаги — вредители древесных растений России. Справочник. М.: Лесная пром-сть, 2005. 120 с.
26. *Применение* феромонов важнейших вредителей леса при ведении лесопатологического мониторинга. Пушкино: ВНИИЛМ, 2013. 36 с.

27. *Проект ФОРЕСТ*: три года в Красноярском крае. Лесное Красноярье. 2004. № 6 (56). 8 с.
28. *Турова Г. И., Баранчиков Ю. Н., Корец М. А.* Лесопатологические районы о. Сахалин. Карта М 1:1 200 000. Владивосток: Тихоокеанский ин-т географии ДвО РАН, 2004. 1 лист.
29. *Эпова В. И., Черкашин В. П., Корец М. А.* Районы массовых размножений хвоегрызущих насекомых в лесах Иркутской области и Усть-Ордынского Бурятского автономного округа. Карта М 1 : 1 000 000. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2002. 1 лист.
30. *Юрченко Г. И., Баранчиков Ю. Н., Корец М. А.* Лесопатологические районы Хабаровского края. Карта М 1 : 1 500 000. Владивосток: Тихоокеанский ин-т географии ДвО РАН, 2005. 1 лист.
31. *Юрченко Г. И., Баранчиков Ю. Н., Краснопеев С. М.* Районы массовых размножений насекомых в лесах Приморского края / Карта М 1 : 1 000 000. Владивосток: Тихоокеанский ин-т географии ДвО РАН, 2004. 1 лист.
32. *Klun J., Baranchikov Yu. N., Mastro V., Hiji Y., Nicholson J., Ragenovich I., Vshivkova T. A.* A sex attractant for the Siberian moth *Dendrolimus superans sibiricus* (Lepidoptera: Lasiocampidae). J. Entomol. Sci. 2000. Vol. 35. No 2. P. 84—92.
33. *McFadden M., Sharov A., Baranchikov Yu. N.* A multi-year project to detect, monitor, and predict forest defoliator outbreaks in Central Siberia // Proceedings, USDA Interagency research forum on gypsy moth and other invasive species. 2001. P. 11—14.

***

УДК 630.4

РЕЗУЛЬТАТЫ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ДЕНДРОФИЛЬНЫХ НАСЕКОМЫХ И ЗАЩИТА ЛЕСА В ЯКУТИИ

А. И. АВЕРЕНСКИЙ

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия

АННОТАЦИЯ
На основании собственных многолетних исследований и литературных сведений делается обзор изученности вредителей лесов Якутии. Приводятся сведения по проведенным защитным мероприятиям против опаснейшего вредителя лиственничных лесов — сибирского шелкопряда.

Защита леса в Якутии непосредственно связана со знанием состава и особенностей экологии опаснейших вредителей. Первые сведения о хозяйственно важных лесных насекомых Якутии ограничивались небольшими списками [70, 71, 72]. Лишь в 1931 году В. Н. Старк [68] приводит полный список короедов и ставит вопрос о необходимости детального обследования лесов Якутии с целью выявления вредных насекомых. Опасный хвоегрызущий вредитель лиственничных лесов — сибирский шелкопряд (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.) — впервые был упомянут для Якутии при описании С. С. Четвериковым в 1903 году серии бабочек этого вида, собранных на прииске Олекминский [69]. Таким образом, все исследования конца XIX и начала XX века носили описательный характер. Долгое время насекомые-вредители лесов Якутии, как в целом и Сибири, детально не исследовались. Хотя, согласно материалам отчетов Якутского управления лесного хозяйства [66], вспышки массового размножения шелкопряда в лиственничных лесах Якутии регистрировались начиная с 1905 года. О других массовых видах хвое- и листогрызущих насекомых в лесах региона стало известно гораздо позднее, только в 1960-е годы.

Глубокое изучение лесных насекомых Якутии началось со второй половины прошлого века. Первые материалы, освещающие фауну, биологию и хозяйственное значение лесных вредителей, содержатся в работах Е. С. Петренко [61, 62, 66], в которых он описывает 150 видов насекомых. Причем особое внимание уделяется биологии, экологии и особенностям развития как опасных хвое- и листогрызущих (сибирский и лунчатый шелкопряды, лиственничная чехлоноска, лиственничная муха и др.), стволовых (усачи, короеды) вредителей, так и вредителей шишек и семян лиственницы, сосны и ели. Одновременно изучается полезная энтомофауна таежных биоценозов в Центральной Якутии, важнейшими представителями которых являются муравьи [50, 51, 52]. Изучая плодоношение лиственницы даурской в Якутии, Б. А. Карпель также приводит данные о влиянии вредителей на урожайность семян [54].

В конце 1966 года при институте биологии ЯФ СО АН СССР организуется лаборатория энтомологии и паразитологии. Группа лесной энтомологии начинает планомерное изучение насекомых-вредителей лесов Центральной Якутии. В дальнейшем специальные исследования дендрофильной энтомофауны проводились в лесопромышленной зоне Юго-Западной Якутии. В первую очередь исследовались хвое- и листогрызущие насекомые деревьев, кустарников и кустарничков [23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 59]. В местах наиболее интенсивных промышленных заготовок древесины, в юго-западных и южных районах Якутии, изучались фауна и экология стволовых вредителей, резерватами

которых являются вырубки и лесосклады [1—8, 10—12]. Более углубленно были изучены состав, этапы формирования и смены экологических группировок стволовых вредителей и их энтомофаги на гарях в хвойных лесах Южной Якутии [11, 53]. Комплексы разрушителей древесины основных пород освещены в дальнейших исследованиях [9, 13, 16]. В последующие годы подводятся лишь итоги изученности основных семейств ксилофагов [14, 17—19, 22] и чешуекрылых [45] Якутии.

Неоценимый вклад в развитие лесной энтомологии Якутии на начальных этапах становления лаборатории и данного направления исследований внес А. И. Куренцов. Он являлся руководителем диссертационных тем Ю. Н. Аммосова «Чешуекрылые-дендрофаги Центральной Якутии» [26] и научным консультантом диссертации А. И. Аверенского «Стволовые вредители лесов Южной Якутии» [7]. Кроме того, Куренцов провел экспедиционные исследования дневных чешуекрылых Центральной Якутии, в том числе и вредителей леса [58].

Планомерное изучение насекомых-вредителей лесов Южной и Центральной Якутии продолжалось до 1974 года, когда тему, к сожалению, закрыли. Группой лесной энтомологии усилиями Ю. Н. Аммосова до 1978 года были продолжены лишь исследования стволовых вредителей на гарях [11, 53] и комплексов подкоровых насекомых лесоделян и лесоскладов [10] в тех же районах.

Острая необходимость исследовать массовых хвое-, листогрызущих и стволовых насекомых — вредителей леса появилась в 1999—2000 гг. в связи с возникновением пандемических очагов сибирского шелкопряда в лесах Центральной Якутии. К 2000 г., по данным Управления лесного хозяйства Республики Саха (Якутии) и базы авиационной охраны лесов, высокая численность шелкопряда наблюдалась на площади свыше 5 млн га. Очаги массового размножения (со степенью дефолиации хвои лиственницы от 20 до 100 %) охватили площадь 500 тыс. га. Ослаблению и гибели лесов на больших территориях сопутствовали засушливый летний период в течение ряда лет (1993—1996 годы) и, как следствие, лесные пожары, а также значительное влияние антропогенных факторов [48, 49]. В 2001 году авиационная биологическая борьба проводилась в Хангаласском и Амгинском лесхозах с использованием лепидоцида на площади 49205 га. В дальнейшем очаг затух и обесхвоенные лиственницы на 100 % были поражены стволовыми вредителями [16, 17, 20], что привело к дальнейшему отмиранию и гибели деревьев на огромных территориях.

Небольшие по площади очаги сибирского шелкопряда миграционного характера возникают в лиственничниках в Заречной группе районов. По результатам детального надзора здесь вновь назначаются истребительные мероприятия. Так, в 2003 году в Таттинском и Томпонском районах авиабиологическая борьба с сибирским шелкопрядом была проведена на площади 49,6 тыс. га. Для обработки применялся биопрепарат «Лепидоцид-СК». Затраты на проведение авиаборьбы составили 4381,6 тыс. руб. Водный раствор биопрепарата распылялся с использованием авиационной техники над пораженными участками леса в период питания гусениц [21].

Маршрутные обследования шелкопрядников показали, что изменение экологических условий и антропогенные влияния на лес привели к тому, что неприметные ранее виды насекомых — вредителей леса начали давать вспышки массового размножения и расселяться вблизи населенных пунктов. Так, идет процесс расселения опасных физиолого-технических и технических энтомовредителей, в том числе карантинных видов таких насекомых, как усачи *Monochamus sutor***,** *M. urussovi*, *M. impluviatus*, лубоед *Dendroctonus micans*, короед *Ips subelongatus* и других.

В настоящее время из-за отсутствия финансирования научные исследования по лесной энтомологии заторможены. Силами службы департамента лесных отношений республики за ними не ведется должный надзор (мониторинг очагов сибирского шелкопряда осуществлялся лесопатологами «Центра защиты леса Забайкальского края»). Усиление техногенных воздействий в связи с освоением новых месторождений полезных ископаемых Республики Саха (Якутия) и их дальнейшая разработка могут привести к заметному изменению экологической обстановки в лесах. Подтверждением этому является возникновение в межвспышечный период локальных миграционных очагов сибирского шелкопряда [47].

Ожидаемое глобальное изменение климата также может привести к миграции в наши южные леса таких опасных вредителей из соседних регионов, как непарный шелкопряд и монашенка. Немаловажное влияние на лесных насекомых оказывает увеличение объемов заготовки древесины на экспорт и внутренние нужды региона. Это также может создать условия для возникновения очагов массового размножения как хвое- и листогрызущих, так и стволовых вредителей леса. В связи с этим возникает острая необходимость в возрождении фундаментальных научных исследований в хозяйственно важных лесах Республики.

На 2013 год в Якутии выявлено 664 вида лесных насекомых, из них: чешуекрылых — 134, пилильщиков — 35, жесткокрылых — 350, полужесткокрылых — 96, тлевых — 67, двукрылых — 5. На лиственнице развиваются 62 вида насекомых, на сосне обыкновенной — 52, на ели сибирской — 27, на лиственных (основные древесные и кустарниковые) — 520 видов насекомых.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Аверенский А. И.* Материалы по фауне вторичных вредителей леса Центральной Якутии // IV науч. конф. молодых ученых-биологов. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 46—47.
2. *Аверенский А. И.* Усачи (Coleoptera, Cerambycidae) Юго-Западной Якутии // Вредные насекомые и гельминты Якутии. Якутск: Кн. изд-во, 1971 а. С. 7—11.
3. *Аверенский А. И.* К фауне короедов (Coleoptera, Ipidae) хвойных пород Юго-Западной Якутии // Вредные насекомые и гельминты Якутии. Якутск: Кн. изд-во, 1971 б. С. 12—16.
4. *Аверенский А. И.* К познанию фауны паразитов и хищников стволовых вредителей Южной Якутии // Фауна и экология насекомых Якутии. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1972 а. С. 91—102.
5. *Аверенский А. И.* К фауне стволовых насекомых Южной и Центральной Якутии // Фауна и экология насекомых Якутии. Якутск: изд-во ЯФ СО АН СССР, 1972 б. С. 102—112.
6. *Аверенский А. И.* Насекомые — вредители древесины и надзор за ними в лесах Усть-Майского района // Природа Якутии и ее охрана: Докл. VI республик. совещания по охране природы Якутии. Якутск, 1972 в. С. 158—159.
7. *Аверенский А. И.* Стволовые вредители лесов Южной Якутии: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. 21 с.
8. *Аверенский А. И.* Материалы по фауне и биологии перепончатокрылых — паразитов стволовых вредителей Олекминского района // Матер. по фауне и экологии насекомых Якутии. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1985. С. 67—73.
9. *Аверенский А. И.* Особенности развития первичных энтомокомплексов в древесине хвойных пород Южной Якутии // Ихтиол., гидробиол., гидрохимия, энтомология и паразитология: Тезисы докл. XI всесоюз. симпозиума биологические проблемы Севера. Вып. 4. Якутск, 1986. С. 118—119.
10. *Аверенский А. И.* Насекомые — вредители древесины на вырубках и лесоскладах Южной Якутии // Природные ресурсы Якутии, их использование и охрана. Якутск: Кн. изд-во, 1976. С. 86—90.
11. *Аверенский А. И.* Стволовые вредители на гарях в лесах Южной Якутии // Лесные пожары в Якутии и их влияние на природу леса. Гл. 9 / Отв. ред. д. б. н. И. П. Щербаков / Авторы И. П. Щербаков, О. Ф. Забелин, Б. А. Карпель, В. М. Михалева и др. Новосибирск: Наука СО, 1979. С. 181—195.
12. *Аверенский А. И.* Насекомые — первичные разрушители древесины и коры хвойных пород Якутии // Эколого-биологические основы лесоводственных мер в Якутии. Сб. науч. тр. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1987 а. С. 3—8.
13. *Аверенский А. И.* Комплексы насекомых — разрушителей древесины и коры березы в Якутии // Экология и география членистоногих Сибири. Тезисы докл. VI совещ. энтомологов Сибири, 22—24 января 1985 г., Новосибирск. Новосибирск: Наука СО, 1987 б. С. 126—127.
14. *Аверенский А. И. , Михалева Л. Г.* Вредители и болезни лесов Якутии. Якутск: Изд-во ЯГУ, 2000. 33 с.
15. *Аверенский А. И.* К фауне и экологии златок (Coleoptera, Buprestidae) Якутии // Фаунистические и экологические исследования животных Якутии. Сб. науч. тр. Якутск: Изд-во ЯГУ, 2002. С. 3—11.
16. *Аверенский А. И.* Первичные подкоровые энтомокомплексы хвойных пород Центральной Якутии // Роль мерзлотных экосистем в глобальном изменении климата. Докл. междунар. конф., 12—17 авг. 2002 г., Якутск. Якутск, 2003. С. 437—441.
17. *Аверенский А. И.* Насекомые — вредители древесины Якутии. Руководство для определения и изучения. Якутск: Изд-во ЯГУ, 2005. 45 с.
18. *Аверенский А. И.* Эколого-фаунистический обзор долгоносиков-ксилофагов (Coleoptera, Curculionidae) среднетаежной подзоны Якутии // Тр. русск. энтомол. общ. С.-Петербург, 2011. Т. 82. С. 43—20.
19. *Аверенский А. И., Яновский В. М.* Короеды (Coleoptera, Scolytidae) Якутии // Евразиатский энтомологический журнал. Т. 7. Вып. 1. М.—Новосибирск: Наука, 2008. С. 23—30.
20. *Аверенский А. И., Исаев А. П.* Стволовые вредители леса в очагах сибирского шелкопряда Центральной Якутии // Поволжский экологический журнал. 2011. № 1. С. 3—11.
21. *Аверенский А. И., Исаев А. П.*. Насекомые — главнейшие вредители лесов Якутии. Новосибирск: Наука, 2013. 165 с.
22. *Аверенский А. И., Чистяков Ю. А.* К фауне ксилофильных чешуекрылых (Lepidoptera: Cossidae, Sesiidae) Якутии // Амурский зоологический журнал. III (2). 2011. С. 179—182.
23. *Аммосов Ю. Н.* Главнейшие дендрофильные чешуекрылые Центральной Якутии // VIII конф. молодых ученых Дальнего Востока. Владивосток: Дальиздат, 1965 а. С. 87—98.
24. *Аммосов Ю. Н.* Особенности биологии сибирской ивовой волнянки (Leucoma candida Stgr.) в условиях Центральной Якутии // VIII конф. мол. ученых Дальнего Востока. Владивосток: Дальиздат, 1965 б. С. 94—96.
25. *Аммосов Ю. Н.* Боярышница (*Aporia crataegi* L.) в Центральной Якутии // Вредные насекомые лесов Советского Дальнего Востока. Владивосток, 1966 а. С. 169—172.
26. *Аммосов Ю. Н.* Чешуекрылые — дендрофаги Центральной Якутии // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1966 б. 20 с.
27. *Аммосов Ю. Н.* Чешуекрылые — вредители сосновых насаждений зеленой зоны г. Якутска // Любите и охраняйте природу Якутии. Мат. IV республик. совещания по охране природы Якутии. Якутск, 1967. С. 156—162.
28. *Аммосов Ю. Н.* К вопросу о массовом размножении сибирского шелкопряда (Dendrolimus superans sibiricus Tschetv.) в Центральной Якутии // Биологические ресурсы Севера Дальнего Востока. Т. 2. Владивосток, 1971 а. С. 241—246.
29. *Аммосов Ю. Н.* Насекомые — вредители хвои и листьев деревьев, кустарников и кустарничков Юго-Западной Якутии // Вредные насекомые и гельминты Якутии. Якутск: Кн. изд-во, 1971 б. С. 17—39.
30. *Аммосов Ю. Н.* Черно-желтая ванесса (Vanessa xanthomelas Esp.) — вредитель ивняков Якутии // Вредные насекомые и гельминты Якутии. Якутск: Кн. изд-во, 1971 в. С. 40—43.
31. *Аммосов Ю. Н.* О вспышке массового размножения серой лиственничной листовертки (Zeiraphera diniana Gn.) в

Южной Якутии // Охрана природы Якутии. Мат. V республик. совещания по охране природы Якутии. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1971 в. С. 113—117.
32. *Аммосов Ю. Н., Аверенский А. И.* Насекомые — вредители лесов Южной Якутии // Охрана природы Якутии / Мат. V республик. совещания по охране природы Якутии. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1971. С. 126—139.
33. *Аммосов Ю. Н.* Чешуекрылые — потребители листьев деревьев, кустарников и кустарничков Центральной и Южной Якутии // Фауна и экология насекомых Якутии. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1972 а. С. 5—51
34. *Аммосов Ю. Н.* О состоянии защиты лесов от вредных насекомых и о методах надзора за главнейшими вредителями лиственницы — сибирским шелкопрядом и серой лиственничной листоверткой // Природа Якутии и ее охрана. Мат. VI республик. совещания по охране природы Якутии. Иркутск, 1972 б. С. 154—157.
35. *Аммосов Ю. Н.* О жуках семейств Attelabidae и Curculionidae, повреждающих ассимилятивные и генеративные органы лиственных деревьев, кустарников и кустарничков Южной Якутии // Фауна и экология насекомых Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1972 в. С. 52—57.
36. *Аммосов Ю. Н.* Дендро- и тамнофильные фитотрофные энтомоценозы средней тайги Якутии // Насекомые средней тайги Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1975 а. С. 3—11.
37. *Аммосов Ю. Н.* Лиственничная чехлоноска даурская Coleophora dahurica Flkv. (Lepidoptera, Coleophoridae) в Центральной Якутии // Насекомые средней тайги Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1975 б. С. 12—23.
38. *Аммосов Ю. Н.* Сибирский шелкопряд (Dendrolimus superans sibiricus Tschetv.) в Якутии // Хвойные деревья и насекомые-дендрофаги. Иркутск: Кн. изд-во, 1978. С. 74—84.
39. *Аммосов Ю. Н., Каймук Е. Л.* О насекомых — потребителях хвои лиственницы даурской в Центральной и Южной Якутии // Фауна и экология насекомых Якутии. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1972. С. 62—70.
40. *Аммосов Ю. Н., Каймук Е. Л.* Особенности повреждения насекомыми хвои лиственницы даурской в среднетаежной зоне Якутии // Биол. проблемы Севера. VI симпозиум. Вып. 2. Ихтиология, гидробиология, энтомология, паразитология. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1974. С. 143—147.
41. *Аммосов Ю. Н.* Лиственничная чехлоноска даурская Coleophora dahurica Flkv. (Lepidoptera, Coleophoridae) в Центральной Якутии // Насекомые средней тайги Якутии. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1975 а. С. 12—22.
42. *Аммосов Ю. Н.* Дендро- и тамнофильные фитотрофные энтомоценозы средней тайги Якутии // Насекомые средней тайги Якутии. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1975 б. С. 3—11.
43. *Аммосов Ю. Н.* Сибирский шелкопряд (Dendrolimus superans sibiricus Tschetv.) в Якутии // Хвойные деревья и насекомые-дендрофаги. Иркутск, 1978. С. 74—84.
44. *Аммосов Ю. Н.* Хвойная волнянка Dasychira albodentata Br. (Lepidoptera, Lymantriidae) в Центральной Якутии // Насекомые Восточной Сибири. Иркутск, 1978. С. 112
45. *Аммосов Ю. Н.* Материалы по фауне и биологии низших чешуекрылых (Microlepidoptera) Якутии // Исследования членистоногих животных в Якутии. Сб. науч. тр. Якутск: ИБПК СО РАН, 2008. С. 32—57.
46. *Бурнашева А. П., Винокуров Н. Н.* О новых очагах массового размножения сибирского шелкопряда (Dendrolimus superans sibiricus Tschetv.) в Центральной Якутии // Проблемы изучения лесов мерзлотной зоны. Матер. всеросс. науч.-практ. конф., 26—28 октября 2011 г., Якутск. Якутск: «СМИК-МАСТЕР», 2011. С. 95—98.
47. *Винокуров Н. Н., Исаев А. П.* Сибирский шелкопряд в Якутии // Наука и техника в Якутии. 2002. С. 53—56.
48. *Винокуров Н. Н., Исаев А. П., Потапова Н. К., Ноговицына С. Н.* О вспышке массового размножения сибирского шелкопряда в Центральной Якутии в 1999—2000 гг. // Наука и образование. 2001. № 1. С. 65—68.
50. *Дмитриенко В. К.* Распространение муравьев в лесах Якутии и задачи их охраны // Природа Якутии и ее охрана. Якутск: Кн. изд-во, 1965. С. 95—98.
51. *Дмитриенко В. К., Петренко Е. С.* Участие муравьев в минерализации древесных остатков в лиственничниках Центральной Якутии // Лиственница. Сб. тр. СибТИ. Т. II. Вып. 39. Красноярск, 1964. С. 254—260.
52. *Дмитриенко В. К., Петренко Е. С.* Муравьи таежных биоценозов Сибири. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1976. 219 с.
53. *Забелин О. Ф., Аверенский А. И.* Результаты первого года экспериментальных выжиганий // Биологические проблемы Севера. VI симпозиум. Тезисы докл. Вып. 5. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1974. С. 180—184
54. *Карпель Б. А., Медведева Н. С.* Плодоношение лиственницы даурской в Якутии. Новосибирск: Наука, 1977. 119 с.
55. *Каймук Е. Л.* Материалы по фауне пилильщиков (Hymenoptera, Tenthredinidae) Южной Якутии // Фауна и экология насекомых Якутии. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1972. С. 71—91.
56. *Каймук Е. Л.* Хвоегрызущие пилильщики (Hymenoptera, Symphyta) Южной Якутии // Насекомые средней тайги Якутии. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1975. С. 24—31.
57. *Каймук Е. Л.* Хвоегрызущие пилильщики подсемейства Nematinae Центральной Якутии // Насекомые лугово-таежных биоценозов Якутии. Сб. науч. тр. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1988. С. 81—87.
58. *Куренцов А. И.* Булавоусые чешуекрылые Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 1970. 163 с.
59. *Медведев Г. С., Аммосов Ю. Н.* Фауна листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) и ее главнейшие зоогеографические особенности // Эколого-фаунистические исследования насекомых Якутии. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1978. С. 113—128.
60. *Новиков Д. А.* К видовому составу и экологии тлей древесно-кустарниковых пород Центральной Якутии // Насекомые лугово-таежных биоценозов Якутии. Сб. науч. тр. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1988. С. 20—28.
61. *Петренко Е. С.* Вредители семян лиственницы в Центральной Якутии // Лесное хозяйство. 1961. № 6. С. 44—46.
62. *Петренко Е. С.* Краткий обзор насекомых — вредителей сосны в Центральной Якутии // Проблемы зоологических исследований в Сибири. Горно-Алтайск: Изд-во СО АН СССР, 1962 а. С 193—194.
63. *Петренко Е. С.* Стволовые вредители даурской лиственницы в Центральной Якутии // Лиственница. Труды СТИ. XXIX. Красноярск: Изд-во СибТИ, 1962 б. С. 122—130.
64. *Петренко Е. С.* Биология и хозяйственное значение вредных насекомых в лесах Центральной Якутии // Автореф. дис. … канд. биол. наук Красноярск, 1963. 23 с.

65. *Петренко Е. С.* Особенности биологии и экологии насекомых — вредителей семян лиственницы Каяндера в Центральной Якутии // Защита лесов Сибири от насекомых-вредителей. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 96—117.
66. *Петренко Е. С.* Насекомые — вредители лесов Якутии. М.: Наука, 1965. 166 с.
67. *Попов А. А.* История исследований пилильщиков (Hymenoptera, Tentredinoidea) Якутии // Энтомологические исследования в Якутии. Сб. науч. тр. ЯО РЭО. Якутск, 2003. С. 91—99.
68. *Старк В. Н.* Материалы по фауне короедов Якутии // Ежегодн. Зоол. музея АН СССР. 1931. Т. 32. № 4. С. 541—567.
69. *Флоров Д. Н.* Очерки истории изучения вредной энтомофауны тайги Восточной Сибири // История биологических исследований в Восточной Сибири. Тр. Вост.-Сиб. филиала СО АН СССР. Сер. биол. Иркутск, 1961. Вып. 30. С. 3—86.
70. *Юринский Т.* Материалы к фауне Coleoptera и Lepidoptera Якутской области // Русск. энтомол. обозр. 1913. Т. 13. № 3—4. С. 449—453.
71. *Motschulsky V.* Coleopteres du Gouvernement de Jakutsk, recueillis par M. Pavlofskii // Bul. phys. math. Acad. III. St.-Petersburg, 1859. T. VII. C. 1858—1861.
72. *Poppius B.* Beitrage zur Coleopteren und Hemipteren Fauns des unseresten Jana Gebietes und Neusibirischen Inseln // Русск. энтомол. обозр. 1913. Т. 13. Вып. 1. С. 82—84.

***

УДК 630*4

ФУНДАМЕНТАЛЬНАЯ И ПРИКЛАДНАЯ НАУКА И ПРАКТИКА ЛЕСОЗАЩИТЫ

Е. Г. МОЗОЛЕВСКАЯ

Московский государственный университет леса, Мытищи, Россия

АННОТАЦИЯ
Краткий обзор развития лесной энтомологии в России свидетельствует о невозможности разделения научных исследований на теоретические и прикладные, в особенности когда они выполняются ведущими энтомологами или крупными научными коллективами. Все прикладные разработки основаны на результатах теоретических исследований, при этом часто они выполняются синхронно или их разделяет небольшой промежуток времени. Чем выше ранг исследований, чем они совершенней и доказательней, тем больше можно надеяться на успех их последующего практического применения. Наиболее сложным и нерешаемым пока вопросом является возможность внедрения результатов прикладных исследований.

Очевидно, что фундаментальная и прикладная наука любого направления развиваются параллельно. Их уровень и практическое воплощение зависят от исторического периода времени и связаны с общим уровнем развития цивилизации.

Первые сообщения о повреждениях леса и деятельности лесничих по его защите от вредителей появились в России еще вначале XIX в. В 1845—1851 гг. вышло двухтомное руководство «О вредных насекомых», изданное Ученым комитетом Министерства государственных имуществ. Эта книга была первой сводкой по вредителям леса, если не считать кратких сведений, сообщаемых в курсе «Лесоохранение, или правила сбережения растущих лесов», читавшемся в Санкт-Петербургском Лесном институте в начале его основания (1811 г.). В 1882—1883 гг. появилось трехтомное сочинение Федора Кеппена, в котором были обобщены сведения по вредителям лесов России. Огромный вклад в развитие лесной энтомологии был сделан Н.А. Холодковским. В1885 г. он начал читать курс лесной энтомологии в Санкт-Петербургском Лесном институте, где создал кафедру лесной зоологии и энтомологии и первый в России учебник лесной энтомологии. Н.А. Холодковскому принадлежат выдающиеся работы по анатомии насекомых, жизненному циклу хермесов, биологии короедов, первый на русском языке «Курс энтомологии теоретической и прикладной» в двух томах, более 150 книг и статей. Он сыграл решающую роль в развитии лесной энтомологии в России.

Талантливая деятельность И. Я. Шевырева (1858—1923) и ряда других выдающихся энтомологов, работавших в Бюро по энтомологии Департамента земледелия России, способствовала возникновению эколого-хозяйственного направления в лесной энтомологии. И. Я. Шевырев заведовал лабораторией лесной энтомологии при Лесном департаменте и был организатором всей практической деятельности по борьбе с лесными вредителями в государственных лесах России. Одновременно он был ассистентом у профессора Н. А. Холодковского. Ему принадлежат замечательные работы: «Описание вредных насекомых степных лесов», «Паразиты и сверхпаразиты из мира насекомых» и многие другие.

Следующий важный период развития лесозащиты начался в двадцатых годах с создания в Ленинграде Центрального научно-исследовательского института лесного хозяйства (1927), а в Москве — Института древесины, в которых были организованы секторы по защите леса. При Казанском институте сельского хозяйства и лесоводства открылся лесопатологический факультет, а в Ленинградском институте прикладной зоологии и фитопатологии — факультет по борьбе с лесными вредителями.

Многочисленные энтомологические работы в эти годы были выполнены специалистами кафедры энтомологии Ленинградского лесного института, Дарницкой лесной опытной станции на Украине, а с1930 г. — лесным сектором Всесоюзного института защиты растений (ВИЗР).

В начале 30-х годов, когда возросли площади лесных культур, повысилась значимость защиты создаваемых человеком лесных насаждений, при Главном управлении лесами Наркомзема СССР и в Союзлеспроме ВСНХ организуются отделы защиты леса. Одновременно расширяется сектор защиты леса во Всесоюзном институте агролесомелиорации и защиты растений (ВНИАЛМИ), начинают работать лаборатории на некоторых лесных опытных станциях и новые кафедры в лесных институтах в Брянске и Воронеже и в сельскохозяйственном институте в Киеве. В этот период издается первое Положение о защите лесов от вредителей и болезней.

Конец 20-х — начало 30-х годов XX в. ознаменовались выходом в свет целой серии руководств по методам выявления и обследования очагов вредителей и болезней леса (В. Н. Старк, 1931; С. И. Ванин, 1931 и др.); определителей короедов (В. Н. Спесивцев, 1935; А. В. Яцентковский, 1930), определителя повреждений, наносимых насекомыми лесным породам (В. И. Гусев и М. Н. Римский-Корсаков, 1934), появлением сводок по главнейшим группам насекомых-дендрофагов (Н. И. Коротнев, 1926; Н. К. Старк, 1929; В. Н. Старк, 1931; Н. Н. Плавильщиков, 1932 и др.) и по результатам изучения состояния лесов (С. С. Прозоров, 1929;А. И. Стратонович и Е. П. Заборовский, 1931; П. А. Положенцев,1931 и др.). Все эти труды способствовали развитию прикладных исследований, так как они вооружили практиков лесного хозяйства методическими пособиями и руководствами, повышающими эффективность выполняемых ими работ.

В этот период появляется ряд выдающихся исследований 3. С. Головянко, А. И. Ильинского, Д. Ф. Руднева и других энтомологов, работавших на Дарницкой опытной станции. Их работы по учету и динамике численности короедов и по майскому, июльскому и другим видам хрущей являются золотым фондом отечественной энтомологии.

Интересные исследования проводились в Брянском лесном массиве Н. К. и В. Н. Старками.
Н. К.Старк разработал для Брянского лесного массива свою классификацию типов леса и успешно применил ее для решения ряда вопросов лесного хозяйства, в том числе и энтомологических. Им впервые был дан обзор вредных лесных насекомых по типам леса и написана книга «Враги леса» (1926), долгое время служившая учебником для лесных техникумов. Его сын, В. Н. Старк, впоследствии возглавивший исследования по лесной энтомологии во Всесоюзном институте защиты растений и ставший ведущим лесным энтомологом страны, создал серию работ по экологии лесных насекомых, в том числе по короедам. Короедам были посвящены также исследования Б. В. Сокановского.

В 1936 г. при вновь созданном Главном управлении лесоохраны при СНК СССР организуется специальная служба лесозащиты, которой предстояло на основе накопленных знаний и опыта создать свод правил, инструкций, руководящих указаний для практической деятельности в области защиты леса. Организатором лесозащиты в Главлесоохране был известный лесовод С. К. Флеров. Под его руководством в 1949 г. коллективом авторов был создан первый в СССР учебник для техникумов «Лесозащита», значительная доля которого была посвящена лесным насекомым.

В 1938 г. коллективом кафедры лесной энтомологии ЛТА под руководством М. Н. Римского-Корсакова был создан второй в России учебник по лесной энтомологии, обобщивший большой объем известных к этому времени данных по лесным насекомым и методам защиты леса от них. Он не утерял своего значения и сегодня.

В послевоенные годы резко возросли объемы лесокультурных работ, в том числе полезащитного лесоразведения, — это способствовало развитию исследований видового состава и биологии вредителей древесных растений в степных и лесостепных регионах и изысканиям более совершенных методов их защиты. В этот период активно развивается химический, в том числе авиахимический, метод защиты леса.

В 1948 г. был издан очень ценный для практиков лесного хозяйства определитель кладок яиц, личинок и куколок вредителей леса А. И. Ильинского, а в 1952 г. в серии академических монографий «Фауна СССР» вышла в свет монография В. Н. Старка «Короеды».

В 50-е гг. XX в. началось широкомасштабное лесопатологическое обследование лесов Сибири и Дальнего Востока, активизировалось изучение биологии сибирского коконопряда, последствий его массового размножения, совершенствовались методызащиты лесов от него. В конце 50-х гг. в связи с грандиозной вспышкой непарного шелкопряда в Центральных районах европейской части России, Восточной Сибири и других регионах страны были приняты решения по дальнейшему улучшению и развитию лесозащиты. В 1955 г. учеными Зоологического института АН был издан двухтомный справочник «Вредители леса», содержащий сводку данных по огромному числу видов самых разных систематических групп дендрофильных насекомых.

В начале 60-х гг. XX в. большое влияние на развитие лесной энтомологии и лесозащиты оказали первое и второе издания монографии А. И. Воронцова «Биологические основы защиты леса» (1960, 1961)

и его же учебник по лесной энтомологии (1963), где были обобщены и подведены итоги отечественных и мировых исследований по лесной энтомологии за более чем полувековой период. В более поздние годы А. И. Воронцовым были созданы монографии по биологическим методам защиты леса и патологии леса, где наряду с другими вопросами большое внимание уделено лесным насекомым.

Значительный и разнообразный объем исследований по защите леса вели все НИИ лесного хозяйства. Очень важные для прикладной науки первое и последующее наставления по надзору и прогнозу массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых были разработаны А. И. Ильинским и его учениками (1952 и 1965) на основе большого объема теоретических исследований. Это сыграло большую роль в выявлении их очагов и организации защитных мероприятий против этой группы вредителей. Исследования специалистов ВНИИЛМа были всегда и в настоящее время ориентированы на решение многих прикладных задач — разработку методов надзора и прогноза в очагах вредителей леса и технологии защиты леса от главнейших вредителей и болезней, в том числе совершенствование и внедрение химических и биологических методов защиты леса, феромонного мониторинга, системы санитарно-оздоровительных мероприятий в лесах, методов лесопатологического мониторинга и лесопатологического районирования территории России. Все они разрабатывались на основе результатов выполненных ранее широких и продолжительных теоретических исследований.

В создание современной базы знаний по защите леса и лесной энтомологии большой вклад внесли ученые многих научных центров и организаций, вузов и опытных станции России и республик бывшего СССР. Большой вклад в практику защиты леса от вредителей вложили ученые институтов лесного хозяйства — ЛитНИИЛХ, КазНИИЛХ, УкрНИИЛХ, СредАзНИИЛХ, ЭстНИИЛХОП и др. и их опытных станций (Боровой, Татарской, Дубравской ЛОС и др.). Их силами разработано и внедрено в производство много эффективных методов и систем защиты леса, испытаны средства защиты и способы истребления многих видов вредных организмов в лесах. Интересный и большой объем теоретических и прикладных исследований в горных лесах Кавказа был выполнен коллективами отдела защиты леса Грузинского института горного лесоводства, учеными Армении и Азербайджана. Они разработали системы защиты этих лесов от насекомых. Центром многих исследований по биологическому методу защиты леса от вредителей был Белорусский НИИЛХ, там разрабатывалась технология применения бактериальных препаратов и энтомофагов для биологической защиты леса.

Крупным центром изучения лесных насекомых был и остается Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, где велись и ведутся широкие биогеоценологические исследования взаимоотношений вредителей с их кормовыми породами, динамики численности важнейших вредителей таежных лесов и их энтомофагов с применением математического анализа, разрабатываются дистанционные методы наблюдения за состоянием лесов, совершенствуются методы феромонного мониторинга, изучается видовой состав и экология лесных насекомых, как аборигенных, так и инвазийных. Учеными Новосибирска были внедрены в производство новые биологические методы и средства защиты леса и усовершенствованы аэрозольные методы химической борьбы с хвое- и листогрызущими насекомыми в их очагах. Ученые Красноярска и Иркутска достигли больших успехов в изучении устойчивости и особенностей реакции деревьев и насаждений на повреждения насекомыми. Важные исследования фауны и экологии лесных насекомых ведутся в Коми, в научном центре УрО РАН (Сыктывкар), в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург). В ряде академических учреждений Москвы (Институт лесоведения РАН, ИПЭЭ РАН и др.) проводят важные для развития лесозащиты исследования экологии и биологии насекомых, изучают закономерности динамики численности фитофагов и энтомофагов, устойчивость древесных пород к повреждениям и факторы, ее определяющие, разрабатывают методы прогноза развития очагов дендрофильных насекомых. Многие теоретические и прикладные вопросы защиты леса изучались в системе научных учреждений РАСХН (ВНИАЛМИ, ВНИИХСЗР, ВИЗР).

Ряд важных исследований в области лесной энтомологии выполнялось и выполняется специалистами лесных вузов — Московского государственного университета леса, Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета, Брянского, Воронежского и Сибирского технологических университетов и др. Каждый из коллективов этих лесных вузов изучает определенный круг в основном теоретических вопросов лесной энтомологии, одно перечисление которых заняло бы большой объем текста настоящей статьи.

В 60-е годы начался современный период развития лесозащиты. На состоявшихся в этот период нескольких конференциях по защите леса были рассмотрены итоги научных исследований, подверглись серьезной критике малоэффективные методы защиты леса, были пересмотрены сложившиеся к тому времени взгляды об универсальности применения химических средств и методов, выдвинуты в качестве новых приоритетных направлений совершенствование методов учета и прогноза динамики очагов вредителей и болезней леса и исследования по биологическим методам защиты леса. Заметно активизировались в эти годы исследования экологии отдельных видов и групп лесных насекомых с применением современных математических методов сбора и обработки информации, возросло внимание к работам зарубежных ученых.

В современный период получили дальнейшее развитие отечественный и зарубежный опыт научных исследований и практическое внедрение их результатов в производство. К настоящему времени завершены исследования по экологии и биологии многих опасных и широко распространенных видов и групп насекомых-дендрофагов, что позволило сделать ряд важных обобщений по экологии насекомых и некоторым законам функционирования лесных экосистем в целом. Выполнены работы по изучению видового состава дендрофильных насекомых и возбудителей болезней древесных пород для многих регионов страны. Проведена оценка роли насекомых, болезней леса и их комплексов на разных этапах развития лесных экосистем, получены важные данные о взаимоотношениях насекомого и дерева, насекомых-фитофагов и энтомофагов, закономерностях динамики численности насекомых основных экологических групп и факторах, воздействующих на нее. Изучены популяционные особенности насекомых и выделены типы их популяций и очагов. Разработаны новые технологии применения методов и средств защиты леса от насекомых, освоены эффективные биологически активные вещества, применяемые против вредных организмов, и новые механизмы для осуществления химического и биологического методов защиты растений.

Краткое и далеко не полное изложение истории развития лесной энтомологии ясно свидетельствует о невозможности разделения научных исследований на теоретические и прикладные, в особенностикогда они выполняются ведущими энтомологами или крупными научными коллективами. Конечно, можно назвать преобладание тех или иных направлений у каждого ученого и каждого научного коллектива, но, повторяем, их разделение и придание приоритетности одному из них нецелесообразно. Очевидно, что все прикладные исследования основаны на ранее появившихся теоретических, при этом часто они выполняются синхронно или их разделяет небольшой промежуток времени. Чем выше ранг теоретических исследований, чем они совершенней и доказательней, тем больше можно надеяться на успех последующих им прикладных.

Наиболее сложным и нерешаемым вопросом при этом является возможность внедрения результатов прикладных исследований в жизнь. Поскольку она зависит от сиюминутной ситуации в лесном хозяйстве и финансовой составляющей, очень большое число результатов научных исследований остаются невостребованными и невнедренными в практику лесозащиты. Это не вина, а беда всякой науки. К сожалению, так было и будет всегда.

***

УДК 630*

ИНВАЗИВНЫЕ ОРГАНИЗМЫ В ЛЕСАХ РОССИИ — ОТКУДА ПРИХОДИТ ОПАСНОСТЬ

Ю. И. ГНИНЕНКО

Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства, Пушкино, Россия

АННОТАЦИЯ

Дан анализ проникновения в леса России инвазивных организмов из лесных сообществ Восточной Азии. Показано, что консументы-инвайдеры могут быть более опасны для пихты, дуба, липы, ясеня, тогда как для ели, лиственницы и сосны их опасность менее велика.

Процесс проникновения новых инвазивных насекомых в леса России в последние годы становится более заметным. Первоначально, в середине XX века, лесам России наносили вред только американская белая бабочка *Hyphantria cunea* Drury и несколько видов сосущих насекомых, в частности, калифорнийская щитовка *Quadraspidiotus perniciosus* Comst. Но все виды сосущих вредителей проникали только на ограниченную территорию юга страны, где они более вредили не в лесах, а в сельскохозяйственных угодьях. В последние же годы в страну попало еще несколько видов инвазивных насекомых, часть из которых представляют серьезную опасность для леса, а также озеленительных посадок древесно-кустарниковых пород

Только в последние несколько лет на территорию России проникли самшитовая огневка, возбудитель увядания самшита, возбудитель увядания ясеня, сосновый семенной клоп. Не исключено, что в ближайшие годы у нас появятся такие насекомые, как дубовый клоп-кружевница (осваивающий в настоящее время леса на черноморском побережье Турции), японская сосновая галлица (полностью освоившая сосновые леса Корейского полуострова), рыжий сосновый лубоед (который стал опасным вредителем сосны в нескольких провинциях на востоке Китая).

Анализ случаев появления в России новых видов-вселенцев показал, что для лесов страны существует два источника новых инвазивных организмов: Северная Америка и Восточная Азия, включающая и леса российского Дальнего Востока. Такой источник, как Северная Америка, обычно не вызывает вопросов — ведь отсутствие связей между Европой и Америкой предопределяет возможность

превращения вида-вселенца в опасного инвазивного вредителя при попадании с одного континента на другой. Оба континента существенно «обогатили» друг другу состав дендрофильных вредителей и возбудителей болезней. Но в последнее время опасными инвазивными организмами для России и стран Европы все чаще становятся виды из лесов Восточной Азии. Таких вселенцев из Азии только за годы с конца XX и начала XXI века можно насчитать около десятка (табл. 1).

Таблица 1. Инвазивные организмы, проникшие в лесные сообщества на территории России из Восточной Азии в конце XX — начале XXI века

	Видовое название	Кормовые породы	Время обнаружения
Насекомые			
1	Липовая моль-пестрянка *Phylonoricter issikii* (Lepidoptera, Graciliidae)	липа	Начало 80-х гг. XX века
2	Уссурийский короед *Polygraphus proximus* (Coleophora, Scolytidae)	пихта	1999
3	Ясеневая узкотелая изумрудная златка *Agrilus planipennis* (Coleoptera, Buprestidae)	ясень	2003
4	Вязовый пилильщик-зигзаг *Aproceros leucopoda* (Hymenoptera, Argidae).	вяз	2010
5	Вязовый красноголовый пилильщик *Arge captiva* (Hymenoptera, Argidae).	вяз	Обнаружен в Казахстане в начале XX века, предположительно уже проник в Западную Сибирь
6	Виноградная цикадка *Arnoridia kakogawana* (Hemiptera Cicadellidae Typhlicybinae)	многие виды лиственных	начало XXI века
7	Самшитовая огневка *Cydalima perspectalis* (Lepidoptera, Crambidae)	самшит	2012
Возбудители болезней			
8	Пихтовая офиостома *Grosmannia* (*Ophiostoma) aoshimae* (Ophiostomatales, Ascomycota)	пихта	2010

Почему же выходцы из Восточной Азии становятся опасными организмами, оставаясь индифферентными в местах аборигенного обитания? Согласно довольно распространенному в настоящее время теоретическому обобщению [5, 1], консументы, которые не имеют общей эволюции со своими кормовыми растениями и не обладают механизмами, обеспечивающими совместное существование, могут стать опасными для этих растений. Такое положение понятно для случаев проникновения консументов из Америки в Европу или обратно. Но Восточная Азия связана с Европой чередой непрерывных лесов и, казалось бы, не может быть поставщиком новых вселенцев, опасных для лесов Сибири и Европы.

Однако анализ ареала рода пихта показывает (рис. 1), что он не является сплошным, а состоит из нескольких изолированных друг от друга «островов», и ареал пихты сибирской отделен расстоянием в несколько сотен километров горных территорий от ареала дальневосточных пихт.

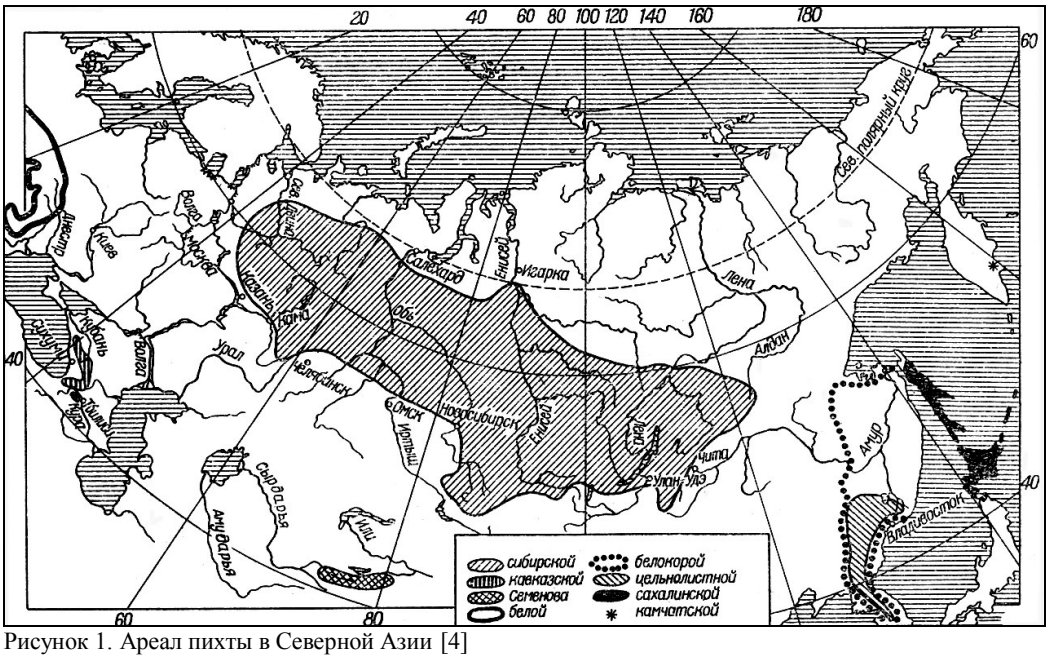


Рисунок 1. Ареал пихты в Северной Азии [4]

Поэтому после попадания в Сибирь и в европейскую часть России уссурийского короеда и переносимой им пихтовой офиостомы сибирская пихта оказалась не готова к такой встрече.

Оба этих инвазивных организма могут успешно развиваться не только на пихте, но и на ели [2]. Однако для ели их появление в Сибири и в европейской части страны не стало катастрофой. Одним из возможных объяснений этого является то, что ареал рода ель непрерывен в Северной Азии (рис. 2), и ель здесь имеет необходимый уровень устойчивости к обоим инвайдерам.

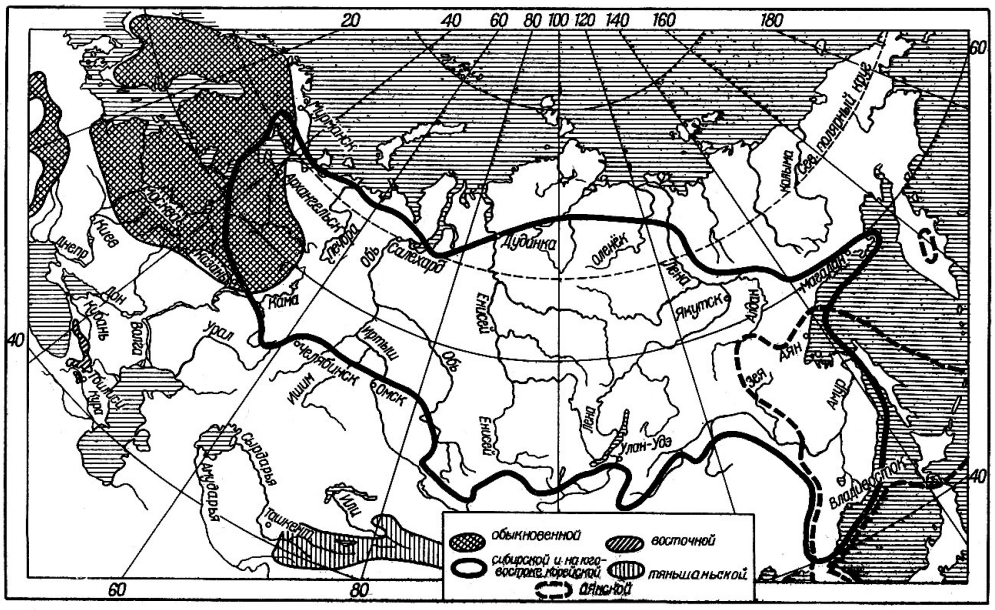


Рисунок 2. Ареал ели на севере Евразии [4]

Сибирский хиатус в ареале имеется у таких лесных пород, как ясень, липа, дуб (рис. 3) и некоторые другие. Поэтому следует ожидать появления в Западной Сибири и Европе пришельцев из лесов Восточной Азии, опасных именно для этих пород. Существенно ниже вероятность появления инвайдеров из Восточной Азии, опасных для ели, лиственницы и сосны.

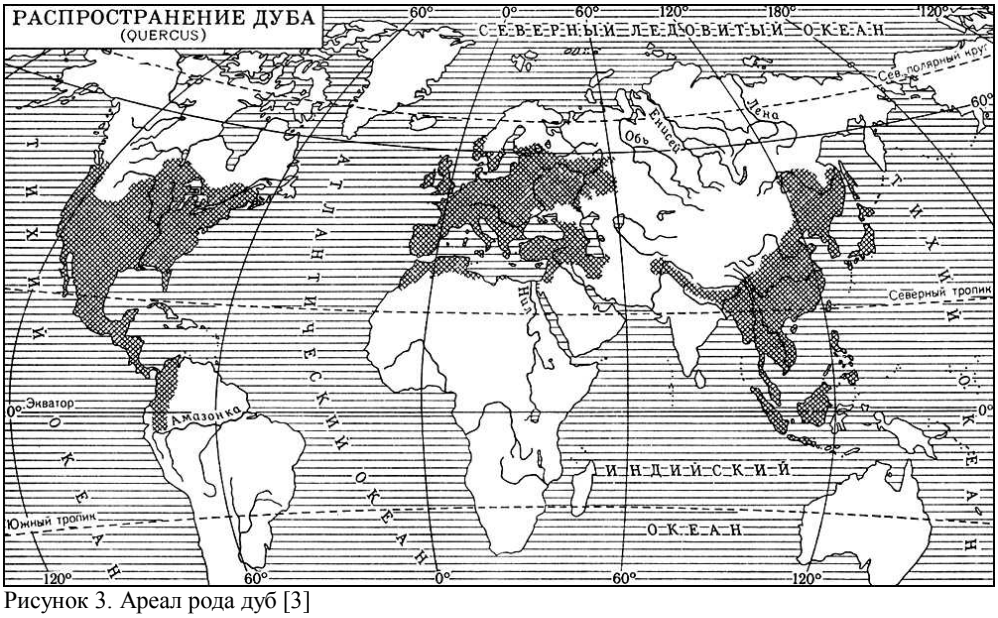


Рисунок 3. Ареал рода дуб [3]

Таким образом, при организации целенаправленного отслеживания проявления новых инвазивных организмов, которые могут иметь восточноазиатское происхождение, следует большее внимание уделять дубу, пихте, ясеню, липе и вязу, родовой ареал которых имеет сибирский хиатус.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Баранчиков Ю. Н.* Коэволюционные аспекты инвазийности лесных дендрофильных насекомых // Известия

СПбЛТА. Вып. 192. СПб, 2010. С. 30—39.
2. *Керчев И. А.* Экология уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionindae, Scolytinae) в западносибирском регионе инвазии. Автореф. дис. … канд. биол. Наук. Томск, 2013. 23 с.
3. *Лесная* энциклопедия. М.: Советская энциклопедия, 1985. 563 с.
4. *Шиманюк А. П.* Дендрология. М.: Лесная пром-сть, 1974. 264 с.
5. *Ehrlich P. R., Raven P. H.* Butterflies and plants: a study in coevolution // Evolution. 1964. V. 18. P. 586—608.

***

УДК 630.913.1

ЛЕСНЫЕ ОРГАНИЗМЫ — КАНДИДАТЫ В ПЕРЕЧЕНЬ КАРАНТИННЫХ ОБЪЕКТОВ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ И ТАМОЖЕННОГО СОЮЗА

О. А. КУЛИНИЧ[1, 2], Н. И. КОЗЫРЕВА[2]

[1] Всероссийский центр карантина растений, ФГБУ «ВНИИКР», Москва, Россия
[2] Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия

АННОТАЦИЯ
Приведен анализ организмов, которые являются кандидатами в перечень карантинных объектов РФ и Таможенного союза. Перечень насчитывает 56 видов, в числе которых 47 насекомых, 8 грибов, 1 нематода.

Действующий перечень карантинных организмов, отсутствующих и ограниченно распространенных на территории Российской Федерации, был сформирован еще в 2003 г. и включает шестнадцать видов вредителей и возбудителей болезней лесных культур.

За прошедший период накопилось немало материалов, основанных на анализе фитосанитарного риска (АФР). На основании АФР некоторые виды, представляющие реальную опасность для лесонасаждений Российской Федерации, можно рекомендовать для включения в перечень карантинных организмов, а иные целесообразно вывести в связи с их достаточно широким распространением, не соответствующим критериям карантинного организма.

В последние годы идет работа по формированию нового перечня карантинных организмов, который будет единым для Российской Федерации, Республики Беларусь и Республики Казахстан (в рамках Таможенного союза). Формирование единого перечня карантинных организмов, а также создание единых фитосанитарных правил Таможенного союза предполагают систему, которая существует в Европейском союзе, где перечень карантинных организмов и фитосанитарные требования едины для всех стран — членов сообщества.

В связи с вхождением в состав России территории Крыма необходимо провести дополнительные АФР для ряда организмов-инвайдеров в отношении возможной их адаптации и вредоносности для этого южного региона. В указанной ниже таблице приведен список всех видов организмов, которые будут рассмотрены как кандидаты в перечень карантинных организмов Таможенного союза. Предполагается, что данный перечень будет опубликован на сайте Таможенного союза для обсуждения и комментариев и будет утвержден в 2015 г.

Последний вариант перечня насчитывает 56 видов лесных организмов, включающих 47 насекомых, 8 грибов, 1 нематоду. 40 видов лесных организмов впервые рекомендуются для включения в перечень карантинных объектов. В основном это вредители и возбудители болезней, распространенные в США и Канаде, а также в Китае.

Анализируя список организмов, из которого был сформирован перечень карантинных видов для территории Таможенного союза, можно выделить несколько групп видов: а) чужеземные виды, отсутствующие на территории Европы и Таможенного союза; б) виды, отсутствующие на территории Таможенного союза, но распространенные в Европе; в) виды, ограниченно распространенные в РФ и на территории Таможенного союза.

В первую группу вошли преимущественно североамериканские виды, отсутствующие как на территории Европы, так и на территории стран Таможенного союза. Это листовертки родов *Acleris* и *Choristoneura* и короеды родов *Dendroctonus u Ips*, а также усачи рода *Monochamus,* распространенные в США, Японии, Китае. Они и ранее рассматривались как потенциально опасные для лесов России вредители и рекомендовались для включения в перечень.

Другая группа инвазивных организмов включает виды, которые уже распространились или относительно недавно были занесены в Европу и начали распространяться, нанося существенный вред лесонасаждениям. Это входящие в настоящий перечень РФ сосновая стволовая нематода *Bursaphelenchus xylophilus* (распространяется в Португалии и Испании), азиатский усач *Anoplophora glabripennis* (большие очаги вредителя присутствуют во многих странах Европы), а также рекомендуемые «новые»

виды — китайский усач *A. chinensis*, семенной клоп *Leptoglossus occidentalis* и грибные патогены *Phytophthora ramorum, Ph. kernoviae, Chalara fraxinea* (*=Hymenoscyphus pseudoalbidus)*. Указанные виды представляют угрозу лесонасаждениям РФ, и мы не исключаем, что, возможно, некоторые из них уже присутствуют на территории РФ или находятся на начальной стадии адаптации или распространения.

Еще одна группа — это небольшое число видов, ограниченно распространенных на территории Таможенного союза и представляющих возможную угрозу лесам РФ при заносе их на новые территории. Как правило, это аборигены территории России. Анализ и опыт показывают, что некоторые малозначимые вредители, распространенные в Сибири или особенно на Дальнем Востоке России при заносе их на территорию европейской части РФ, могут оказаться особо агрессивными на европейской территории по отношению к местной флоре.

Таблица 1. Вредители и возбудители болезней лесных пород — кандидаты на включение в перечень карантинных организмов, отсутствующих и ограниченно распространенных на территории России и Таможенного союза (ТС)*

Латинское название вида	**Русское название вида**	**Растения-хозяева**	**Распространение**	**Карантинный статус****
Организмы, отсутствующие на территории ТС				
Насекомые				
Acleris gloverana (Walsingham)	Западная черноголовая листовертка	*Abies, Picea, Tsuga, Pseudotsuga*	Запад США и Канады	ЕОКЗР: A1 ЕС: Annex I/A1 Украина
Acleris variana (Fernald)	Восточная черноголовая листовертка	*Abies, Picea, Tsuga, Pseudotsuga*	Восток США и Канады	ЕОКЗР: A1 ЕС: Annex I/A1 Украина
Agrilus anxius Gory	Бронзовая березовая златка	*Betula*	Сев. Америка	
Anoplophora chinensis (Forster)	Китайский усач	*Acer, Platanus, Populus, Salix* и др.	Китай, Бирма, Вьетнам. Занесен в Европу (Голландия, Франция, Италия, США)	ЕОКЗР: A1 ЕС: Annex I/A1 Украина
Choristoneura conflictana Walk.	Большая осиновая листовертка	Вредитель тополей; иногда повреждает также ольху, иву, березу	Широко распространен в Канаде и США	ЕОЗР: список A1 EU: Annex I/A1
Choristoneura fumiferana (Clemens)	Американская еловая листовертка	*Picea, Abies*	Юго-восток Канады, США	ЕОКЗР: A1 ЕС: Annex I/A1 Украина
Choristoneura occidentalis Freeman	Западная еловая листовертка	*Picea, Abies*	Юго-восток Канады, США	ЕОКЗР: A1 ЕС: Annex I/A1 Украина
Choristoneura rosaceana Har.	Скошеннополосая листовертка	Полифаг: тополь, клен, береза, яблоня, рябина, ель, сосна и др.	Широко распространен в Северной Америке	ЕРРО: A1
Corythucha arcuata (Say)	Дубовая кружевница	*Quercus, Castanea*	США, Канада. Отмечен в Италии, Швейцарии, Турции	ЕОКЗР: Alert list
Dendroctonus brevicomis Le Conte	Западный сосновый лубоед	*Pinus ponderosa* и другие виды сосен	Канада, Мексика (ограниченно распространен), США	ЕОКЗР: A1 ЕС: Annex II/A1 Китай: A2
Dendroctonus ponderosae Hopkins	Горный сосновый лубоед	*Pinus contorta* , *P. ponderosa*, *Picea engelmanni*	Сев. Америка (ограниченно)	ЕОКЗР: A1 ЕС: Annex II/A1 Китай: A2
Dendroctonus rufipennis (Kirby)	Еловый лубоед	*Picea*	Сев. Америка	ЕОКЗР: A1 ЕС: Annex II/A1
Dendroctonus valens Le Conte	Рыжий сосновый лубоед	*Pinus*	Сев. Америка; обнаружен в Китае	Нет в списке ЕОКЗР
Ips calligraphus (Germar)	Восточный шестизубчатый короед	*Pinus*	Канада (ограниченно), Мексика (широко), США и страны Центр. Америки	ЕОКЗР: A1 ЕС Annex II/A1
Ips grandicollis (Eichhoff)	Восточный пятизубчатый короед	*Pinus*	Австралия (широко). Ограниченно в Сев. и Юж. Америке	ЕОКЗР: A1 ЕС Annex II/A1
Ips pini (Say)	Орегонский сосновый короед	*Pinus*	Сев. Америка (широко)	ЕОКЗР: A1 ЕС Annex II/A1
Ips plastographus (Le Conte)	Калифорнийский короед	*Pinus*	Ограниченно распространен в США и Канаде	ЕОКЗР: A1 ЕС Annex II/A1

Латинское название вида	Русское название вида	Растения-хозяева	Распространение	Карантинный статус**
Leptoglossus occidentalis Heidemann	Сосновый семенной клоп	Виды рода *Pinus* Повреждает генеративные органы	США, широко распространился в Европе, Японии	
Malacosoma americanum Fabr	Американский коконопряд	Повреждает растения более 20 ботанических родов, в том числе *Malus*, *Prunus* и др. Rosaceae.	Восточная половина США, юго-восток Канады.	EPPO – A 1; Турция– A 1; Украина– A 1.
Malacosoma disstria Hub.	Лесной кольчатый шелкопряд	Повреждает растения более 20 ботанических родов, в том числе *Acer*, *Betula*, *Populus*, *Quercus*	В Канаде и США, кроме севера	EPPO – A 1; Турция– A 1; Украина– A 1.
Malacosoma parallela Staud.	Горный кольчатый шелкопряд	Повреждает растения 11 ботанических родов, предпочитает *Malus*, *Prunus*, *Quercus*.	Европа: Армения, РФ (?), Грузия, Турция; Азия: Казахстан, Киргизия, Таджикистан, Туркмения, Узбекистан; Афганистан, Иран, Сирия, Китай	EPPO – A 2; Украина– A 1.
Monochamus alternatus Hope	Японский сосновый усач	*Abies, Cedrus, Larix, Picea, Pinus*	Япония, Китай, Корея, Лаос, Тайвань, Вьетнам	EOKЗР: A1 ЕС –Annex I/A1 Канада, Чили, Парагвай, Уругвай, Украина
Monochamus carolinensis (Olivier)	Каролинский усач	*Pinus*	Канада, США, Мексика	EOKЗР: A1 ЕС: Annex I/A1 Аргентина, Чили, Парагвай, Уругвай, Украина
Monochamus clamator Le Conte	Пятнистый сосновый усач	*Pinus contorta*	Канада (Британская Колумбия), США (зап.)	EOKЗР: A1 ЕС: Annex I/A1 Украина
Monochamus marmorator Kirby	Усач-марморатор	*Abies, Picea*	Канада, США	EOKЗР: A1 ЕС: Annex I/A1 Украина
Monochamus mutator Le Conte	Усач-мутатор	*Pinus*	Канада, США	EOKЗР: A1 ЕС: Annex I/A1 Украина
Monochamus notatus (Drury)	Северо-восточный усач	*Pinus strobus*	Канада, США	EOKЗР: A1 ЕС: Annex I/A1 Украина
Monochamus obtusus Casey	Тупонадкрылый усач	*Pseudotsuga, Abies, Pinus*	Канада (Британская Колумбия), США (зап.)	EOKЗР: A1 ЕС: Annex I/A1 Украина
Monochamus scutellatus (Say)	Белопятнистый усач	*Abies, Larix, Picea, Pinus*	Канада, США, Мексика	EOKЗР: A1 ЕС: Annex I/A1 Украина
Monochamus titillator (Fabricius)	Южный сосновый усач	*Pinus, Picea, Abies*	Канада, США	EOKЗР: A1 ЕС: Annex I/A1 Украина
Pissodes nemorensis Germ.	Кедровая смолевка. Под русским видовым названием «кедровая смолевка» в русскоязычных источниках указывается другой вид — *Pissodes cembrae*. Вероятно, именно с этим и связано спорное указание на	Различные виды сосны и ели	Восток Канады и США; ЮАР; Япония. (По данным EOKЗР, присутствует на Дальнем Востоке РФ)	EPPO – A 1; ЕС: Annex II/A 1; ЮАР — A 2; Иордания — Quarantine pest; Турция — A 1; Украина — A 1.

Латинское название вида	Русское название вида	Растения-хозяева	Распространение	Карантинный статус**
	присутствие *Pissodes nemorensis* на территории России			
Pissodes strobi (Peck.)	Смолевка веймутовой сосны	Различные виды сосны и ели	Канада, США, Мексика	EPPO — A 1; EC: Annex II/A 1; Иордания — Quarantine pest; Турция — A 1; Украина — A 1.
Pissodes terminalis Hopp.	Сосновая верхушечная смолевка	Различные виды сосны в Северной Америке.	Запад Канады, северо-запад США.	EPPO — A 1; EC: Annex II/A 1; Иордания – Quarantine pest; Турция — A 1; Украина — A 1.
Грибы				
Chalara fraxinea T. Kowalski	Суховершинность ясеня	Ясень *Fraxinus*	Ряд стран Европы	EOKЗР: Alert list
Phytophthora alni Brasier & S. A. Kirk	Фитофтороз ольхи	Ольха *Alnus*	Ряд стран Европы	EOKЗР: Alert list
Phytophthora kernoviae Brasier	Фитофтороз декоративных и древесных культур	Рододендрон, бук, дуб	Великобритания	EOKЗР: Alert list
Phytophthora ramorum Werres et al.	Фитофтороз древесных и кустарниковых культур	Дуб, рододендрон, декоративные породы	США, Канада, многие европейские страны: Польша, Германия, Швеция	EOKЗР: Alert list
Организмы, ограниченно распространенные на территории ТС				
Agrilus planipennis Fairmaire	Ясеневая изумрудная златка	Ясень *Fraxinus*, орех маньчжурский, *Ulmus davidiana, U. propinqua*	Китай, Корея, Монголия, Япония, Тайвань, Дальний Восток РФ. Завезен в США, Канаду, РФ (Московскую обл.)	EOKЗР: A2 EC Annex II/A1
Corythucha ciliata Say	Клоп платановая кружевница	*Platanus*	США, Канада, Китай, Юж. Корея, Япония, Европа (широко), ограниченно распространен в России	
Polygraphus proximus Blandford	Уссурийский полиграф	*Abies, Pinus, Larix, Picea*	КНР, Япония, Корейский п-ов, РФ — Дальний Восток, Красноярский край, Кемеровская, Томская, Ленинградская, Московская области	

* В таблицу не включены виды действующего перечня карантинных организмов РФ.
** Использованы перечни карантинных организмов для EOKЗР, ЕС и других стран.

Специалисты Европейской организации по карантину и защите растений (EOKЗР), оценив степень угрозы в отношении 1365 организмов, распространенных на территории бывшего СССР, пришли к заключению, что 19 видов, распространенных преимущественно в азиатской части территории РФ, могут представлять реальную угрозу для лесов Европы, включая европейскую часть РФ [4]. Например, таким образом с Дальнего Востока России в Сибирь и европейскую часть был занесен уссурийский полиграф *Polygraphus proximus*. В настоящее время образовались обширные очаги этого вредителя в Красноярском крае, Кемеровской, Томской, Московской областях. К числу его предпочитаемых кормовых пород относится пихта (*Abies sibirica, A. balsamea*), однако в отсутствие таковой вредитель может заселять ели и сосны [1]. EOKЗР, проведя АФР, рекомендовал внести уссурийского полиграфа в перечень карантинных организмов EOKЗР. Предполагается, что в ближайшее время европейские специалисты в области карантина растений включат этот вид в перечень ЕС, внеся поправки в фитосанитарные требования по импорту неокоренного леса из Российской Федерации. *Polygraphus proximus* включен в прилагаемую таблицу как кандидат, однако после проведенного АФР (вид зарегистрирован также и в Ленинградской области) возникают сомнения в целесообразности его включения в перечень карантинных организмов, так как, возможно, он уже распространен на территории РФ довольно широко. Широкие обследования на наличие этого вредителя во многих регионах европейской России не

проводились.

Еще один дальневосточный вредитель — ясеневая изумрудная златка *Agrilus planipennis* — является аборигеном ясеневых лесов Приморского края и считается здесь редким видом. Златка была занесена в Московскую область (вероятно, в 1990-х годах), где нашла благоприятные условия для адаптации и фактически истребила большую часть ясеневых насаждений (в столице и в ближайшем Подмосковье). Исследования, проведенные в последние два года, показали, что вредитель, оказывается, на территории европейской части РФ распространен гораздо шире, чем считалось ранее [2, 3]. Этот вид обнаружен в 11 субъектах европейской части РФ. Мы не исключаем, что новый ареал вредителя значительно шире. Необходимо провести более детальные обследования ясеневых насаждений.

В приведенный в таблице перечень организмов не вошел такой новый вредитель, как самшитовая огневка *Cydalima perspectalis.* Вредитель проник на территорию Черноморского побережья (окрестности г. Сочи), вероятно, при завозе посадочного материала из Италии и наносит существенный вред посадкам самшита. Однако ввиду отсутствия необходимых эффективных мер по сдерживанию распространения вредителя и локализации очага необходимость включения его в перечень карантинных организмов сомнительна. В настоящее время проводится АФР с целью решения этого вопроса.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Акулов Е. Н., Кулинич О. А., Пономарев В. Л.* Полиграф уссурийский — новый инвазийный вредитель хвойных лесов России // Защита и карантин растений. 2011. 7. С. 34—36.
2. *Баранчиков Ю. Н.* ЕАВ — ведущая аббревиатура в европейской лесозащите в первой половине текущего столетия // VII чтения памяти О. А. Катаева «Вредители и болезни древесных растений России». Матер. междунар. конф. СПб., СПбГЛТУ, 2013. С. 8—9.
3. *Орлова-Беньковская М. Я.* Ясеневая изумрудная узкотелая златка (*Agrilus planipennis)* расселилась по девяти областям европейской России: от Ярославля до Воронежа // VII чтения памяти О. А. Катаева «Вредители и болезни древесных растений России». Матер. междунар. конф. СПб., СПбГЛТУ, 2013.С. 67—69.
4. *Orlinski A. D.* Outcomes of the EPPO project on quarantine pests for forestry // Bulletin EPPO. 2006. 36. P. 497—511.

***

УДК*630

КАЧЕСТВЕННАЯ ПОДГОТОВКА СПЕЦИАЛИСТОВ ПО ЗАЩИТЕ ЛЕСА — ЗАЛОГ УСПЕШНОГО ВЕДЕНИЯ УСТОЙЧИВОГО ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

А. В. СЕЛИХОВКИН, Б. Г. ПОПОВИЧЕВ, Д. Л. МУСОЛИН

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова, Санкт-Петербург, Россия

АННОТАЦИЯ

Проанализированы проблемы подготовки специалистов в области защиты леса, показаны причины создавшейся кризисной ситуации и сформулированы задачи, которые необходимо решить в первую очередь для выхода из кризиса.

Эффективное управление лесными экосистемами подразумевает сохранение их устойчивости в продолжительной временной перспективе. Защита леса от воздействия неблагоприятных факторов, в особенности дендропатогенных организмов, является ключевым элементом такой системы. При этом может оказаться успешными только интегрированный подход, включающий регулирование структуры лесной экосистемы, лесопатологический мониторинг и мероприятия по контролю плотности популяций и распространения дендропатогенных организмов. Соответственно, работник лесного хозяйства должен владеть необходимым совокупным объемом современных знаний для грамотной организации лесохозяйственной деятельности, включающей знания об основных насекомых-дендрофагах, дендропатогенных грибах и других вызывающих заболевания древесных растений организмах, особенностях их биологии, способах мониторинга и контроля их распространения и плотности популяций.

Кадры для лесного хозяйства Российской Федерации сегодня готовят более 50 вузов, в которых в рамках укрупненной группы специальностей 35.00.00 — «Сельское, лесное и рыбное хозяйство» — открыто одно или несколько относящихся к этой группе направлений подготовки. Обычно с лесным комплексом связывают три направления подготовки: 35.03.01 — «Лесное дело», 35.03.02 — «Технология лесозаготовительных и деревоперерабатывающих производств» и 35.03.10 — «Ландшафтная архитектура». Непосредственно для лесного хозяйства обучение осуществляется по направлению 35.03.01 — «Лесное дело».

Подготовка специалистов для лесного комплекса Российской Федерации регламентирована федеральными государственными образовательными стандартами и учебными программами и планами,

в которые входят одна или несколько дисциплин по защите леса. Приблизительно половина учебных программ находятся в компетенции вуза. При этом критерии оценки деятельности вузов и бюджетная политика Минобрнауки России направлены на решительное сокращение объема аудиторных занятий. В связи с этим возникает несколько системных проблем.

1. Снижение уровня подготовки абитуриентов при поступлении. После вступления в действие в 2007 г. Лесного кодекса Российской Федерации роль работника лесного хозяйства, престижность профессии и материальная привлекательность резко снизились. Функции работника лесничества стали в основном контрольными, а работа — «бумажной». Исчезла романтика профессии. Уже в 2009—2010 гг. это отразилось и на количестве и качестве абитуриентов, выбирающих эту профессию. Даже в таких вузах, где долгие годы велась подготовка инженеров лесного хозяйства, стали возникать проблемы с набором контингента студентов на бюджетные места. В Санкт-Петербургском государственном лесотехническом университете им. С. М. Кирова (СПбГЛТУ) конкурс при поступлении снизился, но все-таки сохранился на достаточно высоком уровне (в 2013 г. — 2,9 человека/место). Многие вузы, и в том числе даже Архангельский государственный технический университет, вошедший в 2010 г. в состав Северного (Арктического) федерального университета, стали сокращать прием по этому направлению подготовки.

2. Низкий уровень подготовки специалистов в непрофильных вузах. Вузы, открывшие направление подготовки «Лесное дело» в «урожайные» годы, когда спрос на поступление в вуз был очень высоким, преследовали либо коммерческие цели (привлечение дополнительных финансовых ресурсов), либо цели удовлетворения региональной потребности в кадрах. Ярким примером последнего является подготовка специалистов для лесного хозяйства в Вологодской государственной молочнохозяйственной академии или в Казанском государственном аграрном университете. В обоих вузах имеются слабый преподавательский состав и материальная база для проведения занятий по лесному делу, но в этих регионах хорошо организовано ведение лесного хозяйства. Руководство регионов чрезвычайно заинтересовано в кадрах, но абитуриенты, уехавшие в Санкт-Петербург или Москву даже по целевому приему, редко возвращаются обратно в регион. Отсюда — желание готовить специалистов на месте, а потом, если необходимо, доучивать в центрах переподготовки. Ситуация в коммерчески ориентированных вузах еще хуже. Там один преподаватель может вести до 10 и даже 15 разных дисциплин — от защиты леса до почвоведения. При этом объем аудиторных занятий сокращен до минимума, а в некоторых случаях они практически отсутствуют. Подготовленные такими вузами и в таких условиях бакалавры вряд ли пойдут работать по полученной специальности.

3. Снижение качества подготовки в профильных вузах. Сложившиеся профильные научно-педагогические коллективы, научные школы и более или менее качественную материальную базу имеют только семь профильных высших учебных заведений страны: Брянская государственная инженерно-технологическая академия, Воронежская государственная лесотехническая академия, Московский государственный университет леса, Поволжский государственный технологический университет, Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова (в состав университета входит также Сыктывкарский лесной институт), Сибирский государственный технологический университет и Уральский государственный лесотехнический университет. Сохранение прежнего уровня подготовки, а тем более его улучшение становится все более проблематичными в связи с политикой перераспределения материальных ресурсов между вузами разного ранга и современными особенностями финансирования. В настоящее время сформировалась группа элитных вузов, имеющих особый статус, в которую входят национальные университеты, федеральные и национальные исследовательские университеты. Все лесные вузы в настоящее время попадают в низшую категорию «Прочие университеты», тогда как приоритетное финансирование направлено именно в элитные группы вузов. Таким образом лесные вузы практически отрезаны от участия в основных федеральных программах. Правительство Российской Федерации своим распоряжением от 30.12.2012 г. № 2620-р утвердило план мероприятий («Дорожную карту») «Изменения в отраслях социальной сферы, направленные на повышение эффективности образования и науки», который фактически диктует схему ликвидации лесных вузов. Для того чтобы выполнить критериальные задачи, сформулированные Минобрнауки, вузы должны минимизировать объем аудиторных занятий, количество преподавателей, избавиться от «непрофильных» активов, т. е. в нашем случае — от ботанических садов, учебно-опытных лесхозов, лабораторий и т. п. В большей или меньшей степени это происходит во всех вузах, но вопрос там стоит о сокращении, оптимизации, а не об уничтожении. Все это неблагоприятно сказывается на уровне подготовки специалистов лесного хозяйства.

Выше перечислены лишь некоторые принципиально важные проблемы, возникшие в подготовке кадров для лесного хозяйства в последнее время. Они не могут не отражаться и на подготовке специалистов по защите леса. Сегодня в системе Рослесозащиты работает немало грамотных и квалифицированных специалистов, участвующих в научных исследованиях, владеющих современными методами исследований. Однако в последнее время потребность в этих специалистах снизилась.

Контингент станций и центров по защите леса невелик. Инженеры-лесопатологи нередко выполняют в них непрофильные функции, коммерческие задачи и в результате — теряют квалификацию и далеко не всегда могут отличить настоящий трутовик от сосновой губки, а соснового лубоеда от соснового усача. *Мы просим наших коллег-лесопатологов, настоящих профессионалов, которых, конечно, большинство, не рассматривать эти слова как обвинение в тотальной некомпетентности, но, к сожалению, приведенные здесь примеры были зафиксированы нами на практике.*

Вспышка массового размножения типографа в Подмосковье наглядно продемонстрировала низкую значимость деятельности лесопатологов в лесохозяйственной практике [1]. Появились спекулятивные попытки решить не новую и, в общем-то, простую задачу безумными средствами [2]. Снижение значимости специалистов по защите леса стало дополнительным фактором уменьшения контингента студентов, заинтересованных в приобретении знаний в этой области. В вузах исчезла специализация «Защита леса», стало меньше студентов-дипломников на профильных кафедрах.

Для того, чтобы работник лесного хозяйства овладел необходимыми знаниями о дендропатогенных организмах и методах контроля динамики их популяций, ему необходимы знания в области лесной энтомологии, фитопатологии, защиты леса, общей зоологии и экологии. Для этого необходимы современные учебные курсы по этим дисциплинам, включающие обязательную работу с натурным материалом. Соответственно, в ходе подготовки обязательно должны проводиться лабораторные работы по определению основных систематических групп патогенных организмов по повреждениям (грибы и насекомые), имаго и личинкам (насекомые). Основных вредителей и их повреждения студент должен знать «в лицо». Конечно, такие знания не закрепляются больше, чем на пять, редко — на десять лет. Но выпускник, пройдя такую подготовку в вузе, в дальнейшем будет в состоянии самостоятельно повторить этот путь, освежить знания и разобраться в том, кто перед ним — короед или усач, сосновая губка или настоящий трутовик, а если нужно, то грамотно сформулировать вопрос для специалиста-лесопатолога. Если такие навыки не приобретены в вузе, то курс теоретического обучения теряет основной смысл. Не зная причины, невозможно грамотно действовать.

Учебная практика в натурных условиях также чрезвычайно важна. Между лабораторией и реальным лесом — большая разница. Зная многое в теории, непросто найти вредителя и повреждения грибами в лесу. Даже двухдневная практическая работа может эффективно оживить теоретические навыки.

Естественно, что при подготовке специалиста-лесопатолога необходима углубленная работа по этим направлениям. Отсутствие вышеописанных элементов обучения (работа с натурным материалом на лабораторных занятиях и отсутствие учебной практики) является принципиальным моментом снижения уровня подготовки. Кроме того, во многих вузах, ведущих подготовку по направлению «Лесное дело», вообще нет таких дисциплин, как «Лесная энтомология» и «Фитопатология», и сохраняется только дисциплина «Защита леса».

СПбГЛТУ, как и другие лесные вузы, испытывает ряд трудностей, связанных с недостаточным объемом финансирования, необходимостью выполнения показателей «Дорожной карты» и гонкой за показателями эффективности. Следует отметить, что СПбГЛТУ — единственный лесной вуз, который находится в одном из двух городов (Москва и Санкт-Петербург), для которых показатели эффективности гораздо выше, чем для других субъектов федерации. Тем не менее, в СПбГЛТУ сохраняется и развиваются (!) ботанический сад, учебно-опытный лесхоз и музеи (один из них — Музей лесной энтомологии им. М. Н. Римского-Корсакова, который является уникальным в своем роде). В процессе подготовки все студенты проходят курс лабораторных занятий по определению систематической принадлежности вредителей по личинкам, имаго и повреждениям, а грибов — по повреждениям. Каждый студент обязан запомнить внешний вид нескольких десятков вредителей (используется коллекционный материал), знать их русские и латинские названия и особенности биологии. Ведутся курсы по «Лесной фитопатологии», «Лесной энтомологии», «Защите леса» и «Зоологии беспозвоночных», проводятся две учебные практики по этим дисциплинам. Однако кафедру лесной энтомологии и охотоведения и кафедру лесной фитопатологии и древесиноведения, которые долгое время существовали отдельно, пришлось объединить в одну — кафедру защиты леса и охотоведения. Объем аудиторных занятий несколько уменьшился. Тем не менее, насколько нам известно, ни в России, ни за рубежом, ни в одном лесном вузе не ведется подготовка по базовым элементам защиты леса в таком объеме. Как долго мы сможем сохранить уровень подготовки на этом уровне, сказать трудно.

Внимание к защите леса, лесной энтомологии и лесной фитопатологии периодически усиливается. Как правило, это бывает после катастрофических размножений вредителей, в особенности — сибирского шелкопряда *Dendrolimus sibiricus*. Некоторые надежды возникли в последнее время в связи с массовым и разрушительным размножением типографа *Ips typographus*. Начиная с 2000 г. в целом ряде областей европейской части России отмечено увеличение площадей ельников, погибающих в результате вспышек массового размножения этого вида, причем не только в зоне хвойно-широколиственных лесов, но и в Архангельской области. С пандемическими вспышками размножения типографа связывают усыхание

ельников как в России, так и в Восточной Европе [3]. После ураганов, засушливого сезона и пожаров 2010 г. было проведено экстренное совещание под руководством Президента России Д. А. Медведева, в котором довелось принять участие и одному из авторов этой статьи. По итогам совещания 21.09.2010 г. президент дал ряд поручений правительству Российской Федерации, в том числе и по подковке кадров для защиты леса. Однако ситуацию это не изменило. Подготовка специалистов не улучшилась, исследования в этой области остались оторванными от практических задач и нескоординированными между министерствами и ведомствами [4].

В итоге для повышения уровня подготовки специалистов по защите леса должно быть решено несколько задач. Три нижеследующих являются ключевыми:

1. Повышение уровня престижности и востребованности профессии инженера по защите леса, лесопатолога. Для этого сначала должна быть решена задача по формированию системы принятия решений в защите леса на основе репрезентативной информации, затем повышена мотивация специалистов, работающих в этой области (т. е. материальная, карьерная и моральная заинтересованность), проведена пиар- кампания профессии лесопатолога. Следует отметить, что данную задачу можно адресовать всем работникам лесного хозяйства.
2. Для студентов непрофильных вузов с низким уровнем подготовки необходимо разработать систему дополнительного обучения на основе принципов сетевого взаимодействия и мобильности студентов и преподавателей. Для повышения квалификации выпускников следует активно использовать базовые вузы и институты лесного кластера Российской академии наук, а не только замкнутые, отраслевые организации.
3. Необходимо обеспечить повышение мотивации вузов в качественной подготовке специалистов за счет целевого финансирования, привлечения их для участия в лесопатологических обследованиях, отраслевых НИР, взаимодействия с институтами РАН и центрами по защите леса.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Мусолин Д. Л., Поповичев Б. Г., Селиховкин А. В.* Жуки-убийцы. Ранняя диагностика может сохранить здоровье леса. Российские лесные вести. 28.03.2014. № 12 (162). С. 6.
2. *Селиховкин А. В., Поповичев Б. Г.* Возможность создания самцового вакуума для контроля плотности популяции короеда типографа: оценка биологической и экономической перспективы // VII чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. СПбГЛТУ, СПб, 25—27 ноября 2013 г. Матер. междунар. конф. / ред. А. В. Селиховкин, Д. Л. Мусолин. СПб: СПбГЛТУ, 2013. С. 85—86.
3. *Маслов А. Д.* Короед-типограф и усыхание еловых лесов // М.: ВНИИЛМ, 2010. 130 с.
4. *Селиховкин А. В., Бондаренко Е. А., Поповичев Б. Г.* Современная лесная энтомология: направления исследований, проблемы и перспективы // Энтомол. обозр. 2010. 89 (1). С. 62—84.

***

УДК 630*41:630*435.787

ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ТОЧНОСТЬ ПРОГНОЗА РЕАЛИЗАЦИИ ВСПЫШКИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА *LYMANTRIA DISPAR* (L.)

В. И. ПОНОМАРЕВ[1], Г. И. КЛОБУКОВ[1], Г. И. СОКОЛОВ[2]

[1] Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия
[2] Челябинский государственный университет, Челябинск, Россия

АННОТАЦИЯ

Дана краткая характеристика прошедшей в 2005—2012 гг. масштабной вспышки массового размножения зауральской популяции непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.). Проведен краткий обзор причин, которые могли повлиять на точность прогнозов. Делается вывод о необходимости уделять больше внимания изучению динамики популяционных показателей филлофага.

Согласно Лесному кодексу [1], лесопатологический мониторинг (статья 56, пункт 1.1) является частью государственного экологического мониторинга (государственного мониторинга окружающей среды). Одна из основных целей лесопатологического мониторинга — оценка и прогноз состояния лесов, в том числе в результате деятельности насекомых-филлофагов. Наибольшее значение точность прогноза приобретает в продромальный и эруптивный период вспышек массового размножения филлофагов, позволяя принять своевременные меры по предотвращению их негативных последствий.

В 2012 г. в березовых насаждениях Урала (Свердловская и Челябинская области) завершилась одна из самых масштабных из зафиксированных в этом регионе вспышек массового размножения непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.). Вспышка (включая продромальную, эруптивную фазы и

фазу кризиса) длилась 9 лет. Такая длительность вспышки позволяет провести в достаточной мере объективный анализ точности прогнозов развития вспышки в зависимости от влияния абиотических факторов на плотность популяции. При проведении анализа использованы данные по динамике очагов непарного шелкопряда в березовых насаждениях лесничеств Челябинской области и прогнозы развития ситуации, представленные в «Обзорах санитарного и лесопатологического состояния лесов Челябинской области… и прогнозах лесопатологической ситуации...» филиала ФГУ «Рослесозащита» «ЦЗЛ Челябинской области» [3—11].

Таблица 1. Динамика площади очагов непарного шелкопряда в лесничествах Челябинской области во время вспышки массового размножения 2005—2012 гг.

Лесничество	Площадь очагов по годам									
	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
	Горно-лесная лесорастительная зона									
Миасское	0	0	0	0	0	0	2600	4500	2624	0
	Северная часть лесостепной зоны									
Каслинское	0	0	918	220	5387	5568	70	0	0	0
Кунашакское	0	0	6623	2463	0	0	8624	1982	2778	0
Аргаяшское	0	352	13 500	8000	8340	9195	40 040	30 686	13 697	0
Красноармейское	0	0	1436	879	2079	3615	15 997	17 763	13 253	0
Шершневское	0	0	6908	1718	1726	3145	16 150	47 903	10 216	0
Всего	0	352	29 385	13 280	17 532	21 523	80 881	98 334	39 944	0
	Южная часть лесостепной лесорастительной зоны									
Чебаркульское	0	0	3016	0	0	5765	40 694	44 009	9591	0
Увельское	0	0	0	0	0	138	20 710	52 900	16 820	0
Октябрьское	0	0	1184	2124	6384	0	949	10 212	1620	0
Всего	0	0	4200	2124	6384	5903	62 353	107 121	28 031	0
	Степная лесорастительная зона									
Верхнеуральское	0	0	611	0	0	0	9744	25 780	29 056	0
Пластовское	0	0	1073	0	0	0	29 179	36 159	31 444	0
Карталинское	0	330	330	0	0	0	1000	13 348	13 348	2900
Брединское	0	4855	3130	0	0	0	0	0	74	0
Всего		5185	5144	0	0	0	39 923	75 289	73 922	0
Общая площадь очагов	0	5537	38 729	15 404	23 916	27 426	185 757	285 242	144 521	2900

Примечание. Лесничества в таблице расположены в пределах зон с севера на юг.

В 2005 г., после продолжительного периода отсутствия вспышек массового размножения непарного шелкопряда (предыдущая вспышка завершилась в 1992 г.), на всем ареале зауральской популяции (юг Свердловской и Челябинская области) был зарегистрирован резкий подъем плотности (по результатам осенних учетов кладок). Очаги были зарегистрированы на значительных площадях в лесостепной и степной лесорастительных зонах. Затухание вспышки произошло столь же резко на всем ареале (за исключением небольших площадей в степной зоне) в 2012 г. (табл. 1). Такой масштабной и длительной вспышки в этом регионе не отмечалось с середины прошлого столетия. Во время кульминации (2010 г.) очаги были зарегистрированы более чем на 50 % площадей березовых насаждений степной и лесостепной зон.

В соответствии с данными по площадям очагов в разных лесорастительных зонах, приведенными в табл. 1, в 2006 г. наблюдается снижение площади очагов. При этом очаги полностью исчезают в степной зоне, южной части лесостепной зоны (за исключением Октябрьского лесничества, расположенного на крайнем юго-востоке области), но продолжают оставаться в северной части лесостепной зоны. В 2007 и 2008 гг. здесь площади очагов возрастают, в то время как в степной зоне очаги появляются на значительной площади только в 2009 г. Одновременно фиксируют значительные площади очагов в горно-лесной зоне, где вспышки крайне редки. Однако в течение всего этого периода (с 2006 по 2009 гг.) значимой дефолиации древостоев не отмечают, за исключением диффузной дефолиации в 2006 г. В 2009 г. дефолиация выше 50 % отмечена на 15 % площади очагов. Далее следует классическая [2] двухлетняя кульминация вспышки со значительной дефолиацией древостоев (более 50 %) на большей части площадей очагов (70 % очагов в 2010 г. и 90 % — в 2011 г.) и полный коллапс вспышки в 2012 г. с отсутствием значимой дефолиации практически на всей территории ареала [3—11].

В связи с приведенными данными ниже представлены выдержки из прогнозов филиала ФГУ «Рослесозащита» «ЦЗЛ Челябинской области». Необходимо подчеркнуть, что коллектив Челябинского Центра защиты леса (ЦЗЛ) очень квалифицированный (школа П. М. Распопова). Лесопатологический мониторинг, проводящийся сотрудниками этой организации, опирается на сеть заложенных П. М. Распоповым постоянных учетных площадей (УПП) на всей территории области.

1. 2003 г. [3]. Прогноз о возможном росте численности непарного шелкопряда в 2003 г. не

оправдался. В 2004 году рост численности непарного шелкопряда возможен в лесостепной и степной зонах области.

2. 2004 г. [4]. Прогноз о росте численности непарного шелкопряда в степной и лесостепной зонах области полностью оправдался. В 2005 году ожидается резкий рост численности непарного шелкопряда в лесостепной и степной зонах области.

3. 2005 г. [5]. Прогноз о росте численности непарного шелкопряда в степной и лесостепной зонах области полностью оправдался. В 2006 году ожидается рост численности непарного шелкопряда в лесостепной и степной зонах области.

4. 2006 г. [6]. Прогноз о росте численности непарного шелкопряда в степной и лесостепной зонах области не оправдался. Произошла гибель яйцекладок вредителя из-за сильных морозов в зимний период 2006 года. В 2007 году ожидается снижение численности непарного шелкопряда в лесостепной и степной зонах области.

5. 2007 г. [7]. Прогноз о снижении численности непарного шелкопряда в степной и лесостепной зонах области не оправдался. В 2008 году возможно увеличение численности непарного шелкопряда в лесостепной и степной зонах области.

6. 2008 г. [8]. Прогноз об увеличении численности непарного шелкопряда оправдался. В 2009 году возможно увеличение численности и распространение очагов непарного шелкопряда при отсутствии мер по локализации и ликвидации очагов вредителя.

7. 2009 г. [9]. Прогноз об увеличении численности и распространении очагов непарного шелкопряда по площади при отсутствии мер по локализации и ликвидации очагов вредителя полностью оправдался. На 2010 год запланированы меры по локализации и ликвидации очагов на площади 152 704 га, где угроза объедания листвы составляет 50—100 %. При отсутствии запланированных мероприятий произойдет распространение очагов вредителя на юге области (степная зона).

8. 2010 г. [10]. Прогноз об увеличении численности и распространении очагов непарного шелкопряда по площади полностью оправдался. В 2011 году возможно увеличение численности и распространение очагов непарного шелкопряда в степной и лесостепной зонах области.

9. 2011 г. [11]. Прогноз об увеличении численности и распространении очагов непарного шелкопряда по площади полностью оправдался (по данным сводной табл. 1, площади очагов в 2011 г. в различных лесорастительных зонах либо сократились, либо остались на прежнем уровне). В 2012 году возможно увеличение численности и распространение очагов непарного шелкопряда в степной и лесостепной зонах области. (В 2012 г. очаги исчезли практически на всей территории области.)

Таким образом, в четырех случаях из 10 прогноз не оправдался полностью (2002; 2005; 2006; 2011 гг.); в двух случаях оправдался частично (2003; 2010 гг.); в четырех случаях оправдался полностью (2004; 2007; 2008 и 2009 гг.).

Прогноз 2002 г. был основан на относительно засушливом сезоне 2002 г. и связанным с этим увеличением плотности и величины кладок на УПП [12]. Ошибочность прогноза 2005 г. связывают с массовым вымерзанием кладок в зиму 2005—2006 гг., хотя такая же высокая гибель кладок была отмечена и в зиму 2009—2010 гг. [10], после чего, тем не менее, в 2010 г. площади очагов достигли максимума. Ошибочность прогноза 2006 г. обусловлена отсутствием в этом году всех общепринятых в настоящее время индикаторов, указывающих на увеличение плотности (засушливость вегетационного сезона, увеличение плотности и величины кладок) [12]. Мониторинг, проведенный в очагах авторами, показал, что относительно низкая плотность кладок в 2006 г. и гусениц в 2007—2008 гг. связана с низкими температурами во время лёта имаго в 2006 г. и питания гусениц младших возрастов в 2007—2008 гг. Это привело к высокому уровню смертности особей, но не остановило вспышку [12]. Наконец, ошибочность прогноза 2011 г. связана с крайне засушливым 2010 г., что должно (согласно широко распространенным представлениям) обусловливать увеличение пригодности кормового древостоя и продолжение вспышки.

По нашему мнению, для увеличения точности прогнозов необходимо больше внимания уделять динамике популяционных показателей филлофагов и изменению нормы реакции популяции в продромальный и эруптивный периоды вспышки. К сожалению, при значительном количестве работ, посвященных динамике биохимических показателей ассимиляционного аппарата кормового древостоя в период вспышки массового размножения, исследования динамики популяционных показателей филлофага единичны несмотря на то, что в последнее время все больше появляется работ, указывающих на значительное влияние этих параметров на плотность популяции [13].

Следует отметить, что один из авторов данных материалов, дав в 2004 г. однозначный прогноз о начале широкомасштабной вспышки в зауральской популяции, вплоть до 2011 г. последовательно настаивал в дальнейших прогнозах, зафиксированных в отчетах лаборатории защиты леса Ботанического сада УрО РАН, на том, что вспышка еще до конца не реализована. Именно на основании наших рекомендаций осенью 2011 г. Свердловский филиал ЦЗЛ дал заключение о затухании вспышки лишь в 2012 г. [14].

ЛИТЕРАТУРА

1. *[Электронный ресурс]*. URL: base.garant.ru/12150845/.
2. *Надзор*, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР / А. И. Ильинский, И. В. Тропин (ред.). М.: Лесн. пром-сть, 1965. 525 с.
3. *Обзор* санитарного и лесопатологического состояния лесов Челябинской области за 2003 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2004 год // Филиал ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Челябинской области». Челябинск, 2004. 41 с.
4. *Обзор* санитарного и лесопатологического состояния лесов Челябинской области за 2004 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2005 год // Филиал ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Челябинской области». Челябинск, 2005. 40 с.
5. *Обзор* санитарного и лесопатологического состояния лесов Челябинской области за 2005 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2006 год // Филиал ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Челябинской области». Челябинск, 2006. 41 с.
6. *Обзор* санитарного и лесопатологического состояния лесов Челябинской области за 2006 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2007 год // Филиал ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Челябинской области». Челябинск, 2007. 39 с.
7. *Обзор* санитарного и лесопатологического состояния лесов Челябинской области за 2007 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2008 год // Филиал ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Челябинской области». Челябинск, 2008. 80 с.
8. *Обзор* санитарного и лесопатологического состояния лесов Челябинской области за 2008 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2009 год // под ред. Ширяева Л. П. Филиал ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Челябинской области». Челябинск, 2009. 101 с.
9. *Обзор* санитарного и лесопатологического состояния лесов Челябинской области за 2009 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2010 год // под ред. Ширяева Л. П. Филиал ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Челябинской области». Челябинск, 2010. 153 с.
10. *Обзор* санитарного и лесопатологического состояния лесов Челябинской области за 2010 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2011 год // под ред. Ширяева Л. П. Филиал ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Челябинской области». Челябинск, 2011. 184 с.
11. *Обзор* санитарного и лесопатологического состояния лесов Челябинской области за 2011 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2012 год // под ред. Ширяева Л. П. Филиал ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Челябинской области». Челябинск, 2012. 198 с.
12. *Непарный* шелкопряд в Зауралье и Западной Сибири / В. И. Пономарев, А. В. Ильиных, Ю. И. Гниненко, Г. И. Соколов, Е. М. Андреева. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 320 с.
13. *Принцип* оптимального разнообразия биосистем / Е. Н. Букварева, Г. М. Алещенко М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 522 с.
14. *Обзор* санитарного и лесопатологического состояния лесов Свердловской области за 2011 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2012 год // Филиал ФБУ «Рослесозащита» — «ЦЗЛ Челябинской области». Екатеринбург, 2012. 20 с.

***

УДК 632.78

УЧЕТ ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ ПОЗДНЕЛЕТНЕГО ПЕРИОДА ПРИ ПРОГНОЗЕ УСПЕШНОСТИ ПРОХОЖДЕНИЯ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА *LYMANTRIA DISPAR* (L.)

В. И. ПОНОМАРЕВ, Г. И. КЛОБУКОВ, Т. М. СТРЕЛЬСКАЯ

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

АННОТАЦИЯ

В работе рассматривается влияние дополнительных сумм летне-осенних эффективных температур на успешность прохождения «зимовки» непарным шелкопрядом. Учет суммы летне-осенних эффективных температур позволит повысить точность прогнозирования выживаемости кладок непарного шелкопряда.

На своем обширном ареале в период развития непарный шелкопряд *Lymantria dispar* (L.) сталкивается с широким диапазоном температурных условий. Самый неблагоприятный период жизненного цикла этот вид переживает в состоянии покоя на стадии яйца (с августа по май следующего года). В течение этого периода среднемесячные температуры могут меняться от высоких положительных (август) до низких отрицательных (январь—февраль). Губительным фактором для непарного шелкопряда является недостаточная теплообеспеченность яйца в период созревания эмбриона, которому необходимо получить сумму эффективных летне-осенних температур в 360 градусо-дней при пороговой температуре +10 ºС для успешного завершения эмбриогенеза и перехода в диапаузу [1, 4, 5]. Значительная гибель кладок происходит из-за сильных морозов [1, 3]. Несмотря на наличие данных о большей

морозостойкости яиц в северной части ареала, отмечаются случаи массового невыхода гусениц из кладок сибирских популяций шелкопряда [2]. Успешность развития гусениц первых возрастов также определяется синхронизацией их отрождения с фенологией кормового растения. Однако в литературе имеются данные о несовпадении сроков отрождения гусениц со сроками распускания листвы кормовой породы [6, 8].

Ввиду многообразия погодных условий в период зимовки непарного шелкопряда в настоящее время отсутствуют устойчивые критерии, позволяющие дать точный прогноз выживаемости эмбрионов [4]. По нашему мнению, для формирования подобных критериев стоит обратить внимание на летне-осенние суммы эффективных температур (СЭТ), полученные после формирования эмбриона, но до его зимовки.

Объект и методы. Сбор кладок проводили летом 2013 г. в Волгоградской области в тополевых насаждениях в р-не с. Репино. Яйцекладки собирали в период активного лёта непарного шелкопряда из-под живых самок, завершивших откладку яиц. После сбора все кладки хранили при температуре +24 ºС и Rh = 80 % в течение 25—26 дней до завершения ранних этапов эмбриогенеза (360 градусо-дней). Для анализа влияния суммы дополнительных летне-осенних эффективных температур на длительность и процент отрождения часть кладок была оставлена в климатической камере до набора общей суммы эффективных температур в 1080 градусо-дней (76—77 дней). Далее для холодовой реактивации диапаузы кладки помещали в холодильник при +2…+4 ºС. Начиная с 1,5 месяцев нахождения при низких положительных температурах яйца с разной суммой летне-осенних СЭТ (360 и 1080 градусо-дней) переносили в климатической камере с условиями +24 ºС и Rh = 80 %. Шаг выставления яиц на отрождение составлял 0,5 месяца.

Для анализа влияния низких отрицательных температур на прохождение «зимовки» кладки с разной суммой дополнительных летне-осенних СЭТ и разной длительностью содержания при низких положительных температурах помещали в морозильную камеру на 0,5 и 1 месяц при температуре -18 ºС. По завершении воздействия отрицательных температур кладки возвращали в условия низких положительных температур и далее выставляли на отрождение в климатической камере при +24 ºС и Rh = 80% через один день, 15 дней или 30 дней после воздействия мороза.

Для анализа влияния короткодневных потеплений в течение «зимовки» на длительность и процент отрождения гусениц кладки, набравшей дополнительную сумму летне-осенних СЭТ и завершившей реактивацию диапаузы при низких положительных температурах, помещали на 3 и 5 дней в климатическую камеру при +24 ºС и далее возвращали в условия низких положительных температур на 0,5 и 1 месяц, после чего выставляли на отрождение.

В каждом варианте выставления яиц на отрождение использовали не менее 150 яиц. Учет выхода гусениц проводили ежедневно с начала экспонирования гусениц в климатической камере при +24 ºС.

Результаты и обсуждение. Анализ отрождения гусениц непарного шелкопряда из кладок, получивших различную сумму дополнительных летне-осенних температур, показал, что длительность холодовой реактивации диапаузы при температурах +2…+4 ºС близка для вариантов с разной летне-осенней СЭТ, а различия в длительности диапаузы определяются в первую очередь длительностью нахождения в оптимальных для развития эмбриона температурах. С увеличением длительности нахождения эмбриона в состоянии постдиапаузного оцепенения сокращается сумма весенних СЭТ доразвития, а также увеличивается «дружность» выхода гусениц из кладок, что соответствует результатам, полученным другими авторами [7]. Однако в варианте с большой суммой дополнительных летне-осенних СЭТ длительность весеннего доразвития значительно выше, и высокая СЭТ, необходимая для отрождения, сохраняется длительный период в течение зимовки.

Таблица 1. Процент отрождения гусениц из кладок, получивших различные летне-осенние СЭТ (360 и 1080 градусо-дней) после воздействия низких отрицательных температур (-18 ºС), волгоградская популяция

Длительность воздействия температур +2…+4 ºС (мес.)	Кладки с летне-осенней СЭТ 360 градусо-дней							Кладки с летне-осенней СЭТ 1080 градусо-дней						
	Контроль	2 недели при -18 ºС			1 месяц при -18 ºС			Контроль	2 недели при -18 ºС			1 месяц при -18 ºС		
	Длительность содержания при низких положительных температурах после воздействия (дни)													
	-	1	15	30	1	15	30	-	1	15	30	1	15	30
1,5	25	26	48	82	7	4	8	58	74	84	82	79	86	86
2,0	76	91	92	91	54	46	45	84	89	89	87	61	72	76
2,5	90	82	79	80	72	82	83	83	79	88	80	6*	37	42
3,5	89	91	93	81	81	75	66	81	83	69	81	10	25	17
4,5	90	83	80	-	9	9	19	87	-	-	-	-	-	-
5,5	84	8*	35	31	0	2	-	72	-	-	-	-	-	-

(-) — тестирования не проводили;

* выставление яиц на отрождение проведено в день окончания воздействия низких отрицательных температур.

Кладки с малой летне-осенней СЭТ чувствительны к морозам до полного завершения диапаузы: непродолжительные значительные морозы увеличивают глубину покоя эмбрионов непарного шелкопряда (после дополнительного нахождения при низких положительных температурах процент отрождения восстанавливается до уровня контроля и выше), а длительные — приводят к гибели. По мере пребывания в холодовом оцепенении устойчивость к морозам у обоих вариантов снижается, однако в варианте с большой летне-осенней СЭТ это снижение происходит раньше. Учитывая, что эти кладки экспонировали при положительных температурах дополнительно 50—52 дня, можно предположить, что снижение морозоустойчивости не связано со временем завершения диапаузы. Нахождение при низких отрицательных температурах не приостанавливает процесс сокращения необходимой СЭТ весеннего доразвития у особей с большой летне-осенней СЭТ. Так, средний день отрождения гусениц из кладок этого варианта, находившихся два месяца при +2…+4 ºС, а затем содержавшихся при –18 ºС в течение 0,5 или 1 месяца, существенно ниже, чем в варианте, в котором кладки содержали лишь 2 месяца при +2…+4 ºС (17 и 15 дней против 21 дня соответственно). В варианте с малой летне-осенней СЭТ мороз, по-видимому, «накладывает арест» на метаболические процессы эмбрионов, и сокращения длительности весеннего доразвития в этих кладках не происходит: средний день выхода гусениц из кладок, содержавшихся при +2…+4 ºС 2 месяца и в дальнейшем переживших воздействие температуры –18 ºС в течение 0,5 и 1 месяца, сохраняется на уровне контрольного варианта (14—15 дней). Эта задержка в отрождении, формируемая под влиянием мороза, препятствует быстрому сокращению длительности весеннего доразвития под действием низких температур и может иметь положительное значение для выживаемости кладок непарного шелкопряда в северной части ареала.

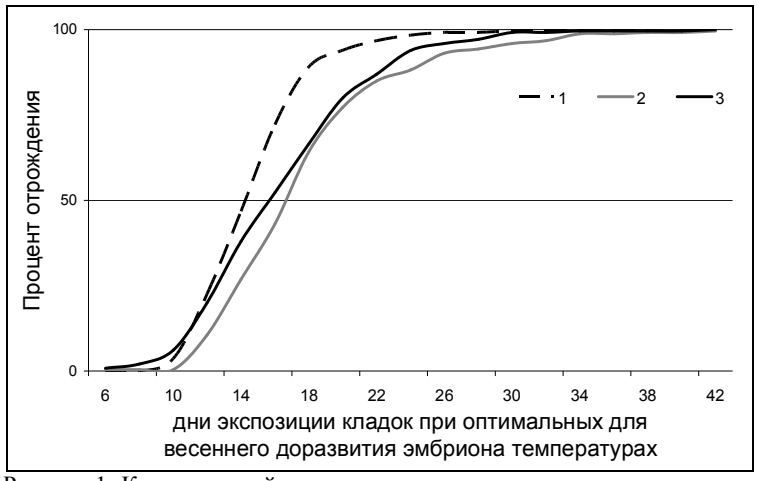


Рисунок 1. Кумулятивный процент отрождения гусениц из кладок через полмесяца после временного содержания кладок при оптимальных температурах в течение 3 и 5 дней (варианты 3 и 2 соответственно) и контроль (вариант 1). Общая длительность воздействия температур +2…+4 ºС — 2,5 месяца

Опыты, симулирующие ситуацию с короткодневными потеплениями у кладок с большой летне-осенней СЭТ, показали (рис. 1), что в первые месяцы после завершения диапаузы воздействие оптимальных для эмбрионального развития температур в течение 3 или 5 дней за полмесяца до наступления устойчивых положительных температур не приводит к сокращению длительности отрождения. Напротив, наблюдается некоторое увеличение длительности весеннего доразвития и снижение синхронности выхода. Возможно, мы имеем дело с проявлением механизмов, защищающих эмбрионы от преждевременного выхода, спровоцированного случайными кратковременными потеплениями ранней весной.

Полученные нами результаты позволяют утверждать, что исследование влияния дополнительных СЭТ в летне-осенний период после формирования эмбриона на метаболические процессы, протекающие в период диапаузы и зимовки, могут позволить получить надежные критерии прогноза успешности прохождения зимовки и степени синхронизации отрождения гусениц с критическими этапами онтогенеза.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Бенкевич В. И.* Массовые появления непарного шелкопряда в Европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 140 с.
2. *Егоров Н. Н.* Вредные насекомые ленточных боров Западной Сибири // Зоол. журнал. 1958. Т. 37. № 10. С. 1488—1499.
3. *Кожанчиков И. В.* Волнянки (Orgyidae) // Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. XII. 550 с.
4. *Мешкова В. Л.* Сезонное развитие хвоелистогрызущих вредителей леса // Харьков: Новое слово, 2009. 396 с.
5. *Распопов П. М.* Особенности динамики численности непарного шелкопряда в лесах Курганской, Челябинской и Свердловской областей // Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1970. Вып. 5. С. 117—120.
6. *Ханисламов М. Г., Гирфанова Л. Н., Яфаева З. Ш., Степанова Р. К.* Массовые размножения непарного шелкопряда в Башкирии // Исследование очагов вредителей леса в Башкирии. Уфа. БФ АН СССР, 1958. С. 5—45.
7. *Keena M. A.* Comparison of the hatch of Lymantria dispar (Lepidoptera: Lymantriidae) eggs from Russia and the United States after exposure to different temperatures and durations of low temperature. Ann. Entomol. Soc. Am. 1996. 89.

P. 564—572.
8. *Van Asch M. & M. E. Visser.* Phenology of forest caterpillars and their host trees; the importance of synchrony. Annu. Rev. Entomol. 52: 2007. P. 37—55.

***

УДК 632.78

О СЛУЧАЕ ДЛИТЕЛЬНОГО СОХРАНЕНИЯ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ЯИЦ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА *LYMANTRIA DISPAR* (L.)

Е. М. АНДРЕЕВА

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

АННОТАЦИЯ
В работе приводится описание случая длительного сохранения жизнеспособности яиц зауральской популяции непарного шелкопряда. Проведено сравнение показателей роста и развития гусениц при разной продолжительности хранения яиц. Рассматривается вероятность присутствия данного явления в природных условиях.

Для непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) характерна одногодичная генерация. Вид зимует в фазе яйца, где находится вполне сформированная гусеница [6]. Несмотря на то, что среди насекомых известны виды с затяжной диапаузой или супердиапаузой [9], для непарного шелкопряда отмечены единичные случаи увеличения продолжительности генерации. Так, В. А. Марков (1997) писал о нахождении длительной эмбриональной диапаузы у непарного шелкопряда в природных условиях. Он отмечал, что явление длительной диапаузы у непарного шелкопряда связано с уровнем заселенности биотопов, и при низких значениях плотности популяций оно не наблюдается. В представленной работе описан случай отрождения гусениц из яиц, которые хранились в прохладном месте более года. Конечно, то, что мы наблюдали, нельзя в полном смысле слова назвать длительной эмбриональной диапаузой, но отмеченный факт, несомненно, заслуживает внимания.

Материал и методы. Осенью 2008 г. кладки непарного шелкопряда были собраны В. И. Пономаревым (Ботанический сад УрО РАН) в Покровском мастерском участке 46 квартал (Свердловская область, Каменск-Уральский район). Кладки хранились в холодильнике при температуре от +2 до +4 ºС. В феврале 2009 г. часть кладок была выставлена на отрождение (отрождаемость кладок составила 97—100 %), а вышедших гусениц выращивали на искусственной питательной среде (ИПС) [4]. Часть кладок 2008 г. оставалась в холодильнике до января 2010 г. При помещении яиц в комнатную температуру из них отродились единичные гусеницы. Всего удалось вырастить 80 гусениц в 2009 г. и 40 гусениц в 2010 г.

В обоих вариантах гусениц содержали индивидуально. Учитывали продолжительность отдельных личиночных возрастов (ЛВ) и фазы гусеницы, массу куколки, смертность. Для расчета общепринятых показателей питания: коэффициента утилизации корма (КУ), а также эффективности использования утилизированного (ЭИУ) и потребленного корма (ЭИП) на рост гусениц [11], при выкармливании регистрировали массу потребленного корма и выделенных экскрементов, прирост гусениц (мг сухой массы).

Результаты и их обсуждение. В течение последней вспышки массового размножения в зауральской популяции непарного шелкопряда трижды в период питания гусениц (в 2006—2008 гг.) устанавливались длительные периоды аномально низких температур. При выращивании гусениц на ИПС из кладок, собранных в эти годы (в частности, в 2008 г.), были зафиксированы самые низкие показатели развития (очень длительная фаза гусеницы, дополнительные возраста, очень низкая масса куколок, высокий уровень каннибализма в группе, достигающий 80—95 %, и т. д.) [8].

Результаты индивидуального выращивания гусениц из кладок 2008 г., проведенного в 2009—2010 гг. у гусениц с разной продолжительностью диапаузы, представлены в табл. 1 и 2.

При выращивании гусениц в 2009 г. смертность была невысокой, а показатели развития — низкими (табл. 1, 2). Все гусеницы в этом варианте были с дополнительными личиночными возрастами, масса куколки у обоих полов являлась очень низкой. За более чем 10-летний период наших исследований лишь однажды были отмечены столь низкие показатели роста и развития при индивидуальном выращивании гусениц.

Также у гусениц, выращенных в 2009 г., нами впервые было отмечено отсутствие различий по продолжительности между отдельными возрастами [1]. Тогда как ранее по данным литературы и наших исследований наиболее продолжительными были первый и последние возраста, а средние возраста являлись короткими [5].

Выращивание гусениц в 2010 г. дало противоположные результаты. Выживаемость гусениц была

низкой в первом возрасте. Но остальные показатели у гусениц, вышедших из яиц с длительным периодом хранения, были достоверно выше. Дополнительных возрастов было меньше, и отмечены они были только у части особей. Масса куколки была достаточно высокой у обоих полов.

Продолжительность отдельных возрастов у гусениц, выкормленных в 2010 г., укладывается в общие закономерности, отмеченные при выращивании непарного шелкопряда на естественном и искусственном корме. Все показатели питания у этих гусениц были достоверно выше, чем у гусениц, выращенных в 2009 г. (табл. 2).

Таблица 1. Смертность и соотношение числа гусениц с разным числом личиночных возрастов в онтогенезе непарного шелкопряда в разные годы выращивания

Показатели гусениц	Годы выращивания	
	2009	2010
Смертность за первый возраст, %	8.8	45.0
Смертность за фазу гусеницы, %	21.3	45.0
Доля гусениц-самцов, %		
с 5 возрастами	-	45.5
с 6 возрастами	10.0	45.5
с 7 возрастами	45.0	9.0
с 8 возрастами	45.0	-
Доля гусениц-самок, %		
с 6 возрастами	-	63.6
с 7 возрастами	20.6	27.3
с 8 возрастами	44.1	9.1
с 9 возрастами	29.4	-
с 10 возрастами	5.9	-

Таблица 2. Масса куколок, продолжительность отдельных возрастов и показатели питания гусениц непарного шелкопряда в разные годы выращивания

Показатели	Годы выращивания и количество гусениц			
	2009 г.		2010 г.	
	самцы (29)	самки (34)	самцы (11)	самки (11)
Масса куколок, мг	258.9 ± 9.5a	677.6 ± 44.9a	395.5 ± 45.2b	1160.7 ± 84.5b
Продолжительность возрастов				
I	7.8 ± 0.3a	8.1 ± 0.3a	11.4 ± 1.0b	11.4 ± 1.3b
II	7.8 ± 0.4a	7.3 ± 0.3a	6.3 ± 0.5b	6.4 ± 0.5a
III	8.3 ± 0.2a	7.9 ± 0.2a	5.3 ± 0.4b	4.5 ± 0.3b
IV	8.2 ± 0.3a	8.1 ± 0.2a	6.3 ± 0.6b	5.0 ± 0.4b
фазы гусеницы	57.3 ± 1.5a	65.1 ± 1.8a	42.0 ± 3.0b	45.9 ± 2.5b
КУ*	42.9 ± 1.0a	40.9 ± 0.8a	46.8 ± 1.1b	47.4 ± 2.6b
ЭИП	6.0 ± 0.2a	6.6 ± 0.2a	9.7 ± 0.5b	9.4 ± 0.6b
ЭИУ	14.3 ± 0.6a	16.4 ± 0.5a	20.9 ± 1.4b	20.6 ± 1.9b

* Расшифровку показателей питания см. в тексте. Достоверные различия ($P < 0.05$) между годами внутри одного пола обозначены разными буквами.

Основываясь на имеющихся фактах, можно говорить, что мы столкнулись со случаем длительного сохранения жизнеспособности яиц у непарного шелкопряда. Или, если следовать более точно терминологии специалистов, изучающих явление диапаузы, не с самой диапаузой, а с длительным постдиапаузным оцепенением [10], которое было не обычным по продолжительности, а искусственно долгим (более года). Очевидно, что это были единичные яйца в кладках, из которых после столь длительного хранения вышли гусеницы, характеризовавшиеся самыми высокими показателями среди всех особей, отродившихся из кладок 2008 г.

Полученные результаты ставят перед нами новые вопросы. Насколько велика вероятность появления таких гусениц и как могла бы сложиться их судьба в природных условиях? Очевидно, обнаружению изложенного выше явления способствовало длительное хранение кладок непарного шелкопряда в холодильнике. И, конечно, вероятность обнаружения в природе как таких условий, так и гусениц, по нашему мнению, маловероятна. Об этом свидетельствуют и работы других авторов. Так, Д. А. Беловым еще в 1998 г. было выдвинуто предположение о наличии длительной эмбриональной диапаузы у непарного шелкопряда. Но в недавно вышедшей работе этот же автор провел оценку вероятности прохождения непарным шелкопрядом длительной диапаузы и практически исключил такую возможность [3].

В заключение хотелось бы отметить следующее. Для зауральской популяции непарного шелкопряда было отмечено сохранение жизнеспособности единичных яиц при искусственно долгом их хранении (более года) при низкой температуре. Гусеницы, отродившиеся из этих яиц, характеризовались

значительно более высокими показателями, которые не были отмечены ни у одной из особей, выращенных из этих кладок годом ранее, т. е. при обычной продолжительности постдиапаузного оцепенения. Развивались ли они из самых крупных и сильных эмбрионов — нам неизвестно. Неизвестно также, было ли это способом уйти от переуплотнения популяции или избежать непредсказуемых ухудшений условий (в частности, неожиданного понижения температуры), что, как было показано ранее, может вызвать удлинение жизненного цикла [9].

Полученные результаты еще раз подтверждают сделанные ранее заключения о том, что, во-первых, длительное постдиапаузное оцепенение могут перенести немногие особи, так как, по-видимому, это требует больших энергетических затрат. В то же время хранение яиц в условиях, не сходных с природными, а более щадящих, вероятно, не дает нам возможности внести непарного шелкопряда в список насекомых, для которых характерна гетерогенность природных популяций по разным элементам жизненного цикла.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Андреева Е. М.* Продолжительность развития гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) в младших возрастах как экспресс-метод оценки адаптированности к корму // Биотехнология. 2011. № 5. С. 93—96.
2. *Белов Д. А.* Вспышка массового размножения непарного шелкопряда в условиях Москвы // Экология, мониторинг и рациональное природопользование // Науч. тр. МГУЛ. Вып. 294 (1). М.: МГУЛ, 1998. С. 181—190.
3. *Белов Д. А.* Изменения средней биомассы особей непарного шелкопряда в течение эмбриональной диапаузы // Лесное хозяйство. 2012. № 5. С. 43—44.
4. *Ильиных А. В.* Оптимизированная искусственная питательная среда для культивирования непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) // Биотехнология. 1996. № 1. С. 42—43.
5. *Киреева И. М.* Экология и физиология непарного шелкопряда. Киев: Наукова думка, 1983. 128 с.
6. *Кожанчиков И. В.* Фауна СССР. Волнянки. Т.12. М.—Л.:АН СССР, 1950. 582 с.
7. *Марков В. А.* Длительная эмбриональная диапауза и гетерогенность популяции Ocneria dispar L. (Lepidoptera, Lymantriidae) по срокам развития // Энтом. обозр. 1997. № 1. С. 56-81.
8. *Пономарев В. И., Андреева Е. М., Шаталин Н. В., Клобуков Г. И., Стрельская Т. М.* Уровень эффективности эндогенных активаторов перекисного окисления липидов мембран у разных возрастов гусениц непарного шелкопряда // Известия Самарского науч. центра РАН. 2009. Т. 11. № 1 (2) (27). С. 129—131.
9. *Саулич А. Х.* Многолетние жизненные циклы насекомых // Энтомол. обозр. 2010. Т. 89. Вып. 3. С. 497—531.
10. *Koštál V.* Eco-physiological phases of insect diapause // Journal of Insect Physiology. 2006. V. 52. P. 113—127.
11. *Waldbauer G. P.* The consumption and utilization of food by insects // Adv. Insect Physiol. 1968. V. 5. P. 229—288.

***

УДК 630*453 : 595.76

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ЗАСЕЛЕННОСТИ ОСЛАБЛЕННЫХ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ СТВОЛОВЫМИ ВРЕДИТЕЛЯМИ

В. Л. МЕШКОВА, О. В. ЗИНЧЕНКО

Украинский НИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации им. Г. Н. Высоцкого (УкрНИИЛХА), Харьков, Украина

АННОТАЦИЯ

Для условий свежей субори в лесостепной части Харьковской области рассчитаны показатели вероятности заселения стволовыми вредителями деревьев отдельных категорий санитарного состояния в чистых сосновых насаждениях, ослабленных низовым пожаром, в очагах обыкновенного соснового пилильщика и корневой губки. Предложен алгоритм для прогнозирования заселенности деревьев стволовыми вредителями на участках насаждений.

Введение. Прогнозирование уровня заселенности стволовыми вредителями насаждений, ослабленных разными факторами, необходимо для своевременного установления целесообразности проведения лесозащитных мероприятий в отдельных выделах [1, 5, 6, 9, 13]. Заселенность стволовыми вредителями зависит от региона, лесорастительных условий, типа, интенсивности и давности ослабления насаждений, что определяет распределение деревьев по санитарному состоянию и их восприимчивость к атакам насекомых [1, 2, 7, 11, 13]. В связи с этим актуальным является проведение многолетних исследований в насаждениях, растущих в одном регионе, в подобных лесорастительных условиях и ослабленных различными факторами в один и тот же год.

Такие исследования проведены нами в 2002—2013 гг. в Левобережной Лесостепи Украины в очагах хвоелистогрызущих насекомых, корневой губки, на участках, пройденных рубками и низовым пожаром [2, 3, 8, 10]. Было установлено [2], что внезапно действующие факторы (рубки, пожар и повреждение крон насекомыми) провоцируют в первый год большее ухудшение санитарного состояния насаждений, чем хронические факторы (корневая губка). Установлено [10], что заселенность деревьев стволовыми вредителями во всех ослабленных насаждениях нарастает на следующий год после

воздействия фактора ослабления и снижается на третий год после его воздействия. Этот показатель в год повреждения зависит от фактора ослабления, а в третий и последующие годы определяется лишь соотношением количества деревьев отдельных категорий санитарного состояния.

Целью данной работы было прогнозирование заселенности деревьев стволовыми вредителями в сосновых насаждениях, ослабленных низовым пожаром, в очагах обыкновенного соснового пилильщика *Diprion pini* L. (Hymenoptera, Diprionidae) и корневой губки *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. в условиях свежей субори в лесостепной части Харьковской области.

Объекты и методика. Исследования проведены в чистых сосновых насаждениях искусственного происхождения государственных предприятий «Змиевское ЛХ», «Октябрьское ЛХ», «Чугуево-Бабчанское ЛХ», Скрипаевском учебно-опытном лесхозе Харьковского национального аграрного университета им. В. В. Докучаева и Даниловском опытном гослесхозе УкрНИИЛХА (лесостепная часть Харьковской области). Тип лесорастительных условий B_2 (свежая суборь — по классификации Алексеева-Погребняка [12]), возраст 40—60 лет, полнота насаждений 0,7—0,8.

Среди пробных площадей были контрольные (без признаков ослабления) участки после низового пожара, очаги обыкновенного соснового пилильщика и корневой губки. При этом пожар считали фактором внезапного действия, корневую губку — фактором хронического действия, а фактор ослабления насаждений обыкновенным сосновым пилильщиком занимал промежуточное положение.

На всех пробных площадях для каждого пронумерованного дерева (по 230–265 штук) ежегодно определяли категорию санитарного состояния (I — внешне здоровые; II — ослабленные; III — сильно ослабленные; IV — усыхающие; V — сухостой текущего года; VI — сухостой прошлых лет) [14] и оценивали наличие признаков заселения стволовыми вредителями [4]. Вероятность заселения деревьев стволовыми вредителями рассчитывали как долю заселенных деревьев каждой категории санитарного состояния от общего количества деревьев данной категории санитарного состояния в данном году.

Принимая во внимание полученные ранее сведения [2] о том, что последствия влияния повреждения крон хвоегрызущими насекомыми и низовым пожаром на состояние деревьев проявляются в регионе в течение не более трех лет, вероятность заселения деревьев стволовыми вредителями рассчитывали для первого, второго и третьего года после года действия повреждающего фактора. В расчетах по данным, полученным в хроническом очаге корневой губки, первым, вторым и третьим годом после года действия повреждающего фактора считали соответствующие годы после проведения выборочной санитарной рубки.

Интенсивное объедание крон личинками в очаге обыкновенного соснового пилильщика, низовой пожар на соответствующей пробной площади и проведение выборочной санитарной рубки в очаге корневой губки отмечались в один и тот же сезон (2002 года), а все пробные площади расположены в одной природной зоне, одинаковых лесорастительных условиях, с одинаковыми возрастом и составом насаждений. Поэтому влиянием погодных условий на различия в санитарном состоянии деревьев и их заселенности стволовыми вредителями можно было пренебречь.

Ожидаемый уровень заселения насаждений стволовыми вредителями в каждый год рассчитывали как сумму произведений доли деревьев каждой категории санитарного состояния на вероятность их заселения этими насекомыми. Расчеты проведены отдельно для всего древостоя (деревьев I—VI категорий санитарного состояния) и для совокупности живых деревьев (I—IV категорий).

Результаты. В табл. 1 приведен пример расчета доли деревьев сосны, заселенных стволовыми вредителями, в насаждениях, поврежденных разными факторами, при заданном распределении деревьев по категориям санитарного состояния.

Таблица 1. Расчет заселенности стволовыми вредителями деревьев сосны с заданным распределением по категориям санитарного состояния в насаждениях, ослабленных разными факторами

Показатели	Категории санитарного состояния					
	I	II	III	IV	V	VI
Фактор ослабления: низовой пожар						
Первый год						
Распределение деревьев по категориям состояния, %	25.0	25.0	25.0	25.0	0.0	0.0
Вероятность заселения стволовыми вредителями, доли	0.0	0.0	0.0	0.6	0.9	0.95
Заселенность деревьев, % (I—IV / I–VI категории)	15.0 / 15.0					
Второй год						
Распределение деревьев по категориям состояния, %	15.0	30.0	40.0	11.0	4.0	0.0
Вероятность заселения стволовыми вредителями, доли	0.06	0.1	0.2	0.9	0.9	0.95
Заселенность деревьев, % (I—IV / I—VI категории)	21.8 / 25.4					
Третий год						
Распределение деревьев по категориям состояния, %	30.0	40.0	18.0	2.0	5.0	4.0
Вероятность заселения стволовыми вредителями, доли	0.0	0.0	0.5	0.9	0.9	0.95
Заселенность деревьев, % (I—IV / I–VI категории)	10.8 / 19.1					

Показатели	Категории санитарного состояния					
	I	II	III	IV	V	VI
Фактор ослабления: обыкновенный сосновый пилильщик						
Первый год						
Распределение деревьев по категориям состояния, %	5.0	5.0	90.0	0.0	0.0	0.0
Вероятность заселения стволовыми вредителями, доли	0.0	0.0	0.0	0.85	0.9	0.95
Заселенность деревьев, % (I—IV / I—VI категории)	0.0 / 0.0					
Второй год						
Распределение деревьев по категориям состояния, %	5.0	50.0	35.0	10.0	0.0	0.0
Вероятность заселения стволовыми вредителями, доли	0.0	0.0	0.4	0.85	0.9	0.95
Заселенность деревьев, % (I—IV / I—VI категории)	22.5 / 22.5					
Третий год						
Распределение деревьев по категориям состояния, %	15.0	40.0	30.0	10.0	5.0	0.0
Вероятность заселения стволовыми вредителями, доли	0.0	0.0	0.2	0.85	0.9	0.95
Заселенность деревьев, % (I—IV / I—VI категории)	14.5 / 19.0					
Фактор ослабления: корневая губка						
Первый год						
Распределение деревьев по категориям состояния, %	5.0	72.0	20.0	2.0	1.0	0.0
Вероятность заселения стволовыми вредителями, доли	0.0	0.0	0.0	0.85	0.9	0.95
Заселенность деревьев, % (I—IV / I—VI категории)	1.7 / 2.6					
Второй год						
Распределение деревьев по категориям состояния, %	5.0	55.0	36.0	2.0	1.0	1.0
Вероятность заселения стволовыми вредителями, доли	0.0	0.0	0.1	0.85	0.9	0.95
Заселенность деревьев, % (I—IV / I—VI категории)	5.3 / 7.2					
Третий год						
Распределение деревьев по категориям состояния, %	0.0	65.0	30.0	3.0	1.0	1.0
Вероятность заселения стволовыми вредителями, доли	0.0	0.0	0.1	0.85	0.9	0.95
Заселенность деревьев, % (I—IV / I—VI категории)	5.6 / 7.4					

Применение данного алгоритма к фактическим данным, полученным на отдельных пробных площадях, позволило отметить, что наибольшей оказалась заселенность деревьев стволовыми вредителями на второй год после действия фактора ослабления (табл. 2). Деревья I—IV категорий санитарного состояния были максимально заселены на участке низового пожара в первый и второй годы после его прохождения, а в очаге обыкновенного соснового пилильщика — через два года после сильного повреждения крон. Заселенность деревьев I—VI категорий санитарного состояния заметно возросла за счет их отпада на участках пожара (24,5 и 20,5 % через 2 и 3 года после него), в очаге обыкновенного соснового пилильщика (12,4 и 12 % через 2 и 3 года после сильного повреждения хвои личинками) и в меньшей степени — в очаге корневой губки (2,9; 4,8 и 6,6 % через 1, 2 и 3 года после проведения выборочной санитарной рубки). В отличие от остальных участков в очаге корневой губки заселенность стволовыми вредителями имела тенденцию к увеличению.

Таблица 2. Фактическая заселенность деревьев сосны стволовыми вредителями (%) на участках насаждений, ослабленных разными факторами

Пробные площади	Годы после действия факторов ослабления					
	1-й	2-й	3-й	1-й	2-й	3-й
	I—IV категорий			I—VI категорий		
ПП1 — контроль	0.0	2.1	0.0	0.0	2.1	0.0
ПП2 — повреждение низовым пожаром	5.6	16.2	4.1	5.6	24.5	20.5
ПП3 — очаг обыкновенного соснового пилильщика	0.0	11.6	1.8	0.0	12.4	12.0
ПП6 — очаг корневой губки	2.1	4.0	2.1	2.9	4.8	6.6

Таким образом, для реализации подхода следует оценить распределение деревьев по санитарному состоянию на участке леса, в котором планируется проведение санитарных мероприятий, и с учетом типа ослабляющего фактора и давности его действия применить приведенные коэффициенты (показатели вероятности) для расчета ожидаемой заселенности деревьев стволовыми вредителями. С этой целью долю деревьев каждой категории санитарного состояния необходимо умножить на вероятность заселения таких деревьев и подсчитать сумму.

Вывод. С учетом динамики распределения деревьев сосны обыкновенной по категориям санитарного состояния в чистых насаждениях, ослабленных разными факторами, и частоты (вероятности) заселения стволовыми вредителями деревьев отдельных категорий санитарного состояния предложен алгоритм для прогнозирования заселенности этими насекомыми деревьев на участке насаждений с известным распределением их по категориям санитарного состояния. Алгоритм

рекомендуется использовать для оценки распространения стволовых вредителей в сосновых насаждениях, ослабленных низовым пожаром, и в очагах обыкновенного соснового пилильщика и корневой губки.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Демаков Ю. П.* Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты). Йошкар-Ола, 2000. 416 с.
2. *Зинченко О. В.* Динамика санитарного состояния деревьев сосны в насаждениях, ослабленных разными факторами / О. В. Зинченко // Науч. ведомости БелГУ. 2013. Вып. 23. № 10 (153). С. 13—19.
3. *Зинченко О. В., Скрыльник Ю. Е.* Встречаемость и плотность поселений сосновых лубоедов на ловчих деревьях в Харьковской области // Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития: матер. междунар. науч.-практ. конф., 9—11 октября 2013 г., Гомель. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2013. С. 78—81.
4. Методичні рекомендації щодо обстеження осередків стовбурових шкідників лісу / Відповідальний укладач В. Л. Мєшкова Х.: УкрНДІЛГА, 2011. 27 с.
5. *Мешкова В. Л.* Сезонное развитие хвоелистогрызущих насекомых. Харьков: Новое слово, 2009. 396 с.
6. *Мешкова В. Л.* Целесообразность и сроки проведения санитарных мероприятий в лесах с учетом сроков сезонного развития насекомых и особенностей микроклимата // Наука о лесе XXI века: матер. междунар. науч.-практ. конференции, посвященной 80-летию Института леса НАН Беларуси, Гомель, 17—19 нояб. 2010 г. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2010. С. 352—356.
7. *Мешкова В. Л., Коленкина М. С.* Дефолиация и санитарное состояние деревьев сосны в очаге рыжего соснового пилильщика в свежей субори (B_2) Луганской области //Лесоведение. 2014. № 1. С. 34—41.
8. *Мєшкова В. Л.* Динаміка санітарного стану дубових деревостанів у лівобережному лісостепу України після проведення лісогосподарських заходів //Лісовий журнал. 2011. № 1. С. 28—32.
9. *Мєшкова В. Л.* Підходи до оцінювання шкідливості комах-хвоєлистогризів // Український ентомологічний журнал. 2013. № 1—6. С. 79—89.
10. *Мєшкова В. Л., Зінченко О. В.* Заселеність стовбуровими комахами соснових насаджень, ослаблених різними чинниками // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія «Фітопатологія та ентомологія». 2013. № 10. С. 126—131.
11. *Мєшкова В. Л., Назаренко С. В.* Багаторічна динаміка стану дерев сосни в осередках соснових пильщиків у Херсонській області // Тези доповідей учасників міжнародної конференції науково-педагогічних працівників, наукових співробітників та молодих вчених. К.: НУБіП У, ННІ лісового і садово-паркового господарства, 2011. С. 155—156.
12. *Мигунова Е. С.* Лесоводство и естественные науки (ботаника, география, почвоведение). 2-е изд. М.: МГУЛ, 2007. 592 с.
13. *Мозолевская Е. Г.* Оценка вредоносности стволовых вредителей // Вопросы защиты леса. М.: МЛТИ, 1974. Вып. 65. С. 124—132.
14. *Санітарні* правила в лісах України. К.: ДКЛГ України, 1995. 19 с.

***

УДК 630*4

ЛЕСНЫЕ НАСЕКОМЫЕ-ФИЛЛОФАГИ: ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ, ПРОГНОЗ, УПРАВЛЕНИЕ

В. Г. СУХОВОЛЬСКИЙ[1, 2], О. В. ТАРАСОВА[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В работе рассматриваются закономерности популяционной динамики насекомых-филлофагов, методы моделирования динамики численности популяций, кратко- и среднесрочных прогнозов развития вспышек массового размножения вредителей.

Лесные насекомые-филлофаги являются одним из основных факторов повреждения и гибели лесов в естественных условиях. В таежных лесах сотни тысяч гектаров насаждений могут повреждаться и гибнуть в результате вспышек массового размножения таких опасных вредителей, как сибирский шелкопряд, непарный шелкопряд, сосновая пяденица и др. Для эффективной защиты лесов от этих вредителей необходим своевременный прогноз развития вспышек. В свою очередь, эффективный прогноз возможен только на основе моделей динамики численности насекомых-филлофагов.

В работе рассматриваются закономерности динамики численности насекомых-филлофагов, влияние регулирующих и модифицирующих факторов на изменение численности популяции. Для моделирования популяционной динамики привлекается широкий круг методик: феноменологический

подход [2, 3, 11], ARMA-модели динамики популяций [10, 13, модели вспышек массового размножения как экологических аналогов фазовых переходов второго рода [4, 7, 9], модели стохастического резонанса [1] для потенциальных функций динамики численности насекомых, аналоги модели ФитцХью — Нагумо [1] для описания развития очагов массового размножения, модели локальной и глобальной пространственной когерентности отдельных видов насекомых [6, 12].

Предлагаются методы регуляризации данных учетов численности популяций, позволяющие создавать эффективные модели динамики численности и формировать кратко- и среднесрочные прогнозы развития вспышек [5, 8].

ЛИТЕРАТУРА

1. *Анищенко В. С. Астахов В. В., Ведивасова Т. Е., Нейман А. Б., Стрелкова Г. . Шиманский-Гайер Л.* Нелинейные эффекты в хаотических и стохастических системах. М.—Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2003. 544 с.
2. *Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г.* Принцип стабильности в динамике численности лесных насекомых //Докл. АН СССР, 1973 б. 208 (1). С. 225—228.
3. *Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г., Недорезов Л. В., Кондаков Ю. П., Киселев В. В., Суховольский В. Г.* Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.
4. *Исаев А. С., Суховольский В. Г., Хлебопрос Р. Г.* Метамодельные подходы к описанию критических явлений в лесных экосистемах // Лесоведение. 2010. 2. С. 3—13.
5. *Исаев А. С., Суховольский В. Г., Овчинникова Т. М., Ковалев А. В., Пальникова Е. Н., Тарасова О. В.* Экологический риск вспышек массового размножения лесных насекомых, моделирование и принятие решений в задачах лесозащиты // Известия Петербургской лесотехнической академии. 2012. Вып. 200. С. 173—184.
6. *Пиковский А., Розенблюм М., Куртис Ю.* Синхронизация. Фундаментальное нелинейное явление. М.: Техносфера, 2003. 496 с.
7. *Суховольский В. Г., Исхаков Т. Р., Тарасова О. В.* Оптимизационные модели межпопуляционных взаимодействий. Новосибирск: Наука, 2008. 162 с.
8. *Суховольский В. Г., Ковалев А. В., Овчинникова Т. М., Пальникова Е. Н., Тарасова О. В.* Экологический риск инвазий и вспышек массового размножения лесных насекомых: моделирование и принятие решений в задачах лесозащиты // Болезни и вредители в лесах России: век XXI. Екатеринбург, 2011. С. 180—181.
9. *Суховольский В. Г., Пальникова Е. Н., Тарасова О. В., Карлюк А. Ю.* Модель вспышки массового размножения лесных насекомых как фазового перехода второго рода // ДАН. 2005. 403 (4). С. 551—553.
10. *Суховольский В. Г., Тарасова О. В., Красноперова П. А.* Перманентные вспышки массового размножения лесных насекомых: анализ и моделирование популяционной динамики // Математическое моделирование в экологии. Пущино: ИФХиБПП РАН, 2013. С. 249—250.
11. *Isaev A. S., Khlebopros R. G., Kiselev V. V., Kondakov Yu. P., Nedorezov L. V., Soukhovolsky V. G.* Forest insects population dynamics. Новосибирск: изд. Евразийского энтомологического журнала, 2009. 115 p.
12. Palnikova E. N., Soukhovolsky V. G. Spatial and temporal coherency of forest insects-phillophages' population dynamics // Boreal forests in a changing world: challenges and need for action. Krasnoyarsk, 2011. P. 160—161.
13. *Soukhovolsky V., Tarasova O., Krasnoperova P.* Permanent outbreaks of forest insects: population dynamics analysis and modeling // ISEM-2013, Toulouse, France, 2013. P. 108.

***

УДК 574.34

СОСНОВАЯ ПЯДЕНИЦА *BUPALUS PINIARIUS* L. В ЕВРАЗИИ: ОСОБЕННОСТИ И ФАКТОРЫ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

Е. Н. ПАЛЬНИКОВА[1], А. В. КОВАЛЕВ[2], В. Г. СУХОВОЛЬСКИЙ[2, 3]

[1] Сибирский государственный технологический университет, Красноярск, Россия
[2] Международный научный центр исследования экстремальных состояний организма при Президиуме КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия
[3] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

На основе этих данных о динамике численности сосновой пяденицы *Bupalus piniarius* L. на территории от Шотландии до Центральной Сибири рассмотрены различные методы описания и моделирования динамики численности лесных насекомых.

Сосновая пяденица *Bupalus piniarius* L. — вид насекомых-филлофагов, встречающийся на территории Евразии от Шотландии до Сибири в пределах ареала сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. [3]. При этом в отдельных местообитаниях наблюдаются как колебания плотности разреженных популяций пяденицы, так и вспышки массового размножения[1—3, 8, 10].

Большой объем наблюдений по динамике численности сосновой пяденицы разных авторов дает возможность рассматривать ее как своеобразный тестовый вид, данные о котором можно использовать

для оценки возможностей различных подходов к описанию динамики численности лесных насекомых, выявлению факторов динамики численности, моделированию и прогнозированию популяционной динамики.

В настоящей работе на обширном литературном и собственном материале рассмотрены возможности использования для описания динамики численности сосновой пяденицы различных методов и моделей: метода фазовых портретов, ARMA-модели, модели фазового перехода второго рода, модели потенциальных функций [1, 4—7, 11].

Широкая распространенность вида на гигантской территории Евразии и наличие данных одновременных наблюдений на разных территориях позволяют изучить локальную и глобальную когерентность временных рядов динамики популяций сосновой пяденицы [9], выявить возможное влияние погодных и геофизических факторов на развитие вспышек массового размножения вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г., Недорезов Л. В., Кондаков Ю. П., Киселев В. В., Суховольский В. Г.* Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.
2. *Исаев А. С., Овчинникова Т. М., Пальникова Е. Н., Суховольский В. Г., Тарасова О. В., Хлебопрос Р. Г.* Динамика численности и устойчивость популяций лесных насекомых на низком уровне плотности (на примере популяций сосновой пяденицы *Bupalus piniarius* L.) //Лесоведение. 2014 (4). С. 3—12.
3. *Пальникова Е. Н., Свидерская И. В., Суховольский В. Г.* Сосновая пяденица в лесах Сибири. Экология, динамика численности, влияние на насаждения. Новосибирск: Наука, 2002. 254 с.
4. *Суховольский В. Г., Пальникова Е. Н., Тарасова О. В., Карлюк А. Ю.* Модель вспышки массового размножения лесных насекомых как фазового перехода второго рода // ДАН. 2005. 403 (4). С. 551—553.
5. *Суховольский В. Г., Исхаков Т. Р., Тарасова О. В.* Оптимизационные модели межпопуляционных взаимодействий. Новосибирск: Наука, 2008. 162 с.
6. *Суховольский В. Г., Тарасова О. В., Красноперова П. А*. Перманентные вспышки массового размножения лесных насекомых: анализ и моделирование популяционной динамики // Математическое моделирование в экологии. Пущино: ИФХиБПП РАН, 2013. С. 249—250.
7. *Isaev A. S., Khlebopros R. G., Kiselev V. V., Kondakov Yu. P., Nedorezov L. V., Soukhovolsky V. G.* Forest insects population dynamics. Новосибирск: Изд. Евразийского энтомологического журнала, 2009. 115 p.
8. *Klomp H*. Dynamics of field population of the *Bulalus piniarius* L. // Adv. Ecol. Res. 1966 (3). P. 207—306.
9. *Palnikova E. N., Soukhovolsky V. G.* Spatial and temporal coherency of forest insects-phillophages' population dynamics // Boreal forests in a changing world: challenges and need for action. Krasnoyarsk, 2011. P. 160—161.
10. *Schwerdtferer F.* Okologie der Tiere. 2. Demokologie. Hamburg—Berlin: Verl. Paul Parey, 1968. 448 p.
11. *Soukhovolsky V., Tarasova O., Krasnoperova P.* Permanent outbreaks of forest insects: population dynamics analysis and modeling // ISEM-2013, Toulouse, France, 2013. P. 108.

***

UDK 632.7*577.212.3

DEVELOPMENT OF A DNA BARCODING REFERENCE LIBRARY FOR FAST AND ACCURATE IDENTIFICATION OF IMMATURE STAGES OF POTENTIAL FOREST INSECT PESTS. NORTH ASIAN LEAFMINERS AS AN EXAMPLE

N. I. KIRICHENKO[1, 2], S. AUGUSTIN[2], A. ROQUES[2], E. J. VAN NIEUKERKEN[3], C. DOORENWEERD[3], C. LOPEZ-VAAMONDE[2]

[1] V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
[2] INRA Institut National de la Recherche Agronomique, UR0633, Zoologie Forestière, Orléans, France
[3] Naturalis Biodiversity Center, Leiden, The Netherlands

SUMMARY

A genetic library is being currently developed for leafmining insects, attacking native and alien woody plants in Siberia, that may allow a quick and reliable identification of the immature stages of potential pests and invaders. Integration of molecular data with ecological characteristics of leafminers, particularly larval and pupal morphology, and diagnostic characteristics of mines will accelerate the detection and tracking of insect pests.

Fast and accurate identification of pest insects are required for an effective plant protection. However, identification of many species remains a challenge, particularly for early undistinguishable life stages such as larva and pupa. The molecular approach of DNA barcoding for species identification, i. e. the use of a standardized sequence of the COI gene of mitochondrial DNA, is becoming an important tool in plant protection allowing rapid and precise identification of most organisms [1]. DNA barcoding reference libraries may significantly facilitate regional inventories of organisms and accelerate detection of invasive species [3].

Among invasive pests, leafminers represent an important group of herbivores that threaten our crops,

gardens, parks, and forest plantations. Indeed, many leafminers are known as important economic pests of agricultural and orchard crops (particularly Diptera and Lepidoptera), ornamental woody plants and forest plantations (Lepidoptera, Hymenoptera, less so Coleoptera) in many countries around the world [2, 4, 5, 11, 15, 16, 18]. Larvae of these insects live in and consume leaf tissue, in this way making distinctive cavities called mines [8]. Many species pupate outside the mines making it difficult to obtain adults for fast and reliable species identification.

Within a project supported by LE STUDIUM® Loire Valley Institute for Advanced Studies (France), we intend to develop a comprehensive genetic library for leafmining insects attacking native and alien woody plants in Siberia, for quick and reliable identification of immature stages of pests and invaders. It will be a significant addition to the present international databases to cover potential forest insects that could expand their range beyond Northern Asia.

In 2008—2013, extensive surveys have been carried out in arboreta, botanical gardens, urban and wild plantations in various regions of Siberia (Tumenskaya, Omskaya, Novosibirskaya, Kemerovskaya, Irkutskaya oblasts, Krasnoyarskiy, Altaiskiykrays, the Republics of Altai, Tuva and Khakassia). Thousands of leaves with mines of different insect species (often with larvae or pupae inside mines) were collected from more than 200 native and alien woody plants and stored in an annotated herbarium. Archiving of herbaria samples attacked by endophagous insects may also provide extremely valuable material for detection of invaders and tracking their colonization history [12]. Hundreds of individuals of leafmining insect species (from the orders Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera and Coleoptera) were sampled as immature stages (larvae and pupae) directly from mines and preserved in 96 % alcohol for the following molecular characterization. Thus, this collection serves a valuable material for building genetic library with the added value regarding to host plant data that is missing from field collections of adults.

Lepidopteran specimens (mainly Gracillariidae, Coleophoridae, Eriocraniidae, Incurvariidae, Lyonetiidae etc.) were sequenced with the COI barcoding fragment at the research unit of Zoologie Forestière (UR0633) with the Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) in Orléans, France. DNA was extracted from larvae and pupae using QIAGEN DNeasyBlood&Tissue Kit. The COI barcoding fragment was amplified via PCR using the primers HCO/LCO [6]. PCR products were purified using the QIAGENAquick PCR purification kit and sequencing was performed at INRA Orléans. Nepticulidae and Tischeriidae larvae were sequenced at NaturalisBiodiversityCenter (Leiden, Netherlands) [see methods in: 14]. In most cases, one insect specimen was sequenced per one host and one locality. The sequences were visualized using Bioedit [7] and compared with those in BOLD [17]. DNAs of Hymenopteran, Dipteran and Coleopteran samples have been extracted at INRA and are being currently sequenced (in progress).

By now, more than 200 samples of Lepidoptera have been sequenced and identified to 50 species and morphospecies. The identity of 40of these species was obtained with a high confidence (match of 99—100 %) using the BOLD database [17]. Molecular identification of a few insects such as *Micrurapteryx* on *Caragana, Heringocrania* on *Betula, Parornix* and *Phyllonorycter* on *Crataegus* failed probably because either they were not yet included in the genetic database or because they are new species. A total of 11 mining micromoths were recorded for the first time in Siberia (5 species of *Stigmella*, 4 *Phyllonorycter*, 1 *Bohemmania*, 1 *Ectoedemia*). 23 species, known in Siberia previously, were for the first time observed in some Siberian regions (7*Stigmella*, 4 *Phyllonorycter*, 2 *Phyllocnistis*, 2 *Eriocrania*, by 1 species *Caloptilia, Callisto, Coptotriche, Gracillaria, Haploptilia, Incurvaria, Lyonetia, Parornix*). A significant number of new distribution records of mining moths in Siberia is not necessarily an evidence that these insects are expanding their ranges but anyway an indication that this insect group is poorly studied in this part of Northern Asia.

Among the identified insects, 24 species are known as pests of woody plant. The majority of them are representatives of Gracillariidae, a family commonly known by pests and invaders in orchards and urban areas worldwide. 11 species provided noticeable damage to their host plants in Siberia: *Callisto denticulella* to *Malus sp., Gracillaria syringella* to *Syringa vulgaris, Leucoptera malifoliella* to *Cotoneaster melanocarpus* and *C. uniflorus, Micrurapteryx sp.* to *Caragana arborescens* and *C. bosii, Phyllocnistis labyrinthella* and *Phyllonorycter apparella* to *Populus tremula, Phyllonorycter comparella* to *Populus alba, Phyllonorycterissikii* to *Tiliacordata* and *T. sibirica* [10]*, Phyllonorycterpopulifoliella* to *Populus balsamifera, P. nigra* and *P. laurifolia, Stigmella aurora* to *Crataegus sanguinea, Yponomeuta cagnagella* to *Euonymus europaeus* and *Y. evonymella* to *Prunus padus*. Apparently, nearly all of them are known in Europe as native or invasive pests. Two species are known as invaders in the USA: *Gracillaria syringella* [13] and *Yponomeuta cagnagella* [9]. The lime leafminer *Phyllonorycter issikii*, which has invaded Europe expanding its' distribution range westwards from Asia [19], showed a significant genetic divergence in its native range of Russian Far East, suggesting the existence of a sibling species.

So far, insects of the three other orders (Diptera, Coleoptera and Hymenoptera) have been only identified by morphology of their larvae (or pupae) and mines, which suggests the presence of 34 species and morphospecies (13 Diptera, 9 Coleoptera, 12 Hymenoptera). Preliminarily, 13 species and morphospecies from these three orders are known as pests in Siberia and partly in Europe. Four sawflies are known as invaders in the

USA. DNAs of all these samples are being currently sequenced in order to confirminsects's identity. However, genetic databases in these orders are not yet as developed as in Lepidoptera, and this may complicate specific identifications.

By the end of the project, DNA barcodes of all sequenced leafmining species will be deposited at the public online database Barcode of Life Data Systems [17]. This genetic library will allow quick and reliable identification of immature stages of potential pests and invaders that may have a practical importance. Integration of molecular data with ecological characteristics of leafminers, particularly description of morphology of larvae and pupae and diagnostic characteristics of insects' mines will greatly facilitate the reliable determination and tracking of insect pests.

We are very grateful to Emmanuelle Magnoux и Beatrice Courtial (UR0633, Zoologie Forestière, Orléans, France) for their great help in implementation of genetic analyses and to Yuri Baranchikov (Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia) for consultations and support. The genetic study was supported by LE STUDIUM® (France) and partially by ÉGIDE (№ 797098F) (France). Collection of leafmining insects within Russia was possible due to support of a grant of President of the Russian Federation (MK-7049.2010.4), Russian Foundation for Basic Research (Grant No. 12-04-31250) and EU FP7 Project PRATIQUE (№ 212459).

LITERATURE

1. *Barrett R. D. H., Hebert P. D. N.* Identifying spiders through DNA barcodes // Can. J. Zool. 2005. 83: 481—491.
2. *De Prins J., De Prins W.* Global taxonomic database of Gracillariidae (Lepidoptera). 2011—2014. URL: www.gracillariidae.net [accessed 10-IV-2014].
3. *De Prins J., De Prins W., De Coninck E., Kawahara A. Y., Milton M. A., Hebert P. D. N.* Taxonomic history and invasion biology of two *Phyllonorycter* leaf miners (Lepidoptera: Gracillariidae) with links to taxonomic and molecular datasets // Zootaxa, 2013. 3709 (4): 341—362.
4. *Dempewolf M.* CD-ROM on Agromyzidae (Diptera) of economic importance. Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics / Zoological Museum Amsterdam, 2006. URL: http://ip30.eti.uva.nl/bis/agromyzidae.php [accessed 7-V-2013].
5. *Digweed S. C., MacQuarrie C. J. K., Langor D. W., Williams D. J. M., Spence J. R., Nystrom K. L., Morneau L.* Current status of invasive alien birch-leafmining sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae) in Canada, with keys to species // Canad. Entomologist. 2009. 141 (3): 201—235.
6. *Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R.* DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. 1998. 3: 294—299.
7. *Hall T.* BioEdit: An important software for molecular biology // GERF Bulletin of Biosciences. 2011. 2 (1): 60—61.
8. *Hering M. E.* Biology of the leafminers. Junk's. Gravenhage, 1951. 490 p.
9. *Hoebeke E. R. Yponomeuta cagnagella* (Lepidoptera: Yponomeutidae): a Palearctic Ermine Moth in the United States, with notes on its recognition, seasonal history, and habits // Ann. Entomol.Soc. Am. 1987. 80: 462—467.
10. *Kirichenko N.* The lime leafminer*Phyllonorycter issikii* in Western Siberia: some ecological characteristics of the population of the recent invader // Contemporary Problems of Ecology. 2014. 7 (1): 114—121.
11. *Kuznetzov V. I., Baryshnikova S. V.* Brief catalogue of the mining moths of the fam. Gracillariidae (Lepidoptera) of Russia and adjacent countries. Transactions of Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences. Saint Petersburg, 1998. 274: 1—60.
12. *Lees D., Lack H. W., Rougerie R., Hernandez-Lopez A., Raus T., Avtzis N. D., Augustin S., Lopez-Vaamonde C.* Tracking origins of invasive herbivores through herbaria and archival DNA: the case of the horse-chestnut leaf miner // Front Ecol Environ. 2011. 9: 322—328.
13. *Murdoch R. F. M.* The biology of the lilac leaf miner, *Gracillaria syringella* Fabr. // Quaest Entomol., 1967. 247—291.
14. *Nieukerken E. J. van, Doorenweerd C., Stokvis F. R., Groenenberg D. S. J.* DNA barcoding of the leaf-mining moth subgenus *Ectoedemia* s. str. (Lepidoptera: Nepticulidae) with COI and EF1-α: two are better than one in recognising cryptic species // Contr. Zool. 2012. 81: 1—24.
15. *Nieukerken E. J. van, Wagner D. L., Baldessari M., Mazzon L., Angeli G., Girolami V., Duso C., Doorenweerd C. Antispila oinophylla* new species (Lepidoptera, Heliozelidae), a new North American grapevine leafminer invading Italian vineyards: taxonomy, DNA barcodes and life cycle // ZooKeys, 2012. 170: 29—77.
16. *Nieukerken E. J. van, Doorenweerd C., Ellis W. N., Huisman K. J., Koster J. C., Mey W., Muus T. S. T. Bucculatrix ainsliella* Murtfeldt, a new North American invader already common on red oaks (*Quercus rubra*) in Western Europe (Bucculatricidae) // Nota Lepidopterologica. 2012. 35: 135—159.
17. *Ratnasingham S., Hebert P. D. N.* BOLD: The Barcode of Life Data System (http://www.barcodinglife.org) // Molecular Ecology Notes. 2007. 7: 355—364.
18. *Scheffer S. J., Lewis M. L., Joshi R. C.* DNA barcoding applied to invasive leafminers (Diptera: Agromyzidae) in the Philippines // Ann. Entomol. Soc. Am. 2006.99 (2): 204—210.
19. *Šefrova H. Phyllonorycterissikii* (Kumata, 1963) — bionomics, ecological impact and spread in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae) // Acta Universitatis agriculturae et silviculturae mendelianae brunensis / Sbornik Mendelovy zemědělské a lesnické university v Brné, 2002. 3: 99—104.

***

УДК 581.24.31:581.54.12+630*181.7+57.087.1](235.222)

ОЦЕНКА ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ КЕДРОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ

Д. А. ДЕМИДКО

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Приводится методика классификации древостоев кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour по жизненному состоянию с использованием определительных таблиц. При классифицировании использованы виталитетные спектры, что повышает информативность оценки жизненного состояния по сравнению с широко используемыми интегральными индексами.

Одной из задач, возникающих при решении связанных с защитой леса вопросов, является задача об отнесении древостоя к той или иной группе по его состоянию (санитарному или жизненному). В ряде научных публикаций [2, 4, 5, 6, 8] и прикладных руководствах [12] предложены те или иные критерии оценки состояния древостоев. Однако имеются причины методологического характера, заставляющие искать их аналоги, лучше удовлетворяющие современным подходам к оценке состояния. В основе этих подходов лежат понятие о виталитетном спектре, шестибалльная шкала категорий состояния [14] и теория измерений [11].

В большинстве случаев [2, 5, 6, 8] каждой из выделяемых в конкретной шкале категорий состояния присваивается числовая оценка: на ее основе затем рассчитывается интегральный показатель состояния древостоя, по которому и производится группировка. Однако при этом состояние деревьев оценивается в порядковой шкале, для вычислений в которой операции сложения и умножения не имеют смысла [11]. Кроме того, в этом случае сравниваются не виталитетные спектры, а лишь одна из их характеристик. Очевидно, что из близости значений единственного показателя не следует сходство двух сравниваемых объектов [10], что для рассматриваемой задачи было показано достаточно давно [9].

Ю. А. Злобиным [4] предлагается сравнивать именно распределения деревьев по категориям состояния, группируя реально описанные распределения на основе сравнения с типовыми. Однако используемая им шкала, состоящая из трех градаций, менее информативна по сравнению с обычно используемой шестибалльной шкалой (см. ниже). Увеличение же числа градаций вынуждает к многократному увеличению количества типовых виталитетных спектров, что неоправданно усложняет процедуру группировки.

Целью данной работы является разработка метода группировки древостоев кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour по жизненному состоянию с использованием виталитетных спектров.

Таблица 1. Распределение деревьев по категориям состояния в исследованных древостоях

Древостой	Категории состояния						Номер кластера и евклидово расстояние до его центра	Жизненное состояние по А. В. Алексееву [2]
	I	II	III	IV	V	VI		
7 II	65.4	5.6	26.0	0.0	0.0	3.0	1 (0.00)	здоровый
7 III	42.2	32.8	23.4	1.2	0.0	0.5	3 (2.21)	ослабленный
8 I	40.8	33.7	17.7	2.7	0.0	5.1	3 (2.88)	ослабленный
8a I	53.6	27.9	16.7	1.8	0.0	0.0	3 (4.50)	здоровый
9 I	35.7	41.5	20.2	2.4	0.0	0.3	5 (3.68)	ослабленный
12 I	36.2	29.2	27.6	7.1	0.0	0.0	3 (4.52)	ослабленный
13 I	46.9	31.9	12.2	2.3	0.0	6.7	3 (4.36)	ослабленный
13 II	44.9	27.8	20.9	4.4	0.0	2.0	3 (0.81)	ослабленный
13 III	18.1	15.8	27.2	18.7	10.7	9.5	4 (0.00)	сильно ослабленный
13a I	6.9	56.1	20.3	6.5	0.0	10.3	6 (0.00)	ослабленный
13a II	90.5	7.8	1.6	0.0	0.0	0.0	2 (1.08)	здоровый
13a III	90.1	8.0	1.5	0.0	0.3	0.0	2 (1.02)	здоровый
14 I	34.6	39.2	17.9	1.5	0.0	6.8	5 (2.82)	ослабленный
14 II	27.8	38.6	15.0	14.8	0.0	3.8	5 (3.81)	ослабленный
14 III	36.2	32.0	11.7	11.8	0.0	8.4	5 (3.90)	ослабленный
15 I	85.7	5.4	2.1	5.3	0.0	1.6	2 (2.09)	здоровый
15 II	43.3	21.3	29.2	4.0	0.0	2.3	3 (4.65)	ослабленный

Примечание. В графе «древостой» арабская цифра обозначает номер постоянной пробной площади (ППП), римская — ярус (поколение).

Исследования проводили в южной части Северо-Восточного Алтая (Кыгинский высотный профиль, расположенный на территории Алтайского заповедника). Пробные площади находились на

высотах от 950 до 2000 м над уровнем моря. Основным объектом исследования являлся древостой элемента леса [13]. Состояние деревьев оценивали по методике В. А. Алексеева [2] с незначительными изменениями, внесенными с учетом особенностей породы [3]. Каждое учтенное дерево относили к одной из шести категорий состояния: I (здоровые), II (ослабленные), III (сильно ослабленные), IV (отмирающие), V (свежий сухостой), VI (старый сухостой). Представленность каждой категории состояния рассчитывалась по сумме квадратов площадей сечений. Для каждого древостоя вычисляли процентную долю деревьев всех категорий состояния, результатом чего являлся виталитетный спектр [20] древостоя (табл. 1). Группировку виталитетных спектров исследованных древостоев проводили с помощью кластерного анализа по методам Варда и *k*-средних [7]. Выбор методов обусловливался стабильностью их работы. В качестве меры близости использовали евклидово расстояние, рекомендуемое при условии однородности компонентов вектора наблюдений по физическому смыслу и одинаковой их важности с точки зрения решения задачи [1], а также в случае отсутствия априорных предположений о форме кластеров [7]. Устойчивость полученной классификации оценивали с помощью метода складного ножа (jackknife) с двумя выколотыми точками [11].

Таблица 2. Евклидовы расстояния между кластерами

	1	2	3	4	5	6
1						
2	13,82					
3	13,25	21,89				
4	21,82	32,15	14,67			
5	19,20	26,63	6,21	13,6		
6	31,90	39,94	19,03	18,5	13,50	

В результате разбиения совокупности исследованных виталитетных спектров было выделено шесть кластеров. Состав кластеров и расстояние их членов до центра кластера представлены в табл. 1, расстояние между кластерами — в табл. 2, усредненные виталитетные спектры кластеров — на рис. 1. В большинстве случаев межкластерные расстояния в несколько раз превышают расстояние от объекта до центра кластера. Анализ по методу складного ножа подтвердил высокую устойчивость полученной группировки. Ее нарушение было зафиксировано в 12 подвыборках из 136 (8,8 %). Наиболее устойчиво выделялся кластер 6, классифицированный во всех рассмотренных подвыборках в качестве отдельной группы. Изменение состава кластеров 1, 2, 4 или объединение их с другими кластерами было зафиксировано в одном случае (0,7 %) для каждого из них. Состав кластеров 3 и 5 изменялся во всех 12 случаях отмеченных нарушений устойчивости группировки.

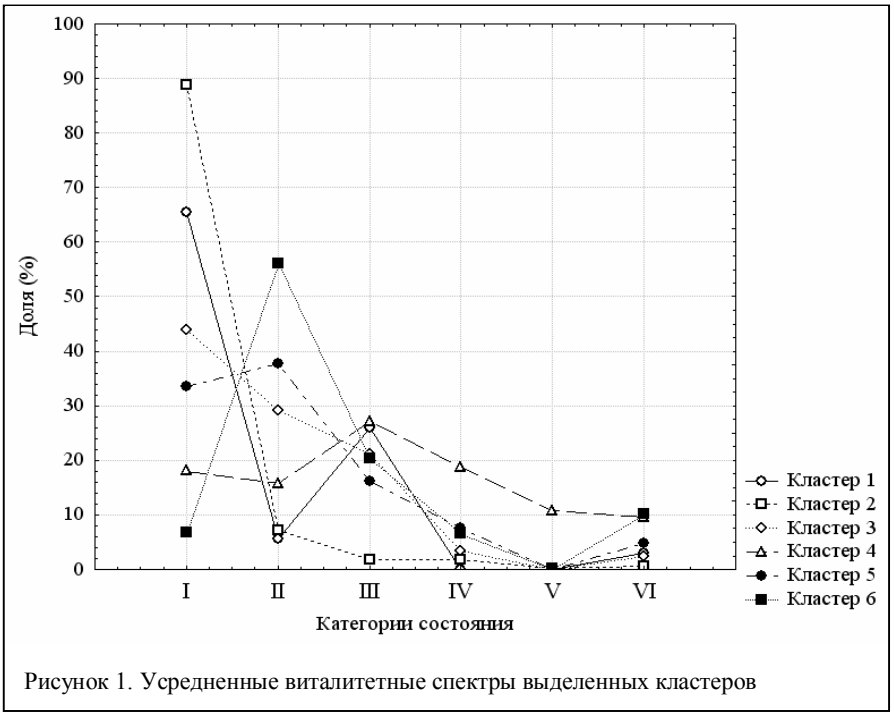


Рисунок 1. Усредненные виталитетные спектры выделенных кластеров

Наличие классификации позволяет выделить небольшое число признаков, на основании которых объект относится к тому или иному классу. Так, для кластера 1 таким признаком служит наличие четко выраженных максимумов в категориях состояния I и III (рис. 1). Кластер 2 выделяется благодаря значительной доле деревьев I категории состояния (более 85 %) (рис. 1). Диагностическим признаком для выделения кластера 6 служит высокая доля деревьев II категории состояния (в рассматриваемом примере превышает 55 %) (рис. 1). Для кластера 4 характерно относительно равномерное распределение деревьев по состоянию с максимумом в III категории (рис. 1).

Наибольшую сложность представляет разграничение по формальным признакам кластеров 3 и 5 (рис. 1). В пределах виталитетных спектров, входящих в их состав, наблюдается переход от преобладания деревьев I категории состояния со значительным участием II категории (I ярус на ППП 8а) до относительно небольшого преобладания II категории (II ярус на ППП 14) (табл. 1). Надежнее всего эти кластеры разграничиваются по соотношению в виталитетном спектре долей деревьев I и II категорий состояния:

$$Q_{I/II} = \frac{p_I}{p_{II}},$$

где p_I и p_{II} — доли в виталитетном спектре деревьев I и II категорий состояния соответственно.

Выработанные правила классификации виталитетных спектров кедровых древостоев можно представить в виде следующего ключа:

1. Выраженные максимумы имеются одновременно в I и III категориях состояния; доля деревьев этих категорий превосходит любую другую на 20 % и более…… кластер 1
   Выраженных максимумов одновременно в I и III категориях состояния нет…… 2
2. Доля деревьев I категории состояния 70 % и более…… кластер 2
   Доля деревьев I категории состояния менее 70 %..... 3
3. Доля деревьев I категории состояния 20…70 %..... 4
   Доля деревьев I категории состояния менее 20 %..... 5
4. $Q_{I/II}$ больше или равен 1,1……..... кластер 3
   $Q_{I/II}$ меньше 1,1……..... кластер 5
5. Наибольшую долю занимают деревья III категории состояния…..... кластер 4
   Наибольшую долю (по крайней мере 40 %) занимают деревья II категории состояния…… кластер 6

При сравнении определения состояния древостоев по какому-либо интегральному индексу с таковым по предложенному нами методу очевидно, что последний обеспечивает более корректное выделение групп древостоев. Например, при использовании индекса жизненного состояния В. А. Алексеева [2] исследованные древостои делятся на три группы (табл. 1). Однако применение кластерного анализа показывает неоднородность этих групп. Так, к здоровым (по В. А. Алексееву) древостоям отнесены представители кластеров 1, 2 и 3 (табл. 1).

Необходимо, однако, оговорить ограничения, налагаемые на применение приведенной здесь определительной таблицы. В выборке, использованной при ее составлении, слабо представлены древостои с преобладанием II—III категорий состояния и отсутствуют древостои с преобладанием категорий IV—VI. Между тем важное место в практике лесозащиты занимает именно работа в древостоях, находящихся на различных стадиях усыхания [6]. Поэтому ключ нуждается в дальнейшей доработке с возможно более широким привлечением данных по ослабленным, усыхающим и усохшим древостоям.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Айвазян С. А., Бухштабер В. М., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д.* Прикладная статистика: классификация и снижение размерности. М.: Финансы и статистика, 1989. 607 с.
2. *Алексеев В. А.* Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51—57.
3. *Демидко Д. А.* Шкала оценки состояния деревьев кедра сибирского в ненарушенных древостоях Горного Алтая // Проблемы кедра. Вып. 7. Томск: ИОА СО РАН, 2003. С. 56—61.
4. *Злобин Ю. А.* Оценка качества ценопопуляций подроста древесных пород // Лесоведение. 1976. № 6. С. 72—79.
5. *Карпенко А. Д.* Динамика поражения хвои ели сибирской в районе хронического загрязнения двуокисью серы // Экология и защита леса. Л.: ЛТА, 1981. С. 39—42.
6. *Ковалев Б. И.* Состояние, факторы, его определяющие, и организация мониторинга хвойных лесов Центральной Сибири и Вятско-Камского региона. Брянск, 2000. 228 с.
7. *Мандель И. Д.* Кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1988. 176 с.
8. *Мозолевская Е. Г.* Методы интегральной оценки состояния деревьев и насаждений // Методы мониторинга вредителей и болезней леса. Т. III. М.: ВНИИЛМ, 2004. С. 105—108.
9. *Мозолевская Е. Г., Катаев О. А., Соколова Э. С.* Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса. М.: Лесная пром-сть, 1984. 152 с.
10. *Орлов А. И.* О проверке однородности двух независимых выборок // Заводская лаборатория. 2003. № 1. С. 55—60.
11. *Орлов А. И.* Прикладная статистика. М.: Экзамен, 2004. 656 с.
12. *Руководство* по планированию, организации и ведению лесопатологических обследований. Рослесхоз, 2007. 73 с.
13. *Семечкин И. В.* Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 253 с.
14. *Alexeyev A. V.* Forest health diagnosis and its application in air pollution impact studies // Air pollution effects on vegetation: Proceedings of the Second US-USSR symposium. 1989. P. 135—141.

***

УДК 577.19

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА УСТОЙЧИВОСТЬ МОЛЕКУЛ ФЕРОМОНОВ НАСЕКОМЫХ-КСИЛОФАГОВ: КВАНТОВО-ХИМИЧЕСКИЙ ПОДХОД

П. В. АРТЮШЕНКО[1], С. А. ВАРГАНОВ[1, 2], Ф. Н. ТОМИЛИН[1, 3], А. А. КУЗУБОВ[1], С. Г. ОВЧИННИКОВ[1, 3], П. Е. ВОЛКОВА[4], Т. М. ОВЧИННИКОВА[5], В. Г. СУХОВОЛЬСКИЙ[4, 5]

[1] Институт физики им. Л. В. Киренского СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Университет штата Невада, США
[3] Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия
[4] Международный научный центр исследования экстремальных состояний человека при Президиуме КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия
[5] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В работе рассматривается устойчивость к факторам внешней среды феромонов трех видов насекомых-ксилофагов: короеда-типографа *Ips typographus* L., черного пихтового усача *Monochamus urussovi* Fisch. и черного соснового усача *Monochamus galloprovincialis* Oliv. Свойства молекул феромонов и характеристики воздействия на них оценивались расчетным путем, с использованием квантово-химических методов. Проведенные расчеты показали, что на структуру феромонов возможно влияние внешних факторов, например, солнечного света. Под действием света в молекулах феромонов могут изменяться межатомные расстояния и углы связи, что приводит к активации молекулы. Полярность молекул феромонов позволяет предположить, что для них возможны реакции с полярными молекулами, например, с молекулами воды, содержащейся в воздухе.

Возможности размножения насекомых во многом определяются способностью отдельных особей к эффективному поиску половых партнеров. У насекомых для поиска половых партнеров используется система феромонной коммуникации. Надежность системы феромонной коммуникации определяется двумя основными факторами: уровнем шума в канале передачи информации, связанного с вариабельностью направления движения молекул феромонов, выделяемых особями, и устойчивостью молекул феромонов — носителей информации к факторам внешней среды: температуре, световому режиму, влажности воздуха и т. д.

В данной работе рассматривается устойчивость к факторам внешней среды феромонов трех видов насекомых-ксилофагов: короеда-типографа *Ips typographus* L., черного пихтового усача *Monochamus urussovi* Fisch. и черного соснового усача *Monochamus galloprovincialis* Oliv. Черный пихтовый усач встречается по всей Северо-Восточной Европе, в Сибири, Монголии, Северо-Восточном Китае, Корее и Японии. Особи этого вида завершают свое развитие в течение 1—3 лет, чаще всего развитие занимает два года. Период активности жуков этого вида — с конца мая по сентябрь [4, 8]. Черный сосновый усач обитает в умирающих или мертвых хвойных деревьях в Северной Америке, Азии и Европе [3]. Самок этого вида привлекают летучие соединения, выделяемые самцами, но мужские особи почти не реагируют на феромоны самок [5].

Большинство молекул феромонов рассматриваемых видов насекомых относятся к терпенам (класс углеводородов) и их производным, терпеноидам [2, 7, 11—612]. В состав феромонов короеда-типографа и черного соснового усача входят также непредельные спирты. В некоторых работах приводится, что наиболее привлекательна смесь из следующих компонентов: альфа-пинена, этанола, ипсенола, ипседенола и 2-метил-3-бутен-2-ола [6]. Все молекулы феромонов короеда-типографа содержат в структуре один атом кислорода, входящий в состав спиртовой группы, что делает молекулы полярными. Среди молекул феромонов черного пихтового усача нет кислородсодержащих соединений. Все молекулы рассматриваемых феромонов содержат одну или две двойные связи.

Так как экспериментальное изучение воздействия факторов внешней среды на молекулы феромонов представляет собой достаточно трудную техническую задачу, свойства молекул феромонов и характеристики воздействия на них оценивались расчетным путем, с использованием квантово-химических методов. Для расчета молекул был использован метод B3LYP/6-31(p, d) [1, 9—10]. Для всех изученных молекул феромонов были рассчитаны такие спектральные характеристики, как энергия и длина волны поглощения. Были вычислены значения длин волн и энергии электронных переходов при поглощении молекулами феромонов квантов света с соответствующей силой осциллятора (сила осциллятора соответствует интенсивности переходов). Данную длину волны (энергию) можно интерпретировать как достаточную для перевода молекулы в возбужденное состояние. Помимо расчета энергетических характеристик молекул, связанных с переходом в возбужденное состояние, был проанализирован процесс перехода электронов при возбуждении с занятых орбиталей на вакантные. Анализ этого процесса дает информацию об относительной реакционной способности молекул и о возможных местах протекания химической реакции.

Проведенные расчеты показали, что на структуру феромонов возможно влияние внешних факторов, например, солнечного света. Под действием света в молекулах феромонов могут изменяться межатомные расстояния и углы связи, что приводит к активации молекулы. Полярность молекул феромонов позволяет предположить, что для них возможны реакции с полярными молекулами, например, с молекулами воды, содержащейся в воздухе.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Becke A. D.* Density-functional exchange-energy approximation with correct asymptotic behavior // Phys. Rev. A. 1988. V. 38. P. 3098.
2. *Byers J. A.* Behavioral mechanisms involved in reducing competition in bark beetles // Holarctic Ecology. 1989. V. 12 (4). P. 466—476.
3. *Evans H. F., McNamara D. G., Braasch H., Chadoeuf J., Magnusson C.* Pest Risk Analysis (PRA) for the territories of the European Union (as PRA area) on *Bursaphelenchus xylophilus* and its vectors in the genus *Monochamus* // EPPO Bull (1996). 26:199—249.
4. *Hellrigl K. G.* Die Bionomie der europaischen *Monochamus*-Arten (Coleopt., Cerambycid.) und ihre Bedeutung fur die Forst und Holzwirtschaft // Redia (Serie 3). 1971. V. 52. P. 367—509.
5. *Ibeas F., Diez J. J., Pajares J. A.* Olfactory sex attraction and mating behaviour in the pine sawyer *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae) // J. Insect Behav. 2008.V. 21. P. 101—110.
6. *Ibeas F., Gallego D., Diez J. J., Pajares J. A.* An operative kairomonal lure for managing pine sawyer beetle *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera: Cerambycidae) // J. Appl. Entomol. 2007. P. 131, 13—20.
7. *Kobayashi F., Yamane A., Ikeda T.* The Japanese pine sawyer beetle as the vector of pine wilt disease // Annu. Rev. Entomol. 1984. V. 29. P. 115—135.
8. *Kolk A., Starzyk J. R.* The Atlas of Forest Insect Pests. Multico: The Polish Forest Research Institute. Warszawa, 1996. 705 p.
9. *Lee W., Yang A., Parr R. G.* Development of the Colle-Salvetti Correlation — Energy Formula into a Functional of the Electron Density // Phys. Rev. B. 1988. P. 37, 785.
10. *Miehlich B., Savin A., Stoll H., Preuss H.* Results obtained with the correlation energy density functionals of Becke and Lee, Yang and Parr // Chem. Phys. Lett. 1989. V. 157, 200.
11. *Pajares J. A., Alvarez G., Ibeas F., Gallego D., Hall D. R., Farman D. I.* Identification and field activity of a male-produced aggregation pheromone in the pine sawyer beetle, *Monochamus galloprovincialis* // J. Chem Ecol. 2010. V. 36 (6): 570—83.
12. *Schlyter F., Birgersson G., Leufven A.* Inhibition of attraction to aggregation pheromone by verbenone and ipsenol density regulation mechanisms in bark beetle *Ips typographus* // J. Chem. Ecol. 1989. 15 (8): 2263—2277.

***

УДК 574.34

МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ-ВРЕДИТЕЛЕЙ В АЛЬПАХ

Ю. В. БЕККЕР

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Разработана ARMA-модель динамки численности лесных насекомых альпийской зоны. Анализ модели показывает, что модельные временные ряды совпадают по амплитуде и фазе с рядом натурных данных, что доказывает корректность предложенной AR-модели для описания перманентных вспышек численности лесных насекомых.

Для целого ряда видов лесных насекомых наблюдаются циклические колебания плотности популяции. Вспышки массового размножения таких видов характеризуются как перманентные [1]. Целью данной работы является моделирование динамики численности лесных насекомых с перманентным типом вспышки массового размножения. Верификация модели производилась на данных о динамике численности насекомых-вредителей в Альпах [3].

Для упрощения работы с нестационарными временными рядами популяционной динамики выполнялись переход к логарифмической шкале, выделение из первоначального ряда динамики численности лесных насекомых постоянной составляющей, тренда и высокочастотной (с частотами Найквиста свыше 0.25 Гц) составляющей временного ряда. Трансформированный временной ряд являлся стационарным случайным процессом (Linear Time-Invariant Set). Переход к LTI-процессу позволил существенно упростить дальнейший анализ и применить для изучения временных рядов стандартные методы корреляционного и спектрального анализа.

Для моделирования динамики численности лесных насекомых была рассмотрена ARMA (2, 2)-модель [2]:

$$L(s) = A_0 + A_1 L(s-2) + A_2 L(s-1) + A_3 W(s) + A_4 W(s-1) \ , \qquad (1)$$

где *L(s)* — логарифм плотности популяции *s*-года; *L(s-1)* — логарифм плотности популяции (*s-1)*-го года; *L(s-2)* — логарифм плотности популяции *(s-2)*-го года; *W(s-1)* — ГТК (гидротермический коэффициент Селянинова) *(s-1)*-го года; *W(s)* — ГТК *s*-года; A_0, …, A_4 — некоторые константы.

Для расчета ГТК за период наблюдений за лесными насекомыми использовались временные ряды среднемесячной температуры и влажности с июня по август, взятые в базе данных [4].

Расчеты коэффициентов A_0, …, A_4 уравнения (1) методом МНК производились в программе Statistica 6.0.

ARMA (2, 2)-модель для временного ряда динамики численности серой лиственничной листовертки *Zeiraphera griseana* L. в Oberengadin (Швейцария) длиной 27 лет имеет следующий вид:

$$L(s) = 1.6 - 0.76L(s-2) + 1.29L(s-1) - 1.44W(s) - 0.16W(s-1). \qquad (2)$$

Связь модельных расчетов и ряда данных учетов численности серой лиственничной листовертки в долине Oberengadin — высокая (рис. 1), так как коэффициент детерминации $R^2 = 0.85$.

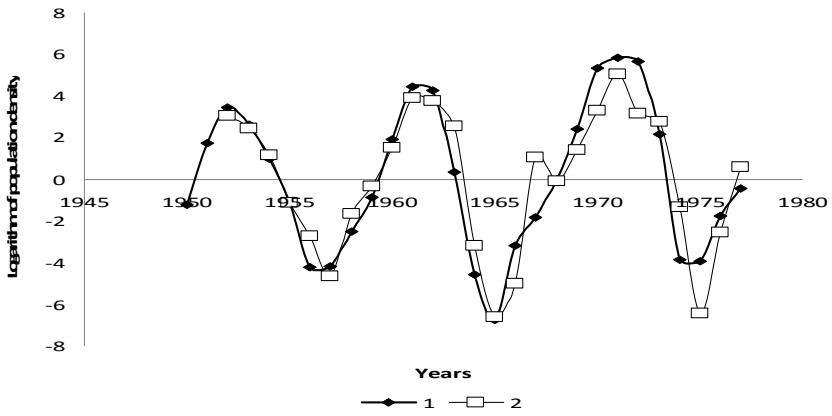


Рисунок 1. Динамика численности серой лиственничной листовертки (1 — данные учетов популяции серой лиственничной листовертки; 2 — модельные расчеты)

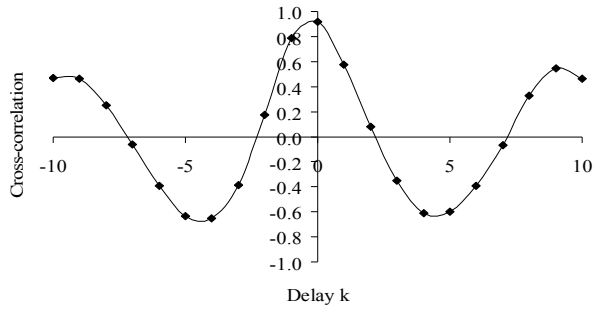


Рисунок 2. Кросс-корреляционная функция ряда натурных данных и модельного ряда

Для оценки согласия модели с натурными данными вычислялась взаимная корреляционная функция модельного временного ряда и трансформированного ряда натурных данных. Максимум взаимной корреляционной функции приходится на сдвиг k = 0, а значение взаимной корреляционной функции стремится к 1 (рис. 2), т. е. ряд модельных данных совпадает по фазе с рядом натурных данных.

Аналогичные вычисления были проделаны для других альпийских территорий. Результаты представлены в табл. 1.

Таблица 1. Расчет коэффициентов модельного уравнения динамики численности серой лиственничной листовертки по данным учетов в Альпах

Территория	Длина временного ряда, лет	Коэффициенты уравнения (1)*					R^2	K
		A_0	A_1	A_2	A_3	A_4		
Oberengadin, Switzerland	28	1.60/1.91	-0.76/0.13	1.29/0.12	-1.44/1.17	-0.16/1.17	0.85	0
Goms, Switzerland	12	2.54/3.9	-0.79/0.21	1.29/0.24	-0.01/1.99	-2.56/2.6	0.82	0
Valle Aurina, Italy	20	-2.2/1.95	-0.96/0.17	1.36/0.15	1.04/1.12	0.87/1.17	0.89	0
Lungau, Austria	20	4.54/1.8	-0.71/0.13	1.21/0.13	-2.82/1.07	-1.6/1.06	0.90	0

* в числителе — значение коэффициента, в знаменателе — стандартная ошибка коэффициента.

Также проведены расчеты и для других видов альпийской зоны, чешуекрылы *Exapate duratella* Heyden, *Epirrita autumnata* (Borkhausen), *Ptycholomoides aeriferana* (Herrich-Schaffer), *Teleiodes saltuum* (Zeller), *Spilonota laricana* (Heinemann) и пилильщика *Pristiphora laricis* (Hartig). Показано, что ARMA-

модель неприменима для описания временных рядов плотности популяции большинства перечисленных видов, так как описанные этими рядами процессы являлись марковскими, а автокорреляционная функция не давала порядок 2. Тем не менее для четырех временных рядов автокорреляционная функция показала возможность создания ARMA-модели, результаты представлены в табл. 2.

Таблица 2. Расчет коэффициентов модельного уравнения (1) динамики численности различных видов насекомых в Альпах

Территория / Вид	Длина временного ряда, лет	Коэффициенты уравнения (1)*					R^2	k
		A_0	A_1	A_2	A_3	A_4		
Oberengadin, Switzerland / *Exapate duratella*	28	3.33/1.31	-0.62/0.14	1.18/0.14	-1.63/0.82	-1.59/0.8	0.82	0
Oberengadin, Switzerland / *Ptycholomoides aeriferana*	28	3.42/0.92	-0.12/0.16	0.75/0.17	-1.48/0.59	-1.36/0.58	0.62	0
Valle Aurina, Italy / *Oporinia autumnata*	20	1.97/1.19	-0.55/0.23	0.47/0.23	-0.3/0.68	-0.91/0.67	0.46	0
Lungau, Austria / *Teleiodes saltuum*	20	7.39/2.22	-0.7/0.34	-0.8/0.26	-0.29/0.73	-2.36/1	0.55	0

* в числителе — значение коэффициента, в знаменателе — стандартная ошибка коэффициента.

Связь ряда модельных данных с LTI-рядом натурных данных слабее, чем при моделировании рядов плотности популяции серой лиственничной листовертки. Это объясняется тем, что плотность популяции чешуекрылых *O. autumnata*, *P. aeriferana*, *T. saltum* мала и колебания ее незначительны, соответственно, резких подъемов в данных временных рядах не наблюдается.

Таким образом, полученная ARMA-модель подходит для описания видов с перманентным типом вспышки численности лесных насекомых. Равенство нулю фазового сдвига k между модельным рядом и LTI-рядом, близость к единице коэффициента детерминации для использованных выборок показывают, что модельные временные ряды совпадают по амплитуде и фазе с рядом натурных данных. Это доказывает корректность предложенной AR-модели для описания перманентных вспышек численности лесных насекомых. Хорошие результаты можно получить при использовании ARMA (2, 2)-модели, если моделировать динамику численности лесных насекомых для видов с циклическими колебаниями численности и с большой амплитудой данных колебаний, таких как серая лиственничная листовертка.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г., Суховольский В. Г. и др.* Популяционная динамика лесных насекомых / А. С. Исаев. М.: Наука, 2001. 374 с.
2. *Дуброва Т. А.* Статистические методы прогнозирования: учеб. пособие. М.: ЮНИТИ, 2003. 204 с.
3. *Baltensweiler W.* The folivore guild on larch (*Larix decidua*) in the Alps // Baranchikov, Yuri N.; Mattson, William J.; Hain, Fred P.; Payne, Thomas L., eds. Forest Insect Guilds: Patterns of Interaction with Host Trees; 1989. August 13—17, Abakan, Siberia, U.S.S.R. Gen. Tech. Rep. NE-153. Radnor, PA: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station. 1991. P. 145—164.
4. *European Climate Assessment & Dataset*. 2013 [Электронный ресурс]. URL: http://eca.knmi.nl/dailydata/index.php (дата обращения: 20.09.2013).

***

УДК 595.762

О ВЛИЯНИИ МЕТЕОУСЛОВИЙ НА ХОД МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ИНДИКАТОРНЫХ ВИДОВ ЖУЖЕЛИЦ *(COLEOPTERA, CARABIDAE)* БАРГУЗИНСКОГО ХРЕБТА (СЕВЕРНОЕ ПРИБАЙКАЛЬЕ)

Т. Л. АНАНИНА

ФГБУ «Заповедное Подлеморье», Улан-Удэ, Россия

АННОТАЦИЯ

Показан ход динамики численности индикаторных видов жужелиц Баргузинского хребта за 25-летний временной интервал. Установлен факт зависимости плотности населения от метеоусловий предыдущих лет. Отмечена положительная связь численности с температурой и отрицательная — с показателями влажности.

Долговременный мониторинг природных комплексов является приоритетным направлением научно-исследовательской деятельности российских заповедников. Представители семейства жужелиц вследствие их хорошей изученности, общепризнанных индикационных свойств, простоты и

стандартности методов учета широко используются для этой цели. Изучение флуктуации численности жужелиц, интегрального показателя состояния экосистем соответствует задачам мониторинговых исследований. В своей работе мы опирались на динамику плотности населения доминантных видов жужелиц за временной ряд 25 лет — показатель, характеризующий динамический процесс. Излагаются некоторые результаты многолетних исследований (1988—2012 гг.) индикаторных видов жужелиц на территории Баргузинского государственного заповедника, расположенного в центральной части западного ската одноименного хребта [1, 2]. Считается, что доминантные виды жужелиц адекватно отражают уровень общего биологического разнообразия экосистем и являются индикаторными [3]. В качестве модельных видов избраны *Pterostichus montanus* Motsch., *Carabus odoratus barguzinicus* Shil и *Pterostichus delutipes* Motsch., широко представленные в ряде местообитаний Баргузинского хребта. Все виды отнесены к широкому сибирскому ареалу (*C. odoratus barguzinicus* — байкальский подвид сибирского вида *C. odoratus* Motsch.) [4, 5], по экологической принадлежности — к горно-лесной, высокогорно-лесной и лесной группам [6], имеют значительный численный перевес над остальными видами (26,6 %, 17,3 %, 16,7 % соответственно) и рассматриваются нами в качестве супердоминантов [7, 8].

За период исследований на 11 постоянных стационарных площадях Баргузинского хребта отработано в общей сложности 21 550 ловушко-суток, отловлено свыше 150 тыс. экземпляров жужелиц 138 видов.

Установлено, что в суровом климате Северного Прибайкалья ведущими факторами, влияющими на биоту, являются температура воздуха и атмосферные осадки [1]. В нашем исследовании корреляционных связей «метеоданные — численность» основное внимание было уделено оценке количества тепла и влаги, а также их соотношения, имеющих большое влияние на жизнедеятельность жужелиц. Рассматривалось взаимодействие группы климатических параметров (31 фактор) с использованием рангового коэффициента корреляции Кендалла (r_τ) [8], оказывающих совокупное воздействие на состояние численности жужелиц.

Для проведения анализа внутригодовых изменений климатического режима на всех площадях в течение активного периода и зимней диапаузы жужелиц рассмотрены: температурные характеристики года, режим атмосферных осадков, глубина и продолжительность залегания снежного покрова, фенологические даты начала наступления сезонов. Рассчитаны индексы: гидротермический коэффициент Селянинова, суммы активных температур выше 0, 5, 10 ºС, продолжительность безморозного периода. По результатам корреляционного анализа выведены положительные зависимости плотности населения *Carabus odoratus* от суммы активных температур $t > 5$ ºС в сентябре—октябре позапрошлого года (К = 0,30), фенологических даты окончательного перехода $t > 10$ ºС текущего года (К = 0,313) и даты установления постоянного снежного покрова (К = 0,349) прошлого года. У *Pterostichus delutipes* зафиксирована положительная связь плотности населения с продолжительностью безморозного периода (К = 0,840), $t > 5$ ºС в июле (К = 0,29) и в сентябре—октябре (К = 0,30) прошлого года. Для *Pterostichus montanus* отмечено наличие связи с летними температурами $t > 5$ ºС (июнь—август) (К = 0,370) за прошлый год. ГТК Селянинова, характеризующий увлажненность местообитания (К = 0,299), глубина и продолжительность залегания снежного покрова (К = 0,375; К = 0,549), атмосферные осадки за прошлый и текущий годы оказывали на численность жужелиц негативное воздействие. Кроме того, исследование климата Баргузинского хребта за 55-летний период (1955—2012 гг.) помогло нам выявить общую тенденцию изменения метеорологических параметров. Установлено наличие положительного тренда (R^2 = 0,443) в изменении среднегодовой температуры воздуха. Потепление в весенне-летне-осенние месяцы вносит существенный вклад в увеличение продолжительности безморозного периода, влияющего на длительность онтогенетических стадий развития и успешность размножения жужелиц. Отмечена значительная величина достоверности коэффициента аппроксимации (R^2 = 0,608) для этого климатического параметра. Особенно резкий рост продолжительности безморозного периода наблюдается с 2000 г., когда отклонения от среднемноголетней величины (65 дней) составили 76—152 % [2]. Эти данные согласуются с исследованиями других авторов [9]. На рис. 1 представлены траектории многолетней динамики численности доминантных видов Баргузинского хребта. На диаграммах прослеживается тенденция увеличения амплитуды колебаний плотности населения исследуемых видов. На наш взгляд, это связано с наблюдаемыми климатическими изменениями на исследуемой территории — ростом среднегодовой температуры воздуха, удлинением безморозного периода и снижением увлажнения с середины 90-х — начала 2000 гг.

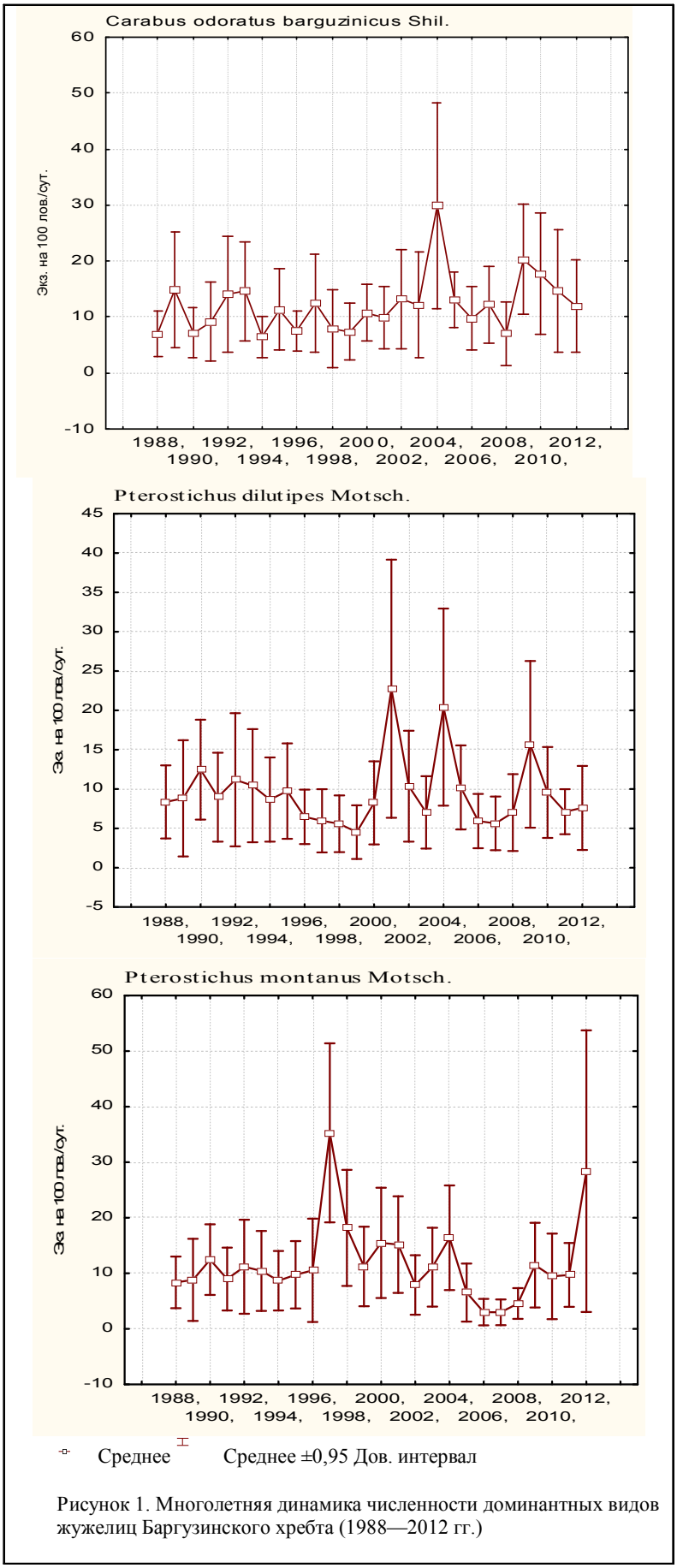


Рисунок 1. Многолетняя динамика численности доминантных видов жужелиц Баргузинского хребта (1988—2012 гг.)

ЛИТЕРАТУРА
1. *Ананина Т. Л.* Жужелицы западного макросклона Баргузинского хребта. Монография. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2006. 201 с.
2. *Ананина Т. Л.* Динамика численности жужелиц в горных условиях Северо-Восточного Прибайкалья. Монография. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2010. 136 с.
3. *Чернов Ю. И.* Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 580 с.
4. *Городков К. Б.* Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР. Л., 1984. С. 3—21.
5. *Шиленков В. Г.* Значение байкальского фаунистического рубежа на примере ареалов жуков-жужелиц // Проблемы систематики, экологии и токсикологии беспозвоночных. Иркутск: Изд-во ИГУ, 2000. С. 58—66.
6. *Shilenkov V. G.* The carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) of the Republic of Tuva and their faunistic and ecological affinities. Russian Entomological journal. 1998. Vol. 7 (1—2). P. 15—30.
7. *Ананина Т. Л.* Население жужелиц (Coleoptera, Carabidae) как индикатор состояния природных комплексов Баргузинского заповедника // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда / Труды V региональной науч.-практ. конф. Барнаул, 2002. С. 12—18.
8. *Песенко Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
9. *Шимараев М. Н., Синюкович В. Н., Куимова Л. Н., Троицкая Е. С.* Тенденции изменений климата и гидрологических процессов в озере Байкал в условиях глобального потепления // Анализ и стохастическое моделирование экстремального стока на реках Евразии в условиях изменения климата / Матер. междунар. науч. семинара, Иркутск, 16—23 июня 2003 г. Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2004. С. 213—220.

***

УДК 595.44

О СЕЗОННЫХ АСПЕКТАХ НАСЕЛЕНИЯ НАПОЧВЕННЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ В КЕДРОВНИКЕ ШОРСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА

Л. А. ТРИЛИКАУСКАС

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия
Шорский национальный парк, Таштагол, Россия

АННОТАЦИЯ
Дана характеристика структуры весеннего и осеннего аспекта населения напочвенных членистоногих в кедровнике черничном зеленомошном в Шорском национальном парке. Сделан анализ основных синэкологических характеристик населяющих герпетобий паукообразных (Aranei, Opiliones), насекомых (Carabidae, Staphylinidae, Formicidae) и многоножек (Chilopoda, Diplopoda). Проведено сравнение двух сезонных аспектов.

Особо охраняемые природные территории являются приоритетными для организации и проведения долговременных наблюдений за динамикой природных сообществ. Происходящие в течение сезона изменения в условиях жизни организмов находят свое отражение в динамике основных синэкологических параметров как отдельных таксономических групп, так и всего животного населения. В последние годы процесс изучения временной динамики населения ряда групп членистоногих-герпетобионтов несколько активизировался. Наиболее распространенным объектом такого рода исследований стали жуки-жужелицы [2, 3, 4] и пауки [5, 6, 8]. Однако в Алтае-Саянском регионе исследования сезонной динамики населения наземных членистоногих проводились лишь на Северо-Восточном Алтае. Сезонные аспекты населения жужелиц в этом регионе рассматриваются в работе С. Б. Иванова и Р. Ю. Дудко [2]. Сезонная динамика населения пауков окрестностей Телецкого озера описана в статье Л. А. Триликаускаса и С. М. Пономаревой [7], но сезонные аспекты в этой работе не обсуждаются. Приходится констатировать, что число публикаций, посвященных сезонной динамике как всего населения членистоногих-герпетобионтов [8, 9], так и отдельных таксономических групп все еще очень мало [4, 5]. При исследовании разных групп членистоногих обычно выделяют три основных сезонных аспекта [1, 2], позволяющих достаточно полно выявить состав населения исследуемых объектов в течение сезона. Весна 2012 года оказалась поздней, с задержкой на 2—3 недели, в связи с чем сборы в первой половине июня выявили именно весенний аспект населения. Это подтверждается полученными данными.

Цель работы — дать характеристику структуры населения напочвенных членистоногих кедровника в Шорском национальном парке в весеннем и осеннем аспектах, сравнив полученные синэкологические характеристики населения отдельных групп герпетобионтов.

Материалом для данной публикации стали результаты сборов почвенными ловушками членистоногих-герпетобионтов, проведенные в кедровнике чернично-папоротниковом зеленомошном,

произрастающем на склоне западной экспозиции хребта Бийская Грива в истоках реки Таймет (южная часть Шорского национального парка) в первой половине июня (7—15.06.2013) и в третьей декаде августа 2013 года (23.08 — 01.09). Для сбора материала применялись стандартные пластиковые стаканчики диаметром 6 см. В качестве фиксатора использован разбавленный водой тосол в соотношении 1:5. В общей сложности собрано 1005 экземпляров наземных членистоногих. К супердоминантам отнесены виды, составляющие более 30 % от всего населения своей группы, к доминантам — если этот показатель превысил 10 %. В таблицах использованы следующие обозначения: M — среднее число особей на 1 ловушку; m — ошибка средней; S_x — среднее квадратичное отклонение; λ — коэффициент агрегации.

Краткое описание биотопа: кедровник чернично-папоротниковый зеленомошный. Древостой образован сосной кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) (сомкнутость крон 60 %) с участием пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) (сомкнутость крон 40 %). Кустарниковый ярус неразвит. Встречаются единичные кусты рябины (*Sorbus sibirica* Hedl.) и спиреи средней (*Spirea media* Franz Schmidt). Травяно-кустарничковый ярус: проективное покрытие 90 %. Образован *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Athyrium filIx-femina* (L.) Roth, *Vaccinium myrtillus* L. и другими видами. Мохово-лишайниковый ярус (проективное покрытие 80 %) образован *Pleurozium schreberi* (Brid.), *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.

В табл. 1 приведены результаты количественного учета различных групп напочвенных членистоногих в кедровнике (весенний аспект). В результате проведенных исследований установлено, что в это время доминировали жуки-жужелицы (Carabidae), на долю которых пришлось около трети всего населения герпетобионтов. Супердоминантом стал *Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1820, доминантом — *Pterostichus virescens* (Gebler, 1833). Всего отмечено 7 видов. Единичными экземплярами представлены Geotrupidae, Curculionidae, Tenebrionidae. Менее 1 % составили жуки семейства Leiodidae, подсемейства Cholevinae. Доля стафилинов оказалась ниже 10 %. Другой значимой в качественном и количественном плане группой были муравьи. Население муравьев в исследованном кедровнике включает не менее 8 видов с доминированием представителей рода *Myrmica*. Все живущие в кедровнике виды строят гнезда либо в почве, либо в древесине. Хорошо развитый моховой покров и во множестве встречающиеся валежины и сухостойные деревья создают для них благоприятную среду обитания. По динамической плотности муравьи уступают лишь Carabidae и Arachnida. Вполне объясним и один из самых высоких среди исследованных групп коэффициент агрегации, полученный для муравьев. Выше он только у жуков-стафилинов.

Таблица 1. Вариационно-статистические и количественные характеристики населения основных групп членистоногих в герпетобии кедровника (весенний аспект)

Таксоны	Динамическая плотность (экз.) на 100 ловушек в сутки	M ± m	Доля (%)	S_x	λ
Aranei	77	6,18 ± 1,30	**11,7**	4,32	1,7
Opiliones	100	8,00 ± 0,72	**15,2**	2,40	0,85
Carabidae	217	17,36 ± 2,16	**32,9**	7,19	1,73
Staphylinidae	60	4,82 ± 2,50	**9,1**	8,31	2,75
Hymenoptera Formicidae	138	11,0 ± 2,24	**20,8**	7,44	2,24
Chilopoda	3	0,27 ± 0,15	**<1,0**	0,49	0,94
Diplopoda	34	2,73 ± 0,59	**5,2**	1,95	1,18

Жукам-карабидам уступали по динамической плотности только паукообразные в объеме отрядов пауки (Aranei) и сенокосцы (Opiliones). Пауки были представлены почти исключительно мелкими тенетниками семейства Linyphiidae, которые составили более 90 % от общего количества пауков. Это подтверждает, что исследованиями был охвачен именно весенний аспект населения. Более 80 % сенокосцев составили ювенильные экземпляры *Mitopus morio* (Fabricius, 1779). В рассматриваемом сезонном аспекте для этой группы характерен сравнительно низкий коэффициент агрегации. Доминирующий вид сенокосцев является эвритопным. Во взрослом состоянии он способен жить даже в разных ярусах растительности. Очевидно, что *Mitopus morio* не столь требователен к условиям влажности и освещенности, как живущие в подстилке виды родов *Sabacon* и *Oligolophus*. Особенностями его экологии и объясняется наиболее равномерное среди всех герпетобионтов пространственное распределение сенокосцев в целом.

Хищные многоножки Chilopoda заметно уступают по всем количественным параметрам населения Diplopoda. Причиной этого, по-видимому, является высокая плотность и разнообразие конкурирующих групп хищных членистоногих.

Результаты изучения осеннего аспекта населения членистоногих-герпетобионтов представлены в табл. 2. На фоне почти полного исчезновения жуков-жужелиц лидерами по динамической плотности и доле в структуре населения становятся сенокосцы. Основу населения сенокосцев осенью составляет *Oligolophus tridens* (C. L. Koch, 1836), только в августе достигающий половой зрелости, в то время как период размножения у других видов уже почти завершен. Продолжает встречаться один из наиболее массовых в середине лета видов *Mitopus morio*, однако его доля от общего числа сенокосцев не

превышает 5 %, а динамическая плотность составляет лишь около 11 экземпляров на 100 ловушек в сутки. Доминирующие летом сенокосцы рода *Sabacon* в осеннем аспекте представлены единичными взрослыми и ювенильными экземплярами. Именно благодаря сенокосцам для осеннего аспекта характерно абсолютное доминирование паукообразных, общая динамическая плотность которых близка к 250 экземплярам на 100 ловушек в сутки. Этот показатель выше, чем был весной. Смена лидера среди сенокосцев отразилась на значении коэффициента агрегации, величина которого по сравнению с весенним аспектом возросла более чем в 4 раза. Малоподвижный, скрытно живущий в подстилке *Oligolophus tridens* предпочитает участки с наиболее развитой и влажной подстилкой, где имеются скопления опавших листьев или разлагающиеся побеги трав и вай папоротников. Доля паукообразных в осеннем аспекте возрастает более чем в два раза и достигает почти 60 % именно благодаря сенокосцам.

Пауки немногочисленны и представлены десятью видами из четырех семейств. Их доля не превышает 5 % от всего населения герпетобионтных членистоногих. Это более чем вдвое ниже, чем в весеннем аспекте. Но, как и весной, в основном это мелкие подстилочные тенетники-линифииды.

Насекомые составляют примерно треть собранных герпетобионтов. Основу населения в герпетобии осенью составляют муравьи и стафилины. Интересно, что и весной, и осенью доля муравьев сохраняется примерно на одном уровне, несмотря на некоторое снижение динамической плотности в конце сезона активности. Жуки-долгоносики (Curculionidae) и щелкуны (Elateridae) встречались единично. К осени из населения почти исчезают сравнительно многочисленные в весеннем аспекте жуки-жужелицы. Осенью Carabidae представлены единичными экземплярами из родов *Pterostichus* (3 вида) и *Notiophilus* (1 вид). Более чем в два раза сокращается и доля стафилинов.

Примерно в два раза увеличивается доля многоножек. Среди них по-прежнему преобладают кивсяки (Diplopoda), таксономическое разнообразие и динамическая плотность которых несколько выше, чем весной. У этой группы членистоногих осенью выше был и коэффициент агрегации.

Таблица 2. Вариационно-статистические и количественные характеристики населения основных групп членистоногих в герпетобии кедровника (предосенний аспект)

Таксоны	Динамическая плотность (экз.) на 100 ловушек в сутки	M ± m	Доля (%)	S_x	λ
Aranei	20	1,75 ± 0,45	**4,9**	1,56	1,18
Opiliones	223	18,58 ± 4,60	**54,2**	15,92	3,69
Carabidae	8	0,67 ± 0,24	**1,9**	0,82	1,00
Staphylinidae	28	2,33 ± 0,97	**6,8**	3,36	2,20
Hymenoptera Formicidae	95	7,50 ± 1,75	**23,1**	6,06	2,21
Chilopoda	7	0,58 ± 0,20	**1,7**	0,70	0,92
Diplopoda	55	4,58 ± 1,06	**13,3**	3,67	1,71

Таким образом, самой стабильной частью населения в герпетобии исследованного кедровника являются сенокосцы и муравьи, составляющие основу населения в течение всего сезона активности. В весеннем аспекте важную роль играют также пауки и жуки-жужелицы. Осенью возрастает динамическая плотность и доля в структуре напочвенных членистоногих многоножек-диплопод. На фоне резкого снижения численных значений характеристик населения жужелиц наряду с муравьями в осеннем аспекте более заметна роль жуков-стафилинов.

Автор искренне благодарен сотрудникам Института систематики и экологии животных СО РАН Р. Ю. Дудко и Т. А. Новгородовой за определение жужелиц и муравьев соответственно.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Есюнин С. Л., Шумиловских Л. С.* Аспектность населения беспозвоночных (замечания к проблемам мониторинга) // Экологические проблемы заповедных территорий России. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. С. 183—187.
2. *Иванов С. Б., Дудко Р. Ю.* Пространственно-временная организация населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая // Сиб. экол. журн. 2006. 4. С. 457—467.
3. *Куберская О. В.* Особенности стациального распределения жужелиц рода *Carabus* Linnaeus, 1758 (Coleoptera: Carabidae) в заповеднике «Комсомольский» // Чтения памяти А. И. Куренцова, 2012. 23. С. 157—166.
4. *Минец М. Л.* Сезонная динамика активности жужелиц рода *Carabus* L. (Coleoptera, Carabidae) хвойных лесов Беларуси // Вестник БГУ. Биология. Сер. 2. № 3. С. 71—77.
5. *Омелько М. М.* Сезонная динамика наземных пауков (Aranei) в Приморском крае // Чтения памяти А. И. Куренцова, 2008. 19. С. 117—126.
6. *Триликаускас Л. А.* Сезонные аспекты населения пауков в лесных экосистемах Буреинского заповедника (Северное Приамурье) // Проблемы региональной биологии. 2010. 1. С. 217—223.
7. *Триликаускас Л. А., Пономарева С. М.* О населении пауков окрестностей Телецкого озера (Северо-Восточный Алтай) // Сиб. экол. журн. 2013. 6. С. 867—876.
8. *Шумиловских Л. С.* Сезонная динамика разнообразия сообществ герпетобионтных паукообразных на переувлажненном лугу в окрестностях Перми // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Екатеринбург: Изд-во Ин-та экологии растений и животных, 2001. С. 292—293.
9. *Чумаков Л. С., Кашевская О. Е., Голоцевич А. В.* Структура сообществ герпетобионтных беспозвоночных в

осенний период в связи с мозаичностью территории обитания // Мониторинг окружающей среды. Сб. матер. II междунар. науч.-практ. конф., ч. 2., 25 сент. 2013 г., Брест. Брест: БрГУ им. А. С. Пушкина, 2013. С. 89—91.

***

УДК 632.7.04/.08 (595.768.24)

УССУРИЙСКИЙ ПОЛИГРАФ — НОВЫЙ ФАКТОР ЛЕСОПАТОЛОГИЧЕСКОЙ УГРОЗЫ В СИБИРИ

С. А. КРИВЕЦ

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия

АННОТАЦИЯ
Существующие схемы лесозащитного районирования сибирских регионов, в которых обнаружен новый опасный инвазийный вредитель пихты — уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandf., — должны быть откорректированы с учетом вредоносности, продолжительности воздействия на леса, площади очагов и погибших от него насаждений. Изменение ранга зон лесопатологической угрозы и их границ в регионах будет способствовать повышению качества лесопатологического мониторинга и проведению лесозащитных мероприятий в необходимых объемах.

Новым мощным фактором негативного воздействия на сибирские темнохвойные леса в последнее десятилетие стал инвазийный дальневосточный короед — уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandf., проявивший наибольшую агрессивность по сравнению с аборигенными видами короедов, питающимися на пихте сибирской. Оценка масштабов деятельности инвайдера позволяет заключить, что по потенциальному хозяйственному значению и деструктивному потенциалу уссурийский полиграф сходен с грозой сибирских пихтовых лесов — черным пихтовым усачом *Monochamus urussovi* (Fisch.) [4]. По значению показателя общей вредоносности инвайдера на пихте сибирской (91,8), рассчитанному по методике [8] с нашими изменениями, с учетом физиологической активности, способности переносить возбудителей заболеваний деревьев, размера технического вреда и продолжительности генерации *P. proximus* входит в группу особо вредоносных стволовых вредителей и в районах массового произрастания пихтовых лесов должен быть включен в число главных объектов лесопатологического мониторинга.

В результате исследований, проведенных в 2009—2013 гг., с момента определения видовой принадлежности истинного виновника усыхания пихтачей в Южной Сибири [3] учеными двух академических институтов (ИЛ СО РАН и ИМКЭС СО РАН) и специалистами Российского центра защиты леса установлено широкое распространение уссурийского полиграфа вследствие экспансии, скрыто протекающей в течение последних десятилетий на территории Южной Сибири, — в Красноярском крае, Республике Хакасия, Кемеровской, Томской, Новосибирской областях, Алтайском крае и Республике Алтай [2, 5, 9]. В зональном и вертикально-поясном аспекте современный вторичный ареал *P. proximus* простирается от северной границы произрастания пихтарников на Западно-Сибирской равнине до верхней границы распространения пихты в горах Северо-Восточного Алтая. В ряде регионов выявлены большие и с каждым годом увеличивающиеся площади очагов массового размножения полиграфа и погибших от него древостоев. В целом зона вспышечного состояния популяций уссурийского полиграфа на территории Южной Сибири за период исследований охватила огромную территорию — квадрат 700 х 700 км [1]. В районах инвазии уссурийский полиграф выступает инициатором зоогенной сукцессии темнохвойных лесов и проявляет себя как вид-трансформер: вызывая гибель деревьев пихты, приводит к изменению породного состава древостоя, микроклимата, влияет на подрост, живой напочвенный покров и местную фауну стволовых насекомых, вытесняя более слабых конкурентов [10].

Появление нового опасного вредителя темнохвойных лесов, который совсем недавно был признан в этом статусе службой Рослесозащиты — главным образом благодаря данным и настойчивости ученых Российской академии наук, требует корректировки в системе лесозащитных мероприятий в регионах Сибири. Прежде всего это уточнение лесозащитного районирования регионов, являющегося основой для организации лесопатологического мониторинга и определения интенсивности проведения санитарно-оздоровительных мероприятий в лесах. Эта корректировка затрагивает все элементы технологической схемы лесозащитного районирования [7]: лесопатологическое картирование (карты вторичного ареала инвайдера и его популяционной динамики и вредоносности), лесопатологическое районирование (карты-схемы напряженности лесопатологической ситуации, основные статистические показатели лесопатологического состояния по единицам районирования) и собственно лесозащитное районирование (карты-схемы лесозащитного районирования территории; системы лесозащитных мероприятий на

зонально-типологической основе).

Разработка современного лесозащитного районирования лесного фонда России начала проводиться в текущем десятилетии, интенсифицировалась с введением в действие Лесного кодекса Российской Федерации в 2006 г. и особенно с 2008 г. при разработке Лесных планов субъектов РФ, в которые лесозащитное районирование было включено как обязательный компонент. В созданных в этот период схемах, основанных на многолетних данных о лесопатологическом состоянии лесов сибирских регионов, естественно, нельзя было учесть нового вредителя пихты, который даже не был еще известен. Однако последние 5-летние наблюдения за уссурийским полиграфом и ситуацией в нарушенных пихтовых лесах дают основания для внесения изменений в схемы районирования по ряду показателей.

Исходя из общих принципов лесозащитного районирования [7], наиболее эффективным показателем для классификации лесов по степени риска повреждения насекомыми является вероятность возникновения (относительная продолжительность существования) очагов в пределах территории, которая определяется как отношение количества лет с очагами к общему периоду наблюдения. В целом для регионов Сибири, в которых были выявлены очаги уссурийского полиграфа, этот показатель составляет 100 %, что характеризует максимальную (ежегодную) встречаемость очагов и сильную угрозу (вероятность) их возникновения. В настоящее время это наиболее достоверная информация об уссурийском полиграфе, на основе которой уже возможно планировать изменение границ и состава зон лесопатологической угрозы в тех или иных регионах и увеличение объемов лесопатологического мониторинга.

Так, например, на юго-востоке Томской области, в южнотаежном лесозащитном районе, где располагаются основные массивы пихтовых лесов и вредоносность уссурийского полиграфа максимальна, границы зоны сильной лесопатологической угрозы в связи с его распространением и состоянием пихтарников необходимо сместить к северу, включив в ее состав Первомайское лесничество. В Кемеровской области зона сильной угрозы из-за уссурийского полиграфа может быть расширена в горно-черневом лесозащитном районе за счет включения в ее состав Тисульского, Прокопьевского и Новокузнецкого лесничеств, зона средней угрозы — за счет Междуреченского, Мысковского и Таштагольского лесничеств. В Новосибирской области в состав зоны сильной лесопатологической угрозы должны быть переведены Маслянинское и Мирновское лесничества Присалаирского лесозащитного района, в Алтайском крае следует перевести в зону сильной угрозы Залесовское, а в зону средней угрозы — Чарышское, Фрунзенское, Алтайское лесничества. В Республике Алтай кандидатами на перевод в зону сильной лесопатологической угрозы являются Турочакское и Чойское лесничества. Такая корректировка потребует изменения периодичности наблюдений при лесопатологическом мониторинге: в зоне сильной угрозы — 1 раз в 1—2 года, в зоне средней угрозы —1 раз в 1—3 года.

Важными показателями для классификации территории при лесопатологическом районировании являются максимальная и относительная площадь очагов вредных организмов и насаждений, усохших от вредителей, а также объемы лесозащитных мероприятий [7]. Однако конкретных сведений для регионов и лесничеств по этим показателям в отношении инвайдера крайне недостаточно, прежде всего в связи с малым объемом и низким качеством лесопатологических обследований. По официальным данным Рослесозащиты, в период с 2009 по 2013 гг. максимальные площади очагов *P. proximus* были выявлены в Кемеровской области в 2010 г. — под видом пальцеходного лубоеда, где он доминировал среди стволовых вредителей на 25,2 тыс. га, что составило 0,5 % покрытой лесом площади и 1,3 % площади пихтовых лесов Кузбасса. В Алтайском крае площади очагов уссурийского полиграфа в 2013 г. достигли 22 тыс. га (0,62 % лесопокрытой площади и 8 % площади пихтовых лесов). В то же время в Томской области общая площадь выявленных очагов полиграфа в 2008—2012 гг. составила всего 0,4 тыс. га (0,002 % лесопокрытой площади и 0,07 % пихтовых лесов), что явно указывает на необходимость увеличения объемов обследований.

Для всех регионов отсутствуют достоверные сведения о площади погибших в результате инвазии уссурийского полиграфа пихтовых древостоев как показателе ранее действовавших очагов и важном критерии текущего санитарного состояния насаждений. В то же время нашими исследованиями в экологически значимых локусах — на особо охраняемых природных территориях — показано, что усыхание пихты может принимать катастрофические масштабы. Так, в Томской области, в Ларинском заказнике, созданном в 1993 г. с целью сохранения уникального природного ландшафта переходной зоны от равнинной южной тайги Западной Сибири к горной тайге Кузнецкого Алатау, за последнее десятилетие деградация древостоев охватила не менее 50 % площади насаждений с преобладанием пихты. В старовозрастном ядре лесного покрова Ларинского заказника к 2010 г. пихта в возрасте более 70 лет почти полностью усохла, остались лишь небольшие куртины. В разных участках общий отпад (заселенные и отработанные полиграфом деревья) в 2012 г. составлял от 46 % до 95 %, что во много раз превышает величину естественного отпада; в основном это были деревья с диаметром, близким к среднему и более среднего диаметра в насаждении. Количество здоровых деревьев не превышало 20 %. Гибель деревьев составляла в разных насаждениях от 32 до 95 %. По комплексу интегральных

показателей (индекс жизненного состояния, индекс поврежденности древостоя, средневзвешенная категория состояния, виталитетная структура) все исследованные древостои были отнесены к категории утративших устойчивость [6]. Все это свидетельствует о высокой интенсивности процессов деградации насаждений, вызванных инвазией *P. proximus*.

Корректировка лесозащитного районирования наряду с совершенствованием методов лесопатологического мониторинга в отношении уссурийского полиграфа, основанного на фундаментальных знаниях о его биологии и экологии (см. статью Керчева и Кривец в настоящем сборнике), позволит более обоснованно подходить к назначению санитарно-оздоровительных мероприятий, которые в настоящий момент при отсутствии разработанной технологии защиты пихтовых лесов от уссурийского полиграфа являются единственным средством, сдерживающим его дальнейшее распространение в Сибири.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 12-04-00801а).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Баранчиков Ю. Н.* Ясеневая златка и уссурийский полиграф как тесты нашей готовности контролировать инвазийных вредителей леса // Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем: Мат. III всерос. съезда по защите растений, 16—20 дек. 2013 г., Санкт-Петербург. СПб., 2013. Т. 1. С. 17—20.
2. *Баранчиков Ю. Н., Демидко Д. А., Бабичев Н. С., Петько В. М.* Республика Хакасия, далее везде: уссурийский полиграф найден в очередном регионе Сибири // Вредители и болезни древесных растений России: Мат. междунар. конф. «VII чтения памяти О. А. Катаева», 25—27 нояб. 2013 г., Санкт-Петербург. СПб.: СПбГЛТУ, 2013. С. 10.
3. *Баранчиков Ю. Н., Кривец С. А.* О профессионализме при определении насекомых: как просмотрели появление нового агрессивного вредителя пихты в Сибири // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан: ГОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова», 2010. Вып. 14. Т. 1. С. 50—52.
4. *Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Астапенко С. А., Акулов Е. Н., Кривец С. А.* Уссурийский полиграф — новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Лесной Вестник. Вестник Московского государственного университета леса. 2011. 4. С. 78—81.
5. *Кривец С. А., Баранчиков Ю. Н., Пашенова Н. В., Бисирова Э. М., Керчев И. А., Петько В. М., Пац Е. Н., Чернова Н. А.* Роль инвазийного дендрофага *Polygraphus proximus* Blandf. в современных процессах деградации пихтовых лесов в Южной Сибири // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: Матер. III междунар. конф., 1—5 окт. 2013 г., Горно-Алтайск. Горно-Алтайск: ГАГУ, 2013. С. 262—266.
6. *Кривец С. А., Бисирова Э. М.* Оценка жизненного состояния пихты сибирской в очагах массового размножения уссурийского полиграфа // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: Мат. всерос. конф., 25—27 сент. 2012 г., Красноярск. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 60—64.
7. *Лямцев Н. И., Жуков А. Ф.* Лесозащитное районирование лесного фонда России // Лесн. хоз-во. 2005. 2. С. 36—38.
8. *Методы* лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса / Е. Г. Мозолевская, О. А. Катаев, Э. С. Соколова. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 152 с.
9. *Тараскин Е. Г.* Роль и современное состояние уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. в лесах Кемеровской области // Лесной Вестник. Вестник Московского государственного университета леса. 2014. 6. С. 102—105.
10. *Krivets S. A., Bisiriva E. M., Pats E. N., Chernova N. A.* Transformation of taiga ecosystems in Western Siberia during the invasion of four-eyed fir bark *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) // Invasion of alien species in Holarctic: International symposium Borok–IV, Borok, Sept. 22—26, 2013. Yaroslavl: Filigran, 2013. P. 92.

***

УДК 632.7.04/.08(595.768.24)

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА КАК ОСНОВА ДЛЯ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ МЕТОДОВ ЛЕСОПАТОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА ИНВАЗИОННОГО ВРЕДИТЕЛЯ В ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСАХ СИБИРИ

И. А. КЕРЧЕВ, С. А. КРИВЕЦ

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия

АННОТАЦИЯ

Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandf. — агрессивный инвазионный стволовой вредитель пихты сибирской. В работе приведены некоторые предложения по совершенствованию и оптимизации методов лесопатологического мониторинга в очагах *P. proximus*, учитывающие особенности его экологии и биологии в регионе инвазии.

Большинство представителей обширного подсемейства короеды (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) выполняют важнейшую биоценотическую роль, в лесных экосистемах выступая в качестве первичных деструкторов погибающих или сильно ослабленных деревьев [24]. Тем не менее некоторые так называемые агрессивные виды, преимущественно представители родов *Ips* De Geer, 1775; *Dendroctonus* Erichson, 1836*; Scolytus* Geoffroy, 1762; *Tomicus* Latreille, 1802, способны приводить к гибели здоровые деревья, а в условиях вспышек численности даже целые лесные массивы [20—23]. Короеды относятся к так называемым скрытостволовым вредителям [17], за исключением короткого периода лёта они обитают в тканях кормового дерева, что в значительной степени осложняет их своевременное обнаружение и изучение. Благодаря этой особенности в течение более десятка лет оставался незамеченным для нескольких регионов Сибири дальневосточный пихтовый, или уссурийский, полиграф *Polygraphus proximus* Blandford, проникший в этот регион предположительно на неокоренных вагонных стойках [1, 2]. Стациями обитания в пределах его естественного ареала являются преимущественно елово-пихтовые горно-таежные лесные формации, где его обычные дальневосточные кормовые породы — пихта белокорая *Abies nephrolepis* Maxim., цельнолистная *A. Holophylla* Maxim. и сахалинская *A. sachalinensis* Mast. практически никогда не образуют монопородных древостоев [5, 7]. В отличие от первичного ареала обширные южнотаежные сибирские пихтарники, сформированные пихтой сибирской *A. sibirica* Ledeb., стали настоящими рассадниками инвазионного короеда. Из предположительных регионов — реципиентов инвазии (Красноярского края, Кемеровской и Томской областей) он продолжает экспансию в новые регионы и уже обнаружен в 7 административных единицах Российской Федерации [3, 4, 10], откуда, вероятнее всего, продвинется по ареалу своей новой кормовой породы еще дальше.

С момента первого обнаружения *P. proximus* в Западной Сибири прошло уже более пяти лет [10], тем не менее методы мониторинга стволовых вредителей пихтарников для данного региона до сих пор не адаптированы к новому вредителю и требуют значительной модернизации с учетом его экологических и биологических особенностей.

В древостоях, в которые уссурийский полиграф проник совсем недавно, заселению подвергаются в первую очередь буреломные, ветровальные или погибающие по другим причинам деревья с сильно ослабленными защитными реакциями. На таких деревьях инвазионный короед делит кормовые ресурсы с естественными аборигенными видами стволовых дендрофагов, стремительно наращивая свою численность и постепенно вытесняя их с пихты сибирской [6]. На буреломных деревьях заселяются преимущественно боковые и нижняя стороны, чрезмерно прогреваемых участков *P. proximus* избегает.

По мере нарастания численности короеда в насаждении и истощения кормовой базы, представленной угнетенными и погибающими растениями, заселению подвергаются устойчивые здоровые деревья. Среди основных признаков атак короеда на пихте сибирской можно выделить в качестве основного многочисленные и обильные натеки смолы на стволе. Стоит отметить, что не всегда даже с полностью покрытым смоляными натеками стволом дерево успешно заселяется короедами в текущем году, многим из таких пихт еще на протяжении 2—3 лет удается противостоять массовым атакам *P. proximus*.

Ослабление дерева в значительной степени происходит не только в связи с механическим повреждением, но и по причине инфицирования пихты фитопатогенными офиостомовыми грибами, пропагулы которых вносят в ткани растения жуки во время попыток поселения. В частности, гриб *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka & Masuya) Masuya & Yamaoka вызывает в проводящих тканях пихты сибирской обширные некрозы, негативно сказывающиеся на их работе, в результате чего происходит снижение защитных способностей всего растения [15, 16]. Критическим моментом состояния защитных систем пихты можно обозначить момент прекращения смолопродукции в местах вбуравливания жуков. Порой дерево колонизируется короедом настолько стремительно, что изменение окраски его кроны даже при заселении по общему типу происходит, когда часть жуков уже покинули его, и красную или красно-рыжую окраску крона принимает только на следующий сезон. По этой причине даже деревья со все еще зеленой кроной, но имеющие под корой семьи *P. proximus* с личинками и куколками, необходимо относить к категории усыхающих. На основании вышеописанных признаков повреждений пихты VI-балльная шкала оценки жизненного состояния деревьев, принятая в лесопатологической практике, была адаптирована для уссурийского полиграфа [9].

Хотя форма ходов для большинства представителей Scolytinae является видоспецифичным признаком при определении вредителя — виновника гибели дерева, лучше отдать предпочтение идентификации его видовой принадлежности по собственно жукам. Высокую точность определения вида может обеспечить только специалист-энтомолог. Так, в течение нескольких лет при проведении обследований в Кемеровской области и Красноярском крае массовую гибель пихты сибирской ошибочно списывали на пальцеходного лубоеда *Xylechinus pilosus* Ratz., который обычно заселяет уже погибшие деревья [1]. В отличие от уссурийского полиграфа пальцеходный лубоед имеет меньшие размеры, более продолговатое тело с ясной светлой полосой из светлых чешуек вдоль шва надкрыльев и расчлененную

на несколько сегментов веретеновидную булаву усика. Аборигенные полиграфы — пушистый *P. poligraphus* L. и малый еловый *P. subopacus* Thoms. — заселяют в сибирском регионе практически исключительно ель сибирскую *Picea obovata* Ledeb., имеют несколько меньшие размеры, жгутик усика у жуков этих двух видов 5-члениковый, а не 6-члениковый, как у уссурийского полиграфа [18, 19].

Диаметр входных отверстий и ширина маточных ходов уссурийского полиграфа немного превосходят ширину грудного сегмента имаго, которая в среднем составляет 1,1—1,2 мм. Форма, длина и количество маточных ходов *P. proximus* могут варьировать. Наиболее часто встречаются двухколенные маточные ходы, тем не менее встречаются семьи с одной, тремя и четырьмя маточными галереями. На стоячих деревьях они имеют преимущественно поперечное направление, но при высокой плотности поселений приобретают сильно искривленную форму. В отличие от поселений *P. proximus* у пальцеходного лубоеда они заметно уже, а маточный ход, как правило, поперечный, двухколенный с расширением посередине [18]. Еще одним характерным отличием поселений полиграфа являются куколочные камеры, углубленные в ткани заболони.

Качественная оценка лесопатологической ситуации в очаге и достоверный прогноз его развития возможны лишь при анализе всего комплекса показателей, характеризующих состояние популяции короеда. При определении таких показателей, как плотность поселения, кормообеспеченность семьи, плодовитость и др., на модельных деревьях необходимо учитывать особенность *P. proximus,* выделяющую этот вид среди аборигенных представителей рода *Polygraphus Er.,* — его моногинность (нахождение всего одной самки в семье, которая и прокладывает несколько ходов). Исходя из данной особенности биологии *P. proximus* основной акцент в мониторинге его численности необходимо делать на плотность поселения короедных семей. Учитывая небольшую длину маточных галерей [8], с целью оптимизации довольно трудоемкой работы по учету популяционных показателей уссурийского полиграфа протяженность круговых палеток можно сократить до 30 см, а закладывать их согласно методу трех срединных палеток на район поселения [11].

Принимая во внимание фенологические особенности инвазионного вида по сравнению с аборигенными короедами, такие как более ранний лёт (проходит со второй декады мая по середину июня) и проявление бивольтинности в годы с ранним теплым и особенно засушливым летом, мониторинговые обследования древостоев в условиях Сибири необходимо проводить дважды, как весной, так и во второй половине августа — начале сентября, в сочетании с наблюдениями за развитием короеда на контрольных ловчих деревьях для возможности прогнозирования количества поколений.

В удаленных таежных массивах выявлять очаги короеда предпочтительнее с помощью дистанционных методов аэровизуального обследования и космических снимков [13]. Подобный подход может в значительной степени повысить оперативность и масштабность выявления очагов инвайдера, а их диагностику и учет производить уже наземными способами.

Принимая во внимание диффузный характер формирующихся очагов полиграфа, при проведении наземных детальных обследований предпочтительнее сделать выбор в пользу безразмерных пробных площадей, закладываемых по методу непровешенной ходовой линии. По сравнению с методами ленточных, квадратных и круговых проб этот метод отличается высокой точностью и значительной экономией времени [12]. Еще одним плюсом этого метода является возможность его использования во всех лесах независимо от густоты древостоя и рельефа [14], что особенно важно в условиях горно-таежного пояса и черневой тайги.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 12-04-00801-а).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Баранчиков Ю. Н., Кривец С. А.* О профессионализме при определении насекомых: как просмотрели появление нового агрессивного вредителя пихты в Сибири // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Вып. 14. Т. 1. Абакан: ГОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова», 2010. С. 50—52.
2. *Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Астапенко С. А., Акулов Е. Н., Кривец С. А.* Уссурийский полиграф — новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Лесной вестник. Вестник Московского государственного университета леса. 2011. № 4 (80). С. 78—81.
3. *Баранчиков Ю. Н., Демидко Д. А., Бабичев Н. С., Петько В. М.* Республика Хакасия, далее везде: уссурийский полиграф найден в очередном регионе Сибири // VII чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России / Матер. междунар. конф., Санкт-Петербург, 25—27 ноября 2013 г. СПб.: СПБГЛТУ, 2013. С. 10.
4. *Баранчиков Ю. Н., Кривец С. А., Петько В. М., Керчев И. А., Мизеева А. С., Анисимов В. А.* В погоне за полиграфом уссурийским *Polygraphus proximus* Blandf. // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Вып. 15. Т. 1. Абакан: ГОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова», 2011. С. 52—54.
5. *Вредные* насекомые хвойных пород Приморского края / А. И. Куренцов. Владивосток, 1950. 256 с.
6. *Керчев И. А., Кривец С. А.* Состав и численность обитающих совместно с уссурийским полиграфом ксилофильных консортов пихты сибирской в Томской области // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: мат. всерос. конф., Красноярск, 25—27 сентября 2012 г. Красноярск: ИЛ СО

РАН, 2012. С. 57—59.
7. *Короеды* острова Сахалина / Г. О. Криволуцкая. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 196 с.
8. *Кривец С. А.* Заметки по экологии уссурийского полиграфа Polygraphus proximus Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) в Западной Сибири // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012 а. Вып. 200. С. 94—105.
9. *Кривец С. А., Бисирова Э. М.* Оценка жизненного состояния пихты сибирской в очагах массового размножения уссурийского полиграфа // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Матер. всеросс. конференции. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 60—64.
10. *Кривец С. А., Керчев И. А.* Уссурийский полиграф — новый опасный вредитель хвойных лесов Томской области // Сб. матер. VII междунар. науч. конгресса ГЕО-Сибирь-2011. Новосибирск, 19—29 апреля 2011 г. Новосибирск: СГГА, 2011. Т. 3. Ч. 2. С. 211—215. Междунар. науч. конф., Новосибирск, 10—12 апреля 2012 г. Новосибирск: СГГА, 2012а. С. 67—72.
11. *Лесопатологические* обследования для изучения стволовых вредителей в хвойных древостоях / О. А. Катаев, Б. Г. Поповичев. Учеб. пособие. СПб: СПб ЛТА, 2001. 72 с.
12. *Метод* массового детального обследования древостоев, зараженных вторичными вредителями / П. Н. Тальман, В. Н. Носырев. Науч.-метод. записки гл. управл. по заповедникам. Вып. XI. М., 1948.
13. *Методические* рекомендации по надзору, учету и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей и санитарного состояния лесов МРП / А. Д. Маслов. Пушкино: ВНИИЛМ, 2006. 108 с.
14. *Методы* лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса / Е. Г. Мозолевская, О. А. Катаев, Э. С. Соколова. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 152 с.
15. *Пашенова Н. В., Баранчиков Ю. Н., Петько В. М.* Агрессивные офиостомовые грибы из ходов уссурийского полиграфа — инвазийного вредителя пихты в Сибири // Защита и карантин растений. 2011 в. № 6. С. 21–23.
16. *Пашенова Н. В., Петько В. М., Керчев И. А., Бабичев Н. С.* Перенос офиостомовых грибов уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) в Сибири // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012 б. Вып. 200. С. 213—220.
17. *Скрытостволовые* вредители в темнохвойных лесах Западной Сибири, поврежденных сибирским шелкопрядом / Г. О. Криволуцкая М.—Л.: Наука, 1965. 129 с.
18. *Старк В. Н.* Короеды / Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. XXXI. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 462 с.
19. *Чилахсаева Е. А.* Первая находка *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Scolytidae) в Московской области // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отдел биол. 2008. Т. 113. № 6. С. 39—42.
20. *Francheschi V. R., Krokene P., Christiansen E., Krecling T.* Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests // New Phytol. 167 (2) 2005. P. 353—375.
21. *Haack R. A.* Exotic bark- and wood-boring Coleoptera in the United States: recent establishments and interceptions // Canadian Journal of Forest Research. 2006. 36 (2). P. 269—288.
22. *Ohmart C.P.* Why are there so few tree-killing bark beetles associated with angiosperms? // Oikos 54 (2). 1989. P. 242—245.
23. *Raffa K. F., Aukema B. H., Bentz B. J., Carroll A. L., Hicke J. A., Turner M. G., Romme W. H.* Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: The dynamics of bark beetle eruptions // Bioscience 58 (6) 2008. P. 501—517.
24. *Wood S. L.* The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae): A taxonomic monograph / Wood S. L., Great Basin Nat. Mem. 6. 1982. 1326 p.

***

УДК 595.768.24

ПОВРЕЖДАЕМОСТЬ ВИДОВ РОДА *ABIES* MILL. В КОЛЛЕКЦИИ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА РАН УССУРИЙСКИМ ПОЛИГРАФОМ *POLYGRAPHUS PROXIMUS* BLAND. И ЕГО ГРИБНЫМИ АССОЦИАНТАМИ

Л. Г. СЕРАЯ[1], Н. В. ПАШЕНОВА[2], Л. Н. МУХИНА[1], А. В. ДЫМОВИЧ[1], М. С. АЛЕКСАНДРОВА[1], Ю. Н. БАРАНЧИКОВ[2]

[1] Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, Москва, Россия
[2] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Приводится краткая характеристика повреждаемости видов коллекции пихты в Главном ботаническом саду РАН в г. Москве дальневосточным инвайдером — уссурийским полиграфом. Впервые на территории Европы найден фитопатогенный гриб — агрессивный ассоциант полиграфа *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya & Yamaoka) Masuya & Yamaoka, известный ранее в Японии, на российском Дальнем Востоке и на занятых инвазийным тандемом «полиграф — гриб» территориях на юге Сибири.

Степень устойчивости растений-хозяев к фитофагу-инвайдеру может служить первопричиной успеха натурализации пришельца на новых территориях. Выявление механизмов этой устойчивости — основа разработки методов сдерживания инвазии. Идеальным подходом к решению этой задачи может быть экспериментальное сравнение (а) привлекательности для инвайдера разных генотипов растений-

хозяев и (б) их устойчивости к массовому нападению фитофагов. Печальный факт непреднамеренного завоза в Москву дальневосточного короеда — уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. — и его появления в коллекции пихты Главного ботанического сада РАН [1] предоставил неожиданный и многообещающий полигон для подобного рода исследований.

Завезенные с Дальнего Востока, по всей видимости, по Транссибу с древесиной в конце 1980-х годов, полиграф и ассоциированные с ним офиостомовые грибы в последнее десятилетие широко распространились в пихтарниках Южной Сибири и, адаптировавшись, перешли во вспышечное состояние [3]. В своем природном ареале тандем полиграф — грибы повреждает, помимо основного хозяина — пихты белокорой (*Abies nephrolepis* Maxim.), также пихту цельнолистную (*A. holophylla* Maxim.) и сахалинскую (*A. sachalinensis* (F.Schmidt) Mast.). В Японии полиграф повреждает пихты *A. firma* Sieb. et Zucc., *A. mariesii* Mast., *A. veitchii* Lindl., *A. holophylla* [2, 3, 8].

Основной кормовой породой полиграфа в Сибири служит пихта сибирская *A. sibirica* Ledeb. Отпад деревьев пихты в очагах массового размножения полиграфа может достигать 99,8 % [3].

Коллекция пихты в Главном ботаническом саду РАН (ГБС) содержит свыше 400 экземпляров растений, принадлежащих к 18 видам рода *Abies*. Первые посадки пихты были проведены в 1948 г., основа коллекции формировалась между 1970—1980 годами.

До последнего времени коллекция пихты находилась в хорошем состоянии. На растениях было диагностировано 7 видов возбудителей болезней грибной этиологии, 1 — бактериальной и 24 вида членистоногих, повреждающих пихту. Однако ущерб, причиняемый этими фитопатогенами и фитофагами, был незначителен [4].

С появлением на территории сада уссурийского полиграфа ситуация резко изменилась. По всей видимости, деревья пихты сибирской в экспозиции «Сибирь» отдела флоры заселялись жуками, приехавшими на вагонах с лесом и/или на неокоренных вагонных стойках по железнодорожной ветке Малого кольца Московской железной дороги, проходящей по северной границе ГБС в 400—500 м севернее экспозиции. Рядом находится грузовая станция Владыкино. Это предположение подтверждает также факт весьма слабого (пока) поражения пихты на примыкающей к экспозиции территории ВДНХ, расположенной несколько дальше от железной дороги (рис. 1).

Заложенные в 50-х годах и дополненные в 80-х годах посадки пихты на экспозиции «Сибирь» ко времени интродукции полиграфа оказались сильно загущенными и к тому же ослабленными корневыми гнилями. Заселение деревьев пихты сибирской, по-видимому, развивалось стремительно. К лету 2013 года в отделе флоры погибли и были вырублены уже более 80 деревьев, еще 21 погибшее дерево было убрано ранней весной 2014 года. По-видимому, уже с 2009—2011 гг. этот очаг послужил источником заражения коллекции пихты ГБС, находящейся в 600—800 м западнее (рис. 1). В 2012 году начался отпад деревьев в коллекции. Он отмечен на 4 видах пихты, колеблется от 2 до 24 экземпляров (или от 3 до 19 % ежегодного отпада). Максимальный абсолютный отпад был на *A. sibirica,* относительный — на *A. lasiocarpa* Nutt. и на *A. sibirica* (табл. 1).

Таблица 1. Отпад коллекции рода *Abies* по годам

Вид растения	**Кол-во растений, экз.**	**Ежегодный отпад, экз./%**			
		2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.
A. balsamea	80	-	-	4/5	2/3
A. lasiocarpa	21	-	-	-	4/19
A. sibirica	158	-	-	5/3	24/15
A. veitchii	13	-	-	-	1/8
Итого:	430	0	0	9/2	31/7

Весной 2014 года был произведен учет освоения жуками уссурийского полиграфа разных видов коллекции. Подсчет количества попыток заселения производили на палетках площадью 1 дм², расположенных на уровне груди. Осматривали по 10 экземпляров каждого вида (и меньше в зависимости от наличия в коллекции). Отбор деревьев для обследования производили по непровешенной прямой линии. Краткая характеристика освоения полиграфом видов пихты представлена в табл. 2.

Попыток поселения жуков полиграфа не удалось обнаружить на семи видах пихты: *A.alba* Mill*., A. excelsior* Franco*, A. holophylla, A. homolepis* Siebold et Zucc*., A. koreana* Wils*., A. nordmanniana* (Stev.) Spach. и *A. semenovii* Fedtsch. Больше всего следов нападения жуков было зафиксировано на *A. arizonica* Merriam*., A. balsamea* (L.) Mill*., A. fraseri* (Pursh.) Poir*., A. sibirica, A. veitchii.* На обследованных деревьях отмечали от 1 до 9 (1 экз. *A. veitchii)* попыток заселения на площади палетки.

В Институте леса СО РАН из пораженных полиграфом в ГБС пихты были выделены два новых для Европы видов офиостомовых грибов, тесно ассоциированных с уссурийским полиграфом. Первый вид — нейтральный, не фитопатогенный гриб *Graphilbum rectangulosporum* (R. W. Davidson), Z. W. de Beer & M. J. Wingf., свойственный полиграфу в Японии и найденный нами ранее в образцах с российского Дальнего Востока и из Южной Сибири. Второй вид — гросманния Аошимы *Grosmannia aoshimae*

(Ohtaka, Masuya & Yamaoka) Masuya & Yamaoka (2013) — агрессивный фитопатоген видов пихты, тесно связан с уссурийским полиграфом и непременно сопровождает его как в Японии и на Дальнем Востоке, так и в инвазийной части ареала полиграфа в Сибири. Обнаруженные нами в ГБС грибы связаны исключительно с ходами полиграфа и обладают четко выраженным специфическим признаком *G. aoshimae* — выростами на шейке перитеция [5, 6] (рис. 2 А).

Таблица 2. Освоение уссурийским полиграфом видов рода *Abies* в ГБС РАН на апрель 2014 г.

Вид*	**Кол-во осмот-ренных экземпляров**	**Кол-во по-раженных экземпля-ров, шт./%**	**Вид***	**Кол-во осмот-ренных экземпляров**	**Кол-во по-раженных экземпляров, шт./%**
A.alba	10	0	*A. koreana*	7	0
A. arizonica	1	1/100	***A. lasiocarpa***	7	1/14
A. balsamea	10	7/70	*A. nephrolepis*	10	1/10
A. concolor	5	1/20	*A. nordmanniana*	9	0
A. excelsior	1	0	*A. sachalinensis*	10	4/40
A. fraseri	3	3/100	*A. semenovii*	1	0
A. gracilis	3	1/33	*A. sibirica*	10	5/50
A. holophylla	10	0	*A. veitchii*	7	3/43
A. homolepis	7	0	*A. mayriana*	6	2/33

* Североамериканские виды пихты выделены полужирным шрифтом, остальные виды — палеарктические

Рисунок 1. Расположение посадок пихты в Главном ботаническом саду РАН. 1 — станция железной дороги Владыкино; 2 — здание института; 3 — коллекция пихты; 4 — территория ВДНХ; 5 — экспозиция «Сибирь» отдела флоры; 6 — железнодорожная ветка малого кольца Московской железной дороги

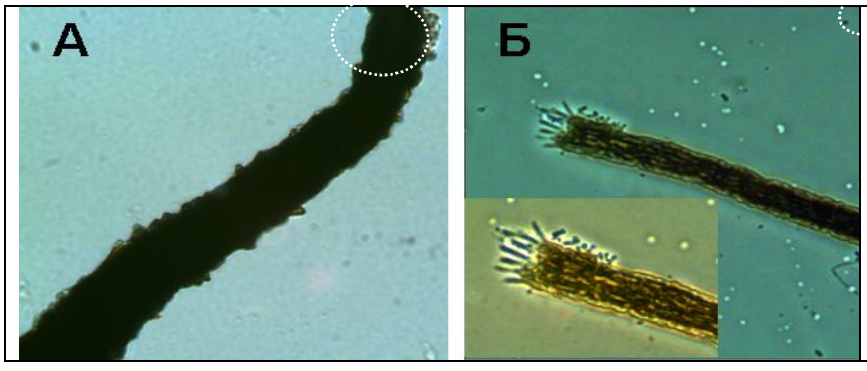


Рисунок 2. Детали строения офиостомовых грибов-ассоциантов уссурийского полиграфа в г. Москве (ГБС, март 2014 г.). А — *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya & Yamaoka) Masuya & Yamaoka (2013) — выросты на шейке перитеция; Б — *Graphilbum rectangulosporum* (R. W. Davidson), Z. W. de Beer & M. J. Wingf. (2013) — остиолярные гифы

Работа с полиграфом в ГБС помимо прочего подчеркивает полезность международной инициативы по созданию сети «деревьев-стражников» — The International Plant Sentinel Network (IPSN) [7], направленной на использование коллекций ботсадов для выявления в региональных биотах фитофагов и патогенов — потенциальных инвайдеров в места происхождения интродуцированных видов деревьев.

Настоящая работа частично поддержана грантом РФФИ 14-04-01235а.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Аноним.* Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* на территории Москвы. Новости. ВНИИЛМ, 2013. [Электронный ресурс]. URL: http://www.vniilm.ru/ru/news/421-2013-07-09b (дата обращения: 15.01.2014).
2. *Астраханцева Н. В., Пашенова Н. В., Петько В. А., Баранчиков Ю. Н.* Реакция тканей ствола пихты сибирской и пихты белокорой на инокуляцию фитопатогенным грибом — ассоциантом уссурийского полиграфа. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии, 2014. Вып. 207. С. 141—157.
3. *Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Астапенко С. А., Акулов Е. Н., Кривец С. А.* Уссурийский полиграф — новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Лесной вестник. Вестник Московского государственного университета леса. 2011. № 4 (80). С. 78—81.
4. *Мухина Л. Н., Александрова М. С., Каштанова О. А.* Комплексная оценка состояния растений рода *Abies* Mill. в Главном ботаническом саду РАН // Бюлл. Главн. бот. сада. 2013. № 2. С. 43—51.
5. *Пашенова Н. В., Баранчиков Ю. Н.* К идентификации *Grosmannia aoshimae* — специфичного грибного ассоцианта уссурийского полиграфа. Вестник Московского университета леса. Лесной вестник. 2013. № 6. С. 106—112.
6. *Пашенова Н. В., Петько В. М., Баранчиков Ю. Н.* Аттрактивность фитопатогенного гриба *Grosmannia aoshimae* для жуков его инвазийного переносчика — уссурийского полиграфа // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2013. IX междунар. науч. конгр.: междунар. науч. конф. «Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью»: сб. матер. в 4 т. Т. 4. Новосибирск: СГГА, 2013. С. 102—106.
7. *The International Plant Sentinel Network*. BGCI, 2014. [Электронный ресурс]. URL: http://www.bgci.org/ourwork/ipsn/ (дата обращения: 15.05.2014).
8. *Ohtaka N., Masuya H., Yamaoka Y., Kaneko S.* Two new *Ophiostoma* species lacking conidial states isolated from bark beetles and bark beetle-infested *Abies* species in Japan // Can. J. Bot. 2006. № 84. P. 282—293.

***

УДК 630*453+582.47

РОЛЬ УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА *POLYGRAPHUS PROXIMUS* BLANDF. В УХУДШЕНИИ СОСТОЯНИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ В ПОВРЕЖДЕННЫХ ПИХТОВЫХ ЛЕСАХ

Е. Н. ПАЦ, С. А. КРИВЕЦ

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия

АННОТАЦИЯ

Исследовано влияние опасного инвазийного вредителя темнохвойных лесов Южной Сибири — уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) на естественное возобновление пихты сибирской. В очагах массового размножения полиграфа на юге Томской области выявлена значительная подверженность подроста пихты нападению на него инвайдера и формированию некрозов флоэмы, в том числе вызванных ассоциированными с полиграфом офиостомовыми грибами, что приводит к ослаблению молодых растений. Прямое воздействие уссурийского полиграфа на подрост является дополнительным негативным фактором его влияния на таежные экосистемы.

В последнее десятилетие пристальное внимание уделяется влиянию вспышек массового размножения инвазийного дальневосточного короеда уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. на пихтовые леса Сибири [1, 5]. Установлено, что деятельность инвайдера сказывается как на древостое, так и на других компонентах лесных экосистем [7], в том числе отрицательно отражается на естественном возобновлении хвойных пород, прежде всего косвенно, из-за изменения микроклимата и густоты травяного покрова в поврежденном насаждении. В районах инвазии уссурийский полиграф также нападает на молодые растения пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. [8]. Это свойственно вредителю и в его первичном ареале на Дальнем Востоке, где он развивается не только на взрослых растениях, но и на подросте пихты белокорой *Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim. и пихты цельнолистной *A. holophylla* Maxim. [4].

В очагах массового размножения *P. proximus* в Западной Сибири часто присутствуют растения среднего и крупного подроста пихты сибирской, как отработанные полиграфом, с характерными следами его деятельности (входными и вылетными отверстиями, маточными и личиночными ходами), так и живые, с неудавшимися попытками поселения, отмеченными смоляными потеками и комочками смолы, изолировавшими втачивающихся жуков.

При этом вокруг погибших жуков наблюдаются обширные пятна мертвого луба, такие же, как образующиеся на взрослых деревьях при внесении полиграфом под кору ассоциированных с ним

фитопатогенных офиостомовых грибов, вызывающих некроз флоэмы и снижающих сопротивляемость дерева к последующему заселению короедом [10]. В Томской области на взрослых деревьях пихты сибирской в ходах уссурийского полиграфа со 100 %-й встречаемостью отмечен наиболее агрессивный офиостомовый гриб *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka et Masuya) Mas. et Yamaoka [11]. Можно предполагать его участие также и в инфицировании подроста.

В 2012—2013 гг. мы работали в Ларинском государственном ландшафтном заказнике — модельной территории в Томской области для изучения последствий инвазии *P. proximus*. Изучали подверженность молодых растений пихты сибирской атакам уссурийского полиграфа и распространенность грибных некрозов флоэмы на подросте в древостоях различной степени повреждения. Дендрохронологическими исследованиями установлено, что вселение *P. proximus* в насаждения заказника началось в 2005 г. [3]. К настоящему времени инвайдером повреждено не менее 50 % площади пихтовых лесов заказника. По состоянию древостоев в очагах размножения *P. proximus* в разных участках заказника были выделены средне- , сильно и полностью деградированные насаждения [6]. Пихтовый подрост рассматривался в составе этих насаждений на постоянных пробных площадях (ППП), заложенных в каждой категории (таблица). В полностью деградированном насаждении на ППП 01-12 (8П1К1Е + С) погибшие деревья в 2013 г. составили 97,5 % по сумме квадратов поперечного сечения стволов. Все эти деревья были повреждены в разные годы уссурийским полиграфом, при этом значительную долю составлял старый сухостой шести лет и более. В древостоях средней степени деградации — ППП 02-12 (6П3К1Е) и ППП 03-12 (5Е3П1П1К+С) — сухостой пихты составил 37,3 и 44,8 % соответственно. Пихтовый древостой на ППП 04-12 (6П1П2К1Е + Ос), в котором 69,9 % деревьев относилось в 2013 г. к сухостою, характеризовался сильной степенью деградации.

Оценка подроста в каждом насаждении проводилась на трансектах размером 20—40 м^2, включавших от 47 до 105 экземпляров растений. Подсчитывали процент растений, атакованных полиграфом; качественно, по плотности смоляных потеков, оценивали интенсивность атак (единично, умеренно, сильно); у большей части растений в местах попыток поселения срезали небольшой участок коры для подтверждения наличия некрозов и измеряли длину раневой зоны флоэмы по аналогичной методике для взрослых деревьев [2]. Также фиксировали другие факторы ослабления подроста.

Наибольшее количество живого подроста, атакованного полиграфом, к 2013 г. выявлено в полностью деградированном древостое (табл. 1), что, по-видимому, связано с почти полным отсутствием живых взрослых растений, пригодных для заселения жуков. Резкое увеличение попыток заселения подроста полиграфом и интенсивности атак в 2013 г. наблюдалось в результате его прогрессирующего ослабления комплексом абиотических и биотических факторов. В их числе — гибель верхушечной почки, приводящая к перевершиниванию (у 34 % растений), усыхание хвои (у 33 %), ржавчинный рак пихты (у 29 %) и др.

Таблица 1. Попытки заселения подроста пихты сибирской уссурийским полиграфом в очагах массового размножения в Ларинском заказнике (Томская область)

№ пробной площади	Количество растений, атакованных полиграфом							
	2012 год				2013 год			
	всего, %*	из них атаковано (%)			всего, %*	из них атаковано (%)		
		единично	умеренно	сильно		единично	умеренно	сильно
01-12	53	82	12	6	87	61	12	27
02-12	87	100	0	0	63	95	5	0
03-12	70	75	25	0	34	64	27	9
04-12	80	100	0	0	64	86	0	14

* в % от общего количества подроста на трансекте

Подрост в менее поврежденных уссурийским полиграфом насаждениях на ППП 02-12, 03-12 и ППП 04-12 представлен более жизнеспособными экземплярами, и такого резкого увеличения количества атак полиграфа, как в полностью деградированном насаждении, не наблюдалось (табл. 1) несмотря на распространение других факторов ослабления в этих древостоях (гибель верхушечной почки — в среднем у 46 % растений, поражение хермесом — у 59 %, ржавчинный рак – у 27 %). Это, по-видимому, обусловлено меньшей численностью инвайдера в насаждениях со значительной примесью других хвойных пород. В то же время выражена тенденция к повышению интенсивности нападения полиграфа на молодые особи пихты сибирской, что проявляется в увеличении плотности потеков смолы в 2013 г.

При снятии коры в местах атак короеда некрозы луба отмечались у 100 % проанализированных особей подроста. Известно, что некрозы формируются как в результате ответа на механическое воздействие при атаках ксилофагов, вокруг поврежденных ими, но не инфицированных патогенами участков (и такие некрозы характеризуются небольшими размерами), так и результате распространения агрессивных патогенов в отмирающих участках луба, приводящего к разрастанию некротической зоны [9]. Средняя длина измеренных некрозов на подросте в Ларинском заказнике составила 17,6 ± 2,3 мм, что

меньше размеров некротических зон стволовой флоэмы, образовавшихся после искусственной инокуляции деревьев пихты сибирской грибами *Grosmannia* — ассоциантами уссурийского полиграфа [12]. Крупные некрозы (длиной 30 мм и более), соизмеримые с некрозами, полученными при искусственной инокуляции деревьев, отмечены у 16 % подроста в Ларинском заказнике. Максимальная длина некротического пятна у живых особей подроста достигала 77 мм. Двухлетние наблюдения за распространением некрозов на молодых особях пихты показали, что раневая зона от мицелия офиостомовых грибов выражена только в первый год, во второй год некроз не распространялся, что, по-видимому, может свидетельствовать об относительной устойчивости естественного возобновления пихты к офиостомовым грибам. Для проверки справедливости данного заключения и выявления механизмов такой реакции требуются дальнейшие исследования.

Таким образом, в очагах уссурийского полиграфа на юге Томской области существенная часть подроста пихты сибирской атакуется жуками инвайдера. Это сопровождается формированием некрозов флоэмы, в том числе вызванных ассоциированными с полиграфом офиостомовыми грибами. Хотя к настоящему времени на заложенных трансектах в Ларинском заказнике гибель подроста от полиграфа не наблюдалась, увеличение количества атак жуков будет способствовать распространению офиостомовых грибов и дальнейшему ослаблению молодого поколения пихты, и без того попавшего в неблагоприятные условия в результате резкого патологического распада древостоя.

Прямое воздействие уссурийского полиграфа на подрост может иметь дополнительный негативный эффект для естественного возобновления пихты в поврежденных инвайдером лесах и повлиять на продолжительность лесообразовательного сукцессионного процесса.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 12-04-00801-а).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Астапенко С. А., Акулов Е. Н., Кривец С. А.* Уссурийский полиграф — новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Лесной вестник. Вестник Московского государственного университета леса. 2011. 4 (80). С. 78—81.
2. *Ветрова В. П., Пашенова Н. В., Гродницкий Д. Л.* Реакция пихты сибирской на заражение грибами-симбионтами черного пихтового усача // Лесоведение. 1992. 3. С. 24—32.
3. *Демидко Д. А. Датировка инвазии* полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandf. на территорию Томской области / Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. 204 (в печати).
4. *Кащеев М. А.* Дендрофильные насекомые подроста хвойных пород в Приморском крае // Фауна и биология насекомых Дальнего Востока. Тр. Биолого-почвенного института. Новая серия. 1977. Т. 44 (147). С. 81—95.
5. *Кривец С. А., Баранчиков Ю. Н., Пашенова Н. В., Бисирова Э. М., Керчев И. А., Петько В. М., Пац Е. Н., Чернова Н. А.* Роль инвазийного дендрофага *Polygraphus proximus* Blandf. в современных процессах деградации пихтовых лесов в Южной Сибири // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: матер. III междунар. конф., 1—5 окт. 2013 г., Горно-Алтайск. Горно-Алтайск: ГАГУ, 2013. С. 262—266.
6. *Кривец С. А., Бисирова Э. М.* Оценка жизненного состояния пихты сибирской в очагах массового размножения уссурийского полиграфа // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: матер. всеросс. конф., 25—27 сент. 2012 г., Красноярск. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 60—64.
7. *Кривец С. А., Бисирова Э. М., Керчев И. А., Пац Е. Н., Чернова Н. А.* Влияние массового размножения инвазийного дендрофага уссурийского полиграфа на состояние компонентов пихтовых лесов в Томской области // Контроль окружающей среды и климата (КОСК-12): матер. VIII всеросс. симп., 1—3 окт. 2012 г., Томск. Томск: Аграф-Пресс, 2012. С. 197—198.
8. *Пац Е. Н.* Влияние уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) на подрост пихты сибирской в очагах инвазии в Томской области // VII чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России: матер. междунар. конф., 25—27 нояб. 2013 г., Санкт-Петербург. СПб.: СПбГЛТУ, 2013. С. 72.
9. *Пашенова Н. В., Баранчиков Ю. Н.* Энтомо-микологические ассоциации в консорциях древесных растений: насекомые-ксилофаги и офиостомовые грибы на хвойных // Болезни и вредители в лесах России: матер. всеросс. конф. с междунар. участием и V ежегодных чтений памяти О. А. Катаева, 20—25 сент. 2011 г., Екатеринбург. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2011. С. 31—35.
10. *Пашенова Н. В., Баранчиков Ю. Н., Петько В. М.* Агрессивные офиостомовые грибы из ходов полиграфа уссурийского // Защита и карантин растений. 2011. 6. С. 50—52.
11. *Пашенова Н. В., Петько В. М., Бабичев Н. С., Керчев И. А.* Перенос офиостомовых грибов уссурийским полиграфом в Сибири // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012. 200. С. 114—120.
12. *Пашенова Н. К., Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Донских Н. Д., Юрченко Г. И.* Оценка фитопатогенной активности грибов-ассоциантов уссурийского полиграфа на двух видах пихт // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: матер. всеросс. конф., 25—27 сент. 2012 г., Красноярск. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 69—74.

***

УДК 57.047, 58.073

ИЗМЕНЕНИЕ ОСНОВНЫХ КОМПОНЕНТОВ ФИТОЦЕНОЗА В ОЧАГЕ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА (*POLYGRAPHUS PROXIMUS* BLANDF.) НА ТЕРРИТОРИИ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

О. М. ШАБАЛИНА, И. Н. БЕЗКОРОВАЙНАЯ

Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

Осветление, связанное с деградацией пихтовых древостоев вследствие инвазии уссурийского полиграфа, приводит к разрастанию подлеска, выражающемуся преимущественно в увеличении его высоты и количества парциальных осей в кусте. В пострадавших насаждениях сохраняется достаточное количество жизнеспособного пихтового подроста, причем отмечена тенденция к увеличению его морфометрических показателей в полностью усохшем насаждении по сравнению с частично пострадавшим. По запасам подстилки участки различаются незначительно.

Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandf. — новый для Средней Сибири и чрезвычайно агрессивный стволовой вредитель пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. В пределах своего естественного ареала на Дальнем Востоке этот жук не является значимым вредителем и повреждает в основном ослабленные фитофагами дальневосточные виды пихт — пихту белокорую *Abies nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) и пихту цельнолистную *A. holophylla* Maxim. [1].

Однако в пихтарниках Средней и Южной Сибири, где основной лесообразующей породой является пихта сибирская *A. Sibirica,* его очаги охватили уже минимум 30 тыс. га и продолжают расширяться. Крайняя неустойчивость пихты сибирской к комплексу патогенных офиостомовых грибов, ассоциированных с полиграфом, приводит к чрезвычайно быстрому, в течение 2—3 лет, усыханию пораженных короедом деревьев [2, 3]. Таким образом, нападение полиграфа в пихтарниках Южной Сибири носит катастрофический характер и приводит к полному разрушению древесного яруса, в результате чего изменяются особенности взаимоотношений биотического, биокосного и абиотического компонентов биогеоценоза.

Ход подобных сукцессий в темнохвойных насаждениях может протекать различно и зависит преимущественно от степени повреждения древостоя. В частности, резкое осветление может спровоцировать разрастание видов подлеска и травяно-кустарничкового яруса, которые оказывают угнетающее воздействие на подрост темнохвойных пород вплоть до его полного отсутствия [4, 5].

Исследования проводились в июле — сентябре 2012 г. в очаге массового размножения *Polygraphus proximus* на территории Кемчугского лесничества Красноярского края в разновозрастном разнотравном пихтарнике с примесью кедра, осины и лиственницы (10П + К + Ос + Лц). Возраст пихты — 65—130 лет, бонитет 2, полнота неравномерная, в среднем 0,7. Согласно данным Д. А. Демидко (личное сообщение), начало отмирания деревьев в очаге датировано 1993 годом.

Для закладки пробных площадей были выбраны участки с различной степенью поражения полиграфом. На первом участке (ПП1) отмечено 100 %-е усыхание пихты, на втором (ПП2) сохранилось значительное число живых деревьев 1—2 категорий состояния. На пробных площадях в 400 м^2, ориентированных по сторонам света, проводился сплошной перечет деревьев с $D_{1,3} > 6$ см с указанием высоты и диаметра. Для оценки жизненного состояния древостоя использовали следующие категории: 1 — здоровые деревья, 2 — ослабленные деревья, 3 — сильно ослабленные деревья, 4 — усыхающие деревья, 5 — свежий сухостой, 6 — старый сухостой [6].

Характеристика подлеска и подроста проводилась на учетных профилях 2 х 20 м, заложенных в пределах пробной площади. Учетные профили разбивались на площадки 2 х 2 м, на каждой проводился сплошной перечет растений подлеска и подроста с определением возраста, высоты, диаметра у корневой шейки, категории жизненного состояния. К подросту относили растения с D < 6 см [7]. Выделялись следующие категории подроста по жизненному состоянию (в баллах): 1 – жизнеспособные, 2 — нежизнеспособные, 3 — мертвые. Возраст подроста определяли по мутовкам, затем уточняли по спилам у корневой шейки модельных экземпляров. Плотность ценопопуляций подлеска оценивалась по фитоценотическим счетным единицам.

Древостой в пределах пробных площадей в среднем одинаковой высоты, однако сумма площадей поперечных сечений на ПП2, заложенной в пределах частично поврежденного полиграфом насаждения, почти в два раза меньше (табл. 1).

Плотность подроста темнохвойных пород на ПП1 составляет 6300 шт./га, на ПП2 — 9475 шт./га, что в обоих случаях является достаточным для нормального возобновления [8]. В составе подроста абсолютно преобладает пихта, подрост кедра, ели и сосны единичен. Подрост лиственных пород отсутствует.

Таблица 1. Общая характеристика древостоя в пихтарниках, поврежденных *Polygraphus proximus*

Пробная площадь	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Число деревьев на пробной площади	Сумма площадей поперечных сечений, $м^2/400 м^2$	Средняя категория жизненного состояния
ПП1	17,5	19,3	78	2,46	5,9
ПП2	17,6	16,7	61	1,21	3,8

Следует отметить, что вплоть до достижения высоты 1,5 м подрост пихты на обоих участках отличается высокой жизнеспособностью (средний балл не превышает 1,1), однако затем она резко снижается. Так, на сильно поврежденном участке (ПП1) все особи подроста выше 1,5 м усохли. На слабо поврежденном (ПП2) встречается единичный жизнеспособный подрост высотой 2,5—4 м. Считается, что в молодом возрасте (до 7—9 лет) подрост пихты весьма теневынослив и даже под пологом высокополнотного древостоя не испытывает угнетения. Ухудшение его жизненного состояния после достижения возраста 17—20 лет связано с потребностью в более высоком световом довольствии [9]. Усыхание подроста старших возрастов на ПП1 может быть связано с отсутствием приуроченности *P. proximus* к деревьям определенного диаметра [10]. По-видимому, жук охотно заселяет не только крупные деревья, но и подрост.

Морфометрические характеристики подроста пихты на участках с различной степенью повреждения полиграфом достоверно не различаются. Однако отмечается явная тенденция увеличения средней высоты и среднего диаметра подроста на ПП1 по сравнению с ПП2 (рис. 1, 2). Наиболее резкие различия характерны для подроста младших возрастов. По-видимому, это связано с увеличением светового довольствия в усохших пихтарниках по сравнению с частично поврежденными, а также, возможно, с усилением процессов гумификации в почве. Подобные эффекты наблюдались в пихтарниках, поврежденных сибирским шелкопрядом [5].

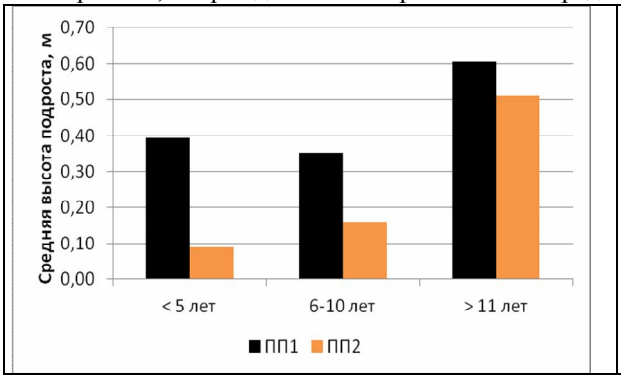


Рисунок 1. Средняя высота подроста пихты разного возраста в очагах массового размножения *Polygraphus proximus*

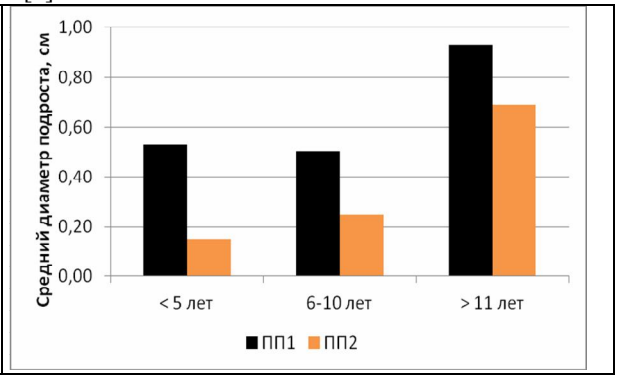


Рисунок 2. Средний диаметр подроста пихты разного возраста в очагах массового размножения *Polygraphus proximus*

Разнотравные пихтарники, как правило, характеризуются наличием хорошо развитого кустарникового подлеска [4], типичными представителями которого являются *Sorbus sibirica* Hedl., *Padus avium* Mill., *Spiraea media* Schmidt, *Ribes hispidulum (Jancz.) Pojark.* и др. Фитоценотическая роль подлеска неоднозначна. С одной стороны, подлесок сдерживает экспансию злаков, разрастание которых может привести к задернению почвы и полному подавлению естественного возобновления хвойных пород [11], как это происходит, например, в таежных шелкопрядниках при полной дефолиации древостоя [5]. С другой стороны, в некоторых типах леса бурное развитие подлеска может привести к угнетению и даже гибели подроста хвойных пород вследствие конкуренции за свет и элементы питания [12].

Усыхание пихты в очагах массового размножения *P. proximus* привело к сильному разрастанию подлеска, плотность которого достигает 13 750 шт./га в полностью усохшем насаждении на ПП1 и 12 625 шт./га в частично поврежденном (ПП2).

В составе подлеска на обеих пробных площадях преобладают *Spiraea media* (2750—3500 шт./га) и *Sorbus sibirica* (4000—4750 шт./га), на ПП1 также велика плотность *Rubus idaeus* (3375 шт./га) (рис. 3). Статистически достоверных различий по плотности подлеска между пробными площадями не обнаружено, однако осветление, вызванное гибелью верхнего яруса на ПП1, обусловило увеличение средней высоты всех видов подлеска (рис. 4). Особенно выраженной реакцией отличаются *Sorbus sibirica* и *Padus avium*. Кроме того, отмечено увеличение количества парциальных осей в кусте у всех видов кустарников, кроме рябины и черемухи.

Гибель древостоя под влиянием короеда привела к изменению напочвенного покрова. Мощность лесной подстилки на ПП1 составила 2,8 см, на ПП2 она в 2 раза больше. По запасам подстилок

пихтарники различаются незначительно (277 и 355 г сухой массы/м^2 соответственно).

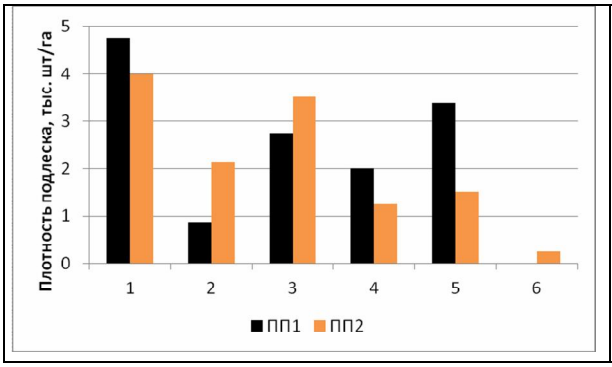


Рисунок 3. Плотность подлеска в очагах массового размножения *Polygraphus proximus*
1 — Sorbus sibirica; 2 — Padus avium; 3 — Spiraea media; 4 — Ribes hispidulum; 5 — Rubus idaeus; 6 — Lonicera pallasii

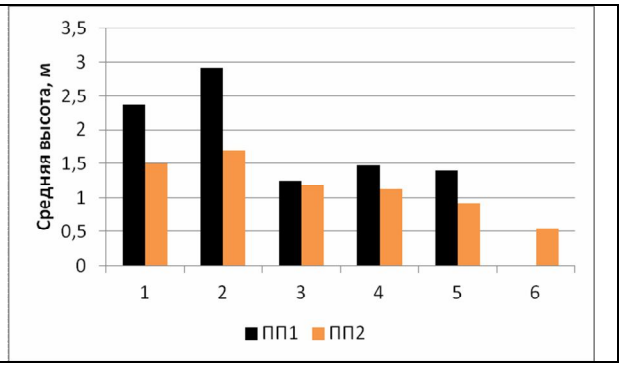


Рисунок 4. Средняя высота видов подлеска в очагах массового размножения *Polygraphus proximus*
1 — Sorbus sibirica; 2 — Padus avium; 3 — Spiraea media; 4 — Ribes hispidulum; 5 — Rubus idaeus; 6 — Lonicera pallasii

Анализ фракционного состава показал, что на обоих участках независимо от степени повреждения древостоя короедом основная масса подстилки (76—83 %) приходится на подгоризонт ферментации органического вещества (F). Верхний слой опада, слабо затронутый разложением (подгоризонт L), составляет не более 10 % от всей массы подстилки.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Чилахсаева Е. А.* Первая находка *Polygraphus proximus* в Московской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2008. Т. 113. Вып. 6. С. 39—41.
2. *Баранчиков Ю. Н. Пашенова Н. В., Петько В. М.* Факторы динамики численности популяций уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) на фронтах его инвазийного наступления // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2012. Т. 4. С. 100—104.
3. *Леонов Д. С., Тараскин Е. Г.* Уссурийский полиграф в Кемеровской области — современное состояние.[Электронный ресурс]. URL: http://www.rcfh.ru/04_10_2012_8be8d.html. 2012.
4. *Фалалеев Э. Н.* Пихта. М.: Лесная пром-сть, 1982. 85 с.
5. *Шабалина О. М., Разнобарский В. Г., Гродницкий Д. Л.* Живой напочвенный покров и подрост в таежных шелкопрядниках // Приложение к Сибирскому экологическому журналу. 2002. Т. IX. № 1. С. 23—31.
6. *Гродницкий Д. Л., Разнобарский В. Г., Солдатов В. В., Ремарчук Н. П.* Деградация древостоев в таежных шелкопрядниках // Приложение к Сибирскому экологическому журналу. 2002. Т. IX.№ 1. С. 3—11.
7. *Методы* изучения лесных сообществ / отв. ред. В. Т. Ярмишко, И. В. Лянгузова. СПб: НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.
8. *Крылов Г. В., Марадудин И. И., Михеев Н. И., Козакова Н. Ф.* Пихта. М.: Агропромиздат, 1986. 239 с.
9. *Калачев А. А., Архангельская Т. А., Парамонов Е. Г.* Влияние полноты и состава древостоя на жизнеспособность пихтового подроста в условиях Рудного Алтая // Мир науки, культуры, образования. 2013. № 1 (38). С. 328—331.
10. *Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Астапенко С. А., Акулов Е. Н., Кривец С. А.* Уссурийский полиграф — новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Лесной вестник. 2011. № 4. С. 78—81.
11. *Цветков В. Ф.* Вопросы лесовозобновления в связи с рубками на европейском Севере России // Некоторые вопросы лесоведения и лесоводства на Европейском Севере России. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2005. С. 29—76.
12. *Грязькин А. В.* Структурная организация фитоценозов южной тайги (на примере ельников зеленомошной группы типов леса). СПб.: СПбГЛТА, 1999. 136 с.

***

УДК 630*453+582*475.2+581*824

ВЫЯВЛЕНИЕ ПРИЧИН НИЗКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ К УССУРИЙСКОМУ ПОЛИГРАФУ

Н. В. АСТРАХАНЦЕВА, Н. В. ПАШЕНОВА, В. М. ПЕТЬКО, Ю. Н. БАРАНЧИКОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

В работе сопоставлены реакции тканей стволов пихты сибирской и белокорой на втачивание уссурийского полиграфа. Отмечены существенные различия стратегий защиты у двух видов пихт. Флоэма пихты белокорой активней формирует некрозы с более высокой степенью лигнификации и суберинизации клеток, чаще формирует

раневую перидерму. Эта реакция выражена также и у немногих наиболее устойчивых особей пихты сибирской. Обильное смолотечение из мест поранения — первичная неспецифическая реакция пихты сибирской — по-видимому, крайне энергоемка и в связи с этим не может быть эффективным средством защиты при массовых нападениях жуков короеда в течение нескольких сезонов.

В последние годы в ряде регионов Сибири пихтарники и лесонасаждения с примесью пихты стали подвергаться атакам инвазийного дальневосточного ксилофага — полиграфа уссурийского (белопихтового) *Polygraphus proximus* Bland. из подсемейства короедов [1, 2]. *P. proximus* широко распространен на Дальнем Востоке и в Северной Японии, где его основным кормовым хозяином является пихта белокорая *Abies nephrolepis* Maxim. В своем исконном ареале данный короед предпочитает поврежденные и усыхающие деревья. В течение года при благоприятных условиях он имеет две генерации (первая развивается с середины мая до середины июля, вторая — в августе и осенью), в высокогорье — одну [3]. Попав на новые территории, уссурийский полиграф не только расширил свой круг растений-хозяев, облюбовав в Сибири преимущественно пихту сибирскую *Abies sibirica* Ledeb., но и благодаря более раннему вылету и высокой плодовитости стал успешно конкурировать с аборигенными ксилофагами, занимающими ту же экологическую нишу. Вспышки массового размножения уссурийского полиграфа в ряде районов Сибири приводят к деградации пихтовых древостоев, отпад деревьев в результате вспышки численности инвайдера может достигать 99,8 % [2].

Для установления причин низкой устойчивости пихты сибирской к уссурийскому полиграфу исследовали образцы стволовых тканей (ксилемы и флоэмы) *A. sibirica*, собранные с пораженных деревьев в естественном очаге *P. proximus* в Красноярском крае. Полученные образцы сопоставляли с образцами, собранными на родине полиграфа с пихты белокорой. В январе 2013 года в пихтаче разнотравном в Красноярском крае (окрестности пос. Памяти 13 Борцов Емельяновского района) отбирали поврежденные *P. proximus* деревья пихты сибирской, которые по внешним признакам (по количеству потеков смолы на поверхности стволов) делили соответственно на деревья с малой, средней и высокой степенью повреждения полиграфом. 10 деревьев пихты белокорой *Abies nephrolepis* Maxim. отбирали во время летней вегетации 2013 года в Хабаровском крае (массив Хехцир близ г. Хабаровска) в ельнике зеленомошном мелкопапоротниковом с небольшой примесью пихты. Внешне деревья выглядели здоровыми, потеки смолы отсутствовали, однако позднее исследование тканей ствола показало неоднократные попытки втачивания полиграфа.

В обоих случаях из деревьев выкалывали фрагменты живой коры (размером 10 х 15 см) вместе с подстилающими слоями древесины; участки, содержащие втачивания жуков и некрозы, фиксировали. С этих образцов делали серии поперечных и продольных срезов. Так как по строению флоэмы сложно судить о времени нападения полиграфа, то для датировки атак исследовали следы ответных реакций в нижележащих слоях ксилемы. В первую очередь проверяли наличие смоляных полостей, так как в норме смоляные ходы, полости и линзы в древесине пихт отсутствуют.

Пихта сибирская. *Характеристика дерева с внешними признаками слабого повреждения полиграфом*. Брачные камеры *P. proximus* во флоэме небольшие, расположены преимущественно неглубоко, в них встречаются засмоленные жуки. Раневая реакция (некроз) нешироkая вдоль всей границы раны (от 1,5 до 4 мм, в среднем 2 мм), между некрозом и камбием имеется несколько живых годичных слоев луба, соответственно проводящая флоэма, по которой осуществляется транспорт ассимилятов от кроны к корням, не пострадала. На радиальных срезах в осевом направлении максимальная протяженность раны с некрозом доходила до 15 мм, если брачная камера расположена близко к поверхности, и варьировала от 8 до 10 мм при более глубоком расположении камеры (размеры жука 2,5—3 мм). Различия в размерах камер обусловлены очень низким содержанием склереидных групп в наружном слое флоэмы по сравнению со средним и внутренним слоями, в которых для перегрызания склереид нужно приложить определенные усилия. То есть в поверхностных слоях насекомому большую камеру выгрызть легче. В начале годичного кольца ксилемы 2011 года наблюдается слой смоляных полостей, следовательно, нападение полиграфа пришлось ориентировочно на начало июня, когда уже образовалось несколько трахеид. Осмоление встречается как в ксилеме напротив раны, так и в прилегающих к ране слоях непроводящей флоэмы — в трахеидах и нефункционирующих ситовидных клетках видны включения смолоподобных веществ. Внутри слоя ксилемы 2012 года смоляные полости отсутствуют, следовательно, в ходе развития этого слоя атак *P. proximus* не было, слой ксилемы 2012 шире слоя 2011 года. В конце вегетации 2012 года, после того как сформировалась ксилема текущего года, был заложен слой со смолоносными полостями, не успевшими дифференцироваться. В 2010—2012 годах был очень жаркий июнь, а в 2012 еще и июль, поэтому не исключена возможность появления второй генерации полиграфа, атаки жуков этого поколения и могли вызвать реакцию заложения смоляных полостей в конце слоя ксилемы 2012 года. Не следует исключать и вероятность формирования системного защитного ответа. В любом случае в 2012 году после окончания формирования слоя ксилемы текущего года у всех изученных деревьев наблюдается заложение слоя со смоляными полостями.

Вышеописанное дерево атаковалось на протяжении двух лет до момента взятия образцов. Оно относительно устойчиво к *P. proximus*.

Характеристика дерева с внешними признаками средней степени повреждения полиграфом. Первые втачивания датируются 2010 годом, ориентировочно августом, когда почти сформировался слой ксилемы текущего года. В древесине видны короткие одиночные ходы полиграфа длиной до 1 см и шириной 1.5—2.0 мм, прогрызен слой зрелой ксилемы 2010 и частично 2009 года. Раны частично затянуты наплывами, под раной ксилема сильно осмолена. Вокруг ходов в лубе некроз узкий, захватывает верхние слои луба только непосредственно в месте втачивания. Протяженность в осевом направлении раны с некрозом до 12 мм. В 2011 и 2012 годах, предположительно в начале июня, отмечены втачивания короеда, не доходящие до проводящей флоэмы. Во флоэме некроз 3—10 мм и более (в среднем 4 мм), местами охватывает все годичные слои луба, включая проводящую флоэму. Протяженность в осевом направлении раны с некрозом до 2,5 см. Осмоление ксилемы и флоэмы слабое или отсутствует, слой ксилемы 2011 у́же слоя ксилемы 2010, но шире слоя 2012. Как в ходе вегетации, так и в конце вегетации 2011 и 2012 годов в слоях ксилемы закладываются слои смоляных полостей. В конце вегетации 2012 года отмечены маточные ходы *P. proximus* через ксилему 2012 и частично 2011 года. Брачные камеры расположены глубоко, некроз обширный, идет через все слои луба, включая проводящую флоэму. Протяженность в осевом направлении ран с некрозом до 5,5 см, то есть появляется эффект окольцовывания ствола. Общее снижение выделения смолы в местах втачивания свидетельствует об истощении дерева. Данное дерево атакуется на протяжении трех лет. Дерево слабо устойчиво к полиграфу и уже ослаблено.

Характеристика дерева с внешними признаками сильного повреждения полиграфом. Первые втачивания датируются концом вегетации 2009 года. Отмечены маточные ходы через ксилему 2009 года. Эти повреждения, несмотря на их количество, полностью или практически полностью затянулись ксилемными производными камбия, и над ними частично или почти полностью восстановлена проводящая флоэма. Протяженность во флоэме раны с некрозом 15—25 мм. Как и у предыдущего дерева, первые попытки поселения, произошедшие ориентировочно в августе, оказались неудачными, об отсутствии развития личинок свидетельствуют малые размеры некрозов и хорошее зарастание ран. Глубокое проникновение короеда в этих вариантах обусловлено, вероятно, сезонным снижением содержания в лубе экстрагируемых фенольных соединений [4], выполняющих защитные функции. Формирование у данного дерева системного защитного ответа подтверждает то, что в 2011 и 2012 годах втачивания *P. proximus* также были неудачными — имелись только брачные камеры без идущих от них маточных ходов. Сами камеры небольшие, окруженные узким некрозом шириной 2 мм. Протяженность в осевом направлении раны с некрозом, в зависимости от заглубления брачной камеры, 5—15 мм, проводящая флоэма не задета. Слой ксилемы 2012 немного меньше или равен слою ксилемы 2011. В конце ксилемы 2012 также закладывается слой со смоляными полостями. Вокруг части некрозов, особенно 2009 года, формируется настоящая раневая перидерма, включающая феллему и феллодерму. Ранее отмечали только формирование отделительного слоя на границе с некрозом — более или менее однородного слоя клеток с утолщенными лигнифицированными или суберинизированными стенками. Дерево атакуется на протяжении четырех лет, оно устойчиво к полиграфу и еще может сопротивляться.

Пихта белокорая. Во всех изученных нами вариантах втачивания *P. proximus* в стволы *A. nephrolepis* эти втачивания оказались неудачными. Датировка повреждений по взятым слоям ксилемы (максимальное число годичных слоев ксилемы, попавших в высечки, — 10 лет, самое старое повреждение — 9-летней давности) свидетельствует о том, что эти попытки не носят массового характера, хотя и происходят на протяжении ряда лет и, возможно, всей жизни дерева. Брачные камеры полиграфа практически не наблюдаются, некрозы вокруг места втачивания жука узкие и обычно полностью или частично окружены раневой перидермой, встречено врастание паренхимных клеток внутрь хода полиграфа с их последующей лигнификацией. В ксилеме помимо заложения слоя смоляных полостей может наблюдаться закупорка окаймленных пор осевых трахеид, у отдельных особей пихты принимающая массовый характер. Закупорка пор происходит еще на стадии дифференциации трахеид. Вероятно, так дерево защищается от переносимых короедом офиостомовых и других патогенных грибов, затрудняя их продвижение, питание и снабжение кислородом. Этот вывод косвенно подтверждается случаями обнаружения в таких блокированных участках ксилемы тонких септированных гиф. Все изученные особи *A. nephrolepis* были близки по характеристикам защитных реакций, все показывали высокую степень устойчивости. Возможно, на Дальнем Востоке в природном ареале уссурийского полиграфа неустойчивые особи пихты белокорой элиминируются в начале жизненного цикла, успешные поселения на взрослых деревьях возможны только в случае сильного ослабления или повреждения дерева другими факторами.

Обсуждение. Здоровые особи пихты сибирской способны справиться с первыми нападениями уссурийского полиграфа, однако уже в следующем вегетационном сезоне часть деревьев начинает терять способность к сопротивлению. Немаловажную роль играют природные факторы. Раннее начало

вегетации на фоне продолжительной засухи, с одной стороны, ослабляет деревья, но, с другой стороны, может способствовать лёту жуков второй генерации *P. proximus*, что увеличивает число втачиваний. Последнее косвенно подтверждается закладкой смоляных полостей по окончании формирования слоя ксилемы текущего года. Обильное смолотечение — одна из основных стратегий защиты *A. sibirica* — относительно кратковременно и эффективно против яйцекладок и личинок первого возраста усачей, в том числе самого распространенного вредителя пихты сибирской — черного пихтового усача *Monochamus urussovi (Fisch.)* [5]. В очагах массового размножения черный усач заселяет пихты лишь после предварительного их ослабления путем разреживания кроны в ходе дополнительного питания жуков и внесения ими в ветви фитопатогенных грибов. У ослабленной пихты интенсивность смолотечения существенно снижена или отсутствует. Повышенная численность короеда-пришельца ставит атакованные пихты в совершенно новую ситуацию. Вид оказался неприспособленным к массовым, по всей длине ствола, короедным атакам, повторяющимся несколько лет подряд. При атаке уссурийского полиграфа смолотечение эффективно только в начале заселения, когда обнаруживаются залитые смолой особи *P. proximus,* но учитывая, что плотность поселений уссурийского полиграфа на один-два порядка выше, чем усача [2], при массовой атаке инвайдера обильное смолотечение быстро истощает ресурсы дерева, особенно на фоне неблагоприятных погодных условий. Пихте белокорой, напротив, свойственно очень экономное расходование смолы: она аккумулируется только в непосредственной близости от раны и в меньших количествах, потеков на стволе почти не наблюдается. Значимую роль в устойчивости *A. nephrolepis* к заселению полиграфом играет и более высокое по сравнению с *A. sibirica* содержание во флоэме склереидных групп и их большая осевая длина и плотность расположения [6]. После втачивания полиграфа пихта белокорая по сравнению с пихтой сибирской гораздо быстрее формирует некрозы с более высокой степенью лигнификации и суберинизации клеток, чаще формирует раневую перидерму, отсекающую и изолирующую поврежденные ткани от неповрежденных. Аналогичные ответные реакции наблюдали также у более устойчивого к втачиванию полиграфа дерева пихты сибирской. Какова связь между быстрым формированием некрозов и продвижением полиграфа в тканях дерева-хозяина, ведь некрозы образуются спустя какое-то время после втачивания? Быстрое формирование некрозов свидетельствует о быстроте протекания целого комплекса защитных реакций, приводящих к отложению лигнина и суберина. Для синтеза лигнина используется большое количество простых фенольных соединений и их гликозидов, многие из которых, помимо фунгицидного действия, делают ткани растений менее привлекательными для насекомых. Фенольные соединения в паренхимных клетках флоэмы как синтезируются de novo, так и присутствуют изначально. Возможно, что у устойчивых особей пихты сибирской и у особей пихты белокорой пул фенольных соединений в живых клетках коры выше, чем у неустойчивых особей, или в них содержится больше веществ, обладающих антиксенозной (отпугивающей) и токсичной способностью.

Выводы. Устойчивость *Abies nephrolepis* и относительная устойчивость отдельных особей *A. sibirica* к уссурийскому полиграфу связаны со способностью быстро образовывать небольшие некрозы и формировать раневые перидермы. Смолотечение менее важно, однако у устойчивых особей *A. sibirica* оно дольше сохраняется на одном уровне, тогда как у неустойчивых деревьев быстро снижается. Обильное смолотечение из мест поранения — первичная неспецифическая реакция пихты сибирской — по-видимому, крайне энергоемка. Чрезмерное расходование веществ на защитные реакции не может быть эффективным средством защиты при массовых нападениях жуков нового вредителя в течение нескольких сезонов.

Здоровые деревья пихты сибирской способны отразить первую, даже массовую, атаку *Polygraphus proximus*. Следовательно, основным путем сдерживания роста численности популяции агрессивного инвайдера в пихтовых лесах Сибири является проведение лесохозяйственных санитарно-оздоровительных мероприятий, исключающих накопление в древостое кормового субстрата для полиграфа: свежего валежа, порубочных остатков и ослабленных деревьев пихты. Если популяция короеда-пришельца повысит численность до уровня, позволяющего массово нападать на здоровые деревья пихты и, таким образом, самостоятельно расширять свою кормовую базу, вспышка его массового размножения перейдет в фиксированную фазу и угаснет лишь после полного истребления пихты в местообитании.

Работа выполнена при частичной поддержке 7-й рамочной программы Евросоюза (проект ISEFOR FP7 2007-2013, KBBE 2009-3, grant agreement № 245268) и гранта РФФИ 14-04-01235а. Авторы выражают благодарность Н. С. Бабичеву и Д. А. Демидко (Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск) и Г. И. Юрченко (ДальНИИЛХ, Хабаровск) за помощь при выполнении полевых исследований.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Астапенко С. А., Акулов Е. Н., Кривец С. А.* Уссурийский полиграф — новый агрессивный вредитель пихты в Сибири. Лесной вестник. Вестник Московского государственного университета

леса. 2011. Т. 80. № 4. С. 78—81.
2. *Керчев И. А.* Экология уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западносибирском регионе инвазии: Автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.02.08. Томск, 2013. 23 с.
3. *Куренцов А. И.* Короеды Дальнего Востока СССР / Под ред. Н. Я. Кузнецова. Изд-во АН СССР: М.-Л. 1941. 234 с.
4. *Плаксина И. В., Судачкова Н. Е., Романова И. Л., Милютина И. Л.* Сезонная динамика фенольных соединений в лубе и хвое сосны обыкновенной и кедра сибирского в посадках различной густоты. Химия растительного сырья. 2009. Вып. 1. С. 103—108.
5. *Исаев А. С., Рожков А. С., Киселев В. В.* Черный пихтовый усач *Monochamus urussovi* (Fisch.). Новосибирск: Наука, 1988. 271 с.
6. *Астраханцева Н. В., Баранчиков Ю. Н., Демидко Д. А., Пашенова Н. В., Петько В. М., Юрченко Г. И.* Некрозы, вызванные грибом *Grosmannia aoshimae* в лубе пихт сибирской и белокорой: гистологический аспект. VII чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений Сибири. Санкт-Петербург, 2013. С. 6—7.

***

УДК 630*443 +595.768.24+582.47

ИССЛЕДОВАНИЯ ОФИОСТОМОВЫХ ГРИБОВ В БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСАХ РОССИИ

Н. В. ПАШЕНОВА, Ю. Н. БАРАНЧИКОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Охарактеризовано современное состояние исследований фитопатогенных офиостомовых грибов в хвойных лесах. Дан краткий обзор работ, которые выполняются в этом направлении сотрудниками Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН в течение последних 20 лет.

В «экологическом» смысле под термином «офиостомовые грибы» понимают большую группу аскомицетов, подавляющее количество которых приспособилось к обитанию в проводящих тканях древесных растений и имеет тесные связи с насекомыми-ксилофагами [34, 38]. С таксономической точки зрения речь идет о представителях четырех родов: *Ceratocystis* Ell.& Halst (сем. *Ceratocystidaceae*, пор. *Microascales, Ascomycota*), *Ophiostoma* H.and P.Syd., *Ceratocystiopsis* Upad.& Kendr. и *Grosmannia* Goid. (сем. *Ophistomataceae*, пор. *Ophiostomatales, Ascomycota*) [38]. Мицелий офиостомовых грибов развивается за счет питательных веществ живых или недавно отмерших ситовидных и паренхимных клеток флоэмы, паренхимы сердцевинных лучей, клеток камбия и заболони [23, 24, 27]. Наиболее благоприятные условия для развития этих грибов складываются в стволах и корнях ослабленных, отмирающих или недавно отмерших деревьев, сохраняющих естественную влажность [23, 27, 37].

Исследования конца XX — начала XXI века показали, что жизненные стратегии офиостомовых грибов разнообразны и включают истинных сапротрофов, факультативных фитопатогенов и настоящих фитопатогенов (факультативных сапротрофов) [29, 35, 37]. До 70-х годов прошлого века истинными фитопатогенами признавали несколько видов офиостомовых грибов, преимущественно вызывающих заболевания лиственных пород [11, 12]. Начиная с последней четверти прошлого века фокус исследований переместился на «хвойные» виды офиостомовых, которые связаны с агрессивными вредителями, способными нападать на живые деревья. Было показано, что ксилофаги, как правило, переносят видоспецифичные комплексы офиостомовых грибов, внутри которых проявляется «сукцессионная дифференциация» [27, 40]. Некоторые виды, называемые «первопоселенцами», попав в растительные ткани, поврежденные переносчиками, первыми начинают активное распространение в них, поскольку адаптированы к низкому содержанию кислорода и защитным веществам хозяина [39]. Офиостомовые грибы-первопоселенцы на хвойных отнесли к фитопатогенам. Долгое время считалось, что насекомые «объединились» в ходе эволюции с фитопатогенными ассоциантами на основе взаимовыгодного сотрудничества. Наиболее интенсивно развивались работы по изучению фитопатогенной активности офиостомовых грибов, поскольку их развитие в проводящих тканях ствола увеличивает размеры поражения, вызванного собственно насекомыми, и повышает ресурсные траты растения-хозяина на защитный ответ, ослабляя атакованное дерево. Все это способствует успеху поселения и выживаемости личинок насекомого-переносчика [38].

Недавний анализ накопленного за последние десятилетия фактического материала показал, что эти данные весьма разнородны, и кроме доказательств упомянутых гипотез существуют факты, опровергающие их. Весомым аргументом является то обстоятельство, что в природе перенос офиостомовых грибов насекомыми не является строго обязательным. Ряд исследователей указывает на медленную колонизацию грибами проводящих тканей хвойных и их неспособность существенно ослабить организм растения-хозяина за те несколько дней, в течение которых длится начальная критическая фаза колонизации дерева короедо-грибной ассоциацией и достигается необратимость

фитопатологических изменений [38]. Отмечаются случаи несоответствия между агрессивностью переносчика и фитопатогенной активностью его постоянных грибов-ассоциантов [32]. Для объяснения этих несоответствий было высказано предположение о комменсальном характере взаимоотношений офиостомовых грибов и агрессивных видов ксилофагов, который предполагает, что появление короедо-грибных ассоциаций предоставило выгоду только грибам, но не их переносчикам. «Гипотеза комменсализма» не отрицает фитопатогенную активность офиостомовых грибов-первопоселенцев, но рассматривает ее как результат эволюции взаимоотношений внутри микробных сообществ, связанных с ксилофагами. А именно: часть офиостомовых грибов избавилась от конкурентного давления со стороны сапротрофной микрофлоры, обитающей в ходах вредителей, через адаптацию к новой экологической нише — физиологически активным тканям живого хозяина [29, 38].

Критика доминирующей ранее парадигмы поставила перед исследователями новые задачи, нацеленные на понимание истинной роли офиостомовых грибов в комплексах разнообразных организмов, формирующих среду обитания насекомых-ксилофагов. В задачи нового этапа предложено включить исследования офиостомовых грибов, которые связаны с неопасными для деревьев ксилофагами, изучение влияния различных биотических и абиотических факторов на распространение, численность и активность грибов, анализ взаимосвязи динамики грибов и популяций их переносчиков [38].

Фитопатогенную роль офиостомовых грибов в бореальных лесах изучают уже несколько десятилетий в странах Северной Америки, Западной и ряде стран Восточной Европы, в ЮАР, Китае, Южной Корее, Японии, Австралии и Новой Зеландии [34]. В России эта проблема длительное время не привлекала внимания ученых, хотя отдельные разрозненные сведения можно обнаружить в отечественной и зарубежной литературе [8, 9, 21, 33]. В России единственным научным центром, где в течение последних десятилетий последовательно изучаются офиостомовые грибы бореальных лесов Сибири, является Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.

За годы работ был охарактеризован состав доминирующих видов офиостомовых грибов, связанных с наиболее опасными вредителями хвойных в сибирских лесах: короедом-типографом, большим лиственничным короедом, большим сосновым лубоедом, вершинным короедом и черным пихтовым усачом. Было показано, что в условиях Сибири офиостомовые грибы являются типичным компонентом микобиоты ходов насекомых-ксилофагов: встречаемость грибов в популяциях переносчиков варьирует от 70 до 100 %. Ходы насекомых под корой ослабленных и погибших деревьев являлись основным резервуаром офиостомовых грибов в исследованных лесах, и именно насекомые-ксилофаги распространяли эти грибы, перенося споры на экзоскелете [20].

По данным искусственной инокуляции установлены наиболее опасные фитопатогенные виды в Сибири [20], а также охарактеризованы сукцессии офиостомовых грибов в поврежденных насекомыми деревьях [13 14, 15]. Выполняются исследования по межвидовым взаимоотношениям офиостомовых грибов между собой и представителями сапротрофной микобиоты на поверхности растений и в ходах переносчиков [2, 17]. В опытах по перекрестному инфицированию хвойных пород не подтвердилась строгая специфичность связи между определенными видами грибов, насекомых-переносчиков и хвойных растений. Было установлено, что грибы-первопоселенцы успешнее развиваются в тканях природного хозяина, но и в тканях «нехозяев» вызванные ими некрозы могут быть достаточно большими и достоверно превышать контрольные значения [20, 28].

Сотрудники Института леса изучали гистологические и физиологические аспекты взаимодействия офиостомовых грибов и их растений-хозяев в лабораторных и естественных условиях. Установлено, что защитный ответ хозяина может быть вызван введением в ткани растения не только живого мицелия, но и мицелиального экстракта. Это доказывает элиситорный механизм включения защиты у хвойных. Использование экстрактов вместо живого мицелия дает инструмент для изучения защитных реакций хвойных *in vivo*, при этом полностью снимается опасность случайного заноса инфекции в здоровые древостои [22]. В экспериментах по инокуляции деревьев *Pinus sylvestris* L. экстрактом гриба *Ceratocystis laricicola* Redfern & Minter уже было установлено, что метаболиты гриба ингибируют раннюю стадию лигнификации стенок ситовидных клеток во время раневой реакции флоэмы [36] и, следовательно, офиостомовые грибы все-таки участвуют в торможении начальных стадий защитного ответа растения. Данный факт свидетельствует о том, что мутуализм грибов и ксилофагов имеет место при колонизации деревьев, хотя, возможно, не является универсальным.

Материалы по офиостомовым грибам сибирских ученых дополняют общую базу данных по ксилофагам с трансконтинентальными ареалами и являются уникальными при изучении видов с ограниченными или эндемичными ареалами. Примером последнего являются работы по офиостомовым грибам, распространяемым черным пихтовым усачом, сведения о которых до появления российских публикаций были крайне скудными, так как ареал переносчика почти полностью находится в пределах России [7, 15, 16, 30].

Еще одним примером уникальных исследований сотрудников Института леса является изучение

инвазийных ассоциаций «короед — офиостомовые грибы». Обосновавшиеся на новых территориях фитофаги-пришельцы, не имеющие истории взаимных адаптаций с аборигенной биотой и по этой причине ею не сдерживаемые, быстро превращаются во вредителей, регулировать которых может лишь человек [3]. Исследование механизмов инвазий помимо ясного прикладного выхода может иметь важное значение для понимания эколого-эволюционных механизмов становления адаптаций между членами вновь формирующейся консорции. Так, практически на глазах современных исследователей природные леса красного лавра *Persea borbonia* (L.) Spreng. в Джорджии, Южной Каролине и Флориде (США) уничтожаются завезенным из Азии тандемом: короед *Xyleborus glabratus* Eichhoff и его грибной симбионт *Raffaelea lauricola* Harrington & Fraedrich. Инвазия расширяется со скоростью 30—60 км в год, после заселения первым жуком дерево гибнет за 1—3 месяца, и на вновь оккупированных местообитаниях в течение 18 месяцев погибает более 92 % деревьев рода *Persea*. Тут нелишне отметить, что в районах инвазии выращивают и другой вид этого рода — авокадо (*P. americana* Mill.) [31].

Изучаемый нами сходный российский феномен гораздо более масштабен. На огромной территории на юге Сибири, размером 700 на 700 км, почти равной площади Франции, с 2005 года функционируют многочисленные локальные очаги инвазийного тандема: уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandf. и офиостомовый гриб *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya & Yamaoka) Masuya & Yamaoka. Выяснено, что инвазийный комплекс завезен и в европейскую часть России: в Москве и Московской области обнаружены локальные очаги полиграфа, а также специфическая микобиота, которая ранее там не отмечалась [5, 6, 10, 18, 25]. Помимо «своих» грибных ассоциантов полиграф в Сибири может разносить и местный фитопатогенный гриб *Leptographium sibirica* Jacobs & Wingf., ранее «состоявший на вооружении» лишь у черного пихтового усача [18].

Понимание процессов адаптации организмов-инвайдеров к новой среде обитания позволит объяснить и предсказать успешность интродукции видов, оценить потенциалы инвазийности вредителей и фитопатогенов, а также устойчивости как новых видов хозяев, так и отдельных природных сообществ в возможных регионах инвазии. Полученные к настоящему времени результаты свидетельствуют об участии *G. aoshimae* в процессе ориентации нападающих на пихту жуков полиграфа [19], о роли гистологических особенностей строения флоэмы в устойчивости пихт к заселению инвазийным тандемом [4], а также о явном падении патогенности адвентивных популяций гриба, предположительно объясняемой пониженной устойчивостью нового хозяина [1].

Стремительное продвижение на запад России дальневосточных инвайдеров уже привлекло пристальное внимание международных карантинных организаций. В частности, Европейская и Средиземноморская организация по защите растений провела оценку фитосанитарного риска уссурийского полиграфа [26], а страны Таможенного союза включают его в свой карантинный список. Разработки сибирских ученых по ключевым вопросам экологии организмов-инвайдеров становятся все более востребованными.

Работа частично поддержана грантами РФФИ № 12-04-00801-а и 14-04-01235, а также проектами Европейской комиссии ISEFOR и SONATA.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Астраханцева Н. В., Пашенова Н. В., Петько В. М., Баранчиков Ю. Н.* Реакция тканей ствола пихты сибирской и пихты белокорой на инокуляцию фитопатогенным грибом *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya et Yamaoka) Masuya et Yamaoka — ассоциантом уссурийского полиграфа // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. 207. С. 142—153.
2. *Афанасова Е. Н., Пашенова Н. В.* Взаимоотношения офиостомовых грибов, переносимых насекомыми-ксилофагами, между собой и с другими микромицетами хвойных пород Сибири // Микол. и фитопат. 2005. 39 (2). С. 62—65.
3. *Баранчиков Ю. Н.* Инвазии дендрофильных насекомых — источник хозяйственных проблем и полигон для эколого-эволюционных исследований // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: матер. всеросс. конф. с междунар. участием. 24—27 сентября 2012 г., Красноярск. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 6—11.
4. *Баранчиков Ю. Н., Астраханцева Н. В., Щуров В. И., Александрова М. С., Мухина Л. Н., Серая Л. Г., Пашенова Н. В.* Склереиды флоэмы как возможный фактор устойчивости пихт к атакам инвазийного короеда. ИнтерЭкспо ГЕО-Сибирь-2014. Междунар. науч. конф. «Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью». Т. 2. Новосибирск: СГГАБ, 2014. С. 250—254.
5. *Баранчиков Ю. Н., Пашенова Н. В., Серая Л. Г.* Дальневосточные офиостомовые грибы — ассоцианты уссурийского полиграфа найдены в Европе. 2014. [Электронный ресурс]. URL: http://forest.akadem.ru/News/Fungi_PP_Eur.pdf (дата обращения: 20.06.2014).
6. *Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Астапенко С. А., Акулов Е. Н., Кривец С. А.* Уссурийский полиграф — новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Лесной вестник. 2011. 80 (4). С. 78—81.
7. *Ветрова В. П., Пашенова Н. В., Гродницкий Д. Л.* Реакция пихты сибирской на заражение грибами — симбионтами черного пихтового усача // Лесовед. 1992. 3. С. 24—32.

8. *Гниненко Ю. И., Жуков А. М., Клюкин М. С.* Уссурийский короед и пихтовая офиостома — новая угроза пихтовым лесам в Сибири и Европе. Первое обнаружения патогена // Защ. и карант. растен. 2012. 10. С. 42—45.
9. *Исаев А. С., Рожков А. С., Киселев В. В.* Черный пихтовый усач *Monochamus urussovi* (Fisch.). Новосибирск: Наука, 1988. 214 с.
10. *Керчев И. А.* Экология уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западносибирском регионе инвазии: Автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.02.08.Томск: Тип. ИОА СО РАН, 2013. 23 с.
11. *Крюкова Е. А., Плотникова Т. С.* Биологические основы защиты дуба и вяза от инфекционного усыхания. М: Агропромиздат, 1991. 124 с.
12. *Минкевич И. И.* Эпифитотии грибных болезней древесных пород. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1986. 114 с.
13. *Пашенова Н. В., Ветрова В. П., Константинов М. Ю., Афанасова Е. Н.* Офиостомовые грибы, переносимые короедом-типографом в хвойных лесах Центральной Сибири // Лесоведение. 2001. 5. С. 32—37.
14. *Пашенова Н. В., Ветрова В. П., Матренина Р. М., Сорокина Е. Н.* Офиостомовые грибы в ходах большого лиственничного короеда // Лесоведение. 1995. 6. С. 62—68.
15. *Пашенова Н. В., Вишнякова З. В., Ветрова В. П.* Структурные изменения микобиоты коры и древесины хвойных в связи с их дефолиацией сибирским шелкопрядом и заселением стволовыми вредителями // Лесовед. 1998. 4. С. 11—19.
16. *Пашенова Н. В., Выдрякова Г. А., Ветрова В. П.* Фитопатогенные микромицеты, ассоциированные с черным пихтовым усачом // Лесоведение. 1994. 3. С. 39—47.
17. *Пашенова Н. В., Лихута Я. И.* Взаимоотношения грибов, распространяемых вредителями пихты сибирской, при лабораторном культивировании // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых: матер. всеросс. конф. с междунар. участием. 25—27 сентября, г. Красноярск. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 75—81.
18. *Пашенова Н. В., Петько В. М., Керчев И. А., Бабичев Н. С.* Перенос офиостомовых грибов уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Scolytidae) в Сибири // Известия СПбЛТА. 2012. 200. С. 114—120.
19. *Пашенова Н. В., Петько В. М., Баранчиков Ю. Н.* Аттрактивность фитопатогенного гриба *Grosmannia aoshimae* для жуков его инвазийного переносчика — уссурийского полиграфа // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2013. IX Междунар. науч. конгр.: междунар. науч. конф. «Экономическое развитие Сибири и Дальнего Востока. Экономика природопользования, землеустройство, лесоустройство, управление недвижимостью»: сб. матер. в 4 т. Т. 4. Новосибирск: СГГА, 2013. С. 102—106.
20. *Пашенова Н. В., Полякова Г. Г., Афанасова Е. Н.* Изучение грибов синевы древесины в хвойных лесах Центральной Сибири // Хвойн. бор. зоны. 2009. 26 (1). С. 22—28.
21. *Плешанов А. С., Морозова Т. Н.* Микромицеты пихты сибирской и атмосферное загрязнение лесов — Новосибирск: Изд-во «Гео», 2009. 115 с.
22. *Полякова Г. Г., Поляков В. И., Пашенова Н. В., Шеин И. В., Ветрова В. П., Стасова В. В., Зражевская Г. К., Зубарева О. Н.* Иммунная реакция хвойных пород Сибири. Новосибирск: Изд. СО РАН, 2008. 109 с.
23. *Рабинович М. Л., Болобова А. В., Кондращенко В. И.* Теоретические основы биотехнологии древесных композитов. Кн. I. Древесина и разрушающие ее грибы. М.: Наука, 2001. 264 с.
24. *Черемисинов Н. А.* Общая фитопатология. М.: Высшая школа, 1973. 350 с.
25. *Чилахсаева Е. А.* Первая находка *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 (Coleoptera, Scolytidae) в Московской области // Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд-е. биол. 2008. 113 (6). С. 39—42.
26. *EPPO. Expert Working Group for performing a PRA on Polygraphus proximus.* 2012. [Электронный ресурс]. URL: https://www.eppo.int/MEETINGS/2012_meetings/ewg_polygraphus.htm (дата обращения: 20.06.2014).
27. *Gibbs J. N.* The biology of Ophiostomatoid fungi causing sapstain in trees and freshly cut logs // *Ceratocystis* and *Ohiostoma*. Taxonomy, Ecology and Pathogenicity. 2nd print. Minnesota, St. Paul: APS PRESS, 1999. P. 153—160.
28. *Harrington T. C., Pashenova N. V., McNew D. L., Steimel J., and Konstantinov M. Y.* Species delimitation and host specialization of *Ceratocystis laricicola* and *C. polonica* to larch and spruce // Plant Disease. 2002. 6 (4): 418—422.
29. *Harrington T. C.* Diseases of conifers caused by species of *Ophiostoma* and *Leptographium* // *Ceratocystis* and *Ohiostoma*. Taxonomy, Ecology and Pathogenicity. 2nd print. St. Paul, MN: APS PRESS, 1999. P. 161—172.
30. *Jacobs K. M., Wingfield M. J., Pashenova N. V., and Vetrova V. P.* A new *Leptographium* species from Russia // Mycol. Res. 2000. 104: 1524—1529.
31. *Koch F. H., Smith W. D.* Spatio-temporal analysis of *Xyloborus glabratus* (Coleoptera: Circulionidae: Scolytinae) invasion in eastern U.S. forests // Environ. Entomol. 2008. 37. P. 442—452.
32. *Lieutier F., Yart A., Salle A.* Stimulation of tree defenses by ophiostomatoid fungi can explain attack success of bark beetles in conifers // Ann.For.Sci. 2009. 66: 801.
33. *Linnakoski R., de Beer Z. W., Antiainen J., Sidorov E., Niemela P., Pappinen A., Wingfield M. J. Ophiostoma* spp. associated with pine and spruce-infesting bark-beetles in Finland and Russia // Persoonia. 2010, 25: 72-93.
34. *Ophiostomatoid* Fungi: Expanding Frontiers / K. A. Seifert, Z. W. de Beer, and M. J. Wingfield. Minnesota, St. Paul: APS PRESS, 2013. 337 p.
35. *Paine T. D., Raffa K. F., Harrington T. C.* Interactions among Scolitid bark beetles, their associated fungi and live host conifers // Annu. Rev. Entomol. 1997. 42: 179—206.
36. *Polyakova G. G., Stasova V. V., and Pashenova N. V.* Defense Response of Pine Stem Phloem to Wounding and Treatment with Mycelial Extracts from *Ceratocystis laricicola* // Rus. J. of Plant Phys. 2011. 58 (5): 819—827.
37. *Seifert K. A.* Sapstain of commercial lumber by species of *Ophiostoma* and *Ceratocystis* // *Ceratocystis* and *Ophiostoma*: Taxonomy, Ecology and Pathogenicity, 2nd print. Minnesota, St. Paul: APS PRESS, 1999. P. 141—151.
38. *Six D. L., Wingfield M. J.* The role of phytopathogenicity in bark beetle — fungus symbiosis: a challenge to the classic

paradigm // Annu. Rev. Entomol. 2010. 56: 255—272.
39. *Solheim H.* Oxigen deficiency and spruce resin inhibition of growth fungi associated with *Ips typographus* // Mycol. Res.1991. 95 (12): 1387—1392.
40. *Solheim H.* Fungal succession in sapwood of Norway spruce infected by the bark beetle *Ips typographus* // Eur. J. For. Path. 1992. 22: 136—148.

***

УДК 632.93+579.264

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ БИОРЕМЕДИАЦИЯ ПОЧВ ЛЕСОПИТОМНИКОВ И ЗАЩИТА СЕЯНЦЕВ ХВОЙНЫХ ОТ ИНФЕКЦИОННЫХ ЗАБОЛЕВАНИЙ

И. Д. ГРОДНИЦКАЯ[1], О. Э. КОНДАКОВА[1], Н. Н. ТЕРЕЩЕНКО[2], Н. Д. СОРОКИН[1]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Сибирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства и торфа Россельхозакадемии, Томск, Россия

АННОТАЦИЯ
Микробиологическая биоремедиация почвенного покрова в лесных питомниках Сибири осуществляется с помощью внесения микробных агентов (антагонистов), которые способствуют восстановлению нативной почвенной микробиоты за счет повышения видового разнообразия бактерий и микромицетов сапротрофного комплекса и подавления численности фитопатогенов, улучшают фитосанитарное состояние почв питомников, снижают уровень инфекционного полегания сеянцев, повышают выход качественного лесопосадочного материала.

Микробные комплексы в силу большого разнообразия их биохимических функций и высокой чувствительности к изменениям среды перспективны не только в биоиндикации и мониторинге качества, но и в биоремедиации почв. Биоремедиация почвенного покрова является важной задачей и способствует восстановлению аборигенной почвенной микробиоты. Для улучшения продуктивности почвы как в сельском, так и в лесном хозяйстве одним из наиболее перспективных современных подходов в последнее время является интродукция экзогенных микроорганизмов в окружающую среду. Основным вариантом микробиологической биоремедиации является внесение в загрязненную почву относительно большого количества специализированных микроорганизмов (биоаугментация), способных изменить почвенную микробиоту и тем самым улучшить фитосанитарное состояние почвы и растений в искусственных экосистемах [7]. В основе микробиологической биоремедиации лежит использование микробного антагонизма. Микробные агенты, обладающие высокой антагонистической активностью, способны регулировать численность и качественный состав многих фитопатогенных микроорганизмов [2, 3, 6, 13].

Агротехнические мероприятия и посевы монокультуры в систематически возделываемых почвах искусственных фитоценозов (агроценозах) со временем приводят к истощению и снижению трофности таких почв. Вместе с тем в агропочвах снижается и количество микроорганизмов, проявляющих антагонистические свойства в отношении патогенов. Ранее было показано, что в почвах лесных питомников Сибири происходит резкое снижение численности видов споровых бактерий рода *Bacillus* и грибов рода *Trichoderma*, проявляющих антагонистические и биотрофные свойства в отношении целого ряда фитопатогенов. На этом фоне возрастала численность некоторых видов патогенных и токсинообразующих микроорганизмов (*Fusarium* и *Verticillium*), содержание которых по сравнению с ненарушаемыми аналогами значительно ниже, что закономерно приводит к возникновению инфекционных заболеваний сеянцев [5, 10]. В этой связи для сохранения посадочного материала и улучшения его качества необходимо при посевах семян дополнительно вносить в почву высокоэффективные биоагенты, учитывая тот факт, что основными естественными врагами фитопатогенов являются грибы-гиперпаразиты и гиперпаразитные бактерии [8]. В качестве перспективных биоагентов выделяют спорообразующие бациллы (р. *Bacillus*) и неспоровые бактерии — псевдомонады (*Pseudomonas*), проявляющие антибиотическую активность против широкого спектра фитопатогенов за счет способности к образованию комплекса миколитических ферментов (хитиназы, хитозаназы и 'бета'-1,3-глюканазы) [1, 9]. Сапротрофно живущие почвенные микроорганизмы и доминанты филлопланы многих растений — грибы р. *Trichoderma* — являются гиперпаразитами по отношению ко многим фитопатогенным микромицетам. Ингибирование роста патогенов обусловлено способностью микопаразита гидролизовать клеточные стенки грибов-хозяев за счет продуцируемых им ферментов, а также выделяемых токсинов [4, 12].

Лабораторные опыты по влиянию предпосевной обработки семян хвойных микробами-антагонистами позволили получить положительные результаты по сохранности и качеству проростков: количество здоровых всходов в опыте было на 29—51 % выше по сравнению с контролем.

Одновременно проводили количественные учеты фитопатогенов в ризосферной зоне проростков. Установлено, что наиболее активно защищали всходы и влияли на элиминацию фузариев следующие штаммы микроорганизмов: *T. viride, Bac. subtilis, Bac. circulans, Pseudomonas* sp., а также смесь *Pseudomonas fluorescens* + *aureofaciens*. Наиболее высокие значения индекса подавления заболевания (ИПЗ) (133 %) и показателя продуктивности сеянцев (1.95) были у тех же штаммов. К концу опыта численность популяций грибов рода *Fusarium* уменьшилась в 2.5—3.0 раза, что уже не превышало порога вредоносности этих микромицетов и не влияло на поражаемость проростков хвойных. В то же время в 2.5 раза снизилась и численность *T. viride*. Подобные результаты положительного влияния предпосевной обработки семян микробами-антагонистами на устойчивость к полеганию проростков и сеянцев хвойных вследствие фузариоза отмечены ранее [11].

Полевые опыты по влиянию интродуцированных штаммов триходермы на состав нативных почвенных микромицетов, проведенные в Верх-Казанском и Ермаковском лесопитомниках Красноярского края, показали, что внесение в почву *T. viride* существенно изменяло видовой состав грибной биоты, особенно в период интенсивного развития интродуцента, численность которого достигала 59.6 % от общего количества выделенных микромицетов. В контроле численность грибов этого рода не превышала 30 %. Уменьшение численности почвенных микромицетов связано прежде всего с сокращением представителей родов *Cladosporium* (в 23.4 раза), *Alternaria* (7.5 раза), *Fusarium* (2.3 раза). При этом наряду с резким увеличением численности *T. viride* отмечено возрастание численности грибов рода *Penicillium*. Следовательно, внесенная культура триходермы повышала видовое разнообразие микромицетов сапротрофного комплекса и улучшала фитосанитарное состояние почв лесопитомников в целом [5, 10].

В условиях опытного лесного питомника, расположенного на территории Погорельского стационара ИЛ СО РАН, был заложен и проведен эксперимент по влиянию интродуцированных микробов-антагонистов (*Bacillus* sp., *Bac. subtilis, Pseudomonas* sp., *Trichoderma harzianum*) на: 1) эффективность прорастания семян и сохранность сеянцев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* L.); 2) качество морфометрических параметров сеянцев в конце первого года вегетации; 3) изменение численности эколого-трофических групп микроорганизмов (ЭКТГМ); 4) изменение микробной биомассы (БМ) и 5) уровень ферментативной активности почв под посевами хвойных в зависимости от вариантов опыта.

Установлено, что предпосевная обработка семян хвойных микробами-антагонистами повышала грунтовую всхожесть семян хвойных в 1.4—5.8 раза (рис. 1), количество и качество жизнестойких сеянцев сосны в конце вегетации — в 12 раз, лиственницы — в 1.3 раза по сравнению с контролем. Наибольший эффект стимуляции роста семян и увеличения сохранности сеянцев хвойных в конце вегетации отмечен в вариантах с *Trichoderma harzianum* и *Pseudomonas* sp. Обработка семян сосны штаммами *Ps.* sp. и *Bac. subtilis*, лиственницы — *T. harzianum* и *Bac.* sp. повышала морфометрические характеристики сеянцев (длину надземной и подземной частей, диаметр корневой шейки, вес сеянца) в 1.5—2.0 раза. Внесение споровых бактерий (*Bac. subtilis* и *Bac*. sp.) и триходермы (*T. harzianum*) с семенами хвойных увеличило и биогенность почвы под посевами (БМ, численность ЭТГМ, ферментативную активность) в 1.5—3.0 раза.

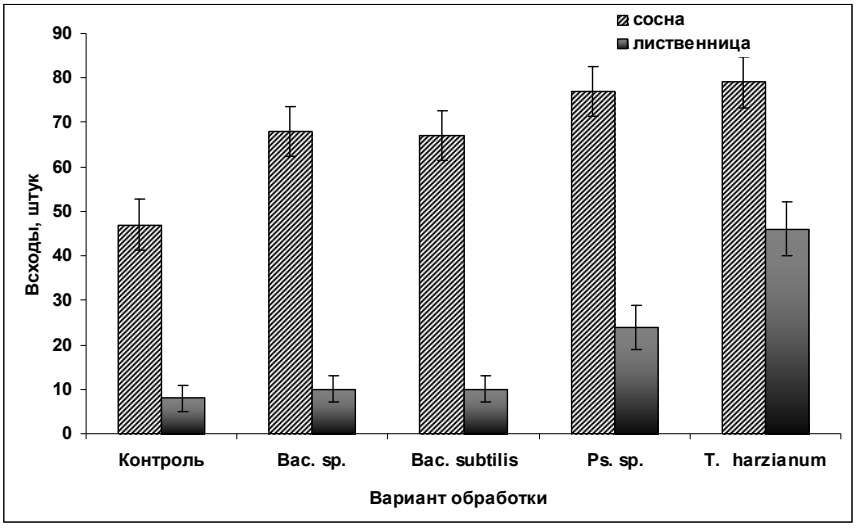


Рисунок 1. Грунтовая всхожесть семян сосны обыкновенной и лиственницы сибирской, обработанных микробами-антагонистами (июнь, 2012 г.)

Одной из проблем биоремедиации является повышение приживаемости и периода сохранения активности внесенного интродуцента. Внесение микробных интродуцентов для улучшения свойств почв и состояния сеянцев дает положительные результаты в течение 2—3 недель после обработки, и любая внесенная популяция довольно быстро элиминируется почвенным микробным сообществом. В этой связи в течение ряда лет проводились эксперименты, направленные на «сохранность» интродуцента-триходермы в темно-серой почве Погорельского бора. В

почву питомника вместе с *T. harzianum* вносили поддерживающие древесные субстраты (опилки и микокомпост — продукт биоконверсии сосновых опилок) для улучшения условий обитания и максимального сохранения интродуцента. Вариант опыта «микокомпост + триходерма» продемонстрировал сохранность интродуцента на протяжении четырех месяцев (табл. 1).

Таблица 1. Сохранность *Trichoderma harzianum* в течение вегетационного периода (2011 г.)

Вариант опыта	Численность *Trichoderma harzianum* (млн КОЕ/г)			
	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Почва + триходерма	4.8 ± 0.2	3.24 ± 0.4	3.12 ± 0.9	2.95 ±0.4
Опилки + триходерма	4.8 ± 0.2	1.08 ± 0.1	0.41 ± 0.2	0.94 ± 0.2
Микокомпост + триходерма	4.8 ± 0.2	3.31 ± 0.2	3.4 ± 0.9	4.02 ± 0.5

Кроме того, добавление в почву микокомпоста (М + Т) и опилок (О + Т) вместе с *Trichoderma harzianum* положительно повлияло на рост семян и увеличило количество сеянцев сосны в конце вегетации на 33—44 % по сравнению с контролем (рис. 2).

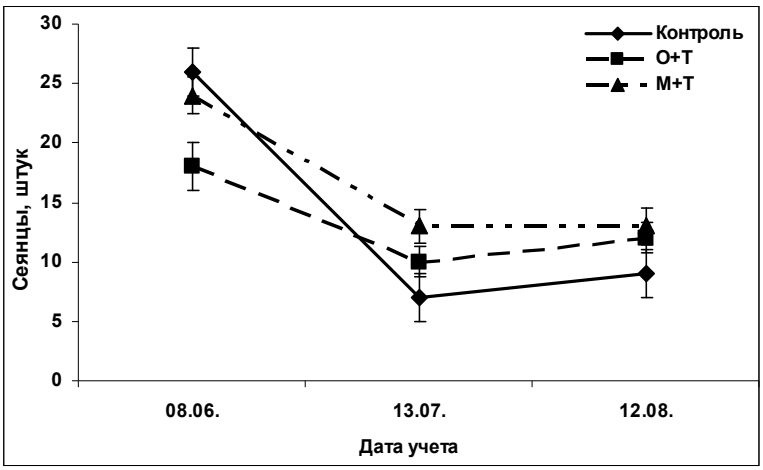


Рисунок 2. Количество сеянцев сосны обыкновенной в темно-серой почве Погорельского питомника при различных вариантах опыта [О + Т — опилки + *Trichoderma harzianum* (10^9 спор/мл); М + Т — микокомпост + *Trichoderma harzianum*]

Таким образом, микробиологическая биоремедиация почвенного покрова в лесных питомниках Сибири может осуществляться с помощью внесения микробных агентов (антагонистов), которые способствуют восстановлению нативной почвенной микробиоты за счет повышения видового разнообразия бактерий и микромицетов сапротрофного комплекса и подавления численности фитопатогенов. Внесенные в почвы лесопитомников бактерии р. *Bacillus* и *Pseudomonas*, грибы р. *Trichoderma* снижали численность фитопатогенных микромицетов (*Fusarium*, *Verticillium*, *Cladosporium*, *Phytium*, *Rhizoctonia*) в 2.5—3.5 раза, до 133 % увеличивали индекс подавления заболеваний, на 30—50 % повышали продуктивность и выход здоровых сеянцев хвойных. Комплексное внесение микробных агентов (интродуцентов) с поддерживающим древесным субстратом (микокомпост, опилки) способствовало сохранению их численности и активности на протяжении вегетации, ограничению активности фитопатогенов, улучшению роста и развития сеянцев хвойных. Разработанный биологический подход перспективен как для биоремедиации (биовосстановления) зараженных и деградированных почв, так и для защиты сеянцев хвойных от болезней.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Актуганов Г. Э., Галимзянова Н. Ф., Мелентьев А. И., Кузьмина Л. Ю.* Внеклеточные гидролазы штамма *Bacillus sp*. 739 и их участие в лизисе клеточных стенок микромицетов // Микробиология. 2007. Т. 76. № 4. С. 471—479.
2. *Алимова Ф. К.* Некоторые вопросы применения препаратов на основе грибов рода *Trichoderma* в сельском хозяйстве // АГРО XXI. 2006. № 4—6. С. 18–21.
3. *Боронин А. М., Кочетков В. В.* Биологические препараты на основе псевдомонад // АГРО XXI. 2000. № 3. С. 3—5.
4. *Великанов Л. Л., Сидорова И. И.* Экологические проблемы защиты растений от болезней // Итоги науки и техники. Защита растений. 1988. Т. 6. 141 с.
5. *Гродницкая И. Д., Сорокин Н. Д.* Использование микромицетов из рода *Trichoderma* в биоремедиации почв лесопитомников // Известия РАН. Серия биол. 2006. № 4. С. 491—495.
6. *Гродницкая И. Д., Сорокин Н. Д.* Внесение микробов-интродуцентов в лесные почвы питомников Сибири // Почвоведение. 2007. № 3. С. 359—364.
7. *Иларионов С. А., Назаров А. В., Калачникова И. Г.* Роль микромицетов в фитотоксичности нефтезагрязненных почв // Экология. 2003. № 5. С. 341—346.
8. *Соколов М. С.* Состояние, проблемы, перспективы применения экологически безопасных пестицидов в растениеводстве // Агрохимия. 1990. № 10. С. 124—136.
9. *Широков А. В., Логинов О. Н., Мелентьев А. И., Актуганов Г. Э.* Белковые и пептидные факторы *Bacillus sp*. 739 — ингибиторы роста фитопатогенных грибов // Прикладная биохимия и микробиология. 2002. Т. 38. № 2. С. 161—165.
10. *Якименко Е. Е., Гродницкая И. Д.* Влияние грибов рода *Trichoderma* на почвенные микромицеты, вызывающие инфекционное полегание сеянцев хвойных в лесных питомниках Сибири // Микробиология. 2000. Т. 69. № 6. С. 850—854.

11. *Bushena C. A., Ocamb C. M., O'Brien J.* Biological control of *Fusarium* diseases of conifer seedlings // National proceedings: Forest and Conservation Nursery Associations. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-365. Portland, 1995. P. 131—135.
12. *Harman G.E., Howell C.R., Viterbo A., Chet I., Lorito M. Trichoderma* species — opportunistic, avirulent plant symbionts // Microbiology. 2004. Vol. 2. P. 43—56.
13. *Jain R. K., Kapur M., Labana S. [et al.]* Microbial diversity: Application of microorganisms for the biodegradation of xenobiotics // Current Science. 2005. Vol. 89. № 1 (10). P. 101—112.

***

УДК 581.1:632.938

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МИЦЕЛИАЛЬНЫХ ЭКСТРАКТОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ МЕХАНИЗМОВ ИММУНИТЕТА ХВОЙНЫХ ПРИ АНТРОПОГЕННОМ И БИОГЕННОМ ВОЗДЕЙСТВИИ НА ДРЕВОСТОИ

Г. Г. ПОЛЯКОВА[1], Н. В. ПАШЕНОВА[1], В. В. СТАСОВА[1], В. П. ВЕТРОВА[2]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский, Россия

АННОТАЦИЯ
На хвойных деревьях доказана возможность использования грибных экстрактивных веществ для изучения механизмов иммунитета к грибной инфекции и адаптации агрессивных видов офиостомовых грибов к растению-хозяину. Подтверждена возможность ранней иммунодиагностики состояния сосновых древостоев.

Понимание механизмов снижения иммунитета хвойных к патогенам в природных условиях необходимо для прогноза повреждения насаждений и разработки мер защиты. Несмотря на длительный период изучения, физиологические механизмы устойчивости хвойных к насекомым-переносчикам и офиостомовым грибам, причины возникновения этих ассоциаций, а также роль грибов в преодолении порога устойчивости деревьев при повреждении их насекомыми остаются неясными [4].

Изучение механизмов иммунитета лесообразующих видов в опытах с использованием паразитических грибов осложнено риском возникновения грибных эпифитотий при экспериментальном инфицировании деревьев. Замена живого мицелия веществом с аналогичными свойствами позволила бы решить эту проблему. В качестве такого вещества сотрудниками Института леса им. В. Н. Сукачева было предложено использовать препараты, являющиеся экстрактами мицелия офиостомовых грибов [2].

Цель исследований — проверка возможности применения экстрактивных мицелиальных веществ для изучения механизмов противоинфекционной защиты хвойных при антропогенном и биогенном воздействии на древостои. Применен метод инокуляции ствола мицелием офиостомового гриба и регистрации параметров некротического ответа флоэмы, предложенный еще в середине XX века [3] и модифицированный нами: вместо живого мицелия вносились экстрактивные вещества из мицелия.

Этот ответ можно регистрировать визуально, если удалить наружную мертвую кору. Поскольку некроз виден как вытянутый вдоль ствола эллипс, его размер удобно оценивать по длине.

На лиственнице сибирской *Larix sibirica* Ledeb. в хроническом очаге лиственничной чехликовой моли *Coleophora sibiricella* Falk. (Lepidoptera; Coleophoridae) проведено сравнение параметров ответа флоэмы ствола на поранение, инокуляцию мицелия офиостомового гриба *Ceratocystis laricicola* Redfern & Minter и выделенных из него веществ — экстракта и белковой фракции. Исследования выполнены на деревьях без признаков повреждения и частично дефолиированных вредителем.

Содержание лигнина в лубе определяли с применением тиогликолевой кислоты [2], проантоцианидины (ПА) — смеси бутанол-соляная кислота [2], крахмала — хлорной кислоты [1]. Результаты показали разный характер ответа контрольных и дефолиированных деревьев (табл. 1), что, очевидно, вызвано изменением их физиологического состояния. При этом факторный дисперсионный анализ выявил существенное влияние на характеристики ответа большинства исследованных нами факторов («Повреждение хвои молью», «Время после начала опыта», «Наличие грибного индуктора в ране»), кроме фактора «Вид грибного индуктора» (табл. 2), что доказывает возможность применения белковой фракции и экстрактов мицелия для изучения механизмов иммунитета хвойных деревьев к самому грибу *C. laricicola* (см. цель исследований).

В опытах с инокуляцией ствола сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. экстрактом *C. laricicola* зарегистрирован эффект ингибирования метаболитами офиостомового гриба ранней стадии лигнификации стенок ситовидных клеток во время раневой реакции флоэмы [2]. Это позволило предложить гипотезу о причине возникновения ассоциации «насекомые-ксилофаги — офиостомовые грибы»: подавление фитоиммунитета грибными супрессорами является выгодным для обоих партнеров

короедно-грибного комплекса и содействует их поселению в тканях хвойных.

Таблица 1. Параметры флоэмы, смежной с инокуляционным отверстием (содержание общих ПА, лигнина, крахмала и удельная масса флоэмы на единицу площади), в хроническом очаге лиственничной чехликовой моли *C. sibiricella* у деревьев без признаков повреждения и частично дефолиированных насекомым-вредителем при различных вариантах воздействия на флоэму ствола

Вариант опыта	Время, сутки	Состояние деревьев	
		без признаков повреждения	поврежденные
Общие ПА, мг/г			
Интактный луб	0	154 ± 12 Aa	199 ± 14 Ba
Поранение	7	151 ± 10 Aa	201 ± 19 Ba
»	14	210 ± 10 Abc	217 ± 13 Aa
Белковая фракция *C. laricicola*	7	163 ± 14 Aa	211 ± 16 Ba
	14	211 ± 15 Abd	199 ± 12 Aa
Экстракт *C. laricicola*	7	168 ± 12 Aad	207 ± 15 Aa
»	14	212 ± 30 Ab	203 ± 13 Aa
Мицелий *C. laricicola*	7	177 ± 13 Ad	200 ± 21 Aa
»	14	198 ± 11 Abcd	226 ± 15 Aa
Лигнин, мг/г			
Интактный луб	0	133 ± 5 Aab	117 ± 3 Ba
Поранение	7	135 ± 5 Aab	129 ± 5 Ab
»	14	119 ± 6 Aa	142 ± 5 Bbde
Белковая фракция *C. laricicola*	7	142 ± 7 Abc	135 ± 4 Ab
»	14	132 ± 1 Abc	153 ± 7 Bcde
Экстракт *C. laricicola*	7	147 ± 9 Abc	135 ± 4 Abd
»	14	132 ± 4 Aab	159 ± 9 Bce
Мицелий *C. laricicola*	7	142 ± 7 Abc	140 ± 5 Ab
»	14	128 ± 4 Aac	155 ± 8 Bcde
Крахмал, мг/г			
Интактный луб	0	28 ± 4 Aa	62 ± 4 Ba
Поранение	7	35 ± 3 Aaf	59 ± 5 Ba
»	14	61 ± 4 Abgh	44 ± 2 Bbc
Белковая фракция *C. laricicola*	7	39 ± 5 Aac	63 ± 4 Ba
»	14	55 ± 3 Abd	44 ± 3 Bbeg
Экстракт *C. laricicola*	7	45 ± 6 Acdef	66 ± 6 Ba
»	14	61 ± 5 Adegh	41 ± 2 Bbf
Мицелий *C. laricicola*	7	39 ± 3 Aaf	55 ± 5 Bace
»	14	65 ± 4 Ah	38 ± 2 Bdfg
Удельная масса флоэмы, мг/см^2			
Интактный луб	0	74 ± 7 Aab	96 ± 10 Aa
Поранение	7	68 ± 7 Aab	75 ± 8 Aabc
»	14	58 ± 4 Ab	47 ± 6 Ab
Белковая фракция *C. laricicola*	7	82 ± 7 Aa	73 ± 5 Aac
»	14	74 ± 7 Aab	58 ± 4 Ab
Экстракт *C. laricicola*	7	75 ± 4 Aa	76 ± 6 Aac
»	14	77 ± 7 Aa	56 ± 5 Bb
Мицелий *C. laricicola*	7	75 ± 5 Aa	80 ± 9 Aac
»	14	74 ± 3 Aa	52 ± 5 Bb

Примечание. Для каждого параметра одинаковыми буквами отмечены средние значения, достоверно не отличающиеся друг от друга по *t*-критерию ($P > 0{,}95$) внутри столбцов (строчные буквы) и внутри строк (заглавные буквы). Приведены средние значения для 7 деревьев и их ошибки.

Таблица 2. Результаты факторного дисперсионного анализа параметров флоэмы, смежной с инокуляционным отверстием (содержания общих ПА, лигнина, крахмала, удельной масса флоэмы) при действии различных факторов

Фактор	Пары градации фактора «Вид грибного индуктора»		
	1	2	3
Повреждение хвои молью	0,000	0,000	0,000
Время после начала опыта	0,000	0,000	0,000
Наличие индуктора	0,000	0,005	0,000
Вид грибного индуктора	**0,918**	**0,998**	**0,995**

Примечание. В столбцах указаны уровни значимости факторного воздействия ($p = 1 - P$) для разных пар градаций фактора «Вид грибного индуктора» (1 — мицелий или экстракт, 2 — мицелий или белковая фракция, 3 — экстракт или белковая фракция). Жирным шрифтом выделено незначимое влияние фактора.

В пригородных сосняках Красноярска на постоянных пробных площадях (ПП) проведены многолетние наблюдения. Сравнивали морфологические и физиологические характеристики сосновых деревьев на пробных площадях (ПП) в загрязненных (ПП 1, 2) и условно фоновых (ПП 3, 4) средневозрастных древостоях. ПП 1, 2 (Березовский бор) расположены по розе ветров в 6—7 км от городской черты, ПП 3, 4 (лесной массив около пос. Овинный) — в противоположном направлении.

Категории состояния загрязненных и условно фоновых древостоев не различались (на 5%-м уровне) за весь период наблюдения в 2002—2013 гг. Однако отмечен тренд улучшения категории состояния загрязненных сосняков и ухудшения категории состояния условно фоновых (рис. 1).

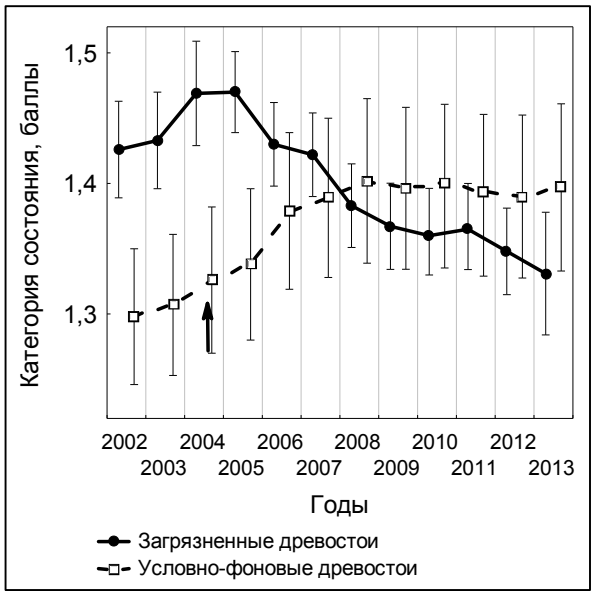


Рисунок 1. Категория состояния сосны на ПП в средневозрастных сосняках. Стрелкой отмечено действие пожара весной 2004 г. Указаны средние и ошибки. Средние значения рассчитаны как средневзвешенные по объему стволов (по 200—300 деревьев на каждой ПП)

Рисунок 2. Размер верхней части некроза относительно инокуляционного отверстия (в % от длины всего некроза) в лубе через 4 недели после внесения 0,5 мг экстракта гриба *C. laricicola* в проводящие ткани ствола сосны на ПП в сосняках. Знаком «X» отмечены значения, различающиеся в загрязненных и условно фоновых древостоях ($P > 0{,}95$), стрелкой — действие низового пожара, знаком «A» — кислотный ожог хвои верхней части крон. Приведены средние для 30—40 деревьев и их ошибки. Средние значения рассчитаны как средневзвешенные по объему стволов. Размер верхней части некроза оценивали в процентах от всей длины некроза

Несмотря на благоприятное расположение ПП 3, 4 относительно промышленных предприятий города, зимой 2012—2013 гг. впервые был зарегистрирован значительный (до 10 %) химический ожог хвои верхней части кроны отдельных деревьев. Кончики хвои желто-оранжевые, основания хвоинок — бледно-зеленые. В предыдущие годы химические ожоги хвои (до 10 %) отмечались только на ПП 1 и 2.

Ухудшение физиологического состояния сосновых деревьев в условно фоновых древостоях в 2013 г. подтверждается иммунной диагностикой. Регистрировали параметры некротического ответа флоэмы ствола на действие экстрактивных веществ, выделенных из мицелия фитопатогенного гриба *C. laricicola*, в том числе размер верхней части некроза (рис. 2).

Вертикальное смещение некротического пятна вверх по стволу, зарегистрированное в фенофазу летней вегетации 2013 года, свидетельствует о нарушении нормального нисходящего транспорта ассимилятов и перенаправлении его в крону для репарации обожженной хвои. Корреляция между величиной (длиной) некроза и его смещением вверх по стволу также свидетельствует о снижении иммунитета при повреждении хвои и нарушении базипетального транспорта ассимилятов во флоэме ствола ($r = 0{,}66$; $P = 0{,}999$).

Аналогичное смещение некроза вверх по стволу наблюдалось после низового пожара с высотой нагара на стволах до 2 метров и термического воздействия на хвою весной 2004 года (рис. 2).

Полученные данные указывают на возможность использования иммунного некротического теста (вертикальной смещенности некроза на стволе) для регистрации физиологического состояния деревьев после действия различных факторов, повреждающих хвою, на ранней стадии повреждения.

ЛИТЕРАТУРА
1. *Humphreys F. R., Kelly J.* A method for determination of starch in wood // Annal. Chem. Acta. 1961. V. 24. N 1. P. 66—70.
2. *Polyakova G. G., Stasova V. V., and Pashenova N. V.* Defense Response of Pine Stem Phloem to Wounding and Treatment with Mycelial Extracts from *Ceratocystis laricicola* // Russian Journal of Plant Physiology. 2011. Vol. 58. N. 5. P. 819—827.
3. *Reid R. W., Whitney H. S., Watson J. A*. Reactions of lodgepole pine to attack by *Dendroctonus ponderosae Hopkins* and blue stain fungi // Can. J. Bot. 1967. V. 45. P. 1115—1126.
4. *Six D. L., Wingfield M. J.* The role of phytopathogenicity in bark beetle-fungus symbioses; a challenge to the classic paradigm // Annu. Rev. Entomol. 2011. V. 56. P. 255—272.

***

УДК 630*443.3:579.264

ФИТОПАТОГЕННЫЕ ГРИБЫ В ЭПИФИТНОМ СООБЩЕСТВЕ ХВОЙНЫХ

В. А. СЕНАШОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ
Исследования посвящены изучению видового разнообразия фитопатогенных грибов, вызывающих поражение филлосферы хвойных на территории Средней Сибири. Выявлен 21 вид грибов, являющихся причиной 19 заболеваний хвои. Исследовано эпифитное микробное сообщество хвои без признаков повреждения и зараженной фитопатогенными грибами.

Инициаторами болезнетворного процесса растений могут выступать представители различных царств живых организмов: вирусы, вироиды, микоплазмы, бактерии, грибы и грибоподобные организмы, а также лишайники, высшие цветковые растения-паразиты, животные. Но грибы, безусловно, доминируют среди фитопатогенов: на территории Европы из 162 экономически значимых заболеваний они вызывают 135 (т. е. 83 % от общего количества) [12].

Со второй половины XX века наблюдается повышение интереса исследователей к фитопатологической обстановке в бореальных лесах Средней Сибири. При этом преимущественно изучались возбудители инфекционного полегания сеянцев хвойных [6, 13], а также различные типы поражения стволов и корней древесных растений (рак, гнили и т. д.) [9, 10]. Немногочисленные исследования патогенов филлосферы представлены в основном работами на территориях лесопитомников [1, 5, 7]. В естественных насаждениях Средней Сибири болезни филлосферы до настоящего времени изучены недостаточно. А между тем патогены филлосферы в Сибири вызывают гибель и осыпание хвои, что особенно опасно для сеянцев, самосева и подроста. Взрослые деревья в случае незначительного поражения играют роль источника инфекций, а при массовом повреждении кроны становятся более уязвимыми к воздействию неблагоприятных факторов, что сказывается на здоровье лесов в целом. Фитопатогены хвои в процессе своей жизнедеятельности становятся неотъемлемой частью эпифитных микробных сообществ филлосферы и взаимодействуют не только с хозяином, но и с микроорганизмами-сапротрофами.

Эпифитные микроорганизмы играют важную роль в жизни растения-хозяина, выполняя различные функции: от фиксации азота до трансформации аэрозольных загрязнителей. В условиях Сибири первые работы по изучению эпифитов сосны были начаты в 60-х гг. XX века сотрудниками лаборатории лесной микробиологии Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, возглавляемой доктором биологических наук, профессором А. Б. Гукасяном [2, 3]. Был охарактеризован состав эпифитного микробного сообщества в условиях севера Красноярского края и центральной части Тувинской АССР (ныне Республика Тыва). И. Д. Гродницкой была изучена роль эпифитных бактерий в патогенезе сеянцев хвойных [4]. Нами было показано, что качественный и количественный состав эпифитного микробного комплекса помимо метеорологических условий в значительной степени определяется динамикой летучих соединений, выделяемых листовой поверхностью растения и обладающих различной бактерицидной и бактериостатической активностью [11]. Следует подчеркнуть, что взаимоотношения банальных эпифитов с фитопатогенными формами, входящими в состав сообщества, являются одним из факторов, определяющих структуру, динамику и функциональную активность эпифитного сообщества в целом. Болезнетворный организм, вызывая у растения физиолого-биохимические нарушения, опосредованно влияет на количественный и качественный состав эпифитного сообщества. Изучение тенденций сопряженного развития фитопатогенных микромицетов и эпифитных микроорганизмов дает представление о взаимодействии в системе «патоген — растение — эпифитное сообщество».

Проведено исследование видового разнообразия фитопатогенных микромицетов хвои в лесопитомниках, искусственных насаждениях и естественных лесах 22 лесничеств Средней Сибири и в заповеднике «Столбы». Изучено формирование эпифитного микробного сообщества хвои при поражении ее факультативными сапротрофами и облигатными паразитами. Применялись стандартные фитопатологические и микробиологические методы работы [8].

Выявлен 21 вид грибов, вызывающих 19 заболеваний хвои на территории Средней Сибири (табл. 1). Все диагностированные повреждения листового аппарата хвойных условно можно разделить на две группы: болезни типа «шютте» (вызываемые сумчатыми и несовершенными грибами) и ржавчинные повреждения хвои (вызываемые представителями порядка *Uredinales*). Наиболее разнообразный видовой состав фитопатогенов наблюдается в таежной и горно-таежной зонах Красноярского края. Преобладающим заболеванием является обыкновенное шютте сосны, вызываемое сумчатыми грибами *Lophodermium seditiosum и L. pinastri*. Данное поражение хвои зарегистрировано в 17 районах исследования, как на территориях лесопитомников, так и в природных лесах. Указанные патогены обладают высокой пластичностью по отношению к экологическим факторам (в частности, к температуре), что обусловливает их практически повсеместную встречаемость в пределах всего ареала сосны.

При изучении эпифитного микробного сообщества филлосферы хвойных в качестве опытных образцов была взята хвоя ели сибирской, можжевельника обыкновенного, можжевельника казацкого с плодовыми телами *Lophodermium* sp. (факультативный сапротроф). Контролем служила хвоя соответствующего возраста без признаков повреждения.

Таблица 1. Фитопатогенные грибы филлосферы хвойных растений Средней Сибири и вызываемые ими заболевания

Систематическое положение	Наименование патогена*	Вызываемое заболевание
Отдел Ascomycota	*Lophodermium pinastri* (Schard.) Chev., *Lophodermium seditiosum* Mint. Stal.	обыкновенное шютте сосны
	Lophodermium abietis Rostr.	низинное шютте ели
	Lophodermium macrosporum Hart.	обыкновенное шютте ели
	Lophodermium juniperinum Fr. de Not.	обыкновенное шютте можжевельника
	Hypodermella laricis Tubeuf	шютте лиственницы
	Hypodermella sulcigena (Rostr.) Tub.	серое шютте
	Cyclaneusma minus (Butin) Di Cosmo, Peredo & Minter	пожелтение хвои сосны
	Phacidium infestans Karst.	снежное шютте (фацидиоз)
	Herpotrichia nigra Hartig.	бурое шютте
Отдел Basidiomycota	*Chrysomyxa abietis* Wint.	золотистая ржавчина ели
	*Chrysomyxa led*i DB	багульниковая ржавчина ели
	Melampsorella caryophyllacearum Chroet.	ржавчинный рак пихты
	Coleosporium sp.	колеоспороз сосны: ржавчинное поражение хвои
	Pucciniastrum sp.	ржавчинное поражение хвои пихты
	Melampsora larici-populina Kleb.	лиственничная ржавчина тополя
Fungi imperfecti	*Meria laricis* Vuill.	мериоз
	Rhizosphaera pini (Corda) Maub	пожелтение хвои пихты
	Truncatella hartigii (Tubeuf) Steyaert (=*Pestalotia hartigii* Tubeuf Sacc. Syll.)	удушье сеянцев
	Sclerofoma pithyophila (Corda) Hohn.(анаморфа *Sydowia polyspora* (Bref. & Tavel) E. Müll.)	склерофомоз
	Hendersonia acicola Munch. et Tub.	серое шютте

***** Названия приведены по Index Fungorum.

Анализ эпифитных микроорганизмов контрольных и опытных образцов хвои показал, что наряду с количественными изменениями микрофлоры изменяется и ее качественный состав. В комплекс эпифитного сообщества как больной, так и здоровой хвои входят споровые и неспоровые бактерии, дрожжи и мицелиальные грибы; актиномицеты на здоровых хвоинках практически не встречаются ввиду их чувствительности к фитонцидам. Дрожжевые грибы представлены *Rhodotorulla* sp., *Cryptococcus* sp. Из мицелиальных грибов выявлены представители *Aureobasidium* sp., *Penicillium* sp., *Alternaria* sp., *Cladosporium* sp., *Fusarium* sp., *Verticillium* sp., *Gliocladium* sp., *Aspergillus* sp., *Trichoderma* sp., *Trichothecium* sp. Среди бактерий преобладают палочковидные формы, как спорообразующие (*Bacillus* sp.), так и неспорообразующие (*Pseudomonas* sp., *Serratia* sp.). Кокки встречаются в основном в начале и в конце вегетационного сезона.

Численность микроорганизмов на поверхности здоровой и больной хвои достоверно различается.

Как правило, она ниже на контрольных, чем на опытных образцах с плодовыми телами факультативных сапротрофов, что, несомненно, связано со снижением физиологической активности инфицированных побегов. При ржавчинном заболевании хвои лиственницы (возбудитель *Melampsora larici-populina* — облигатный паразит) наблюдалась противоположная картина: общая численность микроорганизмов, выделенных с больных хвоинок, оказалась меньше, чем со здоровых. Вероятно, это объясняется особенностями развития ржавчинных грибов. В литературе имеются данные, что некоторые продукты метаболизма облигатных паразитов, которыми являются ржавчинные грибы, оказывают стимулирующее действие на растение-хозяина в начальной стадии инфекционного процесса или при слабом поражении [8], а это приводит к увеличению фитонцидной активности пораженного растения. Но при всех ли ржавчинных заболеваниях наблюдается подобное? Для ответа на этот вопрос аналогичная работа была проведена с хвоей пихты сибирской, зараженной *Melampsorella caryophyllacearum*. В результате на хвое, инфицированной *M. caryophyllacearum*, не отмечено снижения численности микроорганизмов по сравнению со здоровой хвоей. Соотношения эпифитов здоровой и больной хвои сопоставимы с таковыми микроорганизмов при поражении факультативными сапротрофами. Подобные различия, вероятно, связаны с особенностями жизненных циклов исследуемых ржавчинных грибов. Стадия развития *M. larici-populina* на хвое лиственницы ограничена 1,5—2 месяцами, и при конкуренции за питательные вещества, которые при эпифитном способе существования весьма ограничены, тактика фитопатогена, направленная на повышение фитонцидности, оправдана. У *M. caryophyllacearum* спороношение растянуто в течение всего периода вегетации: происходит постепенное отмирание пораженной хвои (как и в случае с *Lophodermium* sp.), что снижает фитонцидные свойства больных побегов.

В большинстве случаев в эпифитном сообществе как здоровой, так и больной филлосферы доминируют неспоровые бактерии: в этих случаях их доля колеблется от 73 до 99 % от суммарной численности. Численность микромицетов и дрожжевых грибов на больной хвое выше. В формировании эпифитного комплекса также важна роль климатических факторов. Выявлены тесные корреляционные связи между численностью всех групп эпифитов и гидротермическими условиями окружающей среды.

Анализ сходства / различий микробных сообществ проводили методом главных компонент. Для каждой исследуемой древесной породы обнаружено явное различие между сообществами эпифитов здоровой и больной хвои. Выяснено, что здоровая филлосфера каждой древесной породы обладает специфическим эпифитным сообществом. При протекании же инфекционного процесса в эпифитных комплексах разных видов растений формируется близкий микробный состав, относительно однородный как качественно, так и количественно. Это позволяет использовать эпифитное сообщество для индикации состояния растения.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Аминев П. И.* Скорость развития шютте обыкновенного сосны в Северо-Западном регионе в зависимости от внешних факторов // Микология и фитопатология. 1982. 6 (5). С. 451— 457.
2. *Аюнц К. М.* Эпифитная микрофлора сосны Средней Сибири: Автореф. дис. … канд. биол. наук: 096. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1970. 23 с.
3. *Вишнякова З. В.* Микрофлора кедровников Западного Саяна. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1974. 142 с.
4. *Гродницкая И. Д.* Роль эпифитной микрофлоры в патогенезе сеянцев хвойных в питомниках // Дис. … канд. биол. наук: 03.00.16. Красноярск: ИЛ СО РАН, 1996. 216 с.
5. *Гродницкая И. Д., Кузнецова Г. В.* Заболевания *Pinus sylvestris* L. и *P. sibirica* Du Tour в географических культурах и лесных питомниках Красноярского края // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: матер. 3-го междунар. совещания, ИЛ СО РАН, 23—29 августа 2011, Красноярск. Красноярск: ООО «Дарма», 2011. С. 38—39.
6. *Громовых Т. И.* Влияние грибов-паразитов рода *Fusarium* на прорастание семян сосны обыкновенной // Микробные ассоциации в лесных биоценозах. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1983. С. 56—59.
7. *Коссинская И. С.* Фацидиоз сосны. Новосибирск: Наука, 1974. 91 с.
8. *Лесная* фитопатология / И. Г. Семенкова, Э. С. Соколова. М.: Экология, 1992. 345 с.
9. *Павлов И. Н., Барабанова О. А., Агеев А. А., Шкуренко А. С., Кулаков С. С., Шпенглер Д. В., Губарев П. В.* Основная причина массового усыхания пихтово-кедровых лесов в горах Восточного Саяна — корневые патогены // Хвойные бореальной зоны. 2009. XXVI (1). С. 33—41.
10. *Пашенова Н. В., Полякова Г. Г., Афанасова Е. Н.* Изучение грибов синевы древесины в хвойных лесах Центральной Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2009. XXVI (1). С. 22—28.
11. *Сенашова В. А.* Фитопатогенные микромицеты филлосферы хвойных насаждений Средней Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 104 с.
12. Фитопатология. Болезни древесных и кустарниковых пород / *И. И. Минкевич, Т. Б. Дорофеева, В. Ф. Ковязин.* СПб.: Лань, 2011. 160 с.
13. *Якименко Е. Е.* Микромицеты почв лесных питомников // Микология и фитопатология. 1992. 26 (6). С. 480—485.

***

УДК 595.768.24

РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ СТВОЛА КАК ПРЕДИКТОР ГИБЕЛИ ДЕРЕВЬЕВ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В ОЧАГЕ РАЗМНОЖЕНИЯ УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА

Д. А. ДЕМИДКО, А. В. ЛАПТЕВ, В. М. ПЕТЬКО, Н. С. БАБИЧЕВ, Ю. Н. БАРАНЧИКОВ

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

АННОТАЦИЯ

При помощи дендрохронологических методов показано, что в зарождающемся очаге массового размножения уссурийского полиграфа первыми заселялись деревья с пониженным радиальным приростом. Возраст деревьев и их диаметр не влияли на выбор жуков. Увеличив локальную плотность микропопуляции за счет освоения ослабленных деревьев, жуки смогли в дальнейшем преодолеть факторы устойчивости и вполне здоровых деревьев с «нормальным» для данного местообитания радиальным приростом.

Относительно недавно проникший на территорию Южной Сибири дальневосточный короед полиграф уссурийский *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) за короткое время сформировал множество очагов массового размножения в древостоях с участием пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. [1]. Не отличаясь значительной агрессивностью по отношению к видам пихт, аборигенных для первичного ареала [3], он продемонстрировал способность успешно преодолевать защитные механизмы деревьев нового хозяина, не имеющих внешних признаков ослабления. В связи с этим возникает ряд вопросов, касающихся различных сторон активности этого вида, в том числе о том, какие деревья наиболее подвержены заселению полиграфом при формировании очага его массового размножения.

Одним из признаков, которые, как принято считать, адекватно характеризуют состояние деревьев и, соответственно, их устойчивость к стрессам, является радиальный прирост (РП) [10], который можно трактовать как косвенный показатель интенсивности ассимиляции. Верно это и для такого вида стресса, как нападение на дерево ксилофагов. Так, деревья *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. в лесах Британской Колумбии были тем устойчивей к атакам короеда *Dryocoetes confusus* Swaine, чем выше у них был РП [4]. Подобная картина для двух последних десятилетий жизни деревьев складывалась и в древостое *Quercus rubra* L., повреждаемом усачом *Enaphalodes rufulus* (Haldeman) [6].

Целью работы, таким образом, являлась оценка способности деревьев пихты сибирской различного состояния, оцениваемого через радиальный прирост, противостоять заселению полиграфом уссурийским.

Материал для данного исследования был собран в окрестностях пос. Козулька Красноярского края в старом очаге полиграфа в бывшем пихтарнике разнотравном с примесью кедра и осины с сильно развитым подлеском из *Spiraea media*, *Rubus idaeus* и *Sorbus sibirica*. Все пихты в очаге возрастом 35—130 лет погибли в 2003—2009 гг. Для исследования радиального прироста были свалены случайным образом отобранные на пробной площади погибшие деревья пихты с диаметром ствола 6 см и более, несущие явные следы поселений полиграфа. С каждого из них был взят спил настолько низко, насколько было возможно. В лабораторных условиях спилы высушивали и шлифовали наждачной шкуркой с постепенно уменьшающимся размером зерна. Отшлифованные спилы сканировали с разрешением от 1200 до 4800 dpi и на сканированных изображениях при помощи специализированной программы CooRecorder (Cybis, Швеция) [5] производили измерение ширины годичных колец. В случае потери центральной части спила из-за гнили оценку количества потерянных колец проводили с помощью встроенного в CooRecorder инструмента методом аркинга.

Полученные для каждого дерева древесно-кольцевые ряды подвергались перекрестному датированию, то есть процедуре, позволяющей определить год формирования каждого из его колец. В качестве эталона служила хронология, построенная ранее для живых деревьев *A. sibirica* из древостоя, расположенного на расстоянии 8 км от исследованного. Предварительно ряды обрабатывались фильтром высоких частот и подвергались удалению тренда, в результате чего абсолютные значения прироста заменялись безразмерными индексами. Положение датируемых рядов относительно эталонного определялось по значению коэффициента корреляции Пирсона r между ними, успешным датирование считалось при нахождении такого положения, в котором r являлся максимальным и был равен или превышал значение 0,35. Год формирования внешнего кольца считался годом гибели дерева [10]. Для перекрестного датирования использовался специализированный пакет CDendro [5].

После того как даты гибели отдельных пихт были установлены, деревья были разбиты на группы по годам их гибели. Для каждой группы были рассчитаны средние значения прироста до момента начала массовой гибели деревьев (2004 год) для десятилетних промежутков. Возраст, диаметры и средние приросты групп сравнивали друг с другом при помощи непараметрического множественного критерия

Краскала — Уоллиса H [8]. Парные сравнения проводили с корректировкой уровней значимости по методу Тьюки [2]. Аналогичные процедуры проведены для разбиения по группам относительно развития очага (до начала развития — 2003 год и ранее, начало развития — 2004—2005 годы, кульминация развития — 2006 год и позже). Уровень значимости p, на котором различия считались доказанными, принимался равным 0,05. Статистическая обработка производилась в среде R 2.15.0 [9].

Множественное сравнение возрастов деревьев, погибших в разные годы, показало, что статистически значимые различия между группами отсутствуют (рис. 1 а). Напротив, диаметры и приросты, согласно результатам сравнения по методу Краскала — Уоллиса, значимо различаются между собой (рис. 1 б).

Парные сравнения показали, что диаметр деревьев, погибших до 2004 года, как правило, статистически значимо меньше диаметра деревьев, погибших позже. В меньшей степени это верно для деревьев, погибших в 2004 году: статистически значимые различия этой группы наблюдаются только с теми деревьями, которые погибли после 2008 года (рис. 1 б).

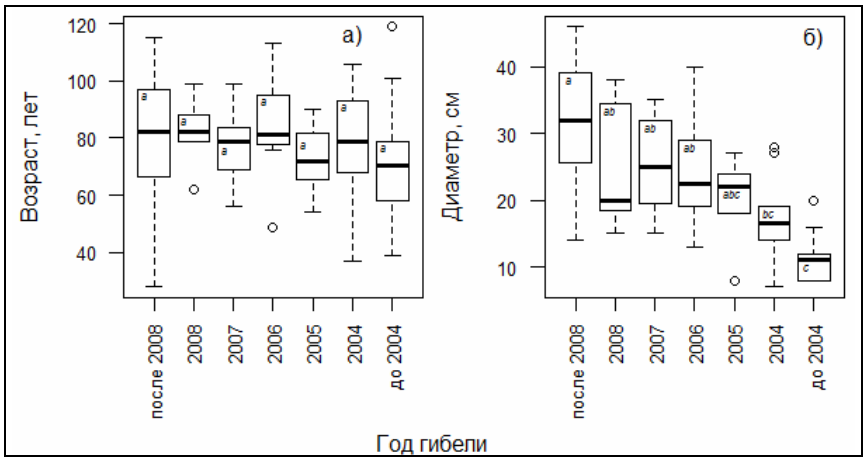


Рисунок 1. Связь времени отмирания пихты с возрастом и диаметром деревьев. Обозначения: горизонтальная линия — среднее, прямоугольник — квартильный размах, пунктирные линии — минимум и максимум (без учета резко выделяющихся наблюдений), точки — резко выделяющиеся наблюдения

Для РП множественные сравнения показали существование статистически значимых различий для всех исследованных периодов. По результатам парных сравнений установлено, что на промежутке между 2003 и 1994 годами значимые различия по приросту наблюдаются между деревьями, погибшими в 2004 году, и деревьями, которые погибли в 2007 и после 2008 года. Для предыдущего периода значимые различия с деревьями 2004 года гибели сохранились только для тех, которые отмирали после 2008 года. Деревья же, отмершие до 2004 года, то есть до начала массовой гибели пихты в этом древостое, статистически значимо отличались по РП от основной массы деревьев, отмерших в ходе вспышки *P. proximus* (2006 год и позже).

Гораздо более четкие различия были установлены для периодов 1983—1974 и 1973—1964 годов. Деревья, погибшие до начала массового отмирания (2003 год и ранее), имеют значимо меньший прирост, чем деревья, заселенные полиграфом уссурийским в более позднее время. Переходную к ним группу по величине радиального прироста, накопленной до 1984 года, представляют отмершие в начале массового отмирания (2004—2005 годы) деревья.

Сравнение состояния деревьев, погибших на разных стадиях развития очага (до начала развития — 2003 год и ранее, начало развития — 2004—2005 годы, кульминация развития — 2006 год и позже), производилось с помощью сравнения их радиального прироста за несколько периодов. Сравнение радиального прироста деревьев, погибших в начале формирования очага и во время кульминации его функционирования, за период 2003—1994, проведенное с использованием критерия Тьюки, показывает статистически значимое превышение прироста деревьев, погибших позже. Еще более явно превышение прироста деревьев, отмерших в 2006 году и позднее, над теми, которые погибли до начала формирования очага (за периоды 1993—1984, 1983—1974 и 1973—1964). Различия для этих же трех периодов между деревьями, погибшими до массового отмирания и в его начале, находятся около порога статистической значимости (табл. 1).

Полученные данные по зависимости восприимчивости деревьев пихты сибирской к заселению *P. proximus* показывают, что до начала массового размножения короеда в древостое и в его начале наименее устойчивыми являются деревья с минимальными значениями РП. Это подтверждается результатами множественных и парных сравнений (рис. 1, табл. 1).

В исследованном нами древостое не наблюдалось ни значимых различий деревьев по возрасту (рисунок 1 а), ни отставания более устойчивых (позже отмерших) деревьев по РП на каком-либо исследованном временном отрезке. Сочетание сниженного на протяжении долгого времени прироста и небольшого диаметра указывает на угнетенность деревьев, отмиравших в первую очередь. То, что конкуренция между деревьями является фактором, благоприятствующим их заселению короедами,

неоднократно подтверждено как на уровне древостоя, так и на уровне дерева. Косвенным, но важным подтверждением этого тезиса является меньшая привлекательность для короедов древостоев, пройденных рубками ухода [7].

Таблица 1. Уровни значимости различий между радиальными приростами деревьев, погибших на разных стадиях развития очага, рассчитанные по критерию Тьюки

Годы формирования радиального прироста	Годы гибели деревьев	Годы гибели деревьев	
		2006 и позже	2004—2005
2003—1994	2004—2005	0,008	–
1993—1984	2004—2005	0,043	–
	2003 и ранее	< 0,000	0,108
1983—1974	2004—2005	0,143	–
	2003 и ранее	< 0,000	0,019
1973—1964	2004—2005	0,075	–
	2003 и ранее	< 0,000	0,051

Из полученных нами и литературных данных можно, таким образом, сделать вывод, что радиальный прирост пихты сибирской может служить хорошим предиктором устойчивости деревьев к заселению полиграфом уссурийским. В основе как пониженной способности деревьев к сопротивлению атакам короеда, так и снижения их прироста в исследованном нами древостое находилось конкурентное подавление со стороны доминирующих особей пихты.

В первую очередь полиграф заселил и убил ослабленные (с минимальным радиальным приростом на момент его прихода в древостой) деревья пихты. При этом возраст деревьев и их диаметр не играли существенной роли. Увеличив локальную плотность микропопуляции за счет освоения ослабленных деревьев, жуки смогли в дальнейшем преодолеть факторы устойчивости и вполне здоровых деревьев с «нормальным» для данного местообитания радиальным приростом.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Астапенко С. А., Акулов Е. Н., Кривец С. А.* Уссурийский полиграф — новый агрессивный вредитель пихты в Сибири. Вестник МГУЛ. 2011. 4 (80). С. 78—81.
2. *Кобзарь А. И.* Прикладная математическая статистика. М.: Физматлит, 2006. 403 с.
3. *Криволуцкая Г. О.* Эколого-географическая характеристика фауны короедов (Coleoptera, Scolytidae) Северной Азии // Энтомологическое обозрение. 1983. Т. 62. № 2. С. 287—301.
4. *Bleiker K. P., Lindgren B. S., Maclauchlan L. E.* Characteristics of subalpine fir susceptible to attack by western balsam bark beetle (Coleoptera: Scolytidae). Can. J. For. Res. 2003. 33. P. 1538—1543.
5. *Cybis* Dendrochronology. Cybis Elektronik & Data AB. Reference manual (updated 16.01.2014).
6. *Haavik L. J., Stahle D. W., Stephen F. M.* Temporal aspects of *Quercus rubra* decline and relationship to climate in the Ozark and Ouachita Mountains, Arkansas. Can. J. For. Res. 2011. 41: 773—781.
7. *Fettig C. J., Klepzig K. D., Billings R. F., Munson A. S., Nebeker T. E., Negrón J. F., Nowak J. T.* The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the western and southern United States. Forest Ecology and Management. 2007. 238. P. 24—53.
8. *Kruskal W. H., Wallis W. A.* Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. Journal of the American Statistical Association. 1952. 47 (260). P. 583—621.
9. R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: http://www.R-project.org/.
10. *Schweingruber F. H.* Tree ring: Basics and applications of dendrochronology. Dordrecht: Reidel. Publ., 1988. 276 p.

***

УДК 595.768.24:630×413.5

О СПЕЦИФИЧНОСТИ ХИМИЧЕСКОЙ КОММУНИКАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ КОРОЕДА СТЕНОГРАФА В СОСНОВЫХ И КЕДРОВЫХ ЛЕСАХ ПРИЕНИСЕЙСКОЙ СИБИРИ

В. М. ПЕТЬКО[1], Н. В. ВЕНДИЛО[2], В. А. ПЛЕТНЕВ[2], К. В. ЛЕБЕДЕВА[2], Н. С. БАБИЧЕВ[1], Ю. Н. БАРАНЧИКОВ[1]

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
[2] ВНИИ химических средств защиты растений, Москва, Россия

АННОТАЦИЯ

Проведены полевые испытания аттрактантов в «кедровой» и «сосновой» популяциях короеда-стенографа *Ips sexdentatus* Boern. на юге Приенисейской Сибири. Установлено, что жуки из разных популяций привлекаются существенно разными по составу аттрактивными смесями. Если в кедрачах жуки летят исключительно на смесь ипсдиенола и ипсенола, то в равнинных сосняках они на нее не реагируют, привлекаясь в основном смесью ипсдиенола, 2-фенил-этанола и гексана.

Идентификация, синтез и полевые испытания компонентов агрегационных феромонов короедов — неотъемлемый этап разработки комплексной системы слежения за состоянием популяций насекомых-

вредителей леса и прикладное направление химической экологии насекомых. Из-за скрытного образа жизни короедов мониторинг их популяций и контроль с помощью инсектицидов крайне затруднены. У большинства из 63 основных хозяйственно важных видов короедов мировой фауны факторы химической коммуникации не изучены: аналоги феромонов синтезированы лишь для 17 видов, а аттрактивные смеси — лишь для 8 видов [4]. Проблема существенно усложняется наличием широкой географической изменчивости состава феромонов практически у каждого из изученных видов.

Короед-стенограф (шестизубчатый короед) — *Ips sexdentatus* Boern. (Curculionidae, Scolytinae), далее КС — один из наиболее известных стволовых вредителей видов сосен. Распространен от Западной Европы до Приморья. В Сибири в основном повреждает сосну обыкновенную и сосну сибирскую [2]. В горно-таежных лесах Западного Саяна КС поднимается в горы до 1300 м и обитает во всех лесных биотопах с участием кедра сибирского [1]. Принадлежит к числу светолюбивых, ксерофильных насекомых и в лесах с большой полнотой встречается редко. Очаги массовых размножений обычно наблюдаются в расстроенных рубками древостоях, на вырубках и гарях.

На начальных этапах исследований основными компонентами феромонов короедов рода *Ips* считали ипсдиенол и ипсенол [13]. При этом ипсдиенол привлекал насекомых с большого расстояния, но не побуждал их к посадке на ствол, а ипсенол проявлял свойства ингибитора. Из задней кишки питавшихся жуков был выделен также рацемический ипсенол [10].

Позднее анализ веществ, полученных из задней кишки жуков и из их буровой муки, позволил выделить три группы соединений: монотерпеновые углеводороды, входящие в состав смолы дерева-хозяина, неспецифичные кислородсодержащие монотерпены, общие для нескольких видов *Ips*, и специфичные для самцов КС компоненты феромона. В феромонной смеси самцов КС были идентифицированы (R)-транс-пинокарвеол, миртенол, α-фелландрен-8-ол, ипсдиенон, гераниол, миртеналь [4].

Поскольку ипсдиенол не побуждал жуков к посадке, что является существенным минусом в работе аттрактанта, то в полевых экспериментах португальские исследователи использовали смесь рацемата ипсдиенола с метилбутенолом [12]. Поскольку цис-вербенол является основным компонентом феромона некоторых видов короедов [7], в Португалии он наряду с вербеноном был добавлен к испытуемой смеси, но вопреки ожиданиям это значительно снизило ее привлекательность [12].

Напротив, при испытаниях в северо-восточной Турции смесь цис-вербенола в сочетании с рацематом ипсдиенола, 4-гептанолом и α-пиненом привлекла 540 жуков на барьерную ловушку за сезон, а без α-пинена — лишь немногим меньше. Препарат ипслур, в состав которого, кроме ипсдиенола и метилбутенола, входит цис-вербенол, обладал еще более высокой привлекательностью и в ловушку того же типа отлавливал более двух тысяч жуков за сезон [5]. Однако испытания смесей, проведенные в Испании, указывают на наибольшую привлекательность смеси с цис-вербенолом в составе: ипсдиенол, ипсенол и цис-вербенол в соотношении 1 : 0,25 : 0,5 соответственно [8]. Возможно, в Португалии отрицательный эффект на привлечение КС имел вербенон.

В Германии в течение всего сезона лучше всего работала смесь 2-фенилэтанола и ипсдиенола в α-пинене [11].

В наших экспериментах пластиковые барьерные феромонные ловушки на КС были размещены в двух регионах юга Приенисейской Сибири с разными кормовыми породами короеда.

Ловушки были вывешены 6 июня 2013 г. в урочище Погорельский бор, находящемся в 40 км к северу от Красноярска в сосняке разнотравно-зеленомошном (возраст — 110 лет, состав — 9С1Б, полнота — 0,8, II бонитет). Кормовая порода — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*). Место выбрано близ обширной выборочной рубки, проведенной зимой 2011—2013 гг. Площадь рубки приблизительно равна 4 га, сильно захламлена вершинами крон (около 1/3 длины стволов). Для учета фенологии развития КС ранней весной 2013 г. были выложены ловчие бревна диаметром 23—27 см.

Вторую группу ловушек разместили в среднегорье Кузнецкого Алатау (Копьевское лесничество) в кедровнике ягодно-зеленомошном (возраст 140—200 лет, состав 7К3П+Б, III бонитет) в пойме реки Черный Июс. Кормовая порода — кедр сибирский (*P. sibirica*). Площадь расположена в 73 км к юго-западу от пос. Черное Озеро Ширинского района Республики Хакасия.

На обеих площадях ловушки вывешены в линию, с расстоянием между ловушками около 50 м. Испытывали восемь вариантов феромонных смесей (табл. 1). Каждый вариант размещали в трех повторностях в последовательности АБВГДЕЖЗ — АБВГДЕЖЗ и т. д. Учеты были проведены 11.06, 17.06, 10.07, 08.08, 23.08 в Погорельском бору и 23.06, 07.07, 24.07, 10.08 на Черном Июсе.

В связи с аномально холодными весной — началом лета 2013 года в Сибири, судя по выложенным ловчим деревьям в Погорельском бору и по результатам неоднократных обследований вывозимых с вырубки на Черном Июсе кедров, развитие короеда-стенографа в сезон работ было существенно замедлено. Во всяком случае, в среднегорье на Черном Июсе лёт продолжался до начала июля, а имаго нового поколения были обнаружены в бревнах только в начале сентября. В этом местообитании ловушки были размещены лишь во второй половине периода лёта КС.

В целом плотность КС на Черном Июсе была незначительной. В комлевой части стоящих деревьев она варьировала в пределах 0,06—0,31 маточных ходов на дм^2 на деревьях IV категории состояния. Фактически такие показатели плотности ниже средних популяционных показателей, характерных для этого вида короеда [3]. Низкие показатели плотности КС свидетельствуют о том, что короед не выступает здесь как агрессивный вид, который может стать первичным фактором ослабления дерева, а заселяет деревья, устойчивость которых снижена в результате действия других факторов.

В Погорельском бору на ловчих деревьях плотность заселения КС была также крайне низкой — не выше 0,1 мат. ходов/дм^2. Здесь нам не удалось обнаружить второго поколения короеда. Жуки нового поколения остались в бревнах, были найдены лишь единичные особи сестринского поколения в начале августа. Возможно, именно к нему относились несколько жуков, залетевших в ловушки в конце лёта. В связи с этим крайне низкий улов даже самой успешной феромонной смеси не достигал порога в 50 жуков на ловушку за сезон, что, согласуясь с имеющимися рекомендациями, говорит об отсутствии угрозы возникновения очагов массового размножения [6].

Таблица 1. Привлекательность экспериментальных аттрактивных смесей в феромонных ловушках для жуков короеда-стенографа в двух регионах Приенисейской Сибири

№ смеси	Компоненты и их относительное содержание							Относительная уловистость жуков в разных местообитаниях, штук./лов., % от суммы пойманных жуков	
	2-метил-3-бутен-2-ол	Ипсдиенол	2-фенилэтанол	α-пинен	Цисвербенол	Гексан	Ипсенол	Красноярский край, Погорельский бор (сосна)	Республика Хакасия, Черный Июс (кедр)
1	++	++	++	–	–	++	–	0	0
2	–	++	++	–	–	++++	–	9,5 ± 5,0	0
3	++	++		–	+	+	–	4,5 ± 4,5	0
4	++	++	++	–	–	++	–	0	0
5	++	++	++	>++++	–	++	–	5,4 ± 2,7	0
6	+	+	>++++	–	–	–	–	0	0
7	++	++	++	++++	–	++	–	7,2 ± 4,5	1,9 ± 1,9
8	–	++	–	–	–	–	++	0	9,3 ± 6,7

Из протестированных вариантов смесей на КС для «сосновой» популяции наиболее успешными оказались смеси № 2 и 7 (табл. 1). Как видно, добавление к смеси 2 значительного количества α-пинена практически не снижало ее привлекательности.

Эти результаты сильно отличались от уловов в «кедровой» популяции на Черном Июсе, жуки из которой полностью проигнорировали смеси 1—6 и явно предпочли им смеси № 7 и особенно смесь 8 (табл. 1).

Результаты наших исследований не согласуются с большинством данных, полученных в Западной Европе и в Турции. Согласно этим данным, для европейских и турецкой популяций КС наиболее привлекательными являются смеси, содержащие цис-вербенол. В нашем же случае наличие этого компонента сокращало уловы почти вдвое.

Таким образом, одновременное тестирование феромонных смесей в местообитаниях сосновой и кедровой популяций КС показало, что максимально привлекательной оказались для сосновой популяции смеси, содержащие ипсдиенол, 2-фенил-этанол и гексан, а также смесь, содержащая 2-метил-3-бутен-2-ол, ипсдиенол, 2-фенилэтанол, α-пинен и гексан.

Напротив, для кедровой популяции короеда смеси 1—7 оказались непривлекательными. Жуки из этой популяции летели почти исключительно на смесь, состоящую из ипсдиенола и ипсенола.

Полученные результаты позволяют говорить о различии состава половых феромонов жуков КС из двух разных популяций. Эти различия вполне могут быть основаны на разном составе основных аллелохемиков растений-хозяев, имеющих определяющее значения для синтеза феромонов короедов. Важно отметить, что существенное значение при этом может иметь и просто количественное различие в содержании отдельных компонентов. Так, повышенная привлекательность сосны *Pinus banksiana*, нового хозяина для лубоеда *Dendroctonus ponderosae* на западе США и Канады, обусловлена лишь более высоким содержанием в ее флоэме α-пинена, основы для синтеза агрегационного феромона самок лубоеда — транс-вербенона. В связи с повышенной привлекательностью для жуков-первопоселенцев новый хозяин оказался менее устойчив к лубоеду, чем его «родной» хозяин — сосна *P. contorta* [9]. По всей видимости, сходный механизм лежит в основе преодоления устойчивости деревьев пихты сибирской инвазийным дальневосточным короедом *Polygraphus proximus* в Сибири. Жуки полиграфа успешно заселяют вполне здоровые деревья нового хозяина именно за счет необычно массового

нападения — крайне нетипичного поведения для полиграфа на его природных хозяевах (пихтах белокорой и сахалинской) на Дальнем Востоке.

Выявленные специфические черты коммуникации насекомых необходимо учитывать при разработке системы феромонного мониторинга сосновых и кедровых популяций КС на территории Российской Федерации.

Работа частично поддержана грантом РФФИ 14-04-01235а, а также проектами Европейской комиссии ISEFOR и SONATA.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Земкова Р. И.* Стволовые вредители темнохвойных лесов Западного Саяна. Ин-т леса и древесины СО АН СССР: Красноярск: 1965. 123 с.
2. *Ижевскйи С. С., Никитский Н. Б., Волков О. Г., Долгин М. М.* Иллюстрированный справочник жуков-ксиллофагов — вредителей леса и лесоматериалов Российской Федерации. Тула, 2005. 217 с.
3. *Катаев О. А., Осетров А. В., Поповичев Б. Г., Селиховкин А. В.* Динамика плотности популяций короедов (Coleoptera, Scolytidae) в древостоях, ослабленных природными и антропогенными факторами. Чтения памяти Н. А. Холодковского. СПб, 2001. 75 С.
4. *Лебедева К. В., Вендило Н. В., Плетнев А. В.* Применение феромонов важнейших вредителей леса для лесопатологического мониторинга. Часть I. Мониторинг стволовых вредителей. Агрохимия. 2010. № 2. С. 82—92.
5. *Лебедева К. В., Вендило Н. В., Плетнев В. А.* Феромоны короедов рода *Ips*. Вестн. МГУЛ (лесной вестник). 2006. № 2 (44). С. 91—98.
6. *Маслов А. Д., Лямцев Н. И., Сергеева Ю. А., Комарова И. А., Демаков Ю. П., Шеховцов В. П., Поповичев В. В., Ковалева О. А., Серый Г. А., Юрченко Г. И., Турова Г. И., Вендило Н. В., Лебедева К. В., Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Мозолевская Е. Г., Яковенко А. К., Пятнова Ю. Б.* Применение феромонов важнейших вредителей леса при ведении лесопатологического мониторинга. Пушкино: ВНИИЛМ, 2013. 36 с.
7. *Bakke A., Froyen P., Skattebol L.*, Field response to a new pheromonal compound isolated from Ips typographus. Naturwissenschaften. 1977. Vol. 64. P. 98—99.
8. *Erbilgin N., Ma C., Whitehouse C., Shan B., Najar A., Evenden M.* Chemical similarity between historical and novel host plants promotes range and host expansion of the mountain pine beetle in a naıve host ecosystem. New Phytologist. 2014. V. 201 (3). P. 940—950.
9. *Etxebeste I., Alvarez G. A., Perez G., Pajares J. A.* Field response of the six-toothed pine bark beetle, *Ips sexdentatus* (Col.: Curculionidae, Scolytinae), to pheromonal blend candidates. J. Appl. Ent., 2012. Vol. 136. P. 431—444.
10. *Francke W., Pan M. L., Bartels J., Konig W. A., Vite J. P., Krawielitzki S., Kohnle U.* The odor bouquet of three pine engraver beetles (*Ips* spp.). J. Appl. Entomol. 1986. Vol. 101. P. 453—461.
11. *Kohnle U., Vite J. P., Erbacher C., Bartels J., Francke W.* Aggregation response of European engraver beetles of the genus *Ips* mediated by terpenoid pheromones Entomol. exp. appl. 1988. Vol. 49. P. 43—53.
12. *Paiva M. R., Pessoa M. F., Vite J. P.* Reduction in the pheromone attractant response of *Orthomicus erosus* (Woll.) and *I. sexdentatus* Boern. (Col., Scolytidae) J. Appl. Entomol. 1988. V. 106, P. 198—200.
13. *Vite J. P., Bakke A., Renwick J. A. A.* Pheromones in *Ips* (Col, Scolytidae) — occurrence and production. Can. Entomol. 1972. Vol. 104. P. 1967—1975.

СПИСОК АВТОРОВ

Аверенский А. И. 602
Аврова А. Ф. 495
Алейников А. А. 246, 271
Александрова М. С. 652
Ананина Т. Л. 641
Андреа М. О. 509
Андреева Е. М. 625
Андроханов В. А. 303
Анискина А. А. 22, 526
Антамошкина О. А. 386
Антонов Г. И. 115
Антонова Г. Ф. 512
Артюхов А. А. 144
Артюшенко П. В. 638
Астапенко С. А. 375
Астраханцева Н. В. 512, 660
Афанасьева Л. В. 306
Афонина Т. Е. 224
Бабичев Н. С. 677, 679
Бабой С. Д. 378, 440, 451
Бабушкин М. 338
Бажина Е. В. 309
Балдок Д. 170
Балыбина А. С. 113
Баранчиков Ю. Н. 599, 652, 660, 664, 677, 679
Барцев С. И. 251
Барченков А. П. 531
Бебия С. М. 33
Безкоровайная И. Н. 115, 658
Безрукова М. Г. 298
Беккер Ю. В. 639
Белоконь М. М. 578
Белоконь Ю. С. 578
Белоусова Н. И. 254
Беляева Н. 338
Бендер А. Г. 380
Бендер О. Г. 380
Бенькова А. В. 77, 147
Бенькова В. Е. 161
Бергман И. Е. 389
Беспалова Т. 338
Бобкова К. С. 257, 500
Бобров В. 338
Богачева А. В. 59
Богородская А. В. 383
Большаков В. 338
Бондарев А. Я. 75
Борисов А. Н. 62, 311, 482
Брезинская Л. В. 64
Брюханов А. В. 185, 188
Брюханова М. В. 118, 136
Бубякина В. В. 120
Буренина Т. А. 313
Бурнашева Э. Р. 298
Буряк Л. В. 191, 218, 240
Ваганов Е. А. 19, 171
Валендик Э. Н. 177
Варганов С. А. 638
Васильева Г. В. 532, 578
Васильева И. В. 120
Васин А. 338
Ведрова Э. Ф. 150, 259, 526
Велисевич С. Н. 265
Вендило Н. В. 679
Верховец С. В. 386
Ветрова В. П. 671
Виноградова Ю. А. 489
Виньковская О. П. 395
Власенко В. Э. 38
Волкова П. Е. 638
Волокитина А. В. 180, 194, 215, 230, 235
Вомперский С. Э. 243, 492
Воробейчик Е. Л. 389
Воронин В. И. 370
Ворошилова Е. В. 105
Втюрина О. П. 50
Габов Д. Н. 203
Гаврилин Д. С. 40
Галако В. А. 38
Галенко Э. П. 257
Галицкий В. В. 262
Глухова Т. В. 492
Гниненко Ю. И. 609
Гольченко С. В. 75
Голюков А. С. 122
Гончарова И. А. 65
Горичев Ю. П. 316
Горошкевич С. Н. 90, 265, 532, 535, 578
Горячкина О. В. 569
Гостева А. А. 378
Грек В. С. 555
Григорьева О. В. 324
Гродницкая И. Д. 125, 668
Громцев А. Н. 268, 338
Грязин И. В. 68
Гуггенбергер Г. А. 170
Гуров А. В. 71, 319, 375
Гурова Н. Н. 319
Давыдычев А. Н. 316
Данилин И. М. 392
Данилина Д. М. 440
Данилов П. 338
Данилова И. В. 159
Дарикова Ю.А. 555
Дарьин А. В. 447
Дёгтева С. В. 200
Дейч К. О. 19, 575
Деловеров А. Т. 395
Дельгадо М. 338
Демидко Д. А. 635, 677
Дергачев В. И. 75
Дерюгин А. А. 398
Диркс М. Н. 401
Домбровский Р. С. 403
Доррер Г. А. 197
Дроздова З. 338
Дубровский Ю. А. 200, 203
Дударева Л. В. 109
Дымов А. А. 203
Дымович А. В. 652
Дымшакова Д. С. 566
Евграфова С. Ю. 115, 128

Евдокименко М. Д. 205
Евдокимова Л. С. 322
Егоров Е. В. 581
Екимов Е. В. 311, 482
Ермоленко В. В. 538
Ефименко А. С. 271
Ефимов Д. Ю. 352, 523
Ефремов С. П. 495
Ефремова Т. Т. 495
Жила С. В. 208, 218
Жук Е. А. 541, 578
Зацепина К. Г. 543, 596
Зверев А. А. 141
Зеленцов В. В. 324
Земляной А. И. 547
Зиганшин Р. А. 274, 411
Зинченко О. В. 627
Зленко Л. В. 386
Злобина Л. П. 211
Зотикова А. П. 380
Зубкова Е. В. 414
Зырянов В. И. 498
Зырянова О. А. 131, 173, 498
Ибе А. А. 19, 575
Иваницкая А. С. 105
Иванов В. А. 183, 188
Иванов В. В. 62, 93
Иванова Г. А. 208, 212, 218
Иванова Н. В. 298
Ивановская С. И. 549
Игошева С. 338
Им С. Т. 133
Исайкина М. М. 418
Каган Д. И. 549
Каганов В. В. 500
Кайгородова Е. 338
Кайгородова С. Ю. 389
Каленская О. П. 191, 218
Калинина Е. В. 118, 136
Калугин И. А. 447
Калугина О. В. 327
Кальченко Л. И. 75
Капица Е. В. 528
Качаев А. В. 419
Кашин В. К. 306
Кеня Е. С. 332
Керчев И. А. 649
Кирдянов А. В. 136, 156
Киреев Д. М. 238
Кириенко М. А. 77
Киселева О. В. 100
Кисиляхов Е. К. 177
Климова Н. В. 80
Климченко А. В. 115, 156
Клобуков Г. И. 619, 622
Кнорре А. 338
Князева С. Г. 552
Ковалев А. Г. 492
Ковалев А. В. 631
Ковалев А. Г. 492
Ковалева Н. М. 93, 212, 330
Ковылин Н. В. 332
Ковылина О. П. 332
Кожанов А. Н. 324
Козлов Д. Н. 364
Козырева Н. И. 612
Колмогоров А. И. 138
Комаров А. С. 298, 414, 422
Коморовский В. С. 185
Конард С. Г. 212, 218
Кондакова О. Э. 668
Коновалова А. Е. 278
Коновалова М. Е. 53, 278, 440
Коновалова Т. И. 335
Константинов Ю. М. 109
Корец М. А. 159, 194, 215, 425
Коршунов Н. А. 183
Кофман Г. Б. 83, 278
Кочанов С. 338
Кошкарова В. Л. 428
Кошурникова Н. Н. 386
Коюпченко И. Н. 299
Кравченко А. Н. 543, 566, 594, 596
Кракснер Ф. 14
Краснопевцева А. С. 431
Кривец С. А. 647, 649, 655
Кривобоков Л. В. 141
Крутовский К. В. 19
Крышень А. М. 280
Кудеяров В. Н. 500
Кузнецов А. 338
Кузнецов М. А. 453
Кузнецов М. С. 500
Кузнецова Г. В. 555
Кузнецова И. В. 364
Кузнецова Н. Ф. 558
Кузубов А. А. 638
Кузьмик Н. С. 50
Кузьмин С. Р. 561, 563
Кузьмина Н. А 563
Кузьмичев В. В. 83, 432
Кукавская Е. А. 208, 212, 218, 240
Кукоба Н. А. 435
Кукуричкин Г. М. 292
Кулинич О. А. 612
Курганова И. Н. 500, 503
Курхинен Ю. 338
Кутенков А. 338
Кутявин И. Н. 221, 257
Куянцева Н. 338
Лазарева А. А. 224
Лаптев А. В. 677
Лаптева Е. М. 341, 489
Ларин Е. 338
Ларионова А. Я. 43, 543, 566, 594, 596
Лебедева К. В. 679
Линден Х. 338
Литовка Ю. А. 100
Лиханова И. А. 341
Лобанов А. И. 56
Лопес де Гереню В. О. 500, 503
Лоскутов Р. И. 86
Лоскутов С. Р. 22, 102
Лузганов А. Г. 403
Лукина А. В. 107

Любимова А. С. 89
Макаренко С. П. 109
Макрае Д. Дж. 218
Мамонтов В. 338
Манов А. В. 257
Маркелова А.Н. 443
Масягина О. В. 144, 156, 167
Матвиенко А. И. 506
Махнева С. Г. 343
Машкина О. С. 97
Машуков Д. А. 147
Мейке Е. 338
Мелентьева Н. В. 495
Мельникова Е. А. 100
Менщиков С. Л. 346
Меняйло О. В. 506
Мешкова В. Л. 627
Милютин Л. И. 43
Миронов П. В. 100
Михайлов В. В. 324
Михайлова Т. А. 327
Мищихина Ю. Д. 248
Мозолевская Е. Г. 606
Молокова Н. И. 437
Мордвинов А. В. 447
Москаленко С. В. 298
Мохначев П. Е. 343, 348
Мочалов В. Ф. 324
Муканов Б. М. 227
Муратова Е. Н. 43, 569
Мурзакматов Р. Т. 485, 523
Мусолин Д. Л. 616
Мусохранова А. В. 313
Мухортова Л. В. 128, 150
Мыглан В. С. 447
Мякшина Т. Н. 500
Назимова Д. И. 254, 378, 440, 443
Накаи Ю. 498
Неверов Н. 338
Николаев А. Н. 138, 153, 164
Николаева С. А. 443
Новаковский А. Б. 200
Новикова М. А. 89
Новикова Т. Н. 572
Оберштайнер М. 14
Оваскайнен О. 338
Овчинников Д. В. 447
Овчинников С. Г. 638
Овчинников С. Д. 447
Овчинникова Н. Ф. 448
Овчинникова Т. М. 451, 638
Огрызкова Т. М. 351
Онучин А. А. 11, 392, 515
Орешкова Н. В. 19, 575
Осавелюк П. А. 185
Осипов А. Ф. 453, 500
Осипов С. В. 455
Осколков В. А. 512
Павлов И. Н. 19, 35, 322
Падутов В. Е. 549
Пак М. Э. 105, 655
Пальникова Е. Н. 631
Панов А. В. 509, 515
Пац Е. Н. 457
Пашенова Н. В. 652, 660, 664, 671
Перк А. А. 120
Першин К. С. 230
Петров И. А. 460
Петрова Е. А. 578
Петрова И. В. 248, 581
Петько В. М. 660, 677, 679
Пименов А. В. 352, 583
Плетнев В. А. 679
Пляшечник М. А. 474
Политов Д. В. 578
Пологова Н. Н. 80
Полякова Г. Г. 671
Пономарев А. Г. 120
Пономарев В. И. 619, 622
Пономарев Е. И. 183, 232, 355, 440
Пономарева Т. В. 355
Попкова М. И. 299
Попов А. Г. 90
Поповичев Б. Г. 616
Портянко А. В. 227
Потрясаев С. А. 324
Почекутов А. А. 251
Придача В. Б. 462, 469
Припутина И. В. 411
Прокушкин А. С. 115, 144, 156, 167, 173, 515
Прокушкин В. С. 425
Прокушкин С. Г. 156
Путинцева Ю. В. 19
Пучнина Л. 338
Пшеничникова Л. С. 432, 464, 479
Роговцев Р. В. 561
Рочева Л. К. 298
Рубцов М. В. 398, 467
Рыбакова Н. А. 467
Рыжкова В. А. 159
Рыкова С. 338
Сабиров Р. Н. 283
Савостьянов В. К. 358
Савчук Д. А. 443
Сазонов С. 338
Сазонова Т. А. 462, 469
Самсоненко С. Д. 238
Санников С. Н. 581
Санникова Н. С. 248
Сапронов Д. В. 500
Сашко Е. В. 360
Седаева М. И. 86
Седельникова Т. С. 569, 583
Секретенко О. П. 479
Селиховкин А. В. 616
Семенович А. В. 102
Семериков В. Л. 566, 587, 590
Семерикова С. А. 566
Сенашова В. А. 673
Сенченков С. А. 144
Серая Л. Г. 652
Сиденко Н. В. 509
Сизых А. П. 471
Сиккиля Н. 338
Симанько В. В. 118, 161

Скрипальщикова Л. Н. 309, 474
Смирнова О. В. 246
Собачкин Р. С. 65, 93
Соколов В. А. 50, 392
Соколов Г. И. 619
Соколова Н. А. 109
Сокорутова В. Н. 164
Сорокин Н. Д. 668
Сорокина Е. П. 292
Сорокина Н. П. 364
Софронова А. В. 235
Софронова Т. М. 194, 230
Спицына Т. П. 351
Стаменов М. Н. 286
Старовойтов Д. И. 425
Стасова В. В. 474, 512, 671
Сташкевич Н. Ю. 440
Столбикова А. В. 109
Стороженко В. Г. 289
Стрельская Т. М. 622
Суворова Г. Г. 512
Суховольский В. Г. 451, 479, 630, 631, 638
Сырцов С. Н. 125
Табакова М. А. 118
Табацкая Т. М. 97
Тараканов В. В. 543, 596
Тараненко Е. Н. 327
Тарасова В. В. 64
Тарасова О. В. 630
Тасейко О. В. 351
Татаринова Т. Д. 120
Татаринцев А. И. 476
Телеснина В. М. 367
Терешин С. В. 479
Терещенко Н. Н. 668
Тертица Т. 338
Тимохина А. В. 515
Тимошок Е. Е. 401
Титов С. В. 156
Тихонов Г. 338
Тихонова И. В. 587
Токарева И. В. 167
Толкач О. В. 518
Томилин Ф. Н. 638
Третьякова И. Н. 19, 105, 107, 109
Трефилова О. В. 521, 523
Триликаускас Л. А. 644
Трофимова И. Е. 113
Трофимова Н. В. 386
Трубина М. Р. 389
Тужилкина В. В. 257
Тычков И. И. 299
Тюрин В. Н. 292
Удалова Т. А. 144
Усольцев В. А. 40
Фарбер С. К. 392
Федоров Б. Г. 487
Федотов Д. С. 75
Федотова Е. В. 122
Франчезе Дж.
Фуряев В. В. 46, 238
Фуряев И. В. 238
Хайманн М. 509, 515
Хантемирова Е. В. 389, 552
Холопов Ю. В. 341, 489
Хуторной О. В. 265
Цветков П. А. 46
Цыкалов А. Г. 35
Чащина О. 338
Черкашин А. К. 295
Чернова Н. А. 80
Чи С. 509
Шабалина О. М. 658
Шавнин С. А. 38
Шанин В. Н. 298, 414, 422
Шапченкова О. А. 526
Шаталов П. С. 197
Шашкин А. В. 161, 171, 419
Шашков М. П. 298
Швецов Е. Г. 232
Швецов С. Г. 370
Швиденко А. З. 14
Шеллер М. А. 526, 592
Шергина Н. Н. 489
Шергина О. В. 327
Шибистова О. Б. 170
Шилкина Е. А. 19, 592
Шишикин А. С. 30, 71, 188, 311, 392, 482, 485
Шишконакова Е. А. 364
Шишов В. В. 299
Шмаков В. Н. 109
Шорохова Е. В. 528
Шуваев Д. Н. 590
Шугалей Л. С. 259
Щепащенко Д. Г. 14
Экарт А. К. 543, 566, 594, 596
Юшкова Т. Ю. 592
Яковлева М. 338

Augustin S. 632
Barrett K. 240
Bigler C. 171
Borsuk O. A. 373
Churakova (Sidorova) O. V. 171
Doorenweerd C. 632
Kajimoto T. 173
Kirichenko N. I. 632
Lakyda I. P. 26
Lakyda P. I. 26
Lopez-Vaamonde C. 632
Makipaa R. 298
Matsuura Y. 173, 498
Morishita T. 173
Osawa A. 173
Roques A. 632
Siegwolf R. 171
Van Nieukerken E. J. 632
Vasylyshyn R. D. 26

UDC 630*

APPLICATION OF A NEW TOOL FOR CERTIFICATION MAPPING TO THE BOREAL FOREST

F. KRAXNER[1], D. SCHEPASCHENKO[1], S. FUSS[2], A. LUNNAN[3], G. KINDERMANN[1], K. AOKI[1,4], A. SHVIDENKO[1,5]

[1]International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA), Ecosystems Services and Management Program (ESM), Laxenburg, Austria
[2]Research Group for Resources and International Trade, Mercator Research Institute on Global Commons and Climate Change (MCC), Berlin, Germany
[3]Norwegian University of Life Sciences (UMB), Department of Economics and Resource Management, Aas, Norway
[4]Rural and Renewable Energy Unit, Energy and Climate Change Branch, United Nations Industrial Development Organisation (UNIDO), Vienna, Austria
[5]Sukachev Institute, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Krasnoyarsk, Russian Federation

SUMMARY
About 10% of the global forest area has been certified by mid-2014. During the past 2 decades, forest management certification also became a tool to support a transition to and ensure sustainable forest management. However, the speed of certification has slowed down and there is an uneven split of the certified area with the majority located in the northern hemisphere. This article aims at providing a methodology for spatially explicit assessment of the global certified forest with special emphasis on the boreal domain in order to help not only monitoring past progress and current performance, but also identifying possible future developments. Results indicate that knowledge of certified forest locations is key to develop certification also into a monitoring and verification tool for important international agreements e.g. on carbon sequestration or deforestation reduction.

INTRODUCTION, BACKGROUND AND OBJECTIVES

Forest management has multiple objectives and is of vital importance for the greenhouse gas balance and for human health amongst other aspects. However, there are conflicts between the different uses of forests like timber production, recreation, habitat for biodiversity, water management, reindeer husbandry, rights of indigenous people and local communities, just to mention a few of the main conflict topics. To capture all different functions and uses of forests and balance them, the concept of sustainable forests was developed. The failure of the United Nations Rio Summit to agree upon a forest convention on sustainable forestry, inspired the first private certification schemes to start in 1993 (Rametsteiner and Simula 2003). Consequently, forest certification was initially pushed by environmental groups to address concerns about deforestation and forest degradation and to promote the maintenance of biodiversity. From there, it developed to become a tool for the implementation of sustainable forest management. Many certification schemes have since emerged, 2 of which are clearly dominant: the Forest Stewardship Council (FSC) and the Programme for the Endorsement of Forest Certification (PEFC).

Much has been published on comparisons and assessments between the two schemes (e.g. Gulbrandsen 2005, Romero et al 2013). A long list of literature concentrates on certification and environmental governance, performance, ecosystem services, as well as trust and cooperation between relevant NMO's and forest owners (see inter alia: Visseren-Haemakers and Pattberg 2013, Roberge et al 2011, Meijard et al 2014, Johansson et al 2013, Elkabaidze et al 2011, Gulbrandsen 2008). Other authors have investigated the questions of price premium for certified timber, the consumer awareness and sustainability in the production chain, or conducted cost-benefit-assessments of certification as a market-based tool for forest products (e.g.: Kraxner et al 2009, Fernholz and Kraxner et al 2013, Eriksson et al 2007, Hansen et al 2006, Ebeling and Yasue 2009, Cubbage et al 2010, Bouslah et al 2010). Some of the literature also tackles the attitudes of the public and forest owners towards certification and sustainable forest management (c.f. Rametsteiner and Kraxner 2003, 2009, Chen et al 2010, 2011, Creamer et al 2012). Only a few authors tried to carry out empirical studies that investigated whether certification can save tropical biodiversity, for example (cf. Rametsteiner and Simula 2003, Visseren-Haemakers and Pattberg 2013, Romero et al 2013), or whether certification has led to better and sustainable forest management (e.g. Masters et al 2010, Klooster 2010, Cashore et al 2006). However, many of the authors agreed in the fact that there is insufficient empirical evidence on the impacts of certification to generate lessons learned on a global scale. While several published reviews of forest management certification provide some guidance for future work, most were based on geographically limited case studies, indirect information and were not conducted by independent observers. Furthermore, it has been stressed that for a proper evaluation it is critical to understand the national and local contexts (social, political, biophysical and economic) that affect the implementation and ultimate permanence of certification impacts in a given forest. The mentioned articles concluded that there is need for more studies of certification to know more about both the local and global impacts.

When revisiting the original and publicly available data from the two main certification bodies (FSC, PEFC), it soon becomes clear that the data available from the individual webpages cannot satisfy scientific

approaches. As an example the global certification maps by FSC and PEFC (2014) are shown respectively in the left and right panels of Fig. 1. Both follow the assumption that sufficient information can be gleaned from aggregate country-level certification shares irrespective of the forest area and the corresponding difference between managed and unmanaged areas. However, to address the questions of whether certification can be used for a tracking and monitoring tool for illegal logging or biodiversity conservation projects, for example, information at much higher resolution would clearly be needed.

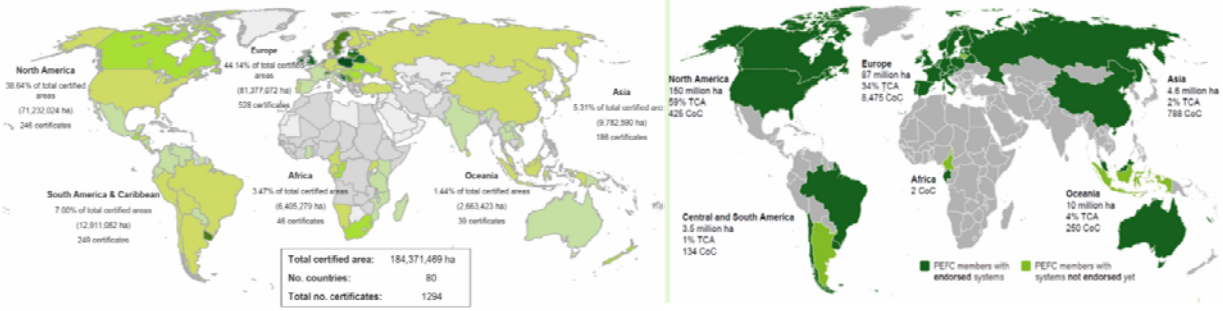


Figure 1: Global certification map by FSC (left), indicating the relative shares of certified forest area with the help of a color ramp. Global certification map by PEFC (right), indicating certification shares of countries (numbers) and membership status (different green color). Source (FSC, PEFC 2014)

In general, there is only very limited useful and reliable statistical data available that would allow for carrying out empirical studies in order to assess the past, present and future development of certification. The United Nations Food and Agriculture Organization (FAO) together with the Economic Commission for Europe (FAO/UNECE) provides a unique chapter on certified forest products in their Forest Products Annual Market Review (e.g. Fernholz, Kraxner et al. 2014), which can be seen as the only official and independent data repository for forest management certification. By May 2014 the major global certification schemes – FSC and PEFC – reported a total gross area of 440.3 million hectares (Fig. 2) under their individual (endorsed) certification standards. The PEFC has endorsed 258 million hectares of certified forest land in 28 countries; whereas the FSC has certified a total of 182 million hectares in 81 countries (Fernholz and Kraxner et al. 2014).

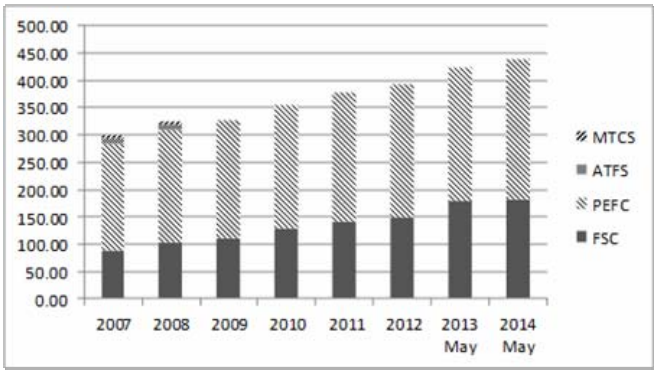


Figure 2: Forest area certified by major certification schemes 2007-2014, in million hectares by year and scheme. Source: modified after Fernholz and Kraxner et al. (2014)

Even though the spread of certified forest area has increased almost exponentially during many years, about 90% of the globally certified area is located in the northern hemisphere (Fig. 3). This might indicate the success of forest management certification in northern regions such as Europe or North America. However, forest certification has still not become established in the Southern Hemisphere with its abundant tropical and sub-tropical forest areas that are especially exposed to threats of deforestation and degradation.

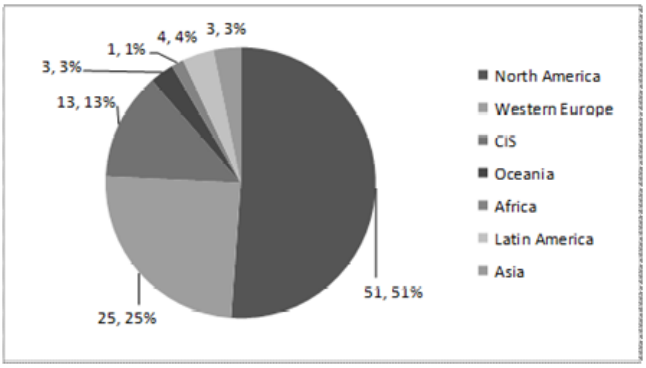


Figure 3: Total certified forest area by regional share (2014). Source: modified after Fernholz and Kraxner et al. (2014)

In the same publication series, Kraxner et al. published already in 2008 a first geographically explicit attempt to improve the visualization and data evidence of global forest management certification taking advantage of the finding by Rametsteiner and Simula (2003) that the basic criteria and indicators used by FSC and PEFC were very much comparable. While this work represents a major step into the right

direction, there is clearly scope for improvement, which is the first main objective of this study. In order to achieve this aim a more sophisticated downscaling algorithm has been developed, which is described in more detail below. The new map resulting from this application with special focus on the boreal forest constitutes the first contribution of this study. With this, we can more precisely answer our question of where exactly our certified forest is. The second objective is to investigate how certification can contribute to the preservation of intact forests and to derive corresponding policy recommendations. This research question is tackled by combining the results from the first objective with additional layers of geographically explicit information on protected areas and intact forest areas, again with a focus on boreal forests. The results from this analysis will then be used for the final objective, which is to find opportunities to use certification for planning of other policy strategies, e.g. aiming at biodiversity conservation, REDD+. Thereby, certification could gain importance not only as a marketing tool for sustainable forest management, but also contribute to international coordination of efforts in other, yet related areas.

METHODOLOGY

Based on the assumptions by Rametsteiner and Simula (2003) with respect to the comparability between the schemes, and also in order to provide a more holistic and independent assessment, we decided to use both the latest FSC (2014) and PEFC (2014) data for forest management certification for the creation of our new mapping tool. Hereby, we intentionally did not distinguish between the different schemes. However, information on the spatial distribution of certified forest is limited and the main players in forest certification report the aggregated results at national level as discussed above. Therefore, in some cases, additional information has been requested from the country organizations. Particularly because of its large country size, special regional information from FSC Russia has been requested with respect to the distribution of certified area by administrative regions (FSC personal communications, 2013). Downscaling of national (regional) certified area statistics has been carried out on the following datasets: (1) a global forest extension mask calibrated with FAO FRA 2010 (Schepaschenko et al. 2013) was used to delineate forest area; (2) the protected areas of IUCN categories I-II have been excluded; and (3) a map of managed forest based on the Global Forest Model G4M (Kindermann et al., 2008), assuming that certification first goes to the most heavily managed area. The downscaling has been performed using a procedure of distribution similar to that used in creating the hybrid cropland map (Fritz et al. 2011, Schepaschenko et al. 2013) based on the above-mentioned input maps. Pixels were selected in the order of highest-managed until the area covered matched that of the forest certification statistics at national scale. For the second objective, we used the map of intact forest (Potapov et al. 2008) to compare intact and certified area. As a rule, the core zones of intact forests are free from any certification. Only Canada has some overlap between intact and certified forest areas.

RESULTS

Clearly, the maps shown in Fig. 1 do not distinguish between unmanaged and managed forest area where it is the latter that is usually certified. This makes it difficult to assess the status-quo and needs of further certification both for the certification bodies themselves as well as for the scientific community. As shown in the literature review, scientists need empirical evidence in the form of detailed statistics in resolutions that are substantially higher than national aggregates.

Fig. 4 represents a substantial improvement in this direction. It uses a more detailed downscaling technique than used by Kraxner et al. (2008), which allows for representation at 1 km resolution, reduced bias through boundary effects and improved national certification distribution over managed forest areas. The most important insight is that Asian Russia, despite having large areas of forest under management, displays the least certification of the boreal countries and especially compared to Canada. The new map enables furthermore, the identification of potential certification hotspots and “low-hanging fruits”. Such knowledge makes it possible to analyze strategies to bring those areas under certification, since it also enables to consider the special socio-economic and ecological and institutional conditions prevailing at these very spots. While this is clearly important information for certification schemes and their planning of where and how to deploy their resources, it also conveys valuable input to scientific assessments informing policy makers.

Extending the results presented in Fig. 4, Fig. 5 integrates information on the location of intact forest areas. In order to demonstrate the benefits of our new tool, we picked the Great Lakes Region between Canada and the US. In this specific region, almost all forest in the US is managed. However, certification is scarcely distributed over this area in contrast to Canada. Here we see also most of the forest under management but with almost 100% certification coverage. Most of the intact forest is located in the less productive forest areas of Canada’s north. There is almost no intact forest area left on the US side in the Great Lakes area. Protected areas on both sides consist mostly of unmanaged, intact or intact and certified forest. Often, water bodies and intact forests are buffered by certified managed or certified intact forest areas. Policies designed to support certification of managed forest in addition to maintaining forests intact in the first place can thus help more effectively to preserve pristine forests. Clearly, such a strategy comes with a number of co-benefits such as: conserving the biodiversity that is particularly abandoned in intact forests or sequestering carbon by enhancing sustainable

forest management. This ties to the 3rd objective of this study and illustrates the vast potential of certification also for the realization of other policy objectives.

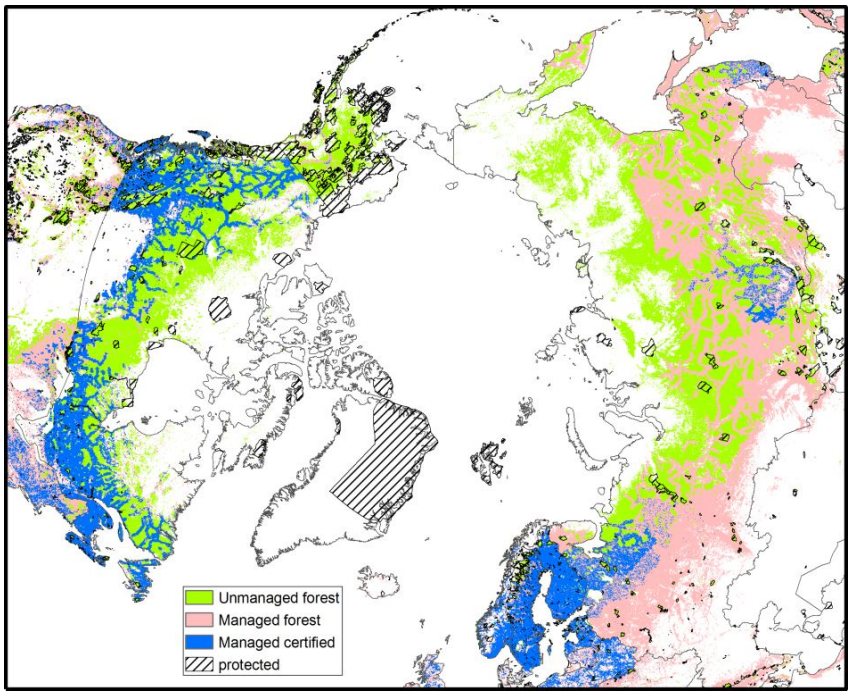


Figure 4: High resolution boreal certification map illustrating boreal forest area and 4 management categories. (White areas are none-forested areas or the sea/water bodies.) Source: own compilation.

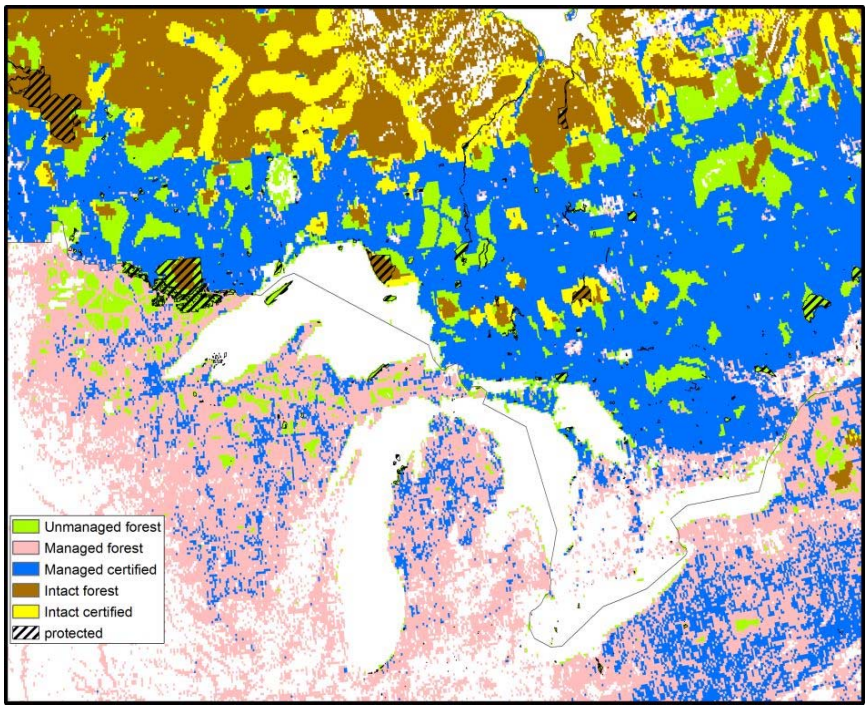


Figure 5: Certification map of the Great Lakes Region between Canada and USA including also intact and intact certified forest area. Note: White area symbolizes the Lakes in the center of the map, whereas it means none-forested land in the south and south-west and further surface water bodies or the sea in the north. Source: own compilation.

CONCLUSION AND OUTLOOK

In this study we have introduced a new tool allowing the localization of certified forest area actively distinguishing between managed and unmanaged forest areas. Having clearly demonstrated the benefits this has for certification itself, it also allows for localization of areas with large co-benefit potential, thereby helping to form targeted policy strategies. The latter could be e.g. fostering sustainable biomass for bioenergy production or REDD+ activities (c.f. Kraxner et al., 2011). This is only possible, if such tools are further developed and applied at the science-policy interface.

It is important to note that the visualization produced with the help of our new tool is of course still contingent on the data available and the assumptions underlying the improved downscaling algorithm. Validation is necessary to further improve these components and move the maps even closer to reality. To achieve this, it is essential that certification schemes and scientists work hand in hand.

REFERENCES

1. *Bouslah, K., M`Zahli, B., Turcotte, M-F. and Kooli, M.* The impact of forest certification on firm financial performance in Canada and the U.S. // J. of Bus. Ethics 2010, 96: 551-572.
2. *Cashore, B., Gale, F., Meidinger, E. & Newsom, D. (eds.)* Confronting Sustainability: Forest Certification in Developing and Transitioning Countries. Yale F&ES Publication Series, Report Number 8, Yale School of Forestry & Environmental Studies, Yale University, New Haven. 2006.
3. *Chen, J., Innes, J.L. & Tikina, A.* Private cost-benefits of voluntary forest product certification. // Int. For. Rev. 2010, 12(1), 1-12.
4. *Chen, J., Innes, J. L. and Kozak, R.* An exploratory assessment of the attitudes of Chinese wood products manufacturers towards forest certification. // J. of Env. Manag. 2011, 92, 2984-2992.
5. *Creamer, S.F., Blatner, K.A. & Butler, B.J.* Certification of family forests: What influences owners' awareness and participation? // J. of For. Econ. 2012, 18: 131-144.
6. *Cubbage, F., Diaz, D., Yapura, P. & Dube, F.*Impacts of forest management certification in Argentina and Chile. // For. Pol. & Econ. 2010, 12: 497–504.
7. *Ebeling, J. & Yasue, M.* The effectiveness of market-based conservation in the tropics: Forest certification in Ecuador and Bolivia. // J. of Env. Manag. 2010, 90: 1145–1153.
8. *Eriksson, L.O., Sallnäs, O. & Ståhl, G.* Forest certification and Swedish wood supply. // For. Pol. & Econ. 2007, 9: 452-463.
9. *FAO.* Global Forest Resources Assessments (FRA). Rome. 2010. Available at: www.fao.org/forestry/fra/fra2010/en/
10. *Fernholz, K., Kraxner, F., Novoselov, I., Resch, H. and Tissari, J. 2013. How policies, market-based tools and the green economy influence forest products markets.* In: UNECE/FAO Forest Products Annual Market Review, 2011-2012, Geneva Timber and Forest Study Paper 30, ECE/TIM/SP/30. United Nations, New York and Geneva 2012, United Nations Publications, ISBN 978-92-1-117064-1, pp.107-116.
11. *Fernholz K., Kraxner F., Novoselov I., .Tissari J. and Oliver R.* Forest products markets. In: UNECE/FAO Forest Products Annual Market Review, 2013-2014, Geneva Timber and Forest Study Paper 34, ECE/TIM/SP/34. United Nations, New York and Geneva 2014, United Nations Publications, ISBN forthcoming.
12. *Fritz, S., You, L., Bun, A., See, L., McCallum, I., Schill, C., Perger, C., Liu, J., Hansen, M., and Obersteiner, M.,* Cropland for sub-Saharan Africa: A synergistic approach using five land cover data sets. // Geophys. Res. Lett. 2011, 38.
13. *FSC.* Global FSC certificates: type and distribution, published in June 2014. Available at: https://ic.fsc.org/facts-figures.19.htm.
14. *Gulbrandsen, L. H.* The Effectiveness of Non-State Governance Schemes: A Comparative Study of Forest Certification in Norway and Sweden // Int. Env. Agreem., 2005, 5: 125–149.
15. *Hansen, E., Cashore, B. & McDermott, C.* Forest Certification in North America. EC 1518, Oregon State University, Corvallis. 2006.
16. *Johansson, T., Hjälten, J., de Jong, J. and von Stedingk, H.* Environmental considerations from legislation and certification in managed forest stands: A review of their importance for biodiversity. // For. Ecol. & Manag 2013, 303: 98-112.
17. *Kindermann G., Obersteiner M., Sohngen B., Sathaye J., Andrasko K., Rametsteiner E., Schlamadinger B., Wunder S. and Beach R.* Global cost estimates of reducing carbon emissions through avoided deforestation. // PNAS 2008, 105(30): 10302–10307.
18. *Klooster, D.* Standardizing sustainable development? The Forest Stewardship Council's plantation policy review process as neoliberal environmental governance. // Geoforum 2010, 41: 117–129.
19. *Kraxner F, Leduc S, Aoki K, Fuss S, Obersteiner M, Schepaschenko D, Shvidenko A.* Forest-based bioenergy in the Eurasian context. In: Boreal Forests in a Changing World: Challenges and Needs for Action. Proceedings of the international conference IBFRA, Sukachev Institute of Forest SB RAS, 15-21 August 2011, Krasnoyarsk, Russia. 2011. ISBN 978-5-7638-2367-7
20. *Kraxner F., Mater C. and T. Owari*. Green building drives construction market and forest certification: Certified forest products markets, 2007-2008. Geneva Timber and Forest Study Paper 23, ECE/TIM/SP/23, UNECE/FAO Publications 2008, available at: www.unece.org/timber/docs/fpama/2008/fpamr2008.htm
21. *Kraxner F, Yang J, Yamagata Y.* Attitudes towards forest, biomass and certification – A case study approach to integrate public opinion in Japan. Bioresource Technology, 100 (2009): 4058-4061.
22. *Masters, M., Tikina, A. and Larson, B.* Forest certification audit results as potential changes in forest management in Canada. // For. Chron. 2010, 86: 455-460.
23. *PEFC.* PEFC Global Statistics: SFM & CoC Certification, published in June 2014. Available at: http://www.pefc.org/resources/webinar/747-pefc-global-certification-forest-management-chain-of-custody.
24. *Potapov, P., Yaroshenko, A., Turubanova, S., Dubinin, M., Laestadius, L., Thies, C., Aksenov, D., Egorov, A., Yesipova, Y., Glushkov, I., Karpachevskiy, M., Kostikova, A., Manisha, A., Tsybikova, E., and Zhuravleva, I.* Mapping the world's intact forest landscapes by remote sensing. // Ecol. Soc. 2008, 13(51).
25. *Rametsteiner E. and F. Kraxner*. Europeans and Their Forests. What Do Europeans Think About Forests and Sustainable Forest Management? A Review of Representative Public Opinion Surveys in Europe. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe (MCPFE) 2003, available at: www.mcpfe.org/, Liaison Unit Vienna, Austria.
26. *Rametsteiner, E., Simula, M..* Forest Certification - An Instrument to Promote Sustainable Forest Management? // J. of Env. Manag., 2003, 67(1): 87–98.
27. *Roberge, A., Bohuillier, L. and Boiral, O.* The influence of forest certification on environmental performance: an analysis of certified companies in the province of Quebec, Canada. // Can. J. of For. Res. 2011, 41(4): 661-668.
28. *Romero, C., Putz, F.E., Guariguata, M.R., Sillis, E.O. Cerutti, P.O. and Lescuyer, G.* An overview of current knowledge about the impacts of forest management certification. A proposed framework for its evaluation. Occasional Paper 91,

CIFOR 2013, Bogor, Indonesia.
29. *Schepaschenko, D., See, L., Lesiv, M., Fritz, S., McCallum, I., Perger, C., Shvidenko, A., and Kraxner, F.* Global hybrid forest mask: synergy of remote sensing, crowd sourcing and statistics. AGU Fall Meeting 2013. San Francisco, CA
30. *Visseren-Hamakers, I.J. and Pattberg, P.* We can't see the forest for trees. The environmental impact of global forest certification is unknown. // Gaia 2013, 22(1): 25-28.

***

FOREST FIRE RISK AND FIRE RISK CLASSIFICATIONS IN FINLAND

I. VANHA-MAJAMAA

Finnish Forest Research Institute, Finland

SUMMARY
Forest fire risk has gradually decreased in Finland. However, large fires in neighboring countries show that preparedness for forest fires is still needed. Decreased forest fire risk is mainly due to changes in legislation, effective fire suppression, building of the forest road network and changes in forest structure associated with intensive forest management. Latest forest fire risk classifications are based on common variables used in forest management: site type, age/development class, tree species and stand structure.

In large parts of Southern Finland slash and burn agriculture and tar burning were common in 18th and 19th century. These resulted in a semi-wild fire regime with many wildfires. The former forest practices, combined with the increased need for industrial timber and a general concern for deforestation, led to the establishment of forest administration and education in 1859 in Finland.

After Finland's 1917 independence, considerable forestry-related research and development was initiated in 1920´s and 1930`s. At this time scientific and development work was also carried out in forest fire suppression together with practical fire prevention work. Practical handbooks for foresters, fire-fighters and soldiers were available. The military connection in the development work was in many ways significant. During the World War II, the Finnish Army Headquarters wanted to be prepared for possible fire bombing of forests and performed a massive operation together with the Finnish Forest Research Institute in mapping and classifying forests by their fire risk. The result of the work was "Fire Defense Atlas", the first and largest fire risk classification of Finnish Forests. After the war Finnish authorities archived the maps, including maps from areas eventually lost in peace negotiations with Russia, for strategic political reasons. Their existence passed from memory. The maps were rediscovered in 2000, and are now available at National Archives (http://www.arkisto.fi/).

After WWII forest fires and their risks gradually started to decrease due to changes in legislation, effective fire suppression, building of the forest road network and changes in forest structure associated with intensive forest management (Fig. 1). Clear-felling replaced selection felling as the most common felling method and eventually led to even-aged stands. Management with frequent thinning and clear forest compartments in different successional stages, and recently increased harvesting of logging residual for bioenergy have further reduced fire risk. Coincident with the reduced impact of fire on Finnish society there was a decline in scientific interest in fire management, behavior, and to some extent ecology. The main interest in fire research shifted to silvicultural aspects. E.g. the low productivity of raw-humus stands was linked to absence of fire and prescribed burning as general forest regeneration method for old spruce-dominated forests was recommended [3]. This led to an era of prescribed burnings from 1950`s to early 1960`s until they were replaced by mechanical scarification.

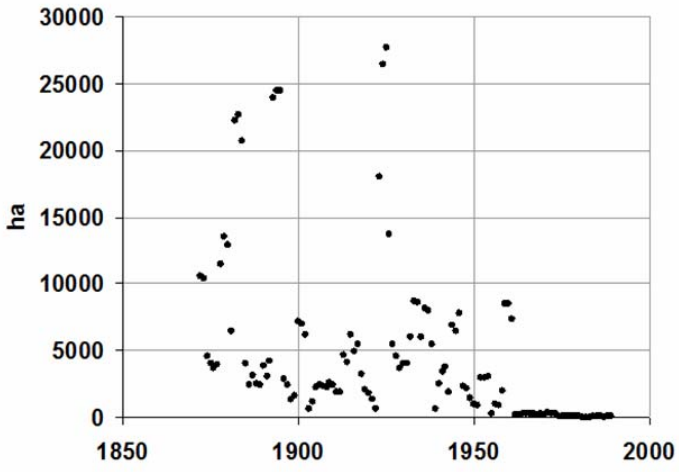


Fig. 1. Annually burned area in state-owned forests in Finland

In Finland, forest fires have not been a major problem in recent decades. Since the 1960's the annually burned area has varied typically between 500 and 1000 hectares, which can be considered as quite low amount, and average area burnt in one fire is currently only 0,4 ha.

However, during the last 15 years there has been a revival of forest fire research and development activities. The role and use of fire in biodiversity management has raised increased interest for fire research, but also future scenarios of global warming and land use issues suggest that forest fires can be a larger problem in the future – as they already are in many neighboring countries. It is notable however, that similar forest management actions as suggested to lower fire risk in North-America [1], such as reduction of surface fuels, increasing the height to live crown and decreasing crown coverage already have been performed in Finland as normal procedures in even-aged forest management. These changes in forest structure together with extensive forest road network, small-sized forest compartments and effective forest fire monitoring and suppression has led to rather low fire risk. Latest large fire in Finland was in 1960, when 120 000 hectares was burnt at Finnish/Russian border. However, rather large fire in Sweden this summer, 170 000 hectares, shows that preparedness for fires is still needed.

During 2002-2008 set of experimental burnings was carried out in various fuel types, and field ignition tests and fuel moisture content monitories of the main Finnish forest fuels were performed, together with many other fire related studies.

The Finnish forest fuels were classified and described according to their characteristics and average fuel loads in different site types. A hierarchical fire risk classification for different forest stands was constructed, which is based on common variables used in forest management (site type, age/development class, tree species, stand structure). We described 14 fuel types and divided them into four classes (low, moderate, high, very high) according to separately their flammability and crown fire risk [2].

In future development work these classes can be connected to modern forest management systems and thus provide e.g. thematic maps of fire risks as well as on-line maps of current fire situations.

REFERENCES

1. *Agee J. K., Skinner C. N.* Basic principles of forest fuel management For. Ecol Manag. 2005, 211, 83-96
2. *Lindberg H., Heikkilä T., Vanha-Majamaa I.* 2011. Finnish forest fuels – towards improved fire management. Metsäntutkimuslaitos, Vantaa. 104 s. ISBN 978-951-40-2294-4 (in Finnish, with English summary).
3. *Siren G*. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. Acta For. Fenn. 1955, 62 (4): 1–408.

***

SIBERIAN FOREST CARBON SINK: ESTIMATES BY THE CO_2 INVERSE MODELING AND FOREST INVENTORY METHODS

S. MAKSYUTOV[1], H. TAKAGI[1], M. ISHIZAWA[1], K. MABUCHI[1], M. SASAKAWA[1], T. MACHIDA[1], T. SAEKI[2], D. SCHEPACHENKO[3], A. SHVIDENKO[3, 4]

[1] National Institute for Environmental Studies, Tsukuba Japan,
[2] Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology, Yokohama, Japan,
[3] International Institute for Applied Systems Analysis, Laxenburg, Austria,
[4] Institute of Forestry, Krasnoyarsk, Russia

We present an overview of the recent top-down and bottom up estimates of the Siberian forest carbon sink. Monthly carbon fluxes from 2000 to 2009 by were estimated by inversion using dense CO_2 measurements from a Siberian observational network, consisting of nine towers and four aircraft sites and surface background measurements. Inversion with only background data yielded a boreal Eurasian CO2 sink of 0.56 GtC yr^{-1}, whereas inclusion of the Siberian data weakened the uptake of CO2 to 0.35 GtC yr^{-1}. For recent period of 2009-2011 we use inverse modeling estimates of the regional carbon fluxes based on Greenhouse Gas Observing Satellite (GOSAT) observations of the atmospheric column mean CO_2. Addition of the GOSAT data results in getting better correlation between climate anomalies and estimated fluxes. An inventory based approach relies upon the verified full carbon assessment of Russian forests (FCA) is based on an Integrated Land Information System (ILIS) that includes a multi-layer and multi-scale GIS with basic resolution of 1 km and corresponding attributive databases. The ILIS aggregates all available information about ecosystems and landscapes, sets of empirical and semi-empirical data and aggregations, data of different inventories and surveys, and multi-sensor remote sensing data. The ILIS serves as an information base for application of the landscape-ecosystem approach (LEA) of the FCA and as a systems design for comparison and mutual constraints with other methods of study of carbon cycling of forest ecosystems (eddy covariance; process models; inverse modeling; and multi-sensor application of remote sensing). Use of landscape-ecosystem approach resulted in the NECB at 0.57±0.14 Tg C yr-1 in 2010. While the total carbon sink is high, large forest areas, particularly on permafrost, serve as a carbon source.

Научное издание

Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию создания Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, 16—19 сентября 2014 г.

Компьютерная верстка И. А. Михайловой
Корректор Т. И. Алёшина
Фото на обложке В. И. Зырянова

Оригинал-макет подготовлен в Институте леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

Подписано в печать 20.08.2014 г.
Формат (60x84)1/8 . Усл..-печ. л. 80
Тираж 300 экз., заказ № 205

Издательство СО РАН
630090, Новосибирск, Морской просп., 2
E-mail: psb@sibran.ru
тел. (383) 330-80-50
Отпечатано в Издательстве СО РАН
Интернет-магазин Издательства СО РАН
http://www.sibran.ru