

На правах рукописи



Ведерников Константин Евгеньевич

**ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ
НА ЕЛОВЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ И НАУЧНОЕ ОБОСНОВАНИЕ ПОДХОДОВ
К УПРАВЛЕНИЮ ИХ УСТОЙЧИВОСТЬЮ**

1.5.15. Экология

Автореферат

диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Калининград – 2026

Работа выполнена в федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Удмуртский государственный университет» Министерства науки и высшего образования РФ

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор,
БУХАРИНА Ирина Леонидовна

Официальные оппоненты:

ЗАЙЦЕВ Глеб Анатольевич, доктор биологических наук, профессор, Уфимский Институт биологии - обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Министерство науки и высшего образования РФ, лаборатория лесоведения, ведущий научный сотрудник

КАВЕЛЕНОВА Людмила Михайловна, доктор биологических наук, профессор, федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королева», Министерство науки и высшего образования РФ, кафедра экологии, ботаники и охраны природы, заведующий кафедрой

ЖУЙКОВА Татьяна Валерьевна, доктор биологических наук, профессор, Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Уральский государственный педагогический университет», Министерство просвещения РФ, директор

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Марийский государственный университет», Министерство науки и высшего образования РФ

Защита состоится **29 сентября 2026 г.** в 14-00 часов на заседании диссертационного совета Д 37.2.007.05, созданного на базе федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Калининградский государственный технический университет» по адресу: г. Калининград, ул. Профессора Баранова, д. 43, Зал заседаний диссертационных советов (ауд. 101).

С диссертацией можно ознакомиться в научно-технической библиотеке и на официальном сайте федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Калининградский государственный технический университет» https://klgtu.ru/upload/dissertations/vedernikov/vedernikov_diss.pdf.

Отзывы на автореферат направляются по адресу: 236022, Калининград, Советский пр., д.1, ФГБОУ ВО «КГТУ», диссертационный совет Д 37.2.007.05, ученому секретарю, и по электронной почте tatyana.troyan@klgtu.ru

Автореферат разослан «__» мая 2026 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент



Т.Н. Троян

Введение

Актуальность темы исследования. Важнейшей проблемой современности является адаптация организмов к различным факторам среды. В современное тысячелетие исследователями уделяется особенное внимание разработке стратегии по формированию устойчивости экосистем в различных пространственных и временных масштабах в контексте глобальных изменений климата. Наблюдаемые преобразования биосферы ведут к изменению, а порой к разрушению природных сообществ. Особая актуальность в этом отношении связана с еловыми фитоценозами, которые преобладают в холодном и умеренном поясе Северного полушария. В России формируются елово-пихтовые фитоценозы, которые встречаются от западных до восточных границ. Основные площади таких фитоценозов сосредоточены на севере Русской равнины, где они образуют ландшафт европейской тайги (Чертовской, 1978; Леса России: энциклопедия, 1995; Рысин, 2012).

Еловые фитоценозы занимают обширные территории и выполняют средообразующие, водоохранные, защитные, санитарно-гигиенические и иные экологические функции. Несмотря на активное изучение еловых фитоценозов, остается множество важных научных вопросов. Особенно это актуально на фоне глобального изменения климата планеты. В этой связи важным элементом выступает фитомасса еловых сообществ. Она формирует ресурс функционирования биосферы и является аккумулятором углерода с высокими депонирующими свойствами (Усольцев, 2001; Рысин, Савельева, 2002). В силу ценности древесины неопределима роль еловых фитоценозов для экономик целых регионов.

Процессы сокращения площадей еловых фитоценозов наблюдаются в настоящее время во всех странах Европы, в том числе и в России. Причинами этого процесса являются факторы биотического и абиотического характера. Между тем еловые фитоценозы уникальны по своему значению, и их исчезновение влияет на биологическое разнообразие и устойчивость экосистем.

Проблемы деградации фитоценозов и необходимость изучения данных явлений актуальны и для Удмуртии, где преобладающими являются еловые сообщества площадью 672,3 тыс. га, что составляет 35,2% от всей площади (Лесной план, 2018). Удмуртская Республика (далее УР, регион) имеет особенности географического положения, т.к. находится в пределах двух природных зон, масштабности процессов деградации еловых фитоценозов и требующих оперативного обновления лесоустроительных данных, возраст которых превышает 20 лет. Это делает весьма значимыми исследования, направленные на разработку принципов создания искусственных еловых фитоценозов с устойчивым функционированием.

Степень разработанности темы. Высокая ценность древесной фитомассы ели содействовала изучению природы елового фитоценоза, его экосистемной роли

(Krussman, 1972; Чертовской, 1978). Полученные знания позволили сформировать подходы и методы по созданию высокопроизводительных искусственных сообществ (Родина 1989; Jiao-jun et al, 2003). Между тем климатические изменения XXI века выявили проблемы устойчивости еловых фитоценозов по всему ареалу их произрастания (Smith et al, 2003; Brohan et al, 2006; Caudullo, 2016; Алябьев, 2013; Мандельштам и др., 2020).

Род ель (*Picea*) характеризуется разнообразием видов. В одних и тех же условиях могут произрастать различные виды, конкурируя между собой за экологические условия. В результате взаимодействия видов происходит гибридизация, приводящая к образованию новых видов, подвидов и морфологических форм (Бобров, 1978; Мамаев, 1983; Орлова, Егоров, 2010). Но, несмотря на обширные исследования в данном направлении, до сих пор актуальными остаются исследования в области изучения доли участия разных видов в формировании еловых фитоценозов и связанная с этим устойчивость к экологическим факторам.

Научные основы изучения природы еловых фитоценозов, их устойчивости, воспроизводства и динамики активно исследовались в XX столетии. Наиболее значимыми трудами являлись работы советских и российских ученых (Чертовской, 1978; Писаренко и др., 1992а, б; Леса России: энциклопедия, 1995). В работах XXI столетия начинает обозначаться проблема сокращения хвойных сообществ на территории страны с ухудшением прогнозных показателей (Рысин, Савельева, 2002; Восточноевропейские леса..., 2004). В настоящее время актуальность изучения еловых фитоценозов обусловлена масштабными процессами усыхания (Селочник, 2008; Černý et al, 2016), требующими решения проблемы путем поиска подходов к повышению резистентности фитоценозов, в том числе за счет увеличения биоразнообразия интродуцентами.

В последние десятилетия еловые фитоценозы стали рассматриваться как системы, депонирующие углерод. С учетом этого фактора разрабатываются научные основы и методы повышения их продуктивности (Соколов, Петров, 2004; Усольцев, 2010, 2013; Büntgen et al, 2019). Особый интерес уделяется высокопроизводительным растениям, а также участкам, утратившим свои свойства в местах их усыхания. В полной мере оценить и выявить закономерности строения и структуры фитоценозов не позволяет ограниченность данных, на основе которых возможно сформировать эффективную стратегию устойчивого развития еловых фитоценозов при сохранении биоразнообразия.

В условиях масштабных процессов усыхания еловых фитоценозов важной составляющей является определение их санитарного состояния (Иванчина, Залесов, 2017), причин ослабления (Селочник, 2008; Алябьев, 2013) и поиск путей эффективных стратегий, направленных на повышение устойчивости (Селиховкин и др., 2017; Kunert, 2020).

Важным фактором, характеризующим «здоровье» фитоценоза, является устойчивость доминирующих особей. При оценке адаптационного потенциала древесных растений наиболее используются показатели ассимиляционного аппарата (Тарханов, Бирюков, 2012; Сунгурова, Коновалов, 2016). Весьма важны особенности экофизиологии ствола растения в процессах адаптации к условиям произрастания. Флоэмный сок растений насыщен моно- и олигосахарами, фитогормонами, аминокислотами и белками. Иммунные механизмы в растениях напрямую связаны с экстрактивными веществами, которые обладают высокой биологической активностью. Они рассматриваются в современной литературе как основа перспективных фармакологических препаратов и ингибиторов дереворазрушающих грибов (Scheffer, Morrell, 1998; Singh, Singh, 2012; Fedorova et al, 2016).

Результаты данной работы имеют большую важность в связи с широким ареалом распространения еловых фитоценозов и факторами изменения климата, что требует разработки научно обоснованных принципов сохранения естественных и создания искусственных еловых фитоценозов с возможностью управления их устойчивым функционированием.

Цель: разработать научные подходы формирования устойчивых к комплексу биотических и абиотических факторов еловых фитоценозов на основе закономерностей строения и экофизиологических особенностей особей ели (на примере природных зон Предуралья Удмуртской Республики).

Основные задачи исследования:

- 1) оценить особенности формирования экологических ареалов и динамики площадей еловых фитоценозов за 1937-2023 гг. в двух природных зонах Предуралья;
- 2) установить структуру и параметры елового фитоценоза, выделить наиболее значимые факторы, влияющие на показатели жизненного состояния растений;
- 3) проанализировать видовой состав елового фитоценоза, включая грибную микобиоту, а также почвенные условия природных зон как факторов устойчивости отдельных растений и в целом елового фитоценоза;
- 4) выявить экофизиологические особенности древесины ели сибирской различного жизненного состояния, демонстрирующие механизмы адаптации к негативным факторам биотического характера;
- 5) оценить репродуктивный потенциал и механизм адаптации интродуцентов хвойных растений с целью повышения биоразнообразия искусственных еловых фитоценозов;
- 6) на основе полученных данных о структуре и состоянии елового фитоценоза, а также адаптационных механизмов организмов к современным и прогнозируемым условиям среды, разработать принципы создания искусственных еловых фитоценозов, способных к устойчивому функционированию.

Научная новизна. Проанализирована динамика фитоценозов с преобладанием ели в Удмуртской Республике с начала XX столетия. Выявлены общие закономерности динамики площадей земель, занятых еловыми фитоценозами.

Впервые проведен сравнительный анализ морфологических параметров и санитарного состояния еловых фитоценозов, влияния климатических факторов природных зон, позволивший выявить общие закономерности пространственного распространения, состава и продуктивности еловых фитоценозов Удмуртской Республики.

В пределах района исследования определены особенности распространения аборигенных видов рода *Picea* и доля их участия в формировании еловых фитоценозов республики, их санитарное состояние.

Впервые в России при оценке состояния еловых фитоценозов был применен экофизиологический анализ древесины ели. На основе проведенных исследований выявлены закономерности экстрактивных соединений древесины в связи с экологическими условиями произрастания ели.

Разработана и научно обоснована стратегия, направленная на формирование устойчивых еловых фитоценозов за счет повышения биоразнообразия интродуцентами и оптимизации структуры фитоценоза.

Изучены репродуктивные свойства ели колючей (*Picea pungens* Engelm.), выявлены уникальные особенности химического состава смолы, которые послужили обоснованием выбора этого вида для повышения устойчивости еловых фитоценозов.

Теоретическая и практическая значимость работы. Теоретическая значимость работы состоит в том, что исследование существенно расширяет научное понимание пространственной структуры и популяционной стратегии еловых фитоценозов в ответ на биотические факторы. Полученные данные по экофизиологическим параметрам позволили расширить познания в области роли полифенольных, смолистых соединений и структурных компонентов древесины в формировании устойчивости особей ели. Сведения о практическом использовании научных результатов послужили основой для разработки и апробации методологии оптимизации структуры елового фитоценоза, основанной на проведении низкоинтенсивных рубок.

Методология и методы диссертационного исследования. В основе методологии исследования лежит биогеоценотический подход, основанный Сукачевым В.Н. (1938) по исследованию лесных фитоценозов как геоботанической структуры, сложившейся при определенных биотических и абиотических факторах. При проведении исследований еловых фитоценозов и оценки влияния негативных факторов использованы морфологические, экофизиологические, дендро-хронологические и почвенные методы исследования. Для обоснования стратегии по формированию устойчивых еловых фитоценозов в условиях климатических изменений применялись экофизиологические анализы на содержание структурных

(лигнин, полисахариды) и неструктурных компонентов древесины (танины, смолистые соединения), отражающие иммунные свойства особей. Все полученные экспериментальные данные подверглись многоступенчатой математической обработке.

Положения, выносимые на защиту:

1. Современные еловые фитоценозы Предуралья сформированы под доминирующим влиянием хозяйственной деятельности (1937-2009 гг.) и биотических факторов (2010-2023 гг.).

2. Изменение среднегодовых температур, количества осадков в регионе приводит к масштабным и глубоким деградационным изменениям еловых фитоценозов, проявляющимся в снижении устойчивости доминирующих видов и особей, массовом развитии дендрофагов.

3. Происходящие изменения абиотических факторов приводят к изменению иерархически-функциональной структуры елового фитоценоза, следствием чего становится повышенная уязвимость наиболее продуктивных элементов этого сообщества.

4. Адаптивная стратегия ели сибирской к неблагоприятным факторам биотического характера проявляется в изменении экофизиологических параметров проводящей системы ствола растения.

5. Новая технологическая концепция по поддержанию в устойчивом состоянии средневозрастных еловых фитоценозов заключается в оптимизации структуры и расширении видового состава фитоценоза, в т.ч. и за счет видов интродуцентов.

Сведения о практическом использовании полученных автором диссертации научных результатов. Результаты исследований применимы в рамках научно-обоснованных мероприятий по уходу и планированию оздоровительных мероприятий в еловых фитоценозах, созданию искусственных фитоценозов с возможностью управления их устойчивым функционированием.

Материалы диссертационной работы использованы в учебном процессе при подготовке учебного пособия «Организация использования лесов» для студентов направления подготовки «Природообустройство и водопользование» ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет» (приложение А).

Степень достоверности результатов. Достоверность диссертационных исследований достигнута в результате масштабности проведенных исследований. Проанализированы материалы лесоустройства 25 лесничеств республики и материалы Государственного лесного реестра, архивные материалы, материалы лесоустройства прошлых лет, Лесной план Удмуртской Республики (2008, 2019 гг.). Изучено 18 га еловых фитоценозов (18 пробных площадей по 1 га). Исследованы в процессе перечислительной таксации более 7 тыс. особей ели. Проведены лабораторные анализы древесины ели у 162 особей различного жизненного состояния, а также анализы древесины ели колючей у 20 растений. Все лабораторные исследова-

ния проведены в трехкратной повторности, что составило более 1000 шт. анализов. Годы исследований – 2010-2025 гг.

Еловые фитоценозы изучены на территории УР, в пределах двух природных зон: таежной и подтаежной. Маршрут исследования располагался в направлении с юго-запада на северо-восток (от Можгинского до Кезского административных районов). Общая протяженность маршрута составила 211 км. Результаты экспериментальных исследований обработаны с применением пакета статистических программ Statistica 5.5/6.0.

Апробация результатов исследования. Результаты исследования прошли апробацию на научных и научно-практических конференциях: «Приоритетные направления научно-технологического развития агропромышленного комплекса России» (ФГБОУ ВО «Рязанский государственный агротехнологический университет им. П. А. Костычева», г. Рязань, 22 ноября 2018 г.); «Актуальные проблемы урболесоведения: город, лес, человек, посвященная 90-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН Л.П. Рысина» (ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва, 17-18 апреля 2019 г.); «Седьмой международный экологический конгресс (Девятая международная научно-техническая конференция) ELRIT-2019» (Самарский государственный технический университет, Самарский научный центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Самара, г. Тольятти, 25-28 сентября 2019г.); «Современные условия взаимодействия науки и техники» (г. Уфа, 21 мая 2019г.); «Интеграционные взаимодействия молодых ученых в развитии аграрной науки» (ФГБОУ ВО «Ижевская ГСХА», г. Ижевск, 4-5 декабря 2019 г.); «Дендрозкология, лесоведение и лесовосстановление: теоретические и прикладные аспекты» (Институт органической химии УФИЦ РАН г. Уфа, 5-6 октября 2020г.); «Леса России: Политика, Промышленность, Наука, Образование» (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, г. Санкт-Петербург, 26-28 мая 2021г.); «Эффективный ответ на современные вызовы с учетом взаимодействия человека и природы, человека и технологий: социально-экономические и экологические проблемы лесного комплекса» (Уральский государственный лесотехнический университет, Екатеринбург, 08-09 февраля 2023г.); «Актуальные проблемы урболесоведения» (Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, Москва, 17-18 апреля 2024 г.).

Результаты исследования прошли апробацию в процессе реализации грантов Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ): № 14-04-31909 мол_а «Роль симбиоза с микоризообразующими грибами у представителей рода *ель* в формировании их устойчивости» (2015-2016 гг.); № 19-04-00353 А «Исследование состояния и устойчивости темнохвойных насаждений в лесной зоне Предуралья на примере рода *Picea*» (2019-2021 гг.).

Данные, полученные в процессе изучения экофизиологических особенностей древесины, позволили разработать практические рекомендации по определению состояния деревьев по порубочным остаткам при проведении дендрологических экспертиз, активно используемые АНО «Экспертное бюро «ФЛАГМАН»».

Личный вклад автора. Автор самостоятельно определил цель и задачи исследования, разработал программу и методику, проанализировал научную литературу, выделил пробные площади для изучения еловых фитоценозов, провел сбор материалов и лабораторные исследования, выполнил анализ и интерпретацию данных, подготовил текст диссертации.

Публикации. По теме диссертации опубликовано (в том числе в соавторстве) 49 печатных работ. Среди них 1 коллективная монография, 16 научных статей в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ, 1 свидетельство о государственной регистрации программы для электронных вычислительных машин.

Объем и структура диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, 7 глав, заключения, списка литературы и приложений. Объем диссертации составляет 330 страниц, содержит 36 таблиц, 61 рисунок; список использованной литературы состоит из 674 наименований, в т.ч. 206 – на иностранном языке.

1 СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ПРОБЛЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Рассмотрены вопросы происхождения и распространения елового фитоценозы, видовой состав и морфо-анатомические особенности рода *Picea* (Krusmann, 1972; Леса России: энциклопедия, 1995; Булыгин, 2001). Проанализированы основные причины гибели еловых фитоценозов (Любарский, 1955; Усков, 1963; Иванов, 1970; Бердинских и др., 2012), а также современные причины их деградации (Leontovyc et al, 2006; Жигунов и др., 2007; Jose, 2019; Tuffen et al, 2019; Piraino, 2020). Показана роль короедов в сокращении еловых фитоценозов (Катаев, 1983; Weslien et al, 1992; Viiri et al, 2004; Lieutier et al, 2009; Маслов, 2010; Мандельштам и др., 2020). Отмечена слабая изученность экофизиологических показателей ствола ели и, как следствие, их взаимосвязи с развитием патогенных организмов, показателями устойчивости отдельных особей.

2 ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Климат Удмуртской Республики (УР) умеренно-континентальный, благоприятный для формирования производительных еловых фитоценозов. Территория находится в пределах двух ландшафтных зон: южная часть республики – подтаежная зона/зона хвойно-широколиственных лесов, северная часть – таежная/южно-таежная зона. В разделе 2 диссертации представлен анализ географического положения и климата Удмуртской Республики, объясняющий доминирование еловых фитоценозов.

3 ПРОГРАММА, МЕТОДИКА И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования являлись еловые фитоценозы естественного происхождения, произрастающие в двух природных зонах республики: подтаежная зона и таежная зона. Исследование проводились на территории УР с 2010 по 2025 гг. Объем и алгоритм проведенных исследований представлен на рисунке 1.



Рисунок 1. Материалы исследований

Динамика площадей еловых фитоценозов установлена путем анализа материалов учета лесов: государственного лесного реестра, Лесного плана УР (2008; 2019); Лесохозяйственных регламентов, материалов лесоустройства (1965; 1993-1997; 2016), а также архивных материалов.

Для оценки состояния еловых фитоценозов закладывались пробные площади (далее ПП) в 6 лесничествах: Завьяловском, Яганском, Можгинском (подтаежная зона) и Якшур-Бодьинском, Игринском и Кезском (таежная зона), размером 100×100 м (ОСТ 56-69-83). Пробные площади закладывались в естественных фи-

тоценозах на которых применялся перечислительный метод таксации (Ушаков, 1997; Соколов, Поздеев, 2009).

Санитарное состояние определялось по критериям, определенным в Постановлении Правительства № 2047 (2020). Пространственное расположение ПП на территории республики представлено на рисунке 2.



Рисунок 2. Пробные площади на территории Удмуртской Республики

Почвы изучались путем закладки почвенных разрезов и агрохимического анализа (ГОСТ 17.4.4.02-84; ГОСТ 26483-85; ГОСТ 26213-91; ГОСТ 26489-85; ГОСТ 26951-86; ГОСТ Р 54650-2011; ГОСТ Р 54650-2011). Анализы проведены в лаборатории АО «Агрохимцентр Удмуртский» (номер в реестре аккредитованных лиц ФСА Росаккредитация – №RA.RU.21 ПА 13 от 16.08.2016 г.). Изучение лесной подстилки проводили на учетных площадках 10×10 см (10 шт./ПП) с разделением на фракции и слои (ГОСТ 28268-89). Активность деструкторов лесной подстилки определяли путем изучения целлюлозоразлагающей способности (Круглов и др., 2018).

Для изучения экофизиологических показателей древесины ели сибирской (*Picea obovate* Ledeb.) отбирали особи (по 3 особи) разного жизненного состоя-

ния: хорошее, удовлетворительное и неудовлетворительное. Образцы древесины отбирали только в октябре. Пробоподготовка проводилась в соответствии с действующими стандартами, масса одной навески – не менее 1 г (Оболенская и др., 1991; ТАРПИ 257 см-02.2012.). Древесина особой неудовлетворительного состояния изучалась на степень разложения деструкторами (ТАРПИ, 1993б).

Содержание экстрактивных веществ определяли путем отгонки в аппарате Сокслета: водорастворимые вещества – дистиллированной водой; смолоподобные вещества – спирто-толуольной смесью (1:2). Содержание танинов определяли в водном растворе при помощи спектрофотометра ПЭ-5400УФ (Россия) при длине волны 277 нм (Химический анализ лекарственных растений, 1983).

На ПП, где установлен наибольший процесс усыхания фитоценозов, проводился вторичный отбор образцов древесины с целью экстрагирования растворителями: ацетон (99,75%), гексан (99,70%) и этилацетат (99,70%). Состав полученных экстрактов анализировали методом тонкослойной хроматографии на пластинках Sulifol в системе хлороформ – этилацетат (2:3), проявитель – диазотированная сульфаниловая кислота. Идентификацию соединений осуществляли сравнением с оксиматаирезином и α -кониендрином в Иркутском институте химии им. А.Е. Фаворского СО РАН (Федорова и др., 2015; Остроухова и др., 2018). Содержание лигнина в древесине определяли кислотным методом (ТАРПИ, 1988).

У ели колючей изучали содержание экстрактивных веществ в древесине и репродуктивные свойства в городской среде (ЦПКиО им. С.М. Кирова и жилой мкр. «Север»). Для изучения репродуктивного потенциала у каждой особи отбиралось не менее 20 шт. шишек. Оценивались: масса в воздушно сухом состоянии (г), длина и диаметр шишек (см), количество семян в шишке (шт.), масса семян (г), техническая всхожесть (%), энергия прорастания (%), удельный вес семян (г/см³) (Наставления по лесосеменному делу в РФ, 1994; ГОСТ 13056.2-89; ГОСТ 13056.6-97).

Для выявления эндотрофных микоризообразующих грибов осуществлен отбор корней и почвы корневой ризосферы (апрель, октябрь) и их стерилизация (проточная вода > 70 % этанол (30 сек) > 2,5 % раствор NaCl (5 мин) > дистиллированная вода). После сушки осуществлен посев свежих фрагментов корней на питательные среды (PDA). В результате многократного посева получены изоляты грибов, осуществлено их культивирование на питательных средах с дальнейшим выделением ДНК и секвенированием образцов. Исследования проведены в лаборатории Лейбницкого института овощных и декоративных культур (г. Берлин).

Математическая обработка проведена с применением статистического пакета «Statistica». Для интерпретации полученных материалов использовали кластерный анализ, метод главных компонент, дисперсионный многофакторный анализ, метод описательной статистики, а также коэффициент корреляции Спирмена.

4 ЕЛОВЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

4.1 Динамика еловых фитоценозов в Удмуртской Республике

Климат УР является оптимальным для формирования и доминирования еловых фитоценозов (среднегодовая температура – от $-2,9$ до $+4^{\circ}\text{C}$; продолжительность вегетационного периода – 110-175 дней; количество осадков – 400-850 мм). Еловые фитоценозы составляют 35,2% (на 01.01.2022 г.) и сосредоточены на севере республики (74%, или 587 027 га). Они высокопроизводительны, на I-II класс бонитетов приходится более 50% от всех еловых ценозов.

Анализ фондовых материалов показал, что в первой половине XX столетия еловые фитоценозы УР составляли более 77% (1937 г.), а на долю всех хвойных приходилось 82% (Методические рекомендации ..., 1981). Значительные запасы фитомассы и ценность хвойной древесины способствовала активной их вырубке (рисунок 3).

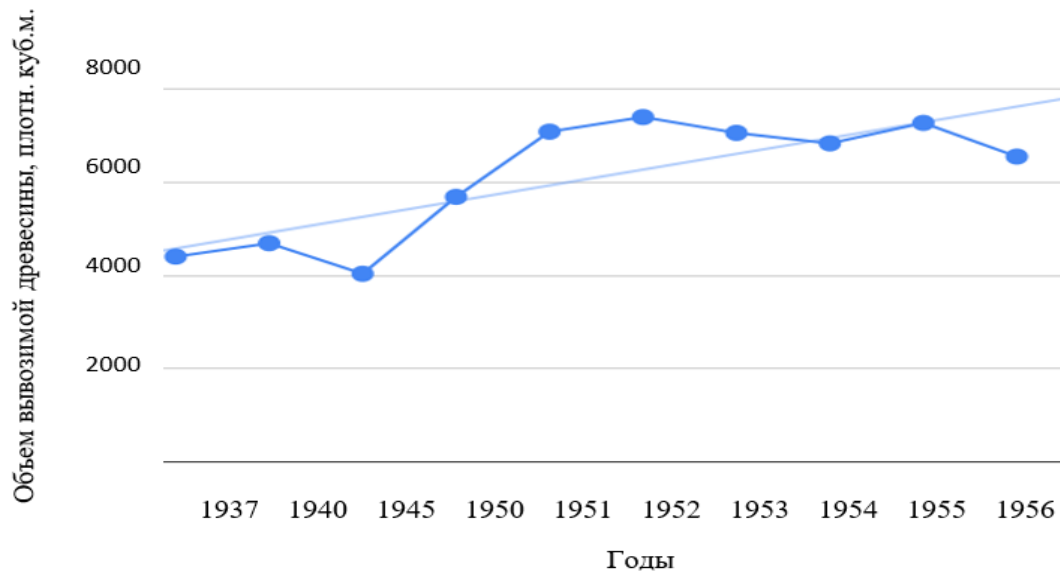


Рисунок 3. Объемы вывозимой древесины из Удмуртской Республики с 1937 по 1956 гг., плотн. м³ (Народное хозяйство Удмуртской АССР, 1957)

Активное антропогенное воздействие привело к значительному сокращению площади еловых фитоценозов: с 77% в 1937 году до 58% в 1961 году (Абсаямов и др., 2012). В 1960-е годы в УР были предприняты меры по увеличению площади искусственных фитоценозов и разработана технология заготовки древесины методом узких лент (Веткасов, 1970). Однако, несмотря на эти усилия, к 1965 году площадь ельников сократилась до 40%, а к 1976 году – до 34%. С середины 1990-х годов, в связи с экономическими преобразованиями, объемы вырубки сократились (использование расчетной лесосеки составило 50-60%), что привело к некоторому увеличению площади еловых фитоценозов (таблица 1).

Таблица 1. Площадь еловых фитоценозов Удмуртской Республики с 1965 по 2019 гг.

№	Год лесоустройства	Площадь, тыс. га	% от общей площади лесных фитоценозов
1	1965	552,1	40,0
2	1976	485,2	34,2
3	1986	509,9	35,6
4	1993-1997	504,8	33,8
5	на 01.01.2022	672,3	35,2

Снижение объемов рубок привели к увеличению площади еловых фитоценозов в стадии старения, на долю которых приходится 35,8%. В связи с этим санитарное состояние ельников стало ухудшаться, особенно на фоне развития популяций вредителей леса (Краткий санитарный и лесопатологический..., 2014).

4.2 Санитарное состояние и причины гибели еловых фитоценозов Удмуртской Республики

Основной причиной ослабления и гибели еловых фитоценозов в УР в последнее десятилетие являются биотические факторы (вредоносные организмы (82%)) и абиотические факторы (неблагоприятные погодные условия (15,8%)) (рисунок 4).

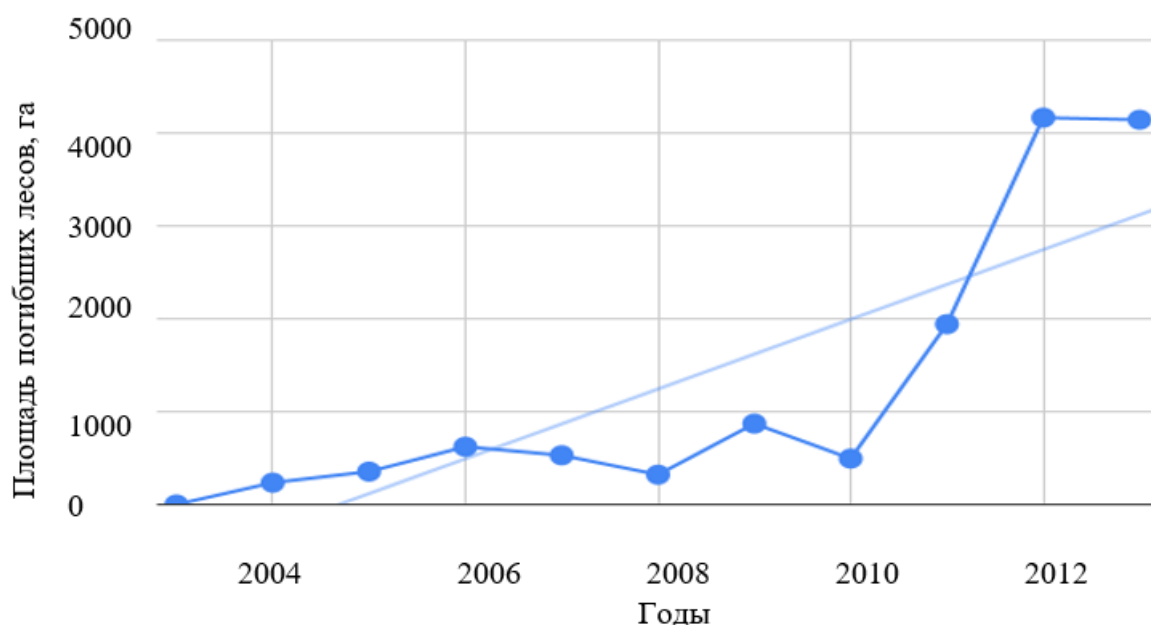


Рисунок 4. Площадь погибших лесных фитоценозов Удмуртской Республики за 2004-2013 гг.

В лесах неблагоприятный фитопатогенный фон формируют стволовые вредители: типограф, черный еловый усач (*Monochamus scutellatus* (Hope)), сосновый лубоед (*Blastophagus piniperda* L.). Наиболее существенный ущерб наносит типограф (Лесной план, 2019).

В период с 2009 г. по 2015 г. сокращение еловых фитоценозов составило 8% (65 400 га) (по материалам ГЛР). Наиболее существенное сокращение наблюдает-

ся в подтаежной зоне (15%, или 29 728 га), тогда как в таежной зоне сокращение в два раза меньше (6%, или 35 959 га) (рисунок 5).

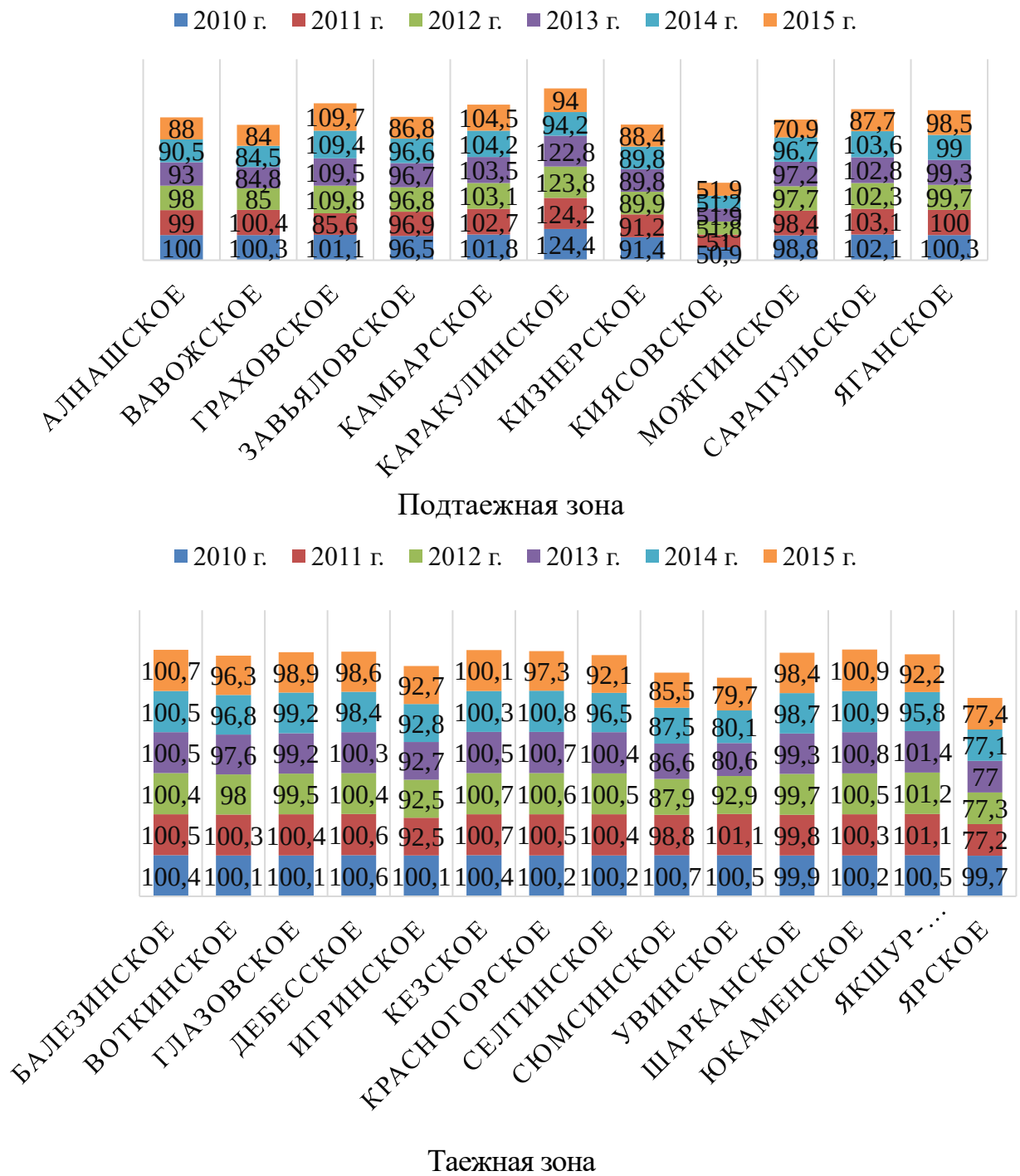


Рисунок 5. Динамика площади еловых фитоценозов в районах Удмуртской Республики (% к площади 2009 г.)

Заготовка древесины в УР выполнена на 66% (в еловых фитоценозах – 46%). Лесовосстановительные работы перевыполнены и составили 102%, уход за лесом выполнен на 98% от плановых значений (Лесной план УР, 2008, 2018). Следовательно сокращение еловых фитоценозов происходит под влиянием факторов, не связанных с антропогенной нагрузкой. Учитывая значительное антропогенное

влияние в прошлом, еловые фитоценозы УР сегодня представлены в основном вторичными (производными) сообществами. Если в XX веке их формирование определялось деятельностью человека, то в начале XXI века ключевую роль в их становлении играют биотические факторы. Отсутствие современных материалов лесоустройства, устаревшие научные данные и противоречивые отчетные материалы не позволяют в полной мере оценить состояние еловых фитоценозов УР.

5 СТРУКТУРА И СОСТОЯНИЕ ЕЛОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

5.1 Морфология елового фитоценоза

По структуре исследуемые участки однотипные: средневозрастные и высокопродуктивные, со сходными морфологическими параметрами (таблица 3).

Таблица 3. Морфологическая (таксационная) структура елового фитоценоза

Лесничество	№ПП*	Состав	Средние показатели			М, м³/га	Абсолютная полнота, м²/га	Бонитет
			А, лет	Н, м	D _{1,3} , см		Относительная полнота	
Подтаежная зона								
Можгинское	1	9Е1П+Лп	60	23	25,7	178,8	10,4/0,3	I
	2	9Е1П	50	20	22,6	145,7	10,2/0,3	I
	3	9Е1С+Б	60	19	19,1	264,9	12,1/0,3	II
Яганское	1	10Е+П	60	18	25,9	53	6,0/0,2	II
	2	10Е	65	22	21,4	31	2,9/0,1	I
	3	10Е	60	18	20,3	61,6	7,0/0,2	II
Завьяловское	1	9Е1П+Б	70	21	27,9	107	10,7/0,3	II
	2	9Е1П+Б	67	23	26,0	120	11,1/0,3	I
	3	9Е1П+Ос	60	20	26,9	198	22,2/0,7	I
Таежная зона								
Яшкур-Бодьинское	1	7Е1П1Б1Ос	77	18	22,2	109,1	10,1/0,2	III
	2	9Е1Ос+П	74	23	26,8	191,2	17,7/0,5	II
	3	8Е2П	74	21	30,8	375	37,5/0,8	I
Игринское	1	8Е2П	69	19	22,9	182,2	19,8/0,5	II
	2	9Е1П	70	19	23,9	27,7	26,0/0,7	II
	3	8Е2П	64	20	21,9	222,1	23,1/0,6	I
Кезское	1	8Е2П	62	19	21,1	196,6	21,0/0,6	II
	2	9Е1П	63	21	21,4	225,9	22,5/0,6	I
	3	8Е2П	65	21	22,3	213,0	23,5/0,5	I

Примечание: * ПП- пробные площади, А – средний возраст (лет), Н – средняя высота (м), D_{1,3} – средний диаметр ствола на высоте 1,3 м (см), М – запас древесины(м³/га).

Исследуемые фитоценозы имели значительные различия по густоте доминантов от 154 до 669 шт./га (полнота от 2,9 до 37,5 м²/га). В подтаежной зоне установлена наименьшая густота – от 154 до 464 шт./га (полнота 2,9-28,8 м²/га) и

высокий индекс санитарного состояния (2,62-3,73), что связано со значительным количеством погибших особей ели.

Анализ распределения деревьев по диаметрам относительно среднего диаметра (методика Б.Д. Жилкина) выявил, что более 50% погибших деревьев относятся к I-III классу продуктивности (рисунок 6).

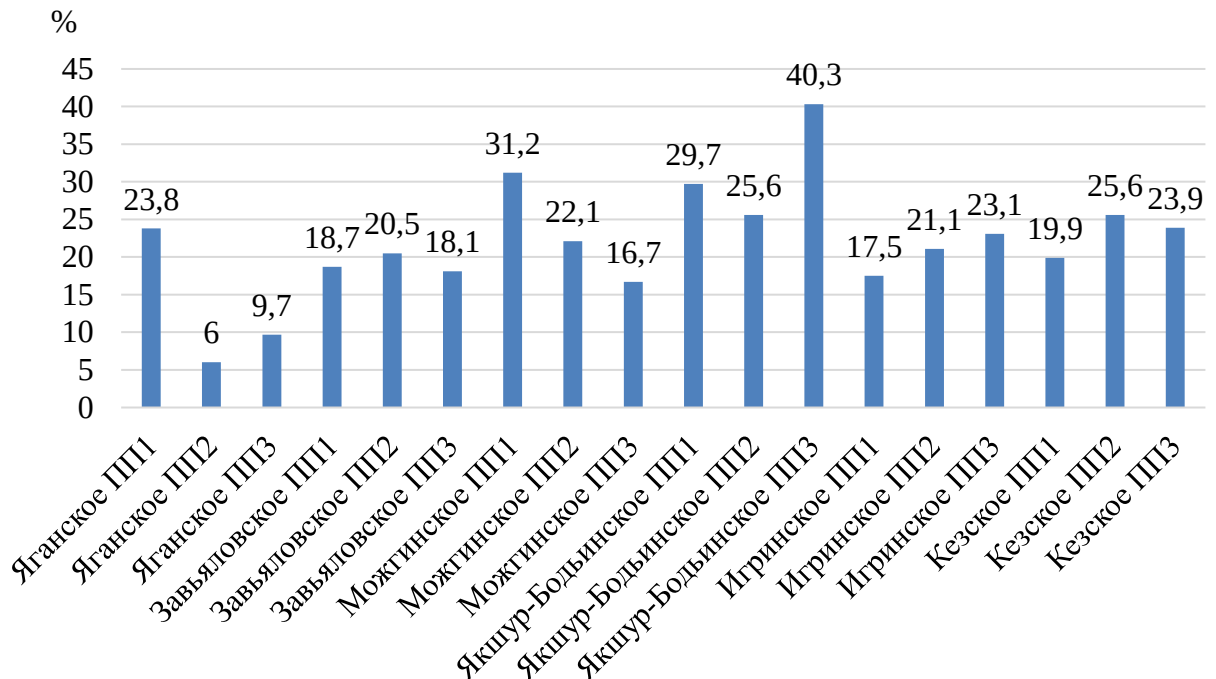


Рисунок 6. Доля погибших особей ели I-III класса продуктивности от общего количества погибших особей, %

Гибель наиболее крупных особей фиксировали и другие исследователи (Розенберг, 1950; Любарский, Соловьев, 1962; Манько, 1987), которые отмечали данное явление в условиях, близких к оптимальным. Между тем в местах, где ель произрастает на пределе своих возможностей, массового отпада не наблюдается. При действии неблагоприятных факторов первыми гибнут наиболее производительные особи ели. По данным перечислительной таксации доля особей I-II класса продуктивности в фитоценозах в среднем составляет 20%. Это явление формирует обширную кормовую базу, что способствует генерации многочисленных поколений короедов.

В подтаежной зоне (на большинстве ПП), особи ели I-III класса продуктивности относились к 5(г) категории санитарного состояния. Отсутствие растений 3-4 категории свидетельствует о затухшей стадии развития ксилофагов. На ПП3 Якшур-Бодьинского лесничества (таежная зона) выявлены высокопродуктивные особи, пораженные короедами (3-4 категория санитарного состояния), что свидетельствует об активности короедов. На иных пробных площадях таежной зоны

погибшие особи (5) относились к IV-V классу продуктивности, без признаков заселения вредителями.

Следует отметить, что в процессе исследования на ПП, в местах массового развития короедов, были выделены отдельные особи ели, имеющие хорошее жизненное состояние и незаселенные фитофагом. Выявление экофизиологических причин устойчивости отдельных особей, представляет значимый интерес в плане отбора особей для дальнейшего формирования искусственных фитоценозов с устойчивым функционированием.

5.2 Видовой состав и характеристика компонентов еловых фитоценозов

Был проанализирован видовой состав елового фитоценоза УР. В лесных фитоценозах встречаются три вида ели: ель сибирская, европейская (*Picea abies* L.) и финская (*Picea fennica* (Regel) Kom.) (Баранова, Пузырев, 2012). Установлено, что преобладающим видом является ель сибирская, тогда как доля ели финской не превышает 18% в подтаежной зоне и не более 5% – в таежной. В исследованных фитоценозах ель европейская не представлена. Основным видом является ель сибирская, а вторым по значимости (кодоминантом) – пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.). Доля пихты не превышает 10% в подтаежной зоне, а в таежной зоне – 20%. Повышение доли пихты в фитоценозе с продвижением на север обусловлено тем, что пихта требовательна к влажности воздуха (Газизуллин и др., 2000). В таежной зоне количество осадков выпадает на 100 мм/год больше, чем в подтаежной зоне.

В биогеоценоотическом отношении все исследуемые фитоценозы относились к зеленомошной группе (*Piceeta hylocomiosa*), тип биогеоценоза – ельник кисличник (Екс) (*Piceetum oxalidosum*). В живом напочвенном покрове преобладает неморальное широколиственное: кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), копытень европейская (*Asarum europaeum* L.), подмаренник мягкий (*Galium mollugo* L.) и др., из мхов – *Rhytidiadelphus triquetrus*.

На исследуемых участках молодое поколение ели отсутствовало или было представлено в незначительном количестве (не более 500 шт./га). В видовом отношении преобладает пихта. Кустарниковый ярус был редким или отсутствовал вовсе, представленный такими видами, как малина (*Rubus idaeus* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.), ива козья (*Salix caprea* L.). В подтаежной зоне также встречались лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.). В целом, еловые фитоценозы отличаются бедным видовым разнообразием.

В результате анализа видового состава выявлено преобладание ели сибирской. Следовательно, повреждаемость особей ели не зависит от видовой принадлежности, особенно с учетом широкой трофической амплитуды типографа.

5.3 Микромицеты в почвах и микоризообразование у ели сибирской в лесных фитоценозах

Высшие растения вступают в симбиотические отношения с грибами, образуя микоризу, которая улучшает работу корневой системы, а также участвует в стимулировании иммунных механизмов растений (Borowicz, 2001; Sikes et al, 2009).

В процессе исследований во всех исследуемых фитоценозах выявлены микромицеты, способные к формированию эндомикоризы, однако у ели сибирской в корневой системе не были выявлены эндотрофные грибы. Между тем в образцах почвы и лесной подстилки выявлены такие деструкторы как *Chaetomium crispatum*, *Torula herbarum*, *Zopfiella erostrata*, *Phellinus chrysoloma*. В таежной зоне, на некоторых ПП выявлен патоген – корневая губка, выделены изоляты *Neonectria macrodidyma*, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium equiseti*.

Выявленные виды грибов *N.macrodidyma*, *F.oxysporum* относят к патогенам растений с широким спектром хозяев и разнообразными эффектами, включая пробиотическую активность. Между тем *F.equiseti* обладает мутуалистическими связями с высшими растениями, формируя эндотрофную микоризу (Menkis, Burokiene, 2011; Domka et al, 2019; Hou et al, 2020). В связи с тем, что в корнях ели сибирской не выявлены эндотрофные микромицеты, скорее всего, они не участвуют в повышении иммунных механизмов ели сибирской. Но их присутствие в почве и подстилке связано с ролью деструкторов органики в еловых фитоценозах.

5.4 Почвенно-гидрологические условия в местах исследования

Место произрастания является важным элементом, от которого зависит не только видовой состав и продуктивность фитоценоза, но и его способность противостоять патогенным организмам (Коротков и др. 2011; Furze et al, 2017).

В исследуемых фитоценозах преобладают дерново-подзолистые почвы, легко- и среднесуглинистые. В подтаежной зоне встречаются серые лесные почвы (Можгинское лес-во ПП1; Завьяловское лес-во ПП3). Дерново-подзолистые почвы характеризуются сильно кислой реакцией (pH_{kcl} 4,6 и ниже) почвенного раствора (показатель серых лесных почв – близок к нейтральной pH_{kcl} 4,9-5,2) и низким содержанием основных элементов минерального питания (P_2O_5 – 20,4 мг/кг; NO_3^- –12,6 мг/кг; NH_4^+ –16,6 мг/кг). Содержание органического вещества не превышает 4%.

Выявлена особенность увеличения доли NO_3^- в фитоценозах с низкой полнотой. Это свидетельствует о смене видового состава деструкторов лесной подстилки с грибного комплекса на бактериальный (рисунок 7), что в свою очередь сказалось на снижении целлюлозоразлагающей способности почвы.

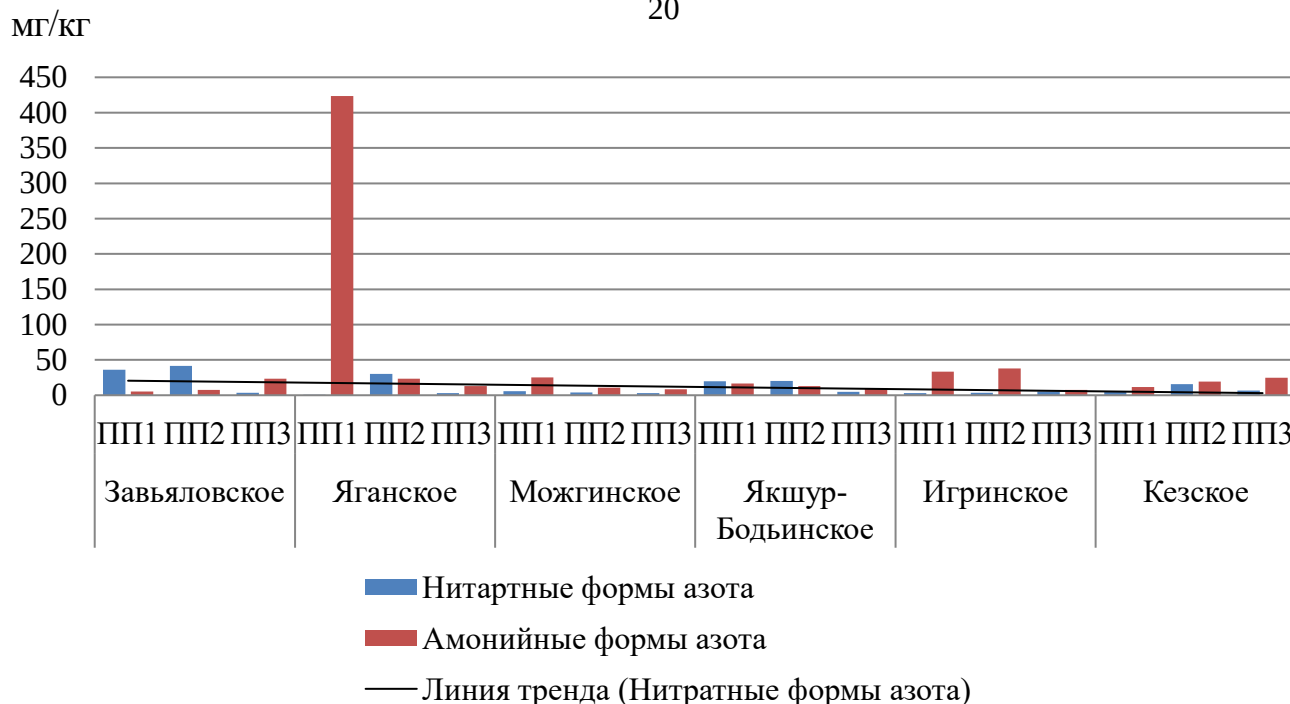


Рисунок 7. Содержание аммонийного (NH_4^+) и нитратного азота (NO_3^-) в исследуемых почвах (мг/кг почвы) (ПП1, ПП2, ПП3 – пробные площади 1, 2, 3)

В подтаежной зоне, где зафиксированы масштабные процессы усыхания елей, выявлены богатые органоминеральными веществами серые лесные почвы. Данные почвы превосходят дерново-подзолистые почвы по своему функционалу и должны были бы обеспечить более устойчивое состояние фитоценозов. Таким образом, несмотря на важность почвенных условий, их роль в поддержании устойчивости к короедам не выражена.

Гибель особей ели сказалась на всех уровнях организации елового фитоценоза от изменения видового состава нижнего яруса растительности до микроорганизмов. Произошло кардинальное изменение иерархически-функциональной структуры елового леса.

5.5 Состояние еловых фитоценозов в Удмуртской Республике в связи с изменением климата

Неблагоприятное санитарное состояние еловых фитоценозов обусловлено жизнедеятельностью типографа. Влияние вредителя, особенно на юге УР, оказалось настолько велико, что привело практически к полной гибели доминантов елового фитоценоза. В XX веке короеды не играли решающей роли в состоянии еловых фитоценозов вследствие высокой смертности в зимний период (Debkov et al, 2019). Ситуация стала меняться в XXI веке. Повышение температурного режима благоприятно сказывается на насекомых-вредителях, которые начинают расширять ареал своего обитания, а в традиционных местах вызывают вспышки массового размножения (Восточноевропейские леса..., 2004; Zamolodchikov, Kraev, 2016).

Сокращение еловых фитоценозов в УР сопровождается общим ухудшением их санитарного состояния. Согласно исследованиям, неблагоприятное санитарное состояние наблюдается в подтаежной зоне (бореальная-суббореальная зона) и в таежной зоне (таежная зона). Индекс санитарного состояния колеблется от 1,87 до 3,73 (подтаежная зона $3,25 \pm 0,38$; таежная зона $2,41 \pm 0,36$) (рисунок 8).

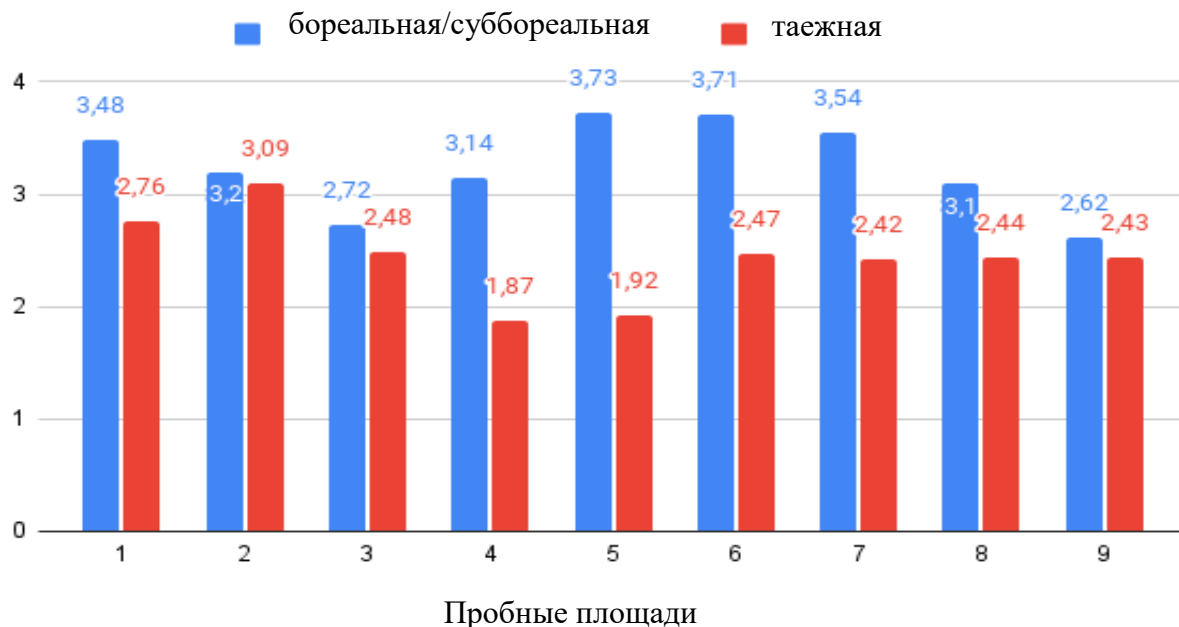


Рисунок 8. Индекс санитарного состояния еловых фитоценозов в Удмуртской Республике

По данным гидрометеорологических наблюдений, за последние 10-15 лет в УР зафиксировано уменьшение количества осадков в вегетационный период и повышение температуры в среднем на $1,2^{\circ}\text{C}$ (Лесной план УР, 2018). Анализ температуры за последние 10 лет показывает снижение показателей в летний период и повышение в зимний на всей территории республики (рисунок 9).

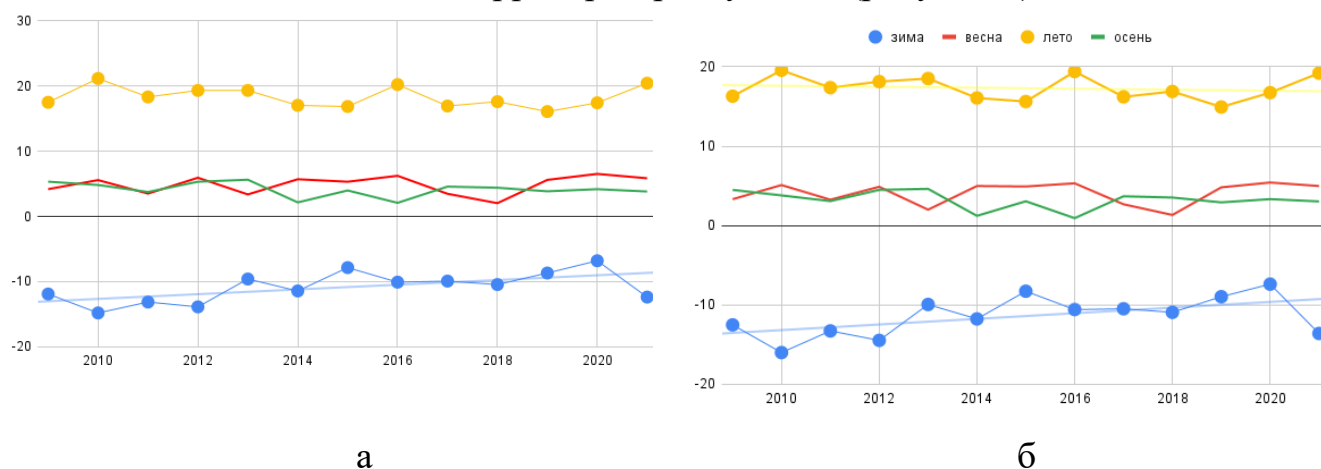


Рисунок 9. Средняя температура по сезонам в Удмуртской Республике, $^{\circ}\text{C}$ ((а) – подтаежная зона, (б) – таежная зона) (анализ проведен с использованием долгосрочных данных Российской службы мониторинга климата)

Смещение от оптимума погодных условий привело к ослаблению защитных механизмов ели и, как итог, к массовому развитию *Ips typographus* L. Активная фаза развития короеда началась в подтежной зоне. В большинстве исследованных фитоценозах подтаежной зоны погибшие и ослабленные особи ели имеют типичные следы жизнедеятельности короедов. Установлена тесная взаимосвязь между показателем санитарного состояния фитоценозов и количеством особей ели, пораженных короедами (коэффициент корреляции 0,93, $p=0,03$). Чем хуже состояние фитоценоза, тем выше процент особей ели, поврежденных короедами.

Анализ данных по осадкам в УР за последнее десятилетие в целом не выявил каких-либо отклонений. Однако в зависимости от года их количество отличалось почти на 100 мм, что свидетельствует о нестабильности (рисунок 10).

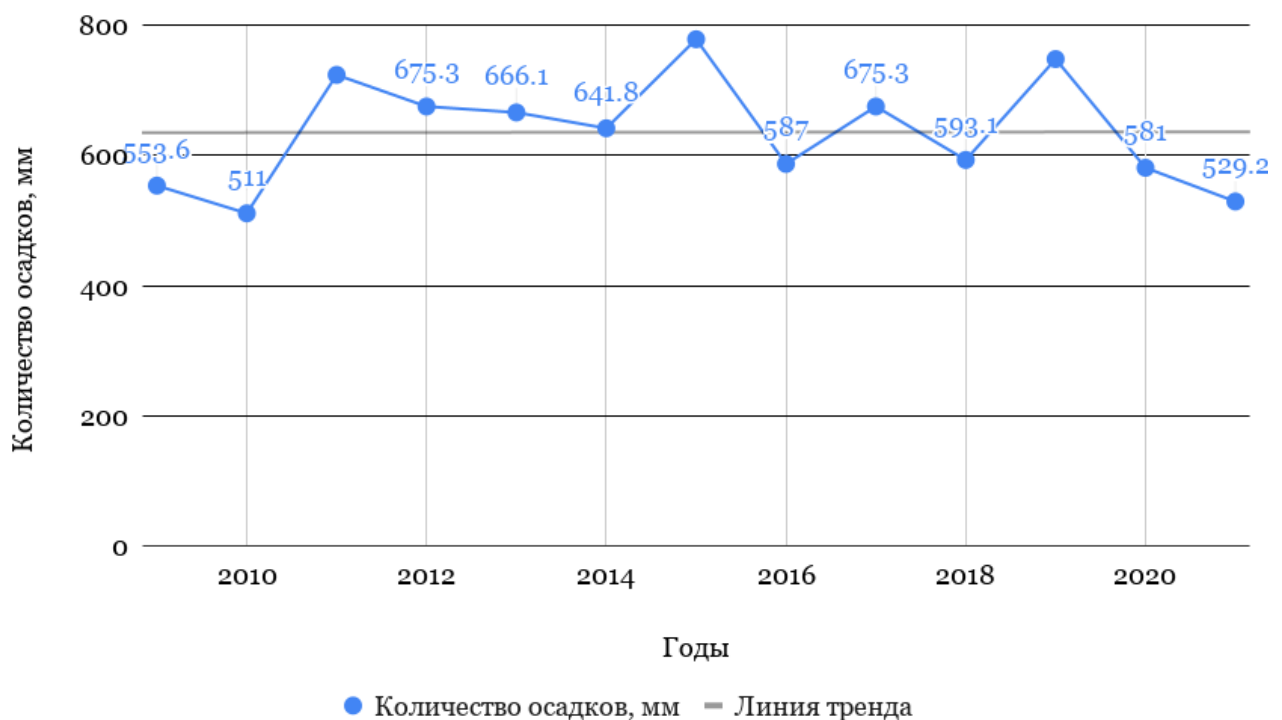


Рисунок 10. Среднегодовое количество осадков в Удмуртской Республике, мм

В последние годы отмечается значительное снижение продуктивности ели, что напрямую связано с изменением погодных условий в УР. Анализ данных по ширине годичных колец показал, что за последние 10 лет средний показатель в подтаёжной зоне составил $2,5 \pm 1,00$ мм, а в таёжной — $2,3 \pm 0,78$ мм. Однако текущий прирост оказался заметно ниже: в подтаёжной — $2,2 \pm 0,95$ мм, таёжной — $1,8 \pm 0,66$ мм. Выявленная закономерность свидетельствует о замедлении темпов роста деревьев. Это связано с увеличением частоты стрессовых погодных явлений (засухи, перепады режима осадков). В результате ель испытывает физиологический стресс, что негативно сказывается на общем состоянии фитоценозов (рисунок 11).

мм

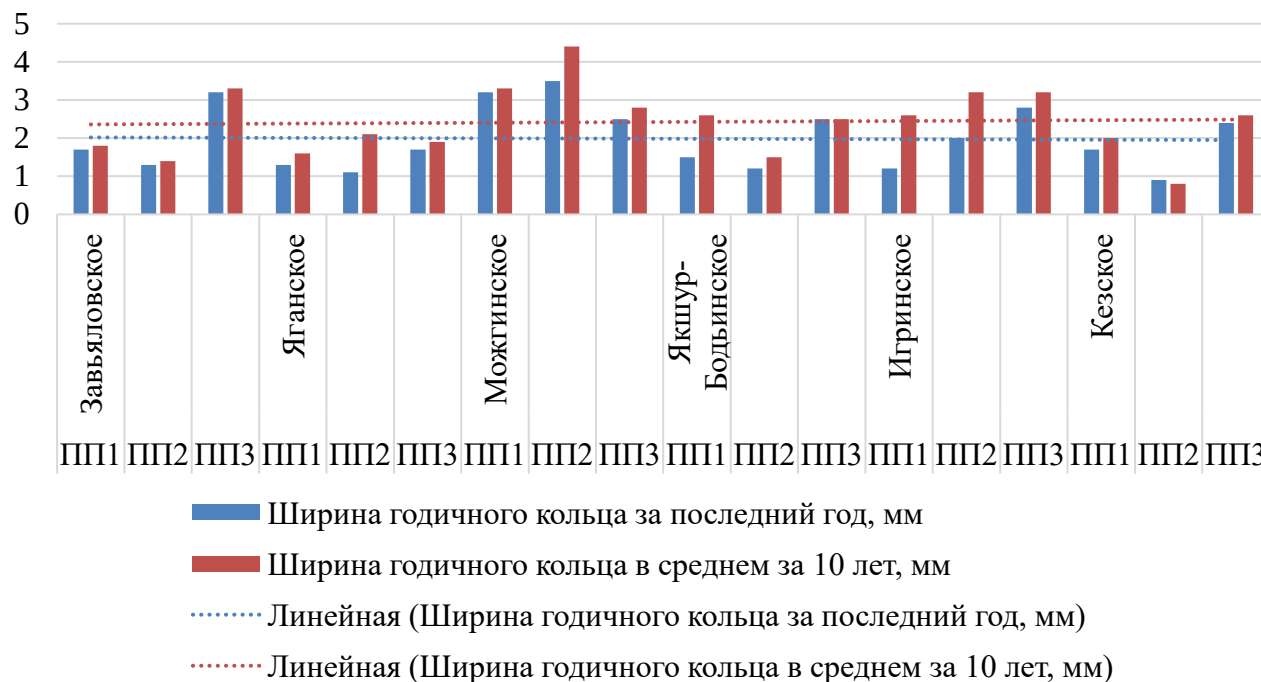


Рисунок 11. Данные по ширине годичных колец ели, мм (ПП1 – первая пробная площадь, ПП2 – вторая пробная площадь, ПП3 – третья пробная площадь)

В сложившихся условиях необходимо учитывать не только продуктивность, но и адаптивный потенциал особей ели. Для УР становится очевидным, что еловые фитоценозы замещаются лиственными, несмотря на активные работы по их сохранению и возобновлению (80% создаваемых искусственных систем – еловые).

Очевидно, что гибель одних особей ели и хорошее состояние других, обусловлены индивидуальными экофизиологическими особенностями растений. Выявление механизмов устойчивости ели позволит выработать стратегию сохранения еловых фитоценозов в условиях климатических изменений.

6 ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДРЕВЕСИНЫ ЕЛИ

При повреждении деревьев короедами особое значение приобретает экофизиологический состав древесины хвойных растений, который может препятствовать повреждению древесины фитофагами из-за наличия ряда биологически активных соединений, что, безусловно, является защитной адаптивной реакцией (Гирс, Исаев, 1975; Kang et al., 2007).

По результатам проведенных нами исследований влияния абиотических факторов среды на экофизиологические показатели древесины выявлено, что содержание экстрактивных веществ зависит от места произрастания растений (природные зоны), что подтверждается результатами анализа методом главных компонент (рисунок 12).

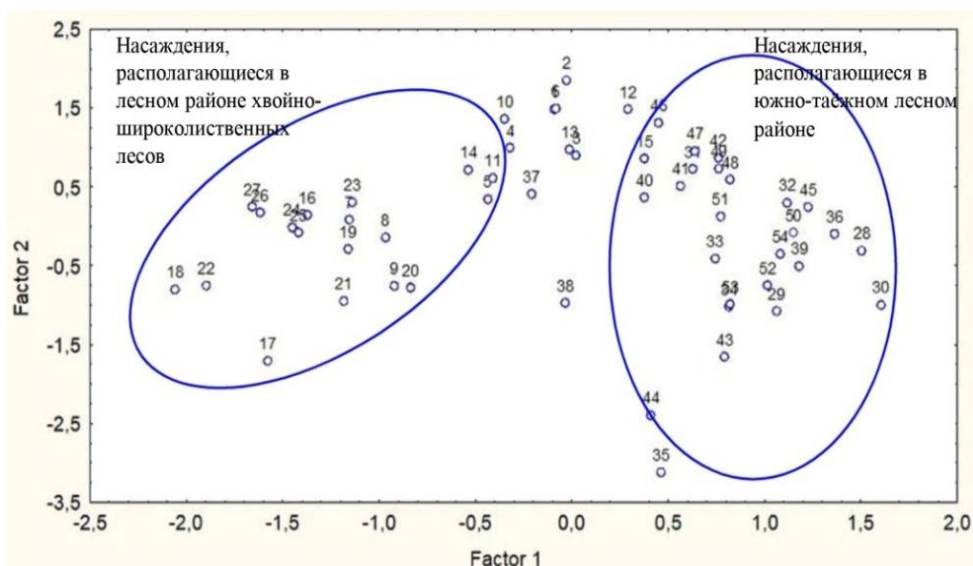
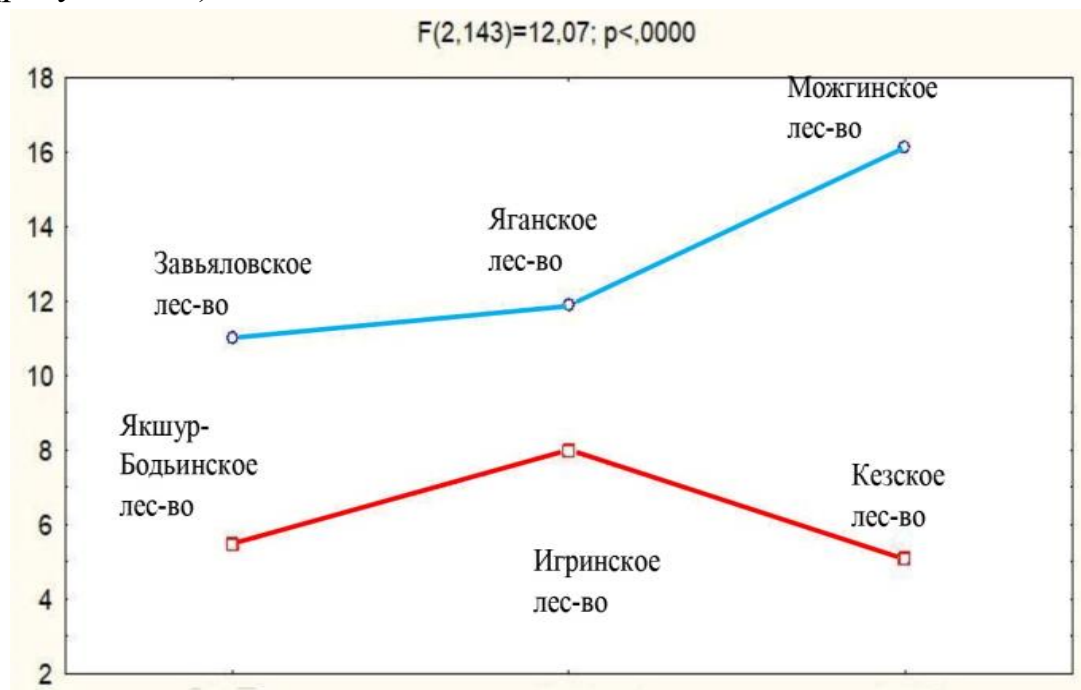


Рисунок 12. Расположение изучаемых фитоценозов в осях главных компонент

Методом факторного дисперсионного анализа выявлено, что более высокие значения содержания экстрактивных веществ в стволе наблюдаются у растений в подтаежной зоне (11-16% от а.с.с.) в сравнении с таежной (4-8% от а.с.с.) (рисунок 13а). Помимо количественного содержания выявлены и различия в соотношении экстрактивных веществ. В подтаежной зоне отмечаются более высокие показатели содержания водорастворимых соединений. Следует отметить, что у особей ели, произрастающих в подтаежной зоне, содержание танинов на порядок выше (более 7% от а.с.с.), чем у особей, произрастающих в таежной (не более 2% от а.с.с.) (рисунок 13б).



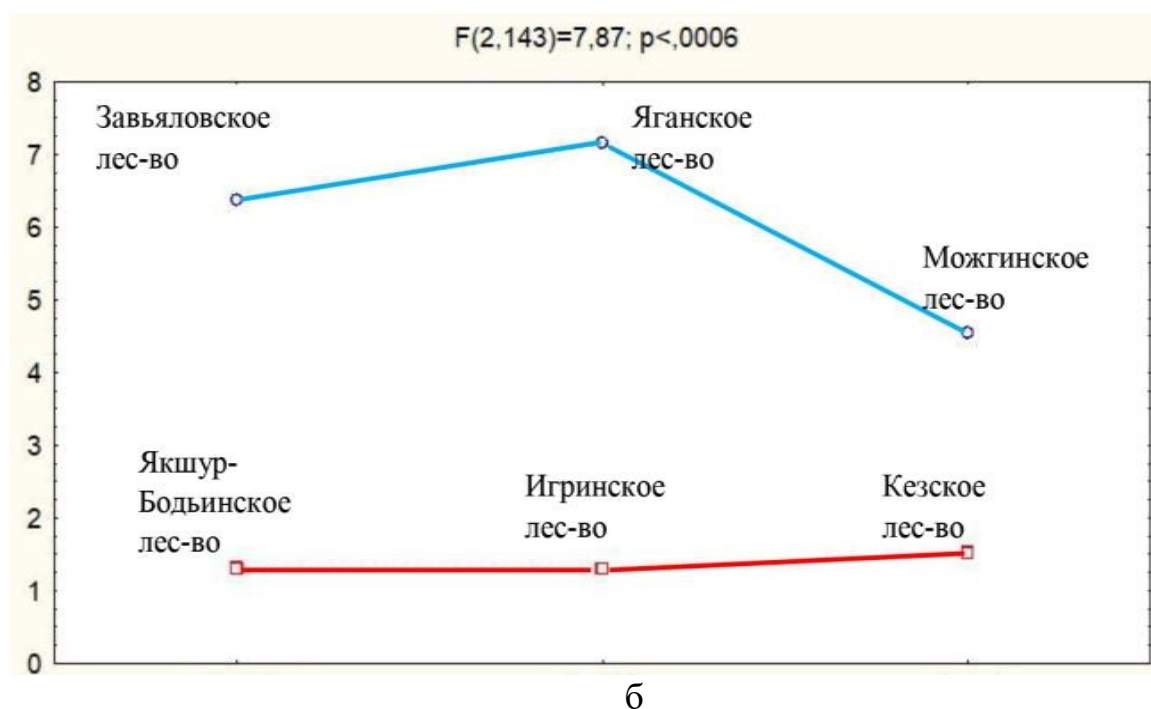


Рисунок 13. Содержание экстрактивных веществ в древесине особей ели сибирской (а – общее содержание; б – содержание танинов), % от а.с.с.

Между тем особи ели, произрастающие в таежной зоне (южно-таежный лесной район), содержат в своем составе более 8% от а.с.с. смолистых соединений, тогда как в подтаежной зоне (район хвойно-широколиственных лесов) доля этих соединений не превышает 5% от а.с.с. (рисунок 14).

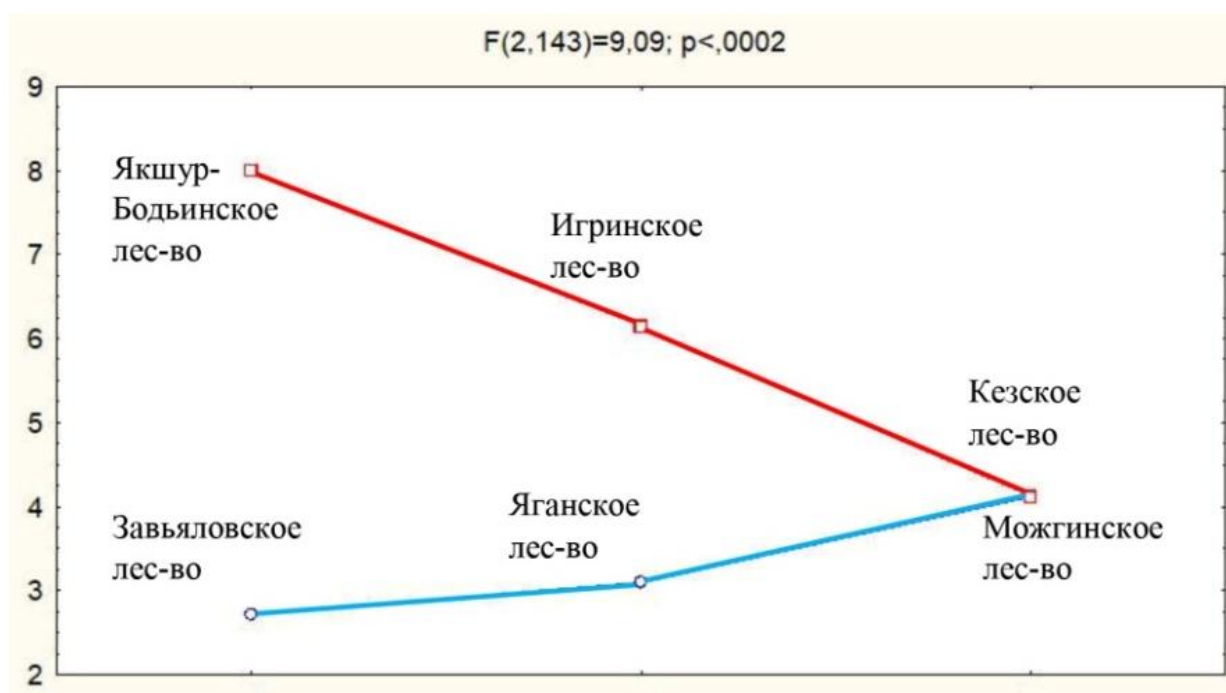


Рисунок 14. Содержание смолистых экстрактивных веществ в древесине ели сибирской, % от а.с.с.

Наиболее высокое содержание смолы в древесине наблюдалось у растений Якшур-Бодьинского лесничества, где на ППЗ выявлены особи, пораженные коро-едами, обильно выделяющие смолу в местах вгрызания насекомых.

С учетом жизненного состояния растений наиболее высокие концентрации экстрактивных веществ наблюдаются у особей ели удовлетворительного состояния. У растений неудовлетворительного состояния данные вещества достоверно ниже, чем у растений иных жизненных состояний (таблица 4).

Таблица 4. Содержание экстрактивных веществ в древесине особей ели сибирской различного жизненного состояния, % от а.с.с.

Лесорастительный район (Фактор А)	Лесничество (Фактор В)	№ ПП	Смолосодержащие вещества			Содержание танинов		
			Жизненное состояние особей (Фактор С)					
			хор.	удов.	неудов.	хор.	удов.	неудов.
Подтаежная зона	Можгинское	1	5,13	4,26	4,05	7,28	5,12	5,48
		2	7,96	3,45	4,60	8,01	9,04	6,11
		3	2,95	2,81	1,84	8,30	8,89	7,44
	Яганское	1	3,07	4,92	0,85	6,48	6,72	3,30
		2	5,16	3,89	2,28	5,16	7,78	2,45
		3	1,39	4,40	1,91	5,48	12,53	6,09
	Завьяловское	1	1,21	0,16	2,33	6,63	5,83	4,05
		2	2,74	5,11	1,20	6,06	5,39	4,09
		3	3,00	3,25	5,43	3,91	3,09	1,91
Таежная зона	Якшур-Бодьинское	1	4,96	8,82	6,27	0,93	1,68	1,32
		2	4,73	5,55	10,90	0,80	0,85	1,04
		3	5,23	19,95	5,49	1,61	1,62	2,20
	Игринское	1	4,44	5,37	3,79	2,64	3,44	1,87
		2	4,24	2,94	2,64	2,02	0,75	0,97
		3	11,59	5,83	4,41	0,81	0,98	1,40
	Кезское	1	1,79	3,05	3,61	1,19	0,74	0,83
		2	2,54	4,52	4,15	0,74	0,86	1,50
		3	5,63	6,82	4,86	1,02	0,78	2,56
НСР _{0,5(ABC)}		1,06			0,62			

В ходе исследования для оценки биохимического состава тканей растений была применена методика определения содержания экстрактивных веществ с использованием селективных растворителей. Такой подход позволяет выделять и анализировать соединения, не нарушая их структуру, что особенно важно при работе с чувствительными к внешним воздействиям компонентами, такими как смолы и фенольные соединения. Результаты показали, что содержание смолистых веществ преобладает над фенольными соединениями. Однако у растений удовлетворительного и неудовлетворительного состояния содержание фенольных соединений выше, чем у растений хорошего состояния (рисунок 15).

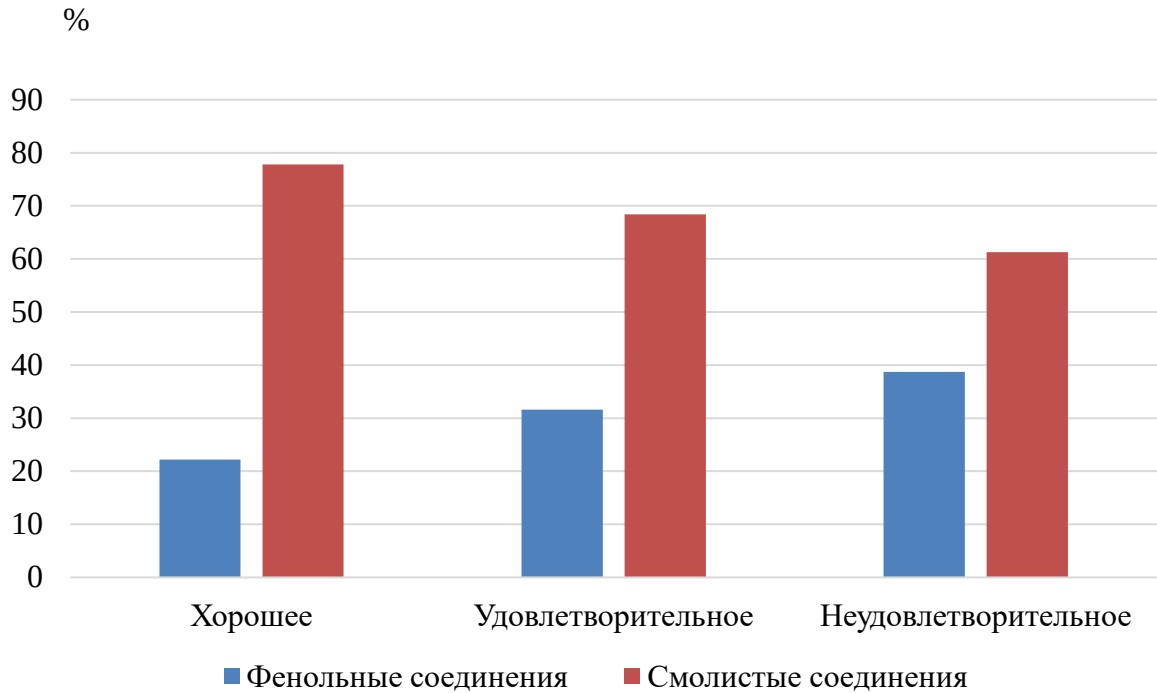


Рисунок 15. Выход экстрактивных веществ из древесины ели сибирской, % от а.с.с.

В результате исследований выявлено, что растения, произрастающие в подтаежной зоне, отличаются большим содержанием экстрактивных веществ, по сравнению с таежной зоной. Увеличение содержания экстрактивных веществ связано с увеличением танинов, тогда как количество смолистых веществ, наоборот, уменьшается. Это явление наблюдается в фитоценозах, имеющих наиболее неблагоприятное санитарное состояние.

Нелинейный корреляционный анализ выявил тесноту связи между санитарным состоянием деревьев и содержанием танинов в древесине. Коэффициент санитарного состояния находится в прямой положительной зависимости от содержания танинов в древесине ($r=0,62$, $n=54$, $P=6,78E-07$). Полученные результаты продемонстрировали, что из всего комплекса метаболитов происходит увеличение танинов как наиболее эффективный способ защиты растений от короедов.

Устойчивость особей ели обусловлена способностью отдельно взятого организма синтезировать экстрактивные соединения. В борьбе с фитофагами наиболее действенным механизмом являются танины. Однако в консортивной связи ель-короед важным моментом является не только синтез полифенолов, который осуществляется в ассимиляционном аппарате, а своевременная доставка к пораженным органам. В этом отношении не совсем ясна роль смолистых соединений, т.к. компоненты смолы (α и β -пинен, лимонен) используются короедами для формирования феромонов метилбутенола и цисвербенола, которые при совместном действии формируют популяционный аттрактант (Rudinsky et al, 1970; Исаев, Гирс, 1975).

Результаты анализа содержания лигнина и полисахаридов выявили отличия между растениями, произрастающими в фитоценозах различных природных зон.

В таежной зоне у особей ели наблюдается более высокое содержание лигнина (более 35% от а.с.с.), чем у растений, произрастающих в подтаежной зоне (не более 28% от а.с.с.) (рисунок 16).

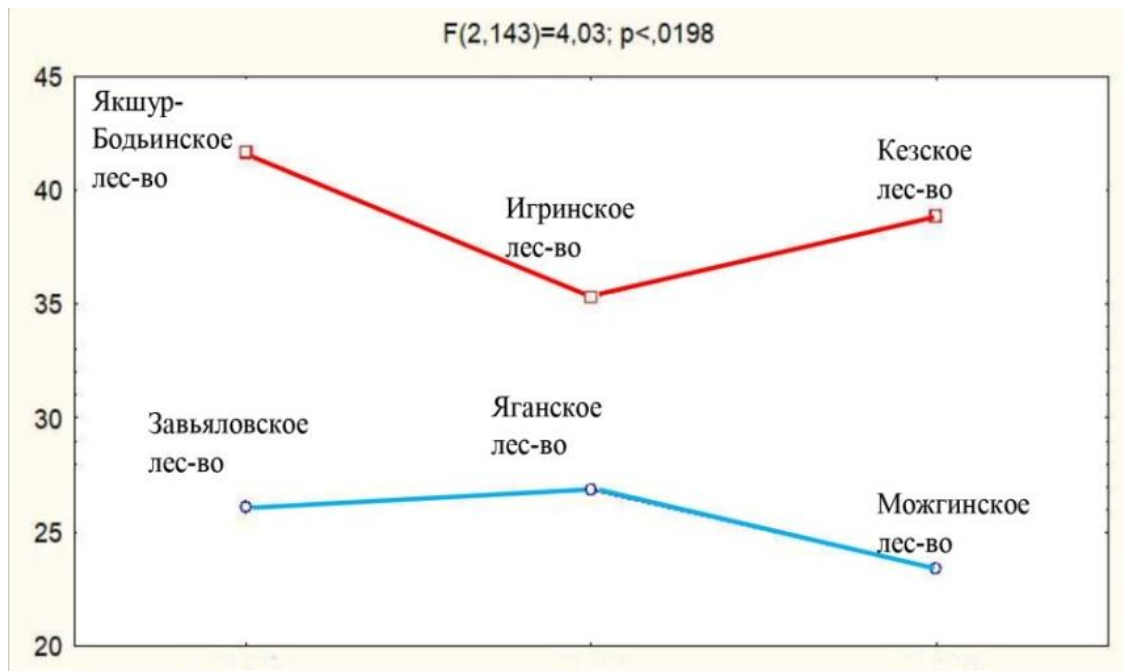


Рисунок 16. Содержание лигнина в древесине особей ели сибирской, % от а.с.с.

В ходе проведённого исследования не было обнаружено достоверных различий в содержании лигнина у растений, относящихся к различным категориям жизненного состояния. Это свидетельствует о том, что уровень накопления данного биополимера в тканях не зависит напрямую от текущего физиологического состояния растений, будь то хорошее, удовлетворительное или неудовлетворительное. Лигнин, являясь одним из ключевых структурных компонентов клеточных стенок древесины, обеспечивает их прочность, жёсткость и устойчивость к внешним воздействиям, в том числе к патогенам и механическим повреждениям (Long et al, 2016).

В отличие от лигнина, на содержание полисахаридов в значительной степени оказывают влияние условия окружающей среды, состояние растения и его фотосинтетическая активность (Юзбеков и др., 2014). По результатам дисперсионного анализа выявлено статистически достоверное влияние жизненного состояния растений ($p < 0,05$) на содержание полисахаридов в древесине. Высокое содержание полисахаридов отмечено у особей хорошего состояния (55,5% от а.с.с.). Особи удовлетворительного жизненного состояния содержат статистически меньше полисахаридов (51,5% от а.с.с.), чем растения хорошего состояния (таблица 5).

Таблица 5. Содержание лигнина и полисахаридов в древесине ели сибирской, % от а.с.с.

Лесорастительный район (Фактор А)	Лесничество (Фактор В)	№ ПП	Содержание лигнина			Содержание полисахаридов		
			Жизненное состояние особей (Фактор С)					
			хор.	удов.	неудов.	хор.	удов.	неудов.
Подтаежная зона	Можгинское	1	24,24	30,04	27,30	55,12	47,93	47,15
		2	15,20	31,94	17,72	57,83	63,54	59,67
		3	24,06	20,71	19,30	54,99	58,31	59,03
	Яганское	1	23,00	24,18	29,42	64,98	58,67	61,99
		2	27,02	26,11	32,14	64,31	59,40	59,21
		3	21,94	36,28	21,55	57,12	36,34	52,02
	Завьяловское	1	28,93	27,29	30,38	62,60	65,10	59,71
		2	27,33	25,98	27,81	61,73	58,87	66,25
		3	20,62	23,01	23,44	58,69	55,95	53,01
Таежная зона	Якшур-Бодьинское	1	47,68	43,19	52,99	42,38	41,72	36,28
		2	26,30	38,52	32,83	55,96	53,02	56,21
		3	45,15	41,59	46,62	41,28	40,49	42,65
	Игринское	1	26,04	34,57	41,87	59,66	41,50	34,66
		2	32,74	29,91	34,40	55,68	51,56	56,99
		3	40,43	35,03	42,55	42,78	42,87	49,67
	Кезское	1	29,70	31,93	35,97	62,97	59,84	55,56
		2	35,74	43,03	38,75	55,93	47,05	50,89
		3	47,56	43,08	43,78	44,37	43,37	42,11
НСР _{0,5(ABC)}		2,44			2,73			

Корреляционный анализ содержания полисахаридов и общего содержания экстрактивных веществ ($r = -0,28$), а также с их водорастворимой группой ($r = 0,10$) не показал зависимости. Однако корреляционный анализ содержания полисахаридов и смолистых соединений выявил значимую отрицательную связь ($r = -0,64$, $n=54$ $P=1,31E-07$). С увеличением содержания полисахаридов содержание смолистых соединений уменьшается.

7 НАУЧНОЕ ОБОСНОВАНИЕ И МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ПОВЫШЕНИЮ УСТОЙЧИВОСТИ ЕЛОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

7.1 Научное обоснование технологий, направленных на разработку принципов создания искусственных еловых фитоценозов

7.1.1 Эколого-физиологические особенности отбора растений для создания искусственных еловых фитоценозов

Лесное хозяйство направлено, в первую очередь, на выращивание хозяйственно ценных видов деревьев в короткие сроки. При этом используется семен-

ной материал плюсовых деревьев (Родин, 2002). Это позволяет повысить продуктивность фитоценозов, при этом не учитываются особенности адаптивного потенциала таких особей. В связи с этим при отборе маточных растений необходимо уделять внимание их устойчивости, а не продуктивности.

Проведенные нами исследования содержания экстрактивных веществ в древесине выявили корреляцию их содержания с санитарным состоянием, но при этом в местах массового усыхания еловых фитоценозов у выживших растений отмечается более высокое содержание танинов в древесине. Следовательно, для формирования семенной базы необходимо использовать особи, обладающие подобными свойствами.

В процессе проведенных исследований были сопоставлены морфологические данные и экофизиологические показатели у особей различного жизненного состояния. Выявлено, что особи, имеющие потеки смолы на стволе, содержат в своем составе меньше танинов (рисунок 17).



Рисунок 17. Внешний вид особей ели с потеками смолы на стволе, не имеющих механических повреждений

Сложность предлагаемых мероприятий может компенсироваться однократным исследованием и многолетним отбором семенного материала, а также применением современных методов анализа (Mancini et al, 2021). С целью минимизации деятельности по отбору особей на основе экофизиологических параметров древесины возможен сбор семян в еловых фитоценозах, где процессы усыхания прекратились и произошел естественный отбор растений. Схема отбора растений для сбора семян представлена на рисунке 18.

При создании искусственных еловых фитоценозов с участием особей с высокими показателями содержания экстрактивных веществ, следует иметь в виду, что древесную массу таких растений сложнее переработать как химически, так и механически: невозможно получить пеллеты и топливные брикеты высокого каче-

ства; снижается качество древесного угля; увеличиваются затраты при извлечении целлюлозы (Shebani et al, 2008; He, Hu, 2013; Ведерников и др., 2017).

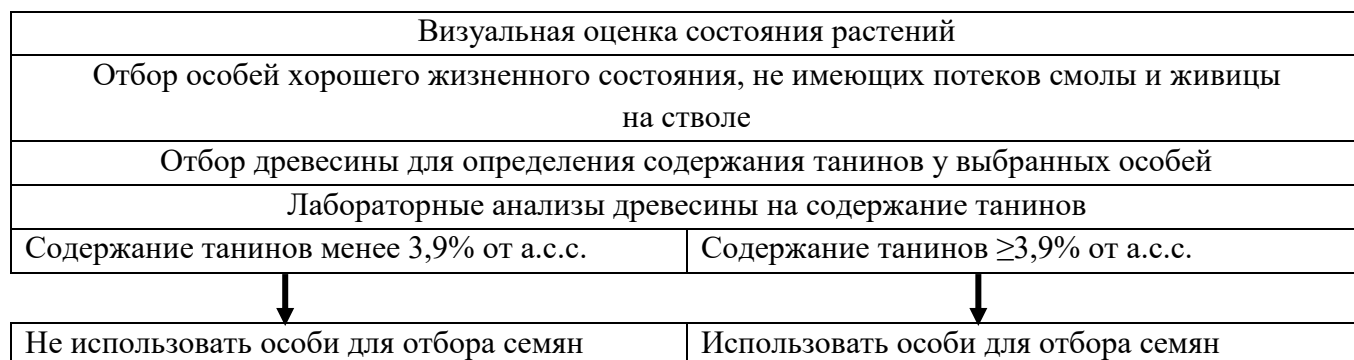


Рисунок 18. Схема отбора особей ели сибирской на основе экофизиологических показателей для сбора семенного материала

Создание искусственных еловых фитоценозов с высоким содержанием экстрактивных веществ будут способствовать устойчивому развитию сообщества при сохранении биоразнообразия и стабильного состояния елового фитоценоза.

7.1.2 Совершенствование мероприятий по повышению биоразнообразия еловых фитоценозов

Наиболее эффективным методом создания высокопродуктивных искусственных фитоценозов являются мероприятия, направленные на создание сообщества оптимальной пространственной структуры фитоценоза (определенная густота, видовой состав и полнота доминантов). Однако в силу унификации хозяйственных мероприятий на рубеже XIX-XX столетий создавались одновидовые сообщества. С увеличением площадей одновидовых сообществ стали фиксироваться случаи их гибели (Писаренко и др., 1992a; Rivera et al, 2016; Pötzelsberger et al, 2020).

В условиях климатических изменений наиболее эффективным способом создания искусственных фитоценозов является формирование многовидовых сообществ. При этом древесные виды должны обладать нейтральной/положительной реакцией друг к другу и высокой устойчивостью. При создании многокомпонентных еловых фитоценозов перспективным видом является ель колючая.

Следует учитывать, что некоторые интродуцированные растения являются довольно агрессивными в борьбе за ресурсы. Для предупреждения этого явления была изучена генеративная способность ели колючей. Исследования проводились на территории г. Ижевска в районах, приближенных к природным условиям: в парковой зоне и селитебной. По результатам исследований выявлено, что, несмотря на сходные морфометрические параметры шишек, число семян у особей в парковой зоне оказалось меньше, чем в селитебной зоне, хотя статистически значимых различий не выявлено. По качественным показателям семена ели колючей в парковой зоне отли-

чались от семян в селитебной зоне меньшим удельным весом и, как итог, нулевой технической всхожестью и энергией прорастания, тогда как эти показатели семян селитебной зоны составляли 70 и 74% соответственно (таблица 6).

Таблица 6. Морфометрические и качественные показатели генеративных органов ели колючей

Диаметр шишек, см	Число семян в одной шишке, шт.	Масса семян одной шишки, г	Удельный вес семян, г/см ³	Техническая всхожесть, %	Энергия прорастания, %
ЦПКиО им. С.М. Кирова					
2,98±0,35* 2,73-3,23	113,60±12,98 104,31-122,89	0,38±0,04 0,35-0,40	0,17±0,01 0,04-0,30	0	0
Жилой мкр. «Север»					
2,23±0,21 1,72-2,75	180,67±95,63 56,89-418,23	0,34±0,22 0,21-0,88	0,35±0,06 0,16-0,46	74,00±8,00 66,00-82,00	70,00±10,00 60,00-80,00

Примечание: *указано среднее значение ± стандартное отклонение, доверительный интервал для среднего значения ($p < 0,05$)

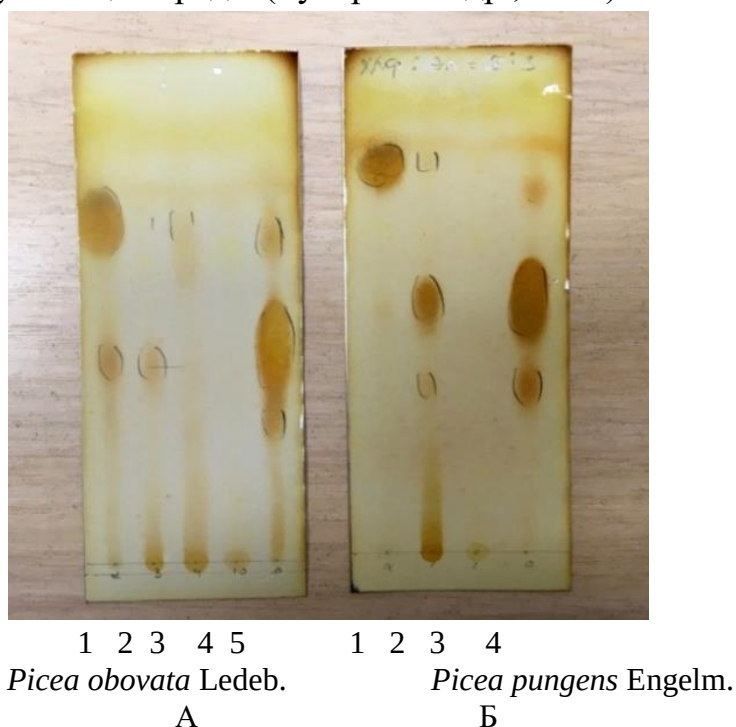
Семена ели колючей обладают неустойчивыми качественными показателями, которые могут варьироваться от особи к особи, но при этом не превышают показателей семян ели сибирской (всхожесть, доброкачественность не менее 70%) (Наставления по лесосеменному делу в РФ, 1994). В связи с отсутствием естественного вегетативного размножения (Bongarten, Hanover, 1986) и с учетом неустойчивых показателей семян можно предположить, что данный вид растения не станет инвазионным.

Высокое содержание экстрактивных веществ в древесине ели колючей наблюдается у особей, произрастающих в селитебной зоне ($15,42 \pm 1,11\%$ от а.с.с.), тогда как в парковой зоне содержание экстрактивных веществ составляет $2,59 \pm 0,01\%$ от а.с.с. Компонентный состав экстрактивных веществ отличается у ели сибирской и колючей (рисунок 19).

У ели сибирской выявлены такие вещества, как оксиматаирезинол и α -конидендрин, которые являются основной частью смолистых веществ хвойных растений. У ели колючей выявлены следы (пятно) оксиматаирезинола, тогда как другие вещества не проявились. Это свидетельствует о различии в экофизиологии ствола.

Результаты ранее проведенных исследований, выполненных в условиях урбанизированной среды, выявили значительное повышение содержания танинов в побегах ели колючей. Танины играют ключевую роль в защитных механизмах растений. Их синтез обусловлен стрессовыми факторами, как абиотического, так и биотического характера. Повышенная концентрация танинов способствует усилению антиоксидантной защиты, а также повышает устойчивость тканей к повреждению фитофагами. Таким образом, данные биохимические особенности ели

колючей можно рассматривать как одну из форм адаптивной реакции на неблагоприятные факторы окружающей среды (Бухарина и др., 2015).



А :1 – вещество-метчик α-кониендрин; 2, 3, 4 – экстрактивные вещества, извлеченные из древесины, 5 – вещество-метчик оксиматаирезинол; Б: 1 – вещество-метчик α-кониендрин; 2, 3 – экстрактивные вещества, извлеченные из древесины, 4 – вещество-метчик оксиматарезинол

Рисунок 19. Состав экстрактивных веществ, установленных методом тонкослойной хроматографии

Следует отметить, что в корнях ели колючей выявлены следующие эндотрофные грибы: *Alternaria alternata* (KU527784.1), *Cylindrocarpon didymium* (AY295303.1), *Cylindrocarpon magnusianum* (AJ608955.1), *Phomopsis columnaris* (KC145883.1). Интенсивность развития микоризной инфекции у корней ели колючей составляет 27 % (рисунок 20).

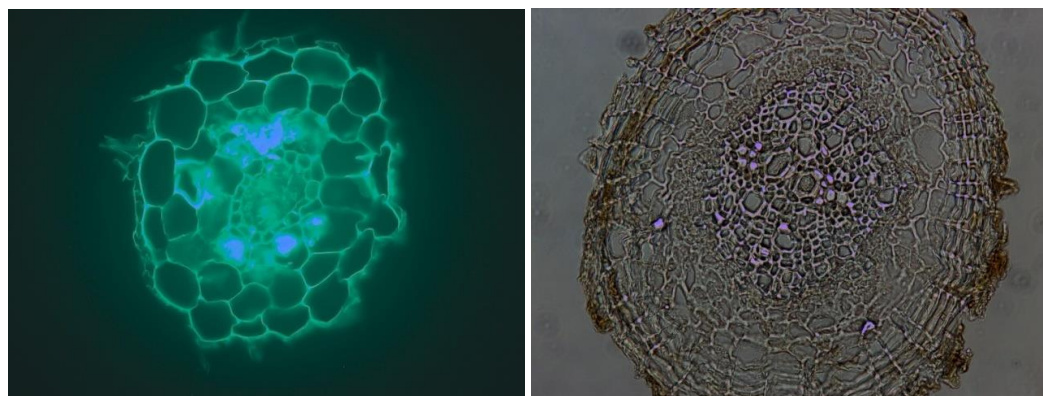


Рисунок 20. Поперечный срез корней *Picea pungens* Engelm. с эндотрофными грибами (люминесцентная микроскопия и 200 кратное увеличение)

Особенности морфологии корневой системы ели колючей (более глубокое залегание) и способности к микоризообразованию с эндотрофными грибами в сравнении с елью сибирской свидетельствует о различии адаптационных механизмов к экологическим факторам. Это подтверждается и экофизиологическим различием у ели колючей и ели сибирской. Выявленные особенности ели колючей позволяют прогнозировать минимальную конкуренцию между видами за экологическую нишу (элементы минерального питания) и устойчивость ели колючей к негативным факторам среды.

В целом синтез экстрактивных соединений у рода *Picea*, можно рассматривать как экофизиологический ответ адаптации организмов к биотическим факторам среды (Dhuli et al, 2014; Боброва, Сидоченко, 2019).

В зависимости от влияния негативного фактора растениями синтезируются те или иные вещества. Такие короеды как *I. typographus*, *I. pini* и *I. paraconfusus* используют смолистые компоненты (мирцен и α -пинен) в синтезе феромонов, и поэтому их привлекают особи растений с соответствующим составом (Fäldt, 2000). Следовательно, смолистые вещества синтезируются не для борьбы с короедами. Исследования по влиянию различных групп экстрактивных соединений на жизнедеятельность грибов выявил, что смолистые соединения ее подавляют (рисунок 21 а). Таким образом, роль смолистых соединений у представителей рода *Picea*, в основном, связана с подавлением грибов и иных патогенных организмов. Между тем полное подавление роста и развития грибов смолистыми соединениями не наблюдается, а эксперимент с участием гриба *Fusarium equiseti*, наоборот, показал, что в среде с добавлением смолистых соединений рост мицелия не ограничивается, в отличие от действия фенольных соединений (рисунок 21 б). Аналогичные результаты были получены и у других исследователей (Rautio et al, 2011).

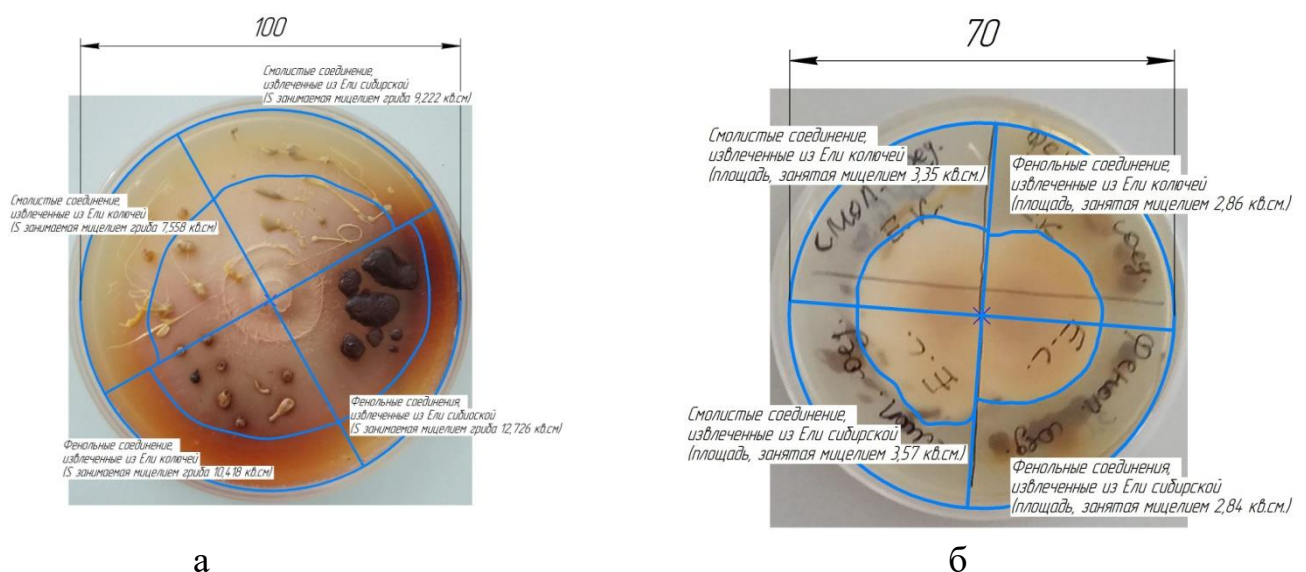


Рисунок 21. Рост *Fusarium oxysporum*, *Fusarium equiseti* в среде с добавлением смолистых и фенольных соединений *Picea pungens* и *Picea obovate*

Представители рода *Fusarium* выступают не только как патогены, но и как партнерские эндотрофные организмы. Следовательно, грибы рода *Fusarium* должны обладать механизмами «внедрения» в клеточную структуру дерева-хозяина, а значит преодолевать механизмы защиты, связанные со смолистыми соединениями. Для более детальных исследований по устойчивости данного растения к патогенной грибной флоре, способности совместного произрастания с елью сибирской необходимы отдельные исследования в полевых условиях.

7.2 Обоснование принципов устойчивого развития елового фитоценоза

Один из способов сохранения еловых фитоценозов, в том числе в УР – создание условий для их устойчивого функционирования. Традиционные методы, применяемые в лесном хозяйстве, способствуют целевому выращиванию древесины. В этом случае объектами ухода (рубки ухода) являются самые продуктивные особи. Между тем, продуктивность и устойчивость не всегда тождественны, что показали наши исследования. В этой связи необходимы технологии, способные обеспечить устойчивое функционирование елового фитоценоза. Объектами ухода должны выступать растения с высоким содержанием экстрактивных веществ в древесине, а не производительные особи.

В уход должен проводиться с 60 лет, так как к данной онтогенетической стадии развития ели фиксируется истощение почвы, резко снижаются показатели кислотности почвы, неблагоприятный инсоляционный режим (высокая густота особей ели) не позволяют формироваться новому поколению ели (рисунок 22).

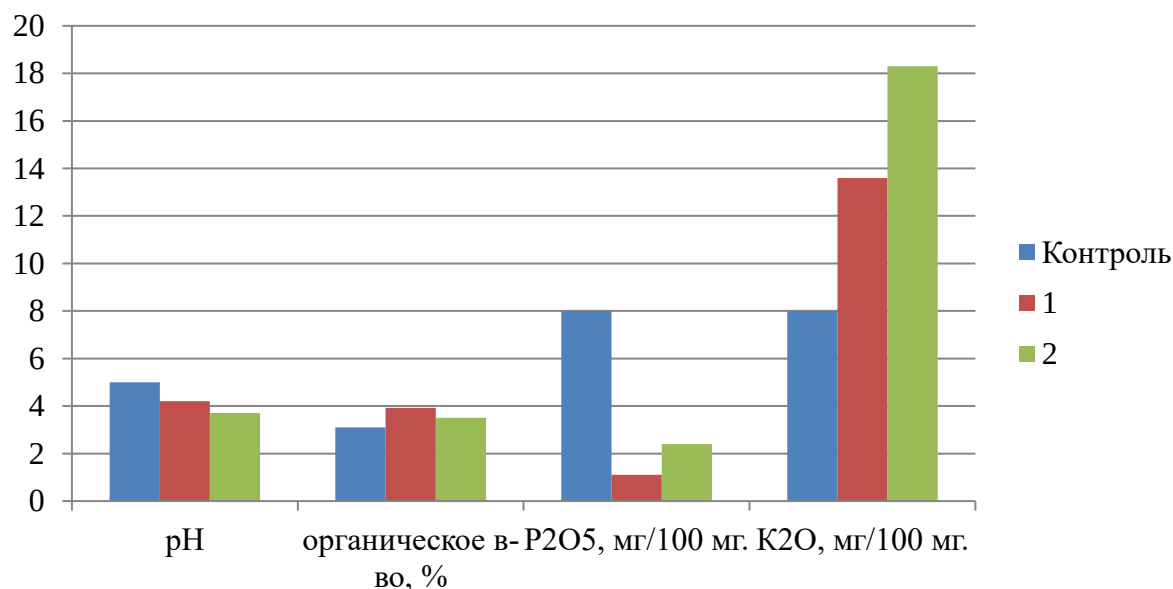


Рисунок 22. Сравнительные данные агрохимических показателей дерново-среднеподзолистых почв

(контроль – рекомендованные данные для выращивания сеянцев хвойных в питомниках, 1 – средние арифметические данные почв подтаежной зоны, 2 – средние арифметические данные почв таежной зоны)

Устойчивость фитоценозов обеспечивается не только резистентностью деревьев, но и его своевременной ротацией. Согласно проведенным исследованиям, на изучаемых территориях естественное возобновление ели отсутствует.

Однако согласно действующим лесным нормативам уход в еловых фитоценозах разрешен лишь в ювенильной стадии. «В насаждениях с участием ели и (или) пихты (8 и более единиц в составе) в качестве рубок ухода проводятся только рубки осветления и прочистки в молодняках» (Постановление Правительства РФ № 2047). Следовательно, не учитываются особенности сукцессионного развития елового фитоценоза и воздействия, преобразующихся абиотических и биотических факторов природы.

7.3 Научное обоснование технологий замыкания производственных циклов и управления устойчивым функционированием еловых фитоценозов

В качестве технологии управления устойчивым функционированием еловыми фитоценозами – удаление части доминантов для улучшения экологических факторов (оптимизация инсоляции, почвенных условий и др.) и снижения внутривидовой конкуренции. Рекомендуемые мероприятия должны осуществляться в виде низко интенсивных рубок. Пример параметров расчета низко интенсивных рубок ухода произведен на примере ПП 2 Кезского лесничества. Состав – 8Е2П, полнота – 0,8, густота 633 шт./га, запас – 253,2 м³/га. С учетом активной механизации весь фитоценоз должен делиться на участки шириной 4 м для сплошного удаления деревьев (проходы для техники) и 20 м для выборочного удаления деревьев (фаутные и деревья I группы продуктивности по Б.Д. Жилкину). Общая интенсивность рубки – 15% по запасу. При этом густота в фитоценозе снизиться незначительно до 557 шт./га (снижение полноты на 0,1 единицу). Общая площадь вырубаемого фитоценоза на 1 га составит 0,12 га.

Применение предлагаемых технологий призвано минимизировать антропогенное воздействие на сообщество, обеспечивая сохранность оставляемых растений. Для этого необходимо использовать цифровые технологии, как например разработанную нами геоинформационную систему «Зеленый код» (RU2023611120). Данная программа позволяет формировать базу данных как уникальных растений, так и растений, предназначенных для удаления. Применение цифровых технологий при проведении низкоинтенсивных рубок апробировано на примере городских территорий по договору НИОКР от 09.01.2025 г. №1/1 (рисунок 23).

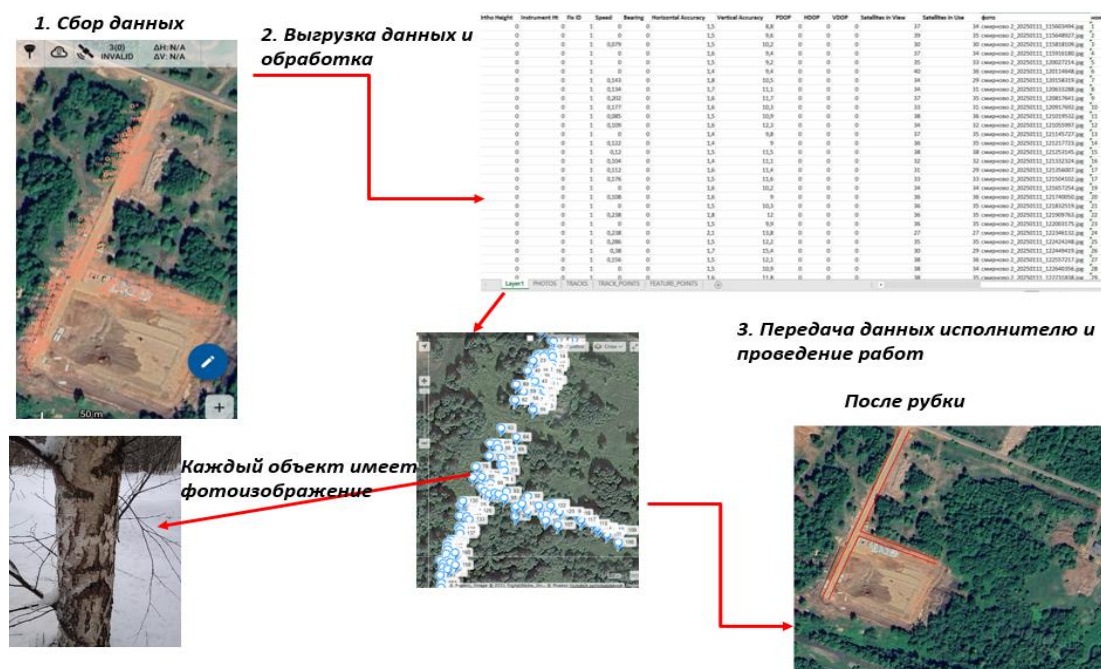


Рисунок 23. Использование геоинформационной системы «Зеленый код» при проведении низкоинтенсивных рубок

Удаление деревьев необходимо проводить в зимне-весенний период для предотвращения распространения патогенных организмов и с целью сохранения молодого поколения ели (в УР – это первая декада марта). Древесные отходы следует оставлять для перегнивания в кучах (объем отходов составит 6 м³/га). Наличие «мертвой» древесины является важным фактором для деструкторов в лесу (оптимальный объем «мертвой» древесины должен составлять до 50 м³/га). Исследователями отмечаются антагонистические взаимоотношения деструкторов древесины и патогенов (Raduetal, 2019; Sandström et al, 2020), а также возобновление ели на разлагающихся кучах (Мелехов, 2002; Mambetov et al, 2018).

Для борьбы с короедами вырубаемая древесина должна оставаться на месте рубок до периода лета короедов и выполнять функцию «ловчих деревьев», а затем использоваться на производстве. Параметры рубки представлены в таблице 7.

Таблица 7. Норматив предлагаемой рубки для повышения устойчивости елового фитоценоза (для зеленомошной биогеоценотической группы)

Состав лесных фитоценозов до рубки	Группы типов леса (класс бонитета)	Возраст начала рубок, лет	Количество приемов, шт.	Интенсивность рубки, %
				Интенсивность рубки по количеству лидирующих деревьев, %
Еловые фитоценозы (80% и более в древесном ярусе ель)	кисличные (I-II)	60 и выше	1	не более 15
				не более 50
	черничные (I-II)	60 и выше	1	не более 15
				не более 50

Низкоинтенсивные рубки в еловых лесах – это не просто лесозаготовка, а шаг к экономике замкнутого цикла. Интеграция цифровых технологий, точных расчетов и глубокого понимания еловых фитоценозов превращает их в значимый инструмент рационального и не истощительного использования ресурсов. Предлагаемые рубки решают, как экологические задачи (борьба с короедами, поддержание устойчивости фитоценозов), так и экономические (получение ценной продукции, минимизация отходов). Для максимальной эффективности необходимы цифровые системы учета ресурсов и четкие алгоритмы их переработки, учитывающие все доступные технологии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Природно-климатические условия УР обладают оптимальными условиями для развития лесных фитоценозов, которые занимают почти половину территории республики (46,2%). Преобладающими среди них являются еловые фитоценозы, составляющие треть всех лесных территорий (35,2%) и сконцентрированные главным образом в таёжной зоне (74%). Еловые фитоценозы УР высоко продуктивны (более 50% относятся к I-II классу бонитета). Интенсивная антропогенная деятельность в виде рубок во второй половине XX столетия сократили площадь еловых фитоценозов с 77% (1937 г.) до 34% (1993 г.). Экономические потрясения и реорганизация лесного комплекса конца XX века обусловили снижение объемов заготовки древесины до 50-60% от рассчитанных норм, что привело к незначительному их увеличению до 35,2%. Между тем неблагоприятные абиотические факторы начала XXI века негативно повлияли на состояние еловых фитоценозов, став причиной массовой гибели деревьев. Хотя исторически ельники являлись ведущей лесной формацией УР, масштабные рубки XX века и климатические изменения XXI века существенно уменьшили их ареал.

Выявлено, что исследуемые еловые фитоценозы – однотипные. В возрастном отношении – средневозрастные (60-77 лет), со сходными морфологическими параметрами (высота – 18-23 м, диаметр – 19,1-30,8 см). В подтаежной зоне выявлена наименьшая полнота – от 2,9 до 28,8 м²/га, что связано со значительным количеством погибших особей ели. В этой связи наиболее неблагоприятное санитарное состояние наблюдается в подтаежной зоне (индекс санитарного состояния – 2,62-3,73), где ельники утратили свои основные черты. Более 50% погибших особей ели наиболее крупные представители (I-III класс продуктивности). Причина гибели – поражение дендрофагами.

Установлено, что доминантными видами елового фитоценоза являются ель и пихта. Участие пихты в составе елового фитоценоза меняется в зависимости от природной зоны. В подтаежной зоне доля участия пихты не превышает 10%, тогда как в таежной доходит до 20%. Из всех видов ели, произрастающих в УР пре-

обладает ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.). Еловые фитоценозы обладают плохо развитым подпологовым ярусом, который хорошо выражен в фитоценозах с низкой полнотой. В биогеоценотическом отношении все исследуемые участки относились к зеленомошной группе (*Piceetum oxalidosum*).

На исследованных участках преобладают дерново-среднеподзолистые почвы, легко- и среднесуглинистые. В подтаежной зоне на двух пробных площадях выявлены серые лесные почвы. Дерново-подзолистые почвы характеризуются сильно кислой реакцией (pH_{kcl} 4,6 и ниже) почвенного раствора (серые лесные почвы близки к нейтральной pH_{kcl} 4,9-5,2) и низким содержанием основных элементов минерального питания (P_2O_5 – 20,4 мг/кг; NO_3^- –12,6 мг/кг; NH_4^+ –16,6 мг/кг). В процессе исследования не выявлена видовая роль и эдафические условия, влияющие на устойчивость одних особей и гибель других.

Проблемы с еловыми фитоценозами в регионе вызваны активностью типографа. Влияние этих дендрофагов, особенно в подтаежной зоне УР, оказалось настолько разрушительным, что привело к почти полной гибели ельников на ряде участков (ПП). Начало массового размножения короеда-типографа в УР было спровоцировано засухой 2010 года. Однако дальнейшее развитие популяции насекомых стало возможным благодаря их высокой выживаемости в связи с климатическими изменениями в регионе. За последние 15 лет в УР зафиксировано сокращение осадков в вегетационный период и повышение средней температуры на 1,2 °С. Примечательно, что летние температуры снизились, а зимние – возросли.

Устойчивость деревьев ели сибирской определяется количеством и составом экстрактивных веществ в древесине. Установлено, что особи с удовлетворительным состоянием характеризуются наиболее высоким общим содержанием экстрактивных веществ (16,5% от а.с.с.), тогда как растения с хорошим (14,2% от а.с.с.) и неудовлетворительным (13% от а.с.с.) состоянием имеют меньшие показатели. Различия проявляются не только в абсолютных количествах экстрактивных веществ, но и в их составе: у растений хорошего и удовлетворительного состояния ниже доля смолистых веществ и выше содержание водорастворимых соединений, особенно полифенолов (танинов). Наиболее выраженное накопление танинов наблюдается у деревьев, растущих в подтаежной зоне (до 7%), по сравнению с деревьями из таежной зоны (около 2%). Повышенное содержание танинов является частью защитной реакции растений на повреждения короедами. Это подтверждается результатами корреляционного анализа Спирмена, который показал сильную положительную взаимосвязь между уровнем содержания танинов и санитарным состоянием фитоценозов ($r=0,62$).

Поддержание устойчивого состояния еловых фитоценозов в условиях изменения климата требует реализации бережливых мер ухода, направленных на оптимизацию абиотических и биотических факторов. Целесообразно проведение

рубков ухода минимальной интенсивности, ограничивая общий объем изъятия не более 15%. Подобное вмешательство обеспечивает постепенную коррекцию структуры фитоценоза. Проведение работ целесообразно планировать на зимний сезон либо раннюю весну (первая декада марта), минимизируя риск распространения патогенов. С целью замыкания производственных циклов и сохранения баланса элементов порубочные остатки должны оставаться в пределах фитоценоза для биоразложения. Вырубленная древесина временно сохраняется на участке до окончания летнего сезона насекомых, выполняя роль своеобразных ловушек. Выбор семенных деревьев должен осуществляться с учётом высокого содержания танинов (не менее 3,9% от а.с.с.), что обеспечивает повышенную сопротивляемость особей к биотическим факторам.

Ель колючая (*Picea pungens* Engelm.) является перспективным видом для создания искусственных фитоценозов. Ее морфологические параметры и энергия роста схожи с елью сибирской, что упрощает унификацию технологических карт для многовидовых еловых насаждений. К преимуществам ели колючей относятся: иной состав смолистых соединений (отсутствие α -кониендрина), повышенное содержание танинов и мутуалистические связи с эндотрофными грибами. Эти характеристики обеспечивают ей более высокую устойчивость к основным патогенам. Однако, низкая семенная продуктивность и невысокие качественные показатели семян (техническая всхожесть – 0-74%, энергия прорастания – 0-70%) ограничивают ее способность вытеснять аборигенные виды.

По наиболее важным итогам проведенных исследований можно сделать следующие основные **выводы**:

1. Анализ динамики развития еловых фитоценозов УР выявил два ключевых этапа. Первый этап (1937-2010 гг.) был отмечен доминирующим влиянием антропогенной деятельности, что привело к сокращению площади еловых фитоценозов с 77% до 33%. Второй этап (2010-2023 гг.) связан с изменением абиотических условий, которые, в свою очередь, стали причиной возникновения очагов вредителей (биотический фактор).

2. В начале XXI столетия (с 2010 г.) выявлена деградация высокопроизводительных (средневозрастные 60-77 лет, I-II класс бонитета) еловых фитоценозов вследствие жизнедеятельности ксилофагов. Особенно остро это проявляется в подтаежной зоне УР. В местах повышенной концентрации короедов наблюдается гибель наиболее крупных особей ели (I-III класса продуктивности), что, в свою очередь, повлекло за собой трансформацию иерархической структуры елового фитоценоза (снижение полноты до 2,9 м²/га, смена видового состава).

3. В республике активность типографа (*Ips typographus* L.) была спровоцирована изменением абиотических факторов, способствовавших высокой выживаемости дендрофагов. Это изменение проявляется в снижении летних температур (в

среднем на 1,81°C) и повышении зимних (в среднем на 4,1°C). Сочетание повышенных температур и нестабильного режима осадков (с годовыми колебаниями, превышающими 100 мм) оказывает пагубное воздействие на ель, приводя к снижению ее текущего прироста на 1,1 мм по сравнению с периодическим. Наиболее ярко эти процессы проявляются в подтежной зоне республики.

4. Устойчивость ели к биотическим факторам зависит от индивидуальных экофизиологических особенностей, связанных с синтезом экстрактивных веществ. Полифенольные соединения (танины) играют ключевую роль в защите от ксилофагов. Устойчивые деревья характеризуются значительно более высоким содержанием танинов в древесине (более 7% от а.с.с.) по сравнению с деревьями, поврежденными короедами (2% от а.с.с.). Смолистые соединения играют ключевую роль в защите ели от грибных патогенов. В таежной зоне, где такие инфекции встречаются чаще, ель содержит на 37% больше смолистых веществ в древесине по сравнению с подтаежной зоной.

5. Ель колючая обладает специфичным компонентным составом смолистых соединений (отсутствие α -конидендрина) и высокими показателями содержания танинов в сравнении с елью сибирской. Невысокая семенная продуктивность ели колючей (техническая всхожесть – 74%, энергия прорастания – 70%) не позволит виду вытеснить аборигенные виды при создании искусственных фитоценозов. Корневая система *Picea pungens* вступает в микоризные взаимоотношения с эндотрофными грибами (интенсивность микоризной инфекции 27%). Это дает основания полагать, что конкуренция между видами ели за ресурсы будет минимальной.

6. Устойчивое функционирование искусственных еловых фитоценозов возможно при использовании адаптивных возможностей особей ели. Для достижения этой цели рекомендуется проводить щадящие рубки ухода (не более 15% от общего запаса древесины), направленные на изменение пространственной структуры фитоценоза. Рубки ухода следует проводить, ориентируясь на особи, демонстрирующие определенные экофизиологические механизмы адаптации. Такой подход позволит контролировать функционирование елового фитоценоза и повысить его устойчивость к изменяющимся абиотическим условиям.

Рекомендации по использованию научных выводов

1. Еловые фитоценозы региона имеют неблагоприятные фитосанитарные показатели, что требует регулярного мониторинга и проведения санитарно-оздоровительных мероприятий.

2. Необходима корректировка лесного законодательства в целях разрешения проведения низкоинтенсивных рубок в еловых фитоценозах при доминировании ели от 80% и более с удалением наиболее крупных особей.

3. Для поддержания в устойчивом состоянии средневозрастных, высокопродуктивных еловых фитоценозов необходимо проведение рубок ухода интенсивно-

стью 15%. Для борьбы с дендрофагами вырубаемая древесина должна оставаться на месте рубок до периода лета короедов и выполнять функцию «ловчих деревьев». Для создания искусственных фитоценозов с заданными свойствами должны использоваться особи ели, характеризующиеся высоким содержанием полифенольных соединений в древесине.

4. Для создания устойчивых еловых фитоценозов необходимо повышение биоразнообразия путем использования интродуцированных видов. Внедрение интродуцентов должно носить научную основу. Необходимо использовать виды, обладающих высокой устойчивостью и различием в экологической стратегии выживания. В качестве интродуцента для создания многовидовых еловых фитоценозов на территории УР рекомендуется использовать *Picea pungens* Engelm.

Перспективы дальнейшей разработки темы

Полученные результаты о экофизиологических закономерностях древесины ели сибирской в очагах развития короедов дает новые знания о роли биологически активных соединений в выработке устойчивости растений к биотическим факторам природы. Ранее считалось, что ксилема является инертной частью растений. Выявленные закономерности позволяют расширить направления изучения экофизиологии ствола с учетом видовой специфики, условий произрастания, воздействия негативных факторов (вредители, болезни, техногенез и др.).

Особо актуальным является пересмотр принципов и технологий создания искусственных фитоценозов. В условиях климатических изменений необходимо менять подходы к созданию и устойчивому управлению фитоценозами. Необходима разработка новой стратегии. Одним из таких направлений является повышение биоразнообразия путем внедрения устойчивых интродуцированных видов. Между тем сложностью данного направления является построение длительного по времени эксперимента в силу продолжительности жизни древесных растений.

В качестве маточных деревьев, наравне с высокопродуктивными растениями, необходимо использовать растения с высокой устойчивостью. Высокую устойчивость к патогенным организмам показали особи, обладающие высоким содержанием экстрактивных веществ в древесине. Такие особи необходимо картировать и использовать в репродуктивных целях.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Список публикаций в рецензируемых изданиях, рекомендуемых ВАК РФ

1. Bukharina, I.L. Ecological and Biological Features of Colorado spruce (*Picea pungens* ENGELM.) in Urban Environment /Bukharina I.L., **Vedernikov K.E.**, Kamasheva A., Alekseenko A.S., Pashkov E.V.// *Advances in Environmental Biology*. – 2014. – Vol. 8. No13. – P. 367-371.

2. Bukharina, I.L. Morphophysiological Traits of Spruce Trees in Conditions of Izhevsk / I.L. Bukharina, **K.E. Vedernikov**, A.S. Pashkova // Contemporary Problems of Ecology. – 2016. – Т. 9. – No 7. – P. 853-862. – DOI: 10.1134/S 1995425516070027.
3. **Vedernikov, K.Ye.** Peculiarities of Seeding of Species of the Genus *Picea* in the Urban Plantations (by way of the example of the city of Izhevsk) / K.Ye. Vedernikov, I.L. Bukharina // Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. – 2016. – Т. 7. – No 1. – P. 2200-2207. – DOI: 316887557.
4. **Ведерников, К.Е.** Содержание экстрактивных веществ в древесине видов рода *Picea* / К.Е. Ведерников, И.Л. Бухарина, Е.А. Загребин // Химия растительного сырья. – 2018. – № 4. – С. 177-183. – DOI: 10.14258/jcprm.2018043770.
5. Кузьмин, П.А. Биологически активные вещества древесных растений в выработке адаптивных реакций к стрессу / П.А. Кузьмин, И.Л. Бухарина, **К.Е. Ведерников**, А.М. Кузьмина // Естественные и технические науки. – 2019. – № 11. – С. 130-134.
6. **Ведерников, К.Е.** Особенности строения лесных почв под еловыми насаждениями Удмуртии / К.Е. Ведерников, Е.А. Загребин, Е.А. Борисова // Агро-ЭкоИнфо: электронный научно-производственный журнал. – 2021. – №3. – С. 1-9. – DOI: 10.51419/20213313.
7. **Ведерников, К.Е.** Экофизиологическое состояние ели сибирской в условиях поражения дендрофагами / К.Е. Ведерников // Экосистемы. – 2024. – № 38. – С. 79-89. – DOI: 10.29039/2413-1733-2024-38-79-89.
8. Konopkova, A. Impact of the European bark beetle *Ips typographus* on biochemical and growth properties of wood and needles in Siberian spruce *Picea obovata* / A. Konopková, **K.E. Vedernikov**, E.A. Zagrebin, N.I. Islamova, R.A. Grigoriev et al // Central European Forestry Journal – 2020. – Vol. 66 No 4. – P. 243-254. – DOI: 10.2478/forj-2020-0025.
9. **Ведерников, К.Е.** Изменение химического состава древесины *Picea obovata* Ledeb. под воздействием *Ips typographus* L. / К.Е. Ведерников // Химия растительного сырья. – 2021. – № 4. – С. 251-258. – DOI: 10.14258/jcprm.2021048466.
10. **Ведерников, К.Е.** Влияние почвенных условий на состояние еловых насаждений Удмуртии / К.Е. Ведерников // Международный научно-исследовательский журнал. – 2021. – № 11 (113). – Ч.1. – С. 119-123. – DOI: 10.23670/IRJ.2021.113.11.021.
11. **Vedernikov, K.E.** Influence of the Biological and Chemical Structure of Spruce Wood on Xylophage Infestation / K. Vedernikov, E. Zagrebin, I. Bukharina, P. Kuzmin // Floresta e Ambiente. – 2022. – Vol. 29, No 1. – DOI:10.1590/2179-8087-floram-2022-0012.
12. **Vedernikov, K. E.** The State of Dark Coniferous Forests on the East European Plain Due to Climate Change/ K. E. Vedernikov, I. L. Bukharina, D. N. Udalov et al // Life. – 2022. – Т. 12. – No 11. – DOI: 10.3390/life12111874.

13. **Ведерников, К.Е.** Состояние темнохвойных лесов Удмуртской Республики (на примере зеленомошной группы) / К.Е. Ведерников // Международный научно-исследовательский журнал. – 2024. – №1 (139). – DOI: 10.23670/IRJ.2024.139.95.

14. **Ведерников, К.Е.** Состояние и роль городских лесов г. Ижевска / К.Е. Ведерников, Д.А. Ушакова, Р.Р. Абсалямов // Международный научно-исследовательский журнал. – 2024. – №10 (148). – DOI: 10.60797/IRJ.2024.148.35.

15. **Ведерников, К.Е.** Исследование динамики и санитарного состояния хвойных насаждений в Удмуртской Республике / К.Е. Ведерников, Д.А. Ушакова // Международный научно-исследовательский журнал. – 2025. – №8 (258). – DOI: 10.60797/IRJ.2025.158.70

16. Bukharina, I.L. Implementing Closed-Loop Economy Principles in the Field of Crop Waste and Food Surplus Recycling (Russia)/ I.L. Bukharina, **К.Е. Vedernikov**, O.N. Didmanidze et al // Scientific Culture. – 2025. – Vol. 11, No 3 – P. 1739-1750. – DOI: 10.5281/zenodo.11312625.

Свидетельство о государственной регистрации программы для электронных вычислительных машин

RU2023611120. Геоинформационная система управления зелеными насаждениями города «Зеленый код». Авторы: Лошкарев А.Н., Галиуллин М.Э., Бухарина И.Л., **Ведерников К.Е.**, Ковальчук А.Г., Рябов Д.С.

Монография

Бухарина, И.Л. Биоэкологические особенности хвойных растений в условиях городской среды / И. Л. Бухарина, А. С. Пашкова, **К. Е. Ведерников**, А.Г. Ковальчук, Е.В. Пашков // М-во образования и науки РФ, ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет», ФГБОУ ВПО «Ижевская государственная сельскохозяйственная академия». – Ижевск : Удмуртский университет, 2015. – 150 с.

Публикации в других изданиях

1. Алексеенко, А.С. Морфология годичного побега хвойных растений /А.С. Алексеенко, **К.Е. Ведерников**// Аграрная наука - инновационному развитию АПК в современных условиях: Материалы Всероссийской научно-практической конференции (12-15 февраля). ФГБОУ ВПО Ижевская государственная сельскохозяйственная академия. – 2013. – С. 189-192.

2. Алексеенко, А.С. Формирование корневой системы древесных растений в условиях урбанопочв (на примере г. Ижевска) /А.С. Алексеенко, Е.В. Пашков, **К.Е. Ведерников**, И.Л.Бухарина// Принципы и способы сохранения биоразнооб-

разия: Материалы V Международной научной конференции: в 2 частях (9-13 декабря 2013). Марийский государственный университет. – 2013. – С. 7-10.

3. **Ведерников, К.Е.** Особенности формирования корневой системы древесных растений в условиях урбаноcреды (на примере г. Ижевска) /К.Е. Ведерников, Е.В. Пашков, А.С. Алексеенко, И.Л. Бухарина// Аграрная наука-инновационному развитию АПК в современных условиях: Материалы Всероссийской научно-практической конференции (12-15 февраля). ФГБОУ ВПО Ижевская государственная сельскохозяйственная академия. – 2013. – С. 197-201.

4. Двоеглазова, А.А. Использование симбиотических связей растений с микоризообразующими грибами для повышения устойчивости посадочного материала древесных культур /А.А. Двоеглазова, А.А. Камашева, **К.Е. Ведерников**, И.Л. Бухарина // Молодежь и наука на Севере: Материалы докладов II Всероссийской (XVII) молодежной научной конференции (с элементами научной школы): в 2-х томах (22-26 апреля). – 2013. – С. 49-50.

5. Пашкова, А.С. Анализ содержания танинов в побегах и корнях хвойных растений в условиях урбанизированной среды / А.С. Пашкова, **К.Е. Ведерников** // Теория и практика - устойчивому развитию агропромышленного комплекса: Материалы Всерос. науч.-практ. конф., в 2 т (18-20 февраля). – Ижевск: ФГБОУ ВПО «Ижевская ГСХА», 2015. – Т. 1. – С. 219-222.

6. **Ведерников, К.Е.** К вопросу изучения показателей качества семян хвойных растений, произрастающих в городских насаждениях (на примере г. Ижевска) / К.Е. Ведерников, И.Л. Бухарина, А.Н. Журавлева, В.В. Красноперова // Успехи современной науки и образования. – 2016. – Т. 7, № 10. – С. 113-116.

7. Бухарина, И.Л. Морфобиофизиологические особенности деревьев ели в условиях Ижевска / И.Л. Бухарина, **К.Е. Ведерников**, А.С. Пашкова // Лесоведение. – 2016. – № 2. – С. 96-106.

8. Ковальчук, А.Г. Система организации управления зеленым фондом города / А.Г. Ковальчук, И.Л. Бухарина, **К.Е. Ведерников** // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2017. №4(1). – С. 54-57.

9. Ковальчук, А. Г. К вопросу об организации управления зеленым фондом города / А. Г. Ковальчук, Р.А. Соколов, И.Л. Бухарина, **К.Е. Ведерников** // Международный научно-исследовательский журнал. – 2017. – №1-2(55). – С. 8-13 DOI: 10.23670/IRJ.2017.55.051

10. **Ведерников, К.Е.** Использование отходов деревообработки для получения топливных гранул /К.Е. Ведерников, Е.А. Загребин, И.Л. Бухарина // Международный научно-исследовательский журнал. – 2017. – №11(65) 3. – С. 61-63 DOI: 10.23670/IRJ.2017.65.003

11. **Ведерников, К.Е.** Биохимический состав древесины *Picea pungens* Engelm. в городских условиях / К.Е. Ведерников, Е.А. Загребин // Конвергенция в сфере науч-

ной деятельности: проблемы, возможности, перспективы: Материалы Всероссийская научная конференция (11 декабря). – Ижевск: Удмуртский университет. – 2018. – С. 19-22.

12. **Ведерников, К.Е.** Биологически активные соединения древесных хвойных растений / К.Е. Ведерников, И.Л. Бухарина, Е.А. Загребин // АгроЭкоИнфо: электронный научно-производственный журнал. – 2019. – № 3. – С. 9-11. DOI:agroecoinfo.narod.ru/journal/STATYI/2019/3/st_334.doc.

13. **Ведерников, К.Е.** Содержание экстрактивных веществ в древесине ели различного жизненного состояния / К.Е. Ведерников, Е.А. Загребин // Научный симпозиум «Биотические компоненты экосистем»: «Экология и безопасность жизнедеятельности промышленно-транспортных комплексов ELPIT 2019»: Международный экологический конгресс (25-28 сентября). – Самара-Тольятти, 2019. – Т. 2. – С. 24-30.

14. Загребин, Е.А. Особенности изучения устойчивости особей рода *Picea* в очагах массового усыхания еловых насаждений / Е.А. Загребин, **К.Е. Ведерников** // Приоритетные направления научно-технологического развития агропромышленного комплекса России: Материалы Национальная научно-практическая конференция (4-5 декабря). – Рязань: Издательство Рязанского государственного агротехнологического университета. – 2019. – Ч. 3. – С. 24-26.

15. Загребин, Е.А. Динамика радиального прироста ели в местах массового усыхания / Е.А. Загребин, **К.Е. Ведерников**, Ю. Чухланцева // Фундаментальные и прикладные науки сегодня // Fundamental and applied sciences today: Материалы XIX международной научно-практической конференции (25-26 июня), North Charleston, USA, 2019. – С. 1-3.

16. **Ведерников, К.Е.** Динамика площади еловых насаждений в Удмуртской Республике / К.Е. Ведерников, И.Л. Бухарина, Е.А. Загребин // Современные условия взаимодействия науки и техники: Всероссийская научно-практическая конференция (21 мая). – Уфа: OMEGA SCIENCE, 2019. – Ч. 2. – С. 77-81.

17. **Ведерников, К.Е.** Особенности химического состава древесины *Picea pungens* Engelm. в городских условиях / К.Е. Ведерников, Е.А. Загребин // Аграрная наука - сельскохозяйственному производству: материалы международной научно-практической конференции: в 3 т (12-15 февраля). – Ижевск: ФГБОУ ВО «Ижевская ГСХА», 2019. – Т. I. – С. 115-119.

18. **Ведерников, К.Е.** Особенности биохимического состава древесины ели в насаждениях, подверженных усыханию, в хвойно-широколиственной зоне европейской части России / К.Е. Ведерников, Е.А. Загребин, И.Л. Бухарина // Лесной вестник. – 2020. – Т. 24, № 4. – С. 33-42.

19. Bukharina, I.L. The State of the Spruce Stands of the Boreal and Boreal-Subboreal Forests of the Eastern European Plain in the Territory of the Udmurt Repub-

lic (Russia)/ I.L. Bukharina, A. Konopkova, **K.E. Vedernikov** et al // Ukrainian Journal of Ecology. – 2020. – Т. 10, No 2. – P. 16-22.

20. **Vedernikov, K. E.** The state of spruce stands in the Udmurt Republic / K. E. Vedernikov, E. A. Zagrebin, R. A. Grigoriev // Journal of Agriculture and Environment. – 2020. – No 2. – P. 1-8.

21. **Ведерников, К.Е.** Содержание экстрактивных веществ в древесине *Picea obovata* Ledeb. в местах их активного засыхания / К.Е. Ведерников, И.Л. Бухарина, Е.А. Загребин, Р.А. Григорьев// Экобиотех. – 2020. – Т. 3, № 3. – С. 360-369.

22. Загребин, Е.А. Сравнительный анализ динамики радиального прироста особей рода *Picea* в местах массового усыхания / Е.А. Загребин, **К.Е. Ведерников**, Е.А. Захарова // Интеграционные взаимодействия молодых ученых в развитии аграрной науки: Материалы Национальн. науч.-практ. конф. молод. ученых (4-5 декабря 2019) . –Ижевск: ФГБОУ ВО «Ижевская ГСХА», 2020. – Т. I. – С. 261-265.

23. **Vedernikov, K.** Specific Nature of the Biochemical Composition of Spruce Wood from the Forest Stands Exposed to Drying out in European Russia / K. Vedernikov, E. Zagrebin, I. Bukharina // Kastamonu Uni., Orman Fakültesi Dergisi. – 2020, 20(3) – P. 208-219.

24. **Ведерников, К.Е.** Динамика и состояние еловых насаждений в Удмуртской Республике / К.Е. Ведерников, И.Л. Бухарина, Е.А. Загребин // Лесохозяйственная информация. – 2020. – № 3. – С. 5-16. DOI: 10.24419/LHI.2304-3083.2020.3.01

25. Загребин, Е.А. Особенности содержания танинов в древесине особей рода Ель (*Picea*) в условиях города (на примере г. Ижевска) /Е.А. Загребин, **К.Е. Ведерников**// АгроЭкоИнфо: электронный научно-производственный журнал. – 2021. – №2. – С. 1-9. – DOI: 10.51419/20212223.

26. **Ведерников, К.Е.** Биохимические особенности древесины ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) как отражение жизненного состояния растений / К.Е. Ведерников, Е.А. Загребин, И.Л. Бухарина, П.А. Кузьмин // Лесной вестник. – 2021. – Т. 25, № 1. – С. 13-22.

27. **Ведерников, К.Е.** Лесоводственно-таксационное состояние ельников *Piceetum oxalidosum* Удмуртской Республики / К.Е. Ведерников // Лесной вестник. – 2021. – Т. 25, № 6. – С. 20-30.

28. Zagrebin, E. Prospects for the use of wood waste for the production of heavy-duty wood boards / E. Zagrebin, **K. Vedernikov** // E3S Web of Conferences. – 2021. – Т. 296.

29. **Ведерников, К.Е.** Еловые насаждения Удмуртии в условиях меняющегося климата / К.Е. Ведерников// Эффективный ответ на современные вызовы с учетом взаимодействия человека и природы, человека и технологий: Материалы XIV международной научно-технической конференции (8-9 февраля). Екатеринбург, 2023. – С. 33-38.

30. Бухарина, И.Л. Опыт реализации проекта "Зеленый код Ижевска" / И. Л. Бухарина, **К. Е. Ведерников** // Актуальные проблемы урболесоведения : Сборник научных трудов II Всероссийской научно-практической конференции с международным участием посвященной 95-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН Л. П. Рысина (17-18 апреля). Министерство науки и высшего образования РФ, Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН. – Москва : ГБС РАН. – 2024. – С. 34-39.