

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«УДМУРТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

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

Диссертация на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Научный консультант:

доктор биологических наук, профессор

Бухарина Ирина Леонидовна

Ижевск – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
1 СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	14
1.1 Эколого-биологическое, хозяйственное значение и ареал распространения представителей рода <i>Picea</i>	14
1.1.1 Систематическое положение, видовое разнообразие и дендрологическая характеристика рода <i>Picea</i>	14
1.1.2 Распространение еловых фитоценозов в России.....	20
1.2 Состояние еловых фитоценозов	23
1.2.1 Роль абиотических и биотических факторов, влияющих на состояние еловых фитоценозов	23
1.2.2 Современное санитарное состояние еловых фитоценозов.....	29
1.2.3 Размножение короеда-типографа и усыхание еловых фитоценозов.....	35
Выводы по главе 1	47
2 ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ ..	48
2.1 Географическое положение и климат Удмуртской Республики.....	48
2.2 Гидрография Удмуртской Республики.....	50
2.3 Рельеф и почвы Удмуртской Республики	51
2.3.1 Рельеф.....	51
2.3.2 Почвы	53
2.4 Фитоценозы Удмуртской Республики	55
2.5 Характеристика лесных фитоценозов Удмуртской Республики	58
Выводы по главе 2.....	65
3 ПРОГРАММА, МЕТОДИКА И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	67
3.1 Программа исследований.....	67
3.2 Методология и методы проведенных исследований.....	69

3.3 Географическое положение и площадь объектов исследования	84
Выводы по главе 3.....	87
4 ЕЛОВЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ.....	88
4.1 Характеристика еловых фитоценозов Удмуртской Республики и динамика их площадей.....	88
4.2 Санитарное состояние и причины гибели еловых фитоценозов Удмуртской Республики в XX столетии	92
Выводы по главе 4.....	98
5 СТРУКТУРА И СОСТОЯНИЕ ЕЛОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ.....	99
5.1 Морфология елового фитоценоза.....	99
5.2 Санитарное состояние еловых фитоценозов.....	104
5.3 Особенности распределения особей в еловом фитоценозе в связи с их жизненным состоянием	112
5.4 Видовой состав и характеристика компонентов еловых фитоценозов	115
5.5 Микоризообразование ели сибирской в лесных фитоценозах.....	122
5.5 Почвенно-гидрологические условия в местах исследования.....	125
5.7 Морфометрическая характеристика и микробиологическая активность лесной подстилки	133
5.8 Состояние еловых фитоценозов в Удмуртской Республике в связи с изменением климата	141
Выводы по главе 5.....	154
6 ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДРЕВЕСИНЫ ЕЛИ.....	156
6.1 Отбор особей для проведения экофизиологических анализов и объем проведенных исследований.....	156
6.2 Экофизиологические особенности древесины ели.....	158
6.2.1 Содержание воды в древесине ели.....	170
6.2.2 Содержание экстрактивных веществ в древесине.....	172

6.3 Структурные компоненты древесины ели сибирской	187
6.4 Особенности строения древесины ели сибирской в выработке устойчивости к патогенным организмам.....	196
Выводы по главе 6.....	200
7 НАУЧНОЕ ОБОСНОВАНИЕ И МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ПОВЫШЕНИЮ УСТОЙЧИВОСТИ ЕЛОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ	202
7.1 Научное обоснование технологий, направленных на разработку принципов создания искусственных еловых фитоценозов	202
7.1.1 Эколого-физиологические особенности отбора растений для создания искусственных еловых фитоценозов.....	202
7.1.2 Совершенствование мероприятий по повышению биоразнообразия еловых фитоценозов.....	209
7.2 Обоснование принципов устойчивого развития елового фитоценоза	225
7.3 Научное обоснование технологий замыкания производственных циклов и управления устойчивым функционированием еловых фитоценозов.....	233
7.3 Применение цифровых технологий для повышения устойчивости еловых фитоценозов	244
Выводы по главе 7.....	249
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	251
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ СОКРАЩЕНИЙ	257
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ.....	258
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	261
ПРИЛОЖЕНИЯ	331

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 сообще-

ства 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 (Kruszman, 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 актуаль-

ность изучения еловых фитоценозов обусловлена масштабными процессами усыхания (Селочник, 2008; Černý et al, 2016), требующими решения проблемы путем поиска подходов к повышению резистентности фитоценозов, в т.ч. 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 высокопродуктивным 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, дендрохронологические 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 деградиционным 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 исследования 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) ELPIIT-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.); «Дендрэкология, 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.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному консультанту д-ру биол. наук, профессору Бухариной И.Л. за методическую помощь и ценные советы. Выражаю благодарность Министерству природных ресурсов и охраны окружающей среды Удмуртской Республики за консультации и доступ к материалам. Большая благодарность сотрудникам Иркутского института химии им. А.Е. Фаворского СО РАН за помощь в проведении анализов: д.х.н. Бабкину В.А., к.х.н. Федоровой Т.Е. Искренняя благодарность лаборанту Загребину Е.А. за помощь в проведении исследований.

1 СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1 Эколого-биологическое, хозяйственное значение и ареал распространения представителей рода *Picea*

1.1.1 Систематическое положение, видовое разнообразие и дендрологическая характеристика рода *Picea*

Род Ель (*Picea*) относится к семейству сосновые (*Pinaceae*) и является, пожалуй, важнейшим семейством для всей хозяйственной деятельности в нашей стране наряду с представителями других родов семейства сосновые (пихта, лиственница, сосна). Представители семейства *Pinaceae* являются доминантами и эдификаторами в северных лесах от Альп до Дальнего Востока (Булыгин, 1991; Алексеев, Жмылев, Карпухина, 1997; Аксенов, Аксенова, 1997; Булыгин, Ярмишко, 2001; Абаимов, 2017).

В составе рода Ель насчитывают порядка 40 видов древесных растений. В основном это довольно крупные и высокие (до 50 м и более) деревья с мутовчатым ветвлением и плотной, узко- или широко конусовидной, низкоопушенной кроной. Подробная морфологическая характеристика ствола, кроны и ассимиляционного аппарата приведена в дендрологических описаниях (Богданов, 1970; Булыгин, 1991; Булыгин, Ярмишко, 2001).

Размножение видов рода *Picea* происходит в основном при помощи полового размножения, вегетативное размножение (укоренение побегов) в природной среде не встречается (Мамаев, 1983; Булыгин, Ярмишко, 2001). В связи с чем, выращивание видов рода Ель для создания искусственных фитоценозов осуществляется через сбор и жесткий контроль семенного материала.

В целях повышения продуктивности хвойных фитоценозов, в т.ч. еловых и контроля качества генетического материала в лесном хозяйстве применяется практика сбора семенного материала с плюсовых деревьев. Данные растения используются для создания постоянных и временных лесосеменных баз, с целью

обеспечения необходимым сырьем для искусственных фитоценозов (Родин, Калашникова, Родин и др., 2002).

В системе озеленения населенных пунктов, где представители рода Ель выполняют важные экологические функции, для сохранения особо ценных морфологических форм применяют вегетативное размножение, с использованием прививок (Мамаев, 1983; Ведерников, Журавлева, 2020). С развитием технологий в XXI веке активно внедряются технологии *in vitro*, позволяющие сохранить полезные, уникальные хозяйственные признаки растений, избегая негативных последствий вегетативного размножения. Однако микроклональная технология зарекомендовала себя с положительной стороны для видов, обладающих вегетативным размножением, и не подходит для размножения хвойных (Калашникова, Родин, 2001; Красноперова, Исламова, Бухарина, 2016). На фоне дороговизны микроклональной технологии и низкой эффективности в размножении ели, семенной способ остается единственно возможным для создания искусственных фитоценозов с заданными свойствами.

По отношению к свету ель теневынослива, однако высокие приросты наблюдаются лишь при хорошем освещении. По другим абиотическим показателям этот род обладает более широкой экологической амплитудой, в сравнении с родом Пихта (Аксенов, Аксенова, 1997).

Древесина ели ценится высоко в промышленности и как строительный материал, и как сырье в химической отрасли. Древесина ели в основном используется как сырье для целлюлозно-бумажной промышленности, намного превосходя по химической структуре древесину других древесных видов РФ (с высоким содержанием высококачественной целлюлозы), особенно с учетом значительных площадей еловых фитоценозов. В сравнении с другими хвойными видами у ели в древесине значительно меньше смолистых экстрактивных веществ, которые напрямую влияют на выход целлюлозы из древесины (таблица 1.1).

Ее ценность обусловлена не только особенностями строения древесины, но и значительными ее запасами. Балансовая древесина ели незаменима в строительстве, в создании интерьеров, получении бумаги и во многих других областях.

Таблица 1.1. Химическая структура древесины, произрастающих на территории России (по данным Оболенская, Ельницкая, Леонович, 1991)

Вид растения	Целлюлоза	Пентозаны	Маннан	Галактан	Уроновые кислоты	Лигнин	Зола
Ель обыкновенная (<i>Picea abies</i> L.)	46,1	5,1	9,8	0,9	4,2	28,1	0,27
Сосна кедровая сибирская (<i>Pinus sibirica</i> Ledeb.)	38,6	7,7	11,9	1,5	4,0	23,9	0,18
Лиственница сибирская (<i>Larix sibirica</i> Ledeb.)	34,5	7,8	6,1	15,0	3,9	26,1	0,12
Пихта сибирская (<i>Abies sibirica</i> L.)	48,5	5,3	-	-	-	29,9	0,70
Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	39,6	5,9	11,1	1,9	3,8	21,3	0,20
Береза бородавчатая (<i>Betula pendula</i> Roth.)	35,4	22,1	4,7	1,3	5,7	19,7	0,14

Из хвои ели извлекают биологически активные добавки, используемые в фармакологических целях, а также для корма сельскохозяйственным животным. Представители рода Ель широко используются в защитном озеленении, особенно при создании защитных фитоценозов плотной конструкции, а также при озеленении городов. Однако лишь немногие виды (например, ель колючая *P. pungens* England.) являются достаточно дымо- и газостойкими в условиях урбанизированной среды (Мамаев, 1983; Булыгин, Ярмишко, 2001; Бухарина, Пашкова, Ведерников и др., 2015).

В роду насчитывается 36 видов (Бобров, 1974), по другим данным 50 видов, (Krusmann, 1972) распространенных в Северном полушарии. На территории бывшего СССР встречались в естественной среде 8 видов ели (Мамаев, 1983; Булыгин, Ярмишко, 2001), на территории РФ 5 видов. Наиболее обширные площади, а значит и более значимыми видами являются *Picea abies* L. и *Picea obovata* Ledeb. (Леса России: энциклопедия, 1995).

На территории Уральского хребта в естественных условиях произрастают *Picea abies* L., *Picea obovata* Ledeb, и гибрид между ними *Picea fennica* (Regel)

Ком. (Мамаев, 1983; Баранова, 2012). В системе озеленения городов и иных населенных пунктов Удмуртской Республики широко используется *ель колючая (Picea pungens Engelm.)*. (Баранова, 2012).

Ель европейская, обыкновенная или норвежская – крупное дерево, достигая в высоту до 30 м и более, с диаметром ствола на высоте груди (1,3 м) может достигать 1 м, таким образом, формируя значительные запасы фитомассы. Ствол растения прямой, малосбежистый. В связи с теневыносливостью вида, плотной, ширококонической кроной формируются густые (высоко полнотные) фитоценозы. В еловых сообществах, вследствие плотного стояния деревьев, происходит естественное очищение ствола от сучьев. Таким образом, формируется естественным путем балансовая древесина, при переработке которой в меньшей степени образуются отходы пиления. Следует отметить, что при достаточно сильной освещенности (низко полнотные насаждения) крона может опускаться практически до земли, снижая качество получаемого пиломатериала. Это особенность используется в лесной практике для формирования малосбежистых стволов (Ушаков, 1997; Булыгин, Ярмишко, 2001).

Инсоляционный режим в насаждении влияет не только на особенности строения кроны, но и генеративную способность. В естественных условиях ель, произрастающая на освещенных участках, начинает давать семена с 15-20 лет, а в сообществах высокой густоты с 25-30 лет (Булыгин, Ярмишко, 2001).

Макростробилы образуются в генеративных почках на концах побегов. Шишки по форме цилиндрические, длиной 6-16 см (Булыгин, Ярмишко, 2001), по некоторым данным 10-16 см (Комаров, 1934), на юге ареала длина шишек может достигать 15 см (Деревья, 2004) и 3-4 см в диаметре. Таким образом, размер макростробил варьирует от условий произрастания и соответственно генеративный потенциал растений. Семена яйцевидные, с заостренным кончиком, коричневые, 3-5 см длиной. Всхожесть семян ели высокая и качество семян не теряется в течение нескольких лет, чем активно пользуются при создании искусственных фитоценозов (лесные культуры) (Булыгин, Ярмишко, 2001).

В молодом возрасте сеянцы ели обладают медленным ростом, но с 5-10 лет скорость роста вырастает и может достигать 30-40 см в высоту в год. К 100 годам наблюдается замедление физиологических процессов, а в 250-300 лет наступает гибель растений. Однако в зависимости от экологических условий произрастания и индивидуальных особенностей некоторые деревья могут доживать до 500 лет (Булыгин, Ярмишко, 2001).

Ель европейская занимает обширный ареал в Европе (особенно в горных районах), в России распространена в северо-западных, западных и центральных районах европейской части РФ, в основном в пределах Русской равнины. На севере доходит до лесотундровой зоны, на востоке – до Уральских гор, на юге – до северной границы центрального Черноземья (Леса России: энциклопедия, 1995).

Данный вид требователен к влажности воздуха и почвы, богатству почвы минеральными веществами, это и является лимитирующими условиями ареала распространения ели европейской.

Согласно ряду источников, ель европейская является довольно зимостойкой (Булыгин, Ярмишко, 2001, Леса России: энциклопедия, 1995), однако это ее свойство уступает ели сибирской. Особенно ели европейской опасны поздневесенние и раннеосенние заморозки (Мамаев, 1983; Тихонов, Прутской, 2009).

Для ели европейской характерна высокая внутривидовая изменчивость, связанная с образованием климатипов, эдафотипов и множество морфологических форм. Связано это с широким ареалом ели.

По типу ветвления выделяют ель гребенчатую, плоскую, щитковидную, компактную формы. По форме кроны выделяют ель узко- и широко кронную, а по цвету ассимиляционного аппарата (хвои) – темно-зеленую, желтовато-зеленую и ярко-зеленую формы. По окраске шишек выделяют ель с красными и зелеными шишками. Велико разнообразие ели по типу строения коры (Леса России: энциклопедия, 1995; Булыгин, Ярмишко, 2001; Деревья, 2004). Выявление особей, обладающих высокими иммунными механизмами, по внешним, морфологическим показателям, является перспективным направлением, ибо дает устойчивые индикаторы.

ционные признаки отбора растений для целей создания искусственных фитоценозов (Иванчина, Залесов, 2017).

Данный вид обладает плотной древесиной, но в то же время не высокой устойчивостью к гниению, вследствие низкой концентрации экстрактивных веществ (Scheffer, Morrell, 1998).

Ель сибирская – имеет незначительные морфологические и биологические различия с елью европейской. Единственно верным отличительным индикационным признаком являются параметры макростробил и геометрическая форма кроющих чешуй (Мамаев, 1983).

В связи с этим многие отечественные и зарубежные дендрологи рассматривали ель сибирскую, как и ель финскую, в ранге подвидов, географических рас или климатипов ели европейской (Сукачев, 1938; Holmberg, 1922; Hulten, 1950).

Но в семидесятые годы XX века отечественным дендрологом Е.Г. Бобровым, на основе сравнительного морфологического анализа была доказана самостоятельность видов *Picea abies* и *Picea obovata* (Бобров, 1974; Бобров, 1978). Большинство современных ботаников поддерживают точку зрения самостоятельности видов *Picea abies* и *Picea obovata* (Мамаев, 1983; Булыгин, Ярмишко, 2001).

Длина шишек ели сибирской составляет 4-8 см, что значительно короче длины шишек ели европейской. Форма шишек яйцевидно-цилиндрическая, с широкими и закругленными семенными чешуями (Комаров, 1934; Мамаев, 1983; Булыгин, Ярмишко, 2001).

Ель сибирская встречается в северо-восточной Европейской части РФ до побережья Охотского моря, в том числе и в горных районах Урала, Алтая и Саян (Леса России: энциклопедия, 1995; Булыгин, Ярмишко, 2001).

Одним из самых зимостойких видов в роду *Picea*, является *Picea obovata* Ledeb. Данный вид не требователен к эдафическим условиям и произрастает как при высоком увлажнении, так и в условиях недостатка почвенной влаги. Как и все представители рода Ель не выносит резких перепадов абиотических факторов. Ель сибирская, в сравнении с елью европейской проявляет более высокую экологическую пластичность. Как и в отношении с предыдущим видом имеет целый

ряд экотипов и морфологических форм (Леса России: энциклопедия, 1995; Булыгин, Ярмишко, 2001).

Ель финская, гибридная или уральская – представляет собой вид, образовавшийся в результате интрогрессивной гибридизации *Picea abies* и *Picea obovata* на территории, где соприкасаются ареалы данных видов. Занимает территорию от горного Урала до Кольского полуострова и Верхней Волги. Доля участия ели финской в насаждениях разнообразна и увеличивается по мере удаления от центра ареалов исходных видов (Правдин, 1975; Бобров, 1978).

По данным ряда авторов единственным морфологическим отличием ели финской от исходных видов является строением семенных чешуй шишек. Макростробилы по размеру идентичны ели сибирской, но семенные чешуи более вытянуты по краю и сильнее зазубрены (Мамаев, 1983).

Ель финская незначительно изучена с эколого-биологической стороны. Однако многие авторы отмечают о незначительном ее отличии от ели сибирской. У данного вида наблюдается те же особенности варьирования признаков, что и у ели сибирской и европейской (Бобров, 1978; Мамаев, 1983; Орлова, Егоров, 2010; Ильинов, Раевский, Рудковская и др., 2011).

Данные по плотности древесины, химическому ее содержанию и соответственно ее устойчивости к патогенным организмам, в т.ч. и гниению, данные по ели европейской, сибирской и финской по всей видимости идентичны. Хотя больше всего изучена древесина ели европейской (Оболенская, Ельницкая, Леонич, 1991; Scheffer, Morrell, 1998).

1.1.2 Распространение еловых фитоценозов в России

Согласно палеоботаническим исследованиям, проведенным в XX веке, род *Picea* сложился и обособился около 200 млн. лет назад (Зауер, Кара-Мурза, Седова, 1954; Правдин, 1975; Восточноевропейские леса..., 2004).

В отношении возникновения таежных еловых фитоценозов наиболее распространенной версией является приполярное происхождение, основанное на том, что первоначальная область формирования таежных фитоценозов (в т.ч. еловых),

лежит к северу от современного ареала тайги. Таежные фитоценозы (леса) распространялись в направлении с севера на юг, под влиянием общего похолодания в миоцене, таким образом, сформировав зональный таежный тип растительности (Криштофович, 1946; Шиманюк, 1957; Юрцев, 1972; Шевелев, 1981).

В настоящее время еловые фитоценозы произрастают в холодном и умеренном поясах Северного полушария планеты, занимая значительную часть территории Европы, Азии и Северной Америки. В Российской Федерации (далее – РФ) ареал еловых фитоценозов тянется от западных границ до восточных. На Севере граница распространения ели совпадает с границей распространения древесной растительности, на юге граница проходит по линии – Рязань, Казань, Магнитогорск (Чертовской, 1978; Леса России: энциклопедия, 1995; Восточноевропейские леса..., 2004).

Несмотря на то, что еловые фитоценозы распространены по всей территории России, доля участия ельников от общей лесопокрытой площади варьирует от 10% в Азиатской части России до 30-50% в Европейской части России. Основные площади еловых фитоценозов сосредоточены на Севере Русской равнины, где они формируют ландшафт европейской тайги (Чертовской, 1978; Рысин, Савельева, 2002; Винокурова, 2003).

Согласно исследованиям, Чертовского В.Г. (1978) на севере и северо-востоке Европейской части России доля еловых фитоценозов достигает 50-63% (Пермский край, УР) и снижается до 28% на юге и юго-западе (Кольский полуостров, Мурманская область, Карелия и др.). В более поздних исследованиях Рысин Л.П. (2002) отмечает, что еловые фитоценозы на Кольском полуострове составляют 47% от лесопокрытой площади. В целом наблюдается повышение доли хвойных фитоценозов, в т.ч. и еловых в связи с использованием хвойных при создании искусственных фитоценозов. Так доля искусственных еловых фитоценозов (лесные культуры) выросла с 33% до 63% с 1966 по 1998 гг. (Восточноевропейские леса..., 2004).

В центральных районах Европейской части России, площади бывшего произрастания еловых фитоценозов освоены сельским хозяйством, частично вытеснены

осиной (*Populus tremula* L.) и березой (*Betula*). Так, в Волго-Вятском районе (Кировская и Нижегородская область, Республики Марий Эл, Мордовия, Чувашская) еловые фитоценозы занимают 19% от общей площади, тогда как на долю рассеяно-сосудистых видов (мягколиственные породы) приходится 43% (Рысин, Савельева, 2002; Восточноевропейские леса..., 2004; Комаров, 2009).

На северо-западе РФ, где часто повторялись лесные пожары и интенсивно проводились рубки, еловые фитоценозы заменялись сосновыми, в которые вновь активно внедрялась ель. Это было обусловлено тем, что долгое время лесоводы считали ель менее ценной лесной породой, в сравнении с сосной, а порой и даже сорной. В связи с этим даже географические культуры (искусственные фитоценозы на основе географически морфологических форм) ели начали закладывать гораздо позже, чем географические лесные культуры сосны (Писаренко, Редько, Мерзленко, 1992 б).

Еловые фитоценозы могут формироваться как с абсолютным доминированием ели, так и с участием других видов (кодоминантов). Фитоценозы, где ель составляет 90% и более особей, чаще всего встречаются в искусственных сообществах или в местах с оптимальными абиотическими факторами. Такие условия типичны для зеленомошных ельников. В таежной зоне кодоминантами еловых фитоценозов выступают осина (*Populus tremula* L.), береза (*Betula*), пихта (*Abies*) и сосна (*Pinus*). В зоне смешанных лесов к ним добавляются дуб (*Quercus*) и липа (*Tilia*) (Леса России: энциклопедия, 1995).

В Удмуртской Республике доля еловых фитоценозов (лесов) составляет 35,2% от площади лесных фитоценозов (33,5% по запасу), что делает ее основным лесосырьевым видом региона (Лесной план УР, 2019). Распределение еловых фитоценозов по территории республики неравномерное, и основные площади сосредоточены в северной части региона (74%), тогда как в южной части УР на долю ельников приходится 26% (Соколов, Петров, 2004). Однако в южной части республики встречаются районы с преобладанием еловых фитоценозов (Можгинское, Яганское лесничества), а в северной части в некоторых лесничествах доля еловых фитоценозов низка (Красногорское, Юкаменское лесничества). Согласно

материалам лесоустройства (1993-1997 гг.) основные площади еловых фитоценозов УР сосредоточены в лесничествах по линии юго-запад – северо-восток (материалы лесоустройства, 1993-1997; Лесной план УР, 2008; 2019).

1.2 Состояние еловых фитоценозов

1.2.1 Роль абиотических и биотических факторов, влияющих на состояние еловых фитоценозов

Ослабление и гибель темнохвойных фитоценозов в нашей стране фиксировались с 19-го столетия, как в искусственных, так и в естественных сообществах. В самой западной части России (Калининградская область) создавались искусственный еловые фитоценозы с абсолютным доминированием ели. Это привело к вспышке массового размножения шелкопряда-монашенки (*Ocneria monacha* L.). В результате повреждения хвои шелкопрядом, погибли еловые фитоценозы на площади более 100 тыс. га. (Писаренко, Редько, Мерзленко, 1992 а).

В Прикамье (Пермский край) были выявлены явления гибели еловых фитоценозов, созданных Теплоуховым А.Е. в 1880-1910 гг. Первые признаки ухудшения санитарного состояния искусственных фитоценозов ели, были выявлены в 1936-1940 гг. в возрасте 40-50 лет. Проведенные в 1936 г. исследования специалистами не выявили конкретные причины случившегося. Было высказано предположение о поражении фитоценозов корневой губкой (*Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk.) из-за высокой густоты. Вследствие высокой теневыносливости ели естественный отпад наблюдается крайне медленно. Порой даже к 100 летнему возрасту в еловых фитоценозах фиксируются растения, высаженные через 70-100 см. Высокая плотность стояния растений усиливает конкуренцию между растениями, ослабляя особи в борьбе за экологические ресурсы. Данное негативное явление нивелируется рубками ухода, проводимых на определенных стадиях онтогенетического развития растений (Писаренко, Редько, Мерзленко, 1992, а). Причинами ослабления и гибели еловых фитоценозов являются множество факторов различной природы. Но все же ученые XX столетия считали главным – абиотические

факторы (нестабильность погодных условий). Так, в работах Л.В. Любарского (1949, 1955) основной причиной гибели пихтово-еловых фитоценозов Дальнего Востока является нарушение гидрологического режима почв: периодически длительные весенне-летние засухи и переувлажнение почв. Этому же мнению придерживаются такие ученые, как В.П. Тимофеев (1939), Б. П. Колесников (1956) и К. П. Богатырев (1956).

Не оспаривая важности влияния доступной для растений влаги в почве, некоторые авторы отмечают первопричину морфологическую структуру и плодородие почв. По мнению Трегубова Г.А. (1960) на запас влаги в почве влияет мощность лесной подстилки и содержание органического вещества в почве, а именно степень гумусированности. Чем выше степень оподзоленности почвы, тем выше их каменистость, и соответственно меньше доступной влаги.

Неоспоримо, что вид, состав почв и их качественные характеристики играют заметную роль в определении продуктивности и состояния еловых фитоценозов. В свою очередь свойства почв напрямую зависят от фитоценозов. Все эдафические параметры коррелируют между собой, и концентрация на одном из показателей снижают достоверность полученных результатов. Изучая и анализируя лишь физические параметры почвы, создается представление не только о преимущественном, но и исключительном их значении в ущерб химической составляющей.

В своей работе Золатарев С.А. (1962), отмечал, что причиной гибели еловых сообществ является резкое изменение водного баланса почвы (отдавая первопричину влажности, связанную с физическими свойствами почвы), но не стоит исключать и других аспектов почвы. Автор особое внимание уделял доступности для растений таких элементов, как Са, Mg, К, Р и др. химических показателей почвы, включая микроэлементы.

Несмотря на важность доступной почвенной влаги, на устойчивость и в целом на состояние еловых фитоценозов, не стоит исключать из внимания баланс почвообразующих процессов, таких как гумификация и подзолообразование. В подзолообразовательный процесс значительный вклад вносят сами хвойные растения, в силу особой химической структуры лесного опада, содержащего в своем

составе смолоподобные вещества. Вследствие того, что смолистые вещества препятствуют разложению древесных остатков, а также в условиях промывного режима почв, значительное количество органики из лесной подстилки вымывается в нижележащие минеральные горизонты. Все эти особенности приводят к тому, что процессы подзолообразования превалируют над процессами гумификации, вызывая подкисление почвы.

Согласно работе, проведенной Говоренковым Б.Ф. (1966) изменение химической составляющей почвы может быть возможной причиной нарушения состояния елово-пихтовых сообществ. Вследствие длительного произрастания ели на одних и тех же местах обитания возникает токсичность почв из-за повышения кислотности. Это явление отмечено в работах и других ученых (Морозова, Куликова, 1968; Паршевников, Черных, 1968).

Одним из важнейших параметров, обуславливающих свойства почвы, является кислотность. Зачастую данный параметр зависит от наличия карбонатных групп в материнской породе, т.е. обусловлены геологическими причинами. Между тем, велика роль продуцентов в изменении кислотности почвы. Так в фитоценозах с преобладанием ели, параметры кислотности почв снижаются (становятся кислыми). Это обусловлено как почвообразовательными процессами (длительное разложение древесного опада с высоким содержанием смолистых соединений), так и химическими особенностями хвои. По данным ряда авторов (Иванов, 1970), рН хвои ели обыкновенной находится в пределах 3-3,5. В процессе длительного произрастания ели на одном месте за счет многократного поступления в почву хвои ели приводит к изменению параметров почвы в область снижения значения кислотности почвы.

Удивительным фактом является то, что массовая гибель особей в еловых фитоценозах при наступлении неблагоприятных факторов, чаще всего происходит в наиболее благоприятных условиях произрастания. При этом в неблагоприятных местах произрастания ели, хотя и наблюдается некоторый отпад, разрушение сообщества не происходит (Манько, 1987). По данным Кищенко Федора Васильевича (1979) у самых продуктивных деревьев, с высоким приростом по объему,

наблюдается менее выраженные вариации по приросту годичного кольца. Тогда как растения, находящиеся в угнетенном положении, способны к вариации всех элементов годичного кольца в широком диапазоне. С учетом того, что угнетенные растения способны к изменению морфологических параметров в зависимости от условий произрастания, то значит происходит и изменение физиологических параметров растения. Это свидетельствует о более широких адаптивных возможностях угнетенных растений.

Угнетение и гибель еловых фитоценозов, отмечаемая учеными XX столетия, в первую очередь наблюдалась в сообществах с абсолютным доминированием ели. Однородность насаждений формировали более бедные, в видовом отношении, сообщества. Подобные фитоценозы наиболее часто подвергались ветровалам и нападениям фитофагов.

Лесопатологические и другие исследования еловых фитоценозов в европейской части России не выявили массового усыхания на больших площадях, но зафиксировали локальные повреждения на региональном уровне. Наиболее неблагоприятное санитарное состояние наблюдалось в фитоценозах, где ель является абсолютным доминантом. Данные фитоценозы, обладая ограниченным видовым разнообразием, становились эпицентром вспышек массового размножения вредителей и болезней.

Видовой состав фитофагов (насекомых-вредителей) ели разнообразен, только стволовых вредителей насчитывается более 60-90 видов (Судейкин, Слудский, 1939; Чертовский, 1978; Сафронова, 2021). Из них наиболее часто заселяют ослабленные деревья ксилофаги из группы короедов: пушистый полиграф (*Polygraphus polygraphus* L.), типограф (*Ips typographus* L.), гравер (*Pityogenes chalcographus* L.) и др. (Чертовский, 1978).

Несмотря на видовое обилие насекомых-вредителей ели, массового распространения они не получили в связи с высокой смертностью. Особая роль в подавлении численности популяции короедов отмечена абиотическими факторами, энтомофагами и собственно внутривидовыми механизмами. Зачастую отме-

чалась почти полная гибель потомства короедов при воздействии низких температур (Огибин, Пряхина, 1969).

Еловые молодняки частично повреждаются долгоносиками, объедающими хвою и выгрызающими кору на побегах. В еловых молодняках выявлено 64 вида насекомых, в основном из отряда *Hymenoptera* (Ионайтис, Заянчкаускас, 1969)

В фитоценозах таежной зоны отмечается значительная потеря урожаев семян хвойных пород вследствие повреждения генеративных органов насекомыми и грибами. Из вредителей шишек и семян ели наиболее распространены шишковая листовертка (*Laspeyresia strobilella* L.) и шишковая огневка (*Dioryctria abietella* Schiff.). Потери урожая семян вследствие повреждения вредителями достигает 50%, а в годы урожая и до 90% (Стадницкий, 1976; Воронцов, 1982).

В таежных ельниках широко распространены грибные заболевания. На живых и отмерших стволах ели обнаружено около 20 видов грибов. Наиболее часто встречаются *Fomitopsis pinicola*, *F. annosa*, *Phellinus pinivarabietis*. Часть из них типичные сапрофиты, участвующие в переработке отмершей древесины и ее минерализации. Другая часть грибов (*F. annosa*, *Phellinus pinivarabietis*) – активные паразиты, поселяющиеся на растущих деревьях. Вначале они вызывают гниль древесины ствола и корней, а затем и гибель дерева. Деятельность паразитных грибов наносит заметный ущерб в фитоценозах, вызывая поражение до 60% особей. Степень пораженности еловых фитоценозов грибными заболеваниями зависит от условий произрастания растений. Обилие паразитных грибов и их активность изменяется от географических условий, возраста особей ели, проведенных хозяйственных мероприятий и биогеоценотических условий. В еловых фитоценозах фаунальность уменьшается с юга на север. Наиболее высокая пораженность и обилие патогенных грибов отмечается в высокопроизводительных еловых фитоценозах (Алексеев, 1969; Мелехова, 1954; Усков, 1963; Соколов, 1963; Гниненко, 2014).

В еловых фитоценозах распространены болезни ассимиляционного аппарата. Наиболее часто хвоя ели поражается обыкновенным (*Lirula macrospora* (R.Hartig) Darker) и бурым шютте (*Herpotrichia pinetorum* (Fuckel) G. Winter). На открытых участках и в питомниках массово встречаются заболевания молодняков ели, вы-

зываемых ржавчиной хвои (*Chrysomixa Ledi* D.B). Ель наиболее интенсивно поражается этим грибом в наиболее освещенных и открытых местах. В годы благоприятные для развития данного гриба отмечается пораженность до 100% особей (Мелехов, 1946; Ткаченко, Келдыш, Каштанова и др., 2018).

В естественных фитоценозах УР как в прошлом, так в настоящее время встречаются, с периодическими вспышками массового размножения, листо- и хвоегрызущие фитофаги – *Dendrolimus sibiricus* Tschetw., *Ocneria dispar* L., *Neodiprion sertifer* Geoffr., *Bupalus piniarius* L., *Ocneria monacha* L., *Cacoecia crataegana* Hb., *Coleophora laricella* Hb., *Evetria resinella* L., *Evetria turionana* Hb., *Aradus cinnamomeus* Panz. В искусственных фитоценозах (лесные культуры) корневая система молодых растений повреждается хермесами и майским хрущом (*Melolontha hippocastani* F.) Вспышки массового размножения вредителей ассимиляционного аппарата в основном фиксировали в XX столетии (с 1956 по 1994 гг.), однако с начала 2000-х годов очаги массового размножения перечисленных вредителей не были зафиксированы (Бердинских, Вахрушев, 2011; Бердинских, Соколов, 2012).

Согласно Лесному плану (2008), главной причиной неблагоприятного фитопатогенного фона в лесных сообществах республики, особенно в спелых и перестойных ценозах, были грибные инфекции. Эти инфекции приводили к снижению устойчивости фитоценозов и, как итог, значительным потерям деловой древесины. В связи с этим, решению данной проблемы на региональном уровне было посвящено множество исследований (Касимов, Бердинских, Соколов, 2010; Бердинских, Соколов, 2011; Бердинских, Соколов, 2012).

Деструктивная гниль ксилемы в комлевой части хвойных в УР связана с жизнедеятельностью сосновой и еловой губки, трутовика Гартига (*Phellinus hartigii* (Allesch. et Schnabl)), трутовика Швейница.

Корневая губка наносит значительный экономический ущерб республике. Этот патоген поражает сосновые и еловые леса по всей территории Удмуртской Республики. Наиболее уязвимы к заражению патогеном фитоценозы с высокой плотностью и взрослые деревья.

Довольно часто в питомниках лесных культур УР встречаются болезни сеянцев и саженцев, возбудителями которых также являются грибы. Сеянцы, особенно при высокой густоте, поражаются *Fusarium*, очень часто при высокой влажности серой плесенью (*Botrytis cinerea* Perc.), в процессе выпревания – снежным (*Phacidium infestans* Karst.), обыкновенным (*Lophodermium pinastri* Chev.) и низинным (*Lophodermium abietis* Rostr.) шютте. Своевременные предпосевные мероприятия (стратификация, предпосевная обработка, мульчирование) значительно снижают риск развития довсходовой формы инфекционного полегания (Касимов, Бердинских, Соколов, 2010).

Как показали микологические и фитопатологические исследования еловые фитоценозы довольно часто поражаются различными патогенными организмами. Несмотря на присутствие значительного количества вредителей еловых сообществ их санитарное состояние на протяжении практически всего XX столетия оставались стабильными. Учеными не зафиксированы массовые распространения вредных насекомых и болезней, приведшие к значительному ущербу в лесном хозяйстве, охватывающему несколько регионов страны (Чертовской, 1978; Мурзов, Гуськов, 1993; Восточноевропейские леса..., 2004).

Основной причиной деградации еловых фитоценозов выступают неблагоприятные экологические факторы (абиотического и биотического характера), но в особенности резкие их изменения. Природные факторы ограничены по территории и времени воздействия и как только они возвращались к исходным своим параметрам, еловые фитоценозы возвращались к исходному состоянию.

1.2.2 Современное санитарное состояние еловых фитоценозов

Основной причиной сокращения еловых фитоценозов в XIX и XX столетии являлась интенсивная эксплуатация лесных ресурсов и лесные пожары (Воронов, 1950; Рысин, Савельева, 2002), не исключая влияния патогенной биоты. Разнообразие экологических факторов не всегда имеют одинаковое значение для развития вида. Орографо-эдафические условия, роль абиотических факторов, особенности патогенной биоты создают необходимость изучения каждого случая усыхания

индивидуально. Гомеостатические свойства елового фитоценоза зависят как от его жизненного состояния, так и силы воздействия факторов внешней среды. Явления гибели лесных фитоценозов в России известны с XIX века и были связаны с природными условиями и игнорированием научных подходов при создании искусственных фитоценозов (создаваемые моносообщества на обширных площадях). Однако, уже в конце XX столетия массовые усыхания еловых фитоценозов в России приняли каскадный характер, охватывая все больше регионов, приобретая масштаб экологической катастрофы. Так в конце 1990-х годов фиксировалось увеличение площади фитоценозов, пораженных вредителями и болезнями в 6 раз в сравнении с 1970-ми годами. И по прогнозным данным санитарное состояние их ждало только ухудшение (Алексеев, 1980; Горшков, 1990; Восточноевропейские леса..., 2004; Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов..., 2007).

Особую обеспокоенность исследователей вызывает снижение устойчивости лесных фитоценозов на фоне глобального изменения климата (Smith, Reynolds, 2003; Brohan, Kennedy, Harris, 2006; Almeida, Sands, Bruce et al, 2009). Экстремальные климатические явления, такие как засуха, представляют собой факторы нарушения фитоценозов, которые могут вызвать снижение роста, отмирание и гибель, как отдельных особей, так и всего сообщества. Еловые фитоценозы способны формировать устойчивые системы в различных условиях произрастания, в т.ч. и в экстремальных, не теряя устойчивости. Но если происходит резкое изменение факторов в короткий промежуток времени это приводит к гибели фитоценоза на значительных площадях. Фиксируемые в настоящее время масштабные климатические изменения, несомненно скажутся на частоте и, что самое главное, на силе экстремальных погодных условий (Комин, 2003; Голубятников, Денисенко, 2009; Анисимов, Жильцова, Ренева, 2011; Замолодчиков, Краев, 2016; Piraino, 2020). В работе Коломыца Э.Г. (2005) показаны прогнозы последствий потепления климата, по мнению автора, способствующие к смещению границы таежной зоны к северу, а значит к сокращению естественного ареала еловых фитоценозов.

В Европе данное явление распространилось на значительные площади, охватив при этом свыше десяти видов древесных растений (Konôrková, Vedernikov, Zagrebín et al, 2020).

В Чехии, в результате повреждения почек патогенном *Gemmatyces picea*, были повреждены порядка 80% насаждений ели колючей на площади 8800 га. Впервые данный патоген был выявлен в 2009 году. Хотя было выявлено несколько устойчивых генотипов к данной болезни, перспективы выращивания ели колючей, в качестве экзота, в естественных сообществах Чехии посчитали нецелесообразным. Это связано с выявлением других патогенов и вредителей причастных к повреждению искусственных фитоценозов ели колючей, таких как *Lophodermium piceae*, *Sirococcus conigenus* и *Elatobium abietinum* (Černý, Pešková, Soukupetal, 2016).

Увеличение площадей усыхающих хвойных фитоценозов (сосновых, елово-пихтовых, лиственничных), связанно с развитием корневых гнилей, отмечается и в восточно-европейских странах. В Польше и в соседней Словакии за последнее десятилетия значительно увеличились площади фитоценозов, пораженных корневой губкой. Распространение этих заболеваний привели не просто к уменьшению выхода делового баланса, но и к увеличению интенсивности отпада деревьев (Sierota, 1998; Leontovyc, Kunca, 2006).

Негативные тенденции ухудшения состояния фитоценозов активно проявляются не только на материковой части Европы, но в таких странах как Ирландия и Великобритания, несмотря на островное их происхождение. В последние годы эти страны пережили ряд вспышек инвазивных вредителей *Phytophthora ramorum* Werres (патоген лиственницы), *Hymenoscyphus fraxineus* (Т.Кowalski) (патоген ясеня), *Paropsisterna selmani* Reid&de Little (патоген эвкалипта), вызвавших гибель искусственных фитоценозов (Tuffen, Grogan, 2019).

Одной из самых важных древесных видов Европы, как с экономической, так и с экологической точки зрения является ель обыкновенная (норвежская). Благодаря своим высоким характеристикам древесины данный вид растения был массово посажен до пределов своей ниши, где она особенно восприимчива к жаре и

засухе из-за своей поверхностной корневой системы. По этой причине в Европе ель массово поражается гниlostными грибами (*Heterobasidion annosum*, *Armillaria*) и короедами (Caudullo, Tinner, Rigo, 2016).

Европейские исследователи уделяют особое внимание повышению устойчивости еловых фитоценозов, особенно на границах их ареала. В работе T. Nilmers et al. (2020) рассматриваются способы увеличения биологического разнообразия в горных еловых фитоценозах. Авторы подчеркивают, что повышение биоразнообразия экосистемы является ключевым фактором устойчивости фитоценоза.

Особо следует отметить работы ученых скандинавских стран. Умеренно континентальный климат и бедность почв этого региона, способствовало формированию низко продуктивных фитоценозов, являющихся преобладающими в данном регионе. Такие сообщества выводились из использования в связи с их низкой продуктивностью, но при этом возрастала нагрузка на высокопродуктивные фитоценозы в связи с интенсификацией лесного хозяйства. На фоне общего ухудшения санитарного состояния фитоценозов Европы и изменения климата в мире, скандинавские ученые предложили одну из мер по повышению биоразнообразия. Ученые считают необходимым условием устойчивости фитоценозов наличие древесного опада. Отмечается ее важная роль в балансе не только круговорота веществ, но и как основного фактора, способствующего жизнедеятельности более чем 7500 видов живых организмов, неразрывно связанных с разложением мертвой древесины (Jonsson, Ekström, Essenetal, 2016; Sandström, Edman, Jonsson, 2020; Shaw, Ritokova, Lan et al, 2021).

Процессы распространения патогенных организмов развиваются и на североамериканском континенте, охватывая несколько видов сосен, елей и пихты. Процесс усыхания бореальных фитоценозов в Северной Америке также распространен на огромных территориях. «The State» – по отчетным данным официальных карантинных служб Южной Каролины (США) фиксируются масштабные деграционные процессы в сосновых фитоценозах Тихоокеанского побережья Канады. Причиной данного процесса является жизнедеятельность дендрофага – *Dendroctonus ponderosae* Hopkins. Только за период 2000-2015 гг. усохли более

2000 га сосновых фитоценозов (Skerrit, 2020). Хотя *Dendroctonus ponderosae* Hopkins является основным вредителем в западной части США и Канады, также он впервые выявлен в штате Колорадо, что говорит об изменении ареала данного ксилофага (Jose, 2019).

Сокращение бореальных фитоценозов по всей территории биома начали проявляться с 90-х годов XX столетия (Cowling, 1986). Данный процесс динамичен во времени и пространстве, далеко не всегда сопровождается гибелью фитоценозов. Сейчас, когда установлено, что он охватывает всю бореальную зону, вполне оправдано говорить о его глобальных масштабах.

Причинами деградации и усыхания фитоценозов могут быть различные факторы и на сегодняшний день выдвинуто более 170 различных гипотез, многие из которых подтверждены экспериментально (Rehfuess, 199; Шиятов, Мазепа, 2007; Шиятов, 2009). Значительное количество из них связано с повреждением фитоценозов в результате антропогенного загрязнения окружающей среды. Особенно данная проблема актуальна для промышленно-развитых регионов с крупными технологическими центрами (Раевич, Саэт, Смирнова, 1982; Робакидзе, Торлопова, Бобкова, 2010; Зайцев, Кулагин, Уразгильдин и др., 2017; Гиниятуллин, Кулагин, Зайцев и др., 2018).

Происходящие в настоящий момент изменения в лесных сообществах Северного полушария не связаны с естественными сукцессионными процессами, способными вернуть фитоценоз в исходные условия или направить их к новому состоянию. Утрата устойчивости лесными сообществами, состоящими из различных древесных видов, в различных географических точках в относительно короткий геологический промежуток времени подтверждает, что основной причиной данного явления являются глобальные процессы, протекающие в биосфере. Это требует иного подхода для планирования работ по управлению искусственными фитоценозами (Тренин, 2007; Романюк, Загидуллина, Книзе, 2009; Крапачевский, Тепляков, Яницкая и др., 2009; Серов, Герасимов, Попова, 2015).

Несомненно, данные процессы связаны с антропогенной деятельностью и глобализацией мировой экономики (Габдрахимов, Сабирзянов, 2012; Magney, Bowling, Loganetal, 2019; Kennel, Yulaeva, 2020).

Процесс гибели лесных фитоценозов динамичен во времени и охватывает практически все регионы Северного полушария, в т.ч. и территорию России.

В Российской Федерации массовая гибель лесных фитоценозов связана с еловыми фитоценозами, которые сосредоточены на Севере Европейской равнины. Эти процессы начались с 1997 г., а наиболее масштабные процессы пришлись на период с 2004 года по 2012 г. (Архангельская область). В отдельные годы усыхание достигало 25 и более тыс. га. Средняя площадь гибели еловых фитоценозов, с 2009 по 2019 гг., установленная по данным Минприроды и Центра защиты леса Архангельской области составляет 13,2 тыс. га в год. Основными причинами (95% от общей площади погибших фитоценозов) ухудшения санитарного состояния и гибели фитоценозов являются воздействие неблагоприятных погодных условий и ухудшение почвенно-климатических факторов, на фоне которых развиваются патогенные организмы (Цветков, Цветков, 2007; Лесной план Архангельской области, 2018).

Помимо Архангельской области рассеянные очаги усыхания еловых фитоценозов фиксируются в Ленинградской, в Новгородской, в Псковской областях и Карелии. Гибель ельников наблюдается не только на северо-западе России, но и в южных районах страны (Московская, Брянская и Калужская области) (Жигунов, Семакова, Шабунин, 2007; Алябьев, 2013).

Анализ площадей погибших фитоценозов в России показывает, что их санитарное состояние неуклонно ухудшается на протяжении последних десятилетий. Ключевыми факторами, приводящими к гибели еловых фитоценозов, выступают лесные пожары, болезни и вредители, которые, в свою очередь, часто провоцируются или усиливаются неблагоприятными погодными условиями (Шевченко, 1986; Ролл-Хансен, Ролл-Хансен, 1998; Семенкова, 2002; Минкевич, Дорофеева, Ковязин, 2011).

Возможно, что из-за трудности идентификации причин гибели и не возможности проведения соответствующих обследований в результате труднодоступности, часть фитоценозов, погибших в результате поражения корневыми гнилями и/или фитофагами, была учтена в графе погибших из-за воздействия неблагоприятных погодных условий.

Таким образом данные, представленные в материалах экспертных организаций и научных отчетах, могут существенно отличаться от официальной статистики контролирующих органов. Это обстоятельство усугубляется устаревшими лесоустроительными материалами.

В Удмуртской Республике, как типичного региона Европейской части РФ, также охватила проблема гибели еловых фитоценозов. Это связано с волнами засухи, вызванными изменением климата (Лесной план УР, 2019). Неблагоприятные климатические условия не только ослабляют ельники, но и способствуют вспышкам размножения короеда-типографа (*Ips typographus* L.) (Обзор санитарного и лесопатологического..., 2014). Гибель еловых фитоценозов от жизнедеятельности типографа наблюдается не только в УР, но и во всех регионах России с высокой долей ельников (Маслов, 2010; Алябьев, 2013; Мандельштам, Селиховкин, 2020).

В связи со вспышками массового размножения данного короеда внимание ученых к типографу возросло. Это вызвано объективными причинами, а именно тем, что усиление негативного антропогенного воздействия создают благоприятные условия для развития и размножения короедов, требующих пристального к ним внимания (Маслов, 2010; Мандельштам, Селиховкин, 2020) и разработкой ответных мер по снижению негативного их влияния (Селиховкин, Варенцова, Поповичев, 2017).

1.2.3 Размножение короеда-типографа и усыхание еловых фитоценозов

Актуальность изучения взаимоотношений растений и насекомых-ксилофагов возросла на рубеже XX и XXI веков, в период активного преобразования климатических факторов. Повышение температуры и нестабильность осадков крайне негативно сказались на санитарном состоянии растений, что в конечном итоге

привело к ослаблению лесных фитоценозов целых регионов, а порой и к их гибели. В силу особенностей проводящей системы и экофизиологических параметров голосеменных растений особо начали страдать хвойные сообщества, доминирующие в бореальной зоне планеты. В особом ряду стоят темнохвойные сообщества, особенно еловые, обладающие поверхностной корневой системой и в наибольшей степени, страдающие от нестабильности атмосферных осадков. Это явление приводит к ослаблению защитных механизмов растений, что способствует распространению патогенных организмов (Воронцов, 1981; Семенкова, Соколова, 2003; Голосова, 2003). Особенно данное явление проявляется в тех сообществах, где ель является абсолютным доминантом.

Из огромного количества фитофагов особо следует отметить ксилофагов из группы короедов. Эти насекомые не только вызывают гибель еловых фитоценозов, но и наносят непоправимый вред хозяйственной деятельности, снижая качество пилопродукции. Наиболее часто заселяют ослабленные деревья пушистый полиграф (*Polygraphus polygraphus* L.), короед-типограф (*Ips typographus* L.) и короед-гравер (*Pityogenes chalcographus* L.). И только короед-типограф получил особое внимание как наиболее опасный короед Евразии. Опасность данного вредителя связана с его высокой плодовитостью (106-162 яйца/самка) и прожорливостью (Weslien, Regnander, 1992; Dippel, Heidger, Nicolaietal, 1997; Мандельштам, Селиховкин, 2020). Ослабление и гибель еловых фитоценозов после аномально высоких температур и недостатка осадков в 2010 году в Восточной, Западной Европе и в Европейской части России, сформировали благоприятные условия для развития типографа. Обширная кормовая база и мягкие зимы благоприятно сказались на жизнедеятельности короеда-типографа.

Короед-типограф, типограф или большой еловый короед Ips typographus L. относится к семейству короедов *Scolytidae*, подсемейству *Irinae* (*Scolytinae*) отряда жуков *Coleoptera* (рисунок 1.1). Распространен типограф по всей Европе за исключением степной зоны, в Сибири, на Дальнем Востоке (включая Камчатку, Сахалин, Южные Курилы), Закавказье, в Казахстане, Северной Африке, Турции, Монголии, в Северном Китае, на Корейском полуострове и с недавних пор заве-

зен в Северную Америку. Основным кормовым растением короеда является представители рода Ель – европейская, или обыкновенная, сибирская, аянская (*P. jezoensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.), восточная (*P. orientalis* (L.) Link); иногда повреждает сосну обыкновенную (*Pinus silvestris* L.). В Сибири вредит также кедру сибирскому (*Pinus sibirica* Du Tour), корейскому (*P. koraensis* Siebold et Zucc.), лиственнице сибирской (*Larix sibirica* L.) и даурской (*L. daurica* Rupr.). Может развиваться на пихте сибирской (*Abies sibirica* L.), сахалинской (*A. sachalinensis* Fr.Schmidt), других видах хвойных видов. Отмечалось поражение короедами даже лиственных деревьев, таких как осину (*Populus tremula* L.) (Маслов, 2010). Однако по данным ряда авторов в большинстве случаев типограф приурочен только к видам ели и на других древесных растениях не был зафиксирован (Старк, 1952; Гороностаев, 1970; Никитский, Ижебский, 2005; Селиховкин, Ахматович, Варенцова и др., 2018). Таким образом, данный вид насекомого обладает не только обширной кормовой базой, но и широким ареалом распространения.

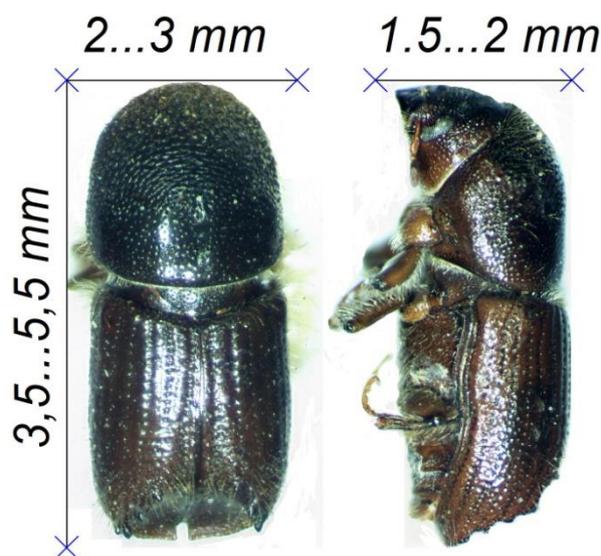


Рисунок 1.1. Внешний вид короеда-типографа (*Ips typographus* L.)

В пределах своего обширного ареала короед-типограф обитает в самых различных экологических условиях. Главным фактором его распространения являются деревья кормовых видов (Яхонтов, 1969; Шевырев, 1998). В России короед типограф обитает практически повсеместно в зоне произрастания представителей

рода ель, в меньшей степени сосны сибирской кедровой, лиственницы и др. Более подробная характеристика короеда, его поведение и ареал описаны в работе А.Д. Маслова (2010).

В связи с высокой экологической пластичностью короед-типограф, в условиях потепления климата, начал активно распространяться на север Европейского континента, а в местах естественного ареала начал формировать вспышки массового размножения, в т.ч. за счет формирования сестринских поколений (Маслов, 2010; Селиховкин, Варенцова, Поповичев, 2017).

Очаги распространения данного вредителя периодически возникают в разных странах, но приурочены к ареалу ели, чаще – в ельниках со сниженной устойчивостью в т.ч. в спелых и перестойных ельниках. Короед-типограф редко заражает здоровые особи и способен формировать очаги в ослабленных системах. Для формирования массового размножения необходимо благоприятное сочетание нескольких факторов, от температуры и влажности до обширной кормовой базы. Некоторыми учеными выявлена взаимосвязь вспышек типографа с периодами солнечной активности, которые сопровождаются летними засухами и морозными зимами. Обзор вспышек массового размножения и анализ их причин на территории России приведен в трудах О.А. Катаева (1983а; 1983б) и А.Д. Маслова (2010). Опасность короеда типографа – высокая репродуктивная способность. При благоприятных погодных условиях типограф способен давать до двух основных поколений и до двух дополнительных (сестринских) поколений (Маслов, 2010). По данным Селиховкина А.В., Варенцовой Е.Ю., Поповичева Б.Г. (2017) в Ленинградской области были зафиксированы лишь одно основное и одно сестринское поколение типографа. По всей видимости, на количество основных и сестринских поколений короеда в большей степени влияют погодные условия не только зимы, но весеннего и летнего периодов, а также наличие кормовой базы. При благоприятных условиях происходит взрывное увеличение численности насекомых, приводящее к уплотнению популяции. Это, в свою очередь, вызывает агрессивность насекомых, вызванная внутривидовыми механизмами, способствующая заселению не только здоровых особей ели, но и нападению на другие виды дре-

весных растений. Заселенные короедом деревья погибают в короткий период времени (от 2 недель до 1 месяца).

Высокая смертность ели в короткий промежуток времени после заселения короедом связана как с высокой плотностью, так и с переносимой короедом патогенной, по отношению к ели, микрофлорой. Взрослые особи елового короеда переносят споры деревоокрашивающих (синеокрашивающих) и иных патогенных грибов на поверхности тела и в пищеварительном тракте. В процессе прокладки ходов короедами происходит внедрение спор видов *Ophiostoma* и *Ceratocystis* в состав флоэмы и камбий растения. Размножение грибов и развития системы гиф нарушает проводящую систему дерева. Это приводит к снижению транспирации и ассимиляционной активности фотосинтетического аппарата. Снижение фотосинтетического потенциала приводит к снижению терпенов в тканях растения. Гифы гриба *Ceratocystis polonica* способны прорасти сквозь трахеи и трахеиды дерева, нарушая транспорт воды в растении, в конечном итоге приводящий к высокому уровню смертности. Активное развитие патогенных грибов, нарушающих иммунные механизмы растения, формирует благоприятную среду для развития личинок типографа. Многие патогенные грибы образуют длинноклювые перитеции, которые торчат из стен туннелей насекомых и выделяют липкие массы аскоспор, прилипающие на поверхность тела нового поколения короедов, готовых вылететь и атаковать новые особи. Формирующиеся симбиотические связи короедов и микромицетов являются залогом их выживания. Одним из наиболее эффективных взаимодействий образуются между *Ips typographus* и патогенном древесных растений *Ophiostoma polonicum* Semasko. (Furniss, Solheim, Christiansen, 1990; Viiri, Lieutier, 2004; Lieutier, Yart, Salle, 2009). В работах W. Siemaszko (1939) отмечалось, что взрослая особь короеда-типографа питалась перитециями гриба *O. polonicum*. В результате чего ученый предположил, что споры *O. polonicum* попадают в проводящую систему дерева как с поверхности тела короеда, так и через пищеварительный тракт. Это позволяло заражать дерево спорами гриба в момент атаки (вгрызания), даже в случае последующей гибели насекомого носителя.

Помимо этого, высокая смертность ели связана с другими видами короедов, которые наряду с типографом поражали ослабленные растения. Наиболее распространенными являются: короед-двойник *Ips duplicatus* (Sahlberg), гравер *Pityogenes chalcographus* (L.), полиграф *Polygraphus* (L.), *P. subopacus* (Thomson), *Polygraphus* sp., еловая жердняковая смолевка *Pissodes harciniæ* Herbst. и черный усач *Monochamus* spp. (Селиховкин, Ахматович, Варенцова и др., 2018).

Вспышки массового размножения и огромный эколого-экономический ущерб от жизнедеятельности типографа в еловых фитоценозах России и многих европейских стран наблюдались на протяжении многих лет, начиная с XIX века до наших дней, вызывая существенный ущерб для экономики разных стран и экологической обстановки целых регионов.

Так, в северо-восточной Франции, ущерб от деятельности короеда-типографа достиг 100 000 м³ в 1991 году, в 1992 году потери уже составили 212 500 м³ древесины, а в 1993 году – 113 000 м³ (Viiri, Lieutier, 2004). Вспышки массового размножения типографа были зафиксированы с 1990-х годов в Южных Альпах Италии. В связи с чем, с 1994 г. ведется мониторинг ущерба, наносимого *I. typographus*, в еловых фитоценозах (покрытие около 65 000 га) региона Фриули-Венеция-Джулия (Италия). Такие масштабные мероприятия обусловлены тем, что с 1994 по 2003 годы средний ущерб от жизнедеятельности короеда составлял в общей сложности около 950 м³ в год. Тем не менее, ущерб, зафиксированный в 2004 г., составил уже 8100 м³. Это значительные потери для экосистемы Южных Альп, что потребовало применения специальных программ по мониторингу состояния еловых фитоценозов и по снижению потерь, ожидаемых в последующие годы (Faccoli, 2002; Faccoli, Stergulc, 2008).

Большие потери в лесной экономике наблюдаются и в Швеции. Потери от распространения типографа превысили потери от лесных пожаров. Поскольку, насекомые благоприятно себя чувствуют в более теплой и сухой погоде, ущерб, который они наносят, вероятно, будет расти в связи с общим потеплением климата (Engesser, Forster, Meieretal, 2002; Starn, 2019).

В прошлом основной причиной смертности ели в Европе являлось размножение короёда-типографа на фоне ветровала. Но повышение частоты летних засух и тепловых волн заменило ветровой фактор в качестве основной причины смертности ели. Эти явления начали формировать благоприятный фон для размножения короёдов (Kunert, 2020).

Экологическая пластичность и агрессивность данного насекомого вызывает опасность распространения его на другие континенты и островные государства. Глобализация экономики и активная международная торговля привела к увеличению числа случаев перехвата короёдов в морских портах Соединенных Штатов. В результате чего были обнаружены такие виды короёдов как *Ips typographus* и *Ips sexdentatus*. Проблема усугубляется сложностью идентификации насекомых, отсутствием экспертных идентификаторов, низкого качества образцов или неполной таксономией, что вызывает серьезную угрозу для фитоценозов Северной Америки (Zink, Tembrock, Timmetal, 2019).

Короёд-типограф известен лесоведам России с XVIII столетия, но масштабная борьба с ним не проводилась. Несмотря на то, что типограф вызвал гибель еловых фитоценозов, но вспышки массового размножения формировал, как правило, на ветровалах. Однако в Центральной России последняя крупная вспышка типографа началась в 2010 году. Причиной стало длительное отсутствие осадков, а с 2011 года очаг распространения вредителя приобрел трансграничный характер. Пик численности типографа пришелся на 2012 год, совпав с максимальным усыханием еловых насаждений. Это привело к истощению кормовой базы, вынудив насекомых мигрировать на другие участки ели и, в редких случаях, переключаться на сосну обыкновенную (*Pinus silvestris* L.). Наиболее массово короёд-типограф заселял сосну в Брянской и Калужской областях (Маслов, 2014). В Европе массовая гибель сосны обыкновенной от короёда-типографа стало относительно новым явлением для научного сообщества (Kunert, 2020).

На территории РФ с 2013 г. в размножении короёда-типографа исследователи начали фиксировать фазу кризиса. Весенняя заселенность ели короёдами была достаточно высокой (60-80% деревьев ели в очагах площадью каждый до 0,25 га), но

ежедневные осадки и довольно жаркая температура воздуха (+22-30 °С) стала причиной высокой смертности личинок. В результате неблагоприятных факторов среды, воздействующих на популяцию короеда, внутри- и межвидовой конкуренции, а также воздействия энтомофагов численность популяции короеда начала падать (Маслов, 2014). Это выразилось в отсутствии заселенности сосны, как вида, повреждаемого только в условиях высокой численности и отсутствии кормовой базы – ели (Wermelinger, 2004; Мозолевская, Липаткин, 2014).

Типограф предпочитает высокопродуктивные ельники на суглинистых и супесчаных хорошо дренированных почвах (зеленомошники, кисличные, разнотравные). Однако при высокой численности короеда, при которой наступает нехватка кормовой базы, его можно встретить и на влажных и более сухих типах ельников. Но все же определяющим моментом для короеда при выборе объекта заселения является жизненное состояние растений. Очаги распространения короеда-типографа – это высокопроизводительные, чистые еловые фитоценозы сильно ослабленные, усыхающие, с высоким количеством сухостойных деревьев. В местах вгрызания – потеки смолы в виде небольших капель или обильное смолотечение (зависит индивидуально от растения). Несмотря на то, что короед-типограф может атаковать любую часть ствола (от комля до верхушки), предпочтение отдается верхушечной части. Это может быть обусловлено как толщиной коры (более тонкая в сравнении с комлевой частью), так и, освещенностью и температурой (Nemes, Zumr, Stary, 1993; Duelli, Zahradnik, Knizeketal, 1997; Dutilleul, Nef, Frigon, 2000; Маслов, 2010).

1.2.4 Меры борьбы с короедом-типографом

Борьба с короедами, в т.ч. и с типографом, имеет свои трудности в силу их длительного развития в недрах древесины. В настоящее время применяют санитарные рубки (сплошные, выборочные) и феромоновые ловушки. Однако данные методы показывают их низкую эффективность (Маслов, 2010, Лесной план Архангельской области, 2018). Применение инсектицидов экономически не оправданы в связи с обширными площадями еловых фитоценозов в России.

В целом по России санитарные рубки показали нулевую эффективность, в связи с тем, что проводились данные мероприятия после вылета короедов. Для назначения санитарных рубок, необходимо проведение лесопатологического осмотра фитоценоза. Даже при самых быстрых лесо- и фитопатологических обследованиях утверждение лесопатологических карточек занимает по времени порядка 4 месяцев. Следовательно, санитарная рубка, направленная на удаление очага развития дендрофага не приводит к желаемым результатам. В сложившихся условиях методами борьбы с короедами, в очагах их развития, могут являться рубка «ловчих» деревьев, феромоновые ловушки, использование ос-наездников и др. Но для того, чтобы провести вышеперечисленные мероприятия на землях лесного фонда необходимо их согласование, которое осуществляется на основании лесопатологических актов. Пока проводятся исследования, по санитарной оценке, теряется, пожалуй, самый важный ресурс в борьбе с короедами – время. Обнаруженный дендрофаг за короткий промежуток времени либо прекращает свое существование, либо, что опаснее, приводит к формированию очага массового размножения насекомого (Селиховкин, 2017).

По данным Селиховкина А.В. (2017) появляются ряд проблем, связанных с невозможностью применения классических методов лесоводства в противостоянии вспышкам массового размножения короедов:

- невозможность проведения мероприятий по ликвидации очагов вредителей, вследствие некорректного отражения лесопатологического состояния древостоев и длительность процедуры обоснования принятых санитарно-оздоровительных мероприятий;

- отсутствие мотивации пользователей лесными участками (арендаторы, органы государственного управления) в получении экономической прибыли;

- санитарные рубки фактически способствуют созданию условий для размножения вредителей и распространения болезней. Назначение санитарных рубок определяется долей сухостойных или усыхающих деревьев, а не количеством деревьев, заселенных вредителями. После рубки в фитоценозах появляются ветровальные и ослабленные деревья вследствие проведенных мероприятий.

Данное обстоятельство в полной мере подтверждается проведенными санитарно-оздоровительными мероприятиями в Удмуртской Республике, когда санитарные рубки начали активно проводиться спустя 2-3 года после выявления гибели еловых фитоценозов (Лесной план, 2019) и лишь сводились к уборке захламленности, вырубке старого сухостоя.

Согласно данным Лесного плана УР (2019) на лесных участках, не предоставленных в аренду, лесопатологические обследования проводятся специалистами лесничеств в рамках своих должностных обязанностей (с учетом реорганизации, наблюдается нехватка специалистов), отдельное финансирование лесопатологических обследований на арендованных участках не проводится. Данное явление также негативно сказывается на принятии оперативных решений по ликвидации выявленных очагов короедов.

В сложившихся обстоятельствах необходим иной путь в борьбе с короедами, основанный на биологических, природоподобных технологиях. Одним из перспективных направлений является создание еловых фитоценозов с высокими защитными свойствами, основанными на биологическом потенциале самих растений.

Следует отметить, в местах развития короеда-типографа не происходит тотальной гибели особей ели. В этой связи немаловажным аспектом являются вопросы поиска и заселения кормовых деревьев короедами. Заселение одних особей и игнорирование других, обусловлено реакцией короедов на аттрактанты, выделяемые деревьями и, несомненно, ответной реакцией ели на заселение (Исаев, 1971; Маслов, 2010). Долгое время дискуссионным оставался вопрос о способности ксилофагов заселять здоровые растения. Экспериментально установлено, что ряд видов способны успешно заселять вполне здоровые деревья, вызывая гибель последних массовостью заражения. Однако, по данным ряда ученых, подобные явления являются исключением из общего ряда правил, согласно которому наиболее успешное развитие насекомых происходит на ослабленных и отмирающих деревьях (Бей-Биенко, 1971; Исаев, Гирс, 1975; Линдеман, 1993; Воронцов, 1982, 1995). Однако усыхание еловых фитоценозов во многих регионах Европейской части РФ, после аномально высоких температур 2010 г., представило ситуацию в ином свете.

Массовая гибель еловых фитоценозов несмотря на то, что агенты климатических факторов со временем вернулись в исходное состояние, фиксировалась длительное время (Алябьев, 2013; Мозолевская, Липаткин, 2014).

Здоровые деревья, в процессе жизнедеятельности, выделяют в воздух терпеновые соединения в виде летучих соединений смолистой части экстрактивных веществ, которые могут привлечь или отпугнуть насекомое в зависимости от выделяемого объема. Короеды, в период лета, по-видимому, ориентируются с помощью обоняния. В качестве привлекающих веществ выступают терпеновые соединения, такие как α - β -пинен, лимонен, частично камфенон (Rudinsky, 1968; Rudinsky, Novak, Svihra, 1970).

По существующим представлениям механизм привлекательности древесных растений для стволовых вредителей связан с запахами, источником которых становятся деревья на определенном этапе снижения иммунных механизмов. Реакция насекомых при выборе объекта заселения, обусловлена совместным действием раздражителей различной природы (от запаха до инфракрасных излучений и внешних параметров растения). Недостаточная изученность поведенческих реакций короедов в период первичной атаки короедов и механизмов восприятия информации ими из внешней среды оставляет множество вопросов. И как следствие возникают сложности по дифференциации элементов привлекательности для короедов (Исаев, Гирс, 1975).

После успешной атаки короеды начинают активно выделять феромоны – метилбутенол и цисвербенон, смешиваясь, эти вещества, начинают формировать популяционный аттрактант (агрегационный феромон), что в итоге вызывает этап массового заселения дерева-хозяина (Ильинский, 1958; Rudinsky, Novak, Svihra, 1970; Лебедева, Вендило, Плетнев, 2001).

В большинстве случаев гибель короедов в процессе заселения дерева связана с ответной реакцией растений. Растение начинает реагировать выделением смолоподобных веществ и на коре образуются смоляные вкрапления и/или подтеки, в которых можно обнаружить залитых живицей погибших короедов. Обычно это наблюдается у особей хорошего жизненного состояния на начальных этапах засе-

ления. Но вскоре в результате массового нападения короедов, очевидно, иммунная система не справляется и выделение живицы прекращается, что позволяет короедам беспрепятственно прокладывать свои ходы. Учеными не зафиксированы факты успешного противостояния еловых фитоценозов к атаке короеда-типографа (Маслов, 1990; Маслов, 2010).

Таким образом, экофизиологическое состояние особей ели и фитоценоза в целом является решающим фактором не только для привлечения короеда-типографа, но и играет важное значение в процессах размножения ксилофага. Выявление закономерностей во взаимоотношениях «короед-дерево» является важным элементом создания искусственных экосистем с устойчивым функционированием. Несмотря на явные корреляционные взаимодействия ели и короеда, физиологическая составляющая заселенного растения изучена не в полной мере. Слабым звеном в этом отношении является отсутствие данных о биологически активных соединениях в древесине ели в условиях заражения дендрофагом. Древесный ствол является важным компонентом растения, выполняя не только механическую функцию, но и являясь важной транспортной артерией питательных веществ между кроной и корневой системой дерева. В связи с чем именно часть древесного ствола, насыщенная полисахарами (камбиальный слой), является объектом нападения короедов. В пораженных органах могут концентрироваться вещества, пагубно влияющие на короедов, снижающие их активность, а порой и приводящие к гибели. Данное явление было продемонстрировано Исаевым А.С. и Гирсом Г.И. (1975) на примере лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.). Игнорирование биологически активных соединений древесины ели в условиях поражения короедами, носит односторонний, утилитарный характер при изучении устойчивости растений.

Отсутствие научных материалов и накопившиеся проблемы еловых фитоценозов Удмуртской Республики приводят к усугублению ситуации. Еловые фитоценозы, являясь доминирующим сообществом региона (Леса Удмуртии, 1997) и составляя 34% (по запасу) (Лесной план, 2019) от лесного фонда, имеют важное культурно-социальное и экономическое значение для республики. Сокращение

площадей еловых фитоценозов, а возможно их полное исчезновение, кардинально изменят ландшафт региона и приведут к существенным экономическим потерям в лесном секторе.

Выводы по главе 1

Род Ель характеризуется обилием видов (около 40). Большинство растений в пределах рассматриваемого рода крупные, в связи с чем темнохвойные фитоценозы в Северном полушарии планеты являются основой лесопромышленной экономики, как в России, так и в странах Европейского союза. В РФ произрастают 5 видов ели, из которых 3 вида встречаются в лесных сообществах Удмуртской Республики (ель европейская, ель сибирская, ель финская), формируя уникальный природный полигон для проведения исследований еловых фитоценозов.

Основной причиной гибели еловых фитоценозов выступают неблагоприятные экологические условия: недостаток или избыток влаги и почвообразовательные процессы. Наиболее часто данные явления фиксируются в искусственных сообществах, состоящих из монокультур. Ослабление еловых фитоценозов, вызванных неблагоприятными абиотическими факторами, особенно на фоне глобального изменения климата, ведет к развитию патогенных организмов. Объектом нападения короедов являются ослабленные особи. Но при их наличии короеды способны, особенно типограф, за короткое время образовывать несколько поколений и вызывать катастрофические явления массовой гибели еловых фитоценозов.

Для купирования очагов типографа, традиционные методы борьбы показали низкую эффективность, как в УР, так и в других регионах России. Следовательно, необходим поиск новых путей в борьбе с дендрофагами. Формирование высокоустойчивых еловых фитоценозов, сформированных из особей, обладающих высоким содержанием экстрактивных соединений в древесине, является перспективным направлением.

2 ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Географическое положение и климат Удмуртской Республики

Удмуртская Республика субъект РФ, располагается в восточной части Европы, к западу от Уральских гор, между параллелями 56°00' и 58°30' северной широты, меридианами 51°15' и 54°30' восточной долготы, в бассейнах рек Камы и Вятки. Территория УР простирается с севера на юг на 320 км, а с запада на восток – на 200 км. Площадь территории республики составляет 42,06 тыс. км². Находясь в центральной части материка, республика значительно удалена от морского побережья (Природа Удмуртии, 1972; Энциклопедия климатических ресурсов Российской Федерации, 2005).

Удмуртская Республика лежит у подножия Уральских гор, в Европейской части России и соседствует с Кировской областью, Пермским краем, республиками Башкортостан и Татарстан. Границы республики с соседними областями проходят по равнинно-холмистому ландшафту, что благоприятно сказывается на социально-экономических связях с соседними регионами (Лесной план УР, 2008).

Республика входит в Западную экономическую зону и относится к Приволжскому федеральному округу Российской Федерации. Вся территория региона делится на 25 административных районов. Столица республики - крупный промышленный город Ижевск с населением 630 тыс. чел. (Доклад об экологической обстановке..., 2019).

Климат УР умеренно-континентальный с продолжительной и холодной зимой, которая сопровождается обильными осадками, теплым летом и двумя переходными сезонами: весной и осенью (Лесной план УР, 2008).

Ветровой режим на территории республики определяется переносом воздушных масс, а также формой рельефа. В среднем за год преобладающим направлением ветра является юго-западное. В зависимости от сезона года преобладающие направления ветров республики сильно варьируют: юго-западный преобладает в зимний период, в летний период – западное, северо-западное и северное направ-

ление в переходные сезоны. Среднемесячная средняя скорость ветра в летний период составляет 2,0-3,5 м/с, в зимний – 3,0-4,5 м/с. Наибольшая скорость ветра наблюдается на юге УР, что связано с меньшей лесистостью территории и более ровным рельефом (География Удмуртии..., 2009).

Среднегодовая температура воздуха на территории УР является положительной и составляет на севере республики (г. Глазов) 1,9 °С, на юге – 3,1 °С (г. Сарапул). Самым теплым месяцем является июль со средней температурой воздуха +18-19 °С. Максимальная температура воздуха в северной и южной частях республики практически одинаковы, и составляют +37 °С на севере и +38 °С – на юге. Самый холодный месяц в году – январь. Среднемесячная температура в зимний период на севере составляет –15,2 °С, на юге –14,2 °С. Температура в январе может достигать величин –35-40 °С и ниже. Величина амплитуды годового хода меняется от 31,8 °С (на юге республики) до 33,1 °С (на востоке республики), таким образом, свидетельствуя об усилении континентальности в северо-восточной части УР (Воткинский район). Удмуртская Республика находится в умеренном поясе, отличающимся активной циркуляцией атмосферы, приводящей к значительным среднесуточным и среднегодовым температурным колебаниям (География Удмуртии..., 2009; Григорьев, Рысин, 2017).

Значительные температурные колебания приземного слоя воздуха влекут за собой высокую изменчивость влажности атмосферы по времени и в пределах всей территории республики. Влажность воздуха УР зависит от циклонов, формирующихся над Атлантическим океаном. Среднее количество осадков за год составляет от 500 до 600 мм. Но, несмотря на достаточное увлажнение, большая часть осадков выпадает в теплый период года (апрель-октябрь) – 397 мм, тогда как в зимний период выпадает – 176 мм.

На распределение атмосферных осадков по территории республики существенное влияние оказывает высота, форма и ориентация рельефа, наличие крупных лесных массивов, водных объектов, речных долин и т.п. В этой связи количество осадков по территории республики, как во времени, так и в пространстве характеризуется значительной неоднородностью.

Наибольшее количество атмосферных осадков наблюдается на юге (Можгинский административный район) и в северной части республики, где в среднем за год выпадает 635 мм в год. В центральной части республики (г. Ижевск, Селтинский и Увинский административные районы республики) среднегодовое количество осадков не превышает 560 мм в год, в южной части республики не более 500 мм в год (приложение Б).

На территории УР увеличение числа часов солнечного сияния происходит с северо-запада на юго-восток. Если на северо-западе продолжительность солнечного сияния за год в среднем составляет 1600 ч., то на юго-востоке УР она уже достигает 1950-2000 ч. В северо-западной части УР месячные значения продолжительности солнечного сияния наименьшие – 36-38 ч, а наибольшие значения наблюдаются на юго-восточной части республики – 43-45 ч.

2.2 Гидрография Удмуртской Республики

Удмуртская Республика имеет хорошо развитую речную сеть со множеством малых рек и ручьев. Материковые воды республики представлены реками, озерами, водохранилищами, прудами и болотами. Реки относятся к бассейну р. Кама и Вятка. Общая протяженность всех рек республики составляет около 30 тыс. км. Большинство водотоков имеет протяженность менее 10 км, их насчитывается более 7 тыс. шт., что составляет 95 % от общего количества рек республики (Ведомости длин и площадей водосборов рек Удмуртской АССР, 1973).

Распределение речной сети по территории УР, в силу неоднородности рельефа, неравномерное. Наибольшей густотой (0,60-0,70 км/км²) характеризуется север республики, тогда как на юге густота составляет 0,30-0,45 км/км². В центральной части республики данный показатель колеблется от 0,48 до 0,52 км/км². Обводненность рек определяется климатическим фактором и условиями подземного питания. Самые низкие значения модулей стока характерны для речных бассейнов южной части республики – 4,0-4,8 л/с на км². В центральных районах республики показатель обводненности рек повышается до 5,0-5,6 л/с на км², а в речных

бассейнах северной части УР данный показатель уже составляет 6,5-9,0 л/с на км² (Григорьев, Рысин, 2017). Весь речной сток относится к Камскому бассейну. Средний многолетний речной сток в регионе составляет 65,7 км³, и его основная часть ложится на такие крупные реки как Кама и Вятка. Объем стока воды, падающий на средние и малые реки республики, незначительный. Среднегодовой объем р. Чепца составляет 2,9 км³, р. Кильмезь и р. Вала – 1,73 км³, р. Иж – 1,08 км³ (Рысин, 1988).

Питание малых и средних рек УР осуществляется за счет атмосферных осадков (дождевые и весенние талые воды) и подземные источники. В связи с чем, в режиме питания рек четко проявляются такие периоды, как весеннее половодье, летняя межень, летние и осенние дождевые паводки, и активная зимняя межень (Рысин, 1988).

2.3 Рельеф и почвы Удмуртской Республики

2.3.1 Рельеф

Формирование рельефа УР началось со времен подъема морского дна в пермском периоде палеозойской эры. С тех пор сюда море не заходило, и поверхность развивается в условиях континентального режима.

Приуроченность республики к платформенной структуре обусловила равнинный характер рельефа. Орографию края составляют пластово-денудационные равнины с абсолютными отметками 100-300 м над уровнем моря. Однако сам рельеф, несмотря на равнинный характер, обладает сложной архитектурой. Это чередование речных долин и оврагов (с учетом разнообразия рек), дюнных всхолмлений и балок. Рельеф республики сложился под действием основных факторов рельефообразования: действие воды, ветра, льда и иных экзогенных сил Земли (Рысин, 1991; Илларионов, 1998).

На формирование рельефа республики активное влияние оказывают элювиальные и делювиальные процессы, протекающие под воздействием талых и дождевых вод (водная эрозия и частично ветровая).

Продукты выветривания горных пород (делювий и элювий), как правило, состоят из покровных красно- и желто-бурых суглинков и глин. Распространены они по всей территории УР, т.е. в основных четвертичных породах ледниковой эпохи. Однако довольно часто встречаются продукты разрушения буровато-красных карбонатных глин, продуктов выветривания пермских мергелей и др.

На орографию в значительной степени влияют особенности горных пород (химический состав и физическое строение). Так на юге республики правый берег р. Камы образован песчаниками казанского яруса пермской системы (с. Каракулино) (Вараксин, Ковриго, 1972; Ковриго, 2004; Рысин, Петухова, 2006).

Значительное влияние на систему рельефообразования оказывает система речных долин. Согласно данным ранее проведенных исследований величина горизонтального расчленения территории УР речными долинами составляет 0,441 км/км² (Рысин, 1995; Рысин, 1998).

Территория республики расчленена тремя куэстовыми грядами:

- южная, совпадающая с правым склоном долины р. Камы на ее нижнем широтном отрезке;
- центральная – Шарканско-Мултанская, разделяющая реки бассейна Чепца от рек бассейна Сивы, Ижа и Валы;
- северная – Кулиго-Пудемская, являющаяся водоразделом верховий рек Камы и Вятки с одной стороны и правобережных притоков реки Чепца с другой стороны (Григорьев, Рысин, 2008; Григорьев, 2015; Григорьев, Рысин, 2017).

Северо-восточная часть республики характеризуется самыми высокими абсолютными отметками рельефа, достигающими 326 м. Сарапульская возвышенность (юго-восточная часть) обладает высотой рельефа в 265 м над уровнем моря, отделяет притоки р. Кильмезь от правобережных притоков р. Иж. Можгинская возвышенность является водораздельной линией между левыми притоками р. Иж и правыми притоками р. Камы. Для данной возвышенности характерны абсолютные отметки рельефа, достигающие 249 м над уровнем моря. Кильмезская низменность вклинивается в западную часть Врехнекамской возвышенности. Для данной низменности характерны абсолютные отметки поверхности земли 200 м и

ниже. В целом поверхность низменности равнинная, слабоволнистая, сильно заболочена, залесена и труднопроходима (Атлас Удмуртской Республики, 2016).

В целом рельеф территории республики представлен холмисто-увалистой равниной, постепенно понижающуюся с севера на юг и с востока на запад. Рельеф УР отличается от рельефа Русской равнины более высокими абсолютными отметками, достигающими 300 м над уровнем моря и выше, значительным расчленением территории из-за долин рек и междуречий. Это обусловлено близким расположением Уральских гор, а также наличием широких долин рек Кама, Чепца и Кильмезь.

2.3.2 Почвы

Раздел почвы УР, в котором рассмотрены не только основные типы почв региона, но почвообразовательные процессы подготовлен на основе анализа представленных материалов (Пермяков, 1972; Кузнецов, 1994; Добровольский, 1999; Ковриго, Кауричев, Бурлакова, 2000; Классификация почв России, 2000; Добровольский, Урусевская, 2004; Ковриго, 2004; География Удмуртии..., 2009).

Разнообразие природно-климатических условий сказалось на почвообразовательных процессах. В УР сложились в период геологической истории, разные типы, рода и виды почв, с различными физическими и химическими свойствами. Территория УР располагается в пределах подтаежной и таежной зоны, что и способствовало большому разнообразию почв. Наличие значительных массивов хвойных лесов (еловые леса) и в условиях промывного режима почв распространены почвы подзолистого типа, на юге республики фиксируются серые лесные, на севере – дерново-карбонатные. И крайне редко (не более 1-2%) встречаются дерново-глеевые, дерново-аллювеальные и болотные почвы.

Более половины территории УР (по некоторым данным до 80%) занимают почвы подзолистого типа (разной степени оподзоленности). Образовывались они хвойными и смешанными лесами на песках и покровных суглинках. Подзолистый процесс, на данных видах почв, является преобладающим. Данные типы почв об-

ладают ярко выраженным подзолистым горизонтом: под лесной подстилкой (подзолы), под дерновым горизонтом (дерново-подзолистые).

В УР порядка 70% от всех подзолистых почв – это средне и сильно подзолистые. Данные типы почв сформировались в бассейнах крупных рек (водораздельное плато, на пологих склонах и на террасах речных долин).

Механический состав почв определяется материнской породой. По данному показателю почвы УР классифицируются на легкие и тяжелые. Легкие почвы формируются на эоловых песках и супесях, тогда как тяжелые – на покровных суглинках и глинах.

Серые лесные почвы расположены двумя крупными массивами на юге республики, ими занято около 13% всей территории республики. Данный тип почв имеет хорошо развитый гумусовый горизонт, и отличаются высоким содержанием гумуса (4,0-8,0%), гранулометрический состав глинистый и суглинистый. В зависимости от содержания гумуса серые лесные почвы подразделяются на светло-серые (3,0%), серые (3,0-5,0%) и темно-серые лесные (5,0-10,0%).

Дерново-карбонатные почвы образовались в местах с сильно изрезанным рельефом с выходом на поверхность пермских (карбонатных) пород, поэтому залегают на возвышенностях. Доля дерново-карбонатных почв в УР незначительна (не превышает 9% от территории республики). В большинстве случаев данные типы почв встречаются на территории Шарканского и Дебесского административных районов, меньше – в Кезском и Игринском районах. Среди них фиксируются на небольших территориях такие типы дерново-карбонатных почв, как типичные, выщелоченные и оподзоленные. Данные почвы характеризуются нейтральной реакцией почвенной среды (рН 6,1-6,9) и высоким содержанием гумуса (3,7-4,5%) и минеральных веществ (особенно подвижным фосфором и обменным калием).

При высоком расположении грунтовых вод, формирующих повышенное увлажнение, образуются дерново-глеевые. Данные почвы отличаются высоким содержанием минеральных веществ. Они располагаются по пониженным участкам рельефа, поймам рек, днищам оврагов и балок. Высокое увлажнение способ-

ствует формированию глеевых горизонтов, а также по всему профилю почвы видны признаки увлажнения. Высокие показатели Са в материнской породе и в грунтовых водах нейтрализует подзолообразование, в результате чего формируется гумусово-аккумулятивный горизонт, легко идентифицируемый.

В связи с хорошо развитой гидрографической сетью на территории УР встречаются пойменные или дерново-луговые почвы. Данные типы почв встречаются в долинах таких крупных рек как Кама, Чепца, Иж, Сива, Вала и др. Почвообразующие породы представлены аллювием и делювием, которые сносятся с окружающей территории, и поэтому они богаты микроэлементами. В пойме рек в связи с благоприятным микроклиматом и богатой луговой растительностью, формируется довольно мощный (20-30 см) гумусовый горизонт.

Болотные почвы приурочены в основном к притеррасным поймам больших и малых рек. Притеррасная часть поймы в речной долине является самой низкой частью и характеризуется застойным водным режимом, при котором происходит заболачивание почвы.

Наиболее характерными свойствами данных почв являются: кислая реакция почвенного раствора, низкое содержание элементов минерального питания, постепенный спад органического вещества с глубиной. Органические остатки (в основном растительного происхождения), в условиях недостатка атмосферного кислорода, не минерализуются, как и не гумифицируются, а происходит формирование торфяного слоя. Среди болотных почв, преобладают почвы низинного типа.

2.4 Фитоценозы Удмуртской Республики

Территория УР находится в Камско-Печерско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской таежной провинции, относящейся к Евроазиатской таежной области. Северная часть республики входит в подзону южной тайги, южная – в подзону хвойно-широколиственных лесов таежной зоны. Границу между подзонами условно можно провести по линии, обозначающей северную границу распространения лещины обыкновенной (орешника) и дуба черешчатого: с. Сел-

ты – д. Гуляево (Вавожский района) – с. Бабино (Завьяловский район) – г. Воткинск. Основными типами растительности в республике являются леса. Лесные фитоценозы занимают 46,2% от территории республики, луговые (сенокосы и пастбища), пашни, находившиеся ранее под лесными, составляют 7,7% и 27% от общей площади. В структуре природных угодий болотные фитоценозы в республике занимают около 3%.

Флора УР несет на себе следы прошлых геологических эпох, от третичного периода (доминирование хвойных и широколиственных пород деревьев) до плейстоценового времени (господство арктических и некоторых степных видов) (Мустафин, 1938; Ефимова, Ложкина, Тычинин и др., 1972; Леса Удмуртии..., 1997; Баранова, 1997; Туганаев, 2000; Красная книга УР, 2001; Баранова, 2003).

Лишь с потеплением климата вновь распространились относительно холодостойкие породы деревьев из рода *Picea*, *Betulacea* и *Salixacea*. По мере смягчения климата начинают появляться широколиственные породы – дуб (*Quercus*) и вяз (*Ulmus*). В бронзовом веке значительно усиливается влияние человека на ландшафты, со временем лишь усиливаясь.

Расширялись площади сельскохозяйственных угодий (сенокосы, пастбища и пашни). С активным освоением земель под лесными фитоценозами в их структуре повысилась роль рассеяно-сосудистых видов – березы и осины (*Populus tremula* L.), а площади дуба и лиственницы (*Larix*) сокращаться. В течение длительного времени выпас животных и уничтожение лесных фитоценозов привели к образованию на юге республики обширных безлесных пространств (Ананова, 1960).

С середины XVI в. начинается «малый ледниковый период», продлившийся до первых десятилетий XIX в. хвойные (*Picea*, *Abies*, *Pinus*) и рассеяно-сосудистые (береза, осина) виды занимают господствующее положение среди дендрофлоры, становясь доминирующим типом растительности. С середины XIX века устанавливается более или менее устойчивый климат, но наступает эпоха индустриализации, что приводит к увеличению роли человека. Таким образом, современный растительный покров на территории республики сформировался не только под влиянием естественных факторов, но и не маловажную роль сыграл

антропогенный фактор (Растительный мир Удмуртии, 1980; Шадрин, Ефимова, 1996; Голдина, 1999; Туганаев, 1984; 1997; 2000; Баранова, 2002; Баранова, Пузырев, 2012; Туганаев, Леконцева, Пузырев, 2015; Ковальчук, Соколов, Бухарина и др., 2017; Ковальчук, Бухарина, Ведерников, 2017).

На территории республики по специфике фитоценозов можно выделить пять геоботанических районов (Ефимова, 1963; Ефимова, 1965):

I. Северо-западный район расположен на территории Глазовского, Юкаменского, Красногорского и Ярского административных районов. Лесистость территории в зависимости от района изменяется от 26,3% до 63,8%. Вся остальная площадь занята в основном землями сельхоз назначения. В районе преобладают елово-пихтовые фитоценозы, в древесном ярусе доминирует ель сибирская с примесью пихты сибирской. Помимо елово-пихтовых фитоценозов в районе активно растут березовые.

II. Северо-восточный район занимает Кезский, Балезинский, Дебесский, Шарканский административные районы и север Игринского и Воткинского районов. Доля лесных фитоценозов (лесистость) северо-восточного района колеблется от 30 до 40%. Основной тип растительности района – пихтово-еловые фитоценозы с примесью рассеяно-сосудистых видов (береза, осина). Из видов преобладают ель сибирская и пихта сибирская. В районе довольно много низинных болот со значительными запасами торфа.

III. Центрально-западный район включает в себя территории таких административных районов, как Селтинский, Увинский, Вавожский и Сюмсинский. На территории всего района высокая доля лесных фитоценозов (лесистость), достигающая 60-68 %. Преобладающим видом является сосна обыкновенная. Большие площади в бассейне р. Кильмези заняты сосновыми фитоценозами самых различных биогеоценологических типов, начиная от боров-беломошников и заканчивая сосняками сфагнового типа.

IV. Центральный район смешанных хвойно-широколиственных лесов распространен на территории Кизнерского, Можгинского, Завьяловского, Якшур-Бодьинского, Малопургинского и Вавожского административных районов УР.

Доля лесных фитоценозов (лесистость) данного района неоднородна: от 17-18% (южная и восточная части) до 59-60% (западная и северная части). Отличительная особенность района – разнообразие и распространенность широколиственных древесных видов: дуба обыкновенного, клена остролистного, липы мелколистной, вяза гладкого, ильма шершавого, лещины обыкновенной (орешника). Липа чаще всего формирует второй ярус, на богатых серых лесных почвах формирует липовые фитоценозы. Здесь проходит северная граница дуба и орешника.

V. Юго-восточный район республики с явлениями остепнения занимает территорию Алнашского, Граховского, Сарапульского, Киясовского и Каракулинского административных районов. Лесных фитоценозов в данном районе очень мало, только в самой восточной части доля лесных фитоценозов (лесистость) достигает 25%, однако на остальной площади она падает до 7-17%. В районе есть местопроизрастания плакорного дуба, довольно часто встречаются пойменные дубравы по левому берегу р. Камы. Этот район отличается высоким видовым богатством растительного мира со значительной примесью растений, которые свойственны северным луговым степям: ковыль перистый (*Stipa pennata* L.), синеголовник плосколистный (*Eryngium planum* L.), чина клубненосная (*Lathyrus tuberosus* L.), лабазник шестилепестный (*Filipendula hexapetala* Gileb.), песчанка злаколистная (*Eremogone saxatilis* L.), спаржа лекарственная (*Asparagus officinalis* L.).

2.5 Характеристика лесных фитоценозов Удмуртской Республики

Территория УР имеет следующие административно-территориальные деление: 5 городов (Ижевск, Воткинск, Сарапул, Глазов, Можга), 25 административных районов, 333 сельских поселения и один городской поселок. На территории административных районов республики и муниципальных образований городов располагаются лесные фитоценозы, основная часть управляется Министерством природных ресурсов и охраны окружающей среды Удмуртской Республики (далее – Минприроды УР).

Контроль и управление лесным фондом УР осуществляется Минприроды УР, через лесничества. На территории республики количество лесничеств соответствует количеству административных районов (таблица 2.1).

Таблица 2.1. Распределение Удмуртской Республики по районам и площадям, покрытых лесными фитоценозами (Лесного плана УР, 2019)

№ п/п	Наименование административно-го района/лесничества	Площадь района, тыс. га	Площадь, покрытая лесными фитоценозами, тыс. га
Тажная зона (южно-таежный район европейской части РФ)			
1	Балезинское/Балезинское	243,5	135,4
2	Воткинское/Воткинское	186,4	63,8
3	Глазовское/Глазовское	216,3	92,8
4	Дебесское/Дебесское	103,3	37,5
5	Игринское/Игринское	226,74	144,4
6	Кезское/Кезское	232,1	132,1
7	Красногорское/Красногорское	186,005	118,7
8	Селгинское/Селгинское	188,45	119,7
9	Сюмсинское/Сюмсинское	178,9	129,7
10	Увинское/Увинское	244,5	135,6
11	Шарканское/Шарканское	140,45	47
12	Юкаменское/Юкаменское	101,37	26,8
13	Якшур-Бодьинское /Якшур-Бодьинское	178,0	116,1
14	Ярское/Ярское	152,43	51,1
Всего		2578,45	1350,70
Подтаежная зона (район хвойно-широколиственных лесов европейской части РФ)			
1	Алнашское/Алнашское	89,59	14,9
2	Вавожское/Вавожское	167,9	86,4
3	Граховское/Граховское	97,06	34,2
4	Завьяловское/Завьяловское	220,4	83,7
5	Камбарское/Камбарское	67,3	35,3
6	Каракулинское/Каракулинское	119,25	8,2
7	Кизнерское/Кизнерское	213,1	120,7
8	Киясовское/Киясовское	82,13	19
9	Можгинское/Можгинское	200,4	77,3
10	Сарапульское/Сарапульское	187,9	40,1
11	Малопургинский/Яганское	122,32	39,6
Всего		1567,35	559,4
Итого по УР*		4145,80	2918,05

Примечание: * в итоговую площадь не вошли площади городов, земли, не покрытые лесом и площадь Национального парка «Нечкинский»

Пространственное расположение административных районов и лесничеств Удмуртской Республики по природным зонам (лесным районам) представлено в приложении (приложение В).

Удмуртская Республика является лесным регионом с общей площадью лесных фитоценозов 2065,6 тыс. га (по состоянию на 01.01.2024 г.). Основные площади лесных фитоценозов сосредоточены на землях лесного фонда и составляют 2029,6 тыс. га. Остальная часть территории — это леса на особо охраняемых природных территориях (17,7 тыс. га), на землях обороны и безопасности (3,9 тыс. га) и городские леса (14,4 тыс. га).

Средняя доля лесных фитоценозов (лесистость) территории УР составляет 46,2% (наблюдается увеличение лесистости на 2% с 44% по данным Лесного Плана УР от 2008 г.), однако, распределение ее по лесничествам неравномерное и колеблется от 7 до 70% и более. Низкая доля лесных фитоценозов (лесистость) территории отмечается в подтаежной зоне (южные районы республики). Так, наиболее низкие показатели наблюдаются в таких лесничествах, как в Кракулинском (6,9%), Алнашском (16,6%), Киясовском (23,1%) и Сарапульском (25,4%). В то же время в таежной зоне (северная часть республики) доля лесных фитоценозов (лесистость) может достигать 70 % и более. Высокая показатели отмечаются в Сюмсинском (72,5%), Якшур-Бодьинском (65,2%), Игринском (63,7%), Красногорском (63,8%) и Селтинском (63,5%) административных районах.

По категориям земель лесного фонда преобладают лесные земли, на которые приходится 97% или 1969,4 тыс. га. Земли, покрытые лесной растительностью — 1910,1 тыс. га. Оставшиеся 2,9% территории земель лесного фонда, а это 60,2 тыс. га, представлены нелесными землями. Среди них выделяются земли специального назначения (дороги, просеки, усадьбы), занимающие 33,6 тыс. га. Фонд создания искусственных фитоценозов (фонд лесовосстановления) составляет 28,9 тыс. га или 2,8% от земель лесного фонда, из них вырубки — 25,1 тыс. га.

По категориям защитности в УР преобладают эксплуатационные леса, на которые приходится 1420,9 тыс. га, защитные леса составляют 608,7 тыс. га. Резервные леса в республике отсутствуют.

В видовом отношении состав лесных фитоценозов республики остается стабильным на протяжении длительного периода времени. Преобладающими являются хвойные фитоценозы, на долю которых приходится 980,7 тыс. га, на долю лиственных фитоценозов приходится 925,2 тыс. га. Преобладающими видами являются ель сибирская (672,3 тыс. га) и береза повислая (669 тыс. га). В таблице 2.2 отражены данные по структуре и площади лесных фитоценозов основных, преобладающих видов на территории УР.

Таблица 2.2. Распределение площади лесных фитоценозов в Удмуртской Республике

Порода	Площадь, тыс. га	Древесная фитомасса, млн. м ³
Хвойные фитоценозы		
Сосна	294,8	60,93
Ель	672,3	112,60
Пихта	9,9	2,44
Лиственница	3,7	0,45
Итого	980,7	176,42
Рассеяно-сосудистые лиственные фитоценозы		
Береза	669,0	109,94
Осина	110,0	21,24
Ольха серая	25,4	2,51
Ольха чермная	9,7	1,21
Липа	108,7	23,71
Тополь	0,1	0,02
Ивы древовидные	2,3	0,16
Итого	925,2	158,79
Кольце-сосудистые лиственные фитоценозы		
Дуб семенного происх.	0,1	0,01
Дуб порослевого происх.	2,0	0,28
Клейн	0,8	0,07
Вяз и другие	1,3	0,13
Итого	4,2	0,49
Всего по УР	1910,1	335,7

Несмотря на преобладание хвойных фитоценозов разница с лиственными незначительна. Доля фитоценозов с преобладанием дуба черешчатого невелика и составляет 4,2 тыс. га или 0,2% от площади всех лесных фитоценозов. Преобладающим видом в лесных фитоценозах УР является ель сибирская с общим запасом древесной фитомассы (древесины) 112,6 млн. м³, что составляет 33,5% (35,2%

по площади) от общего запаса лесных фитоценозов. На втором месте по запасам древесной фитомассы (древесины) находится береза с общим запасом 109,94 млн. м³ или 32,7% (на 01.01.2008 г. приходилось 32%) от общего запаса лесных фитоценозов. Таким образом, явно прослеживается негативная тенденция смены фитоценозов в сторону увеличения доли лиственных.

Возрастная структура лесных фитоценозов республики разнообразна. На долю молодняков приходится 26% от всей площади, на долю средневозрастных приходится 37%, приспевающих – 16 %, спелых и перестойных – 21 %. Основные виды, формирующие лесные фитоценозы УР имеют следующий средний возраст: ель – 49 лет, сосна – 52 года, береза – 47 лет, осина – 42 года, липа – 50 лет.

Общий запас биомассы древесины на землях лесного фонда составляет 335,70 млн. м³, в том числе запас хвойных фитоценозов 176,42 млн. м³ (53 %). На долю спелых и перестойных фитоценозов приходится 29 % от общей древесной фитомассы или 96,17 млн. м³.

Основные запасы древесной фитомассы сосредоточены в северной, центральной и восточной части УР. Районы с низкими запасами древесной фитомассы расположены в южной (особенно юго-восточной) и северо-западной части республики (административные районы с низкой лесистостью). Низкая доля лесных фитоценозов данных административных районов обусловлена более плодородными почвами и, как следствие, отторжением лесных земель и более активным вовлечением их в сельскохозяйственный оборот.

Общий запас древесной фитомассы в УР по годам относительно стабилен, при этом наблюдается небольшое увеличение в последнее десятилетие. Увеличение площади лесных фитоценозов и накопление древесной фитомассы свидетельствует о благоприятных условиях для роста и развития растений. Между тем говорить о результативности мер по созданию искусственных фитоценозов сложно, т.к. фиксируется увеличение доли лиственных (березовых) фитоценозов, а хвойные сокращаются. Динамика общего запаса древесной фитомассы в лесных фитоценозах на землях лесного фонда и других категорий земель в регионе представлена на рисунке 2.1.

Увеличение древесной фитомассы связано как с увеличением общей доли лесных фитоценозов УР, так и со снижением объемов хозяйственных работ (снижение объемов рубок), которое наблюдается на протяжении последних двух десятилетий.

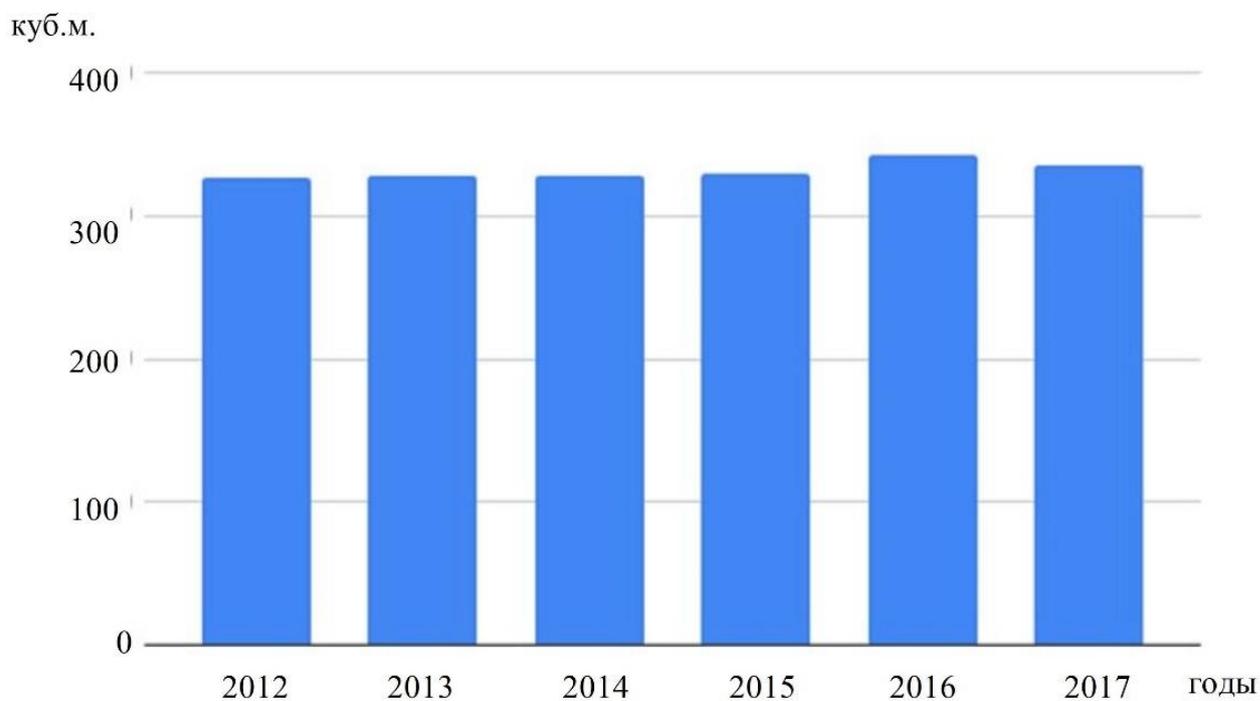


Рисунок 2.1. Динамика общего запаса древесной фитомассы на территории Удмуртской Республики, млн. м³

Наиболее высокий уровень рубок наблюдался в 2014-2017 гг. и находился на уровне 62-73% от возможно допустимых объемов (расчетной лесосеки). Снижением объемов хозяйственных работ (все виды рубок лесных фитоценозов) связано с устаревшими материалами лесоустройства (давность последнего лесоустройства в УР более 25 лет), а также с расторжением договоров аренды с недобросовестными арендаторами лесных участков, выделенных для заготовки древесины. Эти процессы приводят к сокращению объемов рубок и увеличению площадей старовозрастных фитоценозов.

Данные по объемам хозяйственных мероприятий (рубки) в лесных фитоценозах по лесничествам, природным зонам и в целом по республике представлены в таблице 2.3.

Таблица 2.3. Ежегодный допустимый объем изъятия древесной фитомассы при всех видах рубок в Удмуртской Республике

Лесничества	Площадь, га			Запас древесной фитомассы, тыс. м ³		
	хвойные фитоценозы	лиственные фитоценозы	всего	хвойные фитоценозы	лиственные фитоценозы	всего
Подтаежная зона (район хвойно-широколиственных лесов)						
Алнашское	48,3	87,4	235,7	8,28	9,72	17,9
Вавожское	395,8	1535,1	1930,9	44,9	162,9	207,9
Граховское	216,4	279,3	495,7	28,3	33,2	61,5
Завьяловское	402,8	1043,8	1446,6	26,37	108,9	135,3
Камбарское	95,8	322,8	418,6	9,2	37,9	47,1
Каракулинское	29,7	26,1	55,8	2,9	5,2	8,1
Кизнерское	346,4	1180,9	1527,3	46,0	200,3	246,4
Киясовское	142,3	128,6	270,9	13,3	27,9	41,1
Можгинское	411,1	919,8	1330,9	38,4	101,2	139,6
Сарапульское	272,0	440,0	712,0	28,2	51,2	79,3
Яганское	378,0	386,8	764,8	48,5	39,7	88,1
Итого по району	248,9	577,3	835,4	26,8	70,7	97,5
Таяжная зона (южно-таежный лесной район)						
Балезинское	544,9	1149,1	1694	70,21	182,5	252,7
Воткинское	504,1	264,7	768,8	44,24	34,44	78,7
Глазовское	322,1	384,1	62,0	60,23	9,36	69,6
Дебесское	240,4	160,9	401,3	26,4	19,9	46,4
Игринское	589,8	1069,4	1659,2	71,2	166,4	237,6
Кезское	366,2	655,7	1021,9	68,4	80,2	148,6
Красногорское	431,6	518,3	949,9	55,2	53,3	108,5
Селтинское	1010,5	1357,5	2368,0	134,5	194,2	328,7
Сюмсинское	680,7	1519,8	2200,5	80,3	215,8	296,1
Увинское	733,4	1572,7	2306,1	90,2	272,9	363,1
Шарканское	99	9	108	21,9	1,6	23,6
Юкаменское	141,7	16	157,7	12,6	2,5	15,1
Якшур-Бодьинское	717,1	1159,4	1876,5	77,5	171,3	248,8
Ярское	612,4	602,4	1214,8	36,2	42,2	78,4
Итого по району	6993,9	10439	16788,7	849,08	1446,6	2295,9
Всего по УР	9732,5	16789,6	25977,9	1143,43	2224,72	3368,2

По структуре проектируемых и проводимых хозяйственных мероприятий в лесных фитоценозах преобладают лиственные виды (в основном береза), и их доля составляет 65,9%. Хозяйственная деятельность (рубки лесных фитоценозов), в

основном, осуществляется в таежной зоне республики (64,6% от площади всех рубок). Наибольший объем таких работ зафиксирован в Увинском, Селтинском и Сюмсинском лесничествах, расположенные в центральной части региона. В то же время, наименьший объем рубок отмечен в Алнашском, Кракулинском и Камбарском лесничествах (подтаежная зона). Причина этого кроется в том, что именно в этих лесничествах уровень лесистости территории является самым низким.

Несмотря на стабильное состояние в видовом отношении состава лесных фитоценозов, наблюдается сокращение доли хвойных (особенно еловых) и увеличение доли лиственных. В соответствии данных основное сокращение еловых фитоценозов пришелся на 2013 год. Это связано с массовым развитием дендрофагов (короедов) на фоне неблагоприятных погодных явлений 2010 года.

Одной из важнейших проблем лесного хозяйства УР, которая снижает эффективность работы целой отрасли, является устаревшие данные лесоустройства. В большинстве лесничеств лесоустройство проводилось в 90-е годы XX столетия. Однако в настоящее время проводятся масштабные, централизованные работы по проведению лесоустройства в лесничествах УР, завершение которых анонсировано на 2025 г.

Выводы по главе 2

Удмуртская Республика расположена в восточной части Европейской равнины, к западу от Уральских гор. Географически республика занимает территорию в бассейнах рек Кама и Вятка. Регион отличается значительной площадью лесных фитоценозов, холмисто-увалистым рельефом и хорошо развитой гидрографической сетью.

Климат УР умеренно-континентальный с продолжительной и холодной зимой, которая сопровождается обильными осадками, теплым летом и двумя переходными сезонами: весной и осенью.

В целом территория республики характеризуется большим разнообразием абиотических факторов. Разделение республики на две природно-климатические

зоны обусловлено значительной вытянутостью территории с севера на юг, в результате чего северная часть республики находится под влиянием атлантических циклонов. В этой зоне выпадает осадков больше, количество которых увеличивается с продвижением на север. Однако наибольшее количество осадков наблюдается в северо-восточной части республики, за счет их переноса воздушными массами Атлантики, идущими с северо-запада на северо-восток.

На формирование климата немаловажную роль оказывают орографические условия региона. Крупные реки УР с их густой гидрологической сетью и близость Уральского хребта сформировали холмисто-увалистый рельеф с перепадами высот более 200 м. Орографические особенности УР оказывают существенное влияние на пространственное распределение атмосферных осадков. Это приводит к тому, что в некоторых районах юго-запада УР объем выпавших осадков сопоставим с показателями северных территорий.

Разнообразие рельефа, влажности и температуры обусловило мозаичный характер почв и растительности, что способствовало разнообразию типов лесных фитоценозов, видовому богатству региона. Лесное хозяйство хорошо развито, однако прослеживаются проблемы, связанные с устаревшими лесоустроительными материалами и сокращением хвойных фитоценозов. Следовательно, территория республики выступает в качестве уникального природного полигона для комплексного исследования устойчивости еловых фитоценозов, чье состояние детерминировано видовым разнообразием ели, произрастающей в различных природных зонах.

3 ПРОГРАММА, МЕТОДИКА И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1 Программа исследований

Программа исследований представлена на рисунке 3.1 и состояла из следующих этапов:

1) анализ фондовых материалов с целью оценки пространственного распространения еловых фитоценозов в УР и выявление динамики площадей и санитарного состояния еловых фитоценозов;

2) на основе полученных данных, выбор районов с высокой долей еловых фитоценозов и закладка временных пробных площадей в ельниках;

3) выявление экологических особенностей условий произрастания, видового состава еловых фитоценозов и их санитарного состояния;

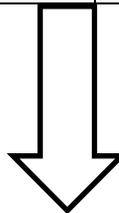
4) установление морфологических характеристик еловых фитоценозов в связи с условиями произрастания;

5) изучение экофизиологических особенностей древесины ели и установление связи с их жизненным состоянием;

6) разработать принципы создания искусственных еловых фитоценозов с устойчивым функционированием;

7) изучение возможности использования интродуцированных видов для повышения биоразнообразия еловых фитоценозов.

Фондовые материалы (Материалы лесоустройства и ГЛР)		Объекты наземной выборки		Данные химического анализа древесины	
1. Анализ фондовых материалов с целью оценки пространственного распространения еловых фитоценозов	2. Выбор районов исследования и закладка временных пробных площадей	3. Выявление экологических особенностей условий произрастания, видового состава	4. Установление морфологических характеристик еловых фитоценозов	5. Изучение экофизиологических особенностей древесины ели и установление связи с жизненным состоянием особей	6. Изучение возможности использования интродуцентов при восстановлении еловых фитоценозов



Разработать принципы создания искусственных еловых фитоценозов с устойчивым функционированием

Рисунок 3.1. Общая схема проведения исследований

3.2 Методология и методы проведенных исследований

Методология научных исследований по теме диссертации была выстроена в последовательно-иерархическую систему: анализ фондовых материалов, исследование природных объектов, сравнительно-качественная характеристика объектов исследования, математическая обработка полученных данных, предложение научно обоснованных практических рекомендаций.

В связи с отсутствием обобщающих научных материалов по состоянию и динамике еловых фитоценозов УР анализ динамики их площадей методом анализа материалов Лесного плана УР (2019), Обзора санитарного и лесопатологического состояния лесов УР (Краткий обзор санитарного и лесопатологического состояния..., 2013), лесоустройства (1965 г.; 1993-1997 гг.). Изучались материалы государственного лесного реестра (далее – ГЛР) (форма 1,8) за период 2009-2015 гг. (именно в этот период фиксировались наиболее масштабные процессы деградации). Анализ этих материалов выявил закономерность по негативной динамике еловых фитоценозов, а также показал территориальные изменения.

Традиционно используемые в лесном хозяйстве методы оценки таксационного описания лесных фитоценозов, основанные на морфологии деревьев, не отражают экофизиологического состояния растений и соответственно не могут установить пределы выносливости организма. В связи с распространением короедов в республике и несовершенством традиционных методов борьбы с ксилофагами, именно экофизиологические параметры древесины особей ели различного жизненного состояния могут раскрыть картину устойчивости одних растений и гибели других. Способность растений концентрировать биологически активные соединения в древесине (орган поражения короедами) раскрывает закономерности распределения физиологически активных соединений в организме и раскрыть природу иммунной системы елового организма. Это, в свою очередь, позволяет сформулировать принципы и разработать технологии по созданию насаждений и управлять их устойчивостью на разных этапах онтогенетического развития.

Исследования проводились на территории УР с 2010 по 2025 годы.

Изучение динамики площадей, занятых еловыми фитоценозами, проводилась на основе анализа фундаментальных материалов (материалы государственного лесного реестра – форма 1.8 (далее – ГЛР)), предоставленных Минприроды УР. Анализировались данные с 2009 (на 01.01.2010 г.) по 2015 гг. (на 01.01.2016 г.) в связи со значительными изменениями площадей еловых фитоценозов в этот период. Общая характеристика лесного фонда УР и изменение за ревизионный период (последние 10 лет) дана на основе изучения Лесных планов (Лесной план..., 2008; Лесной план..., 2019), Лесохозяйственных регламентов 25 лесничеств, последних материалов лесоустройства (1993-1997 гг.), частично материалы лесоустройства 2016 г., материалов лесоустройства прошлых лет (1965 г.).

В процессе реализации полевого этапа исследований использовался общепринятый методологический подход к биогеоценотическим исследованиям (В.Н.Сукачев..., 1972; Ярошенко, 1969). Для оценки морфологических (таксационных) параметров и состояния еловых фитоценозов закладывались пробные площади размером 100×100 м (Лесотаксационный справочник, 1973; ОСТ 56-69-83; Общесоюзные нормативы для таксации лесов, 1989; Инструкция по проведению лесоустройства..., 1995; Верхунов, Мисеев, Мурахтанов, 2002; Приказ Минприроды России № 122). Пробные площади (далее – ПП) закладывались в шести лесничествах, по три в каждом лесничестве: Завьяловском, Яганском и Можгинском, располагающихся в подтаежной зоне (район хвойно-широколиственных (смешанных) лесов европейской части Российской Федерации (южная часть УР)); Якшур-Бодьинском, Игринском и Кезском, располагающихся в таежной зоне (южно-таежный район европейской части Российской Федерации (северная часть УР)). Пробные площади закладывались в лесных фитоценозах с минимальным хозяйственным воздействием. В этой связи ПП закладывались в защитных лесах (леса, выполняющие функции защиты природных и иных объектов) и в эксплуатационных лесах, но на особо защитных участках (далее – ОЗУ). Исследуемые участки располагались в направлении с юго-востока на северо-запад, т.к. именно по данной линии сосредоточены основные массивы еловых фитоценозов

УР. Подбор мет закладки пробных площадей производили путем изучения космических снимков ресурса API Yandex, использовались программные продукты SAS.Planet и MapInfo Professional. Подобранные участки уточнялись с лесоустроительными материалами (таксационное описание, планшеты 1993-1997 гг.) и материалами актуализации. В каждом лесничестве были заложены по три пробные площади в фитоценозах с преобладанием ели, в т.ч. в еловых фитоценозах, утративших устойчивость. Картирование пробных площадей проводили путем определения географических координат при помощи GPS навигатора Garmin etrex 30 (Китай) с переводом в десятичный вид.

На пробных площадях применялся перечислительный метод таксации. Диаметр деревьев определялся при помощи мерной вилки, а возраст – подсчетом годовичных колец на кернах. Керны древесины отбирались при помощи возрастного бурава Haglof-350 мм. Высоту деревьев определяли при помощи лазерного высоотомера Forestry Pro Nikon. Морфологические параметры (таксационные параметры) доминантов в фитоценозе (средний диаметр, средняя высота, средний возраст, полнота/густота, состав) определялись пересчетными методами по общепринятой методике. Продуктивность доминантов в фитоценозах определялась двумя способами: по бонитировочным таблицам проф. М.М. Орлова, а также по распределению деревьев относительно среднего диаметра у доминантов по методике Б.Д. Жилкина (Практикум по лесоводству..., 1989). Данный метод основан на распределении деревьев на классы относительно среднего диаметра:

- I – 1,46 и выше (очень крупные особи),
- II – 1,45-1,16 (крупные особи),
- III – 1,15-0,86 (средние особи),
- IV – 0,85-0,76 (мелкие особи),
- V класс – 0,75 и меньше (очень мелкие особи).

Объемный прирост особей ели оценивался методом изучения годовичных колец (количество, шт.; ширина, мм) на отобранных кернах с применением цифрового микроскопа Levenhuk D 870 T с кинокамерой 8 Мпикс (тринокулярный). Расстояние между поздней древесиной производили электронным штангенцирку-

лем с точностью 0,01 мм. Изучались текущий прирост по объему (ширина годичного кольца за последний год, мм), периодический прирост по объему (средняя ширина годичного кольца за последние 10 лет, мм). Для данных исследований керны отбирались в комлевой части ствола у 5 особей в пределах каждой пробной площади. В качестве объектов исследования выступали только особи, относящиеся к здоровым и ослабленным (хорошее жизненное состояние) (ОСТ 56-73-84; Ушаков, 1997; Соколов, Поздеев, 2009).

Древесная фитомасса (запас древесины) определялся по формуле, предложенной профессором Н.П. Анучиным для теневыносливых древесных видов (пород) (Ушаков, 1997).

$$M = 10 \times \sum G + 0,4 \times \sum G \times (H - 21) \quad (3.1)$$

где M – запас древесины, m^3

$\sum G$ – сумма площадей сечения, m^2

H – высота деревьев, м.

Жизненное состояние деревьев на пробных площадях определялось по внешним морфологическим признакам в соответствии со шкалой категорий состояния деревьев, представленной в Постановлении Правительства Российской Федерации № 2047 от 09 декабря 2020 г. «Об утверждении Правил санитарной безопасности в лесах». Основными индикаторными показателями отнесения дерева к тому или иному жизненному состоянию являлось наличие повреждения кроны (ассимиляционного аппарата), а также наличие патологий ствола, ветвей дерева и присутствия патогенных организмов (вылетные отверстия и буровая мука дендрофагов, плодовые тела грибных заболеваний, цвет хвои и наличие некрозов ассимиляционного аппарата) Подробная шкала категорий состояния деревьев приведена в таблице 3.1

Таблица 3.1. Шкала категорий состояния деревьев

Категория состояния деревьев	Внешние признаки	
	хвойные	лиственные
1 – здоровые (без признаков ослабления)	крона густая (для данной породы, возраста и условий место-произрастания); хвоя (листва) зеленая; прирост текущего года нормального размер	
2 – ослабленные	крона разреженная; хвоя светло-зеленая; прирост уменьшен, но не более чем наполовину; отдельные ветви засохли	
3 – сильно ослабленные	крона ажурная; хвоя светло-зеленая, матовая; прирост слабый, менее половины обычного; усыхание ветвей до 2/3 кроны; плодовые тела трутовых грибов или характерные для них дупла	крона ажурная; листва мелкая, светло-зеленая; прирост слабый, менее половины обычного; усыхание ветвей до 2/3 кроны; обильные водяные побеги; плодовые тела трутовых грибов
4 – усыхающие	крона сильно ажурная; хвоя серая, желтоватая или желто-зеленая; прирост очень слабый или отсутствует; усыхание более 2/3 ветвей	крона сильно ажурная; листва мелкая, редкая, светло-зеленая или желтоватая; прирост очень слабый или отсутствует; усыхание более 2/3 ветвей
5 – погибшие	Деревья, полностью утратившие жизнеспособность, в том числе:	
5(а) – свежий сухостой	деревья, усохшие в течение текущего вегетационного периода, хвоя серая, желтая или красно-бурая, кора частично опала, на стволе, ветвях и корневых лапах частично признаки заселения стволовыми вредителями или их вылетные отверстия	деревья, усохшие в течение текущего вегетационного периода, листва увяла или отсутствует, ветви низших порядков сохранились, кора частично опала, на стволе, ветвях и корневых лапах часто признаки заселения стволовыми вредителями или их вылетные отверстия
5(б) – свежий ветровал	деревья, вываленные ветром в текущем году с полностью или частично оборванными корнями, хвоя зеленая, серая, желтая или красно-бурая, кора обычно живая, ствол повален или наклонен с обрывом более 1/3 корней	деревья, вываленные ветром в текущем году с полностью или частично оборванными корнями, листва зеленая, увяла либо не сформировалась, кора обычно живая, ствол повален или наклонен с обрывом более 1/3 корней
5(в) – свежий бурелом	деревья со сломанными ветром стволами в текущем году, хвоя зеленая, серая, желтая или красно-бурая, кора ниже слома обычно живая, ствол сломлен ниже 1/3 протяженности кроны	деревья со сломанными ветром стволами в текущем году, листва зеленая, увяла, либо не сформировалась, кора ниже слома обычно живая, ствол сломлен ниже 1/3 протяженности кроны

Категория состояния деревьев	Внешние признаки	
	хвойные	лиственные
5(г) – старый сухостой	деревья, погибшие в предшествующие годы, живая хвоя (листва) отсутствует или сохранилась частично, мелкие веточки и часть ветвей опали, кора разрушена или осыпалась частично или полностью, на стволе и ветвях имеются вылетные отверстия насекомых, стволовые вредители вылетели, в стволе возможно наличие мицелия дереворазрушающих грибов, снаружи - плодовых тел трутовиков	
5(д) – старый ветровал	деревья, вываленные ветром в предшествующие годы, с полностью оборванными корнями, живая хвоя (листва) отсутствует, кора и мелкие веточки осыпались частично или полностью, ствол повален или наклонен с обрывом более 1/3 корней, стволовые вредители вылетели	
5(е) – старый бурелом	деревья со сломанными ветром стволами в предшествующие годы, живая хвоя (листва) отсутствует, кора и мелкие веточки осыпались частично или полностью, ствол сломлен ниже 1/3 протяженности кроны, стволовые вредители выше места слома вылетели, ниже места слома могут присутствовать: живая кора, водяные побеги, вторичная крона, свежие поселения стволовых вредителей	

После распределения особей по категориям санитарного состояния им присваивался соответствующий балл. На основании этих данных по формуле (3.2) рассчитывался индекс санитарного состояния фитоценоза:

$$K_{\text{ср.}} = (P_1 \times K_1 + P_2 \times K_2 + \dots + P_n \times K_n)/100 \quad (3.2)$$

где $K_{\text{ср.}}$ – средневзвешенный балл санитарного состояния породы;

P – доля запаса древесины ели в каждой категории состояния, %;

K – индекс категории состояния дерева (1 – без признаков ослабления, 2 – ослабленное, 3 – сильно ослабленное, 4 – усыхающее, 5 – погибшие).

На основании получившейся средневзвешенной категории санитарного состояния исследуемые участки распределяли в соответствии со шкалой определения санитарного состояния:

1-1,5 – без признаков ослабления;

1,51-2,5 – ослабленные;

2,51-3,5 – сильно ослабленные;

3,51-4,5 – усыхающие;

более 4,5 – погибшие (Постановление Правительства № 2047 «Об утверждении Правил санитарной безопасности в лесах»).

На пробных площадях для оценки видового состава фитоценозов производилась закладка учетных площадок (Ярошенко, 1969; Васильев, Воронин, Елневский и др., 1978). Размер учетных площадок устанавливался 2x2 м. Располагались они по диагонали ПП, в количестве 20 шт. На каждой учетной площадке определялись следующие показатели молодого поколения доминантов (подрост): вид, высота, жизненное состояние и количество. По высоте молодое поколение ели (подрост) подразделялся на три категории: до 0,5 м – мелкий, от 0,6 до 1,5 м – средний, свыше 1,5 м – крупный. Густота оценивалась по следующей шкале: до 2 тыс. растений на 1 га – редкий, от 2 до 8 тыс. на 1 га – средней густоты и более 8 тыс. на 1 га – густой. Жизненное состояние молодого поколения доминантов определялось визуально по характеристике, представленной в Приказе Министерства природы России № 1014.

На пробных площадях отбирались пробы почв для агрохимических анализов. Отбор проб производился методом конверта в результате чего формировалась смешанная проба (Аринушкина, 1961; ГОСТ 17.4.4.02-84). Агрохимический анализ проводился путем определения следующих показателей: pH_{KCl} (ГОСТ 26483-85); содержание органического вещества (гумуса) (ГОСТ 26213-91); содержание аммонийного азота (ГОСТ 26489-85); нитратов (ГОСТ 26951-86), подвижных формы калия (ГОСТ Р 54650-2011) и фосфора (ГОСТ Р 54650-2011) (мг/кг почвы). Исследования проводились в аккредитованной лаборатории АО «Агрохимцентр Удмуртский» (номер в реестре аккредитованных лиц ФСА Росаккредитация – №РА.RU.21 ПА 13 от 16.08.2016 г.).

Морфологическое описание почв на пробных площадях проводили путем заложения почвенных разрезов. Для заложения полного разреза на относительно однородной поверхности почвы выбирали прямоугольник длиной 150 см и шириной 70 см на расстоянии не менее 1,5 м от ствола ближайшего дерева. Закладывали разрез на глубину 150 см. Почвенный профиль расчленили на почвенные гори-

зонты, каждый из которых характеризовали по внешним (морфологическим) признакам: цвет, структура, сложение, новообразования, включения, строение и мощность (Почвоведение, 1988; Щеглов, Беляев, Брехова и др., 2013).

Анализ лесной подстилки проводился на учетных площадках 10×10 см с помощью шаблона в количестве 10 шт. на одну пробную площадь (в итоге формировалось 10 индивидуальных проб). Шаблон укладывали на землю и ножом вырезался участок лесной подстилки до минерального слоя. Затем из внутренней части шаблона убиралась вся растительность и вынималась подстилка для последующих исследований в лабораторных условиях. В лаборатории подстилка сортировалась по фракциям: хвоя, листья, ветви, кора, шишки, остатки живого напочвенного покрова. Каждая фракция лесной подстилки взвешивалась, высушивалась до абсолютно сухого состояния и вновь взвешивалась (ГОСТ 28268-89).

Целлюлозоразлагающая активность лесной подстилки определялась в лабораторных условиях модифицированным методом Кристенсона. Метод основан на учете интенсивности разложения целлюлозы (фильтровальной бумаги) в чашках Петри при оптимальных для развития микроорганизмов температуре и влажности. По разнице в весе (в %) фильтровальной бумаги до и после инкубации образца судили об интенсивности целлюлозолитической активности лесной подстилки (Круглов, Курдюков, Шубитидзе, 2018).

Для изучения экофизиологических особенностей древесины растения распределялись по жизненному состоянию на три группы:

- хорошего жизненного состояния – деревья с густой кроной или слегка изреженная, хвоя зеленая/светло-зеленая; отдельные ветви засохли;
- удовлетворительного жизненного состояния – крона таких деревьев ажурная, изреженная, хвоя светло-зеленая, прирост слабый, имеются механические повреждения ствола и кроны;
- неудовлетворительного жизненного состояния – хвоя желтоватая, или полностью погибшая, усыхание ветвей до 2/3 кроны, погибшие особи (особи свежего сухостоя).

В пределах каждой группы жизненного состояния отбирались по три особи. Образцы древесины отбирали только у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) (далее – ель, Е. сибирская). Видовую принадлежность особей определяли по кроющим чешуям макростробил (Мамаев, 1983). Отбор кернов производили при помощи возрастного бура Haglof – 350 на высоте 0,3 м от корневой шейки дерева, отбор проводили в октябре месяце после завершения вегетационного периода.

У собранных кернов отделялась кора от ксилемы, в дальнейших исследованиях кора не принимала участия. Образцы древесины измельчалась и просеивалась на ситах размером ячеек 0,5 мм. Для последующего химического анализа отбиралась проба массой не менее 1 г (Оболенская, Ельницкая, Леонович, 1991; ТАРРИ Т, 1993а; ТАРРИТ 257 см-02, 2012.).

Влажность древесины определяли методом высушивания в сушильном шкафу при температуре 100-105 °С. Чистый пустой бюкс (вместе с крышкой в открытом виде) высушивали в сушильном шкафу при (103±2) °С до постоянной массы. В бюксы помещали навеску опилок массой около 1 г и сушили в течение не менее 3 ч. Извлеченный бюкс охлаждали в эксикаторе и взвешивали на весах «ВЛТК – 1100» с точностью до 0,001 г. Относительную влажность древесины (%) рассчитывали по формуле:

$$W = \frac{m_1 - m_2}{m_1 - m} \cdot 100 \quad (3.3)$$

где m – масса пустого бюкса, г.;

m_1 – масса бюкса с навеской до высушивания, г.;

m_2 – масса бюкса с навеской после высушивания, г.

Далее определялся коэффициент сухости по формуле:

$$K_{\text{сух}} = \frac{100 - W}{100} = \quad (3.4)$$

где $K_{\text{сух}}$ – коэффициент сухости

W – относительная влажность образца, %.

Во всех последующих химических анализах для расчета абсолютно сухой навески древесины значение взятой воздушно-сухой навески умножали на коэффициент сухости (Оболенская, Ельницкая, Леонович, 1991).

Как известно экстрактивные вещества разрушаются в мертвой древесине под действием абиотических и биотических факторов. С целью исключения этого явления и для чистоты экспериментов образцы древесины деревьев категории неудовлетворительного состояния анализировались на предмет поглощения 1%-го NaOH. Это позволяет отбраковывать образцы, имеющие высокую степень разрушения редуцентами (TAPPI, 1993б).

Экстрактивные вещества древесины фракционировали в соответствии с их химической природой путем последовательной экстракции растворителями возрастающей полярности. Содержание экстрактивных веществ определяли путем горячей отгонки в аппарате Сокслета: водорастворимые вещества – дистиллированной водой; смолоподобные вещества – спирто-толуольной смесью (1 : 2). Содержание танинов в водном растворе определяли при помощи спектрофотометра ПЭ-5400УФ (Россия) при длине волны 277 нм (Гришина, Самойлова, 1971; Химический анализ лекарственных растений, 1983; Кретович, 1986; Кемертелидзе, Явич, Сарабунович, 1984; Оболенская, Ельницкая, Леонович, 1991; Орлова, 2019). Расчет содержания экстрактивных веществ производили на абсолютно сухое состояние (далее – а.с.с.). При оценке экофизиологических особенностей древесины отбирались по 3 особи в пределах каждой категории жизненного состояния (хорошего, удовлетворительного и неудовлетворительного состояния). Была проанализирована древесина у 162-х особей ели сибирской. В древесине изучалось общее содержание неструктурных компонентов (экстрактивные вещества), количественное содержание водорастворимых экстрактивных соединений, содержание полифенольных соединений (танинов), содержание смолосодержащих компонентов. Помимо неструктурных компонентов проанализированы содержание лигнина и полисахаридов. В итоге было изучено более 160 образцов древесины и проведены более 1000 шт. лабораторных анализов.

На пробных площадях, где наблюдали наибольший процесс усыхания еловых фитоценозов, проводился вторичный отбор образцов древесины с целью экстрагирования растворителями, не нарушающими структуру извлекаемых веществ и определения состава смолистых соединений. Образцы древесины были отобраны на ПП1 Яганского лесничества у растений трех групп различного жизненного состояния в трехкратной повторности.

Экстрагирование образцов древесины для последующего хроматографического анализа проводили следующими растворителями и в следующей последовательности: ацетоном (99,75%), гексаном (99,70%) и этилацетатом (99,70%). Пробоподготовка образцов древесины (измельчение, отделение от коры и определение влажности) проводилась, как и при предыдущих анализах. Экстракцию исходного измельченного сырья проводили этилацетатом в колбе с обратным холодильником при температуре кипения растворителя (75-78°C) при соотношении – сырье: экстрагент 1 : 10. Время экстракции – 4 ч. Полученный экстракт №1 фильтровали от исходного сырья через бумажный фильтр, а растворитель отгоняли на роторном испарителе ПЭ-8910 (Россия). Экстракт высушивали до постоянного веса в вакуумном эксикаторе. Высушенный экстракт №1 обрабатывали гексаном (в соотношении 1 : 10) настаиванием без нагрева в течение суток. Затем экстракт №1 с гексаном экстрагировали на водяной бане при температуре кипения растворителя (75-78°C) в течение 1 часа. Экстрагирование гексаном проводили дважды. Гексановые экстракты, фильтровали через бумажный фильтр, объединяли и выпаривали на роторном испарителе.

Высушенный в вакуумном эксикаторе экстракт (экстракт №2) содержал преимущественно смолистые вещества. Обработанный гексаном экстракт №1 содержал преимущественно фенольные соединения.

Анализ полученных индивидуальных соединений и фракций проводили методом тонкослойно хроматографии (далее – ТСХ) на пластинках Sulifol в системе хлороформ : этилацетат (2 : 3), проявитель – диазотированная сульфаниловая кислота. Идентификацию соединений осуществляли сравнением с аутентичными образцами (оксиматаирезинол и α -конидендрин), выделенными и охарактеризован-

ными ранее из древесины ели сибирской группой ученых из Иркутского института химии им. А.Е. Фаворского СО РАН (Лаборатория химии древесины) (Федорова, Федоров, Бабкин, 2015; Остроухова, Федерова, Онучина и др., 2018).

Содержание лигнина в древесине определяли кислотным методом. Измельченную пробу древесины после обработки спирто-толуольной смесью подвергали воздействию 72% серной кислотой в течение 2,5 часов при температуре 24-25⁰С. По истечении времени к смеси лигнина с серной кислотой приливали 100 мл дистиллированной воды и кипятили на плитке в течение часа с обратным холодильником. Получившийся раствор фильтровали через предварительно высушенный и взвешенный бумажный фильтр (ТАРРІ, 1988; Алиев, Павлова, Терентьева и др., 2011). Схема лабораторных исследований по изучению химической структуры древесины приведена на рисунке 3.2.

Для определения возможности использования ели колючей для повышения биоразнообразия еловых фитоценозов, изучались экстрактивные вещества и оценивались репродуктивные свойства данного вида. Ель колючая изучалась на территории г. Ижевска в районах близких к природным условиям. Исследования проводили в парковой зоне г. Ижевска на территории центрального парка культуры и отдыха ландшафтного типа им. С.М. Кирова площадью 90 га (г. Ижевск) (далее – ЦПКиО им. С.М. Кирова) и на территории селитебной зоны жилого микрорайона «Север» (далее – мкр. «Север»). Выбирались особи среднегенеративного состояния. Исследовано по 10 особей ели колючей в каждом из районов.

Изучение содержания экстрактивных веществ проводилось методами, описанными выше. Определение компонентного состава смолистых соединений – методом тонкослойной хроматографии на пластинках Sulifol в системе хлороформ : этилацетат (2 : 3), проявитель – диазотированная сульфаниловая кислота.

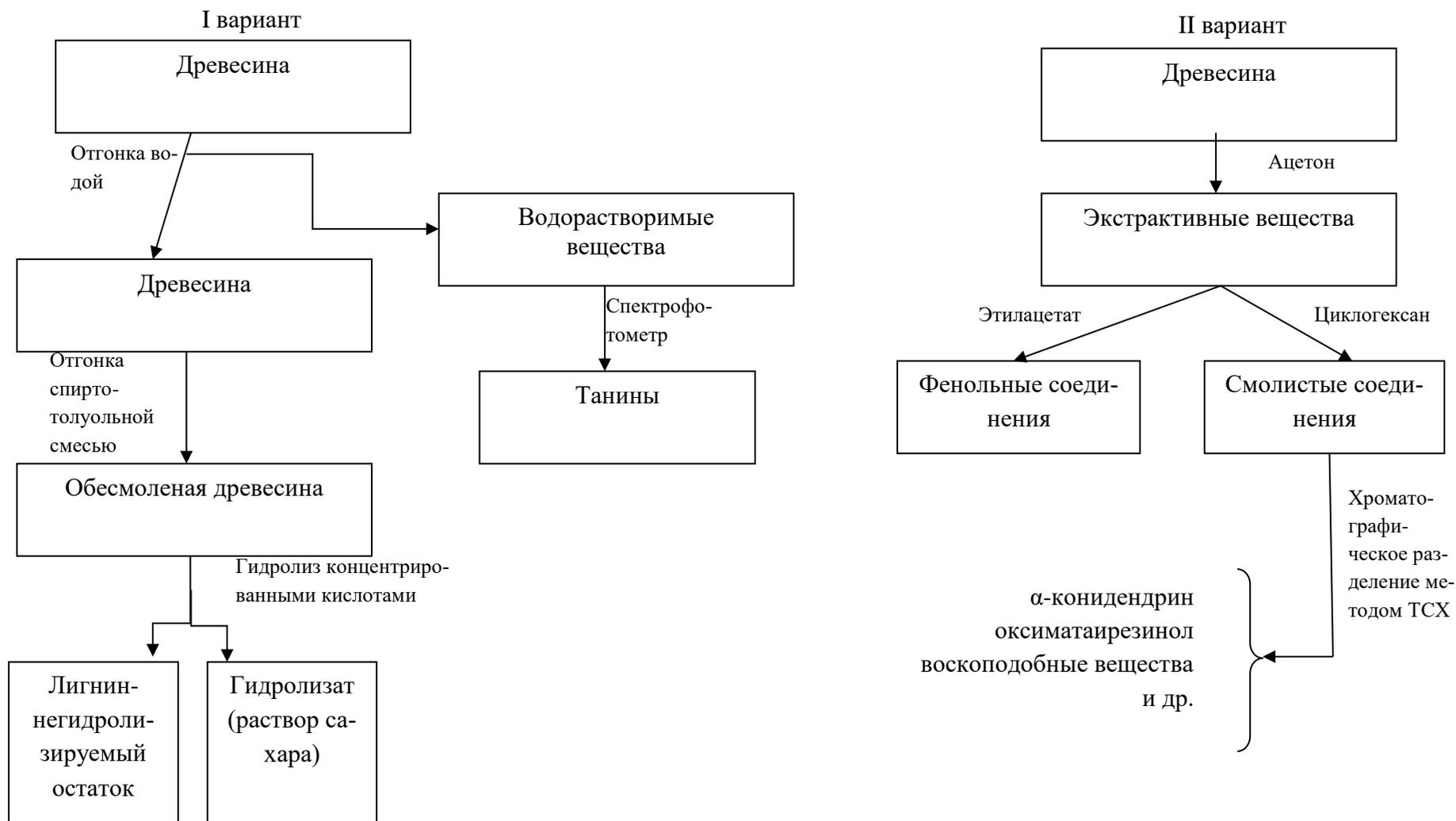


Рисунок 3.2. Схема химических исследований древесины

(I вариант – первичный опыт проведения химических анализов,

II вариант – определение экстрактивных веществ и их последующее хроматографическое разделение)

Для изучения генеративного потенциала с каждой особи ели колючей соби-
ралось не менее 20 шт. шишек. Оценивались следующие показатели: параметры
макростробил (шишек) (масса в воздушно сухом состоянии (г), длина шишек (см),
диаметр шишек (см)), количество семян в шишке (шт.), масса семян (г), техниче-
ская всхожесть (%), энергия прорастания (%), удельный вес семян (г/см^3)
(Наставления по лесосеменному делу в РФ, 1994).

Масса шишек и масса семян измерялись на электронных весах марки «ВЛТК
– 1100» с точностью до 0,001 г. Длину и диаметр шишек измеряли при помощи
штангенциркуля с точностью до 0,01 см.

Для определения качества семян отбирали средний образец от партии в со-
ответствии ГОСТ 13056.1-67. В данном государственном стандарте содержится
информация о массе отбираемого среднего образца для каждой древесной поро-
ды. В нашем случае анализ проводился для семян ели, следовательно, средний
образец отбирали равный 50 г. Средний образец семян выделяли способом кре-
стообразного деления (рисунок 3.3).

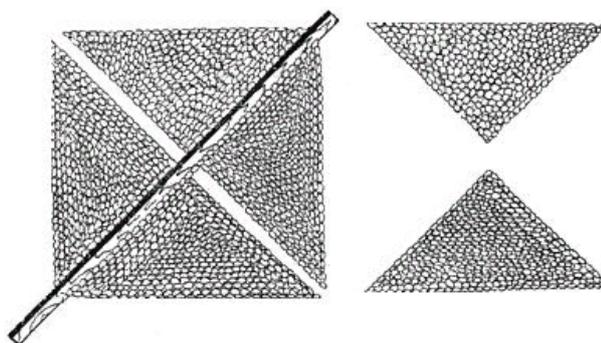


Рисунок 3.3. Способ крестообразного деления

Для оценки качественных параметров определялись такие показатели как
удельный вес семян, техническая всхожесть и энергия прорастания в соответ-
ствии ГОСТ 13056.2-89.

Удельный вес семян – масса единицы объема, выраженная в граммах на см^3 .
Зависит от плотности, химического состава и спелости семян.

Для определения удельного веса семян нами использовался метод гидроста-
тического взвешивания, основанный на законе Архимеда. Удельный вес семян
определяли их двукратным взвешиванием на аналитических весах «ТурВА-21»

– вначале в воздухе, а затем в жидкости с известной плотностью (дистиллированная вода).

Всхожесть семян определялась путем проращивания в лабораторных условиях в чашках Петри. Для анализа брали пробу, состоящую из 50 шт. семян в четырехкратной повторности. Семена раскладывали на фильтровальной бумаге в определенном порядке так, чтобы они не соприкасались друг с другом. Перед проращиванием все семена обрабатывали 1%-м раствором перманганата калия в течение 12 ч. в дезинфекционных целях. Затем промывали и высушивали до сыпучего состояния. Период проращивания семян составлял 15 дней.

В процессе лабораторных испытаний определяли техническую и абсолютную всхожести. Техническая всхожесть определялась как процентное отношение числа проросших семян к их общему числу, заложенных на проращивание. Абсолютная всхожесть – процентное отношение проросших семян к числу проращиваемых полнозернистых семян. Энергию прорастания семян определяли, как отношение семян, проросших за 7 дней к общему количеству заложенных на проращивание семян выраженное в процентах (Заборовский, Лисин, Соболев, 1972; ГОСТ 13056.6-97; Угаров, Кожевникова, 2002).

Что касается корневой системы, осуществлена стерилизация образцов корневой системы древесных растений (в режиме: проточная вода > 70 % этанол (30 сек) > 2.5 % раствор NaCl (5 мин) > дистиллированная вода (шестикратное промывание)). Затем приведена сушка части корней и подготовка к анализу ДНК, а также посев свежих фрагментов корневой системы на питательные среды (PDA). В результате посева получены изоляты грибов, осуществлено их культивирование на питательных средах с дальнейшим секвенированием ДНК. Анализ ДНК проведен в лаборатории Лейбницкого института овощных и декоративных культур (г. Берлин). ДНК выделяли при помощи UltraClean Soil DNA Isolation Kit. Для проведения PCR-анализа использовались праймеры ITS1-ITS4 (AT 570 C), ITS F-ITS A (AT 570 C), ITS F-ITS B (AT 570 C) и FLR3-FLR4 (AT 540 C). Затем проводилось клонирование PCR продукта при помощи встраивания ДНК кишечной палочки (*Escherichia coli*). Через сутки проводилась подготовка плаزمиды и PCR-анализ с

использованием праймера M13. После подтверждения наличия в плазмиде ДНК микоризообразующих грибов готовились образцы и отправлялись на секвенирование (метод «Sanger sequencing»).

Математическую обработку результатов провели с применением статистического пакета «Statistica 5.5/6.0». Для интерпретации полученных материалов использовали кластерный анализ, метод главных компонент, дисперсионный многофакторный анализ (по перекрестно-иерархической схеме, при последующей оценке различий методом множественного сравнения LSD-test) и метод описательной статистики. Для определения тесноты связи изучаемых показателей использовался коэффициент ранговой корреляции Спирмена (Доспехов, 1973; Мазуркин, 2003; Глотов, 2005).

3.3 Географическое положение и площадь объектов исследования

Выбор лесничеств для закладки пробных площадей проводился на основе анализа материалов ГЛР, Лесного плана УР (2018) и Лесохозяйственных регламентов лесничеств, а также материалов лесоустройства. Пробные площади закладывались в шести лесничествах с высокой долей еловых фитоценозов: Завьяловском, Яганском, Можгинском, Якшур-Бодьинском, Игринском и Кезском. Территориально лесничества располагаются с юго-запада на северо-восток, по три лесничества в каждой природной зоне. Выбор участков осуществлялся визуально по преобладанию ели в фитоценозе. Учитывались растения различного жизненного состояния и ослабленные, и усыхающие.

В связи с устаревшим лесоустройством подбор мест закладки пробных площадей производился путем дешифровки доступных космических снимков (API Yandex.maps), а также визуально в еловых ослабленных фитоценозах. Для оценки структуры и морфологических параметров фитоценоза, видового состава и санитарного состояния, и других элементов фитоценоза закладывались по три временные пробные площади размером 100×100 м в каждом из лесничеств.

Пространственное расположение пробных площадей приведено в приложении (приложение Г), а географические координаты в таблице 3.2.

Таблица 3.2. Географические координаты пробных площадей

№ п/п	№ ПП	Лесничество, участковое лесничество (кв., выд.)	Категория защитности лесов	Географические координаты
Подтаежная зона (лесной район хвойно-широколиственных лесов)				
1	1	Завьяловское, Пригородное (78, 3)	Защитные	56,666018 / 53,323223
2	2	Завьяловское, Пригородное (158, 3)	Защитные	56,722518 / 53,306079
3	3	Завьяловское, Заречное (66, 18)	Защитные	59,984736 / 53,424564
4	1	Яганское (115, 8)	Эксплуатационные (особо защитный участок)	56,599405 / 53,339568
5	2	Яганское (214, 8)	Защитные	56,589050 / 52,941519
6	3	Яганское (363,13)	Защитные	56,505821 / 52,644072
7	1	Можгинское, Пычасское (70, 24)	Защитные	56,498542 / 52,594524
8	2	Можгинское, Пычасское (68, 30)	Защитные	56,506854 / 52,581571
9	3	Можгинское, Нышинское (35, 12)	Защитные	56,367733 / 52,075571
Таяжная зона (южно-таяжный лесной район)				
1	1	Якшур-Бодьинское, Сельчинское (81, 15)	Защитные	57,106117 / 53,066883
2	2	Якшур-Бодьинское, Сельчинское (86, 37)	Защитные	57,121483 / 53,158433
3	3	Якшур-Бодьинское, Мукшинское (62, 17)	Защитные	57,281983 / 53,132300
4	1	Игринское, Чутырское (118, 4)	Эксплуатационные (особо защитный участок)	57,331900 / 53,160367
5	2	Игринское, Чутырское (186, 13)	Защитные	57,377800 / 53,256750
6	3	Игринское, Зуринское (110, 14)	Защитные	57,603850 / 53,456667
7	1	Кезское, Лесное (28, 25)	Защитные	57,848983 / 53,774517
8	2	Кезское, Лесное (147, 3)	Защитные	57,864967 / 53,694433
9	3	Кезское, Кулигинское (113, 30)	Защитные	56,198022 / 53,716683

Ель колючая изучалась в урбанизированной среде (городская среда). В связи со сложностью/невозможностью выявления данного растения в естественных фитоценозах изучение растений производилось на территории г. Ижевска в районах близких к природным условиям. Исследования проводили в парковой зоне г. Ижевска на территории центрального парка культуры и отдыха ландшафтного типа им. С.М. Кирова площадью 90 га (г. Ижевск) (далее – ЦПКиО им. С.М. Кирова) и на территории селитебной зоны жилого микрорайона «Север» (далее – мкр. «Север»). При оценке экологической ситуации городов принято разделение территории на селитебные, транспортные, промышленные, парково-рекреационные ландшафты (Раевич, Саэт, Смирнова, 1982; Методические рекомендации по оценке..., 1996). Выбирались особи среднегенеративного состояния, онтогенетическая группа – средневозрастные (возраст определялся путем подсчета годичных колец на кернях). Пространственное расположение районов исследования в городских условиях представлено на рисунке 3.4.

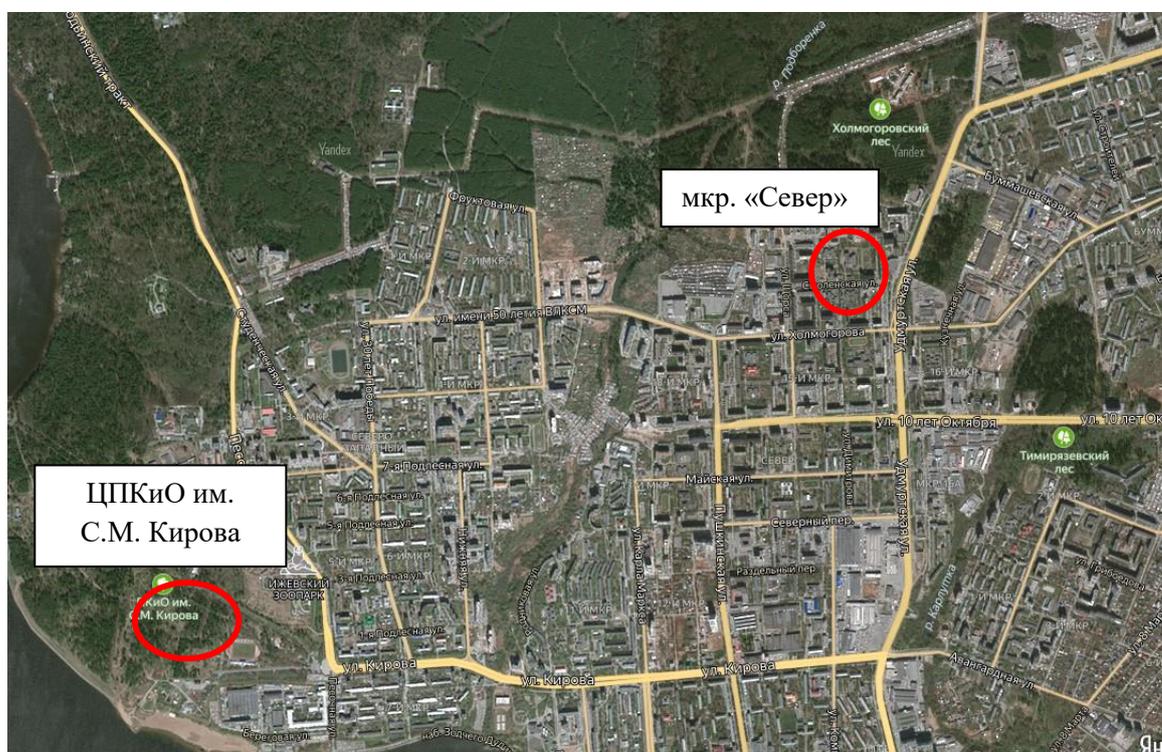


Рисунок 3.4. Пространственное расположение районов исследования ели колючей (*Picea pungens* Emglad.) на территории г. Ижевск (карта-схема Яндекс. карты

<https://yandex.ru/maps>)

Территории, выбранные для изучения ели колючей располагались в дали от крупных промышленных предприятий и транспортных узлов города. Объекты исследования произрастали в близи городских лесов и были максимально приближены к природным условиям.

Выводы по главе 3

Оригинальность применяемых нами методов исследования заключается в том, что в процессе изучения еловых фитоценозов применялись классические методы оценки состояния (морфологическое/таксационное описание, закладка почвенных разрезов) в сочетании с экофизиологическими методами оценки (ранее данные методы не применялись в связи со сложностью их проведения). При исследовании состояния еловых фитоценозов внимание уделялось и другим компонентам еловой экосистемы (морфология и активность лесной подстилки, почвенный покров).

Достоверность полученных данных была обеспечена путем значительной выборки и с применением различных методов статистической обработки. Полученные данные поэтапно обрабатывались:

- кластерным анализом (многомерная статистическая процедура использовалась с целью упорядочить выборку для получения информации о выборке объектов и их группировке по сходным признакам);

- методом главных компонент (использовался для уменьшения размерности данных и выявления параметров, на основании которых произошло объединение объектов при предыдущем анализе);

- многофакторным дисперсионным анализом (применялся после выявления параметров методом главных компонент, для определения количественных изменений изучаемых параметров);

- нелинейной ранговой корреляцией Спирмена (определение взаимосвязи параметров, при котором необходимо установить тесноту связи с одним фактором при исключении влияния другого). Визуализация полученных данных строилась при помощи программного обеспечения Statistica 5.5/6.0 и Microsoft Office Excel.

4 ЕЛОВЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

4.1 Характеристика еловых фитоценозов Удмуртской Республики и динамика их площадей

В УР отсутствуют долговременные, непрерывные научные исследования по изучению еловых фитоценозов, поэтому их характеристика приведена на основе отчетных материалов лесных контролирующих органов. В этой связи при описании данной и последующих глав использована лесная терминология в соответствии ГОСТ 18486-97, ГОСТ 17559-82.

Согласно литературным данным оптимальными природно-климатическими условиями роста и развития еловых фитоценозов являются следующие показатели: среднегодовая температура воздуха от минус 2,9 до 4°C; средняя температура самого теплого месяца (июля) от 10 до 20°C; продолжительность вегетационного периода должна составлять не менее 110 дней; сумма температуры выше 5 °С в диапазоне от 700 до 2230 °С, выше 10 °С – 500-1850 °С; и количество осадков 400-850 мм (Чертовской, 1978).

Территория УР, в частности северные районы, обладают оптимальными природными факторами для формирования лесных фитоценозов с преобладанием ели. В настоящее время (на 01.01.2022 г.) еловые фитоценозы сосредоточены в таежной части республики (74% или 587 027 га). В подтаежной части (на юге УР) еловые фитоценозы составляют 26% (204 009 га). Распределение ельников неравномерное и в подтаежной и таежной зоне республики. Районы, в которых наблюдается высокая доля лесных фитоценозов (далее – лесистость) и высокая доля ельников, располагаются с северо-востока на юго-запад. Это такие лесничества как, Глазовское, Балезинское, Кезское, Игринское, Якшур-Бодьинское, Увинское, Вавожское и Можгинское.

Распределение еловых фитоценозов по возрастному спектру (классы и группы возраста) носит довольно пестрый характер. Более половины еловых фитоценозов сосредоточены в IV и V (более 100 лет) классах возраста (связано с недо-

освоением расчетной лесосеки), на долю которых приходится 35,8% (группа спелых и перестойных лесов).

Еловые фитоценозы УР являются высокопроизводительными. На леса I и II классов бонитетов приходится более 50% от всех хвойных фитоценозов УР. Доминирующим биогеоценоотическим типом является ельник кисличник – Екс (более 160 тыс. га по данным последнего лесоустройства). Данный тип биогеоценоза является и самым продуктивным типом УР.

Оптимальные абиотические факторы (погодные условия) УР способствовали доминированию хвойных сообществ (82%), особенно еловых фитоценозов. В XIX столетии и в начале XX на долю лесных фитоценозов с преобладанием ели приходилось более 77% (Методические рекомендации по уходу за хвойно-лиственными молодняками ..., 1981). Большие природные запасы ценной хвойной древесины и удачное расположение региона способствовало активному их освоению. Масштабная вырубка лесов с применением концентрированных рубок (широкопосечные) значительно усилилась в послевоенный период. С середины XX столетия объемы лесозаготовки в республике резко увеличились (рисунок 4.1).

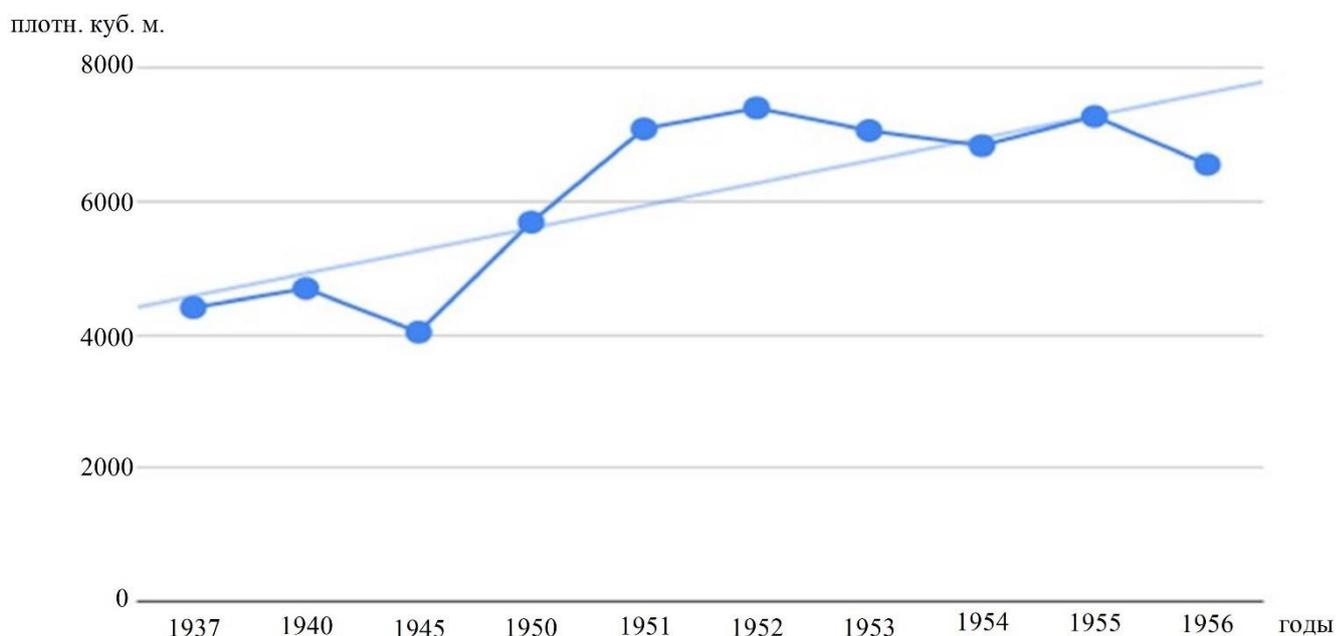


Рисунок 4.1. Объемы вывозимой древесины из Удмуртской Республики в период с 1937 по 1956 гг., плотн. м³ (Народное хозяйство Удмуртской АССР, 1957)

Согласно представленным данным объем вывозимой древесины ежегодно возрастал примерно на 169 тыс. плотн. м³, что в свою очередь привело к увеличению объемов лесоразработки. По статистическим данным (Народное хозяйство Удмуртской АССР, 1957) объем лесоразработок увеличился на 202% к 1956 г. по отношению к 1940 г.

В результате активной заготовки древесины наметились процессы смены видового состава лесных фитоценозов УР. Интенсивная вырубка хвойных фитоценозов в республике, особенно в послевоенный период, привели к резкому их сокращению. Только с 1945 г. по 1961 г. площадь еловых фитоценозов сократилась с 77 % до 58 % (Абсалямов, Петров, Закиров, 2012).

С целью предотвращения негативных процессов смены коренных хвойных фитоценозов на лиственные (особенно мягколиственные/рассеяно-сосудистые виды) в 60-е годы XX столетия в УР были увеличены объемы по созданию искусственных фитоценозов (лесные культуры). Также в этот период, как один из методов борьбы с сокращением хвойных фитоценозов, было внесено предложение по усовершенствованию технологии по заготовке древесины, получившее название Удмуртского метода узких лент (Веткасов, 1970). Данная технология заготовки древесины предусматривает принцип строго организованной лесосеки, при которой под разработку отводятся пасеки шириной равной высоте деревьев (25–30 м), а механизированная трелевка поваленных деревьев производится только по волокам за вершину. Заготовку предполагают проводить в зимний период. Данная технология позволяет сохранять молодое поколение хвойных видов древесных растений и соответственно снижать объемы искусственному возобновлению хвойных фитоценозов (Аглиуллин, 1980).

По данным фондовых материалов за период с 1960 по 2010 гг. в УР более 160 тыс. га лесосек разработаны Удмуртским методом. Между тем, несмотря на принимаемые действия, к 1960 г. площадь еловых фитоценозов упала до 40%, а к 1976 г. – до 34%. Специалисты связывают данное явление с отсутствием своевременного ухода за фитоценозами (Абсалямов, 1999). Несмотря на внедрение узкопасечных технологий заготовки древесины и увеличение площадей искусствен-

ных фитоценозов объемы изъятия древесины превышали природный потенциал. В итоге неконтролируемой антропогенной деятельности необратимо изменился не только видовой состав фитоценозов на всех уровнях их организации, но и ландшафт региона.

С середины 90-х гг. прошлого столетия в силу экономического потрясения и реорганизации лесного сектора использование расчетной лесосеки (объемы вырубки леса) резко сократилось. Востребованность древесины со стороны заготовителей упала. Многие предприятия лесного сектора республики ликвидировались, в том числе крупнейший концерн «Удмуртлес» с рядом леспромхозов.

За последние 20 лет освоение расчетной лесосеки (ежегодный возможный объем заготовки древесины) было на уровне 50-60%. Лишь снижение объемов изъятия древесины позволило стабилизировать качественное состояние лесного фонда, а именно, сохранить существующие еловые фитоценозы, но и в некоторой степени их увеличить (таблица 4.1).

Таблица 4.1. 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	по актуализированным данным на 01.01.2019	672,3	35,2

Однако в последнее десятилетие фитопатологическое состояние еловых фитоценозов стало ухудшаться на фоне развития популяций дендрофагов, а именно группы короедов (Краткий санитарный и лесопатологический обзор за 2013 г., 2014; Ведерников, Бухарина, Загребин, 2019а; Ведерников, Бухарина, Загребин, 2019б; Загребин, Ведерников, Захарова, 2020; Vedernikov, Zagrebina, Grigoriev, 2020; Bukharina, A. Konopkova, K.E. Vedernikov, 2020).

4.2 Санитарное состояние и причины гибели еловых фитоценозов Удмуртской Республики в XX столетии

Основной причиной ослабления и гибели еловых фитоценозов в УР в последнее десятилетие является повреждение в результате жизнедеятельности стволовых вредителей (короед-типограф).

Динамика погибших лесных фитоценозов в УР за 2002-2013 гг. приведена на рисунке 4.2 (по данным краткого санитарного и лесопатологического обзора за 2013 г.).

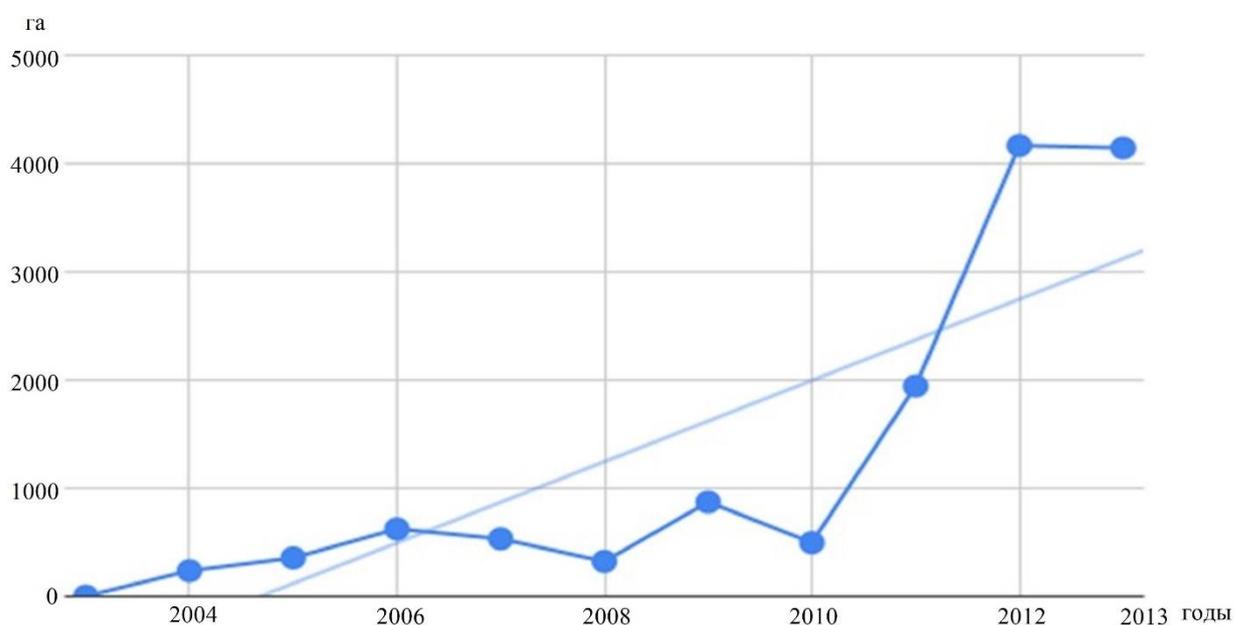


Рисунок 4.2. Площади погибших лесных фитоценозов в Удмуртской Республике

По данным Лесного плана 2008 г. основной причиной гибели еловых фитоценозов УР – деятельность патогенных организмов (82%) и влияние неблагоприятных абиотических факторов (15,8%). Между тем в 2008 г. специалистами отмечалась закономерность по увеличению количества и площади очагов насекомых вредителей леса. На территории большинства лесничеств, особенно в подтаежной зоне, выявлены поврежденные деревья с характерными для короеда-типографа, черного елового усача (*Monochamus scutellatus* (Норв)) и соснового лубоеда (*Blastophagus piniperda* L.) повреждениями.

Однако, не смотря на обширный перечень видов вредителей и болезней ели, наиболее существенный ущерб наносит короед-типограф (Ведерников, 2024а; Vedernikov, Bukharina, Udalov et al, 2022). Территория массового усыхания ельников в результате вспышки численности короеда-типографа продолжает расширяться и в настоящее время, что связано с отсутствием эффективных и своевременных мер по борьбе с дендрофагом, наличием достаточного количества еловых фитоценозов в стадии старения, низкой эффективностью санитарно-оздоровительных мероприятий (Ведерников, Ушакова, Абсалямов, 2024; Ведерников, Ушакова, 2025).

Ситуация с лесными фитоценозами в республике усугубляется устаревшими материалами лесоустройства, возраст которых превышает 30 лет.

В соответствии отчетных данных основное сокращение еловых фитоценозов пришлось на 2013 год. Это связано с массовым развитием вредителей ели (короедов) на фоне неблагоприятных погодных явлений 2010 года.

В этой связи, данные по изменению площадей еловых фитоценозов, анализировались в период с 2009 г. по 2015 г (по материалам государственного лесного реестра – форма 1.8 ГЛР). В целом сокращение площади еловых фитоценозов в УР за анализируемый период, составило 8% или 65 400 га.

Особенно пострадали южные районы республики (подтаежная зона). Сокращение в подтаежной зоне еловых фитоценозов на 15% (от общей площади ельников южной части республики) или 29 728 га. На севере УР, в таежной зоне, сокращение составило 35 959 га или 6% от площади еловых фитоценозов таежной зоны (рисунок 4.3). В подтаежной зоне наиболее значительное снижение площади еловых фитоценозов наблюдается в следующих лесничествах: Киясовское (48%), Можгинское (29%), Вавожское (16%), Завьяловское (13%) и Алнашское (12%).

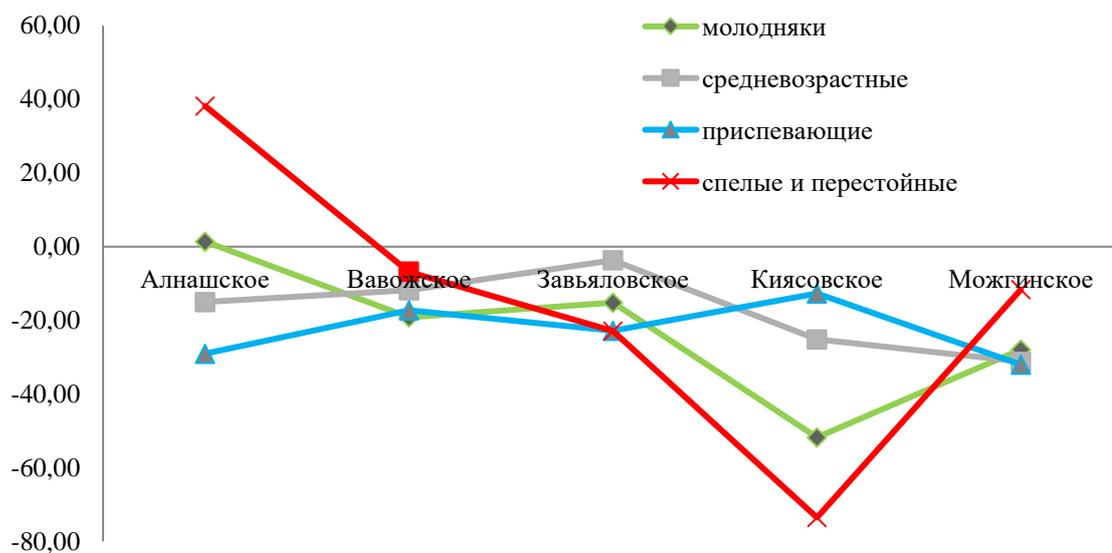


Рисунок 4.3. Изменение площади еловых фитоценозов в подтаежной зоне Удмуртской Республики по годам (% к площади 2009 г.)

В таежной зоне сокращение еловых фитоценозов наблюдается в Ярском (23%), Сюмсинском (14%), Увинском (20%), Игринском (7,8%) и Якшур-Бодыинском (7,9%) лесничествах (рисунок 4.4).

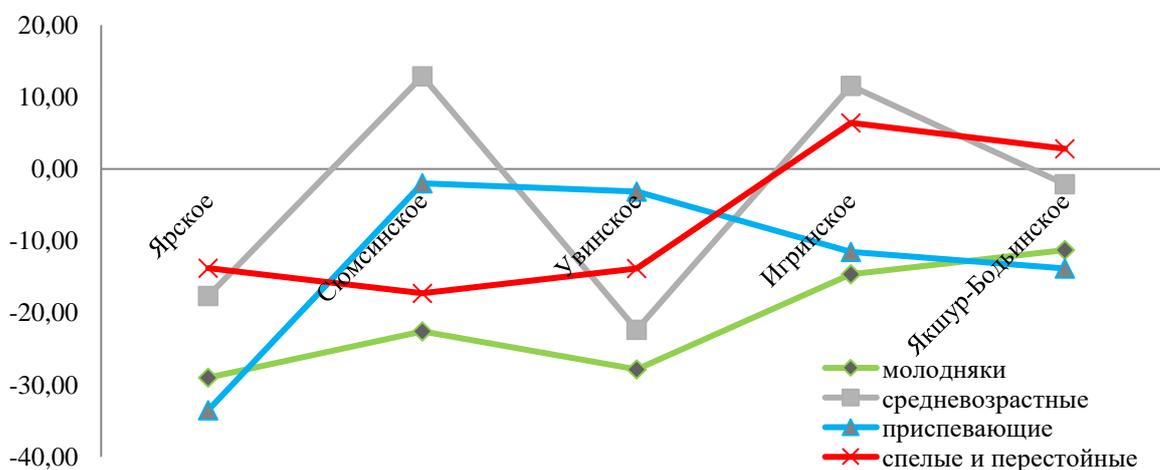


Рисунок 4.4. Изменение площади еловых фитоценозов в таежной зоне Удмуртской Республики по годам (% к площади 2009 г.)

В целом изменение площадей еловых фитоценозов по годам в республике по данным ГЛР представлено в таблице 4.2.

Таблица 4.2. Изменение площади еловых фитоценозов по годам в Удмуртской Республике (% к площади 2009 г.)

№	Наименование лесничества	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.
1	2	3	4	5	6	7	8
Подтаежная зона (лесной район хвойно-широколиственных лесов)							
1	Алнашское	0,0	99,0	98,0	93,0	90,5	88
2	Вавожское	100,3	100,4	85	84,8	84,5	84,0
3	Граховское	101,1	85,6	109,8	109,5	109,4	109,7
4	Завьяловское	96,5	96,9	96,8	96,7	96,6	86,8
5	Камбарское	101,8	102,7	103,1	103,5	104,2	104,5
6	Каракулинское	124,4	124,2	123,8	122,8	94,2	94,0
7	Кизнерское	91,4	91,2	89,9	89,8	89,8	88,4
8	Киясовское	50,9	51,0	51,8	51,9	51,2	51,9
9	Можгинское	98,8	98,4	97,7	97,2	96,7	70,9
10	Сарапульское	102,1	103,1	102,3	102,8	103,6	87,7
11	Яганское	100,3	100,0	99,7	99,3	99,0	98,5
Таемная зона (южно-таежный лесной район)							
1	Балезинское	100,4	100,5	100,4	100,5	100,5	100,7
2	Воткинское	100,1	100,3	98,0	97,6	96,8	96,3
3	Глазовское	100,1	100,4	99,5	99,2	99,2	98,9
4	Дебесское	100,6	100,6	100,4	100,3	98,4	98,6
5	Игринское	100,1	92,5	92,5	92,7	92,8	92,7
6	Кезское	100,4	100,7	100,7	100,5	100,3	100,1
7	Красногорское	100,2	100,5	100,6	100,7	100,8	97,3
8	Селгинское	100,2	100,4	100,5	100,4	96,5	92,1
9	Сюмсинское	100,7	98,8	87,9	86,6	87,5	85,5
10	Увинское	100,5	101,1	92,9	80,6	80,1	79,7
11	Шарканское	99,9	99,8	99,7	99,3	98,7	98,4
12	Юкаменское	100,2	100,3	100,5	100,8	100,9	100,9
13	Якшур-Бодьинское	100,5	101,1	101,2	101,4	95,8	92,2
14	Ярское	99,7	77,2	77,3	77,0	77,1	77,4
	Итого по Удмуртской Республике	99,3	97,7	96,2	95,2	94,5	91,7

В тех лесничествах, где было отмечено наибольшее сокращение еловых фитоценозов, проведен анализ их возрастной структуры. В подтаежной зоне УР особенно в Алнашском, Вавожском, Завьяловском, Киясовском и Можгинском лесничествах наблюдается сокращение площадей насаждений всех групп возраста от молодняков до спелых и перестойных. Наиболее существенные изменения по площади еловых фитоценозов по всем группам возраста наблюдаются в Киясовском (от -12,7% – в приспевающих до -73,6% – спелых и перестойных) и Можгин-

ском (от -11,6% – спелых и перестойных до -32,0% – приспевающих лесов) лесничествах (таблица 4.3).

Таблица 4.3. Изменение площади по классам возраста в лесничествах с наиболее значительным сокращением площадей (% к площади 2009 г.)

№	Наименование лесничества	Группы возраста			
		молодняки	средневозрастные	приспевающие	спелые и перестойные
Подтаежная зона (лесной район хвойно-широколиственных лесов)					
1	Алнашское	1,4	-15,0	-29,0	38,2
2	Вавожское	-19,1	-11,8	-17,2	-6,8
3	Завьяловское	-15,2	-3,7	-22,8	-22,9
4	Киясовское	-51,8	-25,2	-12,7	-73,6
5	Можгинское	-28,0	-31,2	-32,0	-11,6
Таежная зона (южно-таежный лесной район)					
1	Игринское	-14,6	11,6	-11,5	6,4
2	Сюмсинское	-22,6	12,9	-2,0	-17,3
3	Увинское	-27,9	-22,3	-3,2	-13,8
4	Ярское	-29,0	-17,7	-33,5	-13,8
5	Якшур-Бодьинское	-11,3	-2,1	-13,8	2,8

В таежной зоне наибольшее сокращение площади еловых фитоценозов наблюдается в группе молодняков (11,26-29,0%), тогда как изменение площади средневозрастных, спелых и перестойных еловых фитоценозов незначительны в большинстве анализируемых лесничеств, кроме Увинского и Ярского лесничеств. Возрастная структура еловых фитоценозов в УР разнообразна и варьирует в зависимости лесничества (приложение Д).

Изменение возрастной структуры еловых фитоценозов может быть связано, как с антропогенной деятельностью (увеличение объема рубок), так и с актуализацией данных ГЛР (перевод из одной группы возраста в другую).

В XX веке ученые отмечали, что дендрофаги не играли решающей роли в состоянии еловых фитоценозов вследствие высокого процента гибели в зимний период (Thoss, Byers, 2006; Zhao, T.; Krokene, P.; Hu, J. et al, 2011; Zhao, Kandasamy, Krokene, 2019; Debkov, Aleinikov, Gradel, 2019). Это характерно и для УР. При анализе архивных данных вспышек массового размножения *Ips typographus* L. на

территории УР зафиксировано не было, хотя локальные очаги периодически наблюдались с 1956 года.

Начало вспышек массового размножения *Ips typographus* L. в УР было связано с засухой 2010 года, но дальнейшее развитие популяции дендрофага обусловлено высокой выживаемостью насекомого. Основными лимитирующими факторами для короедов являются температурные факторы: низкие отрицательные температуры (до $-30-40^{\circ}\text{C}$) зимой, влияющие на выживаемость взрослых короедов, и высокие температуры в начале лета ($+22-30^{\circ}\text{C}$), вызывающие высокую смертность личинок (Маслов, 2010).

Заготовка древесины в УР выполнена на 66%, в т.ч. в еловых фитоценозах на 46% от возможного объема (от расчетной лесосеки). При этом уход за лесным фитоценозом, в т.ч. и санитарно-оздоровительные мероприятия выполнены на 98% и 99% соответственно, а создание искусственных фитоценозов (лесные культуры) осуществлено в объеме 102% от плановых показателей (Лесной план УР, 2008, 2018). Таким образом, сокращение площади еловых фитоценозов в период с 2009 г. не связаны с хозяйственной деятельностью, а обусловлено иными причинами. В целом современные еловые фитоценозы УР представлены производными сообществами, на формирование которых в период 1937-2009 гг. оказало влияние антропогенный фактор (хозяйственная деятельность), а в период с 2010 г. – биотические факторы.

Отсутствие современных материалов лесоустройства, устаревшие научные материалы и противоречивые данные отчетных материалов контролирующих ведомств и служб не позволяют в полной мере оценить состояние еловых фитоценозов УР. Особую озабоченность вызывают еловые фитоценозы, произрастающие в различных категориях защитности и на особо-защитных участках. Данные ельники выполняют особые экологические, средообразующие и средорегулирующие, а также иные полезные функции. В связи с чем прямое антропогенное воздействие на таких участках ограничено. Ввиду сложной и растянутой по времени процедуре лесопатологической оценки, такие участки фитоценозов порой остаются без должного внимания, особенно небольшие по площади особо-защитные участки

леса (лесные фитоценозы, имеющие особый правовой статус в связи с выполнением экологических функций).

Выводы по главе 4

Еловые фитоценозы в республике являются зональной лесной формацией и занимают обширную территорию, хотя и с неравномерным распределением. Они являются важнейшим ресурсом, как для экономики, так и для экологии региона. С начала XX столетия прослеживается развитие крайне негативного характера смены еловых фитоценозов на лиственные, что в конечном итоге может привести к полному их исчезновению.

Основной причиной сокращения еловых фитоценозов в регионе стала неконтролируемая антропогенная деятельность, связанная с заготовкой древесины. Несмотря на использование узкопосечных технологий заготовки древесины и увеличения объемов создания искусственных, стабилизация площадей еловых фитоценозов не произошла. Некоторое увеличение площадей еловых фитоценозов произошло к 90-м годам XX-го столетия в связи с прекращением работы крупных лесозаготовительных предприятий.

В настоящее время еловые фитоценозы региона деградируют в следствие развития дендрофагов, особенно короеда-типографа. В прошлом столетии типограф формировал очаги развития в фитоценозах, утративших устойчивость (ветровальные, пораженные корневой губкой) и не играл значительной роли в динамике площадей ельников. Лишь в XXI веке дендрофаги стали активно развиваться и вызывать масштабные деграционные процессы в еловых фитоценозах. Для понимания происходящих процессов в еловых фитоценозах и в республике в целом важны научные изыскания хвойных сообществ и проведение масштабных инвентаризационных работ.

5 СТРУКТУРА И СОСТОЯНИЕ ЕЛОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

5.1 Морфология елового фитоценоза

Лесные фитоценозы отличаются большим разнообразием по происхождению, видовому составу, возрасту, продуктивности и др. показателям. Причиной неоднородности лесных фитоценозов являются различия в почвенных и климатических условиях, рельефе местности, хозяйственной деятельности, а также в экологических факторах и возникающих стихийных явлениях. Основным растительным компонентом лесного фитоценоза являются доминанты, представляющие собой однородную совокупность особей (Эйтинген, 1953; Мелехов, 2003; Юренин, Соколовский, Герасименко и др., 2011; Ярославцев, Коптев, 2012; Spracklen, Spracklen, 2019).

Доминанты в лесном фитоценозе являются фактором, обуславливающим жизнедеятельность всего сообщества, т.е. являются эдификаторами. Представители фауны и флоры напрямую связаны с параметрами доминантов: видовой состав, густота, особенности продуктивности и жизненного состояния. При смене видовой состав происходит и смена всех компонентов сообщества. Поэтому именно по строению и состоянию совокупности доминантов определяются основные параметры фитоценоза, его жизнеспособность.

При оценке «здоровья» фитоценоза применяется патологический мониторинг. В связи с ограниченностью ресурсов данные мероприятия, как правило, проводятся силами и за счет средств арендаторов и лишь в небольших объемах организацией ФБУ «Российский центр защиты леса». В этой связи в основном контроль и мониторинг проводится в эксплуатационных лесах, лесах, имеющих наиболее высокий экономический потенциал. На землях лесного фонда в защитных лесах, в т.ч. и на особо-защитных участках, подобные работы проводятся по остаточному принципу. Даже при выявлении очагов болезней и вредителей санитарные рубки проводятся лишь после согласования актов лесопатологического обследования. Поэтому с момента выявления очага и до

проведения санитарно-оздоровительных мероприятий проходит не менее 4 мес., а чаще всего 1 год. Данная ситуация в УР усугубляется устаревшими материалами лесоустройства.

В этой связи исследования еловых фитоценозов проводились в защитных лесах (леса, выполняющие защиты природных и иных объектов) и на особозащитных участках. Таксационное описание насаждения (параметры фитоценоза), в т.ч. и морфологии доминантов производилось по общепринятым методикам. Размер пробных площадей выбирался не от количества особей доминантов на участке, а был стандартным для всех участков и составлял 1 га (100×100 м). С целью учета каждой особи доминантов и кодоминантов елового фитоценоза и выявления индивидуальных особенностей, применялся перечислительный метод таксации, а также метод оценки продуктивности предложенный Б.Д. Жилкиным. Исследуемые фитоценозы представляют собой однородные по видовому составу участки, состоящие из ели и пихты.

Все исследуемые фитоценозы по происхождению относятся к естественным, по способу размножения – семенным. Это обусловлено тем, что деревья имели более правильную форму ствола и отсутствовали деревья «гнездового» расположения. По форме исследуемые фитоценозы являлись простыми (один ярус, сформированный доминантами).

В исследуемых фитоценозах видовой состав был однотипный. В качестве сопутствующего вида (кодоминанта), при формировании темнохвойных фитоценозов, выступала пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.). В подтаежной зоне ее доля не превышала 10% от состава, а в таежной зоне доля пихты увеличивается до 20%. Пихта является несомненным спутником ели в Европейской части РФ (Усольцев, Маленко, Терехов и др., 2013; Усольцев, Маленко, Норицин, 2015).

Морфологическое (таксационное) описание изучаемых фитоценозов приведено в таблице 5.1 (приложение Е).

Таблица 5.1. Морфологическая (таксационная) характеристика елового фитоценоза на пробных площадях

Лесничество	№ПП*	Состав	Густота доминантов		Средние значения			М, м ³ /га		Бонитет
			шт./га (на ПП)	доля усыхающих и погибших, %	А, лет	Н, м	D _{1,3} , см	растущих деревьев	сухостоя	
Подтаежная зона (лесной район хвойно-широколиственных лесов)										
Завьяловское	1	9Е1П+Б	260	47,7	70	21	27,9	107	67	II
	2	9Е1П+Б	324	38,3	67	23	26,0	120	88	I
	3	9Е1П+Ос	464	25,6	60	20	26,9	198	48,6	I
Яганское	1	10Е+П	252	50,8	60	18	25,9	53	94	II
	2	10Е	155	56,1	65	22	21,4	31	29	I
	3	10Е	154	56,5	60	18	20,3	61,6	71,5	II
Можгинское	1	9Е1П+Лп	383	56,7	60	23	25,7	178,8	178,1	I
	2	9Е1П	408	50,2	50	20	22,6	145,7	99,5	I
	3	9Е1С+Б	456	21,1	60	19	19,1	264,9	57,5	II
Тажная зона (южно-таежный лесной район)										
Яшкур-Бодьинское	1	7Е1П1Б1Ос	312	27,9	77	18	22,2	109,1	29,3	III
	2	9Е1Ос+П	441	42,6	74	23	26,8	191,2	89,9	II
	3	8Е2П	479	14,6	74	21	30,8	375	23	I
Игринское	1	8Е2П	515	13,6	69	19	22,9	182,2	26,0	II
	2	9Е1П	581	12,6	70	19	23,9	27,7	15,7	II
	3	8Е2П	645	12,9	64	20	21,9	222,1	21,2	I
Кезское	1	8Е2П	642	11,7	62	19	21,1	196,6	18,7	II
	2	9Е1П	669	12,3	63	21	21,4	225,9	22,1	I
	3	8Е2П	634	11,8	65	21	22,3	213,1	18,9	I

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

Увеличение доли пихты в еловых фитоценозах с юга на север может быть обусловлено тем, что в северной части УР выпадает больше атмосферных осадков. По данным ряда авторов, пихта не только предпочитает богатые минеральными веществами почвы, но и требовательна к повышенной влажности воздуха и не выносит резких температурных колебаний (Газизуллин, Минниханов, Гилаев и др., 2000; Иванова, Андреев, 2008).

На пробных площадях особи ели относились к средневозрастной онтогенетической стадии (приспевающая группа возраста – 60-77 лет), кроме ПП2 Можгинского лесничества, где средний возраст составил 50 лет (средневозрастная группа) (рисунок 5.1).

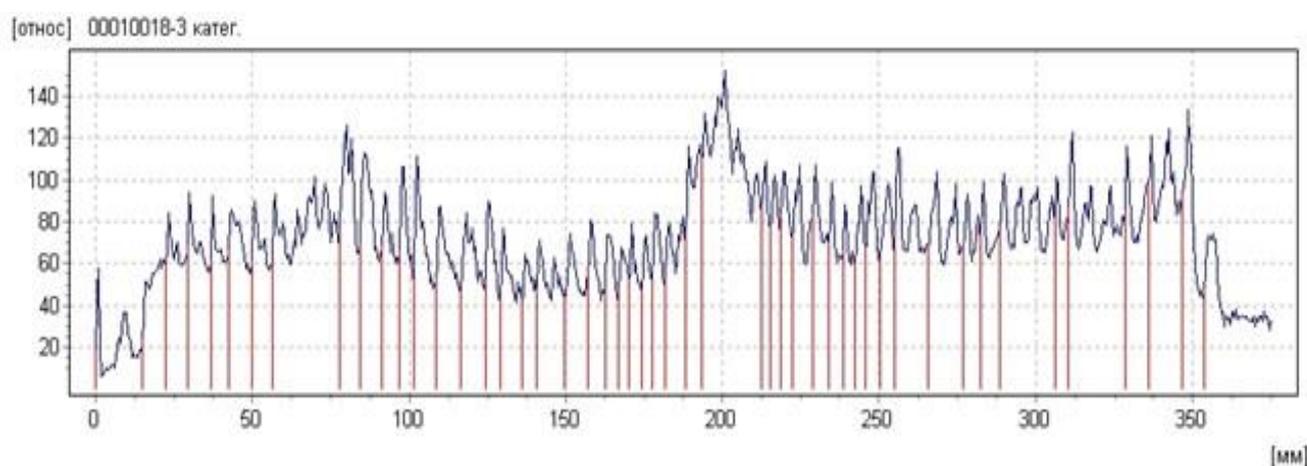


Рисунок 5.1. Резистограмма особи ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) с выделением годичных колец

Высота доминантов колебалась в пределах 18-23 м, а средний диаметр ствола особей ели – 19,1-30,8 см.

Одним из важных показателей фитоценоза является плотность/густота доминантов. Данный показатель характеризует особенность распространения деревьев в пространстве, а значит и особенности конкуренции за экологические ресурсы. По густоте (полноте) определяется структура фитоценоза и планируются мероприятия по уходу за лесным фитоценозом. В сообществах с высокой густотой доминантов наблюдается более бедный видовой состав нижних ярусов фитоценоза, снижается эффективность естественного возобновления (Pukkala, Kolström, Miina,

1994; Ушаков, 1997; Hale, Edwards, Masonetal, 2009; Луганский, Залесов, Луганский, 2010).

В процессе исследования густота доминантов определялась через определение показателей абсолютной и относительной полноты. Абсолютная полнота – это сумма площадей сечения стволов доминантов на высоте 1,3 м ($\text{м}^2/\text{га}$). Относительная полнота определялась как отношение абсолютной полноты исследуемого фитоценоза и к абсолютной полноте нормального фитоценоза (нормальный фитоценоз (древостой) – это математическая модель морфологического строения основных древесных видов, формирующих лесные фитоценозы РФ). В качестве параметров нормального древостоя использовались данные елового фитоценоза по южной тайге северной подзоны смешанных лесов Северо-запада Европейской части РФ (Таблицы и модели хода роста..., 2008).

Отличительной особенностью исследуемых фитоценозов являлись показатели полноты. В подтаежной зоне (в южной части УР) была зафиксирована наименьшая абсолютная полнота ($2,9\text{-}28,8 \text{ м}^2/\text{га}$), особенно на территории Яганского лесничества ($2,9\text{-}7,0 \text{ м}^2/\text{га}$, относительная – $0,1\text{-}0,2$). При таких параметрах полноты исследуемые участки не относят к землям покрытым лесом, а относятся к рединам. Низкая полнота фитоценоза, помимо исследуемых участков в Яганском лесничестве, наблюдается в Завьяловском лесничестве (пробные площади 1 и 2 – относительная полнота – $0,3$) и Якшур-Бодьинском лесничестве (пробные площади 1 – относительная полнота – $0,2$) (таежная зона). С продвижением на север, в таежной зоне относительная полнота увеличивается до $0,9$. Данные по абсолютной и относительной полноте исследуемых фитоценозов приведены в таблице 5.2.

На исследуемых участках, низкая полнота (абсолютная и относительная) связана со значительным количеством погибших (свежий и старый сухостой) особей ели. На пробных площадях в Яганском лесничестве древесная фитомасса погибших деревьев превышает древесную фитомассу живых деревьев, а в Завьяловском лесничестве на сухостойную древесину приходится более 50% от древесной фитомассы живых деревьев.

Таблица 5.2. Показатели абсолютной и относительной полноты еловых фитоценозов

Лесничество	№П П	Состав	Густота доми- нантов		Абсолютная полнота, м ² /га		Относительная пол- нота*
			шт./ га (на ПП)	доля усых-х и погиб- ших,%	растущих деревьев	сухостоя	
Подтаежная зона (лесной район хвойно-широколиственных лесов)							
Завьялов- ское	1	9Е1П+Б	260	47,7	10,7	4,2	0,3
	2	9Е1П+Б	324	38,3	11,1	6,8	0,3
	3	9Е1П+Ос	464	25,6	22,2	5,2	0,7
Яганское	1	10Е+П	252	50,8	6,0	10,6	0,2
	2	10Е	155	56,1	2,9	3,0	0,1
	3	10Е	154	56,5	7,0	8,0	0,2
Можгин- ское	1	9Е1П+Лп	383	56,7	10,4	11,2	0,3
	2	9Е1П	408	50,2	10,2	7,1	0,3
	3	9Е1С+Б	456	21,1	12,1	6,2	0,3
Таяжная зона (южно-таежный лесной район)							
Яшкур- Бодьин- ское	1	7Е1П1Б1 Ос	312	27,9	10,1	3,3	0,2
	2	9Е1Ос+П	441	42,6	17,7	8,3	0,5
	3	8Е2П	479	14,6	37,5	2,4	0,8
Игринское	1	8Е2П	515	13,6	19,8	2,9	0,5
	2	9Е1П	581	12,6	26,0	1,7	0,7
	3	8Е2П	645	12,9	23,1	2,2	0,6
Кезское	1	8Е2П	642	11,7	21,0	2,0	0,6
	2	9Е1П	669	12,3	22,5	2,2	0,6
	3	8Е2П	634	11,8	23,5	1,9	0,6

Примечание: * относительная полнота рассчитывалась как отношение абсолютной полноты исследуемого фитоценоза на абсолютную полноту полных (нормальных) еловых фитоценозов южной тайги и северной подзоны смешанных лесов Северо-запада Европейской части

Выявленные нами значительные запасы фитомассы отмершей древесины вызывает повышенный риск возникновения и распространения лесных пожаров. Изменение полноты фитоценозов сказалось на смене видового состава живого напочвенного покрова и активности деструкторов лесной подстилки.

5.2 Санитарное состояние еловых фитоценозов

Ель сибирская не терпит резких погодных колебаний, также часто повреждается патогенными организмами, поэтому еловым фитоценозам требуется больше

уделять внимание в виде постоянного мониторинга, агротехнического и иного ухода (Коптев, Богданов, 2015). Важнейшим диагностическим показателем при мониторинге и оценке санитарного состояния является выявление жизненного состояния отдельных особей и правильная идентификация патогенных организмов. От скорости и объективности полученных данных проектируется хозяйственная деятельность, призванная поддерживать «здоровье» елового фитоценоза (Турков, 1979; Miežite, Okmanis, Indriksonsetal, 2013; Ruba, Miežite, Prykhodkoetal, 2020).

В результате оценки фауности (определение пороков кроны и древесного ствола) и расчета санитарного состояния на исследуемых участках (пробных площадях) не оказалось здоровых фитоценозов. Наиболее неблагоприятное санитарное состояние еловых фитоценозов ожидаемо оказалось в подтаежной зоне республики и связана с большим количеством погибших особей ели. Индекс санитарного состояния в подтаежной зоне составляет от 2,62 (Можгинское лесничество пробная площадь 3) до 3,73 (Яганское лесничество пробная площадь 2). В подтаежной зоне наиболее неблагоприятная санитарная обстановка зафиксирована на территории Яганского лесничества. По санитарному состоянию данные фитоценозы – усыхающие. В фитоценозах Завьяловского и Можгинского лесничеств санитарная обстановка лучше, чем в Яганском, но индекс санитарного состояния фитоценозов в этих лесничествах высокий, что свидетельствует о неблагоприятном санитарном состоянии данных фитоценозов (таблица 5.3) (приложение Ж).

Неблагополучная санитарная обстановка в исследуемых еловых фитоценозах подтаежной зоны обусловлена распространением дендрофагов.

На пробных площадях, заложенных в Яганском, Завьяловском и Можгинском (кроме пробных площадей 2 и 3) лесничествах наблюдается большой процент особей ели категории 5 (г) (старый сухостой) с характерными повреждениями ствола от жизнедеятельности дендрофагов (короедов).

Таблица 5.3. Санитарное состояние и продуктивность исследуемых еловых фитоценозов

Лесничество	№ПП	Состав	Продуктивность по Б.Д. Жилкину		Санитарное состояние	
			Продуктивность	Продуктивность с учетом погибших особей	Индекс санитарного состояния	Санитарное состояние
Подтаежная зона (лесной район хвойно-широколиственных лесов)						
Завьяловское	1	9Е1П+Б	III,4	III,2	3,48	сильно ослабленное
	2	9Е1П+Б	III,4	III,2	3,20	сильно ослабленное
	3	9Е1П+Ос	III,2	III,2	2,72	сильно ослабленное
Яганское	1	10Е+П	III,7	III,8	3,14	сильно ослабленное
	2	10Е	IV,0	III,8	3,73	усыхающее
	3	10Е	III,1	III,1	3,71	усыхающее
Можгинское	1	9Е1П+Лп	III,5	III,5	3,54	усыхающее
	2	9Е1П	III,3	III,5	3,10	сильно ослабленное
	3	9Е1С+Б	III,4	III,5	2,62	сильно ослабленное
Таетная зона (южно-таежный лесной район)						
Якшур-Бодьинское	1	7Е1П1Б1 Ос	III,1	III,1	2,76	сильно ослабленное
	2	9Е1Ос+П	III,2	III,1	3,09	сильно ослабленное
	3	8Е2П	III,2	III,2	2,48	ослабленное
Игринское	1	8Е2П	III,2	III,2	1,87	ослабленное
	2	9Е1П	III,2	III,2	1,92	ослабленное
	3	8Е2П	III,0	II,9	2,47	ослабленное
Кезское	1	8Е2П	III,1	III,1	2,42	ослабленное
	2	9Е1П	III,1	III,0	2,44	ослабленное
	3	8Е2П	III,1	III,0	2,43	ослабленное

Между тем отсутствуют деревья свежего сухостоя и ослабленные, имеющие следы жизнедеятельности дендрофагов. Это обстоятельство подтверждает, что на данных участках отсутствует функционирующий очаг развития короедов.

На второй пробной площади Можгинского лесничества встречались особи ели категории свежий сухостой (5 (а)), а деревья категории старый сухостой – не выявлены. На третьей пробной площади Можгинского лесничества, не были выявлены особи ели, поврежденные дендрофагами, а также следы (вылетные отверстия, буровая мука, смолотечение и др.) жизнедеятельности короедов. Это свидетельствует, что очаги развития короедов в подтаежной зоне продолжают развиваться.

В таежной зоне республики неудовлетворительное санитарное состояние наблюдается на 2-х участках в Якшур-Бодьинском лесничестве (индекс санитарного состояния 2,76 и 3,09). Неблагополучное санитарное состояние елового фитоценоза на данных участках обусловлено большим количеством особей ели 5 (г) категории состояния. На всех деревьях выявлены характерные для короеда-типографа повреждения камбиальной части ствола. У поврежденных короедами растений наблюдается некроз и хлороз хвоинок, а под корой обнаружены ходы личинок, свидетельствующие о глубоком поражении древесины. На третьей пробной площади этого же лесничества индекс санитарного состояния составил 2,48, в то же время на данном участке выявлены особи ели, имеющие вылетные отверстия, активное смолотечение (санитарная категория таких деревьев – усыхающие (4)). В местах смолотечения на стволе растений выявлены отверстия, что свидетельствует о поражении короедами. По итогам исследований общее количество поврежденных деревьев на данной пробной площади (ППЗ Якшур-Бодьинского лесничества) составляет 15,8% от общего количества растений. Тип заражения короедом – комлевой. Комлевой тип заражения для короедов наблюдается при высокой плотности популяции, когда типичные места заселения (средняя и верхушечная часть ствола) заняты. Внешний вид поврежденных деревьев представлен на рисунке 5.2.



Рисунок 5.2. Внешний вид особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) пораженных короедами на ПП 3 Якшур-Бодьинского лесничества

Таким образом, зафиксировано распространение короеда (предположительно короеда-типографа *Ips typographus* L.) в таежной зоне республики. Так по данным лесопатологического мониторинга, регулярно проводимого сотрудниками Федерального агентства лесного хозяйства Федерального Бюджетного учреждения Российского центра защиты леса (Центра защиты леса Пермского края и на территории Удмуртии) фиксируется данный вид насекомого и в самых крайних северных лесничествах региона (Ярское лесничество). Данные лесопатологического осмотра Ярского лесничества (2020 г.) представлены на сайте Министерства природных ресурсов и охраны окружающей среды Удмуртской Республики (<http://www.minpriroda-udm.ru/deyatelnost/zashchita-lesov.html> Дата обращения 31.12.2020 г.).

Исследуемые еловые фитоценозы в северных районах УР (пробные площади Игринского и Кезского лесничеств) имеют индекс санитарного состояния 1,87-2,47. В данных фитоценозах не зафиксированы особи ели с характерными следа-

ми жизнедеятельности дендрофагов. Несмотря на это они характеризуются как ослабленные за счет растений, пораженных корневой губкой. Пораженные грибной инфекцией фитоценозы являются потенциальными очагами развития короедов. После поражения корневой губкой физиологические процессы в организме нарушаются (особенно транспортные потоки), а способность к регенерации значительно снижается, что делает их уязвимыми перед внешними факторами. В лесных фитоценозах нередки случаи возникновения очагов развития короедов в местах выявления корневой губки (Маслов, 2010).

В процессе исследования, выявлены особи растений хорошего жизненного состояния (категория санитарного состояния 1 (здоровые) и 2 (ослабленные)), имеющие на стволе потеки смолы. Между тем механических повреждений у таких особей выявлено не было (рисунок 5.3). Санитарное состояние исследуемых фитоценозов приведено на рисунке 5.4.



Рисунок 5.3. Внешний вид особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) с потеками смолы на стволе, не имеющих механических повреждений (ПП 2 и 3 Кезского лесничества)

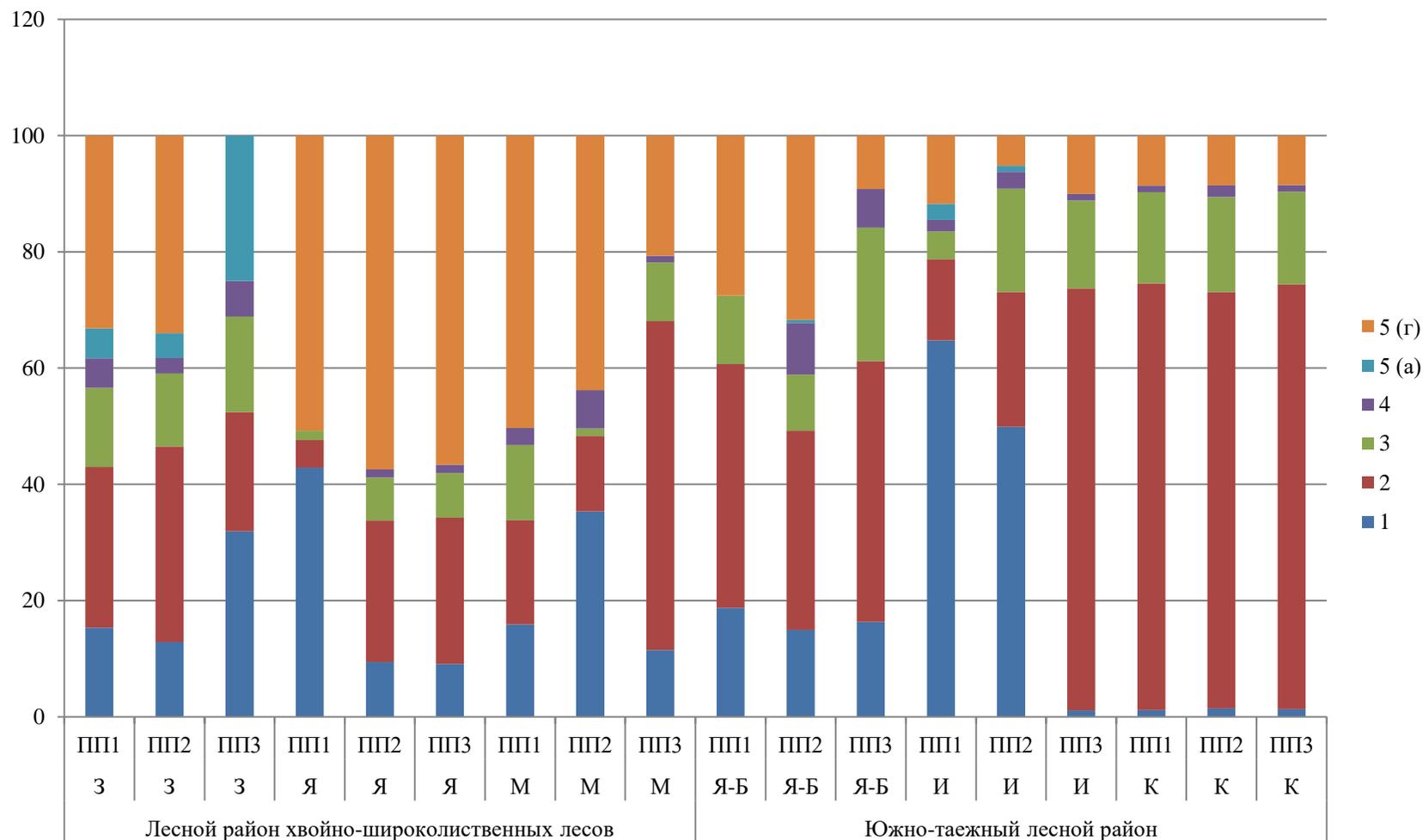


Рисунок 5.4. Распределение особей ели по категориям состояния, % от общего количества

(З – Завьяловское лес-во, Я – Яганское лес-во, М – Можгинское лес-во, Я-Б – Якшур-Бодьинское лес-во, И – Игринское лес-во, К – Кезское лес-во; ПП1,2,3 – пробные площади 1,2,3; 1-5 – категории состояния растений)

На третьей пробной площади Кезского лесничества (таежная зона), часть деревьев в фитоценозе – повалены ветром, вывалы с корнями. Корневая система поражена гнилью. У упавших деревьев корневая система имела признаки гнили, фиксируемые внешним, визуальным осмотром. Подобные признаки повреждения ели характерны для патогенного гриба – *Phellinus chrysoloma* (корневая губка). Еловая корневая губка самый распространенный патогенный организм хвойных фитоценозов на территории УР. Данный сапротрофный организм снижает объемы и качество деловой древесины, но при этом не приводит к массовой деградации еловых фитоценозов. Чаще всего он фиксируется в загущенных искусственных фитоценозах (лесные культуры), а также после проведения рубок ухода в фитоценозах, уже имеющих признаки поражения этим грибом. В этой связи современным лесным законодательством в еловых фитоценозах с абсолютным доминированием ели (80% и более) запрещено проведение рубок ухода (Постановление Правительства РФ №2047 от 09.12.2020 г.). Между тем, ослабляя иммунные механизмы ели, приводит к поражению дендрофагами (Семенкова, Соколова, 1992; Whitney, 1995; Stenlid, 1998; Zemaitis, Zemaite, 2018). Внешний вид особей ели с данной пробной площади, пораженных еловой корневой губкой, представлен в приложении (приложение Ж).

Полученные нами данные санитарного состояния елового фитоценоза Кезского лесничества подтверждаются лесопатологическими актами осмотра лесных фитоценозов (2020 г.) специалистами ФАЛХ ФБУ Российского центра защиты леса (Центра защиты леса Пермского края и Удмуртской Республики). На большинстве обследованных участков Кезского лесничества выявлены ветровальные деревья (причины не установлены, рекомендуемые хозяйственные мероприятия – проведение санитарных рубок), что также косвенно подтверждает развитие грибного патогена. Акты лесопатологического осмотра лесных фитоценозов Кезского лесничества представлены на сайте Минприроды УР (<http://www.minpriroda-udm.ru/deyatelnost/zashchita-lesov.html> Дата обращения 31.12.2020 г.).

5.3 Особенности распределения особей в еловом фитоценозе в связи с их жизненным состоянием

Анализ распределения деревьев по диаметрам относительно среднего диаметра доминантов (методика Б.Д.Жилкина), позволил выявить закономерность распределения растений по категориям жизненного состояния. При сопоставлении диаметров стволов живых и погибших особей ели выявлено, что большинство сухостойных деревьев имеют диаметр ствола выше, чем средний диаметр в фитоценозе. Более 50% погибших особей ели относились к I-III классу продуктивности (рисунок 5.5).

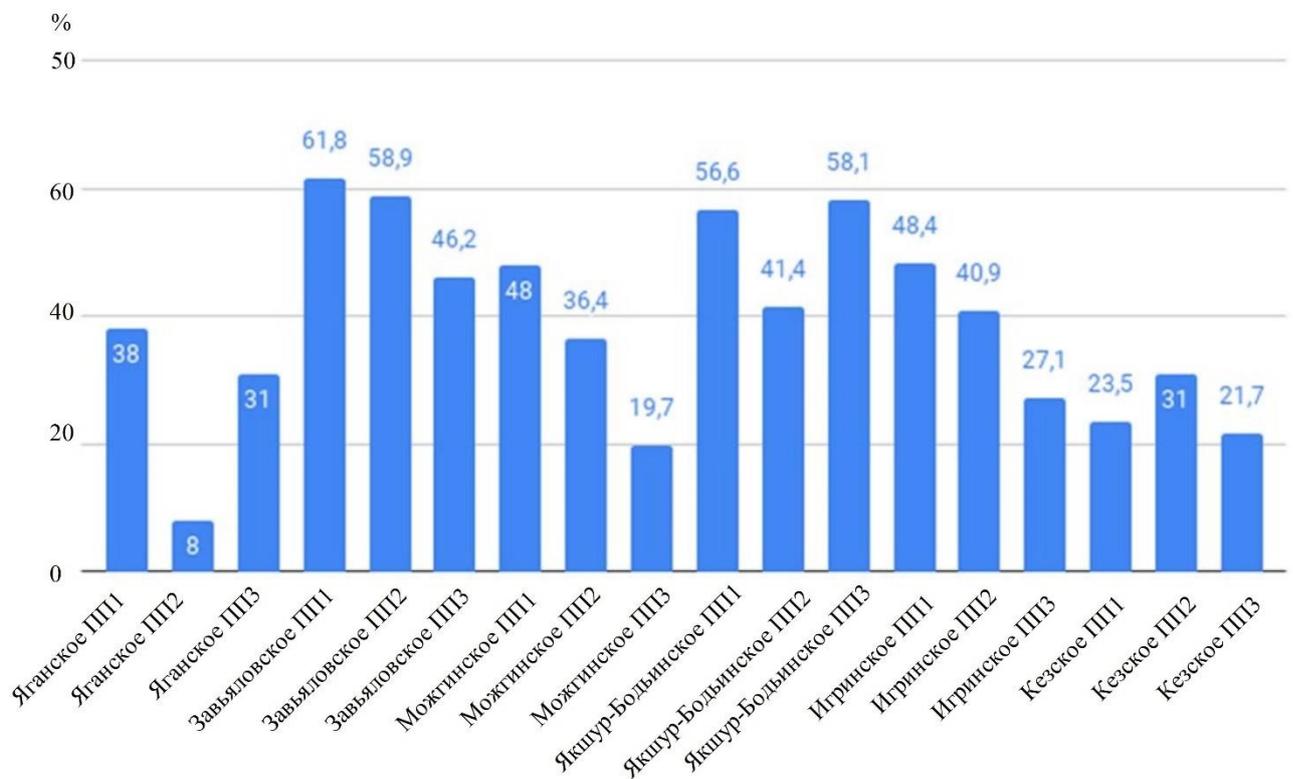


Рисунок 5.5. Доля погибших особей ели I-III класса продуктивности от общего количества погибших особей, %

При проведении исследований погибших еловых фитоценозов ряд ученых отмечали также усыхание особей 1 класса Крафта (Розенберг, 1950; Любарский, Соловьев, 1962). Это явление, но уже на примере наиболее продуктивных еловых фитоценозов на Дальнем Востоке отмечал в своих работах Манько Ю.И. (1987).

Между тем, в еловых фитоценозах, функционирующих в неподходящих условиях, при наступлении неблагоприятных условий, массовый отпад отсутствовал. Данное явление в полной мере отражает индивидуальные различия особей и, соответственно, отличия жизненной стратегии. Растения, обладающие высокой продуктивностью, быстрее осваивают экологическую нишу и за счет этого имеют конкурентные преимущества. Иные растения выстраивают свою стратегию за счет широкого варьирования физиологических процессов, в ущерб приросту. Это позволяет им быстрее приспосабливаться в случае резкого изменения экологических факторов. Это подтверждается в работе Кишенкова Ф.В. (1979), который отмечал, что лидирующие деревья отличаются высоким приростом биомассы, но меньшим его варьированием (по данным изучения годичных колец). Автором утверждается, что вариация морфометрических параметров годичного кольца выше в 2,5 раза у отстающих в росте растений, чем у лидирующих.

Этот факт свидетельствует о том, что при наступлении неблагоприятных экологических факторов погибают особи, направляющие свои жизненные ресурсы на прирост (рисунок 5.6).

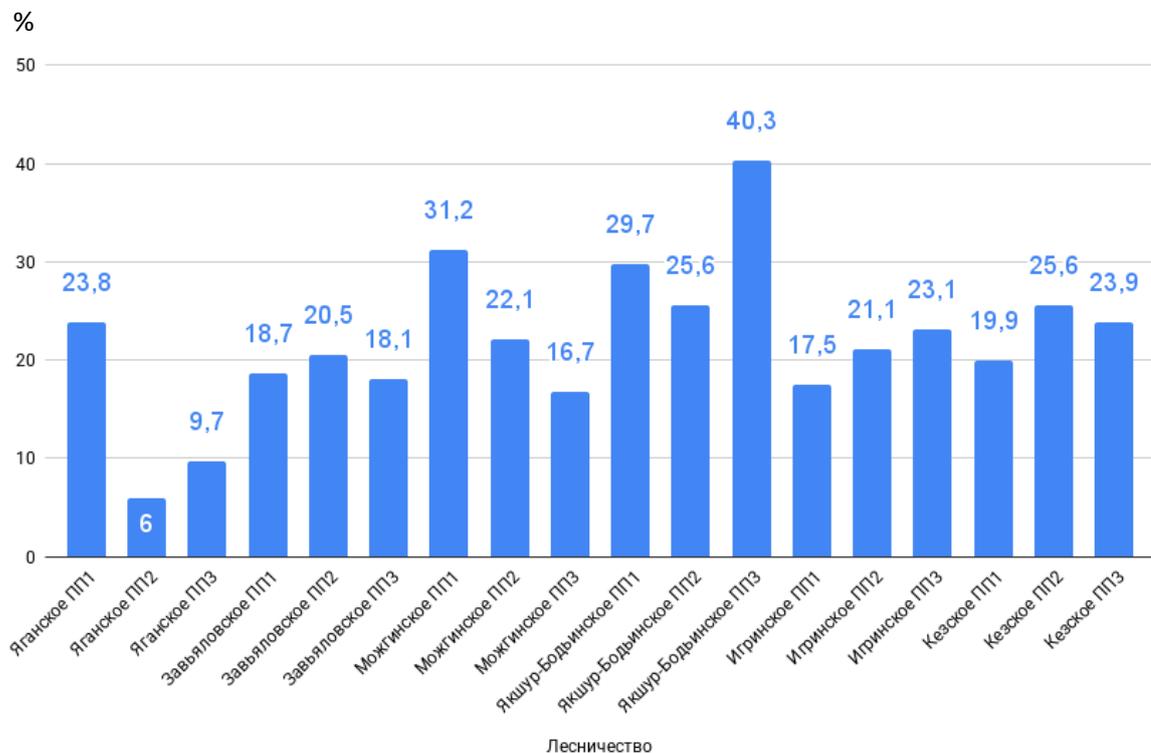


Рисунок 5.6. Процентное соотношение особей ели I-II класса продуктивности от общего количества особей, %

По проведенным исследованиям, на долю очень крупных и крупных особей ели в фитоценозе (I-II класс продуктивности) приходится порядка 20%. При наступлении неблагоприятных погодных условий, гибель 20% особей ели в фитоценозе или их ослабление, образует благоприятную среду для развития дендрофагов. Образовавшийся избыток пищи способствует образованию нескольких поколений короедов (от 2 до 3 за вегетационный период). Это особенность, в свою очередь, усиливает внутривидовую конкуренцию между видами за пищевые ресурсы и приводит к явлению, когда поражаются здоровые особи ели, а порой переходят и на другие виды древесных растений. Таким образом формируется очаг массового размножения насекомых короедов.

На ПП-х в Можгинском (ПП 1), Яганском, Завьяловском и Якшур-Бодьинском (ПП 1 и 2) лесничествах погибшие особи ели I-III класса продуктивности относились к 5(г) категории санитарного состояния. Отсутствие растений 3 и 4 категории санитарного состояния в этих лесничествах, говорит о затухшей стадии развития короедов. На ПП-х в Можгинском (ПП 2) и Якшур-Бодьинском (ПП 3) лесничествах отсутствуют особи ели I-III класса продуктивности 5(г) категории санитарного состояния, однако выявлены высокопродуктивные растения 3 и 4 категорий санитарного состояния, доля которых составляет 15% от всех особей ели на ПП. На иных ПП (Можгинское (ПП 3), Игринское (ПП 1-3), Кезское (ПП 1-3)) погибшие особи (категория санитарного состояния 5(а), 5(г)) относились к IV-V классу продуктивности, что говорит о естественном отпаде растений в данных фитоценозах.

Таким образом, наиболее неблагоприятное санитарное состояние еловых фитоценозов с большим количеством погибших растений, наблюдается в подтаежной зоне УР. На пробных площадях в Завьяловском, Яганском и на первой пробной площадке отмечены затухшие очаги развития типографа. Гибель большинства особей ели привело к резкому снижению густоты (полноты до 0,1-0,3) и изменению экологических условий в лесу. В результате этого на таких участках субдоминанты (травяной ярус, характерный для елового фитоценоза) были вытеснены полевыми травами, и получил развитие кустарниковый ярус. Несмотря на более

благоприятное санитарное состояние леса в Можгинском лесничестве, выявлены активные фазы развития короеда на некоторых участках (ПП 2). Неблагоприятное санитарное состояние еловых фитоценозов выявлено и в таежной зоне, в лесничестве, граничащем с подтаежной зоной. Так в Якшур-Бодьинском лесничестве на ПП 1 и 2 зафиксированы затухшие стадии развития короедов, тогда как на ПП 3 выявлена активная фаза развития короеда.

Таким образом, различия в санитарном состоянии насаждений, произрастающих в различных природных зонах, обусловлено жизнедеятельностью короедов. Следует особо отметить, что в процессе исследования на пробных площадях, в местах массового развития короедов, выявлены особи ели, имеющие хорошее жизненное состояние. Лишь у некоторых растений выявлены на стволе вылетные отверстия, однако, в целом состояние таких растений (по внешним морфологическим признакам) хорошее. Возможно, что повреждаемость и гибель одних особей ели и хорошее состояние других, обусловлены индивидуальными особенностями (видовая принадлежность, экофизиологические особенности).

5.4 Видовой состав и характеристика компонентов еловых фитоценозов

При оценке устойчивости экосистем важную роль играет видовое разнообразие (Одум, 1986). При выявлении причин устойчивости одних лесных фитоценозов и гибели других стоит обратить внимание на виды доминанты. Различные виды в одних и тех же условиях могут проявлять различную степень резистентности к одним и тем же раздражителям. В связи с тем, что УР представляет собой регион, в котором могут встречаться в природной среде 3 вида ели (ель европейская, ель сибирская, ель финская), выявление видового разнообразия может раскрыть причину гибели еловых фитоценозов.

Еловые леса в силу особенностей морфологического строения надземной части, в видовом отношении относятся к бедным экосистемам. Сам род Ель, отличается видовым разнообразием (40 видов), формирующий с пихтой хвойные фитоценозы (Серебряков, 1952, 1962; Булыгин, Ярмишко, 2003).

На территории УР в естественной среде встречаются три вида ели: ель сибирская, ель европейская, а также ель финская (гибридная, уральская) (*Picea fenica* (Regel) Kom.) (Баранова, Пузырев, 2012). Отличительной особенностью выше обозначенных видов является множество морфологических форм, выделяемые по типу ветвления и строению коры (Мамаев, 1983; Иванчина, Залесов, 2017). По данным С.А. Мамаева (1983), единственным морфологическим отличием ели финской от исходных видов является строение семенных чешуй. Макростробилы по размеру идентичны ели сибирской, но семенные чешуи более вытянуты по краю и сильнее зазубрены.

При описании еловых фитоценозов на пробных площадях видовая принадлежность ели производилась по кроющим чешуям макростробил. В результате проведенных исследований выяснилось, что доля ели гибридной от общего количества особей ели, не превышает 18% на юге УР (район хвойно-широколиственных лесов), тогда как на севере региона (южно-таежной район) доля ели финской не превышала 5%. На всех пробных площадях преобладает ель сибирская, ель европейская – не обнаружена. Однако следует отметить, что у исследуемых особей ели наблюдается значительное варьирование формы семенных чешуй, что вызвало сложность с точной идентификацией видовой принадлежности. Погибшие деревья (свежий и старый сухостой) в большинстве случаев не имели шишек на ветвях, что также затрудняло их идентификацию.

В связи с выявленными трудностями видовой состав насаждения определялся по родам (породам). Образцы для дальнейших лабораторных исследований отбирались только у ели сибирской, как у преобладающего вида.

Особое значение в классификации растительных сообществ играет понимание фитоценоза как единства организмов и среды. Для лесных фитоценозов, с целью обобщения и характеристики среды, широко применяется эколого-фитоценотические ряды, разработанные проф. В.Н.Сукачевым для бореальных лесов СССР. Согласно данной классификации, еловые фитоценозы подразделяются на пять групп ассоциаций, соответствующих следующим типам условий произрастания:

1. *Piceetahylocomiosa* (ельники-зеленомошники). Для данных типов характерен достаточно хорошо развитая орография, почвы, как правило, по гранулометрическому составу суглинки, глинистые, реже супесчаные и обладают хорошей дренированностью.

2. *Piceeta polytrichosa* (ельники-долгомошники). Данная лесная типология, в отличие от предыдущей, имеет менее выраженную дренированность. Почвы, как и в ельниках-зеленомошниках, имеют сходный гранулометрический состав.

3. *Piceeta sphagnosa* (сфагновые ельники). Сфагновые ельники формируются в пределах равнинного рельефа, с мезовозвышениями. В отличие от ельников зеленомошников дренированность почв практически отсутствует, вследствие чего данные типы леса заболочены. Механический состав почвы – суглинки, глина.

4. *Piceeta uliginosa-herbosa* (болотно-травяные ельники). Эти типы леса формируются на сильно заболоченных почвах, в условиях проточного увлажнения. Почвы – дерново-глеевые.

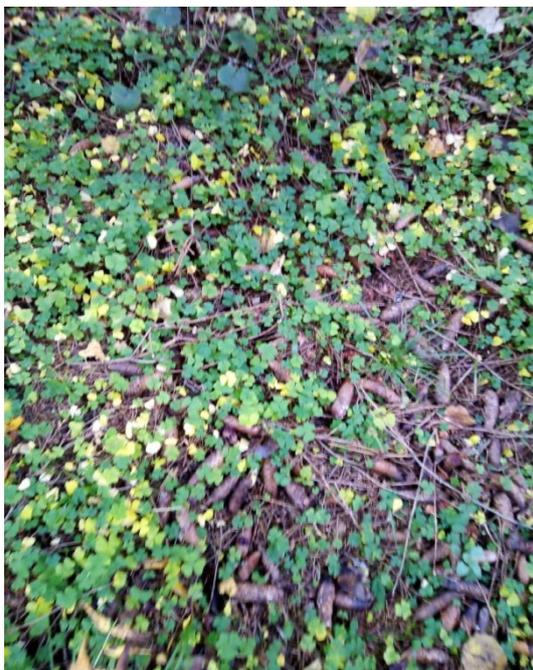
5. *Piceeta composite* (сложные ельники). Сложные ельники образуются на богатых и плодородных почвах (в УР – серые лесные). Почвы богаты органическим веществом, реакция почвенного раствора – слабокислая или нейтральная. В таких типах леса ель конкурирует с древесными сосудистыми растениями и не формирует естественных чистых насаждений.

Каждая из групп ассоциаций слагается из ряда типов фитоценозов (леса). Например, группа ельников-зеленомошников слагается из трех типов (Ярошенко, 1969; В.Н. Сукачев..., 1972; Денисов, 1979).

В биогеоценологическом отношении к одному из самых распространенных типов относятся ельники кисличники – *Piceetum oxalidosum*, которые являются самыми производительными в УР. На долю данного типа приходится 31,7% от площади всех ельников (по данным последнего лесоустройства).

В травяном ярусе (живой напочвенный покров, далее – ЖНП), в исследуемых фитоценозах произрастают типичные представители ельников, относящиеся к группе неморального широколиственного: *Oxalis acetosella* L. (кислица обыкновенная), *Asarum europaeum* L. (копытень европейский), *Galium mollugo* L. (подмаренник

мягкий), *Pteridium aquilinum* L. (папоротник орляк) и др., из мхов – ритидиадельфус (*Rhytidiadelphus triquetrus*). По биогеоценотической типологии (В.Н. Сукачев) исследуемые участки относятся к группе зеленомошных (*Piceeta hylocomiosa*), ельник кисличник (*Piceetum oxalidosum*). Внешний вид ЖНП на пробных площадях приведен на рисунке 5.7.



Якшур-Бодьинское лесничество (ППЗ)



Игринское лесничество (ППЗ)

Рисунок 5.7. Внешний вид живого напочвенного покрова в ненарушенных еловых фитоценоза

В фитоценозах с высокой долей погибших особей ели (на пробных площадях в Яганском и Завьяловском лесничествах), выполняющих средообразующую роль, привело к смене растительного сообщества в травяном ярусе. Данные участки потеряли основные признаки еловых фитоценозов. В живом напочвенном покрове лесные неморальные травы (копытень европейский, кислица обыкновенная и др.) начинают вытесняться полевым разнотравьем (осот полевой (*Sonchus arvensis* L.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), клевер гибридный (*Trifolium hybridum* L.) и др.). Резкая смена инсоляционного режима, влажности и иных условий, вследствие гибели доминантов, способствовало вытеснению мохового покрова.

Рост и развитие злакового разнотравья способствовало образованию дернины, которая препятствует прорастанию семян ели. Эти явления отмечены в подтаежной зоне и на ПП 1 и 2 Якшур-Бодьинского лесничества (рисунок 5.8).



Яганское лесничество (ПП3)



Завьяловское лесничество (ПП2)

Рисунок 5.8. Внешний вид живого напочвенного покрова в деградирующих еловых фитоценозах

Древесные виды, растущие под пологом доминантов и образующие с течением времени новое поколение, представляют собой подрост.

Характерные черты подроста обуславливаются особенностями среды, формирующейся под пологом доминантов. Вследствие высокой сомкнутости кроны верхнего яруса, особенно в еловом фитоценозе, подросту не хватает солнечного света, в связи с чем верхушечные побеги в несколько раз короче, чем боковые. Таким образом в условиях недостатка света молодое поколение доминантов (ели) имеет зонтикообразную форму кроны и небольшую высоту. Прирост как по высоте, так и по объему незначителен, в силу недостатка основных экологических факторов. Подрост имеет существенное значение, так как является основой не только

естественного возобновления, но и функционирования фитоценоза и способствует естественной ротации доминантов (Белостоков, 1981; Верхунов, 1984; Ушаков, 1997; Мелехов, 2002).

На пробных площадях в районе хвойно-широколиственных лесов (южная часть республики), молодое поколение хвойных видов отсутствует (на пробных площадях в Яганском лесничестве) или присутствует (на пробных площадях Завьяловского лесничества и 2 и 3 ПП Можгинского лесничества), но в недостаточном количестве (менее 500 шт./га) и низкого качества (неблагонадежный). Расположение подроста в исследуемых участках – групповое. В фитоценозах с низкой густотой в качестве подроста выступают лиственные виды (Яганское лесничество пробные площади 1 и 2 береза повислая (*Betula pendula* Roth.). Береза повислая начинает формировать основной древесный ярус, особенно в условиях низкой густоты особей ели сибирской.

На первой ПП Можгинского лесничества сеянцы ели благонадежные, крупные ($h - 3,0$ м) в количестве достаточном для формирования нового поколения (1500 шт./га). Распределение в пределах исследуемого участка – равномерное. В видовом отношении весь выявленный подрост состоит из липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.). Липа мелколистная обладает высокой теневыносливостью, высокой энергией роста, в сравнении с елью. В условиях плодородных почв (почвы данного лесного насаждения относились к серым лесным почвам) способствует сукцессионной смене елового фитоценоза на липовый.

В таежной зоне (северная часть республики) в исследуемых фитоценозах подрост хвойных видов присутствует, однако, как по количественным (от 500 до 1500 шт./га), так и по качественным (нежизнеспособный) показателям не соответствует параметрам для естественной ротации елового фитоценоза. Следует отметить, что в видовом отношении подрост, на большинстве исследуемых участках, образован пихтой сибирской, а доля ели – незначительна. Распределение подроста по пробным площадям куртинное, высота подроста от 1,5 м до 3,0 м. Это связано с тем, что под пологом здорового елового фитоценоза, вследствие высокой сомкнутости крон, недостаточно экологических факторов (кислые почвы, недоста-

ток воды и света) для естественного возобновления, в отличие от сосновых фитоценозов (Мухаметдинов, Габдрахимов, 2016; Мухаметдинов, Габдрахимов, 2017).

Количественная и качественная характеристика молодого поколения древесных видов (подроста) приведена в приложении (приложение Е).

Кустарниковый ярус лесных фитоценозов относится к ассектаторной ценотической группе. Кроме кустарников в данном ярусе могут находиться некоторые виды деревьев, не выходящие в основной ярус из-за несоответствующих им условий местопроизрастания. Роль данного яруса для фитоценоза велика. Перехватывая кроной свет и атмосферную влагу, кустарниковый ярус ограничивает развитие травянистого яруса. Неценима роль кустарникового яруса в формировании A_0 почвенного горизонта (лесная подстилка) и роли в видовом обогащении. В условиях неоднородности рельефа (на склонах гор, холмов и оврагов, в прибрежной зоне водоемов) велика роль кустарникового яруса как противозерозионного природного элемента. Кустарниковый ярус, предотвращая водную эрозию почвы, переводит поверхностный сток воды во внутрпочвенный, путем перехвата корневой системой атмосферной влаги (Белов, 1983; Мелехов, 1999; Мелехов, 2003; Lavrov, Miroshnyk, Grabovska, 2021).

В результате проведенных полевых исследований кустарниковый ярус (по лесной терминологии – подлесок) оценивался по густоте и видовому составу. В исследуемых еловых фитоценозах кустарниковый ярус отсутствует, а если и присутствует, то приурочен к экотонной зоне и редкий по густоте. Активное развитие кустарниковый ярус получил в условиях разрушения и гибели доминантов. В УР (в таежной и подтаежной зоне) кустарниковый ярус, как правило, формируется одними видами. Наиболее часто на пробных площадях встречались такие виды, как малина лесная (*Rubus idaeus* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.), жимолость лесная (*Lonicera xylosteum* L.), ива козья (*Salix caprea* L.) и др. В подтаежной зоне УР, на ПП 3 Можгинского лесничества были выявлены лещина (*Corylus avellana* L.) и дуб черешчатый (*Quercus robur* L.). Дуб в республике находится на самой северной границе своего ареала и в естественных условиях не способен к доминированию, по-

этому по лесоводственным нормативам его относят к подлеску (кустарниковый ярус) (приложение Е).

В целом еловые фитоценозы являются бедными, в видовом отношении, что делает их не устойчивыми сообществами. Редкий кустарниковый ярус или его отсутствие обусловлено особым микроклиматом елового фитоценоза. Густая и плотная крона ели улавливает большое количество атмосферных осадков и пропускает небольшое количество солнечной радиации, что в итоге ограничивает рост и развитие молодого поколения ели и кустарникового яруса. В связи с этим, на исследуемых пробных площадях молодое поколение ели и кустарниковый ярус в основном были приурочены к экотонной зоне лесного фитоценоза.

Санитарное состояние ели и их видовая принадлежность не выявила каких-либо закономерностей.

5.5 Микоризообразование ели сибирской в лесных фитоценозах

Взаимодействия высших растений и микоризообразующих грибов является одним из важных интеграционных явлений в природе. Большинство высших растений вступают в симбиотические отношения с грибами (Brundrett, 2009). Многие растения могут нормально развиваться и без микоризы при хорошем обеспечении основными элементами питания, особенно фосфором. Однако при недостатке минеральных веществ они растут без нее плохо или погибают. Участие микоризы в прямом транспорте фосфора из почвы в корни доказано экспериментально. В свою очередь растительный организм снабжает грибы углеводами. Гриб помогает растению усваивать минеральные соли и воду (особенно, превращая труднодоступные формы в доступные) при этом получая от растения органические вещества. Микориза увеличивает способность корней поглощать вещества из почвы путем не только перевода труднодоступные формы минеральных веществ в доступные, но и увеличивая площадь всасывающей части корневой системы.

Помимо участия микоризообразующих грибов в питании растений микромицеты также участвуют в стимулировании защитных свойств растительного организма. Повышение иммунных механизмов увеличивает резистентные свойства

растения, что позволяет более активно сопротивляться к стрессовым условиям различной природы (Newsham, Fitter, Watkinson, 1995; Borowicz, 2001; Sikes, Cottenie, Klironomos, 2009).

Все основные древесные виды умеренной зоны, в т.ч. и хвойные, являются облигатными микоризообразователями. У древесных растений чаще всего формируется эктомикориза, особенно это характерно для хвойных растений (Лобанов, 1971; Сизоненко, Шадрин, Пылина, 2017). В процессе исследований во всех исследуемых фитоценозах (пробные площади в Якшур-Бодьинском, Игринском и Кезском лесничествах) выявлены микромицеты, способные к формированию эндомикоризы. Данные по видовому составу выявленных микромицетов представлены в таблице 5.4.

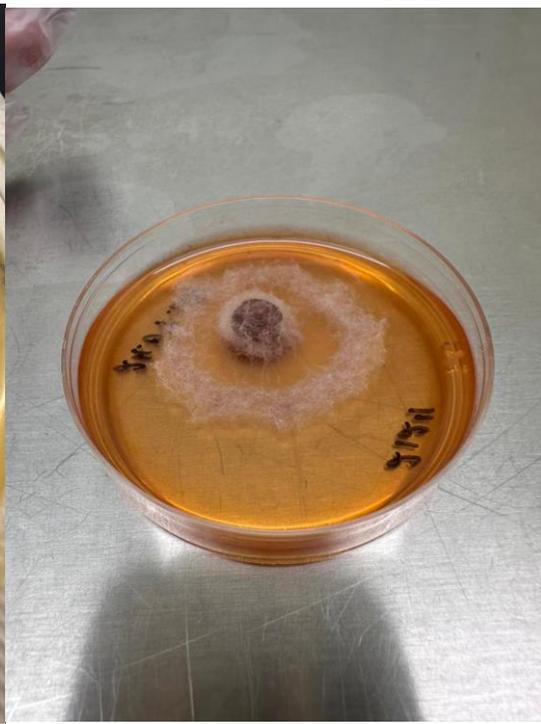
Таблица 5.4. Микромицеты, выявленные у *Picea obovata* Ledeb. в еловых фитоценозах Удмуртской Республики

Ель сибирская (<i>Picea obovata</i> Ledeb.)		
<p><u>Корни (на поверхности корней):</u> <i>Fusarium equiseti</i> <i>Ilyonectria radicolica</i> <i>Cylindrocarpon magnusi-anum</i> <i>Phellinus chrysoloma</i></p>	<p><u>Почвы:</u> <i>Chaetomium crispatum</i> <i>Torula herbarum</i> <i>Zopfiella erostrata</i> <i>Phellinus chrysoloma</i> <i>Neonectria macrodidyma</i> <i>Fusarium equiseti</i></p>	<p><u>Изоляты грибов из корневой системы:</u> <i>Neonectria macrodidyma</i> <i>Fusarium oxysporum</i> <i>Fusarium equiseti</i></p>

В естественной среде, в еловых фитоценозах, у ели сибирской в корневой системе не были выявлены эндотрофные грибы. Между тем в образцах почвы и лесной подстилки выявлены такие деструкторы (редуценты) как *Chaetomium crispatum*, *Torula herbarum*, *Zopfiella erostrata*, *Phellinus chrysoloma*. В таежной зоне, на некоторых III-х выявлен патоген – корневая губка, а из грибов *Neonectria macrodidyma*, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium equiseti* получены изоляты. Фотографии выделенных грибов представлены на рисунке 5.9 и в приложении (приложение И).



Neonectria macrodidyma



Fusarium oxysporum



Fusarium equiseti

Рисунок 5.9. Внешний вид выделенных эндотрофных грибов

С одной стороны, такие виды как *Neonectria macrodidyma*, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium equiseti* относят к патогенам растений с широким спектром хозяев и разнообразными эффектами, включая пробиотическую активность (Gordon, Martyn, 1997; Menkis, Burokienė, 2011; Xueping, Jianhong, Yonghong et al,

2020;). Между тем, *Fusarium equiseti* и *oxysporum* – являются космополитами и обладают партнерскими связями в формировании адаптивных реакций растений к стрессовым факторам, формируя с высшими растениями эндотрофную микоризу (Rydlova, Vosatka, 2003; Domka, Rozpadek, Turnau, 2019; Hou, Yu, Zhao et al, 2020). В связи с тем, что в корнях ели сибирской не выявлены эндотрофные образования *Neonectria macrodidyma*, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium equiseti* скорее всего играют роль патогенов и деструкторов органики в еловых фитоценозах.

5.5 Почвенно-гидрологические условия в местах исследования

Для выяснения причин гибели еловых фитоценозов необходима градация факторов среды. Зачастую почвенные условия являются элементом, от которого зависит не только видовой состав и продуктивность деревьев, но и его способность противостоять патогенным организмам. Раскрытие информации о почвенных условиях позволяет выявить причины нарушения устойчивости фитоценозов. Однако, при изучении лесных сообществ, уделять внимание лишь определенным особенностям почвы, в ущерб другим ее составляющим, подход односторонний. Многими учеными отмечается неразрывная связь между лесными фитоценозами и почвой, которая глубока и многогранна (Эйтинген, 1953; Зайцев, 1964; Зеликов, 1973; Протопопов, 1975; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989; Коротков, Киселева, Стоноженко и др. 2011; Furze, Castonguay, Ogilvie et al, 2017).

Как отмечено в работах Трегубова В.П. (1960) на устойчивость еловых фитоценозов к засухе влияют степень гумусированности и оподзоленности почв. Чем более оподзолены и менее гумусированны почвы, тем менее устойчивы фитоценозы к неблагоприятным факторам среды.

Георгий Федорович Морозов уделял огромное внимание не только морфологии почв, но ее химизму, генезису и лесной подстилке. Почва, как основа биотопа, играет важную роль в формировании лесного фитоценоза и на морфологию деревьев. Для нормального функционирования лесного фитоценоза важны богатство почвы органоминеральными веществами, оптимальные физические и химические

и др. показатели. Репродуктивная способность, прирост надземной и подземной биомассы, а также устойчивость растений в значительной степени зависит от особенностей и характеристики почвы. В зависимости от типологии почв, формируются биогеоценозы, от особенностей которых, подбираются мероприятия по созданию искусственных фитоценозов, уходу за ними, проектируются противопожарные и иные мероприятия (Георгий Федорович Морозов..., 1967).

Следует учитывать, что связь между фитоценозом и почвой не являются односторонней. Влияние растений на почву проявляется в развитии процессов почвообразования через состав экосистемы. Древесные растения производят в год в несколько раз больше органического вещества, в сравнении с травянистыми растениями. При этом деревья извлекают минеральные вещества из почвы в несколько раз меньше. Органические вещества в лесных фитоценозах, задерживают взмученные части в подстилке, уменьшают забивание почвенных пор, повышая, таким образом, влагоемкость почвы (Ремезов, 1953; Ремезов, Погребняк, 1965). Одной из особенностей лесных почв – это образование лесной подстилки. Данный горизонт лесной почвы формируется полностью под действием лесного фитоценоза. Состав и качество лесной подстилки напрямую коррелирует с видовым составом лесного биоценоза. Роль лесной подстилки сложно переоценить. Это важнейший источник органических веществ, влаги. Велика роль подстилки в стабилизации температурных колебаний и оптимизации влажности (Эйтинген, 1953; Фирсова, 1986; Газизуллин, Сабилов, 1988; Фирсова, Павлова, Дедков, 1990).

В УР преобладают подзолистые процессы в связи с особенностями климата (промывной режим почв) и растительности (распространение хвойной растительности). Более 70% от всех типов почв – это почвы дерново-подзолистые разной степени оподзоленности (Ковриго, Кауричев, Бурлакова, 2000; География Удмуртии..., 2009).

Подзолообразование в различных его проявлениях ранее считалось преобладающим в лесной зоне с доминированием хвойных видов. Лесная подстилка в еловых и сосновых фитоценозах отличается большой толщиной и плотностью, с трудом разлагается деструкторами (лесной опад с высоким содержанием смолы),

образуя плотный гумус. Почва под еловыми фитоценозами получает небольшое количество влаги и тепла, в результате чего сильно уплотняется. При разложении хвойных древесных остатков образуются кислоты, которые активно взаимодействуют с минеральной частью почвы и переводят эти вещества в подвижные формы. При промывном режиме почв эти водные соединения переносятся из верхних слоев в нижележащие почвенные горизонты. Вследствие данного процесса почва оподзаливается, приобретает характерный белесый цвет и подкисляется. Данный подзолообразующий почвенный процесс в хвойном фитоценозе имеет различное выражение в зависимости от природно-климатических условий и материнской породы (Эйтинген, 1953; Шакиров, 1961; Гилаев, 1997; Ковриго, Кауричев, Бурлакова, 2000).

В то же время на почвообразовательные процессы существенное влияние оказывает материнская порода. Так, в УР на подстилающей пермской карбонатной материнской породе формируются дерново-карбонатные почвы с нейтральной кислотностью почвенного раствора и отсутствующим подзолистым горизонтом. Также довольно часто на юге республики встречаются серые лесные почвы (Ведерников, 2021а), формирующиеся на породах различного происхождения (преимущественно на делювиальных суглинках). Для таких почв характерна нейтральная реакция почвенного раствора, высокое содержание органики и минеральных веществ. В северной части УР практически не встречаются серые лесные почвы. Однако довольно часто можно встретить в таежной зоне (северная часть УР) дерново-карбонатные почвы (Методические рекомендации по выделению групп типов леса..., 1976; Газизуллин, 1995; Ковриго, Кауричев, Бурлакова, 2000; География Удмуртии..., 2009).

Согласно проведенным почвенным разрезам в подтаежной зоне (район хвойно-широколиственных лесов) на всех пробных площадях встречаются дерново-подзолистые почвы, с явно выраженным подзолистым горизонтом, по гранулометрическому составу – в основном среднесуглинистые. Характеристика почвенных разрезов ПП района хвойно-широколиственных лесов приведена в таблице 5.5, а химический анализ – таблице 5.6.

Таблица 5.5. Характеристика почвенных разрезов в исследуемых еловых фитоценозах в подтаежной зоне Удмуртской Республики

Горизонты профиля	Завьяловское лесничество			Яганское лесничество			Можгинское лесничество		
	ПП1*	ПП2	ПП3	ПП1	ПП2	ПП3	ПП1	ПП2	ПП3
A ₀	0-3	0-4	0-5	0-2	0-3	0-3	0-6	0-3	0-3
A ₁	3-10	4-10	5-24	2-9	3-9	3-11	6-26	3-9	3-9
A ₂ (подзолистый)	10-22	10-23	-	10-24	10-22	12-23	-	10-25	10-24
B ₁	22-42	23-44	24-42	24-43	23-44	24-43	26-44	26-43	25-44
B ₂	42-85	44-86	42-82	43-84	44-84	43-86	44-83	43-87	44-86
BC	85- 150	86- 150	82- 120	84- 135	84- 140	86- 150	83- 115	87- 155	86-145
C	150	150	120	135	140	150	115	155	145

Примечание: ПП1 – первая пробная площадь, ПП2 – вторая пробная площадь, ПП3 – третья пробная площадь.

В Можгинском лесничестве пробные площади 2 и 3 – супесчаные. На первой пробной площади Можгинского лесничества и третьей пробной площади Завьяловского лесничества выявлены серые лесные почвы.

Реакция почвенного раствора колеблется от сильно кислой (3,9 ед. рН) до средней (5,2 ед. рН). Высокое содержание органического вещества выявлено на пробных площадях Завьяловского (пробная площадь 3 – 13,8%) и Можгинского лесничеств (пробная площадь 1 – 12,6%). Эта особенность, на наш взгляд, обусловлена наличием серых лесных почв, а также особенностью проведения химических анализов по содержанию органического вещества (согласно применяемой методике в процессе пробоподготовки могут оставаться в образцах полуразложившаяся органика, которая может давать высокое содержание органического вещества).

В исследованных почвах содержание подвижного фосфора очень низкое и только на пробная площадь 1 в Можгинском лесничестве низкое (43 мг/кг) и на ПП 3 в Завьяловском лесничестве среднее (54 мг/кг) содержание.

По содержанию подвижного калия (K₂O, мг/кг) почвы на исследованных пробных площадях отличаются значительно. Очень низкое содержание калия отмечено на ПП 1 и ПП 2 в Яганском лесничестве, низкое на ПП 3 Яганского и ПП 3 Можгинского лесничествах. Среднее содержание отмечено на ПП 1 и 2 Мо-

жгинского лесничества. На пробных площадях Завьяловского лесничества содержание калия варьирует от повышенного (ПП 1 и 3) до высокого (ПП 2).

В целом исследуемые почвы имеют реакцию почвенного раствора (рН) от сильно кислой до средней, что характерно для почв под хвойными лесами. На пробной площади 3 в Завьяловском лесничестве и на пробной площади 1 в Можгинском лесничестве отмечено высокое содержание органического вещества (гумус) и среднее содержание подвижных форм фосфора (P_2O_5 , мг/кг), что связано с наличием серых лесных почв. На всех пробных площадях в Завьяловском лесничестве выявлено от высокого до повышенного содержания подвижных форм калия (K_2O , мг/кг). Высокое содержание обменного калия, на наш взгляд, связано с близостью г. Ижевска и высокой транспортной сетью в Завьяловском районе. Это может быть связано с использованием песчано-солевой смеси в зимний период в качестве антигололедного средства. В УР в качестве химического агента в антигололедной смеси используется хлорид калия (KCl). В итоге в местах активного его использования наблюдается высокие уровни обменного калия в верхних почвенных слоях (Леднев, 2017).

В ходе исследования было установлено, что почвы в подтаежной зоне республики имеют типичный для этой местности характер. Большинство изученных участков заняты дерново-среднеподзолистыми почвами с низким содержанием основных химических элементов и органического вещества (за исключением серых лесных почв). По гранулометрическому составу они в основном являются супесчаными.

Таблица 5.6. Основные химические показатели почв на пробных площадях в подтаежной зоне Удмуртской Республики

№ п/н	№ ПП	Лесничество, участковое лесничество (квартал, выдел)	Влажность, %	pH _{KCl}	Органическое вещество (гумус), %	P ₂ O ₅ , мг/кг	K ₂ O, мг/кг	NO ₃ ⁻ , мг/кг	NH ₄ ⁺ , мг/кг
1	1	Завьяловское, Пригородное (78,3)	16,0±2,0	4,6±0,1	2,12±0,31	4,00±0,5	170,0±26,0	36,3±7,3	5,2±0,8
2	2	Завьяловское, Пригородное (158,3)	33,0±1,0	3,8±0,1	4,01±0,92	3,75±0,25	225,0±34,0	41,7±8,3	7,5±1,1
3	3	Завьяловское, Заречное (66,18)	20,1±1,0	5,2±0,1	13,8±1,4	54,0±11,0	142,0±21,0	3,5±1,1	23,6±2,4
4	1	Яганское (115, 8)	11,3±1,1	3,9 ± 0,1	5,38±0,05	3,81 ± 0,77	40,54 ± 3,33	0,95±0,10	423,33 ± 10,47
5	2	Яганское (214, 8)	17,0±1,6	4,7±0,1	4,13±3,19	2,75±0,25	306,0±46,0	30,2±6,0	23,4±2,3
6	3	Яганское (363,13)	10,2±0,5	4,6±0,1	6,3±0,6	22,0±8,0	74,0±15,0	<2,8	12,9±1,3
7	1	Можгинское, Пычасское (70, 24)	23,8±1,2	4,9±0,1	12,6±1,3	43,0±9,0	82,0±12,0	5,8±1,7	25,0±2,5
8	2	Можгинское, Пычасское (68, 30)	12,1±0,6	4,1±0,1	3,5±0,5	21,0±7,0	81,0±12,0	4,0±1,2	10,5±1,1
9	3	Можгинское, Нышинское (35, 12)	12,8±0,6	4,0±0,1	2,0±0,4	23,0±8,0	54,0±11,0	<2,8	8,4±1,3

В отличие от подтаежной зоны, в таежной зоне во всех исследуемых участках встречаются дерново-среднеподзолистые почвы. Механический состав почв – легко- и среднесуглинистые (ППЗ Якшур-Бодьинского лесничества – супесчаная). Характеристика почвенных разрезов приведена в таблице 5.7, химический анализ в таблице 5.8.

Таблица 5.7. Характеристика почвенных разрезов в исследуемых еловых фитоценозах таежной зоны Удмуртской Республики

Горизонты профиля	Якшур-Бодьинское лесничество			Игринское лесничество			Кезское лесничество		
	ПП1*	ПП2	ПП3	ПП1	ПП2	ПП3	ПП1	ПП2	ПП3
A ₀	0-3	0-4	0-5	0-5	0-6	0-7	0-6	0-8	0-7
A ₁	3-10	4-10	5-10	5-18	6-11	7-15	6-10	8-12	7-10
A ₂ (подзолистый)	10-22	10-23	10-24	18-27	11-22	15-24	10-22	12-25	10-24
B ₁	22-41	23-44	24-42	27-44	22-44	24-43	22-46	25-43	24-40
B ₂	41-74	44-86	42-85	44-84	44-84	43-86	46-84	43-87	40-86
BC	74-135	86-150	85-150	84-145	84-140	86-145	84-151	87-155	86-145
C	135	150	150	145	140	145	151	155	145

Примечание: ПП1 – первая пробная площадь, ПП2 – вторая пробная площадь, ПП3 – третья пробная площадь.

Кислотность исследуемых почв колеблется в пределах 3,3-4,4 ед. рН, что характеризует их как кислые. Подобная кислотность изучаемых почв является типичной для дерново-подзолистых почв, на которых произрастают темнохвойные леса. Помимо кислотности данные почвы характеризуются низким содержанием органического вещества, что и показали наши исследования (2,3-5,4%).

В исследованных почвах содержание подвижного фосфора очень низкое и только на второй пробной площади Кезского лесничества отмечено низкое содержание (46 мг/кг).

В почвах и таежной и подтаежной зоне содержится низкое содержание подвижных форм калия, особенно в таежной.

Таблица 5.8. Основные химические показатели почв на пробных площадях таежной зоны Удмуртской Республики

№ п/п	№ ПП	Лесничество, участковое лесничество (квартал, выдел)	Влажность, %	pH _{KCl}	Органическое вещество (гумус), %	P ₂ O ₅ , мг/кг	K ₂ O, мг/кг	NO ₃ ⁻ , мг/кг	NH ₄ ⁺ , мг/кг
1	1	Якшур-Бодьинское, Сельчинское (81, 15)	16,0±2,0	4,4±0,1	5,4±0,5	24,0±5,0	69,0±10,0	20,0±4,0	16,5±1,7
2	2	Якшур-Бодьинское, Сельчинское (86, 37)	33,0±1,0	3,6±0,1	4,1±0,6	23,8±6,0	291,0±44,0	20,4±4,1	12,9±1,3
3	3	Якшур-Бодьинское, Мукшинское (62, 17)	18,1±0,9	4,2±0,1	3,6±0,5	35,0±7,0	127,0±19,0	4,7±1,4	10,3±1,0
4	1	Игринское, Чутырское (118, 4)	11,3±1,1	3,4 ± 0,1	2,8±0,5	23,8 ± 5,0	660,0 ± 99,0	<2,8	33,6 ± 2,5
5	2	Игринское, Чутырское (186, 13)	17,0±1,6	3,7±0,1	3,1±3,19	22,4±6,0	135,0±20,0	3,3±1,0	38,1±2,9
6	3	Игринское, Зуринское (110, 14)	15,0±0,8	3,7±0,1	2,9±0,6	25,0±9,0	114,0±17,0	5,4±1,6	7,7±1,2
7	1	Кезское, Лесное (28, 25)	12,2±0,1	3,5±0,1	2,3±0,5	14,0±5,0	58,0±12,0	4,9±1,5	11,6±1,2
8	2	Кезское, Лесное (147, 3)	13,7±0,1	3,3±0,1	3,6±0,5	46,0±9,0	63,0±13,0	15,9±3,2	19,4±1,9
9	3	Кезское, Кулигинское (113, 30)	17,3±0,9	3,5±0,1	3,8±0,6	33,0±7,0	128,0±19,0	6,8±2,0	24,8±2,5

Содержание подвижных форм азота (аммонийный и нитратный) в исследованных почвах очень низкое. Преобладание аммонийного азота (NH_4^+) над нитратными формами (NO_3^-) связано с подавлением процесса нитрификации. Это явление характерно для лесных почв, особенно в хвойных фитоценозах (Винокуров, Смирнов, Колоскова, 1965). Опад в хвойном лесу, в т.ч. и в еловых, характеризуется высоким содержанием смол и танинов в своем составе, в результате чего преобладают грибные деструкторы в лесной подстилке. По результатам жизнедеятельности почвенной грибной флоры формируются аммонийные формы азота.

По результатам исследования почв выявлены дерново-среднеподзолистые почвы, легко- и среднесуглинистые по механическому составу, типичные для северных районов УР (Ведерников, Загребин, Борисова, 2021). Кислые почвы и хорошо выраженный подзолистый горизонт обусловлен влиянием климатических факторов (умеренно-континентальный климат с достаточным количеством осадков) и влиянием флоры с доминированием хвойных видов.

5.7 Морфометрическая характеристика и микробиологическая активность лесной подстилки

Лесная подстилка является индикатором лесного биогеоценоза, и в этом качестве ее значимость безгранична. Подстилка является промежуточным звеном между поступившим растительным опадом и собственно почвой. Строение лесной подстилки, запасы и химический состав чрезвычайно важны для развития генетических горизонтов. Лесная подстилка является источником органических соединений и биогенных элементов для почвы, а также область распространения всасывающих корней (Дылис, 1985; Ведрова, 1997). Лесная подстилка теснейшим образом связана с гидрологическими условиями, видовым составом растительности, органическим веществом почвы. Их мощность может зависеть от условий увлажнения, а строение и степень разложения – от степени развития процесса оподзоливания. В силу своей пластичности лесная подстилка в большей степени, чем минеральные горизонты почвы, может отражать современные процессы в

почвах, являясь чувствительным индикатором климатических изменений (Шумаков, 1958; Таргульян, Соколов, 1976; Зонн, 1983; Гришина, 1986; Германова, 2000; Богатырев, Демин, Матышак, и др., 2004).

От состава опада и активности микроорганизмов лесной подстилки напрямую зависит перегной лесной почвы или лесной гумус. Кислый или грубый перегной обычно характеризуется плотной слоистостью и имеет кислую реакцию. Кислый перегной характерен для продуктивных хвойных лесов, а для широколиственных – мягкий перегной с нейтральной или даже слабощелочной реакцией. В отличие от кислого перегноя, где в качестве деструкторов выступает грибная флора, в мягком перегное характерно обилие бактерий. Различие в видовом составе деструкторов обуславливает наличие разных форм азота в лесной почве. На кислых почвах, в силу большей активности грибных деструкторов, преобладает аммиачная форма азота, тогда как в мягком перегное, из-за активности бактерий, распространена нитратная форма азота (Эйтинген, 1953; Ярошенко, 1969; Козловская, Ласкова, 1986; Кузнецов, 2010).

Следовательно, лесная подстилка играет важную роль не только в защитных свойствах лесной почвы, но и является важным компонентом в поступлении основных почвенных элементов. Видовой состав деструкторов лесной подстилки коррелирует от качества и количества поступающего лесного опада, а также от физико-химических свойств почвы (Лазарева, Вуорима, 1986; Сабиров, 1996).

В лесной практике выделяют три основных типа лесной подстилки или перегноя (Практикум по лесоводству..., 1989):

1. мулль (нейтральный или мягкий перегной) – мягкая, рыхлая, быстро разлагающаяся подстилка из опада широколиственных древесных видов и кустарников. Такая подстилка обладает богатством подвижных форм азота (нитратные формы) и зольных веществ, в связи с чем, реакция почвенного раствора нейтральная. Почвы с таким типом подстилки содержат до 10% органического вещества (гумуса) в своем составе.

2. мор (кислый или грубый перегной) – грубая подстилка. Образуется преимущественно в хвойном фитоценозе (также такой тип подстилки характерен в

осинниках) при недостатке кислорода и влаги. Состоит из трех медленно разлагающихся слоев.

3. модер – перегной промежуточного типа. Толщина подстилки достигает 5 см, а порой и более. Данный тип подстилки распространен под мелколиственными древесными породами, а также в смешанных, чаще всего хвойно-лиственных, насаждениях. Состоит из трех слоев разложения, со слабокислой реакцией почвенного раствора.

Основными показателями, характеризующими лесную подстилку, являются ее запас и толщина (Методические рекомендации...1979; Карпачевский, 1981). Увеличение запасов лесной подстилки происходит с юга на север, что связано с нарастанием степени ее увлажнения и меньшей активностью деструкторов лесного опада. Запасы лесной подстилки в хвойных лесах значительно больше, в сравнении с лиственными, что связано с различием в составе лиственного и хвойного опада (Базилевич, Гребенщиков, Тишков, 1986; Covington, 1981).

По результатам исследований на всех пробных площадях выявлен второй тип лесной подстилки – мор. По структуре лесная подстилка в исследуемых фитоценозах состояла из трех, медленно разлагающихся слоев.

Результаты изучения морфологии (массы, влажности и содержания сухого вещества) лесной подстилки выявили значительные отличия. Наименьшая масса лесной подстилки отмечается на пробных площадях Завьяловского лесничества (подтаежная зона) (таблица 5.9). Наименьшая влажность лесной подстилки и наибольшее содержание сухого вещества наблюдается на пробных площадях в Яганском лесничестве (подтаежная зона). Наихудшие показатели по санитарному состоянию растений наблюдаются именно в еловых фитоценозах Яганского лесничества. Накопление массы лесной подстилки обусловлено ухудшением целлюлозоразлагающей способности. Гибель особей ели изменила экологические условия в нижнем ярусе фитоценоза, что в свою очередь сказалось на видовом составе деструкторов.

Таблица 5.9. Показатели массы, влажности и содержания сухого вещества в лесной подстилке

Лесничество	№ ПП	Масса, г	Влажность, %	Содержание сухого вещества, %
Подтаежная зона (район хвойно-широколиственных лесов)				
Завьяловское лесничество	ПП1	470,423	46,8±3,8* 37,4-56,2	53,24
	ПП2	308,39	53,6±4,2 43,2-64,0	46,39
	ПП3	511,321	33,6±1,2 22,2-34,1	26,11
Яганское лесничество	ПП1	1222,237	14,4±2,4 8,5-20,3*	85,64
	ПП2	765,624	8,6±0,9 6,5-10,7	91,40
	ПП3	875,241	7,6±1,9 5,5-11,7	81,40
Можгинское лесничество	ПП1	1009,474	59,4±0,9 57,3-61,6	40,55
	ПП2	717,397	32,7±7,7 13,5-51,9	67,28
	ПП3	920,467	42,7±2,7 38,6-52,9	37,33
Таежная зона (южно-таежный район)				
Якшур-Бодьинское лесничество	ПП1	675,422	35,63±3,54 20,42-50,84	44,01
	ПП2	661,741	36,57±3,42 21,85-51,28	45,41
	ПП3	811,421	34,33±0,64 31,60-37,07	46,74
Игринское лесничество	ПП1	975,459	39,70±2,91 27,16-52,24	45,42
	ПП2	865,666	39,17±0,9 35,31-43,03	49,51
	ПП3	914,341	38,80±0,67 35,94-41,66	48,88
Кезское лесничество	ПП1	899,574	43,33±1,47 37,02-49,65	49,02
	ПП2	919,127	39,73±5,02 18,12-61,35	39,82
	ПП3	998,867	38,53±3,47 23,61-53,46	48,84

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

В таежной зоне значительных отличий между пробными площадями по массе, влажности и содержанию сухого вещества не выявлены.

Результаты исследования целлюлозоразлагающей активности лесной подстилки представлены в таблице 5.10.

Таблица 5.10. Компонентный состав и целлюлозоразлагающая активность лесной подстилки

Лесничество	№ ПП	Целлюлозоразлагающая активность, %	Компонентный состав абсолютно-сухого вещества,		
			г		
			OL (A ₀)	OF (A ₀)	OH (A ₀)
Подтаежная зона (район хвойно-широколиственных лесов)					
Завьяловское	ПП1	67,75±6,27* 57,78-77,71	110,6±17,8 82,3-138,8	32,7±4,7 25,2-40,2	107,2±16,0 67,4-146,9
	ПП2	74,11±1,63 71,52-76,70	41,7±7,9 29,2-54,3	24,3±9,9 8,5-40,2	68,6±14,8 31,9-105,3
	ПП3	84,11±1,63 77,91-86,80	29,7±3,9 21,1-34,3	19,3±0,9 9,5-22,8	78,6±11,0 41,8-95,1
Яганское	ПП1	40,05±3,02 35,24-44,86	157,7±54,7 70,8-244,8	116,2±67,0 9,5-222,9	772,8±147,9 405,3-1140,2
	ПП2	82,93±3,67 77,10-88,76	210,4±81,3 81,0-339,7	184,9±67,3 77,9-291,9	340,8±124,4 31,7-649,9
	ПП3	62,11±3,54 57,10-77,88	112,1±51,4 88,8-247,3	164,4±47,7 77,4-231,7	240,7±98,2 44,4-740,2
Можгинское	ПП1	24,56±2,46 18,46-30,66	40,5±6,9 29,4-51,6	46,1±18,1 17,4-74,8	313,2±3,2 305,3-320,9
	ПП2	48,88±9,00 34,55-63,21	110,3±25,4 69,9-150,7	90,4±26,4 48,4-132,4	281,9±22,3 226,5-337,5
	ПП3	37,66±4,32 24,49-61,67	112,4±15,7 71,7-154,1	95,4±17,6 47,4-124,7	301,4±23,3 126,7-437,6
Таежная зона (южно-таежный район)					
Якшур-Бодьинское	ПП1	39,02±0,59 36,50-41,54	108,04±4,02 90,74-125,34	91,61±3,24 77,65-105,57	252,94±28,93 128,48-377,40
	ПП2	59,09±3,66 43,34-74,84	108,42±5,30 85,63-131,20	95,67±3,39 81,08-110,26	294,03±23,49 192,94-395,11
	ПП3	40,18±1,18 35,07-45,29	103,46±4,21 85,33-121,58	81,50±3,24 67,58-95,43	300,54±32,24 161,84-439,24
Игринское	ПП1	53,89±3,71 37,92-69,87	98,03±1,22 92,80-103,26	88,20±5,25 65,62-110,78	371,10±14,96 306,74-435,46
	ПП2	46,74±1,44 40,54-52,94	114,08±3,54 98,84-129,33	87,32±5,34 64,35-110,29	279,08±38,53 113,30-444,87
	ПП3	52,55±0,85 48,90-56,20	90,89±4,20 72,82-108,96	87,70±4,82 66,98-108,42	361,45±36,43 204,70-518,20

Кезское	ПП1	47,51±0,74 44,34-50,67	111,72±8,87 73,55-149,89	95,01±3,87 78,33-111,69	298,94±2,70 287,34-310,54
	ПП2	40,66±1,53 34,07-47,25	101,38±4,26 83,07-119,69	88,67±0,78 85,34-92,01	375,85±25,84 264,68-487,01
	ПП3	47,37±2,73 35,62-59,13	99,35±6,55 71,17-127,54	98,09±2,00 89,48-106,69	380,03±23,53 278,77-481,28

Примечание: * указано среднее значение ± ошибка среднего, доверительный интервал для среднего значения ($p < 0,05$); ПП1 – первая пробная площадь, ПП2 – вторая пробная площадь, ПП3 – третья пробная площадь.

Установлено, что пробные площади, имеющие более высокие показатели влажности лесной подстилки, обладают более высокой активностью разложения целлюлозы.

При исследовании морфологического (компонентного) состава образцов были выявлены все три слоя лесной подстилки: OL (A_0'), OF (A_0'') и OH (A_0'''). Установлено, что основную часть лесной подстилки составляет полностью разложившиеся остатки или труха от 44 до 77 % (OH (A_0''')) от общей массы лесной подстилки. На пробных площадях в районе хвойно-широколиственных лесов отмечается преобладание верхнего неразложившегося слоя OL (A_0') над полуразложившимся средним слоем OF (A_0'').

Особенности морфологии и активности лесной подстилки в зависимости от типа почвы нами выявлены не были. По-видимому, в большей степени на строение лесной подстилки влияет флора лесного биогеоценоза, особенно видовой состав доминантного яруса.

Таким образом, в еловых фитоценозах преобладают дерново-подзолистые почвы, имеющие обособленный подзолистый горизонт A_2 , мощностью от 4 см.

Морфология дерново-подзолистых почв УР представлена ниже (пробная площадь 1 Игринского лесничества (таежная зона)).

A_0 – 0-5 см. Лесная подстилка, состоящая из трех слоев (OL (A_0'), OF (A_0'') и OH (A_0''')). Верхний слой светло-бурая, переходящий в темно-бурый нижний слой, рыхлая. В верхний слой состоит из неразложившихся частей дерева (хвоинки, шишки, веточки и др.). Третий, самый нижний слой с сильно разложившимся органическим веществом (труха).

A_1 – 5-18 см. Перегнойно-аккумулятивный горизонт. Темно-серый, рыхлый, свежий, пористого сложения. Данный почвенный горизонт обильно переплетен корневой системой растений.

A_2 – 18-27 см. Подзолистый или элювиальный горизонт. Белесый, плотный, пластинчато-столбчатой структуры. Достаточное количество корней, но меньше, чем в верхнем горизонте.

B_1 – 27-44 см. Иллювиальный горизонт. Белесовато-коричневато-бурый. Структура данного горизонта ореховатая, плотная.

B_2 – 44-84 см. Иллювиальный горизонт. Цвет горизонта коричневато-бурый, плотный, структура пластинчатая. В иллювиальном горизонте (B_1 и B_2) корни растений встречаются редко.

BC – 84-145 см. Переход между иллювиальным горизонтом и материнской породой. Цвет горизонта желто-бурый, плотный. Корни растений хотя и встречаются, но крайне редко даже в сравнении с иллювиальным горизонтом.

C – от 145 см. Материнская порода. Желто-светло-коричневая. Структура глыбистая, порой пластинчатая, тяжелосуглинистая, влажноватая. Корни растений не встречаются.

По химическому составу данные почвы обладают низким содержанием органического вещества (гумуса), высокой кислотностью (сильно кислые почвы) и низким содержанием основных элементов минерального питания, что является типичным для почв, располагающихся под хвойными фитоценозами (Derome, Lindroos, Lindgren, 2001; Hansson, Olsson, Olssonetal, 2011; Uroz, Oger, Tisserandetal, 2016). Таким образом, на таких почвах необходимы мероприятия по повышению органического вещества в почве и снижению кислотности. Оптимизация химических показателей может повысить резистентность растений к болезням и вредителям (Vogels, Weijters, Bobbinketal, 2019; Samavat, Samavat, Wyka, 2020). Этого можно достичь путем оставления порубочных остатков для перегнивания после проведения рубок.

Несмотря на преобладание дерново-подзолистых почв в еловых фитоценозах, в процессе исследования выявлены также и серые лесные почвы, формирующиеся в республике, как правило, на покровных лессовидных суглинках.

Морфология серых лесных почв УР представлена ниже (пробная площадь 1 Можгинского лесничества (подтаежная зона).

A_0 – 0-6 см. Лесная подстилка, состоящая также из трех слоев (OL (A_0'), OF (A_0'') и OH (A_0''')), как и на дерново-подзолистых почвах. Верхний слой бурая, переходящий в темно-бурый нижний слой, рыхлая, свежая. Верхний слой состоит из неразложившихся частей дерева (листья, хвоинки, шишки, веточки и др.). Третий, самый нижний слой с сильно разложившимся органическим веществом (труха), в котором невозможно идентифицировать растительные остатки.

A_1 – 6-26 см. Перегнойно-аккумулятивный горизонт почвы, светло-серый, рыхлый, комковатый. Тяжелосуглинистый, с большим количеством корней растений, влажный.

B_1 – 26-44 см. Иллювиальный горизонт. Между предыдущим горизонтом существует небольшая переходная зона. По цвету, данный горизонт, отличается от предыдущего более темным цветом, достигающим до коричневатого-бурого. По структуре сложения горизонт B_1 неоднородный, ореховато-пластинчатый, плотный. Корни растений в данном горизонте встречаются, но в сравнении с горизонтом A_1 гораздо реже.

B_2 – 44-83 см. Иллювиальный горизонт, отличающийся от предыдущего более ярким коричневатого-бурого окрасом. Структура горизонта плотная, но при механическом разрушении распадается на ореховатую структуру.

BC – 83-115 см. Переходный горизонт между иллювиальным горизонтом и материнской породой. Цвет горизонта желто-бурый, слабо выраженный, комковатый. Существует небольшое количество проникновений корней, от которых идут гумусовые потеки.

C – от 115 см. Материнская порода. Цвет – желто-бурый, неоднородная, карбонатная. Глинистая и влажная.

По химическому составу данные почвы обладают высоким содержанием органического вещества (гумуса) более 10%, который на порядок превышает содержание органики на дерново-подзолистых почвах. Наличие карбонатной материнской породы обуславливает нейтральную кислотность почвенного раствора, а порой даже слабощелочную реакцию. Достаточное содержание основных элементов питания (в особенности фосфора) делает серые лесные почвы благоприятными для большинства лесобразующих пород. Вследствие этого на таких почвах чаще всего формируются многовидовые фитоценозы с высокой долей участия лиственных пород. В республике на таких почвах формируются липовые фитоценозы, либо смешанные.

Несмотря на некоторые различия почвенно-гидрологических условий (без учета выявленных разных типов почв), почвы между лесорастительными районами не имеют различий.

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

Основной причиной сокращения елово–пихтовых фитоценозов в XIX–XX веках была их интенсивная вырубка (Vasiljuskas, 2013; Hale, Edwards, Mason, Price, 2009). К 90-м годам XX столетия деградация фитоценозов с преобладанием ели в России фиксировались учеными и должностными лицами преимущественно в европейской части России. Анализ получаемых данных и сравнительная характеристика с прошлыми периодами выявил тренд увеличения площадей погибших фитоценозов в сравнении с серединой века. Причинами ослабления и гибели хвойных фитоценозов являлись воздействия экстремальных климатических факторов (более 90% от общей площади зафиксированной доли деградирующих лесных фитоценозов). На фоне влияния погодных явлений формировались очаги развития дендрофагов и иных патогенных организмов (Восточноевропейские леса..., 2004; Review of the Обзор санитарного и лесопатологического состояния российских лесов в 2006, 2007 годах, 2008). Подобная ситуация сложилась и в лесных фитоценозах УР, что подтверждается проведенными исследованиями.

Неблагоприятное санитарное состояние лесных фитоценозов связана со снижением резистентности лесных экосистем на фоне глобального изменения климата. На Европейском континенте этот процесс проявился на огромных территориях и охватил более 10 видов лесообразующих деревьев, особенно хвойных (Volodkin, Volodkina, Larionov, 2002; Smith, Reynolds, 2003; Brohan, Kennedy, Harris, Tett, Jones, 2006; Odjugo, 2010; Büntgen, Krusic, Piermattei, David, Jan, Vladimir, Alexander, Camarero, Crivellaro, Körner, 2019). Лесной фитоценоз, как и любая биологическая система, обладает пределом выносливости и способен приспосабливаться к негативным факторам, если они воздействуют постепенно. В условиях же, когда эти изменения экстремальные, как в период глобальных климатических изменений, лесные экосистемы теряют свою резистентность (Din, Khan, Ali, Gurmani, 2011; Ashraf, Harris, 2013; Volodkin, Larionov, 2021). В период глобального изменения климата многие ученые предсказывают увеличение частоты экстремальных природных явлений и, что самое важное, их интенсивности (Anjum, Xie, Wang, 2011; Paul, Brandl, Friedrich, 2019; Piraino, 2020; Honkaniemi, Rammer, Seidl, 2020). Существует определенный набор природных факторов, благоприятных для растительных организмов и их исчезновение влияет на площадь фитоценозов, состав сообществ и санитарное состояние.

Тренд изменения климата (температурный режим, количество осадков) на территории РФ начал отмечаться с 70-х годов XX столетия. По данным гидрометеорологических служб в 2007 году была зафиксирована самая высокая температура воздуха. Полученные данные позволяют судить, что в этом году средние показатели по температуре превысили многолетние данные (1960-1990 гг.) на более чем 2 °C (2,1 °C). Средний линейный тренд повышения температуры с 1976 по 2012 год составил 0,043 °C/год. Наиболее заметные изменения температуры воздуха наблюдаются в европейской части Российской Федерации (0,052 °C/год) (Zamolodchikov, Kraev, 2016). Подобные изменения погодных условий (повышение температуры воздуха) влияет на жизненные циклы живых организмов. Высокие температуры меняют поведение насекомых, расширяются их ареалы, формируются очаги распространения, а порой и вспышки массового размножения.

Природные условия УР таковы, что формируются оптимальные условия для доминирования елово-пихтовых фитоценозов. Оптимальными факторами для доминирования еловых фитоценозов являются: t °С воздуха от минус 2,9 до 4 °С, а средняя t °С июля в пределах +10-20 °С; вегетационный период – 110-175 дней; осадки 400-850 мм (в УР 450-550 мм). Важное значение имеет сумма t °С выше 5 °С, которая должна быть в диапазоне 700-2230 °С, а сумма t °С выше +10 °С 500-1850 °С (Чертовской, 1978).

По проведенным исследованиям еловые фитоценозы УР образованы елью сибирской с примесью пихты. Данные сообщества на территории республики – высокопроизводительные системы, сформированные на дерново-среднеподзолистых почвах, богатых минеральными элементами, с достаточным увлажнением.

В УР наблюдается долговременная тенденция уменьшения доли еловых фитоценозов. Если в начале и середине XX столетия причиной сокращения являлось изъятие древесины без учета природного потенциала, то в начале XXI столетия – это развитие стволовых вредителей. Сокращение площади еловых фитоценозов наблюдается на фоне повышения доли лесных фитоценозов за счет увеличения площади березовых фитоценозов. Увеличение сообществ с преобладанием березы за последние 20 лет произошло 1%. При этом следует отметить, что искусственные экосистемы (лесные культуры) создаются исключительно хвойными видами в соотношении 8:2 (80%, состоящие из ели, а 20% – сосновые). Работы по созданию искусственных систем из лиственных видов, в т.ч. березы в УР не осуществляются (Лесной план УР, 2018).

Уменьшение площади хвойных фитоценозов сопровождается их общим санитарно-патологическим ухудшением. Согласно нашим исследованиям, неблагоприятное санитарное состояние еловых фитоценозов наблюдается в подтаежной зоне (бореально-суббореальная зона) и в таежной зоне. Индекс санитарного состояния колебался от 1,87 до 3,73 (бореально-суббореальная зона $3,25 \pm 0,38$; таежная зона $2,41 \pm 0,36$) (рисунок 5.10).

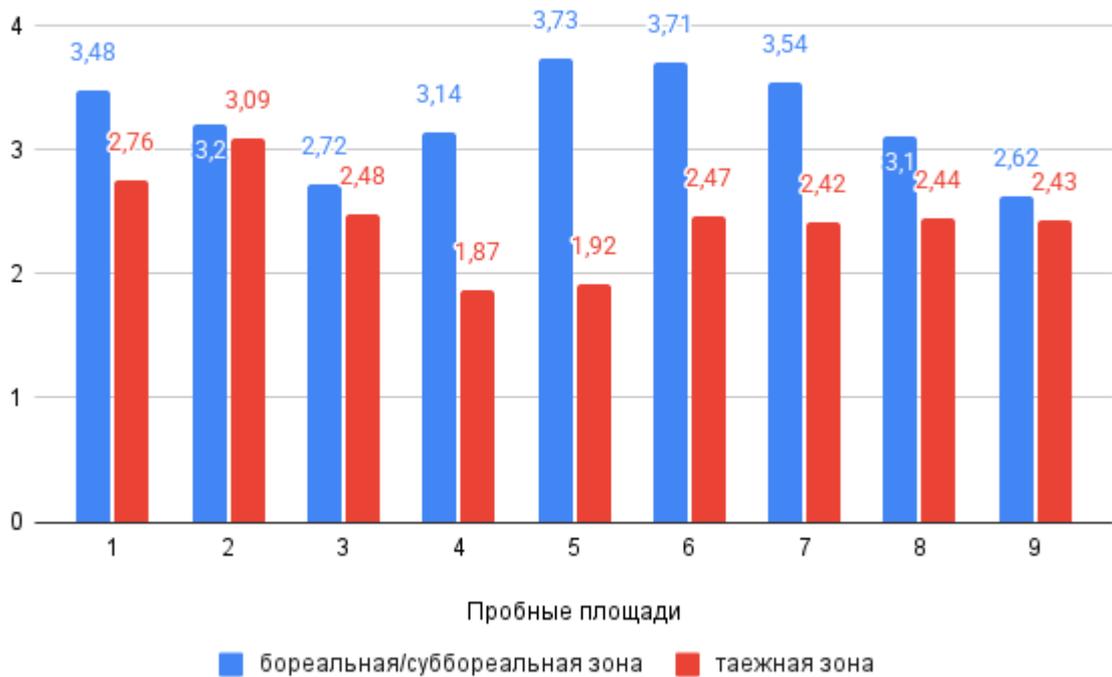


Рисунок 5.10. Индекс санитарного состояния еловых фитоценозов в Удмуртской Республике

Основной причиной неблагоприятного санитарного состояния являются стволовые вредители. В XX веке ученые отмечали, что короеды не играли решающей роли в состоянии еловых фитоценозов вследствие высокого процента гибели в зимний период (Thoss, Byers, 2006; Zhao, T.; Krokene, P.; Hu, J. et al, 2011; Zhao, Kandasamy, Krokene, 2019; Debkov, Aleinikov, Gradel, 2019); это характерно и для УР. При анализе научных и отчетных материалов (с 1956 г.) крупные очаги *Ips typographus* L. на территории республики формировались в ослабленных еловых фитоценозах (как правило подвергнутых ветровалу). При этом очагов массового развития насекомых, охватывающих территории нескольких лесничеств, не наблюдалось.

Начало вспышек массового размножения *Ips typographus* L. в УР были связаны с засушливым периодом 2010 года, но дальнейшее развитие популяции было обусловлено высокой выживаемостью насекомого. Основными лимитирующими факторами для короедов являются температурные факторы: низкие температуры (до минус 30-40 °С) зимой, влияющие на выживаемость короедов и высокие температуры

в начале лета (до 22-30°C), вызывающие высокую смертность личинок фитофага (Маслов, 2010). Таким образом, изменение поведения типографа в УР связано с глобальными природно-климатическими явлениями.

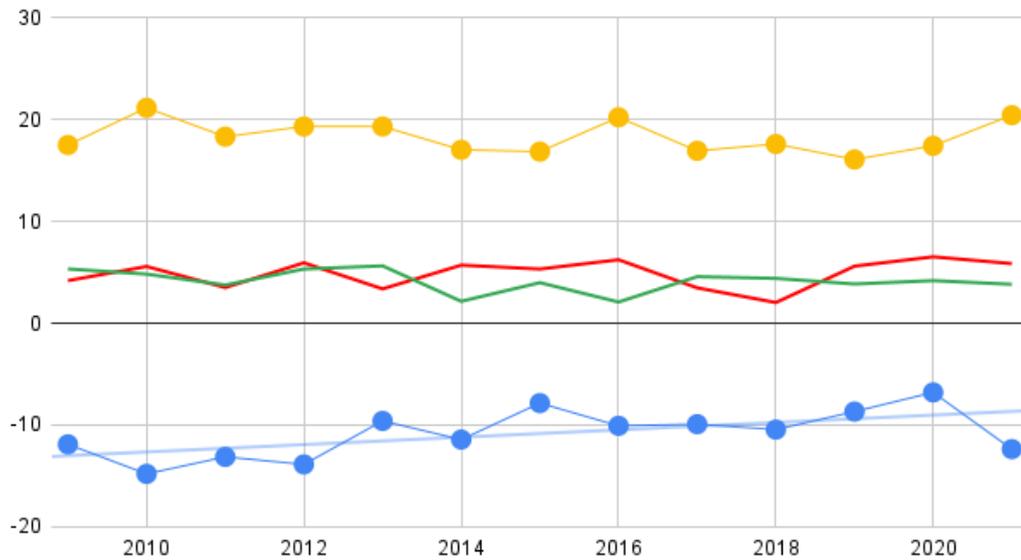
Представляемые мониторинговыми службами разных стран данные об изменении климатических факторов отражают факт, что средние мировые показатели не отражают регионально-национальные погодные изменения. Над территорией РФ интенсивность роста температуры воздуха превышает мировые (1,6 °С в России, против 0,9 °С общемировых) (Allen, Vabiker, Chen, 2018; Jandl, 2020).

По данным гидрометеорологических наблюдений за последние 10-15 лет в УР зафиксировано уменьшение количества атмосферных осадков и повышение температуры воздуха в среднем на 1,2°C (Лесной план УР, 2018). Смещение от оптимума погодных условий привели к ослаблению защитных механизмов ели, что, как следствие, привело к массовому развитию дендрофага *Ips typographus* L.

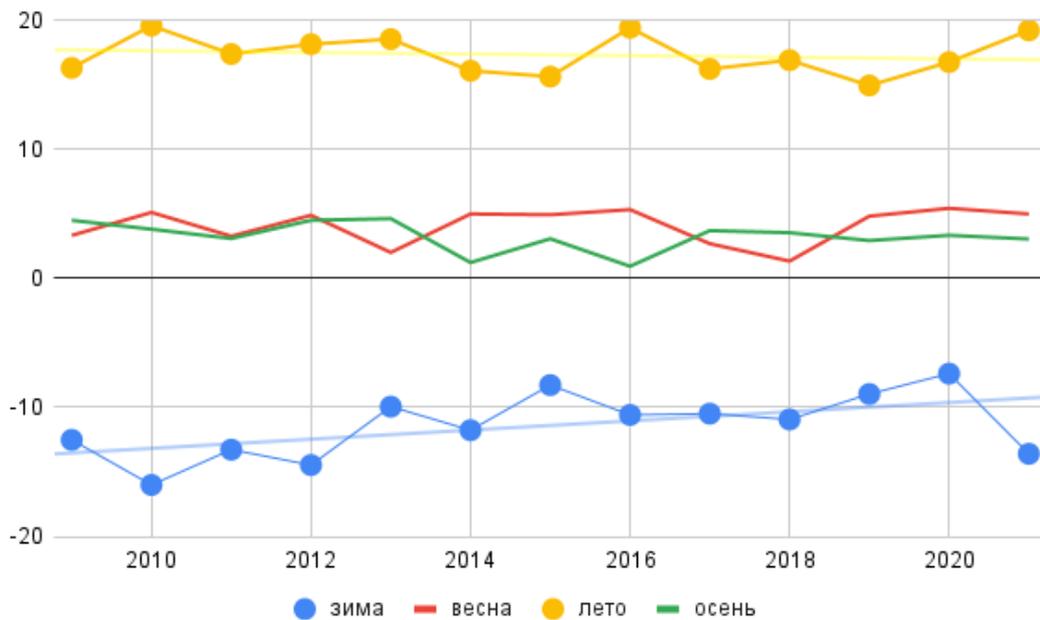
Активная фаза развития короеда началась в южной части Удмуртской Республики, в бореально-суббореальной (подтаежной) зоне. В исследуемых фитоценозах подтаежной зоны средний индекс санитарного состояния составил 3,25 (от 2,62 до 3,73). Более половины особей ели в исследуемых еловых фитоценозах этой зоны относились к категории 5(г) (старый сухостой) с характерными следами жизнедеятельности короедов. Методом корреляционного анализа установлена прямая взаимосвязь между санитарным состоянием фитоценоза и пораженными короедами особями ели ($r=0,93$ при $p=0,03$). Таким образом, чем выше балл санитарного состояния (то есть чем хуже санитарное состояние), тем выше процент особей ели, пораженных короедами.

В таежной зоне республики индекс санитарного состояния варьировал от 1,87 до 3,09 (в среднем 2,41). Таким образом, в еловых фитоценозах в северной части УР, хотя и не были выявлены очаги развития дендрофагов, (в Кезском лесничестве были отмечены часть фитоценозов, пораженные корневой губкой) все же характеризуются как ослабленные. Это в свою очередь, формирует благоприятную среду для развития патогенных организмов, особенно при стечении благоприятных погодно-климатических условий.

Формирование очагов развития короедов и особенно вспышек массового размножения дендрофагов, скорее всего, были вызваны именно оптимальными температурными факторами в зимний и летний периоды. Это подтверждается данными, представленными на рисунке 5.11.



а



б

Рисунок 5.11. Среднегодовая температура воздуха в Удмуртской Республике, °С ((а) – подтаежная зона, (б) – таежная зона) (данные Российской службы мониторинга климата по Удмуртской Республике))

В республике за анализируемый период (2009-2021 гг.) снижаются показатели температуры воздуха в летний период и наблюдается повышение в зимний (как в подтаежной зоне, так и в таежной). Наиболее значительные изменения фиксируются в зимний период.

Благоприятные погодные условия способствуют развитию стволовых вредителей и способствуют расширению ареала их обитания. Если основной очаг короёда-типографа в республике сформировался в подтаежной зоне, то в настоящее время локальные популяции дендрофага на особях *Picea obovata* Ledeb, выявлены в южно-таежном районе (таежная зона), с комлевой типом заражения деревьев (рисунок 5.12).

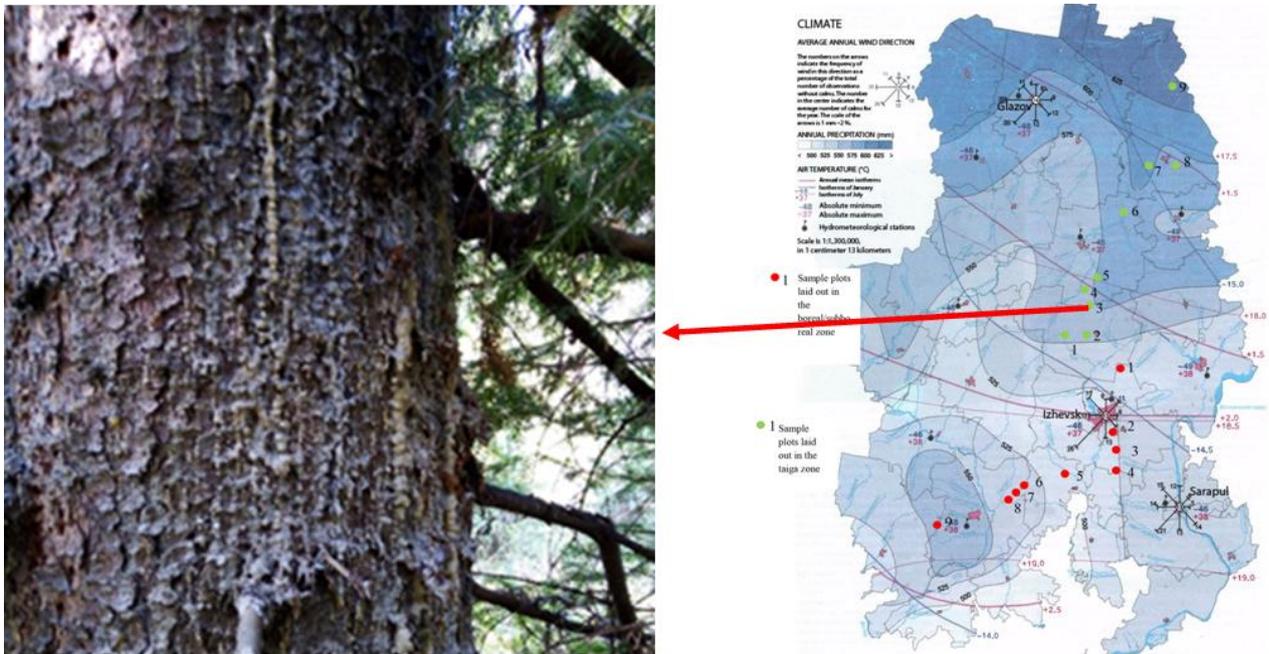


Рисунок 5.12. Комлевой тип заражения короёдами ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

Заселение комлевой части дерева короёдами происходит в условиях высокой внутрипопуляционной конкуренции. Это доказывает, что очаги развития типографа не прекратили свое существование, а наоборот осуществляют увеличение территории массового размножения, но уже в таежной зоне. На наш взгляд этому

способствуют изменению погодных условий и общее ослабление елово-пихтовых фитоценозов.

Дендрофаги, в частности, короед-типограф заселяет деревья с ослабленными иммунными механизмами (Vedernikov, Zagrebin, Bukharina et al, 2022). Поэтому вспышка массового размножения формируется при условии ослабления иммунных механизмов ели на значительных территориях (на буреломах, в период засухи и переувлажнения, а также в местах техногенных выбросов) (Маслов, 2010; Wermelinger, 2004). Из-за того, что корневая система ели имеет поверхностное расположение, количество осадков имеет решающее значение. Как недостаток, так и избыток влаги негативно сказывается на санитарном состоянии растений.

На территории УР за последние 20 лет тренд изменения атмосферных осадков не меняется, что свидетельствует об отсутствии отклонений по данному показателю. Между тем, графический анализ данных отражает нестабильность осадков в зависимости от года. Объем атмосферных осадков, в зависимости от года, колеблется от 511 мм в 2009 г. до 700 мм в 2015 г. (разница практически в 200 мм) (рисунок 5.13).



Рисунок 5.13. Среднегодовое количество осадков в Удмуртской Республике в период с 2009 по 2021 гг., мм

Нестабильность в количестве атмосферных осадков и повышение температуры воздуха способствует изменению границы между таежной и подтаежной зонами с расширением подтаежной зоны. Подобные природно-климатические явления с одной стороны приводят к сокращению площади хвойных фитоценозов, а с другой стороны ведут к расширению ассортимента сосудистых растений, в т.ч. древесных.

Анализ материалов лесоустройства и полевые исследования в таежной зоне, граничащей с подтаежной, выявили, и снижение продуктивности хвойных, и смену елово-пихтовых фитоценозов на лиственные. Так, в лесном квартале № 105 Мукшинского лесничества при лесоустройстве в 1997 г. объем древесной фитомассы к 2016 г. сократился на 21% с 24 643 м³ до 19 503,7 м³. В лесном квартале № 116 Мукшинского лесничества, в 1997 году объем древесной фитомассы еловых фитоценозов составлял 23 841,8 м³, а в 2016 году – 1 917,4 м³, что на 19,6% меньше (приложение К).

В видовом отношении, в данных лесничествах происходит замена еловых фитоценозов на липовые. В УР липа мелколистная формирует фитоценозы, как правило, на серых лесных почвах, встречающихся в подтаежной зоне. В таежной зоне, вследствие неподходящих условий произрастания (почвы, климатические особенности), липа произрастает в кустарниковом ярусе и редко, когда формирует первый ярус. Вследствие этого липа не принимает участие в формировании древесного яруса. Между тем в настоящее время происходит процесс, когда липа вытесняет традиционное место произрастания ели и на дерново-подзолистых почвах в таежной зоне начинают формировать липовые фитоценозы.

На фоне сокращения площадей елово-пихтовых фитоценозов фиксируется и снижение их продуктивности (Vedernikov, Bukharina, Udalov et al, 2022). Продуктивность исследуемых фитоценозов осуществлялась по ширине годичных колец растений хорошего жизненного состояния (категория санитарного состояния 1 и 2) на каждой пробной площади. Данные по продуктивности ели (прирост по ширине: ширина годичного кольца за последний год, мм; средняя ширина годичного кольца за последние 10 лет, мм) представлены на рисунке 5.14.

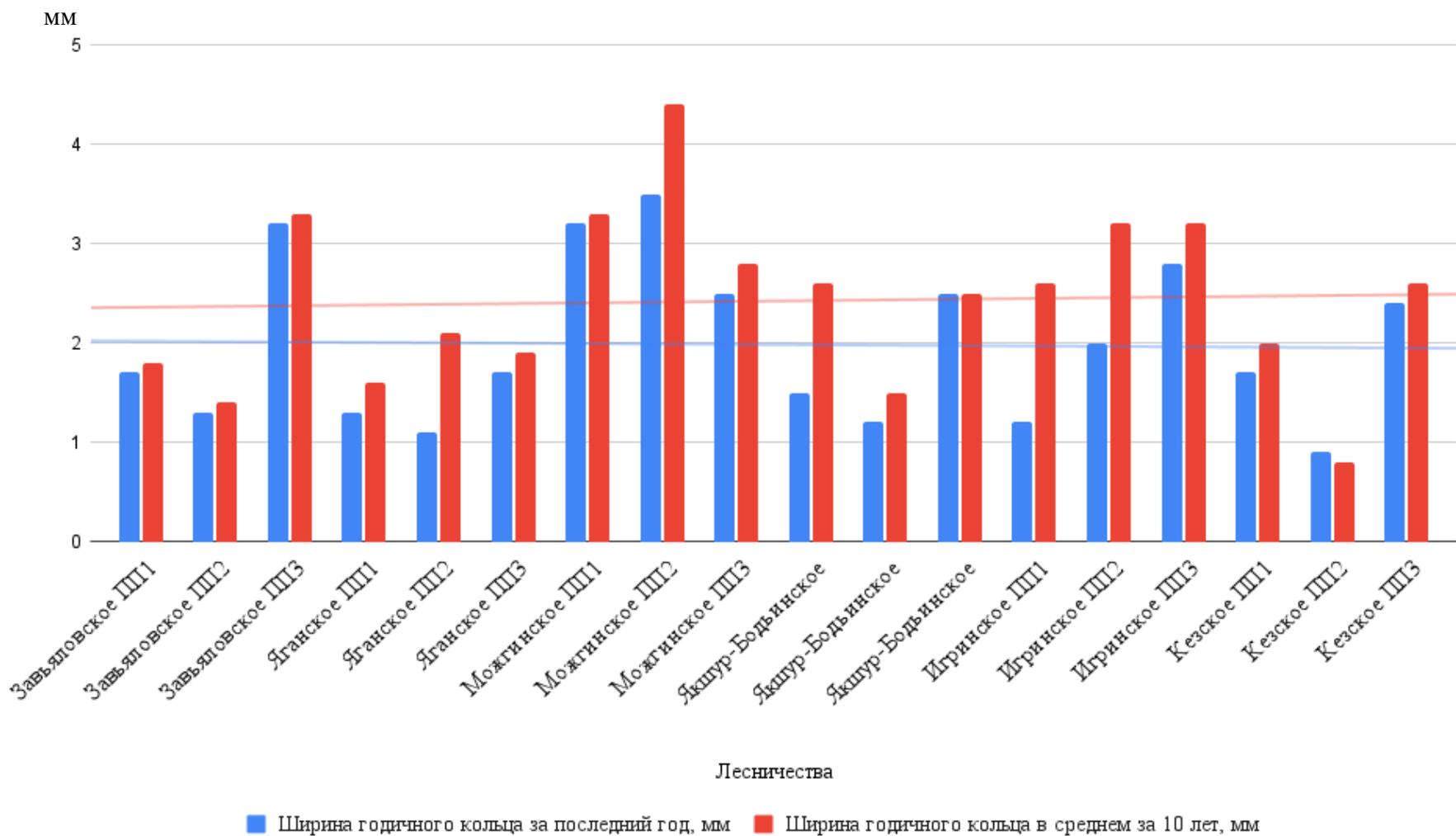


Рисунок 5.14. Данные по ширине годичных колец ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), мм
 (ПП1 – первая пробная площадь, ПП2 – вторая пробная площадь, ПП3 – третья пробная площадь)

Прирост по диаметру ствола особей ели в районе хвойно-широколиственных лесов выше (в среднем ширина годичного кольца 2,2 мм), чем у особей ели, произрастающих в южно-таежном районе республики (в среднем ширина годичного кольца 1,8 мм).

Средняя ширина годичного кольца периодического прироста, (за предыдущие 10 лет) как в подтаежной зоне (бореальная-суббореальная зона), так и в таежной зоне оказалась выше, чем текущий прирост (Загребин, Ведерников, Чухланцева, 2019).

Прирост по объему древесины имеет важное хозяйственное и биологическое значение. В зависимости от погодных условий, жизненного состояния растений, вида растения (Рогозин, Разин, 2012; Вайс, Кербис, 2019; Janusz, Danilov, 2018; Shevelina, Sharafieva, 2018), хозяйственных мероприятий (Routa, Nuutinen, Asikainen, 2017; Kuliešis, Aleinikovas, Linkevičius et al, 2018) данная величина может меняться в больших пределах. В настоящее время все основные хозяйственные мероприятия в лесу направлены на увеличение производительности первого яруса фитоценоза, т.е. на усиление прироста, главным образом увеличение объемов древесной фитомассы (Агеенко, Бушмелев, Дуплищев и др., 1972; Ермоленко, 1982; Гусев, Тертьяков, 1989; Залесов, 2000; Демитрова, 2004; Цветков, 2008; Соколов, 2007). Увеличение объемов надземной массы важны не только как источник древесной массы для последующей ее переработки, но играют важную роль в углеродном балансе. Именно высокопроизводительные фитоценозы улавливают больше атмосферного углерода (Стоноженко, 2011; Киселева, Коротков, Стоноженко и др., 2014; Киселева, Коротков, Карминов и др., 2016; Zaytsev, Danilov, Navalihin, 2018).

На фоне погодных и климатических факторов действительно могут появиться ограничивающие биотические факторы по отношению к лесным фитоценозам (Volodkin, Volodkina, Larionov, 2002; Smith, Reynolds, 2003; Wermelinger, 2004; Brohan, Kennedy, Harris, Tett, Jones, 2006; Odjugo, 2010; Büntgen, Krusic, Piermattei, David, Jan, Vladimir, Alexander, Camarero, Crivellaro, Körner, 2019; Volodkin, Larionov, 2021; Larionov, Dogadina, Tarakin et al, 2021). Проведенный анализ научных

публикаций и официальных материалов показывает, что ареалы хвойных видов деревьев достаточно чувствительны к изменениям климатических факторов.

Оценка и периодические наблюдения за состоянием лесных фитоценозов становятся необходимым элементом при анализе резистентности отдельных особей и отдельных компонентов фитоценозов к неблагоприятным экологическим факторам (Larionov, Volodkin, 2021; Larionov, Volodkin, 2022). Полученные нами данные отражают изменение состояния и толерантности елово-пихтовых фитоценозов УР вследствие природных изменений.

В условиях нестабильных осадков и массового развития короедов еловые фитоценозы региона гибнут. Эти явления наиболее заметны в бореально-суббореальной зоне (индекс санитарного состояния составляет 3,2). Хотя в таежной зоне также были выявлены участки еловых фитоценозов, пораженные дендрофагами. Таким образом, изменения климатических факторов через изменения в поведении насекомых-вредителей влияют на распределение и состояние еловых фитоценозов республики.

В этих условиях традиционные методы ведения лесного хозяйства в еловых фитоценозах должны быть пересмотрены. Необходимо учитывать при ведении лесного хозяйства, не только продуктивность, но и устойчивость особей ели к стрессовому воздействию, особенно в условиях меняющихся природных факторов. Для УР становится очевидным, что ранее преобладающие на территории республики еловые фитоценозы, активно замещаются березовыми и липовыми фитоценозами. Несмотря на активные работы по восстановлению еловых фитоценозов (80% создаваемые лесные культуры, еловые), вследствие климатических изменений, в республике наблюдается кризис елово-пихтовых сообществ.

Проблема с елово-пихтовыми фитоценозами усугубляется появлением в регионе агрессивного, инвазионного вида уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford), повреждающий пихту. Пихта сибирская, как показали исследования, является несомненным спутником ели при формировании елового фитоценоза. Если ранее считалось, что данный вид короеда заселяет ослабленные

участки (Керчев, 2014), то в УР наблюдается заселение здоровых особей различных возрастных категорий (Дедюхин, Титова, 2021) (рисунок 5.15).



Рисунок 5.15. Внешнее состояние пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), пораженных пихтовым полиграфом (*Polygraphus proximus* Blandford)

В начале XX столетия еловые фитоценозы в регионе являлись абсолютно доминирующими фитоценозами. В результате активной антропогенной деятельности (вырубки лесов), несмотря на внедрение способов заготовки древесины с сохранением молодого поколения хвойных, площадь еловых фитоценозов сократилась к 1980-м годам с 77% до 35%. В современное время кризис состояния еловых фитоценозов республики обусловлен глобальными климатическими изменениями, на фоне которых идет развитие патогенных организмов. Для разработки принципов создания искусственных лесных фитоценозов в республике в сложившихся условиях и выработки эффективной стратегии борьбы с короедами необходимо выявление закономерностей консорции короед-ель.

Следует особо отметить, что в процессе исследования на пробных площадях выявлены особи ели, имеющие хорошее жизненное состояние. Лишь у некоторых

растений обнаружены на стволе вылетные отверстия, однако, в целом состояние таких растений (по внешним морфологическим признакам) хорошее. В местах повреждения таких деревьев отмечается обильное смолотечение. Возможно, что повреждаемость и гибель одних особей ели и хорошее состояние других, обусловлены индивидуальными особенностями (экофизиологическими). Проведенные ранее исследования по оценке состояния различных видов ели к условиям техногенного загрязнения отражают роль физиологических параметров в выработке устойчивости (Ведерников, Бухарина, Загребин, 2018).

Лишь выявление экофизиологических особенностей позволит понять механизмы устойчивости ели и выработать стратегию по разработке искусственных еловых фитоценозов с устойчивым функционированием в условиях климатических изменений.

Выводы по главе 5

Анализ условий произрастания, морфология фитоценоза (таксационные параметры) и его видовой состав (виды ели слагающих фитоценоз, видовой состав подроста и кустарникового яруса) не выявил принципиальных различий между природными зонами. Между тем, качественное состояние особей ели (продуктивность, санитарное состояние) имеет разительное отличие. Высокая продуктивность особей ели при одновременном неудовлетворительном санитарном состоянии еловых фитоценозов, зафиксированы в подтаежной зоне. Выявленная особенность поражения короедами наиболее продуктивных элементов еловых фитоценозов (сообщества, особи ели), отмечаемая и иными авторами, не объясняет факта устойчивости растений, обладающих более низкой продуктивностью.

Анализ почвенно-гидрологических условий, строение и активность почвенной биоты (целлюлозоразлагающая способность) выявил особенности по природным зонам и в зависимости от морфологии елового фитоценоза. Несмотря на некоторые отличия химических показателей почвенных условий, исследования не выявили достоверных отличий между пробными площадями, располагающимися

в разных природных зонах и отличающихся санитарным состоянием. Как в районе хвойно-широколиственных лесов, так и в южно-таежном районе преобладают дерново-подзолистые почвы. В подтаежной зоне, где фиксируются наиболее масштабные процессы усыхания, выявлены богатые органоминеральными веществами серые-лесные почвы. Данные почвы превосходят дерново-подзолистые по своему функционалу и должны были обеспечить более устойчивое состояние фитоценозов. Таким образом, несмотря на важность почвенно-гидрологического фактора в условиях поражения короедами они не сыграли решающей роли в выработке устойчивости к ксилофагам.

Неблагоприятное санитарное состояние исследованных фитоценозов обусловлено развитием короедов, включая инвазионные виды, такие как *Ips typographus* L. и *Polygraphus proximus* Blandford. Согласно нашим исследованиям, на 11 пробных площадях из 18 высокий балл санитарного состояния связан с жизнедеятельностью короедов. Коэффициент корреляции индекса санитарного состояния насаждений и количества особей *Picea obovata* Ledeb., пораженных *Ips typographus* L., составил 0,93. Между тем, первопричиной ухудшения состояния еловых фитоценозов в УР являются глобальные климатические изменения. Повышение среднегодовой температуры и нестабильность осадков негативно сказались на продуктивности еловых фитоценозов, а значит и в целом на их устойчивости. Между тем подобные природные изменения благоприятно сказались на выживаемости и развитии насекомых-вредителей, в первую очередь – короедов. Традиционные методы борьбы с короедами (химические, феромоновые ловушки, ловчие деревья) не могут обеспечить эффективный способ контроля их развития. Для выработки эффективной стратегии по разработке искусственных еловых фитоценозов с устойчивым функционированием необходимо понимание происходящих процессов, осмысление адаптационных механизмов особей, формирующих хвойные фитоценозы, в условиях поражения короедами.

6 ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДРЕВЕСИНЫ ЕЛИ

6.1 Отбор особей для проведения экофизиологических анализов и объем проведенных исследований

Исследования показали, что еловые фитоценозы УР в современных условиях снижают свою производительность, ухудшается их санитарное состояние, что приводит к распространению патогенных организмов. Современные методы борьбы с короедами не эффективны. Происходящие климатические изменения требуют разработки новых подходов и стратегий способных бороться с возникающими кризисами. Изучение экофизиологических параметров особей позволят оценить механизмы устойчивости деревьев, в т.ч. особей ели и на основании этого принимать решения по созданию искусственных фитоценозов с устойчивым функционированием (Кузьмин, Бухарина, Ведерников и др., 2019).

При изучении состояния растений и адаптации их к неблагоприятным условиям среды особое внимание учеными уделяется, как правило, фотосинтетическому аппарату, без учета физиологических особенностей ствола растения. Многими исследователями уделяется исключительное внимание морфологии ассимиляционного аппарата и его экофизиологической составляющей (Карасев, 2001; Суворова, Щербатюк, Янькова и др., 2002; Малиновский, 2004), в ущерб экофизиологии ствола растений. В условиях массового развития короедов, объектом нападения которых является часть ксилемы, насыщенной питательными веществами, именно роль биологически активных соединений в древесине в полной мере отражает способность растений к сопротивлению. Исследование древесины особей ели различного жизненного состояния позволяет показать экофизиологический фон особей в дендрохронологическом аспекте, особенно погибших растений. В этом отношении экофизиологические особенности древесины являются информационной составляющей, способной сохраниться, при определенных условиях, длительный промежуток времени.

В еловых фитоценозах УР преобладает ель сибирская, поэтому образцы древесины и последующие анализы производились у данного вида растения. С целью определения пределов выносливости к дендрофагам и экофизиологические свойства растений изучалась древесина, отобранная в комлевой части ствола. Анализировались такие параметры как содержание лигнина и полисахаридов (структурные компоненты клетки) и общее содержание экстрактивных веществ, в т.ч. и компонентный состав (неструктурные компоненты клетки). Модельные растения были распределены по жизненному состоянию на группы хорошего, удовлетворительного и неудовлетворительного состояния:

- хорошего жизненного состояния (1 и 2 категория санитарного состояния деревьев в соответствии классификации деревьев, представленной в Постановлении Правительства РФ № 2047);

- удовлетворительного жизненного состояния (3 категория санитарного состояния, а также 1 и 2 категория состояния деревьев, но имеющие открытые раны ствола (пороки) (ГОСТ 2140-81), в соответствии классификации деревьев, представленной в Постановлении Правительства РФ № 2047);

- неудовлетворительного жизненного состояния (4-5 (а) категория санитарного состояния деревьев в соответствии классификации деревьев, представленной в Постановлении Правительства РФ № 2047).

В пределах каждой группы жизненного состояния выбирались по три особи для проведения анализов. Таким образом, были проанализированы образцы ели у более чем 160-ти деревьев на общее содержание экстрактивных соединений, фракции водорастворимых веществ, полифенольных соединений (танинов) и смолистых экстрактивных веществ, а также лигнина и полисахаридов.

Древесина особей неудовлетворительного жизненного состояния (особенно у растений свежего сухостоя) оценивалась на степень разрушения редуцентами (стадии гнили древесины). По данным ряда зарубежных источников редуценты древесины способствуют разрушению структурных и неструктурных компонентов и в случае поражения древесины количественно и качественно изменяют экстрактивные вещества своим ферментативным комплексом (Bruce, Highley, 1991;

Backa, Gierer, Reitberger et al, 1993; Kang, Sung et al., 2007; Chittenden, Singh, 2009; Nilsson, 2009; Ates, Akyilidiz, Olgun, 2016).

Для чистоты эксперимента при изучении экофизиологических параметров древесины помимо жизненного состояния особей учитывалась степень деструкции древесины. Растения неудовлетворительного жизненного состояния, у которых фиксировалась визуально гниль древесины (старый сухостой 5(г)), а также наличие комлевой гнили, дупла и рак на стволе не использовались в исследованиях. Для физиологических анализов использовались образцы растений (для группы неудовлетворительное жизненно состояние) 4 категории состояния (усыхающие) и свежий сухостой (5(а) категория состояния). Степень разрушения древесины грибами проверялась путем воздействия на образцы древесины 1% раствора NaOH. Растворимость 1% раствора NaOH образцов древесины у растений неудовлетворительного состояния составляла на уровне 12,3-16,7%, что свидетельствует о древесине с незначительным разрушением (TAPPI, 1993).

6.2 Экофизиологические особенности древесины ели

Исследования в области экофизиологии древесины представляют некоторые специфические трудности, без учета которых работа в данном направлении может оказаться неплодотворной. Сложность вызывает объект исследования – многолетние деревья. С такими объектами растительного мира затруднительны исследования с точной дозировкой изучаемых факторов. В этой связи, объекты для таких исследований должны выбираться не иначе как из природной среды, несмотря на разнообразие факторов природной среды. В естественных условиях по отдельности выделить экологические факторы, оказывающие влияние на жизнедеятельность организмов, невозможно. Они всегда функционируют в совокупности. Совместное влияние совокупности множества факторов на древесные растения влияют на индивидуальные особенности древесины, физиологию организма. Особенно это проявляется у одних и тех же видов, но произрастающих в различных условиях и под влиянием глобальных климатических изменений, меняющихся в

различные годы. Но для выявления закономерностей необходимо иметь более или менее отчетливое представление о влиянии, оказываемом отдельными экологическими факторами.

В этой связи открываются широкие возможности по изучению еловых фитоценозов в умеренной зоне на фоне их масштабного усыхания. Неблагоприятные погодные условия 2010 г. привели к ослаблению ельников, что послужило формированию кормовой базы для короедов, где несомненным лидером является короед-типограф (Маслов, 2010; Лямцев, Малахова, 2013). Несмотря на то, что в последующие годы климатические факторы (температурный режим, влажность, осадки) находились в оптимальных условиях для роста и развития еловых фитоценозов, усыхание их не прекратилось на фоне увеличения плотности популяции короеда (Мозолевская, Липаткин, 2014; Маслов, 2014). Структура и особенности экофизиологического состава древесины, несомненно, являются важными составляющими при выборе объекта заселения насекомыми. Сложившиеся условия в УР уникальны по своему значению и позволяют произвести градацию природных факторов среди всего разнообразия (Крамер, Козловский, 1983; Яновский, 2002). Это, в свою очередь, позволяет определить экофизиологические реакции индивидуумов к стрессовым факторам и на основе этого разработать принципы повышения устойчивости искусственных фитоценозов.

Древесина ели богата экстрактивными веществами различного происхождения. Экстрактивные вещества как обязательный компонент древесины и коры, извлекают методом экстракции водой или органическими растворителями различной полярности. Водой экстрагируются дубильные и красящие вещества, камеди. Органическими растворителями (эфиром, спиртом, ацетоном, бензолом и др.) из древесины могут быть выделены разнообразные по химическому составу вещества: смоляные и жирные кислоты, жиры, воски, стерины и др. Количество экстрагируемых продуктов зависит от вида растения, применяемого растворителя и условий, при котором проводится экстрагирование (Bevan, Ekong, Taylor, 1965). Смолистые соединения, находящиеся в древесине и коре хвойных пород, содержат в природном состоянии около 40 % терпенов и смоляных кислот. Танины,

смолы и эфирные масла содержат летучие вещества, обуславливающие их запах (Генкель, 1975; Оболенская, Ельницкая, Леонович, 1991; Полевой, Саламатова, 1991; Vamber, Fukazawa, 1985).

Эти вещества выполняют важную защитную функцию в древесине хвойных видов. Данные соединения обладают высокой биологической активностью, производятся в качестве защитных соединений в процессе жизнедеятельности растений от внешних экологических стрессов. По химической природе эти вещества представлены терпенами и их производными, смоляными кислотами, липидами, жирными кислотами, фитостеринами, полифенолами, танинами и другими соединениями (French, Robinson, Yazaki et al, 1979; Fengel, Wegener, 1989; Taylor et al., 2002; Бабкин, 2017). Содержание экстрактивных веществ сильно варьирует не только от особи к особи, но и в пределах одного дерева в зависимости от исследуемого органа и места отбора пробы (Gripenberg, 1949; Geissman, 1963; Scheffer, Cowling, 1966)

Изучение экстрактивных веществ в древесине наиболее активно ведется в зарубежных странах, где эти вещества рассматриваются как естественные ингибиторы активности грибных деструкторов (Bultman, Gilbertson, Adaskaveg, 1991; Evans, 2003; Cheng, Lin, Chang, 2005; Cheng, Liu, Hsui, 2006; Cheng, Liu, Cheng et al, 2008; Kirker et al., 2013), в т.ч. и микробной (Freitag, Morrell, 1991; Cowan, 1999). Также экстрактивные вещества хвойных видов предлагается использовать в качестве синтетического дизельного топлива (таловое масло – экстрактивная фракция, состоящая в основном из смоляных кислот, жирных кислот, спиртов и стероидов) (Alakangas, Mäkinen, 2013).

В связи с этим подробный литературный анализ по экстрактивным веществам и их роли представлены в зарубежных трудах таких ученых как Scheffer, Morrell (1998), Yang (2009) и Singh, Singh (2012). В России исследование экстрактивных веществ хвойных видов древесных растений активно проводятся группой ученых из Иркутского института химии им. Фаворского СО РАН (г. Иркутск). Однако исследования данной группы направлены на поиск и получение экстрак-

тивных веществ из разных хвойных видов в фармакологических целях (Бабкин, 2017; Федорова, Федоров, Бабкин, 2018).

С целью анализа экофизиологических показателей ели сибирской и выявления реакций растений на заражение дендрофагами образцы древесины отбирались в комлевой части ствола (высота 0,3 м от уровня корневой шейки). В процессе математической обработки полученных данных использовались следующие статистические методы: кластерный анализ, метод главных компонент, дисперсионный анализ и нелинейная корреляция Спирмена.

Кластерный анализ многомерная статистическая процедура, которая выполняет сбор данных, содержащих информацию о выборке объектов, и затем упорядочивает объекты в сравнительно однородные группы – кластеры.

Кластерный анализ позволяет:

- 1) разрабатывать типологии/ классификации;
- 2) исследовать полезные концептуальные схемы группирования объектов;
- 3) формировать гипотезы на основе исследования данных;
- 4) проверять гипотезы/ исследования для определения, действительно ли типы (группы), выделенные тем или иным способом, присутствуют в имеющихся данных.

В результате проведенного исследования кластерный анализ позволил, по множеству исследуемых параметров, объединить изучаемые участки лесных фитоценозов в группы по сходным признакам (параметрам). Кластерный анализ показал, что все исследуемые участки по экофизиологическим показателям подразделяются на два больших кластера (рисунок 6.1). В первый кластер в основном объединились пробные площади Игринского и Кезского лесничеств, во второй кластер объединились остальные исследуемые участки.

Кластерный анализ, проведенный для изучаемых особей ели сибирской, произрастающих в подтаежной и таежной зонах, выделил разделение на два кластера (рисунок 6.2 I, II).

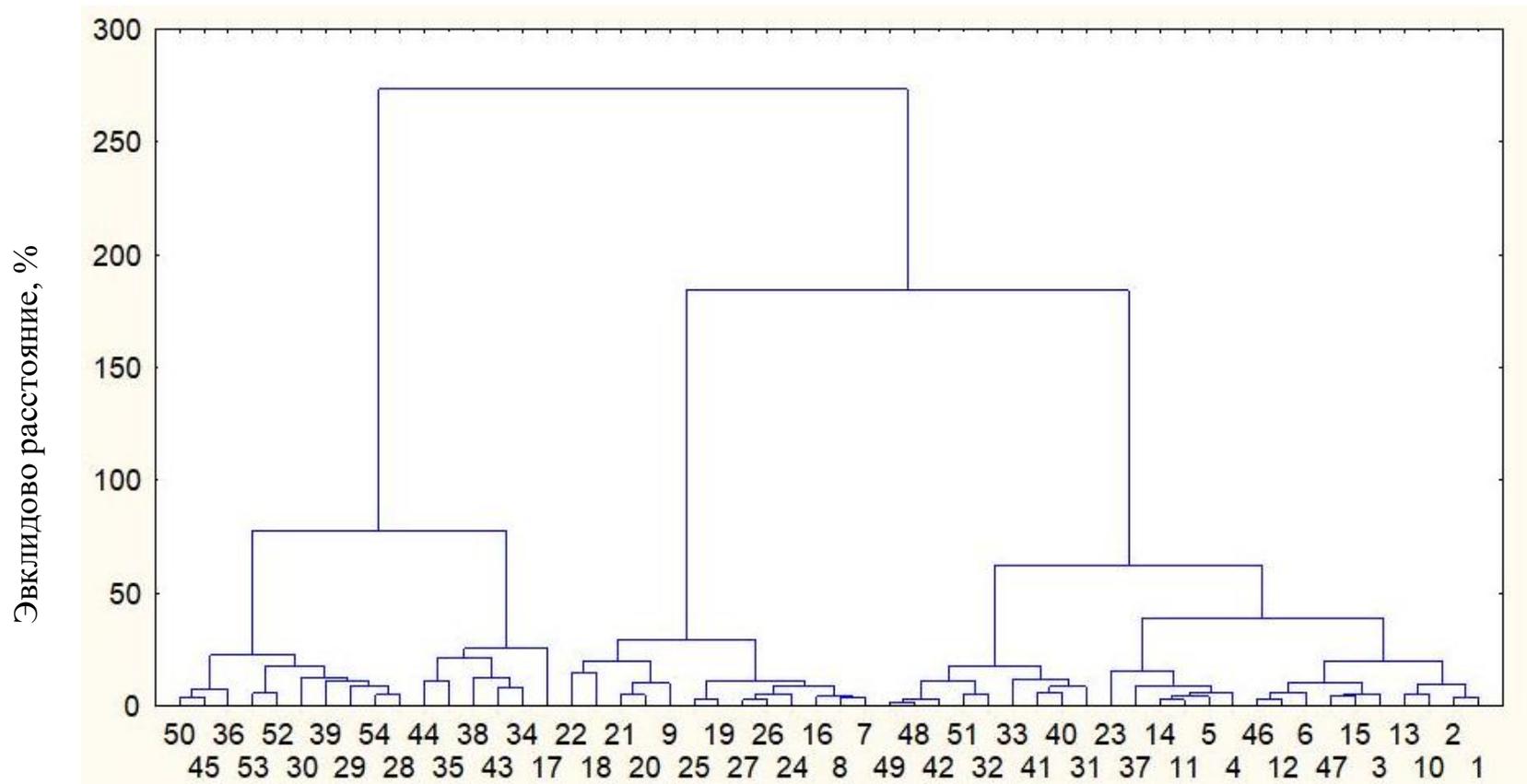
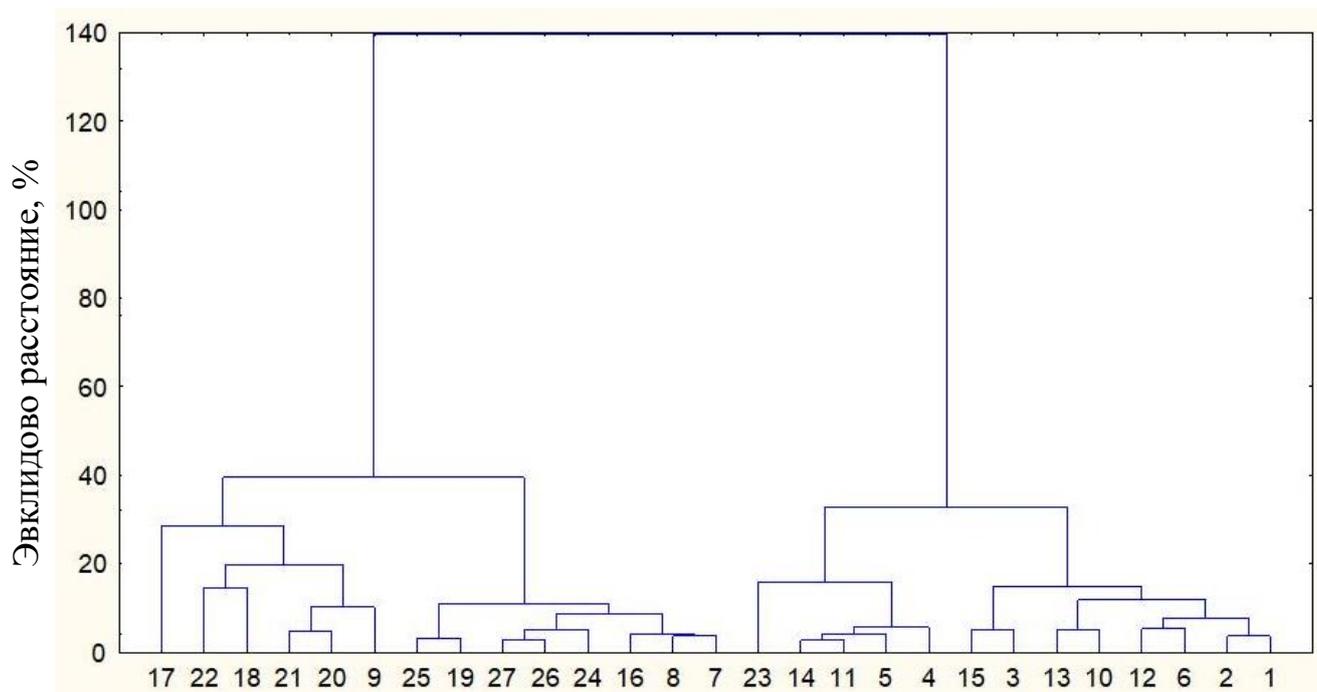
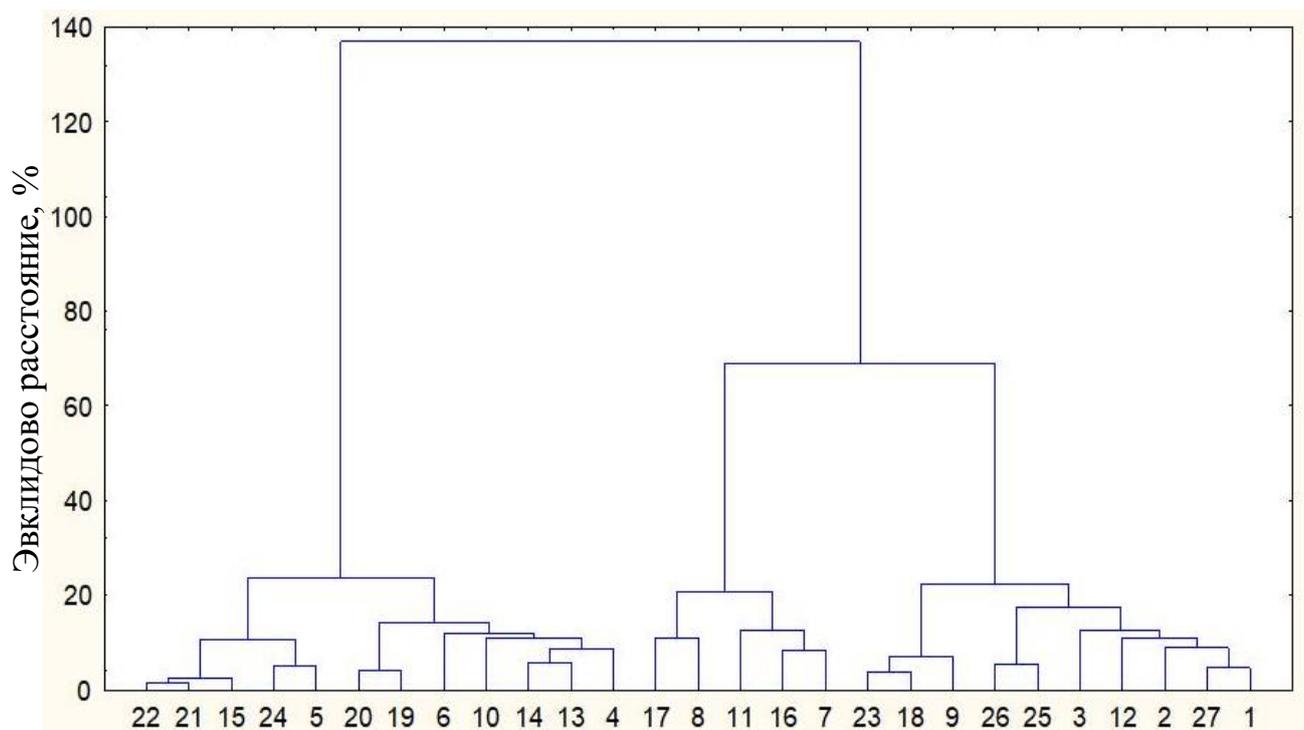


Рисунок 6.1. Результаты кластерного анализа экофизиологических параметров древесины ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в (1-27 фитоценозы, располагающиеся в подтаежной зоне (1-9 ПП Завьяловского лес-ва, 10-18 ПП Яганского лес-ва, 19-27 ПП Можгинского лес-ва), 28-54 фитоценозы, располагающиеся в таежной зоне (28-36 ПП Якшур-Бодьинского лес-ва, 37-45 ПП Игринского лес-ва, 46-54 ПП Кезского лес-ва))



а



б

Рисунок 6.2. Результаты кластерного анализа экофизиологических параметров древесины ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) по природным зонам:
 а – подтаежная зона (1-9 ПП Завьяловского лес-ва, 10-18 ПП Яганского лес-ва, 19-27 ПП Можгинского лес-ва), б – таежная зона (1-9 ПП Якшур-Бодьинского лес-ва, 10-18 ПП Игринского лес-ва, 19-27 ПП Кезского лес-ва)

Результаты кластерного анализа в подтаежной зоне выявили разделение исследуемых насаждений на два кластера. В первый кластер объединились ПП №3 Завьяловского лесничества и пробные площади Можгинского лесничества (ПП №1-3) (рисунок 6.2 I).

По результатам кластерного анализа насаждений южно-таежного района также выделено два кластера, однако, нами не выявлено четкой закономерности объединений (рисунок 6.2 II).

Кластерный анализ по состоянию растений выявил два кластера (рисунок 6.3). В первый кластер объединились особи неудовлетворительного жизненного состояния, во второй кластер – особи хорошего и удовлетворительного жизненного состояния.

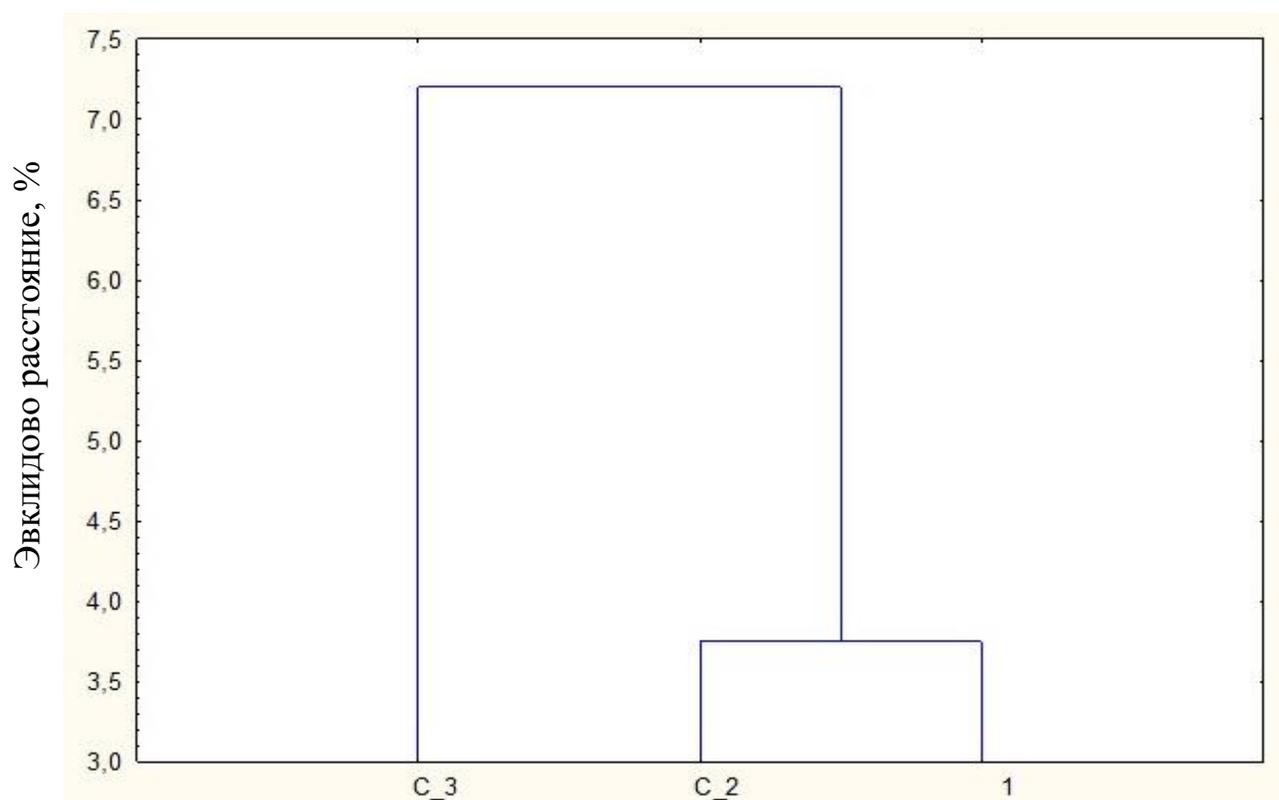


Рисунок 6.3. Данные по кластеризации особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) по жизненному состоянию растений (1 – хорошее жизненное состояние, 2 – удовлетворительное жизненное состояние, 3 – неудовлетворительное жизненное состояние)

Кластерный анализ выявил, что в основном объединение в кластеры происходит фитоценозов с низким коэффициентом санитарного состояния. Также кластерный анализ выявил различие по экофизиологическим параметрам древесины, между растениями различного жизненного состояния.

Для определения, по каким экофизиологическим признакам происходит объединение насаждений в кластеры, использовался метод главных компонент. В результате данного анализа всех исследуемых фитоценозов выявились две главные компоненты.

Главная компонента 1 высоко значимо отрицательно коррелирует с содержанием водорастворимых экстрактивных веществ (-0,90) и с содержанием танинов (-0,82), а также высоко значимо положительно коррелирует с содержанием лигнина (0,84). На первую главную компоненту приходится 43% изменчивости, что говорит о сильном изменении этих экофизиологических показателей. Главная компонента 2 высоко значимо отрицательно коррелирует с общим содержанием экстрактивных веществ в древесине (-0,72), с содержанием смолосодержащих веществ (-0,78) и высоко значимо положительно с содержанием полисахаридов (0,81). На вторую главную компоненту приходится 31% изменчивости, что также означает высокое изменение данных показателей (таблица 6.1).

Таблица 6.1. Статистические данные, полученные методом главных компонент

№	Физиологические показатели древесины	Главная компонента 1	Главная компонента 2
1	Влажность древесины	-0,47	-0,32
2	Общее содержание экстрактивных веществ	-0,63	-0,72
3	Содержание водорастворимых экстрактивных веществ	-0,90	-0,33
4	Содержание танинов	-0,82	0,10
5	Содержание смолосодержащих экстрактивных веществ	0,25	-0,78
6	Содержание лигнина	0,84	-0,37
7	Содержание полисахаридов	-0,40	0,81
8	Expl.Var	3,04	2,14
9	Prp.Totl	0,43	0,31

Пространственное расположение изучаемых насаждений в осях главных компонент представлено на рисунке 6.4.

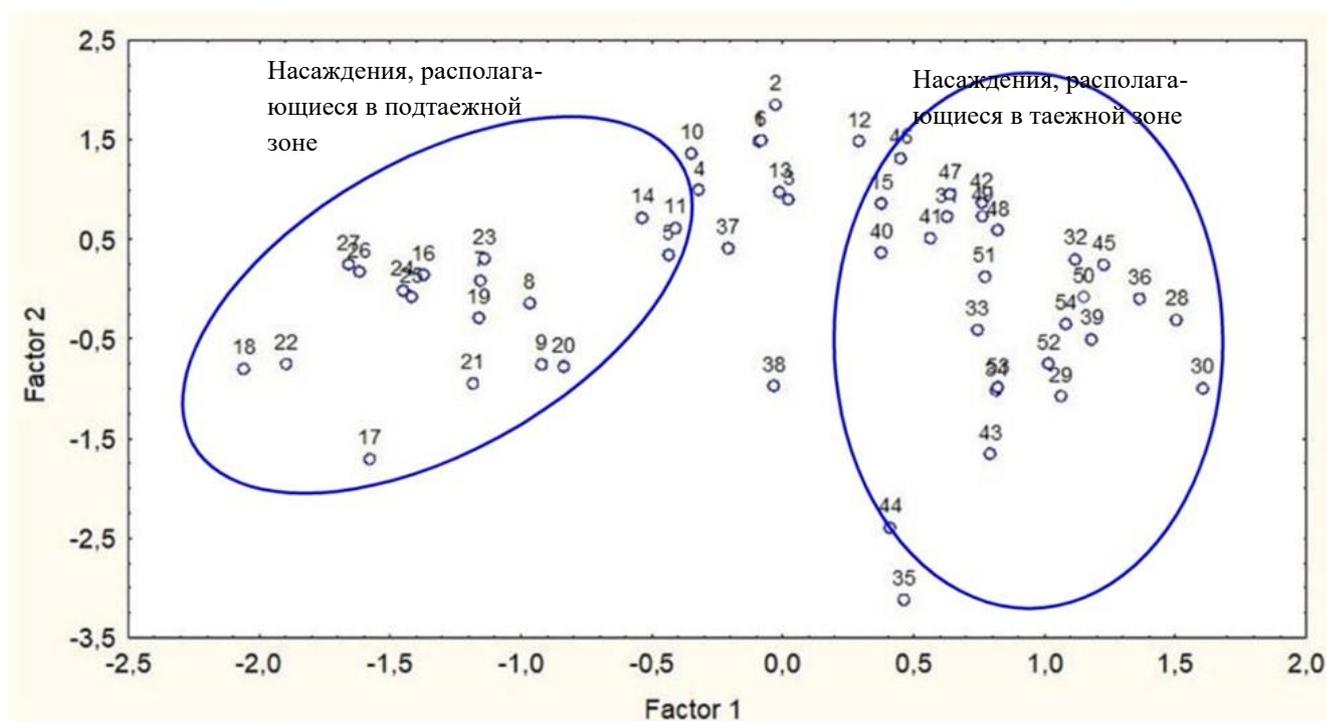


Рисунок 6.4. Расположение изучаемых насаждений в осях главных компонент (1-27 фитоценозы, произрастающие в подтаежной зоне (1-9 ПП Завьяловского лес-ва, 10-18 ПП Яганского лес-ва, 19-27 ПП Можгинского лес-ва), 28-54 фитоценозы, произрастающие в таежной зоне (28-36 ПП Якшур-Бодьинского лес-ва, 37-45 ПП Игринского лес-ва, 46-54 ПП Кезского лес-ва)

По первой главной компоненте (Factor 1) исследуемые фитоценозы сформировали две группы. В первую группу объединились фитоценозы подтаежной зоны (южная часть республики), в области отрицательных значений первой главной компоненты. Во вторую группу объединились фитоценозы таежной зоны (северная часть республики), в области положительных значений первой главной компоненты. Таким образом, данный метод статистического анализа выявил различия между еловыми фитоценозами южной части республики и северной. Исследуемые фитоценозы подтаежной зоны имеют значимые отличия от фитоценозов, произрастающих в таежной зоне по содержанию в древесине водорастворимой группы экстрактивных веществ и танинов, а также по содержанию лигнина.

По второй главной компоненте (Factor 2) четкой закономерности по исследуемым фитоценозам выявлено не было.

Далее данный метод статистической обработки данных был применен по природным зонам. Результаты анализа методом главных компонент еловых фитоценоза, произрастающих в подтаежной зоне приведены в таблице 6.2.

Таблица 6.2. Результаты анализа методом главных компонент еловых фитоценозов, произрастающих в подтаежной зоне Удмуртской Республики

№	Показатели	Главная компонента 1	Главная компонента 2
1	Влажность древесины	0,78	0,06
2	Общее содержание экстрактивных веществ	0,98	0,08
3	Содержание водорастворимых экстрактивных веществ	0,93	0,05
4	Содержание танинов	0,42	-0,44
5	Содержание смолосодержащих экстрактивных веществ	0,54	0,18
6	Содержание лигнина	-0,35	-0,88
7	Содержание полисахаридов	-0,78	0,45
8	Expl. Var	3,63	1,26639
9	Prp. Totl	0,52	0,180913

В результате проведенного анализа выявились две главные компоненты. Главная компонента 1 высоко значимо положительно коррелирует с влажностью древесины (0,78), общим содержанием экстрактивных веществ (0,98), с содержанием водорастворимых экстрактивных веществ (0,93), а также высоко значимо отрицательно коррелирует с содержанием полисахаридов (-0,78). На первую главную компоненту приходится 52 % изменчивости, что говорит о сильном изменении этих физиологических данных. Главная компонента 2 проявила связь с количеством лигнина в древесине (-0,88). На вторую главную компоненту приходится 18 % изменчивости, что говорит о незначительных изменениях данного показателя.

Пространственное расположение исследуемых еловых фитоценозов подтаежной зоны в осях главных компонент представлено на рисунке 6.5.

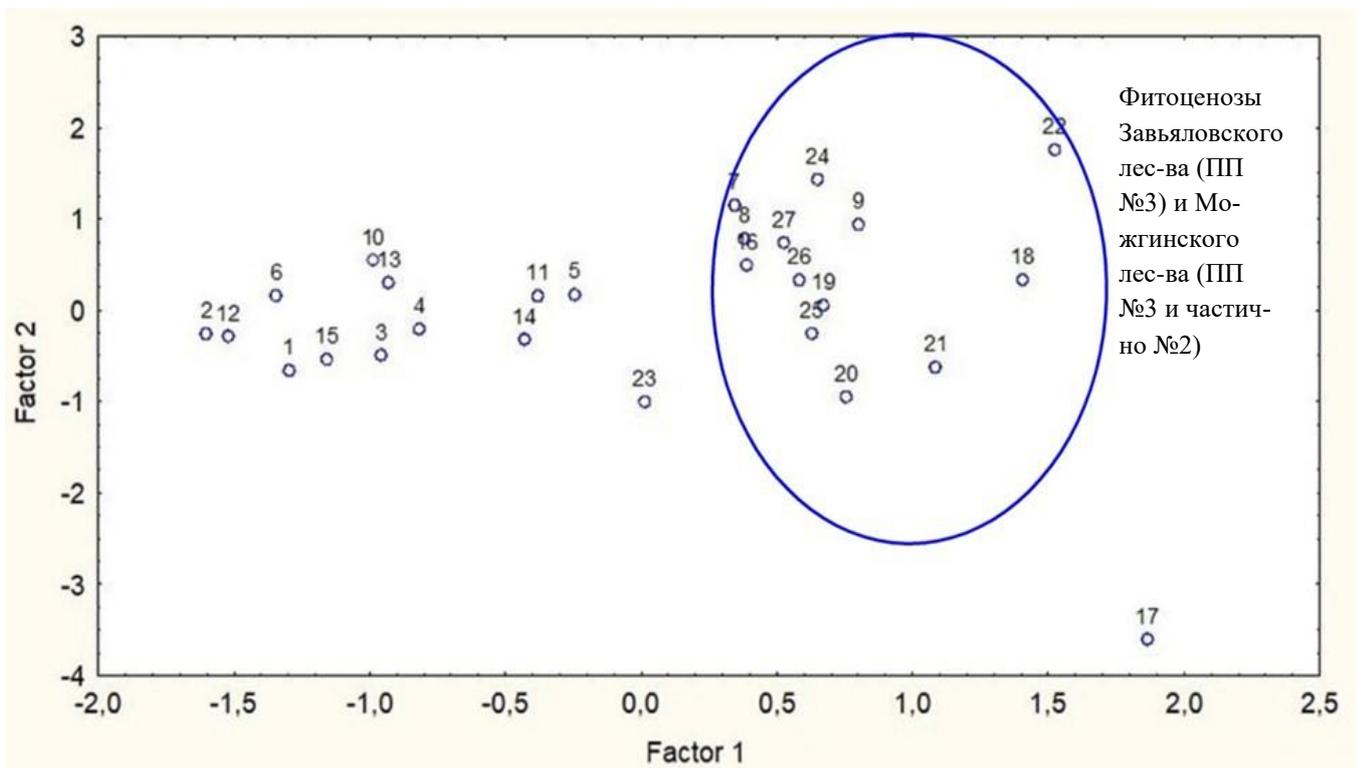


Рисунок 6.5. Расположение еловых фитоценозов в осях главных компонент, произрастающих в подтаежной зоне (1-9 ПП Завьяловского лес-ва, 10-18 ПП Яганского лес-ва, 19-27 ПП Можгинского лес-ва)

По первой главной компоненте (Factor 1) исследуемые участки сформировали одну группу. В данную группу объединились особи ели сибирской, произрастающие на пробной площади 3 Завьяловского лесничества и особи, произрастающие на пробной площади 3 Можгинского лесничества и частично особи ели сибирской с пробной площади 2 того же лесничества. Следовательно, у особей ели сибирской произрастающих на данных пробных площадях, происходит изменение влажности, общего содержания экстрактивных веществ и группы водорастворимых экстрактивных веществ.

Результаты анализа данных методом главных компонент еловых фитоценозов, произрастающих в таежной зоне, приведены в таблице 6.3.

Таблица 6.3. Результаты анализа методом главных компонент еловых фитоценозов, произрастающих в таежной зоне Удмуртской Республики

№	Показатели	Главная компонента 1	Главная компонента 2	Главная компонента 3
1	Влажность древесины	-0,24	-0,44	-0,11
2	Общее содержание экстрактивных веществ	0,94	0,19	-0,24
3	Содержание водорастворимых экстрактивных веществ	0,79	0,48	0,15
4	Содержание танинов	0,41	0,15	0,84
5	Содержание смолосодержащих экстрактивных веществ	0,80	-0,06	-0,51
6	Содержание лигнина	0,27	-0,89	0,13
7	Содержание полисахаридов	-0,64	0,69	-0,18
8	Expl.Var	2,85	1,76	1,11
9	Prp.Totl	0,41	0,25	0,16

В результате проведенного анализа были выявлены три главные компоненты. Главная компонента 1 высоко значимо положительно коррелирует с общим содержанием экстрактивных веществ (0,94), с содержанием водорастворимых (0,79) и смолосодержащих (0,80) экстрактивных веществ. На первую главную компоненту приходится 41 % изменчивости, что говорит о сильном изменении этих экофизиологических показателей. Главная компонента 2 проявила связь с количеством лигнина в древесине (коэффициент корреляции - 0,89) и положительно с содержанием полисахаридов (0,69). На вторую главную компоненту приходится 25 % изменчивости, что говорит о незначительных изменениях данного показателя. Главная компонента 3 высоко значимо положительно коррелирует с содержанием танинов в древесине (0,84), однако на данную компоненту приходится 16 % изменчивости. Это означает, что данный показатель меняется незначительно.

Пространственное расположение еловых фитоценозов южно-таежного района в осях главных компонент представлено на рисунке 6.6.

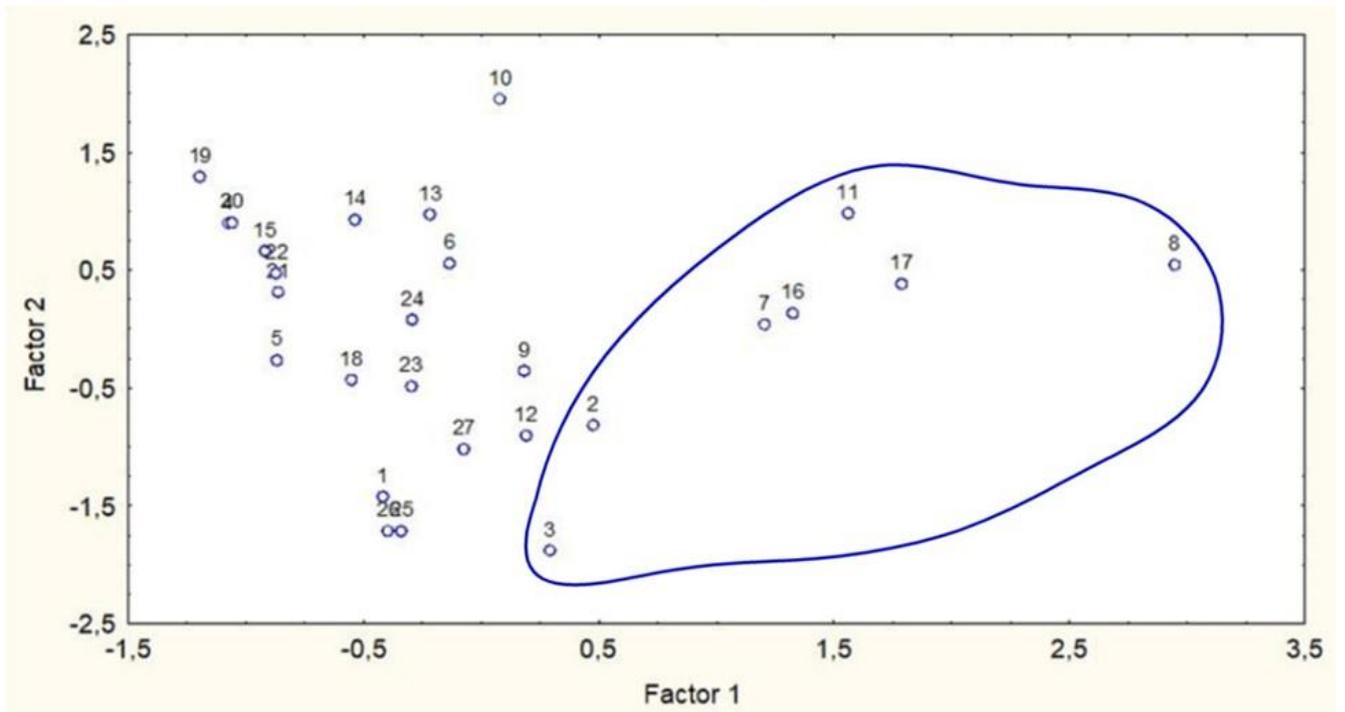


Рисунок 6.6. Расположение еловых фитоценозов в осях главных компонент, произрастающих в таежной зоне (1-9 ПП Якшур-Бодьинского лес-ва, 10-18 ПП Игринского лес-ва, 19-27 ПП Кезского лес-ва)

По главной компоненте 1 (Factor 1) исследуемые объекты сформировали группу. В данное объединение попали особи ели сибирской хорошего и удовлетворительного жизненного состояния, произрастающие в Якшур-Бодьинском и Игринском лесничествах. Таким образом, у данных особей ели содержание экстрактивных веществ (в т.ч. водорастворимых и смолосодержащих) отличается от других особей ели, произрастающих в данной природной зоне.

6.2.1 Содержание воды в древесине ели

С целью оценки состояния отдельных растений, фитоценоза и влияния условий произрастания (природные зоны) на экофизиологические показатели проведен многофакторный дисперсионный анализ по перекрестно-иерархической схеме. Для сравнения различий использовался метод множественного сравнения LSD-test (Биометрия: учебное пособие..., 2005).

Влажность древесины – показатель, оказывающий значимое влияние на ее физико-механические свойства. В древесине содержится свободная (в полостях

клеток и межклеточном пространстве) и связанная (в клеточных стенках между волокнами целлюлозы) влага. Наличие связанной влаги в древесине обусловлено ее гигроскопичностью (способностью поглощать водяные пары из окружающей атмосферы). Полости клеток и межклеточного пространства могут заполняться при непосредственном контакте с водой. Состояние древесины, при котором в ней содержится максимальное количество связанной влаги, а свободная влага отсутствует, называют пределом гигроскопичности (точкой насыщения волокон) (Уголев, 2007).

При поражении ксилофагами в древесине происходит изменение влажности древесины, в связи с нарушением проводящей системы растения. По данным А.С. Исаева (1975), на ранних этапах заражения короедами у лиственницы происходит увеличение общей влажности флоэмы, но при этом уменьшается содержание связанной воды в этих тканях.

Результаты дисперсионного анализа по влажности древесины представлены в таблице 6.4.

Таблица 6.4. Результаты дисперсионного анализа по влажности древесины ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1*	1	118,37	143	10,48	11,30	<0,05
2	2	266,90	143	10,48	25,47	<0,05
3	2	3,19	143	10,48	0,30	0,74
взаимодействие 1,2	2	16,89	143	10,48	1,61	0,20
взаимодействие 1,3	2	41,87	143	10,48	4,00	<0,05
взаимодействие 2,3	4	10,44	143	10,48	1,00	0,41
взаимодействие 1,2,3	4	5,41	143	10,48	0,52	0,72

Примечание: * 1 – природные зоны, 2 – лесничества, 3 – жизненное состояние растений

Значимыми факторами, оказывающими влияние на содержание влажности в древесине, являются место произрастания (природные зоны, лесничества) и взаимодействие факторов условий произрастания и жизненного состояния растений (приложение Л).

Исследования влажности древесины не выявили достоверных различий между особями различного жизненного состояния. Выявленные колебания влажности образцов, вероятно, связаны с различием метеорологических условий в период отбора образцов.

6.2.2 Содержание экстрактивных веществ в древесине

Экстрактивные вещества, извлекаемые из древесины, являются неструктурными ее компонентами. Эти вещества обычно концентрируются в древесной части растения и производятся деревом в качестве защитных соединений от неблагоприятных внешних экологических факторов (Laks, McKaig, Hemingway, 1988; Lotz, 1993; Zhang, Thuong, Min et al, 2006; Taylor, Gartner, Morrell, 2002; Ведерников, Бухарина, Загребин и др., 2020).

Экстрактивные соединения в древесине растений признаны наиболее важными элементами, определяющими устойчивость древесины к патогенам (Scheffer, Cowling, 1966; Hillis, 1987; Kawamura, Ohara, 2005; Kim, Singh, Wong et al, 2006; Ведерников, 2021б). При удалении этих веществ из древесины она становится восприимчивой к поражению насекомыми и патогенными грибами (Scheffer, Cowling 1966; Smith, Campbell, Walkeradel, 1989). В то же время, если обработать древесину, склонную к гниению, комплексом веществ, состоящих из экстрактивных соединений, то можно снизить ее восприимчивость к грибным деструкторам (Kamden, 1994; Onuorah, 2001).

Для каждого вида растения количество и качество экстрактивных веществ индивидуально (Hillis, 1987). Некоторые виды древесных растений могут содержать в своем составе небольшое количество малотоксичных экстрактивных соединений, которые при совместном воздействии, проявляют более высокую токсичность по отношению к патогенной микрофлоре (Schultz, Nicholas, 2000). Для представителей такого рода, как *Larix* и *Pinus* в процессе жизнедеятельности характерно более активное производство экстрактивных соединений в сравнении с другими видами хвойных из семейства *Pinaceae*. Однако, по всей видимости, данные соединения практически не защищают древесину от фитопатогенных орга-

низмов (Srinivasan, Unc, Tayloretal, 1999). При воздействии патогенных организмов, состав и количество экстрактивных веществ у представителей рода *Larix* и *Pinus*, на различных стадиях поражения может меняться (Исаев, Гирс, 1975; Полякова, Стасова, Пашенова, 2011). В связи с тем, что экстрактивные вещества различны по своей химической природе, следовательно, и защитные свойства этих веществ различны.

Далее приведены результаты дисперсионного анализа по содержанию экстрактивных веществ в древесине ели сибирской. Данные множественного сравнения LSD-теста приведены в приложении (приложения М, Н, П, Р).

Результаты дисперсионного анализа выявили, что значимыми факторами, влияющими на общее содержание экстрактивных веществ в древесине, являются природные зоны, жизненное состояние растений и взаимодействие таких факторов, как природные зоны и лесничества (таблица 6.5).

Таблица 6.5. Результаты дисперсионного анализа по общему содержанию экстрактивных веществ в древесине ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1*	1	643,61	143	27,59	23,32	<0,05
2	2	12,06	143	27,59	0,44	0,65
3	2	142,03	143	27,59	5,15	<0,05
взаимодействие 1,2	2	515,32	143	27,59	18,68	<0,05
взаимодействие 1,3	2	79,23	143	27,59	2,87	0,06
взаимодействие 2,3	4	64,93	143	27,59	2,35	0,06
взаимодействие 1,2,3	4	25,03	143	27,59	0,91	0,46

Примечание: * 1 – природные зоны, 2 – лесничества, 3 – жизненное состояние растений

У ели сибирской, произрастающей в подтаежной зоне, общее количество неструктурных компонентов в исследуемых образцах, практически в 2 раза превышают показатели этих соединений в образцах ели сибирской, произрастающей в фитоценозах таежной зоны (рисунок 6.7). Значимым фактором, влияющим на содержание экстрактивных веществ, является жизненное состояние растений (рисунок 6.8).

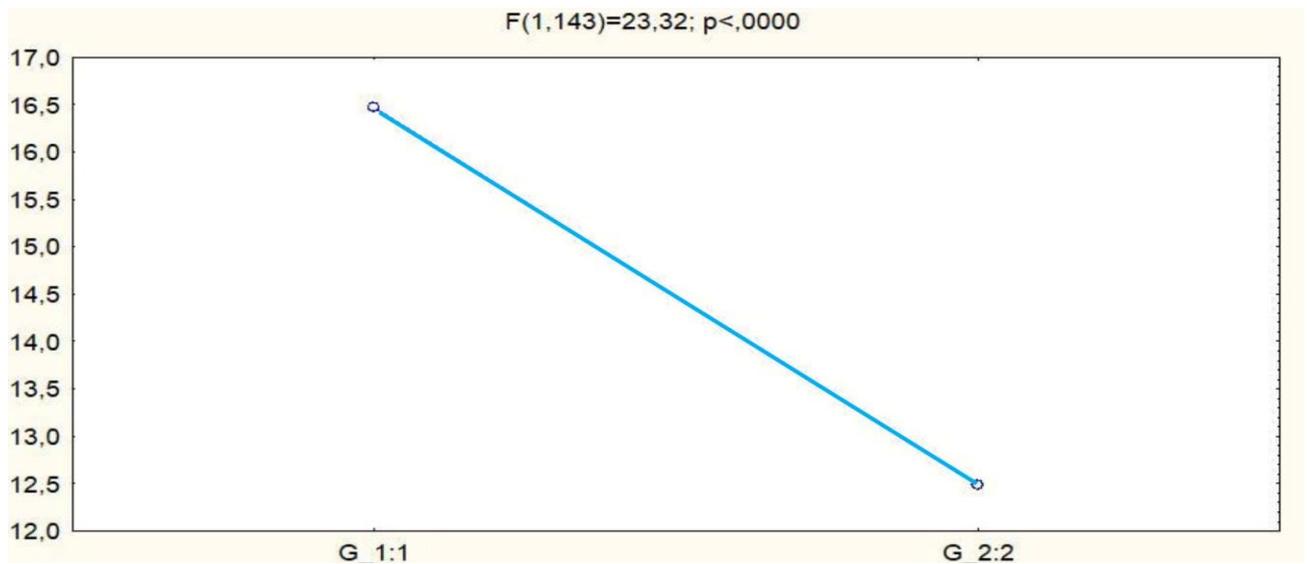


Рисунок 6.7. Общее содержание экстрактивных веществ в древесине особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), произрастающих в различных природных зонах Удмуртской Республики, % от а.с.с. (G_1:1 – подтаежная зона, G_2:2 – таежная зона)

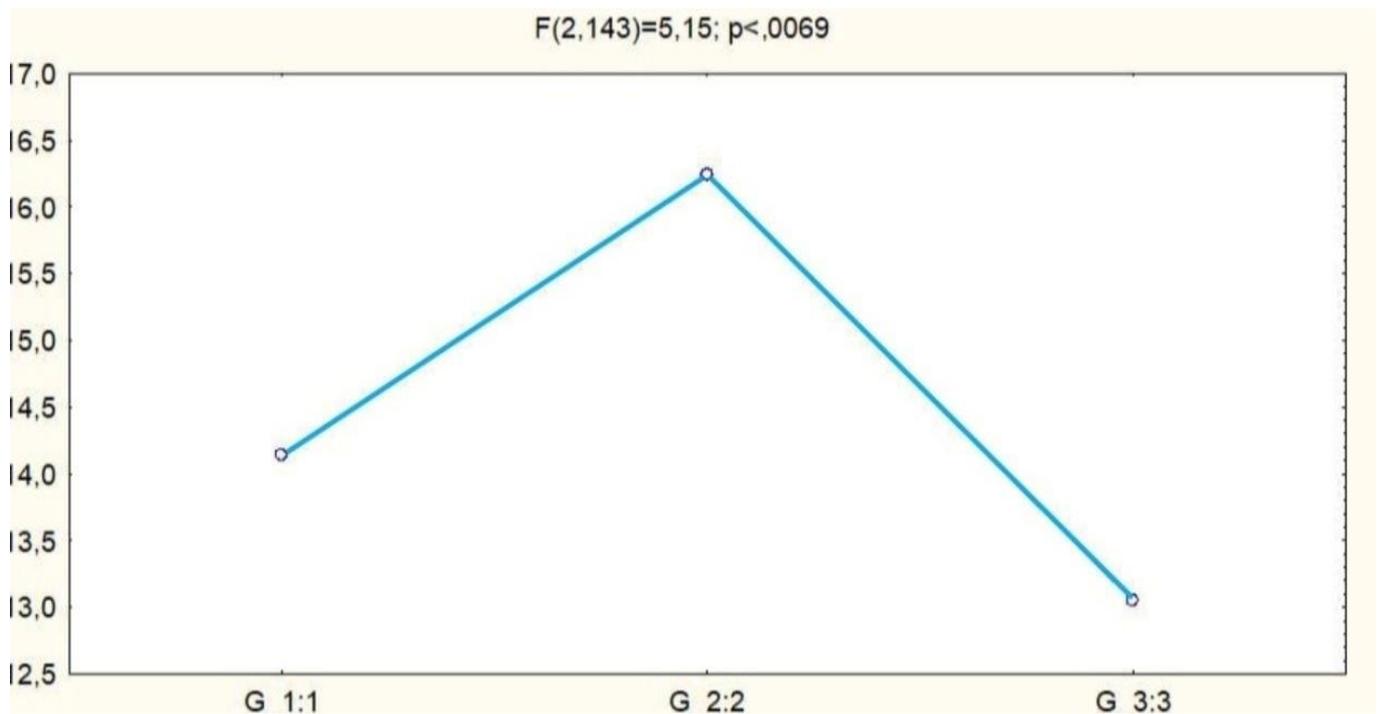


Рисунок 6.8. Общее содержание экстрактивных веществ в древесине особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в зависимости от жизненного состояния, % от а.с.с. (G_1:1 – хорошее жизненное состояние, G_2:2 – удовлетворительное жизненное состояние, G_3:3 – неудовлетворительное жизненное состояние)

Наиболее низкие показатели экстрактивных веществ наблюдаются у растений неудовлетворительного жизненного состояния. Высокое содержание экстрактивных веществ отмечается у особей удовлетворительного состояния (растения, испытывающие нагрузку), в сравнении с особями хорошего и неудовлетворительного жизненного состояния.

На содержание водорастворимых веществ в древесине оказывают значимое влияние такие факторы, как природные зоны, состояние и взаимодействие этих факторов (таблица 6.6).

Таблица 6.6. Результаты дисперсионного анализа по содержанию водорастворимых экстрактивных веществ в древесине ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1*	1	1890,85	143	15,56	121,52	<0,05
2	2	80,37	143	15,56	5,17	<0,05
3	2	30,65	143	15,56	1,97	0,14
взаимодействие 1,2	2	187,80	143	15,56	12,07	<0,05
взаимодействие 1,3	2	25,65	143	15,56	1,65	0,20
взаимодействие 2,3	4	25,67	143	15,56	1,65	0,17
взаимодействие 1,2,3	4	5,26	143	15,56	0,34	0,85

Примечание: * 1 – природные зоны, 2 – лесничества, 3 – жизненное состояние растений

У особей ели сибирской, произрастающих в таежной зоне (южно-таежный район) УР, содержание водорастворимых экстрактивных веществ гораздо меньше, чем у особей ели, произрастающих в подтаежной зоне (район хвойно-широколиственных лесов). Именно в подтаежной зоне (район хвойно-широколиственных лесов) наблюдается наиболее неблагоприятное санитарное состояние. Высокое содержание водорастворимых экстрактивных веществ в древесине исследуемых ели сибирской связано с этим фактом. Содержание водорастворимых экстрактивных веществ в древесине особей ели сибирской, произрастающих в различных районах исследования представлено на рисунке 6.9.

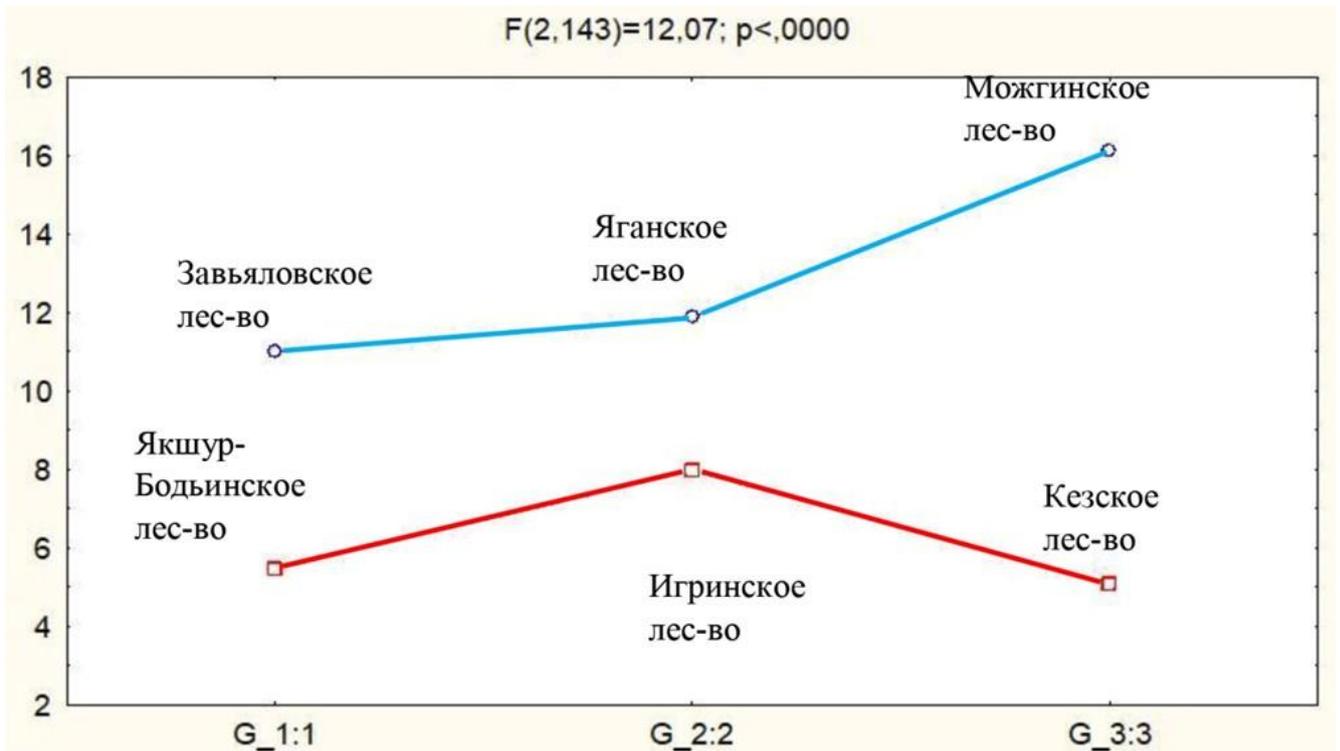


Рисунок 6.9. Содержание водорастворимых экстрактивных веществ в древесине особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), произрастающих в различных районах исследования, % от а.с.с.

К экстрактивным веществам, растворимым в воде, относятся поли- и моносахариды, пектиновые вещества, камеди, белковые соединения, красители, циклические спирты и полифенолы. Из всей группы водорастворимых соединений полифенольные соединения (танины) обладают защитными свойствами, особенно при поражении фитофагами (Фуксман, Новицкая, Исидоров, 2005; Schofield, Nagerman, Harold, 1998).

По результатам статистической обработки данных (многофакторный дисперсионный анализ) по содержанию танинов в древесине выявлено, что значимыми факторами являются условия произрастания (природные зоны, лесничества), санитарное состояние растений. Также выявлено взаимодействие таких факторов как условия произрастания и санитарное состояние исследуемых растений. Данные представлены в таблица 6.7.

Таблица 6.7. Результаты дисперсионного анализа по содержанию танинов в древесине ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1*	1	874,87	143	3,65	239,90	<0,05
2	2	24,11	143	3,65	6,61	<0,05
3	2	20,00	143	3,65	5,48	<0,05
взаимодействие 1,2	2	29,41	143	3,65	8,06	<0,05
взаимодействие 1,3	2	28,71	143	3,65	7,87	<0,05
взаимодействие 2,3	4	8,76	143	3,65	2,40	0,05
взаимодействие 1,2,3	4	6,49	143	3,65	1,78	0,14

Примечание: * 1 – природные зоны, 2 – лесничества, 3 – жизненное состояние растений

Повышенное содержание танинов наблюдается у особей ели сибирской, произрастающих в фитоценозах подтаежной зоны, в отличие от растений, произрастающих в таежной зоне. Наиболее высокое содержание танинов в древесине наблюдается у особей, произрастающих в Можгинском лесничестве (рисунок 6.10). Графическое изображение взаимодействия факторов условий произрастания и жизненного состояния растений на содержание танинов представлено на рисунке 6.11.

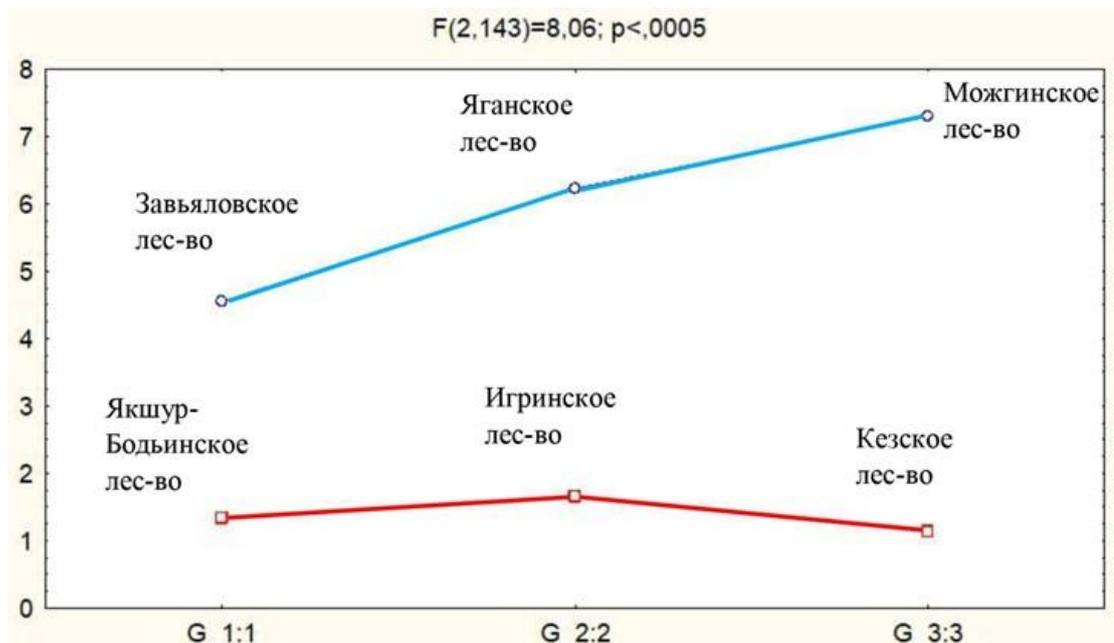


Рисунок 6.10. Содержание танинов в древесине особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), произрастающих в исследуемых фитоценозах, % от а.с.с.

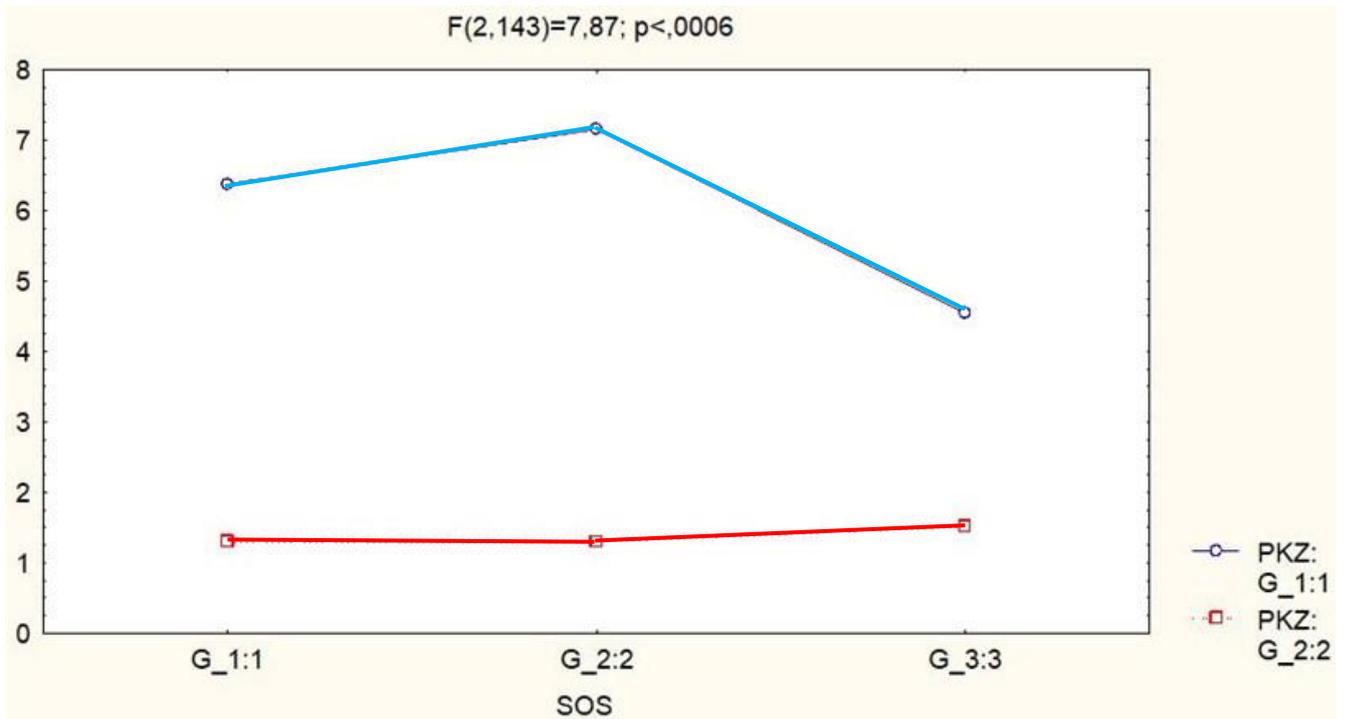


Рисунок 6.11. Содержание танинов в древесине особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) различного жизненного состояния при взаимодействии факторов, % от а.с.с. (PKZG_1:1 – подтаежная зона, G_2:2 – таежная зона, SOSG_1:1 – хорошее жизненное состояние, G_2:2 – удовлетворительное жизненное состояние, G_3:3 – неудовлетворительное жизненное состояние)

В таежной зоне не обнаружены статистически значимые различия по содержанию полифенольных соединений у растений, имеющих различия в жизненном состоянии. Тогда как в подтаежной зоне количество полифенольных соединений значительно ниже у растений неудовлетворительного жизненного состояния в сравнении с особями хорошего и удовлетворительного жизненного состояния. Хотя у растений удовлетворительного жизненного состояния наблюдаются более высокое содержание танинов, чем у особей хорошего жизненного состояния, однако статистически значимых различий не выявлено.

Высокими защитными свойствами в древесине хвойных пород обладают смолистые вещества (Campbell, Walker, 1989). В то же время, по имеющимся данным, монотерпеновые соединения, входящие в состав смолистых соединений, могут выступать в качестве веществ, привлекающих короедов. В зависимости от концентрации и состава смолистых соединений они могут выполнять роль аттрак-

тантов, репеллентов или токсикантов. Химические вещества, образующие живицу, имеют различную структуру и разделяются на две основные группы: летучие фракции (эфирные масла) и нелетучие соединения, включающие жирные и смоляные кислоты (Исаев, Гирс, 1975).

Количественное содержание смолистых соединений в исследуемых образцах зависит от таких факторов, как условия произрастания (природные зоны), жизненное состояние растений, а также взаимовлияние данных факторов (природные зоны и лесничества) (таблица 6.8).

Таблица 6.8. Результаты дисперсионного анализа по содержанию смолистых экстрактивных веществ в древесине ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1*	1	310,86	143	10,46	29,72	<0,05
2	2	20,95	143	10,46	2,00	0,14
3	2	55,15	143	10,46	5,27	<0,05
взаимодействие 1,2	2	95,10	143	10,46	9,09	<0,05
взаимодействие 1,3	2	34,17	143	10,46	3,27	<0,05
взаимодействие 2,3	4	30,15	143	10,46	2,88	<0,05
взаимодействие 1,2,3	4	12,78	143	10,46	1,22	0,30

Примечание: * 1 – природные зоны, 2 – лесничества, 3 – жизненное состояние растений

В таежной зоне содержание смолистых веществ больше, чем у особей, произрастающих на юге. Это может быть связано с отсутствием дендрофагов и наличием грибных патогенов. Смолистые соединения более эффективны против микодеструкторов (рисунок 6.12).

Санитарное состояние, как и условия произрастания (природные зоны), оказывает статистически значимое влияние на содержание смолистых веществ в древесине исследуемых растений. У особей ели сибирской, испытывающие нагрузку (повреждения ствола), количество смолистых соединений в древесине увеличивается в сравнении с растениями здоровыми (не испытывающие нагрузку – хорошее жизненное состояние) и усыхающими (поврежденные короедами – неудовлетворительное состояние).

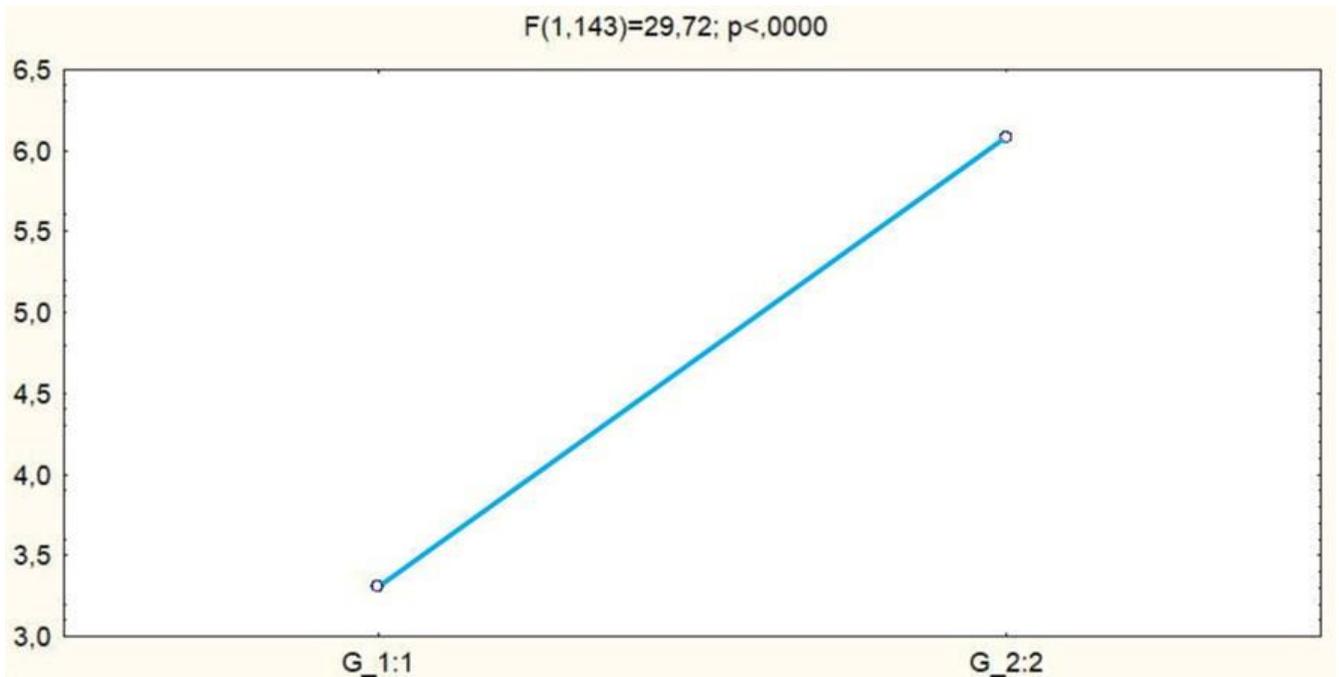


Рисунок 6.12. Результаты дисперсионного анализа по смолистым веществам в древесине ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), % от а.с.с. (G_1:1 – подтаежная зона, G_2:2 – таежная зона)

На рисунке 6.13 представлены результаты дисперсионного анализа по содержанию смолистых веществ в древесине ели сибирской в зависимости от жизненного состояния растений.

Степень концентрации смолы в древесине у исследуемых особей неодинакова и зависит от их жизненного состояния, а также от условий произрастания (природные зоны УР). Так, например, особи ели сибирской, подвергшиеся стрессовым факторам (особи удовлетворительного жизненного состояния), демонстрируют повышенное содержание смолистых веществ, что является защитной реакцией организма. В то же время, особи хорошего и удовлетворительного жизненного состояния. Растения неудовлетворительного состояния не способны генерировать смолы, а растения хорошего состояния направляют свои ресурсы на иной компонентный состав экстрактивных соединений (рисунок 6.14).

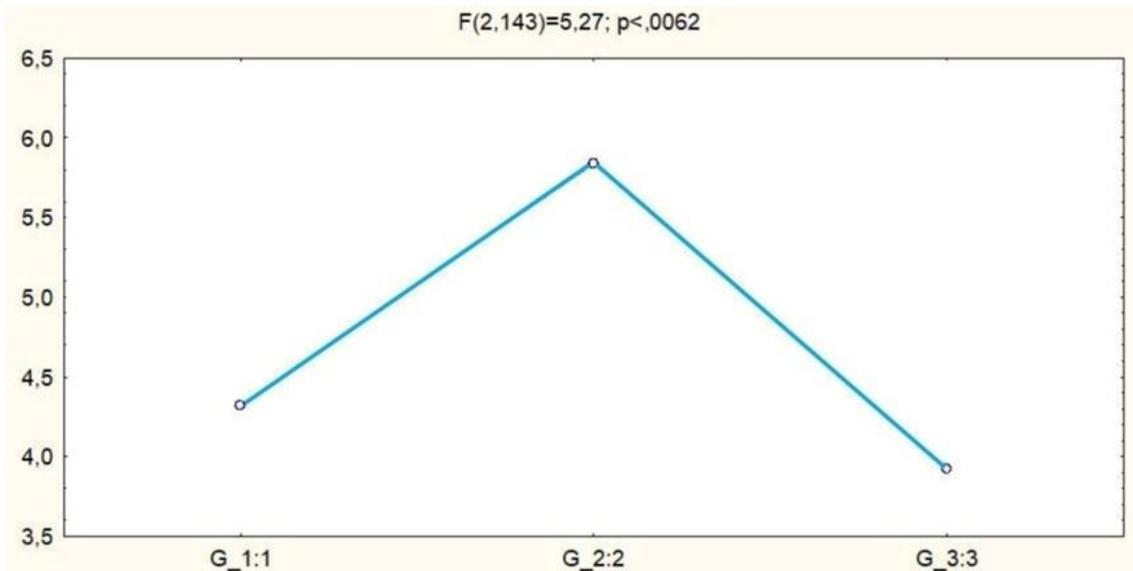


Рисунок 6.13. Результаты дисперсионного анализа по количеству смолы древесине особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в зависимости от жизненного состояния, % от а.с.с. (G_1:1 – хорошее жизненное состояние, G_2:2 – удовлетворительное жизненное состояние, G_3:3 – неудовлетворительное жизненное состояние)

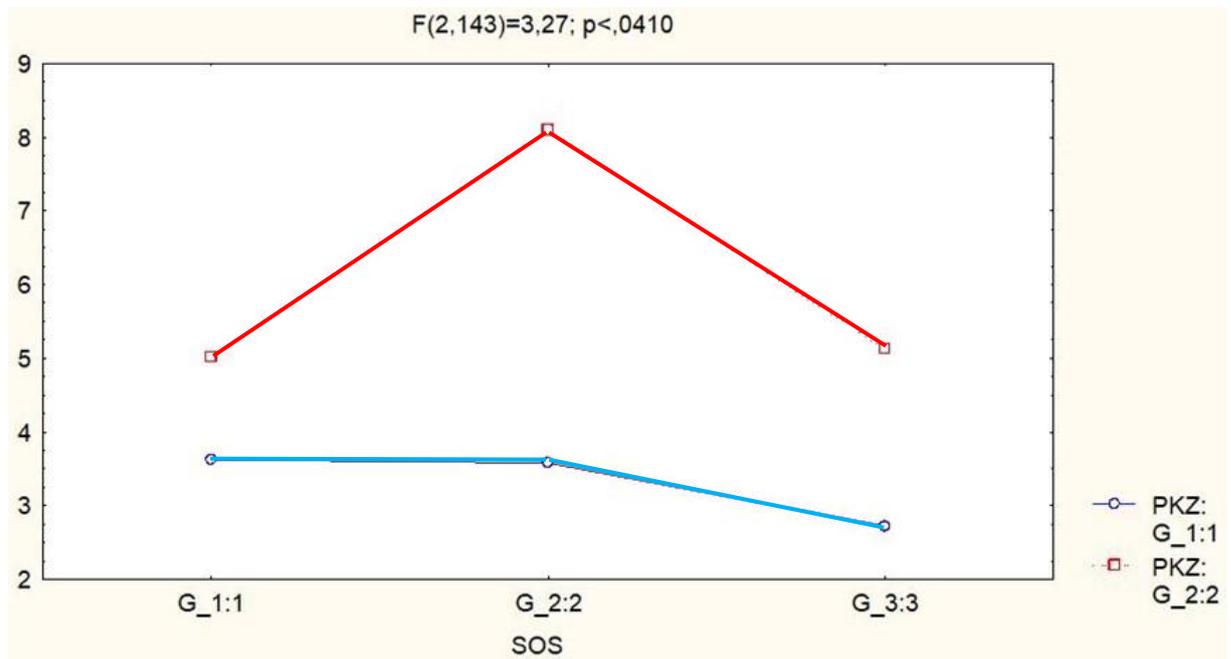


Рисунок 6.14. Результаты дисперсионного анализа по количеству смолы в древесине особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) различного состояния и в разных природных зонах, % от а.с.с. (PKZG_1:1 – подтаежная зона, G_2:2 – таежная зона, SOSG_1:1 – хорошее жизненное состояние, G_2:2 – удовлетворительное жизненное состояние, G_3:3 – неудовлетворительное жизненное состояние)

Статистически значимые отличия по содержанию смолы, в сравнении с другими исследуемыми участками, наблюдаются у растений, произрастающих в Якшур-Бодьинском лесничестве. Меньше всего смолистых веществ выявлено у особей ели сибирской, произрастающих в Завьяловском лесничестве (подтаежная зона) (рисунок 6.15).

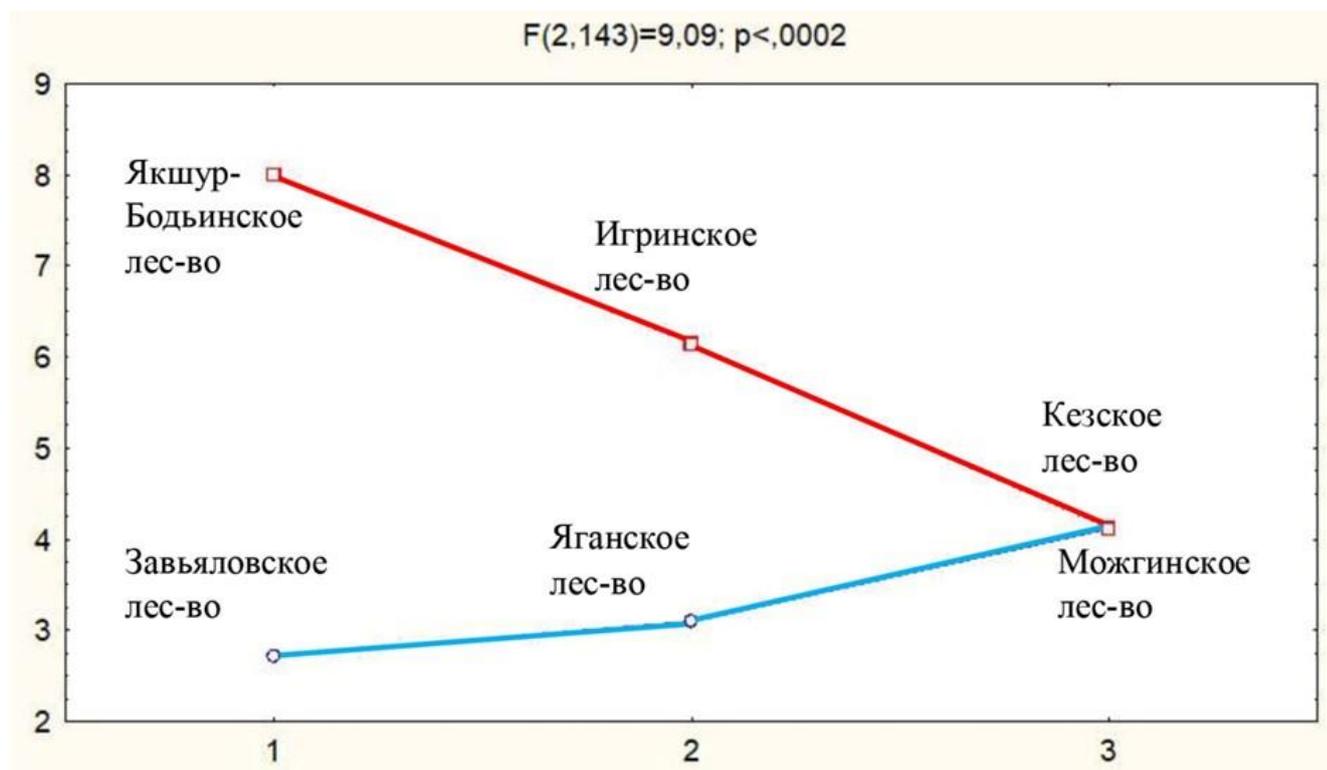


Рисунок 6.15. Содержание смолистых экстрактивных веществ в древесине особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), произрастающих в различных природных зонах, % от а.с.с.

Наиболее высокие показатели содержания смолистых экстрактивных веществ в древесине особей ели сибирской наблюдаются у особей, произрастающих в Якшур-Бодьинском лесничестве, особенно у особей удовлетворительного состояния на третьей пробной площади (таблица 6.9). Именно на данном участке в процессе полевых исследований выявлен очаг развития дендрофагов. Растения, подвергшиеся нападению короедов, обильно выделяли смолу в местах вгрызания насекомых, тип поражения – комлевой.

Таблица 6.9. Содержание смолы в древесине ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), произрастающих в таежной зоне, % от а.с.с.

Природные зоны (Фактор А)	Лесничество (Фактор В)	№ ПП	Смолосодержащие вещества		
			Жизненное состояние особей (Фактор С)		
			хор.	удов.	неудов.
Таежная зона	Якшур-Бодьинское	1	4,96	8,82	6,27
		2	4,73	5,55	10,90
		3	5,23	19,95	5,49
	Игринское	1	4,44	5,37	3,79
		2	4,24	2,94	2,64
		3	11,59	5,83	4,41
	Кезское	1	1,79	3,05	3,61
		2	2,54	4,52	4,15
		3	5,63	6,82	4,86
НСР _{0,5(ABC)}			1,06		

Примечание: ПП – пробная площадь; хор. – хорошее жизненное состояние; удов. – удовлетворительное жизненное состояние; неудов. – неудовлетворительное жизненное состояние; а.с.с. – абсолютно сухое состояние.

Таким образом, по результатам исследования выявлено, что значимыми факторами, влияющими на содержание экстрактивных веществ, являются условия произрастания и жизненное состояние растений.

Выявлено, что у растений, произрастающих в подтаежной зоне, общее содержание экстрактивных веществ выше, чем у особей, произрастающих в таежной зоне. Они обладают увеличенным общим количеством этих соединений и высоким содержанием полифенольных веществ (танинов), в отличие от особей ели, произрастающих в таежной зоне. Между тем, у ели сибирской на севере региона, количество смолы в тканях на 40% выше, чем у хвойных, произрастающих в южной части УР.

Отличия по экстрактивным веществам могут быть объяснены разным санитарным состоянием фитоценозов различных природных зон УР. По результатам натурных обследований наиболее неблагоприятное санитарное состояние наблюдается в подтаежной зоне. Исследуемые фитоценозы подтаежной зоны отличаются по морфологии и санитарному состоянию от исследуемых участков таежной зоны УР. Данные еловые фитоценозы деградировали в результате жизнедеятельности короедов. Однако тотальной гибели растений не произошло и на данных

пробных площадях встречаются особи ели хорошего и удовлетворительного жизненного состояния. Следовательно, данные растения, в период активного усыхания основной части особей, смогли противостоять короедом путем изменения состава экстрактивных веществ.

Корреляционный анализ выявил существенную тесноту связи между санитарным состоянием фитоценозов и содержанием танинов в древесине особей ели. С ухудшением санитарного состояния происходит увеличение количества танинов в древесине. Увеличение коэффициента санитарного состояния (чем выше коэффициент, тем хуже санитарное состояние) находится в прямой положительной зависимости с содержанием танинов в древесине, коэффициент корреляции Спирмена значимый ($r=0,62$, $n=54$ $P=6,78E-07$).

По проведенным ранее исследованиям существует механизм привлечения короедов. Привлекательность одних растений и игнорирование других, связана с восприятием насекомыми ряда веществ. По литературным данным такими веществами являются α -пинен, β -пинен, лимонен, частично камфенон, входящие в состав летучей фракции смолы хвойных растений, в т.ч. и ели сибирской. Эти вещества начинают обильно выделяться при механических повреждениях тканей растения. Считается, что концентрация этих веществ должна находиться в диапазоне 0,05-1 %, чтобы быть привлекательными для короедов (Rudinsky, Novak, Švihra, 1970; Исаев, Гирс, 1975). Из этого следует, что насекомые способны улавливать не только определенные вещества, выделяемые растениями, но и их количество.

Однако нами выявлено, что на ППЗ в Якшур-Бодьинском лесничестве отмечены особи, пораженные короедом, с обильным смолотечением по всему стволу. Результаты экофизиологических исследований древесины данных деревьев выявили высокую концентрацию смолистых экстрактивных веществ у особей ели сибирской данной пробной площади при их поражении насекомыми.

Следовательно, можно предположить, что растения при «вгрызании» короедом выделяют смолу, закрывая поврежденные ткани. Между тем легкие фракции смолы (лимонен) сигнализируют дендрофагам о нарушении целостности поверх-

ностных тканей деревьев. Это явление провоцирует массовое заселение короедами поврежденного объекта.

Но кроме обоняния короеды обладают иными коммуникационными свойствами (восприятие цвета, формы, электромагнитные излучения, тепло и др.) (Исхаев, Гирс, 1975). Из этого следует, что реакция насекомых заселять одни особи и игнорировать другие, скорее всего, обусловлена совместным действием различных раздражителей.

Несмотря на предыдущие работы, данные, полученные по результатам наших исследований, выявляют особенности некоторых особей ели сибирской к изменению состава экстрактивных веществ в древесине в меняющихся условиях окружающей среды.

Хотя, выявленные нами различия в составе экстрактивных веществ может быть связаны с экофизиологическими формами растений. Так, для ели выделяют различные морфологические формы, как по типу ветвления, так и по типу строения коры (Мамаев, 1983; Булыгин, Ярмишко, 2001), следовательно, возможны и иные формы растений, связанные с внутренними механизмами.

Однако результаты дисперсионного анализа выявили, что содержание экстрактивных веществ изменяется в зависимости от жизненного состояния растений. При этом наибольшее содержание экстрактивных веществ наблюдается у растений, испытывающих угнетение (удовлетворительное жизненное состояние).

Для подтверждения или опровержения данной теории нами проведен дополнительный опыт по экстрагированию древесины ели сибирской различного жизненного состояния. В качестве растворителей использовались ацетон, гексан и этилацетат. Экстракт, извлеченный этилацетатом, содержал преимущественно смолоподобные соединения, тогда как экстракт, извлеченный гексаном – преимущественно фенольные соединения. Исследования проводили на примере особей ели сибирской различного жизненного состояния, произрастающих в подтаежной зоне. В связи со сложностью и длительностью проведения анализов отбор деревьев нами был проведен на примере одной пробной площади (ПП 1) в Яганском лесничестве. Данная пробная площадь была отобрана в связи с тем, что на

ней наблюдается наибольшее количество погибших растений и на протяжении нескольких лет новых фактов гибели ели в данном насаждении не наблюдалось (таблица 6.10).

Таблица 6.10. Выход экстрактивных веществ из древесины ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

Объект исследования	Выход этилацетатного экстракта (I), % от а.с.с.	Выход гексанового экстракта (II), % от а.с.с.	Выход фенольных соединений, % от веса экстракта I	Выход смолистых веществ, % от веса экстракта II
жизненное состояние растений				
Ель (хорошее состояние)	1,98	1,47	25,8	74,2
Ель (удовлетворительное состояние)	0,85	0,56	34,1	65,9
Ель (неудовлетворительное состояние)	0,96	0,36	37,5	62,5

Табличные данные отражают изначальный высокий иммунный потенциал здоровых растений. В целом, по компонентному составу, у ели сибирской содержание смолы и веществ данной группы превалирует над фенольной группой. Однако следует отметить, что у поврежденных дендрофагами растений, доля фенольных соединений увеличивается, а содержание смолы уменьшается.

Увеличение водорастворимых экстрактивных веществ, а именно танинов связано с высокими окислительными свойствами этих соединений (Бухарина, Кузьмин, 2013; Бухарина, Кузьмин, Кузьмина, 2015; Top, Preston, Dukes et al, 2017; Загребин, Ведерников, 2021в). По научным данным, полифенольные соединения обладают более высокими защитными свойствами в сравнении со смолистыми веществами (Hillis 1987; Kleist, Schmitt, 1999).

С ухудшением состояния растения начинают интенсивно выделять экстрактивные вещества в защитных целях. При этом в процессе выделения биологически активных веществ древесины, может происходить изменение состава экстрактивных веществ между водорастворимыми и смолистыми соединениями. В условиях поражения ели сибирской короедами происходит увеличение водорастворимых экстрактивных веществ (танинов).

В древесине хвойных растений (особенно в коре) доминируют негидролизир-уемые (конденсированные) танины, отвечающие за поддержание иммунных ме-ханизмов. Полифенольные соединения (танины) осуществляют окислительно-восстановительные реакции в организме. Эти реакции подавляют патогенные микроорганизмы в растительном организме и защищают растение от животных (в т.ч. насекомыми и высшими травоядными млекопитающими). Танины аккумули-руются в вакуолях клетки, а со временем начинают абсорбироваться на ее стен-ках. Отмечается, что танины формируются в паренхиме, окружающей проводя-щую систему листа, откуда перераспределяется по всему растительному организ-му (Кретович, 1981; Cohen, Kennedey, 2010; Карпук, 2011).

Следовательно, из всего комплекса вторичных метаболитов, при поражении короедами, происходит увеличение танинов в тканях растения, как наиболее эф-фективного способа защиты.

6.3 Структурные компоненты древесины ели сибирской

Древесина ели сибирской относится к безъядровым (спелодревесным). На срезах древесины ели граница между заболонью и ядром заметна слабо. С возрас-том площадь сечения ствола, занятая заболонью, уменьшается. Древесина хвой-ных видов (кроме пихты, тиса и можжевельника), в т.ч. и ели сибирской, прони-зана смоляными ходами, представляющими собой наполненные смолой каналы, пронизывающие древесину, как в вертикальном, так и горизонтальном направле-нии. Более крупные смоляные каналы располагаются в вертикальном направле-нии, а более мелкие каналы – горизонтально. Доля смоляных ходов в древесине ели составляет не более 0,2% общего объема древесины. Основу древесины ели составляет клеточная стенка, состоящая вначале образования из целлюлозы и ге-мицеллюлоз. Со стороны полости клетки на первичную оболочку слоями откла-дываются целлюлозные микрофибриллы. Упрочнение клеточных оболочек про-исходит вследствие их одревеснения, благодаря образованию лигнина. Лигнин – это углеродный ароматический полимер природного происхождения, отвечающий

за усиление механических свойств клеточной стенки (Комаров, Монаков, 2003; Уголев, 2004; Уголев, 2007; Леонтьев, 2011).

Полисахаридные компоненты (целлюлоза и гемицеллюлоза) и ароматический полимер лигнин формируют уникальное вещество планеты – древесину. Она характерна лишь для ряда растительных организмов и формируется в результате сложных биологических процессов, под воздействием природных факторов и видовой специфики. В целом древесина представляет собой сложный лигноуглеводный полимер, строение и свойства которого определяют поведение растительных полимеров при различных воздействиях (Боголицын, Лунин, 2010; Vanholme, Demedts, Morreeledal, 2010).

Полисахаридные компоненты (целлюлоза и гемицеллюлоза) и ароматический полифункциональный полимер (лигнин), скрепляются между собой пектатами кальция и магния в единую полимерную структуру (Боголицын, Лунин, 2010).

Лигнин относится к ароматической части древесного вещества. С аналитической точки зрения лигнин рассматривают как ту часть древесины, которая получается в виде нерастворимого «негидролизуемого» остатка после удаления экстрактивных веществ и полного гидролиза полисахаридов концентрированной минеральной кислотой (как правило, используется 72% HCl). Массовая доля лигнина в древесине хвойных пород составляет в среднем 27-30%, а в древесине лиственных – 18-24%. В отличие от полисахаридного комплекса лигнин состоит из сочетания ароматических полимеров родственного строения (Карманов, 1999; Карманов, Монаков, 2003; Антонов, Баженов, Вараскина и др., 2006), играющий важную роль при формировании плодородия почвы (Труфанова, Селянина, Афанасьев, 2007).

Для определения структурных компонентов древесины ели сибирской экофизиологический анализ проводился путем исследования содержания лигнина и полисахаридов в древесине у растений различного состояния.

Содержание лигнина в древесине ели зависит от влияния природных зон и взаимовлияния таких факторов, как природные зоны и лесничества (таблица 6.11) (приложение С).

Таблица 6.11. Результаты дисперсионного анализа по содержанию лигнина в древесине ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1*	1	7002,18	143	55,85	125,36	<0,05
2	2	138,99	143	55,85	2,49	0,09
3	2	139,39	143	55,85	2,50	0,09
взаимодействие 1,2	2	225,15	143	55,85	4,03	<0,05
взаимодействие 1,3	2	85,98	143	55,85	1,54	0,22
взаимодействие 2,3	4	51,83	143	55,85	0,93	0,45
взаимодействие 1,2,3	4	18,78	143	55,85	0,34	0,85

Примечание: * 1 – природные зоны, 2 – лесничества, 3 – жизненное состояние растений

Выявлено достоверно высокое содержание лигнина в древесине у исследуемых особей ели сибирской, произрастающих в таежной зоне, в сравнении с особями из подтаежной зоны. Это явление, вероятно, обусловлено адаптивными механизмами растений к факторам окружающей среды. Повышенная концентрация лигнина придает клеточным стенкам древесины дополнительную прочность и устойчивость к механическим нагрузкам. Кроме того, лигнин играет значимую роль в механизмах защиты от патогенов, формируя более плотную клеточную стенку, препятствуя проникновению гиф патогенных грибов (рисунок 6.17).

У особей ели сибирской, произрастающих в подтаежной зоне лигнина в древесине меньше, чем у растений из таежной зоны. Наиболее низкое содержание лигнина отмечают у особей ели сибирской, произрастающих в Можгинском лесничестве. Однако достоверных отличий в сравнении с особями из Завьяловского и Яганского лесничеств не выявлено. В подтаежной зоне в фитоценозах Игринского лесничества содержание лигнина меньше, чем в иных исследованных фитоценозах. Статистически значимых различий по концентрации лигнина у растений, произрастающих в Якшур-Бодьинском и Кезском лесничествах не выявлено. Это свидетельствует, что содержание лигнина в большей степени зависит от генетической предрасположенности, чем от экологических факторов.

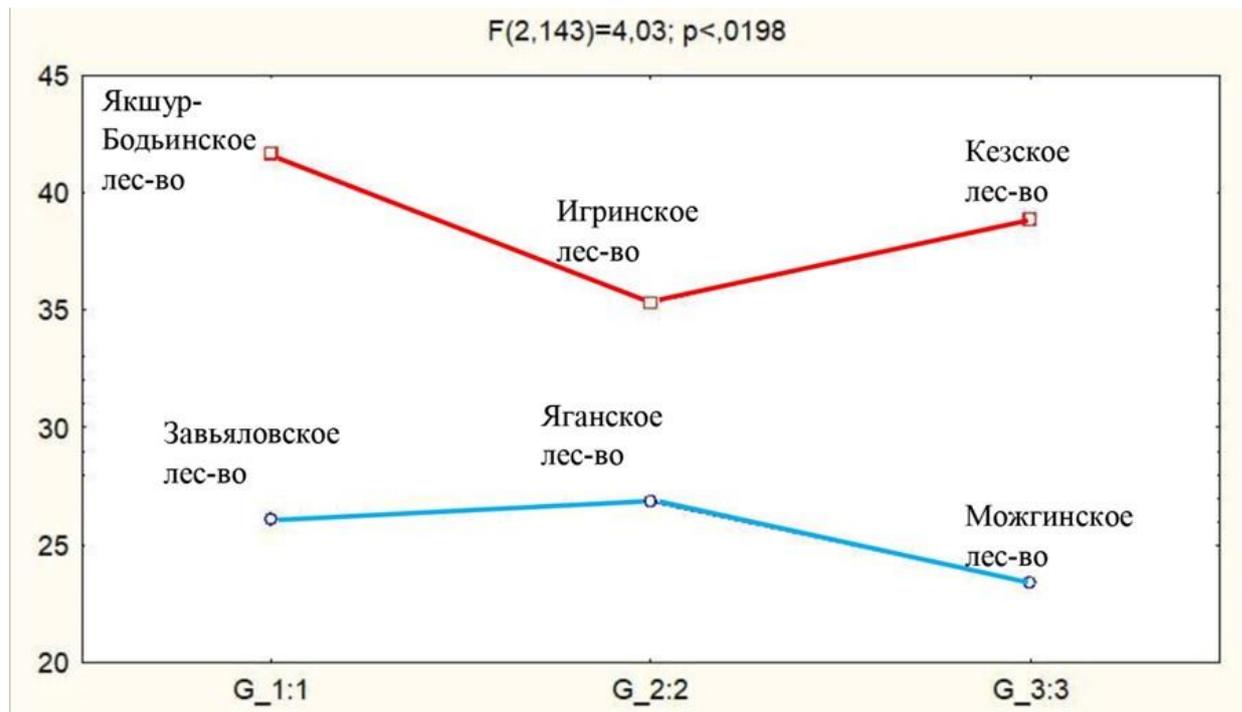


Рисунок 6.17. Содержание лигнина в древесине особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), % от а.с.с.

По данным ученых скандинавских стран, изучавших содержание лигнина в древесине разных видов древесных растений, в различных условиях произрастания, не выявили различий по содержанию лигнина в древесине в зависимости от места произрастания и доступности азота в почве (Long, Sundqvist, Gundale, 2016).

На объемы и скорость образования целлюлозы в растениях влияет ассимиляционная активность, сила солнечного сияния, доступность элементов питания в первую очередь влаги и другие природные факторы (Оболенская, Ельницкая, Леонович, 1991; Юзбеков, Замолотчиков, Иващенко, 2014). На формирование структурных компонентов клеточной стенки (лигнин и целлюлоза), по всей видимости, влияют видовая специфика, жизненное состояние растения и доступность природных условий.

По данным проведенного дисперсионного анализа выявлено, что значимыми факторами, влияющими на содержание полисахаридов (целлюлозы и гемицеллюлозы), являются природные зоны, состояние растений и взаимодействие факторов (природные зоны, лесничества).). Результаты статистической обработки представлены в таблице 6.12 и в приложении (приложение Т).

Таблица 6.12. Результаты дисперсионного анализа по содержанию полисахаридов в древесине ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

Факторы	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1*	1	3530,61	143	69,79	50,59	<0,05
2	2	12,81	143	69,79	0,18	0,83
3	2	240,92	143	69,79	3,45	<0,05
взаимодействие 1, 2	2	344,37	143	69,79	4,93	<0,05
взаимодействие 1,3	2	11,81	143	69,79	0,17	0,84
взаимодействие 2,3	4	87,40	143	69,79	1,25	0,29
взаимодействие 1,2,3	4	22,31	143	69,79	0,32	0,86

Примечание: * 1 – природные зоны, 2 – лесничества, 3 – жизненное состояние растений

Достоверно высокое содержание полисахаридов в древесине выявлено у особей ели сибирской, произрастающих в подтаежной зоне в сравнении с особями из таежной зоны (рисунок 6.18).

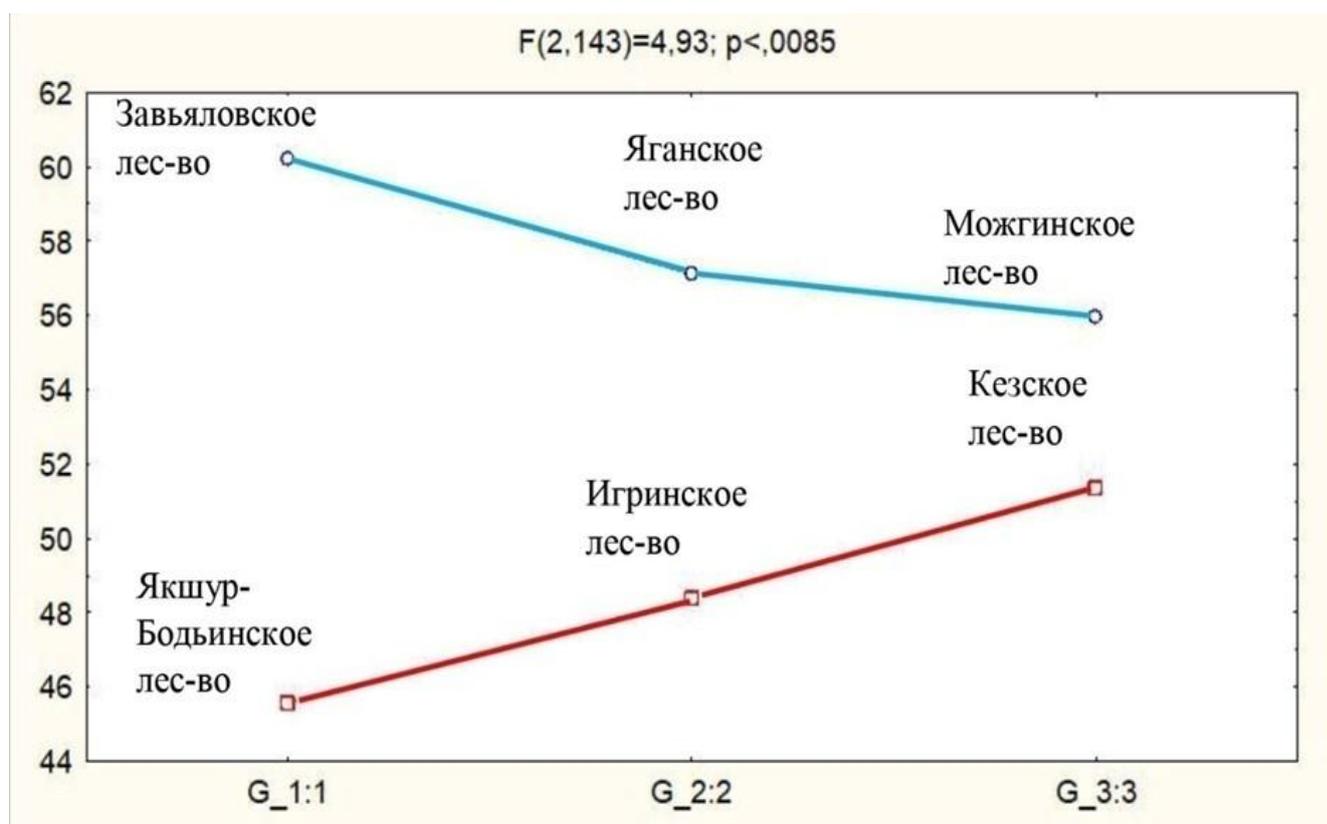


Рисунок 6.18. Содержание полисахаридов в древесине особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), % от а.с.с.

Статистически более высокие показатели полисахаридов выявлены в Завьяловском лесничестве в сравнении с исследуемыми участками других лесничеств подтаежной зоне республики. Более низкие показатели содержания полисахаридов отмечаются у растений Можгинского лесничества, но значимых различий с елью из Яганского лесничества не зафиксировано.

На севере республики количественно низкий полисахаридный комплекс выявлен в Якшур-Бодьинском лесничестве. Однако с продвижением на север республики содержание полисахаридов достоверно увеличивается. У особей ели сибирской, произрастающих в Кезском лесничестве обнаружены высокие показатели структурных компонентов (лигнина и полисахаридов) в сравнении с особями из лесничеств таежной зоны.

По результатам дисперсионного анализа выявлено достоверное влияние жизненного состояния растений на содержание полисахаридов в тканях растений. Результаты дисперсионного анализа полисахаридов представлены на рисунке 6.19.

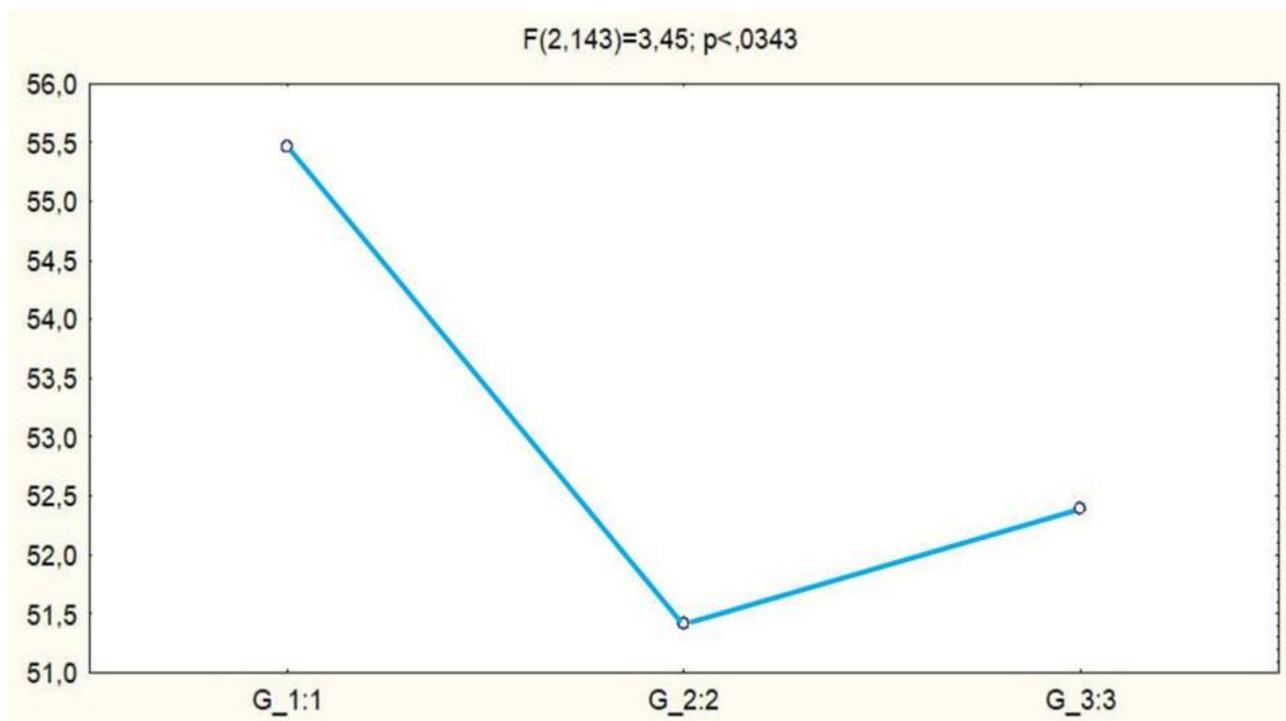


Рисунок 6.19. Содержание полисахаридов в древесине особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в зависимости от жизненного состояния растений, % от а.с.с. (G_1:1 – хорошее жизненное состояние, G_2:2 – удовлетворительное жизненное состояние, G_3:3 – неудовлетворительное жизненное состояние)

Растения удовлетворительного жизненного состояния формируют достоверно меньше полисахаридов, чем растения хорошего и неудовлетворительного состояния. Но больше всего полисахаридов обнаружено у растений хорошего состояния. Данная особенность может быть обусловлена тем, что растительные организмы, испытывающие угнетения, перераспределяют энергетические потоки в пользу поддержания иммунных механизмов организма. Поэтому у растений, подвергнувшихся нападению (растения удовлетворительного жизненного состояния) количество экстрактивных веществ в древесине увеличивается. В то же время у растений, не испытывающих нагрузку, энергия направляется на рост, и поэтому, экстрактивные вещества содержатся в меньшем количестве.

Проведенный корреляционный анализ Спирмена содержания полисахаридов в древесине с общим содержанием экстрактивных веществ ($r = -0,28$, $n = 54$, $P = 0,04$) и водорастворимыми экстрактивными соединениями ($r = 0,10$, $n = 54$, $P = 0,48$) выявил низкий коэффициент корреляции. Это свидетельствует о том, что в древесине ели сибирской взаимосвязь между этими компонентами менее выражена и не имеет четкой тенденции к увеличению или уменьшению одного компонента при изменении другого. Однако корреляционный анализ содержания полисахаридов и смолистых соединений древесины ели сибирской выявил значимую отрицательную корреляцию ($r = -0,64$, $n = 54$, $P = 1,31E-07$). По мере увеличения содержания полисахаридов (целлюлоза, гемицеллюлоза) в древесине ели сибирской смолистые соединения уменьшаются.

Доля участия каждого из исследуемых веществ древесины ели сибирской (полисахариды, лигнин, общее содержание экстрактивных веществ, смолистые соединения, полифенолы, водорастворимые вещества, влажность) в процентном соотношении от их общего количества по районам исследований приведены на рисунке 6.20 (подтаежная зона) и на рисунке 6.21 (таежная зона). В приложении диссертации представлены данные по химической структуре древесины ели сибирской (статистика приведена методом интервальной оценки/описательная статистика) (приложение У).

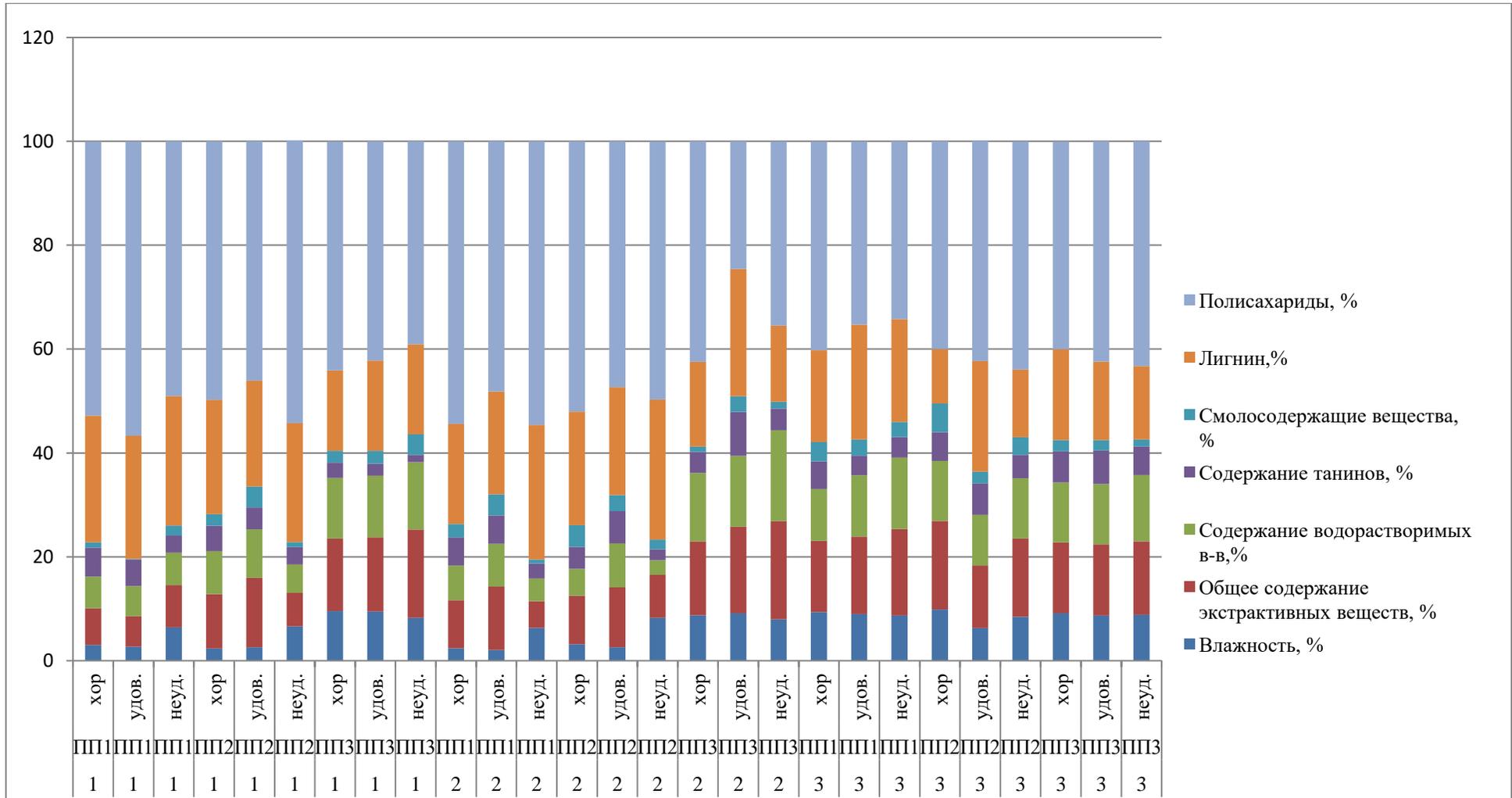


Рисунок 6.20. Процентное соотношение структурных и неструктурных компонентов древесины ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в подтаежной зоне, % от общего состав (1 – Завьяловское лес-во, 2 – Яганское лес-во, Можгинское лес-во; ПП1, 2, 3 – пробные площади; хор., удов., неудов. – жизненное состояние хорошее, удовлетворительное, неудовлетворительное)

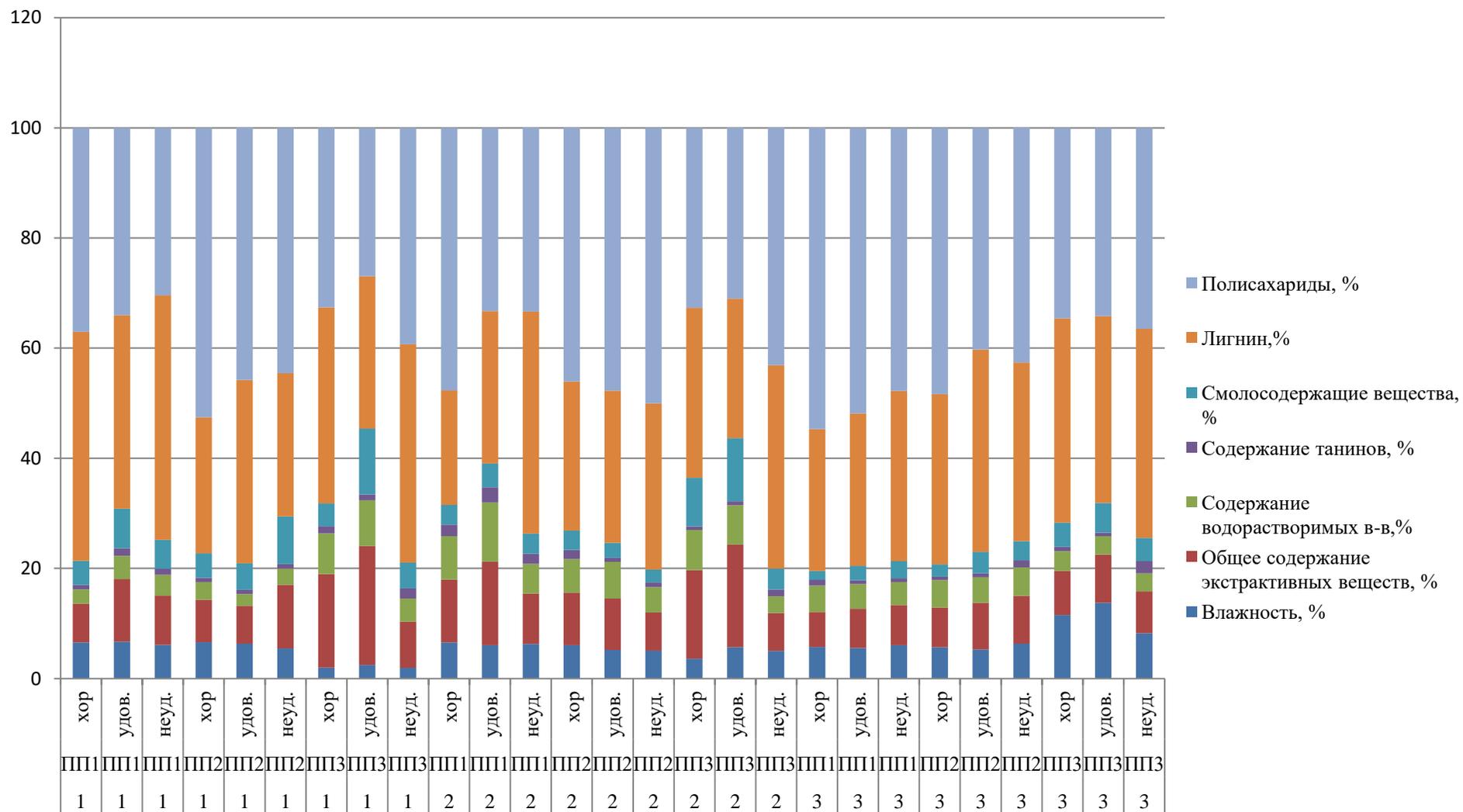


Рисунок 6.21. Процентное соотношение структурных и неструктурных компонентов древесины ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в таежной зоне, % от общего состав (1 – Якшур-Бодьинское лес-во, 2 – Игринское лес-во, Кезское лес-во; ПП1, 2, 3 – пробные площади; хор., удов., неудов. – жизненное состояние хорошее, удовлетворительное, неудовлетворительное)

6.4 Особенности строения древесины ели сибирской в выработке устойчивости к патогенным организмам

Роль древесины для функционирования лесопромышленной деятельности неопределима. Несмотря на активное развитие полимерной промышленности, роль древесины в хозяйственной деятельности человека будет занимать лидирующие позиции, особенно на фоне активного внедрения природоподобных технологий.

Древесина, состоящая в основном из целлюлозы, гемицеллюлозы и как связующего элемента лигнина, которая обеспечивает механическую и проводящую функцию живому дереву и определенную устойчивость к атаке патогенов. Структурные компоненты древесины устойчивы к биоразложению, благодаря частичной кристалличности (целлюлоза) и наличию фенилпропановых звеньев (лигнин). Тем не менее, некоторые организмы развили способность атаковать один или несколько полимеров в клеточной стенке древесины (Scheffer, 1998), как например ксилофаги (Ведерников, Бухарина, Загребин, 2019; Ведерников, 2024б).

В этих условиях некоторые виды древесных растений эволюционировали для получения экстрактивных соединений. Экстрактивные соединения могут защитить древесину от патогенных организмов и являются основным источником устойчивости к гниению. Эти соединения образуются по мере того, как живые клетки древесины отмирают в заболонной части ствола, образуя неживую сердцевину дерева. По мере отмирания заболони в паренхимных клетках накопленные питательные вещества (моносахара) преобразуются в широкий спектр фунгитоксичных соединений, которые становятся составной частью новой сердцевины. Заболонь почти всех пород обладает данными свойствами (Toole, 1970; Eslyn, Highley, 1976; Torelli, Cufar, 1994).

Выявленная гибель наиболее продуктивных деревьев, может быть обусловлена перераспределением питательных веществ в пользу ускорения роста (для получения конкурентного преимущества в загущенных сообществах), а не для формирования биологически активных соединений в древесине.

Физические свойства древесины, обусловленные содержанием полисахаридов и лигнина, не оказывают существенного влияния на устойчивость к гниению. Высокая устойчивость к биоразложению плотной древесины тропических видов связаны не с физическими свойствами, а с высоким содержанием экстрактивных веществ (Scheffer, 1973).

Некоторые виды древесных растений обладают высокой устойчивостью к повреждению насекомыми-вредителями (Ведерников, Загребин, 2019а; Ведерников, Загребин, Бухарина, 2020; Vedernikov, Zagrebin, Bukharina, 2020). Древесина некоторых деревьев от природы устойчива к грибным патогенам, но практически не защищена от других вредителей. Кроме того, виды могут быть устойчивы к одной группе патогенов, но с низкой устойчивостью к другим. Таким образом, природная стойкость к сапротрофам, а также устойчивость к насекомым могут сильно различаться у разных видов (Scheffer, Cowling, 1966; Scheffer, 1971).

По результатам проведенных исследований экофизиологического состояния древесины ели сибирской выяснено, что из всего комплекса экстрактивных соединений преобладает доля смолистых веществ над фенольными соединениями (от 65,9% до 74,2% % от веса выделенного экстракта) (рисунок 6.22).

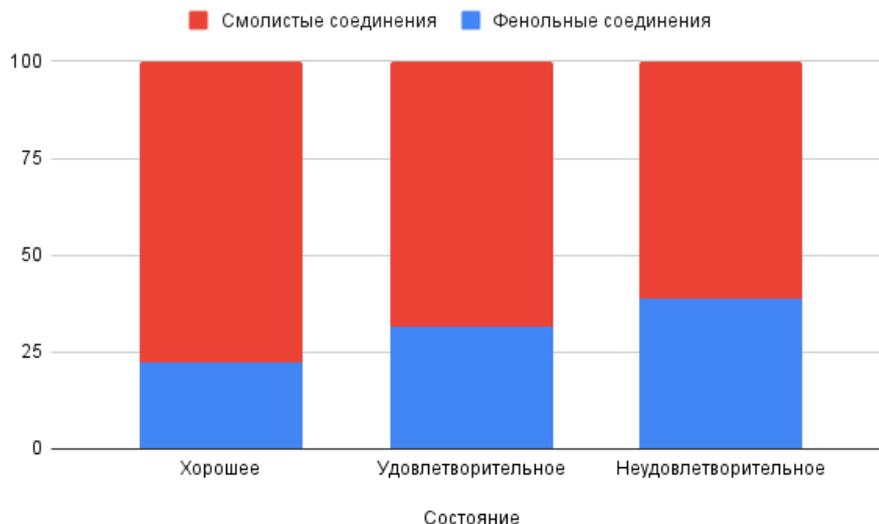


Рисунок 6.22. Выход экстрактивных веществ из древесины ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), % от а.с.с.

Преобладание смолистых веществ в древесине ели может быть связано с условиями произрастания. В природных условиях умеренного пояса, где основными лесными фитоценозами являются хвойные, основную роль деструкторов лесного опада выполняют грибные организмы, в результате чего в почвах хвойных фитоценозов образования аммонийных форм азота превалируют над процессами нитрификации (Ярошенко, 1969).

В процессе анализов в исследуемых почвах выявлено преобладание аммонийного азота (NH_4^+) над нитратными формами (NO_3^-).

В еловых фитоценозах с низкой плотностью (полнотой), нитратные формы почвенного азота увеличиваются и начинают преобладать над аммонийными формами (ПП1-2 – Завьяловское лесничество, ПП2 – Яганское лесничество, ПП1-2 – Якшур-Бодьинское лесничество). Линия тренда отражает, что в исследуемых фитоценозах с низкими баллами санитарного состояния (таежная зона) доля аммонийного азота выше, чем в фитоценозах с высокими баллами санитарного состояния (подтаежная зона). Можно предположить, что массовая гибель особей ели привело к нарушению баланса деструкторов лесного опада в сторону увеличения бактериального комплекса и вытеснения грибов.

В хвойных фитоценозах бореальной зоны основными патогенами и деструкторами являются грибы. Они выполняют ключевую роль в разложении сложного лигноцеллюлозного древесного комплекса (Holah, Wilson, Hansen, 1993; Harmon et al, 1994; Hennon, 1995).

Для противостояния грибным сапротрофам хвойные растения используют смолистые вещества экстрактивных соединений. В подтверждение этого выявлено, что на участках с высокой долей аммонийных форм азота в почве, а соответственно превалированием грибных сапротрофов, в т.ч. и паразитических, выявлено высокое содержание смолистых соединений в древесине ели (3,4 % от а.с.с в подтаежной зоне, 6,2 % от а.с.с. в таежной зоне).

В фитоценозах подтаежной зоны (усыхающие) наблюдаются не только более высокие показатели общего содержания экстрактивных веществ, но и более высокие показатели водорастворимых веществ и, в частности, танинов, в сравнении с

особями, произрастающими в таежной зоне. В затухших очагах массового размножения короедов у выживших особей отмечается высокое содержание полифенольных соединений в древесине. Следовательно, данные растения, в период активного развития короедов, смогли противостоять путем изменения состава экстрактивных веществ и снижения доли смолистых соединений и увеличения полифенольных.

Выявленные отличия по содержанию экстрактивных веществ в зависимости от внешних факторов могут быть объяснены различной ролью данных соединений. Смолистые вещества древесины, в условиях развития грибной флоры, выполняют роль ингибиторов сапротрофных грибов и в меньшей степени подавляют дендрофагов. Наоборот, при низкой концентрации смолы в древесине (0,05-1%), выполняют привлекающую роль для короедов (Исаев, Гирс, 1975).

Фенольные соединения, а именно танины, обладают высокими окислительными свойствами и более эффективны против короедов. Танины создаются в паренхиме ассимиляционного аппарата, вдоль транспортной системы, откуда перераспределяется по всему растительному организму (Карпук, 2011). Таким образом, данные вещества более лабильны и в зависимости от факторов воздействия (природы и интенсивности) их синтез начинается или прекращается.

Морфологические признаки деревьев не являются прямым отражением внутреннего физиологического состояния. На их основе затруднительно оценить сложные внутренние механизмы устойчивости растительного организма, которые определяют его резистентность к абиотическим и биотическим факторам окружающей среды. В УР, характеризующейся критическим сокращением площадей еловых фитоценозов, разработка мероприятий по их устойчивому функционированию должна базироваться на глубоком понимании экофизиологических особенностей древесины ели сибирской.

Выводы по главе 6

Устойчивость ели сибирской оценивали методами экофизиологического состояния древесины растений различного жизненного состояния. Научные изыскания проводились на предмет содержания структурных компонентов (лигнин и полисахариды) и неструктурных компонентов (содержание экстрактивных веществ). С целью минимизации фактора деструкторов древесины на исследуемые показатели, древесина погибших деревьев анализировалась на предмет разложения методом поглощения 1% гидроксида натрия (NaOH).

Полученные данные были обработаны различными методами статистической обработки. Методами кластерного анализа и главных компонент выявлено, что значимыми факторами, влияющими на состав древесины, являются условия произрастания и жизненное состояние растений. Основными изменяющимися экофизиологическими показателями являются общее содержание экстрактивных веществ, содержание водорастворимых веществ, смолистых веществ и танинов.

Содержание экстрактивных веществ и их компонентный состав напрямую зависит от санитарного состояния фитоценозов. У особей ели сибирской, испытывающих угнетение (удовлетворительное жизненное состояние), наблюдаются наиболее высокие показатели содержания экстрактивных веществ в древесине. Из всех групп изучаемых экстрактивных веществ наблюдается увеличение водорастворимых соединений, тогда как доля смолистых веществ у пораженных растений, уменьшается. Увеличение водорастворимой группы связано с увеличением содержания полифенольных соединений (танинов). Определена прямая корреляция между коэффициентом санитарного состояния фитоценоза и увеличением содержания танинов в древесине особей ели сибирской. Полифенольные соединения (танины) играют более значимую защитную роль при повреждении дендрофагами.

Привлечение короедов растениями с нарушенными жизненными показателями может быть связано с выделением в атмосферу компонентов, входящих в состав летучей фракции смолы, обладающих привлекающей функцией. С целью

противостояния атаке короедов некоторые растения ели сибирской способны к изменению соотношения смолистых соединений и полифенольных веществ в древесине, в пользу увеличения водорастворимых соединений.

Анализ информации по структурным компонентам древесины ели сибирской не выявили существенных изменений лигнина в зависимости от состояния растений. На содержание данного компонента древесины влияют, скорее всего, видовая специфика растения и условия произрастания.

Проведенный корреляционный анализ Спирмена содержания полисахаридов (целлюлозы и гемицеллюлозы) в древесине с общим содержанием экстрактивных веществ и водорастворимыми экстрактивными соединениями не взаимосвязи исследуемых компонентов древесины. Однако корреляционный анализ содержания полисахаридов и смолистых соединений древесины ели сибирской выявил значимую отрицательную корреляцию. По мере увеличения содержания полисахаридов (целлюлоза, гемицеллюлоза) в древесине ели сибирской смолистые соединения уменьшаются.

Выявлено, что для борьбы с грибными сапротрофами хвойные растения используют смолистые вещества. В случае противостояния к ксилофагам наиболее эффективными соединениями являются фенольные соединения (танины). Дубильные вещества (танины) являются продуктами жизнедеятельности растений. Данные экстрактивные соединения выполняют запасующую и защитную функцию, а также участвуют в окислительно-восстановительных процессах в растительных организмах. Однако, как показали исследования основная роль танинов защита растений от факторов биотического характера (фитофагов). Защитный механизм основан на способности танинов необратимо связывать белки, образуя комплексы в мембранах клетки, нейтрализуя их активность (Колесниченко, 1968; Геккель, 1975).

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

В условиях происходящего негативного процесса, приводящего к деградации еловых фитоценозов, важнейшей задачей становится воспроизводство их насаждений в кратчайшие сроки. Несмотря на масштабные работы по посадке ели на землях лесного фонда, направленные на воспроизводство хвойных фитоценозов, они не способны восполнить возникающие потери. Так в республике, хотя и перевыполняется план по созданию искусственных хвойных фитоценозов (102% от плана), однако гибель ельников идет более интенсивными темпами, что приводит к сокращению площадей еловых фитоценозов республики (Лесной план УР, 2008; Лесной плану УР, 2018). Такая закономерность фиксируется и в пределах всей страны, несмотря на повышение доли искусственных ельников (лесные культуры) с 33% до 63% от общего фонда искусственно созданных лесных фитоценозов (данные представлены с 1966 по 1998 гг.) (Восточно-европейские леса..., 2004).

Ослабление и гибель еловых фитоценозов происходит на всех стадиях онтогенетического развития: от семян до взрослых особей. При создании искусственных еловых фитоценозов высокий процент гибели в молодом возрасте наблюдается в связи с подавлением травянистой растительностью, лиственными древесными видами, а также развитием болезней и вредителей. Особенно масштабность этих процессов наблюдается в загущенных искусственных сообществах и в лесных питомниках при производстве семян (Панина, Иванюшева, 2005; Singlair, Lyon, 2005; Соколов, 2013).

Вместе с тем отсутствие естественного возобновления под пологом доминантов снижает естественную ротацию еловых фитоценозов. По данным проведенного полевого исследования на большинстве пробных площадей отсутствует моло-

дое поколение ели или оно неудовлетворительного (неблагонадежного) состояния. В то же время в еловых фитоценозах, где фиксировался процесс гибели доминантов, возобновление затруднялось плотной дерниной травяного яруса и развитием более быстрорастущих древесных лиственных видов. Более подробное описание изучаемых элементов елового фитоценоза приведено в главе 5 данной диссертации.

Все это вызывает необходимость проведения масштабных работ по искусственному возобновлению еловых фитоценозов. Но создание искусственных фитоценозов с устойчивым функционированием может быть успешным только при выполнении комплекса научно обоснованных мероприятий. Современный подход при возобновлении лесного фитоценоза должен учитывать все этапы производства от получения семян не просто высокопроизводительных, но и устойчивых особей, до формирования многовидовых и устойчивых фитоценозов (Ларин, Паутов, 1984; Редько, Бабич, 1991).

Современное лесное хозяйство в РФ направлено, в первую очередь, на выращивание фитоценоза в короткие сроки и из видов, обладающих высококачественной древесиной. При этом для создания искусственных фитоценозов используется семенной материал селекционно-отобранных растений из природной среды (плюсовые деревья). С этой целью в лесном хозяйстве проводят обширные работы по созданию сети и поддержанию ее жизнеспособности постоянных лесосеменных баз, формируемых на селекционно-генетической основе. Данные мероприятия позволяют повысить продуктивность фитоценозов до 20%, но при этом тратятся значительные материальные средства на химическую защиту их в молодом возрасте (молодняки I, II) (Яблоков, 1965; Клиниченко, Писаренко, Смирнов, 1991; Жигунов, Егоров, 2001; Родин, 2002).

В связи с тем, что семенной материал отражает генетический код материнского растения, определяющего не только видовую специфику растения, но и морфофизиологические свойства (не исключая определенной доли расщепления исходных признаков в процессе полового размножения), необходимо уделять особое внимание отбору семян для последующего воспроизводства фитоценозов (Любавская, 1996; Николаева, Лязунова, Поздова, 1999). Следовательно, опреде-

ляющим аспектом при отборе растений для семенного дела должны выступать не только продуктивность особей, но и их устойчивость к неблагоприятным факторам среды (Указания Федеральной службы Лесного хозяйства РФ, 1995; Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ № 438).

Исследования экофизиологического состояния растений в условиях деградиционных процессов выявили повышение экстрактивных соединений у особей хорошего и удовлетворительного. Выявленное увеличение экстрактивных веществ связано с изменением баланса у некоторых особей ели сибирской неструктурных компонентов древесины в область повышения водорастворимых экстрактивных веществ (танинов). На фоне более высоких показателей полифенольных соединений доля смолистых экстрактивных веществ падает. Более подробно выявленные закономерности по изменению экстрактивных соединений древесины ели в зависимости от жизненного состояния растений и санитарного состояния фитоценоза описаны в 6 главе диссертации.

Для формирования семенной базы необходимо использовать особи, обладающие выявленными нами свойствами. Однако, в отличие от выделения плюсовых и нормальных деревьев, где индикационными свойствами при отборе являются морфологические параметры, определение экофизиологических свойств древесины вызывает определенные трудности. Сложность отбора растений по экофизиологическим параметрам древесины связана с наличием оснащенной лабораторной базы, реактивов и, главное, специалистов в области экофизиологии. Решение данной проблемы возможно через плотные интеграционные процессы научного сообщества и хозяйствующих органов на уровне регионов.

В процессе проведенного полевого и лабораторного исследования были сопоставлены морфологические данные и экофизиологические показатели растений (Ведерников, Загребин, 2019б; Загребин, Ведерников, 2019). Выявлено, что растения, имеющие в своем составе большое количество смолы (визуально можно определить по обильным потекам на стволе) содержат меньше в своем составе водорастворимых экстрактивных веществ. Таким образом, на первичном этапе отбора растений по экофизиологической составляющей, следует уделять внима-

ние на растения способные выделять смолистые соединения, визуальную фиксируя наличие застывшей смолы и живицы на поверхности ствола. Вторичным этапом оценки необходимо определять содержание танинов в древесине. По результатам полученных данных, растения, проявляющие устойчивость, содержат в составе древесины не менее 3,9% от а.с.с. танинов. Второй этап является более трудоемким и сложным, но позволит отбирать растения на более качественном уровне. Схема отбора растений для сбора семян представлена на рисунке 7.1.

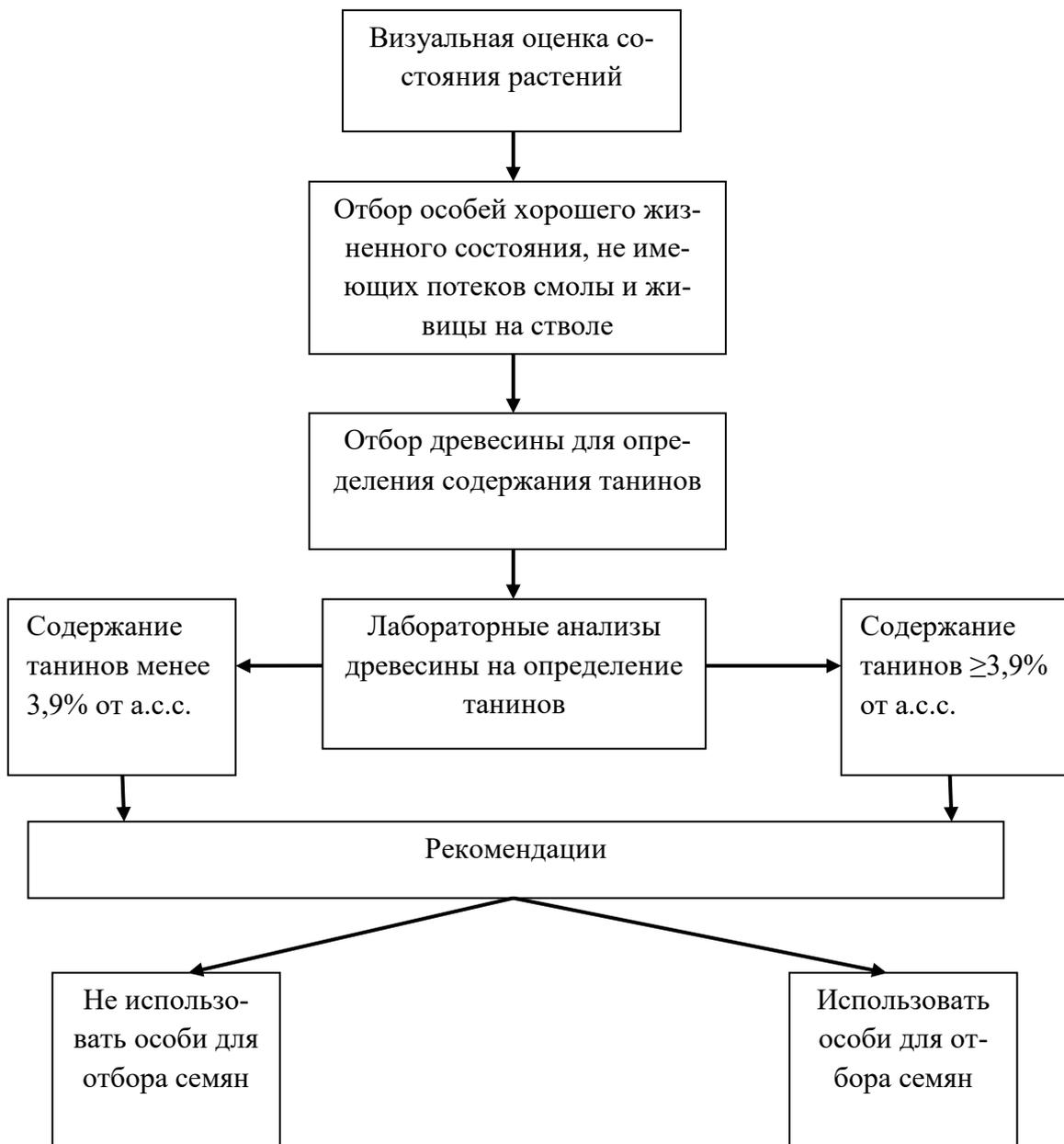


Рисунок 7.1. Схема отбора особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) для сбора семян на основе физиологических показателей древесины

Сложность предлагаемых мероприятий может компенсироваться однократно проведенным исследованием и выявлением особей с необходимыми показателями содержания экстрактивных соединений в древесине. Отбор подобных растений и составление на них паспорта позволит производить многообразный отбор семенного материала (в силу высокой продолжительности жизни ели).

С целью минимизации деятельности по отбору особей на основе экофизиологических параметров древесины, возможен сбор семян в фитоценозах, где процессы усыхания прекратились и произошел естественный отбор растений. По результатам диссертационных исследований такие участки выявлены, описаны и картированы. Координаты пробных площадей приведены в 4 главе, а их пространственное расположение представлено в приложении (приложение Е).

Вместе с тем следует отметить, хотя экстрактивные вещества и вносят значимый вклад в устойчивость растений, что подтверждено нашими исследованиями, однако состав и распределение этих соединений влияет на свойства древесины, а, следовательно, и ее промышленное применение (Shebani et al, 2008). Экстрактивные вещества оказывают негативное влияние на процесс извлечения целлюлозы в процессе варки (He, Hu, 2013), их окисление приводит к повышению pH древесной массы. Повышение показателей кислотности, в свою очередь, благоприятно действует на процессы разрушения древесной массы (Shebani, 2008). При извлечении экстрактивных веществ древесины извлекаются и углеродные вещества. Это влияет на термические показатели древесного угля (повышается теплоемкость) и снижается выход готовой продукции (Várhegyi, Gronli, DiBlasi, 2004). При создании искусственных фитоценозов с участием особей с высокими показателями экстрактивных веществ, следует иметь в виду, что у таких растений древесина будет иметь отличия в качественном состоянии. Древесную массу с высокими показателями экстрактивных соединений сложнее переработать как химически, так и механически. Невозможно получить пеллеты, топливные брикеты высокого качества, без предварительного удаления веществ, особенно смол (Мате, 2014; Ведерников, Бухарина, Загребин, 2017). Между тем растения с высоким содержанием экстрактивных веществ можно использовать для создания искус-

ственных фитоценозов на особо-охраняемых территориях, при озеленении населенных пунктов, на землях лесного фонда, выполняющих защитные и иные функции (защитные леса, особо-защитные участки).

В современное время технологии позволяют в короткие сроки и, исключая методы «мокрой» химии, получать результаты по содержанию экстрактивных веществ и качества древесины в целом (спектроскопический метод). Традиционно используемая методология определения экстрактивных веществ путем извлечения их органическими растворителями при температурном воздействии технологически сложна и экономически не выгодна. В связи с чем ведутся активные работы по поиску более быстрых и экономически выгодных способов определения характеристик древесины. Одни из таких способов является коротковолновая инфракрасная спектроскопия (далее – КИС), которая представляет большой потенциал для оценки ряда материалов, таких как полимерные соединения, текстильные материалы, может быть использована в нефтехимии и других областях (Tsuchikawa, Schwanninger, 2013). Многие исследователи доказали, что КИС позволяет провести оценку химических, физических, механических и иных свойств древесины и древесных материалов (Silva, Monteiro-Pastore, Willianetal, 2012; Mancini, Ramalho, Trugilhoetal, 2021). Следовательно, новые технологии, такие как коротковолновая инфракрасная спектроскопия, может быть использована для отбора устойчивых растений в более короткие сроки с меньшими экономическими издержками.

Масштабные исследования физиологии древесины позволят сформировать понимание индивидуальных особенностей растений и влияние условий произрастания на структуру древесины. Полученные данные помогут сформировать карты еловых фитоценозов региона по особенностям строения древесины и отслеживать их путь от роста до переработки. Это открывает новые возможности по борьбе с незаконной рубкой, как в РФ, так и в других странах (Cashore, Auld, Newsom, 2003; Alemagi, Kozak, 2010; Carvalho, Mendonça, Martinsetal, 2020; Ulanova, Kaplevsky, 2021; Thompson, Magrath, 2021). По результатам наших исследований выявлены отличительные особенности в количественном отношении как струк-

турных компонентов, так и не структурных компонентов древесины между различными районами исследования.

Применение технологий КИС позволит проводить более масштабные работы по оценке физиологических показателей древесины в различных биогеоценологических группах и охватывая другие виды древесных растений. Это направление перспективно выявлением особых физиолого-экологических маркеров, формирующихся при определенных условиях произрастания, отвечающих за устойчивость индивидуума. Формирование каталога экофизиологических индикаторов древесины позволит проводить работы по борьбе с оборотом незаконно полученной древесины. Таким образом возможно отслеживать ее путь от места заготовки до места реализации пилопродукции.

Предлагаемые на сегодняшний день технологии чипирования древесины требуют разработки сложных устройств и программного обеспечения. В условиях масштабов нашей страны данные технологии внедряются медленно и с ограничением по породам. Пилотным проектом стало изготовление специальных идентификационных пластиковых карт (чипов), имеющих 7 степеней защиты и содержащих необходимые сведения о лесозаготовителе и самой древесине. Перед заготовкой древесины подается лесная декларация, на основании которой на каждую партию заполняется карточка с индивидуальным номером. Данный номер заносится в систему (Единая государственная автоматизированная информационная система – далее ЕГАИС) «Учет древесины и сделок с ней». Активация карты, привязанной к месту заготовки, наступает в момент ее выдачи территориальным отделом Министерства природных ресурсов региона. Так с 2014 года появилась маркировка наиболее ценных лесных видов/пород (дуб, ясень (*Fraxinus*) и бук (*Fagus*)). Данная технология предусматривает использование специальных бирок, которые прикрепляются поштучно на каждое бревно. Благодаря специальному считывающему устройству, открыта возможность сопоставить полученную информацию с электронной декларацией в ЕГАИС. Главным недостатком данной технологии является ограниченность ее использования, поскольку она применяет-

ся только для ограниченного количества деревьев (Дицевич, Бельков, 2017; Дубровина, 2019).

7.1.2 Совершенствование мероприятий по повышению биоразнообразия еловых фитоценозов

Создание искусственных фитоценозов складывается из природных явлений, в том числе обусловленных специальными технологическими и организационными мероприятиями. На землях лесного фонда в УР, с целью реализации устойчивого лесопользования, лесовосстановление ведется тремя методами: стимуляция природных процессов, искусственное создание фитоценоза и сочетание предыдущих методов (комбинированное). Работы по созданию искусственных фитоценозов проводятся с целью повышения продуктивности и устойчивости систем, сохранения их полезных функций. В основе естественного возобновления фитоценоза лежат природные процессы. Однако для усиления природных явлений обязательными являются мероприятия, повышающие их эффективность (минерализация почвы, оставление семенников, очистка от захламленности, борьба с дерниной и кустарниковым ярусом). Искусственное возобновление фитоценоза обусловлено применением следующих мероприятий: посев семян, посадки сеянцев, саженцев и укоренившихся черенков. Комбинированное восстановление фитоценоза осуществляется за счет сочетания естественного и искусственного (Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ № 1014).

Наиболее эффективным методом восстановления и повышения продуктивности фитоценозов являются хозяйственные мероприятия, направленные на создание природных сообществ оптимальной структуры (Коновалов, Насырова, 2017). Теоретические и практические основы создания искусственных лесных фитоценозов детально описаны в работах А.Р. Родина (1989), (2001), (2002). Активно подобные работы проводятся не только в России, но и в зарубежных странах в связи с высокой их эффективностью, позволяющие в короткий период создать фитоценозы с заданными свойствами (Jiao-jun, Zhi-ping, De-huiedal, 2003; Girao, Lopes, Tabarelliedal, 2007; Fritsche, Klocko, Boron, 2018).

Однако в силу унификации хозяйственных мероприятий на рубеже XIX и XX столетий создавались в основном фитоценозы, состоящие из одного вида доминанта. В видовом отношении предпочтение отдавалось хвойным растениям – сосне и ели. Создание искусственных фитоценозов в больших объемах было приурочено к тем регионам, где древесина имела определяющее значение для промышленности (Уральский регион) (Прокопьев, 1974; Прокопьев, 1984; Шутов, Маслаков, Маркова и др., 1984; ОСТ 59-99-93).

С увеличением площадей фитоценозов, состоящих из одного доминанта (при отсутствии кодоминанта), стали возникать проблемы, связанные с их гибелью, обусловленные отсутствием последующих уходов и массового развития патогенных организмов (Писаренко, Редько, Мерзленко, 1992а; Barber, 2004; Roux, Meke, Kanyietal, 2005).

С целью повышения устойчивости создаваемых фитоценозов, с середины XX столетия, стали разрабатываться научные основы по созданию сообществ сложной структуры (древесный ярус из нескольких видов, многоярусность и разновозрастность). При создании хвойных искусственных фитоценозов, смешения проводились следующим образом:

- для еловых фитоценозов рекомендовался состав 7-8Е (70-80% ель) 3-2С (30-20% сосна) с равномерным размещением;

- для сосновых фитоценозов рекомендовался состав 7-8С (70-80% сосна) 3-2Е (30-20% ель) с равномерным размещением видов.

Однако, различие в биолого-экологических особенностях разных видов, приводило к вытеснению одного из видов и полному доминированию другим с последующими негативными последствиями, образующихся монофитоценозов. При создании еловых фитоценозов с участием сосны, приводило к гибели последней и формированию полностью елового сообщества (Писаренко, Редько, Мерзленко, 1992а; Родин, 2002; Ревяко, 2013).

Параллельно создаваемые фитоценозы начали обогащаться подвидами и географическими расами основных видов лесных фитоценозов. Большое разнообразие экологических факторов, их разнообразное сочетание привело к образованию

климатических и эдафических форм в рамках одного вида. Одним из методов изучения естественной изменчивости в целях отбора наиболее подходящих форм – климатипов и эдафотипов, пригодных для формирования высокопроизводительных фитоценозов, является создание географических фитоценозов (географические лесные культуры) (Котов, 1977; Царев, Погиба, Тренин, 2001). Географические коллекционные искусственные фитоценозы служат для сохранения и расширения генофонда главнейших древесных видов, формирующих основные лесные фитоценозы РФ. Одним из первых древесных видов, у которой были выявлены географические неоднородности, была сосна. Подобные фитоценозы сосны создавались в XIX столетии, тогда как с елью начали активно работать лишь в XX столетии (Молотков, Патлай, Давыдова, 1982; Писаренко, Редько, Мерзленко, 1992б; Наквасина, Бедрицкая, 1999; Наквасина, Бедрицкая, 1999).

В то же время проводились работы по созданию искусственных фитоценозов с использованием интродуцированных видов. Наиболее активные работы по внедрению новых видов в сообщества проводились с растениями из других регионов России и бореальной зоны Северной Америки. На территории России создавались фитоценозы с применением сосны Палласа (*Pinus pallasiana* D.Don.), дуба красного (*Quercus rubra* L.), туи гигантской (*Thuja plicata*), показавшие себя с положительной стороны (Писаренко, Редько, Мерзленко, 1992а; Левин, Пащенко, 2018; Pötzelsberger, Spiecker, Neophytouetal, 2020).

В Европе внедрение интродуцентов в лесные фитоценозы началось раньше, чем в России. Помимо дуба и туи, там активно использовали и другие древесные виды. Однако фитоценозы с участием интродуцентов, отличающиеся скудным видовым составом, часто поражались патогенами, что приводило к их массовой гибели (Nunez, Simberloff, 2005; Ammer, Bickel, Kölling, 2008; Rivera, Barrette, Thiffault, 2016; Reisman-Berman, Keasar, Tel-Zur, 2019; Tuffen, Grogan, 2019).

Несмотря на это интродукция остается одним из перспективных направлений увеличения видовой разнообразия экосистем, в т.ч. и лесных фитоценозов (Деденко, Хазова, 2015; Алехин, Шестак, 2017; Дружинин, Макаров, Корякина, 2018; Дружинин, Дружинин, Корякина и др., 2020).

В последнее время активно внедряются технологии *in vitro*, позволяющие сохранить полезные, уникальные хозяйственные признаки растений. Однако микроклональная технология подходит в основном для растений, обладающих вегетативным способом размножения. На сегодняшний день, хотя и получают обнадеживающие данные по возможности использования технологии *in vitro* для размножения хвойных растений, однако остается множество нерешенных вопросов в области массового применения микроклонального размножения при создании искусственных фитоценозов, особенно хвойных (Калашникова, Родин, 2001; Красноперова, Исламова, Бухарина, 2016; Shanin, Shtondin, Lysych, 2018).

Работы, направленные на создание искусственных фитоценозов с применением географических форм, также с использованием интродуцентов, были направлены на оптимизацию хозяйственной деятельности по созданию и уходу за фитоценозами, а также обогащение их ценными древесными видами. Создание одновидовых фитоценозов, несмотря на их низкую биологическую устойчивость, были связаны с простотой технологических схем при их создании, последующему уходу и рубке, направленной на заготовку древесины. Упрощение и унификация технологического процесса позволяет активнее применять лесозаготовительную технику и таким образом повышать производительность труда. Фитоценозы, состоящие из нескольких видов с различными требованиями, требуют более сложного и многостороннего подхода при проведении хозяйственных мероприятий.

Более высокая устойчивость искусственных фитоценозов, состоящих из нескольких видов, нивелировалась сложностью проводимых хозяйственных мероприятий, в связи с биологическим различием видов. Высокая продуктивность и устойчивость искусственных и естественных хвойных фитоценозов наблюдалась лишь при внедрении в кустарниковый ярус почвоулучшающих растений (липа *Tilia*, клен *Acer*) (Заборовский, Лисин, Соболев, 1972; Родин, 2002; Родин, Калашникова, Родин и др., 2004).

В этой связи, наиболее эффективным способом создания устойчивых фитоценозов является внедрение к доминантам видов-кодоминантов, отличающихся нейтральной или положительной реакцией друг к другу и обладать высокой

устойчивостью. Важным аспектом остается унификация технологических процессов при последующих хозяйственных мероприятиях, для чего древесные виды должны обладать одинаковыми требованиями к условиям произрастания и одинаковой энергией роста (Свинарев, 1957; Винтер, 1964; Грюммер, 1964; Колисниченко, 1968).

Для сохранения темнохвойных фитоценозов региона необходимо создавать еловые фитоценозы с участием пихты сибирской и увеличением ее доли до 3 единиц в составе. По данным О.Г. Каппера (1954) пихта является почвоулучшающим компонентом елового фитоценоза. Многими авторами отмечается, что пихта сибирская в меньшей степени способствует процессу подзолообразования в силу меньшего количества смолы в составе, формирующегося опада. Помимо особой химической структуры лесного опада пихта относится к средообразующему и средовыравнивающему виду. Для многих неморально-широколиственных трав пихта создает благоприятные условия для произрастания (Ткаченко, 1952; Протопопов, 1975; Полуэктов, 1975). Однако из-за низкой устойчивости пихты к грибковым заболеваниям, ее древесина ценится меньше при заготовке.

К возрасту рубки елово-пихтовых фитоценозов, при которой производится заготовка древесины, пихта теряет механические свойства древесины и не используется в дальнейшей переработке (Газизуллин, Минниханов, Гиладев и др., 2000). Следовательно, пихта сибирская не рассматривается как перспективный вид для выращивания в питомниках для последующего создания искусственных фитоценозов на землях лесного фонда (лесные культуры). Между тем, пихта обогащает бедные еловые фитоценозы и по данным Газизуллина и др. (2000) формирует мягкий тип лесной подстилки.

В лесных фитоценозах УР использование пихты в настоящее время ограничено в связи с инвазией уссурийского (пихтового) полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford), впервые зафиксированной в 2019 году.

Полевые исследования, проведенные осенью 2021 г., на пробных площадях Завьяловского и Яганского лесничеств выявили поражение 80-90% пихты сибирской короедами (рисунок 7.2, рисунок 7.3).



Рисунок 7.2. Внешний вид ствола пихты сибирской (*Abies sibirica* L.), пораженный короедами (Яганское лесничество)



Рисунок 7.3. Гибель особей пихты сибирской (*Abies sibirica* L.) (Завьяловское лесничество)

В таежной зоне, на исследуемых пробных площадях, пихты, пораженные короедами не выявлены.

В целях сохранения темнохвойных фитоценозов региона требуется реализация двух основных направлений: поддержание стабильности природных еловых сообществ и активное формирование многовидовых искусственных ельников.

При выращивании посадочного материала ели необходимо уделять внимание не только высокой производительности, но и устойчивости растений. Использование посадочного материала не только с плюсовых деревьев, но с растений с высоким содержанием экстрактивных веществ (особи с высоким содержанием танинов, смолистых соединений) позволит генетически разнообразить создаваемые искусственный фитоценозы.

Мероприятия, направленные на создание искусственных фитоценозов на основе высокопроизводительных особей, приводит к утрате генетического разнообразия сообществ. Это, в свою очередь, может привести к случайной потере особей, обладающих более полезными и желательными качествами, например, сопротивляемость к биотическим факторам природы (вредители и болезни).

Низкая устойчивость еловых фитоценозов обусловлена скудным флористическим разнообразием. Ель, обладая хорошо развитой кроной и высокой теневыносливостью, формирует фитоценозы с высокой густотой. Таким образом формируется стратегия вытеснения конкурентов с экологической ниши, занимаемая елью. Для повышения биоразнообразия, а, следовательно, и устойчивости еловых фитоценозов, необходимо как генетическое, так и видовое увеличение елового фитоценоза. В этом отношении особое внимание следует обратить на механизмы формирования темнохвойных фитоценозов с участием интродуцированных видов из отдела голосеменных.

В этом отношении, для создания многокомпонентных искусственных темнохвойных фитоценозов в УР, перспективным видом представляется ель колючая (Vedernikov, Bukharina, Alekseenko, 2014; Bukharina, Vedernikov, Pashkova, 2016; Ведерников, Загребин, 2018).

По результатам проведенных исследований установлено, что у ели колючей наибольшее содержание биологически активных соединений наблюдается у особей, произрастающих в условиях селитебной зоны (15,42% от а.с.с.), тогда как в парковой зоне содержание этих веществ составляет в среднем 2,59% от а.с.с. (рисунки 7.4).

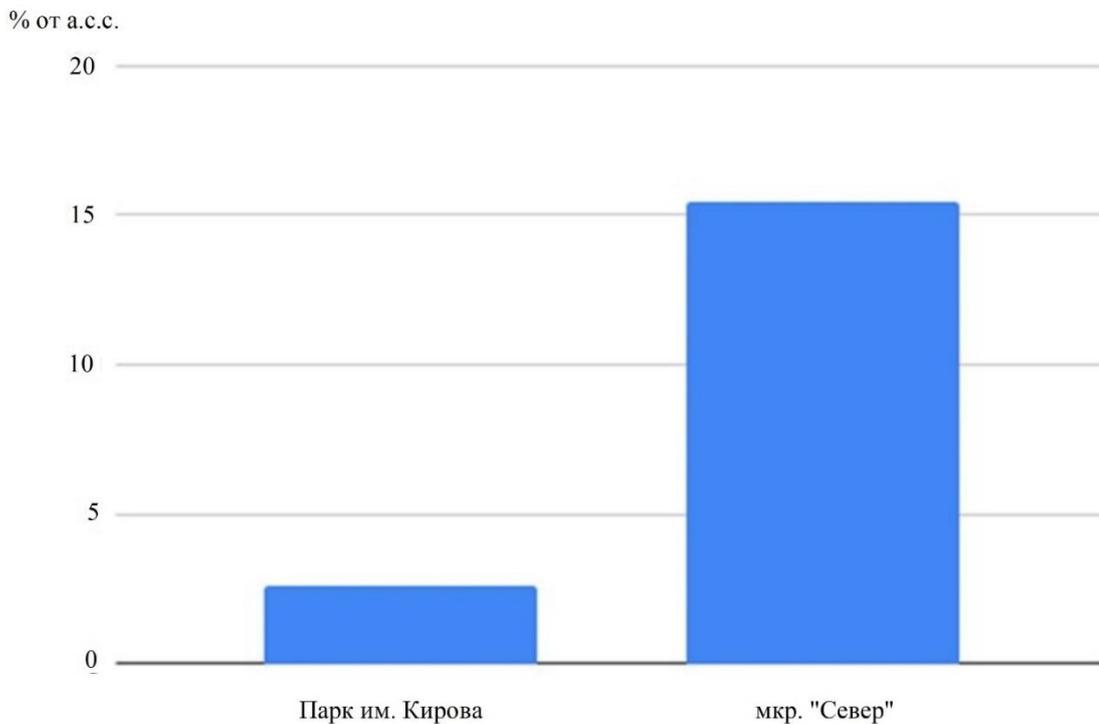


Рисунок 7.4. Содержание экстрактивных веществ в древесине ели колючей (*Picea pungens* Engelm.)

Содержание экстрактивных веществ изменяется в значительных пределах от 2,59% ($2,59 \pm 0,01$) до 15,42% ($15,42 \pm 1,11$) от а.с.с. Показатели экстрактивных веществ ели колючей, произрастающей в парковой зоне меньше, чем у ели сибирской в естественных условиях произрастания. Однако, количество экстрактивных веществ в селитебной зоне сопоставим с количеством изучаемых соединений у особей ели сибирской в подтаежной зоне и больше, чем у особей таежной зоны.

Компонентный состав экстрактивных веществ определяли методом тонкослойной хроматографии с использованием хроматографических пластинок Sulifol. Состав экстрактивных веществ анализировался в сравнении с данными, полученными по ели сибирской (ПП 1 Яганского лесничества). Данные тонкослойной хроматографии представлены на рисунке 7.5.



1 2 3 4 5 1 2 3 4

Picea obovata Ledeb. *Picea pungens* Engelm.

Рисунок 7.5. Состав экстрактивных веществ методом тонкослойной хроматографии (ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) (1 – вещество-метчик α -конидендрин; 2,3,4 – экстрактивные вещества, извлеченные из древесины, 5 – вещество-метчик оксиматаирезинол) ель колючая (*Picea pungens* Engelm.) (1 – вещество-метчик α -конидендрин; 2,3 – экстрактивные вещества, извлеченные из древесины, 4 – вещество-метчик оксиматаирезинол)

В результате анализа у ели сибирской выявлены такие вещества как оксиматаирезинол и α -конидендрин. Эти вещества являются основной частью смолистых веществ хвойных растений. У ели колючей выявлено незначительные следы (небольшое пятно) оксиматаирезинола, тогда как другие вещества не проявились. Это свидетельствует о том, что несмотря на принадлежность двух видов к одному роду, состав экстрактивных веществ у ели колючей и ели сибирской отличен. Возможно, этими особенностями вызвана высокая устойчивость интродуцента к неблагоприятным факторам среды.

Также при проведенных ранее исследованиях в городских условиях выявлено повышенное содержание танинов в побегах ели колючей в сравнении с аборигенными видами. При увеличении техногенной нагрузки количество танинов, у данного вида, увеличивается (Загребин, Ведерников, 2021).

Данные по приросту ели колючей, как по объему (ширина годичных колец), так и по высоте (длина верхушечных побегов) не имеют статистических различий с аборигенными видами ели. Сравнительное содержание танинов и данные по приросту (интродуцента и аборигенных видов) приведены на основе изучения в городских условиях. Более подробный анализ проведенных исследований опубликован в монографии (Бухарина, Пашкова, Ведерников и др., 2015).

Следует учитывать, что некоторые интродуцированные растения, обладая высокими репродуктивными способностями, являются довольно агрессивными в борьбе за экологические условия. В городских условиях таким видом является клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) (Kimmerer, 1997; Балясный, Неофитов, Богатов, 2004; Веселкова, 2006; Бухарина, Поварнищина, Ведерников, 2007; Поварнищина, 2007).

Для предупреждения данного явления и во исполнение п.9 Постановления Правительства РФ № 2047 («предупреждения распространения вредных организмов...») изучалась семенная способность ели колючей, а также для определения семенного потенциала для последующего размножения.

По результатам исследования выявлено, что морфометрические параметры макросторбил (длина, диаметр, масса шишки), между различными районами исследования, не различаются. Но, несмотря на одинаковые параметры шишек в различных районах, количество семян в парковой зоне меньше, хотя и не имеет статистически значимых различий.

Масса семян одной шишки не имеет различий между особями различных районов, но при этом по показателям удельного веса семян, в зависимости от района исследований, выявлены отличия. Удельный вес семян (качественный показатель, определяющий полновесность семян) в парковой зоне в два раза меньше чем в селитебной зоне города, однако при этом отсутствуют статистически значимые различия между зонами по данному показателю.

Следует отметить, что техническая всхожесть и энергия прорастания семян у особей ели колючей в парковой зоне имели нулевые значения (прорастание семян не произошло). Однако в насаждениях селитебной зоны эти показатели составили 70 и 74% соответственно (таблица 7.1).

Несмотря на отличающиеся количественные и качественные показатели семенного материала в зависимости от условий произрастания, статистически значимых различий выявлено не было. Исследования выявили, что семенной материал интродуцента обладает неустойчивыми качественными показателями, которые, по всей видимости, зависят от индивидуальных особенностей особей и условий произрастания. Однако, как количественные, так и качественные показатели не превышают таковых показателей семенного материала ели сибирской (Наставления по лесосеменному делу в РФ, 1994).

В связи с отсутствием у ели колючей естественного вегетативного размножения (Bongarten, Hanover, 1986) и удовлетворительными качественными показателями семенного материала можно предположить, что данный вид дерева не станет инвазионным и его можно использовать при создании искусственных еловых фитоценозов УР.

При масштабном использовании семенного материала ели колючей важным элементом является изучение наличия паразитных грибов. Для чего необходимы дополнительные исследования по определению фитопатологического состояния семян в соответствии действующих стандартов. Такой подход позволяет не только повысить приживаемость посадочного материала, но и предотвратить потенциальные экономические потери, связанные с гибелью сеянцев и последующим снижением продуктивности еловых фитоценозов. Своевременная диагностика фитопатогенной микрофлоры способствует разработке эффективных мер профилактики и борьбы с инфекциями на ранних стадиях, что является важным моментом сохранения биоразнообразия (Орлов, Малаховец, 1965; ГОСТ 13056.5-76; ГОСТ 50617-93).

Таблица 7.1. Морфометрические и качественные показатели шишек и семян ели колючей (*Picea pungens* Engelm.) в городских условиях

Длина макро- стробил, см	Диаметр мак- ростробил, см	Масса макро- стробил, г	Кол-во семян в одной макростро- биле, шт.	Масса семян в одной макро- стробиле, г	Удельный вес семян, г/см ³	Техническая всхожесть, %	Энергия прорас- тания, %
ЦПКиО им. С.М. Кирова							
7,25±0,86	2,98±0,35	6,72±0,93	113,60±12,98	0,38±0,04	0,17±0,01	0	0
7,34-7,74*	2,73-3,23	6,05-7,38	104,31-122,89	0,35-0,4	0,04-0,30		
Жилой мкр. «Север»							
7,57±0,21	2,23±0,21	9,73±2,74	180,67±95,63	0,34±0,22	0,35±0,06	74,00±8,00	70,00±10,00
7,05-7,08	1,72-2,75	2,92-16,53	56,89-418,23	0,21-0,88	0,16-0,46	66,00-82,00	60,00-80,00

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

В связи с полученными данными ель колючая обладает удовлетворительными репродуктивными способностями, позволяющими производить посадочный материал в климатических условиях УР (Ведерников, Бухарина, Журавлева и др., 2016; Vedernikov, Bukharina, 2016). Вместе с тем, выявленные неустойчивые показатели качества семян предполагают, что данный вид не станет инвазионным. Это подтверждается многолетним опытом использования ели колючей в озеленении урбанизированных территорий.

Анализы по общему содержанию экстрактивных веществ выявили незначительные отличия между интродуцированным и аборигенным видами ели, но были получены данные по различию в компонентном составе смолистых соединений. При этом выявлены более высокие показатели содержания танинов в побегах, в сравнении с местными видами.

Отсутствие статистической разницы по приросту (объему и высоте) (Алексеенко, Ведерников, 2013; Бухарина, Ведерников, Пашкова, 2016), различие в компонентном составе смолистых соединений и более высокое содержание танинов (Пашкова, Ведерников, 2015), в сравнении с местными видами ели, позволяет предположить, что ель колючая является перспективным кодоминантным спутником для формирования многокомпонентных искусственных еловых фитоценозов в условиях распространения дендрофагов. Между тем аборигенные виды ели, и ель колючая предъявляют одинаковые требования к условиям произрастания, что позволяет максимально унифицировать хозяйственные уходы за создаваемыми искусственными сообществами. Корневая система ели колючей способна к проникновению в более глубокие горизонты почвы, чем корневая система ели сибирской, отличающейся поверхностным расположением (Алексеенко, Пашков, Ведерников и др., 2013; Бухарина, Пашкова, Ведерников и др., 2015).

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*

(КС145883.1). Интенсивность развития микоризной инфекции у корней ели колючей составляет 27 % (рисунок 7.6).

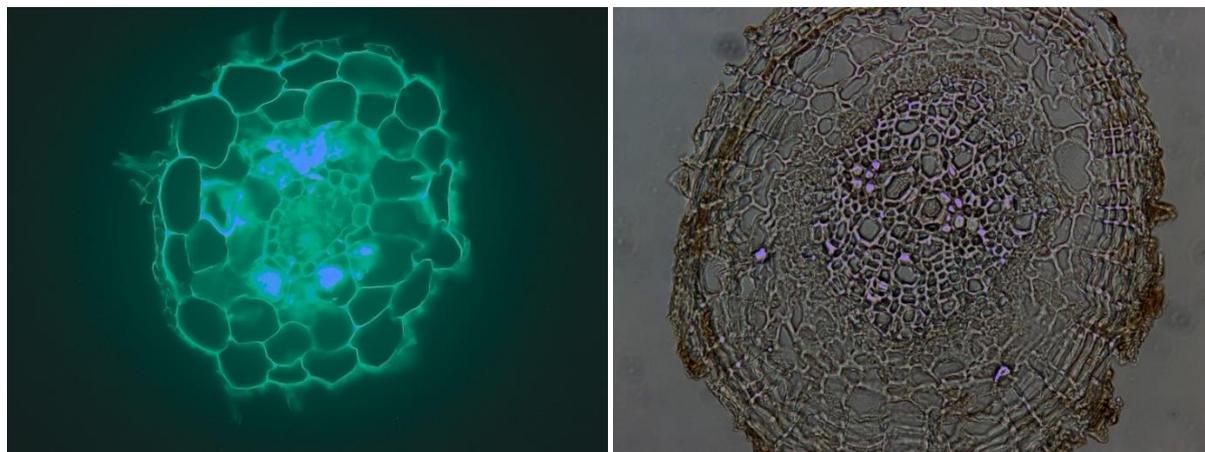


Рисунок 7.6. Поперечный срез корней ели колючей (*Picea pungens* Engelm.) с эндотрофными грибами (люминесцентная микроскопия и 200 кратное увеличение)

Особенности морфологии корневой системы ели колючей (более глубокое залегание) и способности к микоризообразованию (Двоглазова, Камашева, Ведерников и др., 2013) с эндотрофными грибами в сравнении с елью сибирской свидетельствует о различии в жизненной стратегии (Ведерников, Пашков, Алексеенко и др., 2013; Bukharina, Vedernikov, Kamasheva et al, 2014). Это подтверждается и различием экстрактивных соединений у *P. pungens* и *P. obovata*. Данное обстоятельство позволяет предположить о минимальной конкуренции между видами за элементы минерального питания и более высокой устойчивости дерева к негативным факторам среды.

В целом синтез экстрактивных соединений у рода *Picea*, можно рассматривать как экофизиологический ответ растительного организма на действие различных стрессовых факторов (абиотические) (Pukacki, Kaminska-Rozek, 2013; Angelcheva, Mishra, Antti et al, 2014; Dhuli, Rohloff, Strimbeck, 2014), в том числе на повреждения патогенными организмами (Chalker-Scott, Fuchigami, 1989; Боброва, Сидоченко, 2019). В зависимости от природы фактора растительными организмами синтезируются те или иные вещества.

Так, например, некоторые короеды (*I. typographus*, *I. pini* и *I. paraconfusus*) используют смолистые компоненты (мирцен и α -пинен) в синтезе феромонов, и поэтому их могут больше привлекать особи растений с соответствующим составом (Fäldt, 2000).

Исследования по влиянию различных групп экстрактивных соединений на грибы выявил, что смолистые соединения подавляют жизнедеятельность грибных организмов (рисунок 7.7) (приложение У).

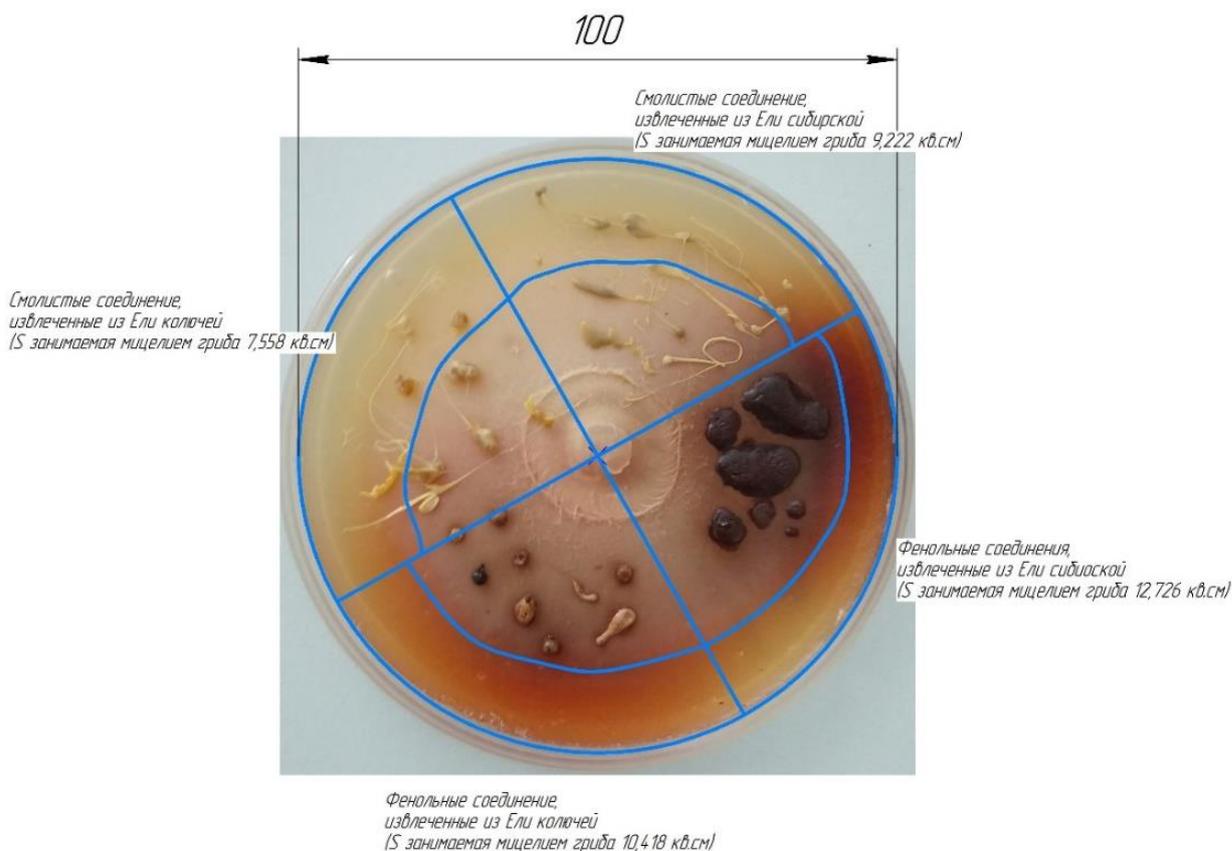


Рисунок 7.7. Рост *Fusarium oxysporum* в среде с добавлением смолистых и фенольных соединений ели колючей (*Picea pungens* Engelm.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

(расчет площади мицелия осуществлен при помощи системы САПР КОМПАС-3D)

Таким образом роль смолистых соединений у представителей рода *Picea*, в основном, связана с подавлением грибных и иных патогенных организмов.

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 сравнении с фенольными веществами (рисунок 7.8).

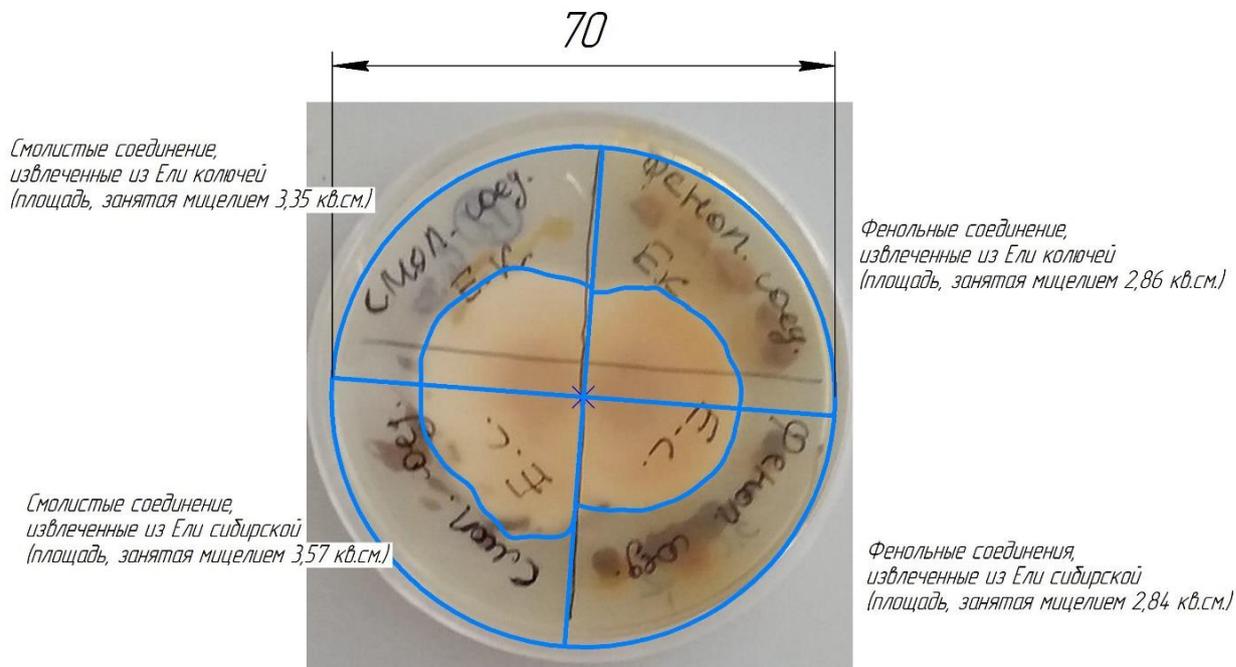


Рисунок 7.8. Рост *Fusarium equiseti* в среде с добавлением смолистых и фенольных соединений ели колючей (*Picea pungens* Engelm.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)

(расчет площади мицелия осуществлен при помощи системы САПР КОМПАС-3D)

Полученные результаты свидетельствуют о способности ряда организмов нивелировать подавляющее действие экстрактивных соединений. Данное явление также отмечается в работах других исследователей (Rautio, Sipponen, Lohi et al, 2011).

Следует отметить, что представители рода *Fusarium* выступают не только как патогены, но и как эндотрофные организмы. Следовательно, грибы рода *Fusarium* должны обладать механизмами «внедрения» в клеточную структуру, а значит преодолевать механизмы защиты растения.

Для более детальных исследований по устойчивости данного растения к патогенной грибной флоре, способности совместного произрастания с елью си-

бирской, подбор способов смешения в различных биогеоценотических условиях, необходимы масштабные исследования в естественных фитоценозах.

7.2 Обоснование принципов устойчивого развития елового фитоценоза

Большое значение для обоснования экологических требований и критериев к хозяйственным мероприятиям имеет понимание природы лесных фитоценозов на разных уровнях ее организации. Закономерности пространственных и временных межуровневых связей в фитоценозе имеет определяющее значение при планировании создания искусственных фитоценозов и прогнозирования их поведения.

Лесные фитоценозы подвержены влиянию меняющихся абиотических факторов, особенно ярко проявляющиеся на фоне глобального изменения климата. Изменение климата является важнейшим вызовом для устойчивого управления природными фитоценозами должностными лицами (Yousefpour et al, 2017). В условиях парникового эффекта последствия могут лежать как в положительной плоскости (появление новых видов, усложнение систем, повышение продуктивности), так и в отрицательной (исчезновение наиболее уязвимых видов и целых сообществ) (Robinet, Roques, 2010; Allen et al, 2010; Hanewinkel et al, 2012).

Новые обстоятельства диктуют необходимость разработки новых научных подходов для управления природно-техногенными системами. В странах Западного мира предложены новые управленческие решения, которые также могут использоваться на территории РФ при создании искусственных фитоценозов (Volte et al, 2009):

1. Активная адаптация. Активное вмешательство в лесные фитоценозы путем применения рубок ухода, направленные на изменение структуры и состава сообщества, более устойчивого к последствиям изменения климата (на территории РФ применима в эксплуатационных лесах);

2. Пассивная адаптация. Использование процессов адаптации, таких как естественная преемственность и миграция видов. Затраты на ввод сводятся к минимуму и возможности контроля состава, структуры и функционирования фитоценозов сокращаются (на территории РФ больше применима в ОЗУ, защитных лесах, а также особо-охраняемых территориях);

3. Сохранение структуры фитоценоза. Поддержание постоянной пространственной структуры лесного фитоценоза даже в условиях возросшего давления сукцессии из-за изменений окружающей среды (на территории РФ применима на особо-охраняемых территориях с особым режимом охраны).

Выбор стратегии должен быть обусловлен не только решаемой задачей, но социально-экономической ролью лесных фитоценозов региона. Одним из важнейших способов сохранения еловых фитоценозов УР – это сочетание всех трех стратегий, включающих рубки ухода, естественный отбор и сохранение пространственной структуры елового фитоценоза.

Рубки ухода в лесных фитоценозах одно из основных хозяйственных мероприятий, как правило, направленные на целевое выращивание древесины. В соответствии «Об утверждении Правил ухода за лесами» (Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ № 534) современная трактовка рубок ухода подразумевает не только формирование высокопроизводительных сообществ хозяйственно-ценных видов, но и уход за лесными фитоценозами для сохранения их полезных функций и поддержания их в устойчивом состоянии.

В процессе рубок ухода создаются мозаичные условия среды и более выраженный контагиозный характер распределения растительности (в том числе кустарникового и травяного ярусов) в фитоценозе. При планировании рубок ухода необходимо учитывать особенности окружающей среды, количественного и качественного состояния молодого поколения хвойных видов (Мелехов, 2002). Последующее возобновление фитоценоза зависит от соотношения размеров и пространственного размещения фрагментов вырубки, сказывающихся на неодинаковом повреждении почвы, наличия иных видов древесных растений (в т.ч. кустарников).

В зависимости от качественного состояния фрагментов вырубки в пределах определенного лесного биогеоценоза того или иного региона формируются в дальнейшем разные парцеллы растительного сообщества (Обыденников, 1983; Обыденников, Рожин, 1995; Обыденников, Тибуков, 1996). От размеров и встречаемости фрагментов парцелл растительности, образовавшихся в процессе рубки зависит комплексный показатель условий среды для возобновления лесного фитоценоза (Мелехов, 2002). Для научного обоснования требований к параметрам рубок целесообразно использовать показатели, которые учитывали бы выявленные связи в лесном фитоценозе и одновременно отражали в целом ее качественное состояние.

Одним из важнейших критериев экологической оценки проводимых рубок является встречаемость и качество молодого поколения древесных видов доминантов фитоценоза. Данный показатель является параметром оценки возобновления лесного фитоценоза, позволяющего прогнозировать состав и продуктивность сообщества (Мартынов, 1996).

Немаловажным элементом при планировании рубок являются эдафические условия (Altieri et al, 2018). В пределах того или иного географического региона почва способствует формированию фитоценоза определенного состава, морфологической структуры и продуктивности.

В соответствии с Лесным кодексом РФ (Лесной кодекс, 2006) организации, осуществляющие планирование и использование ресурсов лесного фитоценоза, обязаны обеспечить неисчерпаемое и главное рациональное использование всех его компонентов. Одной из важнейших задач лесопользования является обеспечение эксплуатационного запаса древесины и темпов ее прироста. При этом рубки должны сопровождаться лесовозобновлением, а также направлены на сохранение и усиление защитных и иных функций лесного фитоценоза. Выбор способа, метода и формы рубки должны определяться особенностями видового состава древесного яруса, его санитарным состоянием, особенностями строения кустарникового яруса, экономической целесообразностью, а также экологиче-

ской и социальной ролью лесного фитоценоза (Азаренок, Залесов, 2015; Pretzsch, 2017; Mina et al, 2017).

Согласно проведенным почвенным анализам в исследуемых фитоценозах выявлено преобладание дерново-среднеподзолистых почв, легко- и среднесуглинистые. Реакция почвенного раствора колеблется от сильно кислой (3,3 ед. рН) до средней (5,2 ед. рН). В дерново-подзолистых почвах наблюдается низкое содержание органического вещества от 2,0 до 5,4% и малое содержание основных химических элементов.

Оптимальными химическими параметрами почв для роста сеянцев хвойных считаются: рН почвы 5,0-5,5; содержание органического вещества (гумуса) не менее 3,1-4,0%; подвижных форм фосфора и калия более 8 мг/100 гр. (Ведерников, Сахнов, 2004). Сравнительные данные основных химических показателей почв представлены на рисунке 7.9.

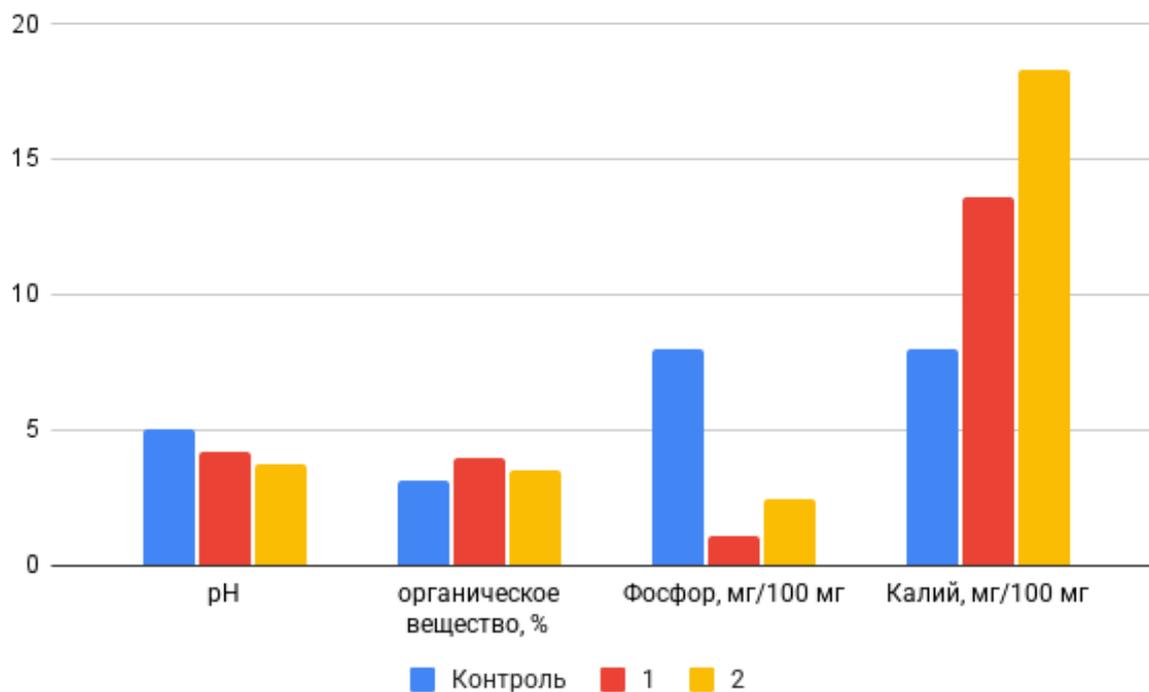


Рисунок 7.9. Сравнительные данные агрохимических показателей дерново-среднеподзолистых почв

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

Несмотря на то, что некоторые химические показатели исследуемых почв выше контрольных, в целом исследуемые эдафические условия далеки от оптимальных значений. Подобное состояние почв, а также особенности пространственной структуры елового фитоценоза (высокая густота и сомкнутость крон) – факторы, ограничивающие развитие нижних ярусов, в т.ч. молодого поколения ели. Данные по состоянию, видам и размерам кустарникового яруса, травяного яруса и характеристика молодого поколения деревьев (подрост) представлены в таблице 7.2.

Таблица 7.2. Характеристика нижнего яруса на пробных площадях

Лесничество	№ПП*	Состав	Относительная полнота	Характеристика нижнего яруса яруса
Подтаежная зона				
Можгинское	1	9Е1П+ Лп	0,6	Подрост редкий: ель, липа, 1500 шт./га (3,0 м). Подлесок редкий: лещина, рябина, бузина (2,0 м). ЖНП редкий: хвощ, орляк, кислица, копытень.
Можгинское	2	9Е1П	0,5	Подрост редкий, неблагонадежный: ель, 500 шт./га. (3,0 м). Подлесок редкий: рябина (0,5 м). ЖНП редкий: хвощ, кислица, копытень, осока.
Можгинское	3	9Е1С+ Б	0,9	Подрост куртинами, редкий, неблагонадежный: ель, менее 500 шт./га (0,5 м). Подлесок редкий: лещина, дуб (0,5 м). ЖНП: кислица, копытень, редко - брусника, костяника.
Яганское	1	10Е+П	0,2	Подрост отсутствует. Подлесок редкий: рябина обыкновенная, малина лесная, ива козья. (1,5-2 м). ЖНП: осот полевой, ежа сборная, мятлик луговой, клевер гибридный, хвощ лесной, папоротник орляк.
Яганское	2	10Е	0,1	Подрост редкий, благонадежный: Ель менее 500 шт./га (1,5м.); Подлесок густой: осина, рябина, крушина, черемуха, бузина (2,0 м); ЖНП густой: звездчатка, сныть, орляк, пушица, кислица, осока.
Яганское	3	10Е	0,2	Подрост отсутствует. Подлесок отсутствует. ЖНП: осот полевой, ежа сборная, мятлик луговой, клевер гибридный, хвощ лесной, папоротник орляк.

Продолжение таблицы 7.2.

Лесничество	№ПП*	Состав	Относительная полнота	Характеристика нижнего яруса яруса
Завьяловское	1	9Е1П+ Б	0,3	Подрост редкий, неблагонадежный: ель (1,0 м), береза, осина (2,0 м). Менее 500 шт./га; Подлесок: Бересклет, шиповник, черемуха (1 м); ЖНП редкий: хвощ, орляк, кислица, осока, клевер, осот, пушица.
Завьяловское	2	9Е1П+ Б	0,3	Подрост редкий, неблагонадежный: ель (0,5 м), береза (1,0 м) менее 500 шт./га.; Подлесок отсутствует; ЖНП редкий: хвощ, орляк, кислица, копытень, мятлик луговой, клевер гибридный.
Завьяловское	3	9Е1П+ Ос	0,7	Подрост: ель, пихта – 1000 шт./га. (2,0 м). Подлесок редкий: рябина, бересклет (1,0 м). ЖНП редкий: кислица, копытень, брусника
Таежная зона				
Якшур-Бодьинское	1	7Е1П 1Б1О с	0,2	Подрост редкий, неблагонадежный: пихта (0,5 м); Подлесок: Бересклет, шиповник (0,5 м); ЖНП редкий: хвощ, орляк, осока, черника.
Якшур-Бодьинское	2	9Е1О с+П	0,5	Подрост отсутствует; Подлесок отсутствует; ЖНП редкий: хвощ, орляк, кислица, мятлик луговой, клевер гибридный, местами ежа сборная, подмаренник мягкий.
Якшур-Бодьинское	3	8Е2П	0,8	Подрост неблагонадежный: пихта – 500 шт./га (1,5 м). Подлесок редкий: рябина, бересклет (0,5 м). ЖНП редкий: кислица, копытень, мох сфагнум.
Игринское	1	8Е2П	0,5	Подрост отсутствует. Подлесок отсутствует. ЖНП редкий: кислица обыкновенная.
Игринское	2	9Е1П	0,7	Подрост редкий, благонадежный: Ель менее 500 шт./га (0,5 м); Подлесок редкий: рябина, черемуха, бузина (1,0 м); ЖНП густой: звездчатка, орляк, пушица, кислица.
Игринское	3	8Е2П	0,6	Подрост редкий, неблагонадежный: пихта 500 шт./га, (1,0 м). Подлесок отсутствует. ЖНП: хвощ лесной, папоротник орляк, кислица.
Кезское	1	8Е2П	0,6	Подрост редкий: ель, липа, 1500 шт./га (3,0 м). Подлесок редкий: рябина, бузина (1,5 м). ЖНП редкий: хвощ, орляк, кислица, копытень.

Лесничество	№ПП*	Состав	Относительная полнота	Характеристика нижнего яруса яруса
Кезское	2	9Е1П	0,6	Подрост редкий, неблагонадежный: ель, 500 шт./га (3,0 м). Подлесок редкий: рябина (0,5 м). ЖНП редкий: хвощ, кислица, копытень.
Кезское	3	8Е2П	0,5	Подрост куртинами, редкий, неблагонадежный: пихта, менее 500 шт./га (0,5 м). Подлесок редкий: малина, рябина (0,5 м). ЖНП: кислица, копытень, мхи (ритидиладельфус)

В исследуемых фитоценозах нижний ярус (подрост и подлесок) получил свое развитие по опушкам или «окнам» в древесном ярусе, образовавшимся в результате гибели деревьев из основного полога (экотонная зона). Редкий подлесок или его отсутствие обусловлено особым микроклиматом елового фитоценоза. Кислые почвы, низкое содержание атмосферной и почвенной влаги, недостаток освещенности лимитирует развитие нижнего яруса (подроста, подлеска, травяного покрова).

В связи с чем для поддержания в устойчивом состоянии искусственных еловых фитоценозов республики необходимо проведение рубок ухода для формирования «окон» в древесном ярусе. Удаление части деревьев оптимизирует инсоляционный режим, способствует доступу атмосферной влаги, что в целом благоприятно скажется на всем фитоценозе. Однако высокоинтенсивные рубки в еловых фитоценозах неприменимы, т.к. ведут к резким нарушениям природных факторов. Для поддержания в устойчивом состоянии еловых фитоценозов необходимо внедрение хозяйственных мероприятий (рубок ухода) низкой интенсивности.

В эксплуатационных лесах (как правило это искусственные – лесные культуры) уход за фитоценозом проводится для повышения продуктивности деревьев и получения товарной и балансовой древесины. Поэтому в таких фитоценозах практикуются рубки средней и высокой интенсивности (до 50%). Рубки

ухода низкой интенсивности в еловых фитоценозах применимы для естественных, природных фитоценозов и направлены на поддержание их устойчивости.

Немаловажным аспектом при проведении рубок ухода являются принципы отбора растений. При назначении деревьев в рубку необходимо не только учитывать их биологические особенности, но и давать им хозяйственную оценку. В эксплуатационных лесах рубки ухода формируют совокупность деревьев с лучшими товарными качествами древесины (балансовая древесина). В этих условиях важными критериальными оценками являются полнодревесность ствола, развитие кроны, степень очищения ствола от сучьев и др. В полной мере, при проведении рубок ухода в эксплуатационных лесах, морфологические параметры оставляемых и удаляемых деревьев отражает классификация Крафта (Мелехов, 2002).

Напротив, при рубках ухода в защитных лесах и в ОЗУ наиболее ценными деревьями, за которыми желателен уход, являются растения, обладающие более высокой устойчивостью к неблагоприятным факторам окружающей среды. В этом случае объектом ухода должны выступать растения, отличающиеся экофизиологическими особенностями, в т.ч. для ели сибирской – высоким содержанием экстрактивных веществ в древесине. Классические методы отбора растений для защитных лесов, когда оставляются самые крупные и производительные особи, в условиях развития патогенных организмов, неприемлем. По результатам наших исследований, в местах массового размножения короедатипографа, повреждаются растения высокой продуктивности (более половины погибших растений приходится на очень крупные (I), крупные (II) и средние (III) растения), в связи с низким содержанием биологически активных соединений в древесине.

С целью формирования елового фитоценоза с высокой устойчивостью объектами ухода должны выступать растения с высоким содержанием экстрактивных веществ в древесине. В этом случае наиболее эффективной дифференциацией является разреживание фитоценоза по верховому типу.

Верховой тип разреживания характеризуется, преимущественно выборкой деревьев из древесного яруса. Как правило, при данном методе, удаляют деревья нежелательные (фаутные, нецелевые). Несмотря на то, что верховой принцип отбора растений рекомендованы для фитоценозов с видовой насыщенностью и сложной (многоярусной) структурой они применимы и для фитоценозов с иной структурой (Мелехов, 2002; Залесов, 2020). В связи с тем, что это низкоинтенсивные рубки, они предлагаются для защитных лесов и особо-защитных участков, возрастная группа – средневозрастные и приспевающие.

Таким образом, цель рубок ухода в защитных лесах и в ОЗУ – формирование концепции «вечного леса», когда принудительно удаляются наиболее крупные, возрастные особи. Единицей для приложения усилий становится не в целом фитоценоз, а индивидуумы, слагающие его. В наибольшей степени вышеупомянутым функциям, отвечают разновозрастные и сложные по пространственной структуре фитоценозы.

В процессе проведения рубок ухода еловых фитоценозов республики необходимо создавать условия для возобновления ели с высокими показателями устойчивости к дендрофагам и иным негативным условиям не зависимо от их возраста.

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

По результатам описаний еловых фитоценозов, как в подтаежной, так и в таежной зоне республики все они относились к одному биогеоценолотическому типу – кисличному типу. По пространственной структуре фитоценоза все исследуемые участки, однотипные (средневозрастные, с одним древесным ярусом и с низкой видовой насыщенностью). В связи с этим, предлагаемые хозяйственные мероприятия предназначены для зеленомошной биогеоценолотической группы. По пространственной структуре фитоценозы д.б. с одним видом доми-

нантом, по возрасту – средневозрастные (Ведерников, Загребин, Бухарина и др., 2021; Ведерников, 2021б).

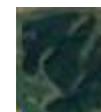
С учетом проанализированных данных, а также руководствуясь теоретическими знаниями и полученным практическим опытом, можно предложить ряд мероприятий по оптимизации санитарного и фитопатологического состояния еловых фитоценозов в границах изученных территорий, различающихся природными особенностями.

На юге УР, в подтаежной зоне встречаются плодородные серые лесные почвы. Эта особенность способствовала более активному развитию сельского хозяйства и отторжению земель у леса. В связи, с чем для юга УР характерна низкая лесистость и территориальная фрагментация лесных фитоценозов. Лесной фонд в большинстве лесничеств юга, представлен обособленными участками, располагающимися между земель сельскохозяйственного назначения, приуроченными к понижениям рельефа, склонам балок и иным неоднородным участкам. Богатство минеральными веществами, мелкодисперсный механический состав почв (глины, суглинки) и приуроченность насаждений к выходам грунтовых вод (родники, формирующие проточное увлажнение) благоприятно сказались на формирование высокопроизводительных еловых фитоценозов. На рисунке 7.10 представлено расположение фрагментированных участков лесных фитоценозов в подтаежной зоне УР.

В связи с расположением на неоднородных участках рельефа большинство таких сообществ относятся к особо-защитным участкам (далее – ОЗУ). По категориям ОЗУ такие участки относят – к берегозащитным, почвозащитным участкам леса, расположенным вдоль водных объектов, склонов оврагов. В результате проведение большинства хозяйственных мероприятий на таких участках запрещены лесным законодательством (Лесной Кодекс РФ, 2006) (таблица 7.3).



Условные обозначения



- земли лесного фонда



- земли сельскохозяйственного назначения



- дороги автомобильные



- населенные пункты

Рисунок 7.10. Земли лесного фонда, расположенные в северо-восточной части Яганского лесничества

Таблица 7.3. Ограничения по хозяйственным мероприятиям по видам особо защитных участков лесов

№	Виды особо-защитных участков леса	Ограничения использования особо-защитных участков леса
1.	Берегозащитные, почвозащитные участки лесов, расположенных вдоль водных объектов, склонов оврагов	<p>Запрещается:</p> <p>проведение сплошных рубок лесных насаждений, за исключением:</p> <ul style="list-style-type: none"> - сплошных рубок, когда выборочные рубки не обеспечивают замену лесных насаждений, утрачивающих свои рудообразующие, водоохранные, санитарно-гигиенические, оздоровительные и иные полезные функции, на лесные насаждения, обеспечивающие сохранение целевого назначения защитных лесов и выполняемых ими полезных функций; - сплошных рубок в целях, предусмотренных пунктами 1...4 части 1 статьи 21 Лесного кодекса РФ, в случаях, если строительство, реконструкция и эксплуатация объектов, не связанных с созданием лесной инфраструктуры, для целей, предусмотренных пунктами 1...4 части 1 статьи 21 Лесного кодекса РФ, не запрещены или не ограничены в соответствии с законодательством РФ; проведение выборочных рубок за исключением случаев вырубки погибших и поврежденных лесных насаждений.
2	Опушки лесов, граничащие с безлесными пространствами	<p>Запрещается: проведение сплошных рубок лесных насаждений, за исключением:</p> <ul style="list-style-type: none"> - сплошных рубок, когда выборочные рубки не обеспечивают замену лесных насаждений, утрачивающих свои средообразующие, водоохранные, санитарно-гигиенические, оздоровительные и иные полезные функции, на лесные насаждения, обеспечивающие сохранение целевого назначения защитных лесов и выполняемых ими полезных функций; - сплошных рубок в целях, предусмотренных пунктами 1...4 части 1 статьи 21 ЛК РФ, в случаях, если строительство, реконструкция и эксплуатация объектов, не связанных с созданием лесной инфраструктуры, для целей, предусмотренных пунктами 1...4 части 1 статьи 21 ЛК РФ, не запрещены или не ограничены в соответствии с законодательством РФ; проведение выборочных рубок за исключением случаев вырубки погибших и поврежденных лесных насаждений.

№	Виды особо-защитных участков леса	Ограничения использования особо-защитных участков леса
3	Места обитания редких и находящихся под угрозой исчезновения диких животных	<p>Запрещается:</p> <p>проведение сплошных рубок лесных насаждений, за исключением:</p> <ul style="list-style-type: none"> - сплошных рубок, когда выборочные рубки не обеспечивают замену лесных насаждений, утрачивающих свои средообразующие, водоохранные, санитарно-гигиенические, оздоровительные и иные полезные функции, на лесные насаждения, обеспечивающие сохранение целевого назначения защитных лесов и выполняемых ими полезных функций; - сплошных рубок в целях, предусмотренных пунктами 1-4 части 1 статьи 21 Лесного кодекса РФ, в случаях, если строительство, реконструкция и эксплуатация объектов, не связанных с созданием лесной инфраструктуры, для целей, предусмотренных пунктами 1-4 части 1 статьи 21 Лесного кодекса РФ, не запрещены или не ограничены в соответствии с законодательством Российской Федерации; <p>проведение выборочных рубок за исключением случаев вырубki погибших и поврежденных лесных насаждений.</p>
4	Др. особо защитные участки лесов: лес, расположенный среди безлесных пространств; лес вокруг глухариных токов; полосы лесов по берегам рек, заселенных бобрами; медоносные участки лесов; участки лесов вокруг санаториев и др. оздоровительных учреждений; участки лесов вокруг сельских населенных пунктов и садовых товариществ	<p>Запрещается:</p> <p>проведение сплошных рубок лесных насаждений, за исключением:</p> <ul style="list-style-type: none"> - сплошных рубок, когда выборочные рубки не обеспечивают замену лесных насаждений, утрачивающих свои средообразующие, водоохранные, санитарно-гигиенические, оздоровительные и иные полезные функции, на лесные насаждения, обеспечивающие сохранение целевого назначения защитных лесов и выполняемых ими полезных функций; - сплошных рубок в целях, предусмотренных пунктами 1-4 части 1 статьи 21 Лесного кодекса РФ, в случаях, если строительство, реконструкция и эксплуатация объектов, не связанных с созданием лесной инфраструктуры, для целей, предусмотренных пунктами 1-4 части 1 статьи 21 Лесного кодекса РФ, не запрещены или не ограничены в соответствии с законодательством Российской Федерации; <p>проведение выборочных рубок за исключением случаев вырубki погибших и поврежденных лесных насаждений.</p>

По проведенным исследованиям к таким участкам относятся ПП1 и ПП2 Яганского лесничества. Несомненно, интенсивная хозяйственная эксплуатация

подобных фитоценозов невозможна, в силу неоченимой экологической и средорегулирующей роли. Таким образом, в особо-защитных участках леса запрещены сплошные рубки, а также применение средств химической защиты растений. В этой связи особо-защитные участки леса и защитные леса являются местами развития и распространения вредителей и болезней леса, в т.ч. короедов.

По результатам проведенных исследований нами выявлена особенность поражения дендрофагами продуктивных особей в еловом фитоценозе (Zagrebin, Vedernikov, 2021; Ведерников, 2023). Причинами данного явления могут быть множество факторов: поверхностное расположение корней и неспособность корневой системы обслуживать развитую надземную массу, несовершенство проводящей системы голосеменных (наличие трахеид), выбор в качестве объектов заселения со стороны короедов более крупных особей и др. Растения, обладающие высокой производительностью, обладают менее совершенной иммунной системой. Растения с меньшими приростами способны варьировать физиологические параметры организма и соответственно обладают более высокими приспособительными реакциями. По нашим исследованиям доля таких растений в еловых фитоценозах составляет 20% от общего количества особей.

В связи с существующим лесными законодательными ограничениями в РФ рубки ухода и рубки спелых и перестойных в защитных лесах и на особо-защитных участках, как правило, запрещены, кроме некоторых исключений, обозначенных в таблице 7.3. Особенно это касается такой категории особо-защитных участков леса, как берегозащитные, почвозащитные участки лесов, расположенных вдоль водных объектов, склонов оврагов, где запрещены выборочные рубки за исключением случаев вырубки погибших и поврежденных участков леса.

С целью минимизации выявленного негативного явления необходимо внедрение рубок ухода, направленных на восстановление еловых фитоценозов (Минниханов, 1998). Предлагаемая рубка направлена на улучшение инсоляционного режима в фитоценозе, оптимизацию почвенных условий за счет снижения конкуренции между особями.

Высокая интенсивность рубки снизит ветровую устойчивость елового фитоценоза (поверхностная корневая система ели снижает устойчивость отдельных особей к ветру) на глинах и суглинках (тяжелые почвы), нивелируется их противозерозионная роль, а также может стимулировать развитие травяного покрова. В связи с чем, рекомендуемая интенсивность рубки до 15% по запасу. Схема и параметры предлагаемой рубки представлены на рисунке 7.11.

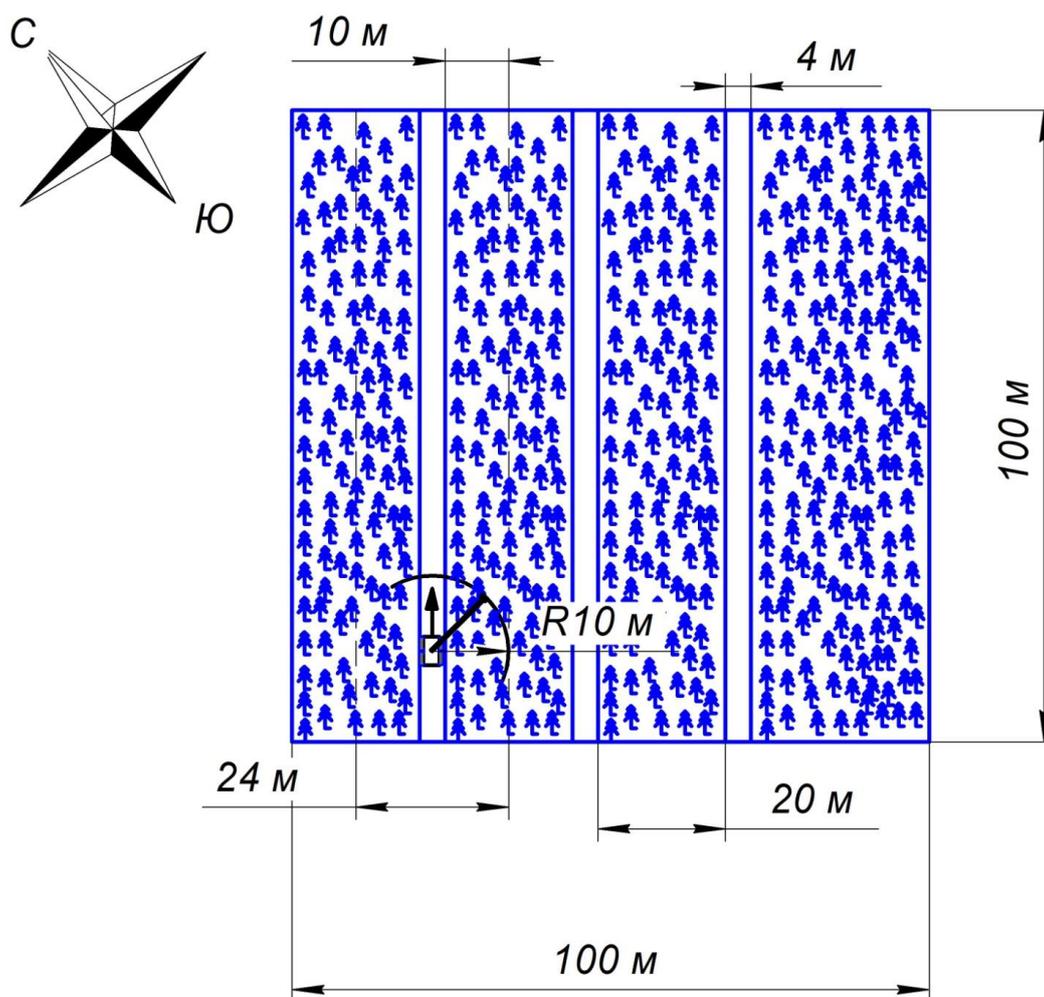


Рисунок 7.11. Схема организации рубки ухода в еловых фитоценозах на территории Удмуртской Республики

Предлагаемая рубка должна осуществляться узкими делянками шириной 4 м., на которой удаляются деревья в один прием и делянки шириной 20 м., с которых удаляются деревья 4-5 категории санитарного состояния (усыхающие и погибшие), а также деревья I группы продуктивности по Б.Д. Жилкину, с общей интенсивностью рубки до 15% по запасу.

Пример расчета параметров предлагаемой рубки произведен на основе данных пробной площади, незатронутой патогенными организмами (Кез ПП 2). На пробной площади, размером 1 га, произрастает 633 дерева. Состав фитоценоза 8Е2П, относительная полнота 0,8. Средний диаметр ствола ели – 22,2 см, пихты – 22,5 см. С учетом активной механизации проведение рубки ухода будет осуществляться с помощью лесозаготовительной техники. В этом случае еловый фитоценоз должен делиться на делянки шириной 4 м для сплошного удаления деревьев и 20 м для выборочного удаления.

С учетом ширины делянки для сплошного удаления деревьев общая вырубаемая площадь на 1 га составит 0,12 га ($4 \text{ м} \times 100 \text{ м} \times 3 \text{ шт.}$) или 12% от площади фитоценоза. В процессе данной рубки будет удалено 76 деревьев из них ели – 63 шт., пихты – 13 шт. с общим объемом древесины $30,4 \text{ м}^3$. По объему древесной фитомассы на ель будет приходиться $25,2 \text{ м}^3$, а на пихту – $5,2 \text{ м}^3$. С учетом того, что общий объем древесной фитомассы на пробной площади составляет $253,2 \text{ м}^3$, то $30,4 \text{ м}^3$ будет составлять 12% от всего запаса (3% по запасу древесной фитомассы будут удаляться деревья I группы продуктивности из делянок шириной 20 м). Относительная полнота в процессе данных мероприятий упадет на 0,1 единицу и составит 0,7 (густота фитоценоза 538 шт./га). Направление делянки должно быть перпендикулярно преобладающим ветрам с отклонением не более 30° .

Рубку необходимо проводить в зимний период для предотвращения распространения патогенных грибов и с целью сохранения молодого поколения доминантов. В республике в марте месяце наблюдается наиболее высокий снежный покров, когда и рекомендуется проведение рубки. В процессе рубки будут образовываться отходы, классифицирующийся как отходы лесозаготовок. В соответствии ГОСТ Р 56070-2014 отходы лесозаготовок – это древесные остатки, образующиеся при валке деревьев, очистке их от сучьев, раскрывке хлыстов, разделке долготья и окорке сортиментов.

На основании норматива «Методические указания по определению объемов вторичных древесных ресурсов» (1988) из древесины объемом 38 куб.м. в

процессе лесозаготовки будут образовываться следующие виды отходов и в следующих объемах:

1. Отходы лесозаготовок:

$$V = \frac{Q \times N}{100} \quad (7.1)$$

Где V – объем, образующихся лесосечных отходов, куб.м.

Q – объем вывозки древесины, куб.м.

N – норматив образования лесосечных отходов, % (в соответствии нормативов для УР 14,4 %).

$$38 \times 14,4 / 100 = 5,5 \text{ куб.м.}$$

Таким образом, отходы лесозаготовок (сучья, ветви, вершины) по вырубаемым видам составит 5,5 куб. м.

После заготовки древесины объем хлыстов будет составлять $38 - 5,5 = 32,5$ куб.м.

2. Отходы раскряжевки хлыстов:

$$V = \frac{Q \times N}{100} \quad (7.2)$$

где V – отходы раскряжевки, куб.м.

Q – объем раскряжевки древесины, куб.м.

N – норматив образования отходов раскряжевки древесины, % (в соответствии нормативов для УР 1,5 %).

$$32,5 \times 1,5 / 100 = 0,5 \text{ куб.м.}$$

Отходы раскряжевки (откомлевка, козырьки) по вырубаемым видам составит 0,5 куб. м.

Общий объем порубочных остатков составит, при интенсивности рубки 15 % – 6 куб.м./га.

С учетом особенностей почвообразовательных процессов в еловых фитоценозах порубочные остатки необходимо складировать в кучи для перегнива-

ния, либо измельчение с последующим равномерным их распределением в фитоценозе. Измельчение остатков или их складирование зависит от фитопатогенных условий. При неблагоприятном фитопатогенном фоне порубочные остатки должны измельчаться, в иных случаях – складироваться в кучи. Разложение органики благоприятно скажется на почвообразовательных процессах, путем минимизации подзолообразующего явления и снижения кислотности почвы. Оставляемые порубочные остатки играют важную роль не только в круговороте веществ, но и являются определяющим фактором для жизнедеятельности более чем 7500 видов живых организмов, неразрывно связанных с мертвой древесиной, что приводит к повышению разнообразия биогеоценоза. В настоящее время лесоводы Европы считают большой ошибкой удаление омертвевшей древесины из лесного фитоценоза, т.к. происходит снижение экосистемной его роли. По их данным на 1 га лесного фитоценоза необходимо оставлять 20-50 м³ мертвой древесной фитомассы для «поддержания оптимального уровня мертвой древесины» («to maintain optimal levels of dead wood»). Исследователями также отмечается антагонистические взаимоотношения деструкторов мертвой древесины и патогенных грибов (Jonsson, Ekström, Essenetal, 2016; Radu, Cristian, Lucianetal, 2019; Sandström, Edman, Jonsson, 2020). Другими исследователями обнаружена особенность группировки подроста ели на разлагающихся кучах (Побединский, 1966; Леса России: энциклопедия..., 1995; Мелехов, 1980, 2002; Mambetov, Kelgenbaev, Maysupovaetal, 2018). Следовательно, оставление порубочных остатков будет благоприятно сказываться на всем фитоценозе и последующем естественном возобновлении ели.

Для борьбы с короедами вырубаемая древесина должна оставаться на месте рубок до периода лета короедов (в республике – май) и выполнять функцию «ловчих деревьев». После периода лета в конце мая, начале июня вырубленная древесина должна подвергнуться окорке и вывезена за пределы елового фитоценоза.

Возраст особей ели при котором необходимо проведение подобных рубок ухода, должен составлять 60 лет и более. В возрастном отношении они приме-

нимы как для средневозрастных, так и приспевающих фитоценозов. В таблице 7.4 приведен норматив предлагаемой рубки.

Таблица 7.4. 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 прие́мов, 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

Следует отметить, что шкала отбора деревьев, разработанная Б.Д. Жилкиным применительно к одновозрастным фитоценозам с одним доминантом в древесном ярусе (Жилкин, 1958; Жилкин, 1965; Мелехов, 2002). Предлагаемые низкоинтенсивные рубки в еловых фитоценозах соответствуют принципам экономики замкнутого цикла. Применение цифровых технологий, алгоритмов расчета и глубоких знаний о закономерностях функционирования фитоценозов превращает это мероприятие в инструмент комплексного, рационального и не истощительного использования природных ресурсов.

Большинство российских лесозаготовителей образуют до 40% древесных отходов от объема заготавливаемой биомассы. Несмотря на существование различных технологий их вовлечения в производство, включая био-рефайнинг, не все древесные отходы могут быть эффективно использованы. Например, кора хвойных растений, в том числе ели, имеет рыхлую структуру и насыщена экстрактивными веществами (смолами, фенолами). В результате при переработке древесины кора, ветви и хвоя часто становятся отходами, не вовлекаемыми в производство, что приводит к их накоплению.

Однако кора и ветви, как сложные полисахариды, являются важным источником для функционирования гетеротрофного комплекса фитоценоза. По-

этому образующиеся порубочные остатки следует рассматривать не как отходы, а как элемент поддержания биологического круговорота веществ.

Таким образом, предлагаемые рубки способны решить ряд ключевых вопросов:

- Устойчивое функционирование фитоценозов: борьба с короедами, поддержание биологического круговорота веществ.
- Замыкание производственных циклов: получение пилопродукции, снижение отходов.

Для наиболее эффективной реализации данного подхода необходимо активное внедрение цифровых технологий учета ресурсов и разработка алгоритма их переработки с учетом доступных технологий (Bukharina, Vedernikov, Didmanidze et al, 2025).

7.3 Применение цифровых технологий для повышения устойчивости еловых фитоценозов

Применение предлагаемых технологий рубки призвано минимизировать антропогенное воздействие на лес, обеспечивая сохранность оставляемых растений и целостность фитоценоза. Для этого необходимо использовать цифровые технологии, как например разработанную нами геоинформационную систему управления зеленым фондом «Зеленый код» (RU2023611120). Данная программа позволяет формировать базу данных уникальных растений (паспорт), а также может быть использована при проведении точечного удаления растений или низкоинтенсивных рубок (Бухарина, Ведерников, 2024).

Применение цифровых технологий при проведении низкоинтенсивных рубок апробировано по договору НИОКР от 09.01.2025 г. №1/1.

Для реализации этого проекта проводились работы в три этапа: 1 этап – подготовительные работы; 2 этап – полевые работы; 3 этап – камеральная обработка.

Подготовительные работы включали: подготовку и анализ нормативной базы; подбор и апробирование мобильных приложений для геопозиционирования; определение и уточнение границ объекта; обеспечение топокартами и предварительную их обработку. В основе полевых работ производилось морфологическое описание деревьев на исследуемой территории по следующим критериям: вид/порода; диаметр ствола на высоте 1,3 м; определение возраста методом классов возраста; санитарное состояние деревьев фотографирование объекта; определение координат объекта при помощи мобильного приложения.

Метод классов возраста заключается в делении исследуемых объектов на группы: хвойные, твердолиственные (кольце сосудистые), мягколиственные (рассеяно-сосудистые), кустарники. Продолжительность интервала классов возраста устанавливались следующие: хвойные и твердолиственные – 20 лет; мягколиственные – 10 лет; мягколиственные быстрорастущие (тополя, ивы и др.) – 7 лет; рябина – 5 лет.

Для позиционирования объектов исследования использовались сервисы и ресурсы геоинформационной системы. Для более удобного и быстрого сбора, хранения, анализа и графической визуализации пространственных данных и связанной с ними информации об объектах использовалось мобильное приложение SW Maps. Установка приложения осуществлялась на базе Android, что в последующем позволяла извлекать данные в формате .xlsx (в отличие от IOS). Применение IT-технологий происходило и на этапе сбора первичной информации, её форматирования для дальнейшей загрузки в геоинформационную систему. Для сбора первичной информации использовалось приложение SW Maps с точки зрения сбора и выгрузки первичных данных, включая геопозицию, фотоизображение, данные замеров и экспертной оценки. Собранные данные выгружались в табличный формат по мере накопления данных (рисунок 7.12).

	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X
1	Ortho Height	Instrument Ht	Fix ID	Speed	Bearing	Horizontal Accuracy	Vertical Accuracy	PDOP	HDOP	VDOP	Satellites in View	Satellites in Use	фото	номер	
2	0	0	1	0	0	1,5	8,8	0	0	0	37	34	смирново 2_20250111_115603494.jpg	1	
3	0	0	1	0	0	1,5	9,6	0	0	0	39	35	смирново 2_20250111_115648927.jpg	2	
4	0	0	1	0,079	0	1,5	10,2	0	0	0	30	30	смирново 2_20250111_115818109.jpg	3	
5	0	0	1	0	0	1,6	9,4	0	0	0	37	34	смирново 2_20250111_115916180.jpg	4	
6	0	0	1	0	0	1,5	9,2	0	0	0	35	33	смирново 2_20250111_120027214.jpg	5	
7	0	0	1	0	0	1,4	9,4	0	0	0	40	36	смирново 2_20250111_120114648.jpg	6	
8	0	0	1	0,143	0	1,8	10,5	0	0	0	34	29	смирново 2_20250111_120158319.jpg	7	
9	0	0	1	0,134	0	1,7	11,1	0	0	0	34	31	смирново 2_20250111_120633288.jpg	8	
10	0	0	1	0,202	0	1,6	11,7	0	0	0	37	35	смирново 2_20250111_120817641.jpg	9	
11	0	0	1	0,177	0	1,6	10,3	0	0	0	33	31	смирново 2_20250111_120917692.jpg	10	
12	0	0	1	0,085	0	1,5	10,9	0	0	0	38	36	смирново 2_20250111_121019532.jpg	11	
13	0	0	1	0,109	0	1,6	12,3	0	0	0	34	32	смирново 2_20250111_121055997.jpg	12	
14	0	0	1	0	0	1,4	9,8	0	0	0	37	35	смирново 2_20250111_121145727.jpg	13	
15	0	0	1	0,122	0	1,4	9	0	0	0	36	35	смирново 2_20250111_121217723.jpg	14	
16	0	0	1	0,12	0	1,5	11,5	0	0	0	38	38	смирново 2_20250111_121253145.jpg	15	
17	0	0	1	0,104	0	1,4	11,1	0	0	0	32	32	смирново 2_20250111_121332324.jpg	16	
18	0	0	1	0,112	0	1,6	11,4	0	0	0	31	29	смирново 2_20250111_121356007.jpg	17	
19	0	0	1	0,176	0	1,5	11,6	0	0	0	33	33	смирново 2_20250111_121504102.jpg	17	
20	0	0	1	0	0	1,6	10,2	0	0	0	34	34	смирново 2_20250111_121657254.jpg	19	
21	0	0	1	0,108	0	1,6	9	0	0	0	36	36	смирново 2_20250111_121740050.jpg	20	
22	0	0	1	0	0	1,5	10,3	0	0	0	36	35	смирново 2_20250111_121832519.jpg	21	
23	0	0	1	0,238	0	1,8	12	0	0	0	36	35	смирново 2_20250111_121909763.jpg	22	
24	0	0	1	0	0	1,5	9,9	0	0	0	36	35	смирново 2_20250111_122003175.jpg	23	
25	0	0	1	0,238	0	2,1	13,8	0	0	0	27	27	смирново 2_20250111_122346132.jpg	24	
26	0	0	1	0,286	0	1,5	12,2	0	0	0	35	35	смирново 2_20250111_122424248.jpg	25	
27	0	0	1	0,38	0	1,7	15,4	0	0	0	30	29	смирново 2_20250111_122449419.jpg	26	
28	0	0	1	0,156	0	1,5	12,1	0	0	0	38	36	смирново 2_20250111_122557217.jpg	27	
29	0	0	1	0	0	1,5	10,9	0	0	0	38	34	смирново 2_20250111_122640356.jpg	28	
30	0	0	1	0	0	1,6	11,8	0	0	0	38	35	смирново 2_20250111_122731838.jpg	29	

Рисунок 7.12. Внешний вид таблиц после сбора данных

До этапа переформатирования полученные данные синхронизировались, исключались ошибочные записи. Далее массив таблиц обрабатывался в специально разработанной программе (скрипте), созданном на языке R. Программа собирала все таблицы из выгруженных файлов и преобразовывал их в формат geoJSON, необходимый для работы с системой API Яндекс карты. В дальнейшем возможно применение любых других инструментов переформатирования табличных данных в формат geoJSON, включая онлайн конверторы, картографические информационные системы (например, QGIS) и др. После переформатирования в формат geoJSON данные вновь подвергались корректировке. При помощи вспомогательных веб-сервисов (Node.JS, Express.JS, Handlebars, Bootstrap v5, Axios, JSTS) визуально оценивались результаты работы, исправлялись некорректные данные. Используемые сервисы предоставляют следующие возможности: создание геоинформационных проектов с настройкой слоев и атрибутов; импорт и экспорт проектов на веб-сервисы; формирование списков данных для атрибутов; загрузка медиафайлов в атрибуты объектов; экспорт медиафайлов.

Камеральный этап работ состоял из обработки полученных данных. Производился расчет классов возраста на основе анализа таблиц хода роста «нормальных» фитоценозов (древостоев) по видам (при отсутствии вида в таблицах за основу применялся близкородственный вид), количество и объем древесины.

Обработанные данные направлялись в контролирующие органы для получения порубочного билета. Согласно проекту НИОКР от 09.01.2025 г. №1/1, такими органами являлись Управление архитектуры и градостроительства г. Ижевска и Управление благоустройства и охраны окружающей среды Администрации г. Ижевска.

После согласования работ по вырубке и получения порубочного билета заказчику передавались следующие материалы:

- Согласованный порубочный билет.
- Электронные карты с указанием расположения деревьев, подлежащих вырубке (рисунок 7.13.), дополненные медиафайлами с их изображениями.
- Электронные таблицы с характеристиками вырубаемых деревьев (рисунок 7.14).

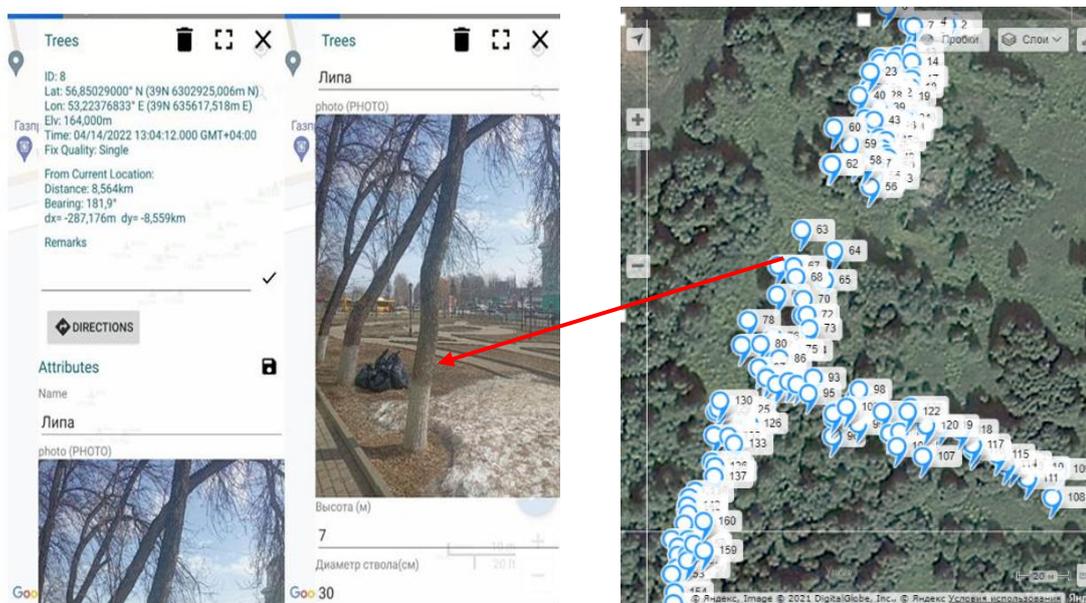
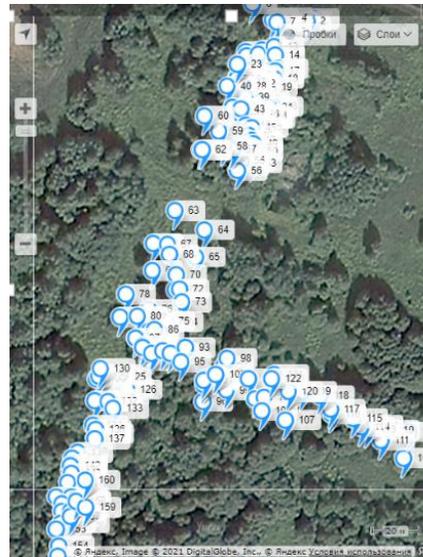


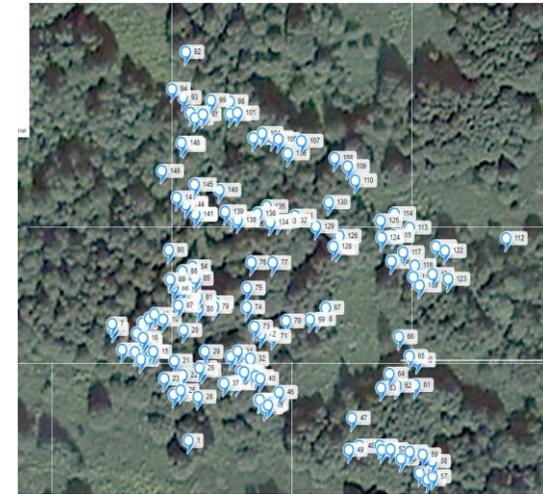
Рисунок 7.13. Электронная карта, дополненная медиафайлами с изображением деревьев



участок до проведения работ



деревья, вырубаемые под дорогу



деревья, вырубаемые под площадку



расположение деревьев после проведения работ



Рисунок 7.14. Этапы работ при проведении низкоинтенсивных рубок с применением цифровых сервисов

Работы по договору НИОКР №1/1 от 09.01.2025 были разделены на два этапа: этап 1 – исследование и описание деревьев под прокладку инфраструктуры (дорога), этап 2 – исследование и описание деревьев под строительную площадку.

В общей сложности было обследовано 896 особей деревьев, из которых 470 деревьев произрастали в зоне строительства дороги (92 дерева в аварийном состоянии, 28 деревьев в неудовлетворительном состоянии и 350 деревьев в хорошем и удовлетворительном состоянии), а 426 деревьев – в зоне строительной площадки (59 деревьев в аварийном состоянии, 2 дерева в неудовлетворительном состоянии и 365 деревьев в хорошем и удовлетворительном состоянии).

Геоинформационные системы, в т.ч. система «Зеленый код» может широко использоваться для мониторинга и контроля работ после проведения мероприятий по удалению деревьев. Они позволяют отслеживать изменения ландшафта, состояние фитоценозов, оценивать объемы вырубленных деревьев и выявлять нарушения природоохранного законодательства. Применяемая геоинформационная система позволяет убедиться, что рубка проводилась в разрешенных зонах и в строгом соответствии с согласованными проектными документами.

Выводы по главе 7

На фоне неблагоприятного санитарного состояния и общей зависимости к сокращению еловых фитоценозов УР необходимы меры по увеличению площадей хвойных фитоценозов и активизация усилий по улучшению их состояния. Несмотря на высокие объемы по созданию искусственных фитоценозов в УР они не обеспечивают в должном объеме смену баланса между хвойными и лиственными фитоценозами. Следовательно, необходимы новые, научно-обоснованные подходы по созданию искусственных еловых фитоценозов.

Для повышения устойчивости высокопродуктивных еловых фитоценозов необходим уход по удалению больных, фаутовых и частично наиболее производительных особей, в силу их низкой устойчивости. Данные рубки рекомендованы на землях лесного фонда в защитных лесах и в ОЗУ (за исключением фитоценозов,

где предложенные хозяйственные мероприятия несовместимы со статусом категорий защитности участков). Интенсивность рубки не должна превышать 15%.

Для создания устойчивых еловых фитоценозов необходим отбор семенного материала с деревьев, обладающих высокой устойчивостью к биотическим факторам. В качестве индикаторных параметров отбора маточных деревьев необходимо учитывать особые экофизиологические особенности растений (состав экстрактивных веществ). По результатам исследований выявлены морфологические особенности растений, которые могут быть использованы в процессе отбора растений.

Использование и широкое внедрение современных методов и технологий (коротковолновая инфракрасная спектроскопия) позволит определять экофизиологические особенности растений в более короткие сроки. Масштабные исследования состава древесины позволит сформировать понимание влияния экологических факторов и индивидуальных особенностей растений. Полученные данные позволят сформировать карты еловых фитоценозов региона по особенностям строения древесины и отслеживать их путь от роста до переработки. Предлагаемая технология основана на выявлении экофизиологических маркеров древесины, характерных для определенных условий произрастания. Наряду с предлагаемой системой чипирования продукции пиломатериалов, можно охватить все основные виды лесных деревьев РФ. Формирование дополнительных данных об особенностях строения древесины и внесение этих параметров в Единую государственную автоматизированную информационную систему увеличит возможности по отслеживанию заготавливаемой древесины и готовой продукции из нее.

Ель колючая является перспективным видом для создания искусственных еловых фитоценозов с высоким биологическим разнообразием, позволяющая унифицировать технологические схемы. Данный вид растения акклиматизирован к условиям УР, предъявляет такие же требования к условиям произрастания, что и аборигенные виды. В связи с выявленными особенностями состава экстрактивных веществ, предположительно является более устойчивым видом к основным патогенным организмам, встречающимся в регионе.

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 биогеоценоотическом 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 рубок 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 лётного 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 -коницендрина), 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 подтаежной 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 интенсивностью 15%. Для борьбы с дендрофагами вырубаемая древесина должна оставаться на месте рубок до периода лета короедов и выполнять функцию «ловчих деревь-

ев». 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 ИСПОЛЬЗУЕМЫХ СОКРАЩЕНИЙ

- а.с.с. – абсолютно сухая масса
- выд. – лесотаксационный выдел
- ГЛР – государственный лесной реестр
- ЕГАИС – Единая государственная автоматизированная информационная система «Учет древесины и сделок с ней»
- КСИ – коротковолновое инфракрасное излучение
- кв. – лесотаксационный квартал
- ЛПМ – лесопатологический мониторинг
- ЛК РФ – Лесной кодекс Российской Федерации
- МПР РФ – Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации
- Минприроды УР – Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды Удмуртской Республики
- мкр. – микрорайон
- ОЗУ – особо-защитный лесной участок
- ПП – пробные площади
- РФ – Российская Федерация
- САПР – система автоматизированного проектирования
- ТСХ – тонкослойная хроматография
- УР – Удмуртская Республика
- ЦПКиО – центральный парк культуры и отдыха

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Абсолютная полнота – это сумма площадей сечения стволов доминантов на высоте 1,3 м. Единица измерения м²/га.

Бонитет леса – таксационная характеристика лесного насаждения, определяющая его потенциальную продуктивность и скорость роста деревьев.

Древостой – это совокупность деревьев, являющихся основным компонентом насаждения. Это наиболее важный биологический компонент лесного сообщества, основная составная часть, оказывающая наибольшее влияние на среду и через нее на другие компоненты леса. В древостое выделяют главные и второстепенные древесные породы.

Живой напочвенный покров – совокупность мхов, лишайников, трав и полукустарников, покрывающих почву под пологом леса, на вырубках и гарях. Один из ярусов насаждения.

Защитные леса – леса, выполняющие водоохранные, защитные, санитарно-гигиенические, оздоровительные функции и полностью или частично выведенные из хозяйственного использования.

Класс возраста – это временной интервал, применяемый для распределения насаждений по группам возраста.

Лесное насаждение – это участок леса, состоящий из древостоя, а также, как правило, подроста, подлеска и живого напочвенного покрова. Насаждения могут отличаться происхождением, составом, возрастом, степенью сомкнутости или формой.

Лесничество – основная территориальная единица управления в области использования, охраны, защиты и воспроизводства лесов в России.

Лесной план – это документ из сферы регионального планирования, который содержит материалы по эффективному освоению, качественному и безопасному для природы использованию, восстановлению и разведению лесов

Лесохозяйственный регламент – это документ, являющийся основой для использования, охраны, защиты и воспроизводства лесов, расположенных в границах конкретного лесничества.

Лесные культуры – искусственно созданные посевом или посадкой древесных и кустарниковых пород лесные насаждения.

Особо-защитные участки – это определённые категории лесных территорий, в отношении которых устанавливается особый правовой режим использования, охраны и защиты.

Относительная полнота древостоя – это отношение суммы площадей сечений описываемого древостоя к сумме площадей сечений нормального древостоя, под которым понимают древостой с такими же таксационными признаками.

Подрост – это молодое поколение древесных растений под пологом древостоя или на не покрытых лесом территориях (вырубки, гари), способное сформировать новый древостой.

Подлесок – это кустарники (реже невысокие лиственные деревья), произрастающие под пологом древостоя или на не покрытых лесной растительностью землях (вырубки, гари), неспособные образовать древостой в конкретных лесорастительных условиях.

Полнота древостоя – это отношение суммы площадей сечений описываемого древостоя к сумме площадей сечений нормального древостоя, под которым понимают древостой с такими же таксационными признаками.

Плюсовые деревья – это деревья, которые значительно превосходят по хозяйственно-ценным признакам окружающие деревья одного с ними возраста и фенологической формы, произрастающие при тех же экологических факторах.

Расчетная лесосека – это допустимый ежегодный объём изъятия древесины в эксплуатационных и защитных лесах. Она обеспечивает многоцелевое, рациональное, непрерывное, неистощительное использование лесов, исходя из установленных возрастов рубок, а также сохранение биологического разнообразия, водохозяйственных, защитных и иных полезных свойств лесов.

Рубка лесных насаждений – рубками лесных насаждений (деревьев, кустарников, лиан в лесах) признаются процессы их валки (в том числе спиливания, срубания, срезания), а также иные технологически связанные с ними процессы (включая трелевку, первичную обработку, хранение древесины в лесу), в результате которых образуется древесина в виде лесоматериалов (хлыстов, обработанных и необработанных сортиментов и иных лесоматериалов).

Рубки ухода – это форма ухода за лесом путём удаления из насаждения нежелательных деревьев (не отвечающих хозяйственным целям и отрицательно влияющих на рост и состояние лучших и вспомогательных деревьев).

Сухостой – усохшие, стоящие на корню деревья.

Участковое лесничество – это базовый лесной участок, который может создаваться в составе лесничеств

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абаимов, В.Ф. Дендрология / В.Ф. Абаимов. – Москва: Изд-во Юрайт, 2017. – 396 с.
2. Абсалямков, Р.Р. Формирование еловых молодняков из подроста после разработки лесосек методом узких лент в подзоне южной тайги (на примере Удмуртской Республики): автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03 / Р.Р. Абсалямков. – Йошкар-Ола МарГТУ, 1999. – 24 с
3. Абсалямков, Р.Р. Удмуртский метод разработки лесосек узкими лентами – один из путей осуществления концепции устойчивого управления лесами в Удмуртской Республике / Р.Р. Абсалямков, А.А. Петров, Р.Р. Закиров и др. // Лесной вестник. – Москва, 2012. – Вып. 2. С. 76-80
4. Агеенко, А.С. Таблцы хода роста пихтово-еловых лесов Сахалина /А.С. Агеенко, И.В. Бушмелев. – Долинск: Дальниилх, СахаЛос, 1972. – 89 с.
5. Аглиуллин, Ф.В. Восстановление хвойных пород при разработке лесосек способом узких лент / Ф.В. Аглиуллин // Лесное хозяйство. – 1980. – № 8. – С. 23–25
6. Азаренок В.А. Экологизированные рубки леса: учеб. пособие / В.А. Азаренок, С.В. Залесов. – Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т. – 2015. – 97 с.
7. Алексеев, И.А. Лесохозяйственные меры борьбы с корневой губкой /И.А. Алексеев. – Москва: Лесн. пром-сть, 1969. – 76 с.
8. Алексеев, И.А. Проблемные вопросы фитопатологии исследований в лесах Среднего Поволжья /И.А. Алексеев// Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. – Ленинград, 1980. – Вып. 5. С. 62-66
9. Алексеев, Ю.Е. Деревья и кустарники. Энциклопедия природы России / Ю.Е. Алексеев, П.Ю. Жмылев, Е.А. Карпухина – Москва, 1997. – 592 с.
10. Алексеенко, А.С. Морфология годичного побега хвойных растений /А.С. Алексеенко, К.Е. Ведерников // В сборнике: 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.

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

12. Алиев, Р.Г. Химия древесины и синтетических полимеров: учебно-методическое пособие. Часть 2. Строение и химия древесины и ее компонентов /Р.Г. Алиев, Е.А.Павлова, Э.П.Терентьева, Н.К.Удовенко. – Санкт-Петербург: СПбГТУРП, 2011. – 37 с.

13. Алехин, И.А. Интродукционная перспективность кленов в условиях Сибири / И.А. Алехин, К.В. Шестак – Красноярск, 2017 – 254 с.

14. Алябьев, А.Ф. Усыхание ельников Подмосковья/ А.Ф. Алябьев // Вестник МГУЛ. Лесной вестник. – 2013. – № 6 (98). – С. 159–166

15. Атлас Удмуртской Республики /под общ.ред. И.И.Рысина. – М.-Ижевск: Феория, 2016. – 282 с.

16. Аксенов, Е.С. Декоративные растения. Т. 1. (Деревья и кустарники) / Е.С. Аксенов, Н.А. Аксенова – Москва: АБФ, 1997. – 560 с.

17. Ананова, Е.Н. Краткая характеристика растительности и климата плиоцена Русской равнины / Е.Н. Ананова // Вопросы ботаники. Вып. 3. – Ленинград – 1960. – С. 107-109

18. Анисимов, О.А. Оценка критических уровней воздействия изменения климата на природные экосистемы суши на территории России / О.А. Анисимов, Е.Л. Жильцова, С.А. Ренева// Метрология и гидрология – 2011. - № 12. – С. 31-41

19. Антонов, Г.Ф., Влияние ультразвука на лигнин древесины дуба. Химия растительного сырья / Г.Ф. Антонов, А.В. Баженов, Т.Н. Вараскина, Н.Т. Коновалов, Н.Н. Коновалова, В.В. Стасова// - 2006. - №3. – С. 5-16.

20. Аринушкина, Е.В. Руководство по химическому анализу почв /Е.В. Аринкушина. – Москва: МГУ. – 1961. – 491 с.

21. Балясный, В.И. Основные результаты интродукции древесных растений в Чувашской Республике / В.И. Балясный, Ю.А. Неофитов, В.А. Богатов // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия Биология. Выпуск 2(8). – Нижний Новгород: ННГУ, 2004. – С. 56-69.
22. Баранова, О.Г. Основные лесные растения и их практическое использование / О.Г. Баранова// Леса Удмуртии. – Ижевск: Удмуртия. – 1997. – С. 67-141
23. Баранова, О.Г. Местная флора Удмуртии: анализ, конспект, охрана /О.Г. Баранова – Ижевск: УдГУ, 2002. – 199 с.
24. Баранова, О.Г. Растительные ресурсы и проблемы их сохранения в Удмуртской Республике /О.Г. Баранова// Вопросы экологии и природопользования в аграрном секторе: Материалы всероссийской научно-практической конференции (20-23 июня). – Ижевск. – 2003. – С. 108-112
25. Баранова, О.Г. Конспект флоры Удмуртской Республики (сосудистые растения): монография / О.Г. Баранова, А.Н. Пузырев. - Москва-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2012. – 212 с.
26. Базилевич, Н.И. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем/Н.И. Базилевич, О.С. Гребенщиков, А.А. Тишков. – Москва: Наука, 1986. –296 с.
27. Белов, С.В. Лесоводство /С.В. Белов. – Москва: Лесн. пром-сть, 1983. – 352 с.
28. Белов, Д.А. Организация интегрированной системы управления численностью дендрофильных членистоногих фиотфагов в городских насаждениях. Вестник Московского государственного университета леса/Д.А. Белов, Н.К. Белова // Лесной вестник. – 2014. –Т.18. №6. – С. 181-192
29. Белостоков, Г.П. Возрастные фазы в морфогенезе подроста древесных растений / Г.П. Белостоков // Бот. журнал. – 1988. – Т.66. № 1. – С. 86-98
30. Бей-Биенко, Г.Я. Общая энтомология /Г.Я. Бей-Биенко. – Москва: Высшая школа. – 1971. – 479 с.

31. Бердинских, С.Ю. Санитарное состояние хвойных насаждений Вятско-Камского междуречья: монография / С.Ю. Бердинских, Р.А. Соколов. Saarbrücken, 2012. – 68 с.
32. Бердинских, С.Ю. Динамика распространения болезней и вредителей в лесном фонде Удмуртской Республики / С.Ю. Бердинских, К.В. Вахрушев // Научное обеспечение развития АПК в современных условиях: Материалы Всероссийской научно-практической конференции (15-18 февраля). Ижевская государственная сельскохозяйственная академия. – 2011. – С. 184–186.
33. Бердинских, С.Ю. Распространение болезней и вредителей еловых насаждений в Удмуртской Республике/ С.Ю. Бердинских, Р.А. Соколов// Лесное хозяйство России: состояние, проблемы, перспективы инновационного развития: Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 85-летию Восточно-европейской лесной опытной станции Федеральное агентство лесного хозяйства Российской Федерации, ФБУ Всероссийского НИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства (25-26 октября). Министерство лесного хозяйства Республики Татарстан. 2011. – С. 11–13.
34. Бердинских, С.Ю.Болезни ельников Удмуртии/ С.Ю. Бердинских, М.В. Соловьева//Инновационному развитию АПК и аграрному образованию – научное обеспечение: Материалы Всероссийской научно-практической конференции (14-17 февраля) Ижевская государственная сельскохозяйственная академия. – 2012. – С. 302-305.
35. Боброва Е.А. Исследование противогрибковых свойств хвойных полифенольных соединений / Е.А. Боброва, А.В. Сидоченко // Colloquium-Journal. – 2019. – № 19-2 (43). – С. 16-18;
36. Бобров, Е.Г. Pinophyta (Gymnospermae) – голосеменные /Е.Г. Бобров // Флора европейской части СССР. – 1974. – Т.1. – С. 100-116;
37. Бобров, Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР / Е.Г. Бобров //– 1978. – Ленинград – 188 с.
38. Богданов, П.Л. Дендрология. Основы лесной геоботаники / П.Л. Богданов. – Москва: Лесная промышленность, 1970. – 70 с.

39. Богатырев, К.П. Почвы и причины усыхания ельников на Майхэ-Двубихинском плато / К.П. Богатырев // Тр. ДВ филиала АН СССР. Сер. ботан. – 1956. – Т. 3(5). – С. 105-117
40. Булыгин, Н.Е. Дендрология / Н.Е. Булыгин, В.Т. Ярмишко. – Москва: МГУЛ, 2001. – 528 с.
41. Богатырев, Л.Г. О некоторых теоретических аспектах исследования лесных подстилок / Л.Г. Богатырев, В.В. Демин, Г.В. Матышак, В.Ф. Сапожникова // Лесоведение. – 2004. – № 4. – С. 17–29.
42. Боголицын, К.Г. Физическая химия лигнина / К.Г. Боголицын, В.В. Лунин. – Москва: Академкнига, 2010. – 492 с.
43. Бухарина, И.Л. Эколого-биологические особенности древесных растений в урбанизированной среде: монография/ И.Л. Бухарина, Т.М. Поварнищина, К.Е. Ведерников. – Ижевск, 2007. – 216 с.
44. Бухарина, И.Л. Жизненное состояние и содержание танинов в листьях древесных растений в условиях городской среды (г. Набережные Челны) / И.Л. Бухарина, П.А. Кузьмин // Растительные ресурсы. – 2013. – №1. – С.77-84
45. Бухарина, И.Л., Биоэкологические особенности хвойных растений в условиях городской среды : учебно-научное издание (монография)/ И.Л. Бухарина, А.С. Пашкова, К.Е. Ведерников, А.Г. Ковальчук, Е.В. Пашков. – Ижевск: Издательский центр «Удмуртский университет», 2015. – 152 с.
46. Бухарина, И.Л. Особенности содержания танинов в листьях древесных растений в техногенной среде / И.Л. Бухарина, А.М. Кузьмина, П.А. Кузьмин // Химия растительного сырья. – 2015. – №4. – С. 71-76.
47. Бухарина И.Л. Морфофизиологические особенности деревьев ели в условиях Ижевска / И.Л. Бухарина, К.Е. Ведерников, А.С. Пашкова // Лесоведение. – 2016. – № 2. – С. 96-106.
48. 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 ; под общ. ред. С. Л. Рысина. – Москва : ГБС РАН. – 2024. – С. 34-39.

49. Вараксин, И.И. Почвы / И.И. Вараксин, В.П. Ковриго // Почвы Удмуртии. – Ижевск: Удмуртия. – 1972. – С. 126-144.

50. Васильев, А.Е. Анатомия и морфология растений / А.Е. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский и др. – Москва: Просвещение, 1978. – С. 263-307.

51. Вахрушев, К.В. Лесной комплекс Удмуртской Республики: состояние, проблемы, перспективы развития лесных отношений /К.В.Вахрушев, Р.Ф. Абсаямов // Леса Евразии – Леса Поволжья: XVII Международная конференция молодых ученых, посвященная 150-летию со дня рождения Г.Ф. Морозова, 95-летия Казанского государственного аграрного университета и Года экологии в России (22-28 октября). – Москва: ООО «ИПЦ «Маска»». 2017 – С. 34-38

52. Вайс, А.А. Аллометрические закономерности биологической продуктивности еловых насаждений / А.А. Вайс, Е.С. Кербис // Хвойные бореальной зоны. – 2019. – №3. – С 214-222.

53. Ведомости длин и площадей водосборов рек Удмуртской АССР. Научный отчет Казанского отдела гидрол. и водн. ресурсов Сев. НИИГиМа. Казань, 1973. – 32 с.

54. 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.

55. 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.

56. Ведерников, К.Е. Использование отходов деревообработки для получения топливных гранул / Use of wood for the production of fuel granules / К.Е. Ведерников, И.Л. Бухарина, Е.А. Загребин // Международный научно-исследовательский журнал. – 2017. – № 11, ч. 3. – С. 61-63.

57. 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.

58. Ведерников, К.Е. Биохимический состав древесины *Picea pungens* Engelm. в городских условиях / К.Е. Ведерников, Е.А. Загребин // Конвергенция в сфере научной деятельности: проблемы, возможности, перспективы: Материалы Всерос. науч. конф. (11 декабря). – Ижевск: Удмуртский университет, 2018. – С. 19-22.

59. 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. – 2019а. – Т. 2. – С. 24-30.

60. Ведерников, К.Е. Особенности химического состава древесины *Picea pungens* Engelm. в городских условиях / К.Е. Ведерников, Е.А. Загребин // Аграрная наука - сельскохозяйственному производству: Материалы Междунар. науч.-практ. конф.: в 3 т (12-15 февраля). – Ижевск: ФГБОУ ВО «Ижевская ГСХА» – 2019б. – Т. I. – С. 115-119.

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

62. 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: Всерос. науч.-практ. конф (21 мая). – Уфа: OMEGA SCIENCE. – 2019б. – Ч. 2. – С. 77-81.

63. 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.
64. 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.
65. 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.
66. Ведерников, К.Е. Организация использования лесов : учеб. пособие / К.Е. Ведерников, А. Н. Журавлева. – Ижевск : Удмуртский университет, 2020. – 126 с.
67. 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: <https://doi.org/10.51419/20213313>.
68. Ведерников, К.Е. Изменение химического состава древесины *Picea obovata* Ledeb. под воздействием *Ips typographus* L. /К.Е. Ведерников// Химия растительного сырья. – 2021а. – № 4. – С. 251-258. – DOI: 10.14258/jcprm.2021048466.
69. Ведерников, К.Е. Влияние почвенных условий на состояние еловых насаждений Удмуртии / К.Е. Ведерников // Международный научно-исследовательский журнал. – 2021б. - № 11 (113). – Ч.1. – С. 119-123. – DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2021.113.11.021>.
70. Ведерников, К.Е. Лесоводственно-таксационное состояние ельников *Piceetum oxalidosum* Удмуртской Республики / К.Е. Ведерников // Лесной вестник. – 2021в. – Т. 25, № 6. – С. 20-30.
71. 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.

72. 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.
73. Ведерников, К.Е. Экофизиологическое состояние ели сибирской в условиях поражения дендрофагами /К.Е. Ведерников // Экосистемы. – 2024а. - № 38. – С. 79-89 – DOI: <https://doi.org/10.29039/2413-1733-2024-38-79-89>
74. Ведерников, К.Е. Состояние темнохвойных лесов Удмуртской Республики (на примере зеленомошной группы) / К.Е. Ведерников // Международный научно-исследовательский журнал. – 2024б. – №1 (139). – DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2024.139.95>
75. 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.
76. 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.
77. Ведерников, Н.М. Анализ плодородия почв питомников Республики Татарстан и пути его улучшения / Н.М. Ведерников, В.В. Сахнов // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов Волжско-Камского региона: Материалы научных чтений, посвященных 75-летию лауреата Государственной премии в области науки и техники РТ, Заслуженного лесоведа РФ и ТАССР, кандидата с/х наук А.И. Мурзова. – Казань, 2004. – С. 54-60
78. Ведрова, Э.Ф. Разложение органического вещества лесных подстилок /Э.Ф. Ведрова// Почвоведение. 1997. – № 2. – С. 216–223.
79. Верхунов, П.М. Морфология лесных насаждений /П.М. Верхунов. – Йошкар-Ола, 1984. – 107 с.

80. Верхунов, П.М. Лесоустройство / П.М. Верхунов, Н.А. Мисеев, Е.С. Мурахтанов. – Йошкар-Ола МарГТУ, 2002. – С. 68-72
81. Веселкова, Н.Р. Эколого-ценотические позиции *Acer negundo* L. в урбаноекосистеме Ижевска /Н.Р. Веселкова // Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы: Материалы международной научной конференции – Ижевск, 2006. – С. 28-29.
82. Веткасов, В. К. Восстановление ели и пихты на вырубках после разработки лесосек узколенточным способом / В. К. Веткасов // Леса Урала и хозяйство в них / Урал. лесная опытная станция. – Свердловск, 1970. – Вып. 5. – С. 126–128.
83. Винокуров, М.А. Классификация почв Среднего Поволжья и Южного Урала / М.А. Винокуров, В.Н. Смирнов, А.В. Колоскова// Вопросы генезиса и крупномасштабного картирования почв. – Казань, 1965. – С. 135-145
84. Винокурова, Р.И. Закономерности накопления и распределения химических элементов в фитомассе елово-пихтовых насаждений зоны смешанных лесов Среднего Поволжья / Винокурова Раиса Ибрагимовна : дисс... докт. наук. – Йошкар-Ола, 2003. – 273 с.
85. Винтер, А. Новые физиологические и биологические стороны взаимоотношений между высшими растениями /А. Винтер // Сборник «Механизмы биологической конкуренции». – Москва: Изд-во «Мир», 1964. – С. 289-309
86. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. Кн.1 / Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов. – Москва: Наука, 2004. – С. 314-419.
87. Воронцов, А.И. Насекомые – разрушители древесины / А.И. Воронцов. – Москва: Лесная промышленность. – 1981. – 176 с.
88. Воронцов, А.И. Лесная энтомология: Учебник для студентов лесохозяйств. спец. вузов. 4-е изд., перераб. и доп/ А.И. Воронцов. – Москва: Высшая школа, 1982. –С. 154-160
89. Воронцов, А.И. Лесная энтомология /А.И. Воронцов. – Москва: Экология. – 1995. – 351 с.

90. Воропанов, П.В. Ельники Севера / П.В. Воропанов. – Москва: Ленинград: Гослесбумиздат, 1950. – 180 с.
91. Габдрахимов, К. М. Экологический потенциал лесов / К.М. Габдрахимов, И.Г. Сабирзянов // Инновационному развитию агропромышленного комплекса - научное обеспечение: Материалы международной научно-практической конференции в рамках XXII Международной специализированной выставки «Агрокомплекс-2012 (13-15 марта). – Уфа: Башкирский ГАУ, 2012. – С.40-41.
92. Газизуллин, А.Х. Генезис почв, сформированных на красноцветных пермских отложениях Среднего Поволжья и Предуралья / А.Х. Газизуллин// Почвоведение. – 1995. – № 9. – С. 1061-1071.
93. Газизуллин, А.Х. Особенности оценки плодородия почв лесных биогеоценозов / А.Х. Газизуллин, А.Т. Сабиров // Научные основы и практические приемы повышения плодородия почв Урала и Поволжья: Тез.докладов. Уфа. – 1988. – С. 52-153.
94. Газизуллин, А.Х. Пихта сибирская в лесах Среднего Поволжья/ А.Х. Газизуллин, Р.Н. Минниханов, А.М. Гилаев, В.Н. Гиззатулин// Научное издание. – Йошкар-Ола: 2000. – С. 9-34.
95. Герасимова, Т.А. Изменения в лесных фитоценозах после низовых пожаров / Т.А. Герасимова, С.А. Мерзук// Леса России: политика, промышленность, наука, образование: Материалы шестой Всероссийской научно-технической конференции (26-28 мая) – Санкт-Петербург:2021. – Т.1. – С. 118-121.
96. Германова, Н.И. Разложение опада как показатель интенсивности круговорота элементов в лесных насаждениях Южной Карелии / Н.И Германова // Лесоведение. – 2000. – № 3. – С. 30–35.
97. География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учеб. пособие Ч. 1. / под ред. И.И. Рысина / Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2009. – С. 92-94.
98. Георгий Федорович Морозов (к 100-летию со дня рождения) / под ред. И.Р. Морозова. – Москва: Изд-во «Лесная промышленность», 1967. – 199 с.

99. Генкель, П.А. Физиология растений / П.А. Генкель. – Москва: Просвещение, 1975. – 335 с.
100. Гиниятуллин, Р.Х. Санитарно-защитные насаждения лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.) в условиях загрязнения Стерлитамакского промышленного центра: состояние и особенности накопления тяжелых металлов / Р.Х. Гиниятуллин, А.А. Кулагин, Г.А. Зайцев и др. // Гигиена и санитария. – 2018. – Т.97, №9. – С. 819-824.
101. Гилаев, А.М. Некоторые физические и физико-химические свойства дерново-подзолистых почв и их связь с породным составом и продуктивностью древостоев / А.М. Гилаев // Природопользование: состояние, проблемы и пути решения: Тезисы докладов Республиканской научно-практической конференции Йошкар-Ола (15-16 октября). – 1997. – 41 С.
102. Глотов, Н.В. Биометрия: учебное пособие / Н.В. Глотов, Л.А. Животовский, Н.В. Хованов, Н.Н. Хромов-Борисов; под ред. М.М. Тихомировой. – Москва-Ижевск, 2005. – 381 с.
103. Гниненко, Ю.И. Ретроспективный анализ массового размножения хвоегрызущих пилильщиков в лесном фонде / Ю.И. Гниненко // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2014. – №1, Ч.1. – С.18-20.
104. Говоренков, Б.Ф. К вопросу о почвенных условиях усыхающих ельников Хабаровского края / Б.Ф. Говоренков // Сб. тр. ДальНИИЛХ. –1966. – Вып. 8. –С. 134-143.
105. Голосова, М.А. Биологическая защита леса / М.А. Голосова. – Москва: Изд-во МГУЛ. – 2003. – 151 с.
106. Гороностаев, Г.И. Насекомые СССР / Г.И. Гороностаев. – Москва: Мысль, 1970. – 592 с.
107. Голубятников, Л.Л. Влияние климатических изменений на растительный покров Европейской России / Л.Л. Голубятников, Е.А. Денисенко// Известия РАН. Серия географическая. – 2009. – № 2. – С. 57-68.
108. Голдина, Р.Д. Древняя и средневековая истории удмуртского народа / Р.Д. Голдина. – Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 1999. – 464 с.

109. Горшков, В.Г. Энергетика биосферы и устойчивость состояния окружающей среды / В.Г. Горшков // Итоги науки и техники ВИНТИ. Сер. теоретические и общие вопросы географии. – 1990. – Т.7. – С. 1-238.
110. Горбунова, Ю.С. Влияние пожаров на почвенный и растительный покров лесов центра Русской равнины / С.В. Горбунова, Т.А. Девятова, А.Я. Григорьевская // Вестник ВГУ, Серия: Химия, Биология, Формация. – 2014. – № 4. – С. 52-56.
111. ГОСТ 13056.1-67. Семена деревьев и кустарников. Отбор образцов. – 1968. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200025562>
112. ГОСТ 13056.5-76. Семена деревьев и кустарников. Методы фитопатологического анализа. – 1977. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200025566>
113. ГОСТ 2140-81. Пороки древесины. Классификация, термины и определения. Способы измерения. – Москва: Изд-во стандартов. – 1982. – URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200004894>
114. ГОСТ 17559-82. Лесные культуры. Термины и определения. – 1983. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200022976>
115. ГОСТ 17.4.4.02-84. Охрана природы (ССОП). Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. – 1986. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200158951>.
116. ГОСТ 17.4.4.02-84. Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа – 1986. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200005920>
117. ГОСТ 26483-85. Почвы. Приготовление солевой вытяжки и определение ее рН по методу ЦИНАО. – 1985. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200023490>
118. ГОСТ 26489-85. Почвы. Определение обменного аммония по методу ЦИНАО. – 1985. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200023496>
119. ГОСТ 26462-85. Агролесомелиорация. Термины и определения. – 1986. – URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200023261>

120. ГОСТ 17.8.1.01-86. Ландшафты. Термины и определения. – 1987. – URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200009371>
121. ГОСТ 26951-86. Почвы. Определение нитратов ионометрическим методом. – 1986. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200023499>
122. ГОСТ 18486-87. Лесоводство. Термины и определения. – 1989. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200022985>
123. ГОСТ 28268-89. Почвы. Методы определения влажности, максимальной гигроскопической влажности и влажности устойчивого завядания растений. – 1990. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200023556>.
124. ГОСТ 13056.2-89. Семена деревьев и кустарников. Методы определения чистоты. – 1990. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200025563>
125. ГОСТ 26213-91. Почвы. Методы определения органического вещества. – 1993. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200023481>
126. ГОСТ 50617-93. Семена основных лесобразующих хвойных пород. Резервный фонд. Общие технические условия. – 1995. – URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200028360>
127. ГОСТ 2.105-95. Единая система конструкторской документации (ЕСКД). Общие требования к текстовым документам. – 1996. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200001260>
128. ГОСТ 13056.6-97. Семена деревьев и кустарников. Методы определения всхожести. – 1998. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200025567>.
129. ГОСТ 7.80. – 2000. Система стандартов по информации, библиотечному и издательскому делу. Библиографическая запись. Заголовок. Общие требования и правила составления. – 2000. – URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200006960?marker>
130. ГОСТ 7.1 – 2003. Система стандартов по информации, библиотечному и издательскому делу. Библиографическая запись. Библиографическое описание. Общие требования и правила составления. – 2003. – URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200034383?marker>

131. ГОСТ 7.11-2004. «Библиографическая запись. Сокращение слов и словосочетаний на иностранных европейских языках». – 2004. – URL:<https://docs.cntd.ru/document/1200039536>

132. ГОСТ Р 7.0.5 – 2008. Система стандартов по информации, библиотечному и издательскому делу. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления. – 2008. – URL:
<https://docs.cntd.ru/document/1200063713?marker>

133. ГОСТ Р 7.0.5-2008. СИБИД. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления. – 2009. – URL:
<http://docs.cntd.ru/document/1200063713>

134. ГОСТ Р 54650-2011. Почвы. Определение подвижных соединений фосфора и калия по методу Кирсанова в модификации ЦИНАО. – 2011. – URL:
<http://docs.cntd.ru/document/1200094361>

135. ГОСТ Р 7.0.11-2011. Система стандартов по информации, библиотечному и издательскому делу. Диссертация и автореферат диссертации. Структура и правила оформления. – 2011. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200093432>

136. ГОСТ Р 7.0.12-2011. «Библиографическая запись. Сокращение слов и словосочетаний на русском языке». – 2011. – URL:
<https://docs.cntd.ru/document/1200093114>

137. ГОСТ Р 56070-2014. Национальный стандарт РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ. Отходы древесные. Технические условия. – 2014. – URL:
<https://docs.cntd.ru/document/1200111779>

138. ГОСТ Р 57938-2017. Лесное хозяйство. Термины и определения. – 2018. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200157738>

139. ГОСТ Р 7.0.100-2018. Система стандартов по информации, библиотечному и издательскому делу. Библиографическая запись. Библиографическое описание. Общие требования и правила составления. – Москва: Стандартинформ, 2018. – 57 с.

140. Григорьев, И.И. Исследование техногенных и сельскохозяйственных оврагов Удмуртии с применением ГИС-технологий / И.И. Григорьев, И.И. Рысин //

Биология. Науки о Земле. Вестник Удмуртского университета. –2008. – Вып. 1. – С. 8-26.

141. Григорьев, И.И. Современное техногенное оврагообразование на территории Удмуртии: автореф. дисс. ... канд. географ. наук: 25.00.25 / Григорьев Иван Иванович. – Ижевск, 2015. – 22 с.

142. Григорьев, И.И. Техногенные овраги на территории Удмуртии / И.И. Григорьев, И.И. Рысин // Казань: Ижевск: Изд-во Удмурт.ун-та, Изд-во АН РТ. – 2017. – С. 8-26.

143. Гришина, Л.А. Учет биомассы и химический анализ растений /Л.А. Гришина, Е.М. Самойлова. – Москва: МГУ, 1971. – 99 с.

144. Гришина, Л.А. Гумусообразование и гумусное состояние почв / Л.А. Гришина – Москва: Изд-во МГУ, 1986. – 244 с.

145. Грюммер, Г. Роль токсических веществ во взаимоотношениях между высшими растениями / Г. Грюммер // Сб. Механизмы биологической конкуренции. – Москва; Изд-во «Мир», 1964. – С. 277-289.

146. Гусев, И.И. Рост и продуктивность сосново-еловых древостоев средней подзоны тайги европейского севера / И.И. Гусев, С.В. Третьяков // Лесная таксация и лесоустройство: Межвуз. сб. науч. тр. Красноярск: СибТИ, 1989. – С. 48-59

147. Данилов, Д.А. Горимость лесов на северо-западе России в связи с метеорологическими факторами / Д.А. Данилов, И.В. Бачериков, А.П. Смирнов и др.// Леса России: политика, промышленность, наука, образование: Материалы шестой Всероссийской научно-технической конференции (26-28 мая). Т.1. – Санкт-Петербург: 2021. – С. 146-149

148. 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). – Сыктывкар: 2013. – С. 49-50.

149. Деденко, Т.П. Интродукция декоративных древесных и кустарниковых пород / Т.П. Деденко, Е.П. Хазова. – Воронеж, 2015. – 95 с.
150. Дедюхин, С.В. Обнаружение уссурийского полиграфа (*polygraphus proximus blandford*, 1894) (coleoptera, curculionidae: scolytinae) в Удмуртии / С.В. Дедюхин, В.В. Титова // Российский журнал биологических инвазий. – 2021. - № 2. – С. 32-39. – DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-2-32-39.
151. Деревья / Пер. с итал. Н.М. Сухановой. – Москва: ООО «Издательство Астрель»: ООО «Издательство АСТ», 2004 – С. 72-74.
152. Демитрова, И.П. О методике изучения влияния колебаний климата на ширину годичных колец деревьев / И.П. Демитрова // Международный симпозиум «Строение, свойства и качество древесины». – Санкт-Петербург. – 2004. – С. 59-61.
153. Денисов, А.К. Типология пойменных лесов южной европейской тайги: Учебное пособие / А.К. Денисов – Горький, ГГУ. – 1979. – 29 с.
154. Дицевич, Я.Б. Чипирование лесоматериалов как фактор повышения эффективности борьбы с преступлениями в лесной отрасли / Я.Б. Дицевич, В.А. Бельков // Юридическая науки и правоохранительная практика – 2017. – 2(40). – С. 162-167.
155. Добровольский, В.В. География почв с основами почвоведения / В.В. Добровольский. – Москва: Владос. – 1999. – 384 с.
156. Добровольский, Г.В. География почв / Г.В. Добровольский, И.С. Урусевская. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, Колос. – 2004. – 460 с.
157. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов. – Москва: Колос, 1973. – 378 с.
158. Дроздов, И.И. Лесная интродукция: учеб. пособие для студентов специальности 260400, аспирантов и специалистов лесного и лесопаркового хозяйства / И.И. Дроздов, Ю.И. Дроздов. – Москва: МГУЛ. – 2000. – 135 с.
159. Дружинин, Ф.Н. Паспортизация как средство мониторинга ценных древесных и кустарниковых растений / Ф.Н. Дружинин, Ю.И. Макаров, Д.М. Корякина // Известия вузов. Лесной журнал. – 2018. – №5. – С. 94-104.

160. Дружинин, Н.А. Результат и оценка многолетней интродукции на особо охраняемых природных территориях южно-таежного района /Н.А. Дружинин, Ф.Н. Дружинин, Д.М. Корякина и др. // Известия вузов. Лесной журнал. – 2020. – №6. – С.74-87.
161. Дубровина, Д.С. Контрольные идентификационные знаки как способ борьбы с незаконным экспортом древесины / Д.С. Дубровина// Бюллетень инновационных технологий. – Москва. – 2019. – Т. 3. – С. 33-36.
162. Дылис, Н.В. Лесная подстилка в биогеоценоотическом освещении / Н.В. Дылис // Лесоведение. 1985. –№ 5. – С. 3-8.
163. Ермоленко, П.М. Динамика надземной массы древесного яруса в производных фитоценозах Западного Саян / П.М. Ермоленко// Структурно-функциональные взаимосвязи и продуктивность фитоценозов. Красноярск: ИлиДСО АН СССР, 1982. – С. 32-40.
164. Ефимова, Т.П. Материалы к флоре Удмуртии: Дисс. на соискание канд. биол. наук / Т.П. Ефимова. – Ижевск, 1963. – 246 с.
165. Ефимова, Т.П. Некоторые отличительные особенности флоры Удмуртии /Т.П. Ефимова// Бюл. МОИП. отд. биол.Т.70, №1. – 1965. – С. 136-139.
166. Ефимова, Т.П. Растительность. Природа Удмуртии / Т.П. Ефимова, Н.П. Ложкина, В.А. Тычинин, В.И. Баранов. – Ижевск: Удмуртия, 1972. – С. 145-201.
167. Желдак, В.И. Формационно-леотипологической приоритетно-целевые системы лесоводственных мероприятий /В.И. Желдак. – Москва: ВНИИЛМ, 2010. – 228 с.
168. Жигунов, А.В. Воспроизводство хозяйственно ценных пород с применением химических методов. Учебное пособие / А.В. Жигунов, А.Б. Егоров. – СПбЛТА, 2001. – 40 с.
169. Жигунов, А.В. Массовое усыхание лесов на Северо-Западе России // Материалы научной конференции, посвященной 50-летию Института леса Карельского научного центра РАН / А.В. Жигунов, Т.А. Семакова, Д.А. Шабунин. - Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. – С. 42-52.

170. Жилкин, Б.Д. Опыт изучения типов леса БССР / Б. Д. Жилкин // Научно-техническое обществово сельского и лесного хозяйства. Белорусское правление – Минск, 1957. – 38 с.
171. Жилкин, Б.Д. Классификация деревьев по продуктивности / Б. Д. Жилкин. – Москва: Лесная пром-сть, 1965. – 109 с.
172. 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 Нац. науч.-практ. конф (4-5 декабря). – Рязань: Изд-во Рязан. гос. агротехнол. ун-та, 2019. – Ч. 3. – С. 23-26.
173. 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 междунар. науч.-практ. конф. (25-26 июня), North Charleston, USA, 2019. – С. 1-3.
174. 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.
175. 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. – 2021. – №2. – С. 7-9.
176. Загреев, В.В. Общесоюзные нормативы для таксации лесов /В.В. Загреев, В.И. Сухих, А.З. Швиденко, Н.Н. Гусев, А.Г. Мошкалева. – Москва: Колос, 1992. – 495 с.
177. Залесов, С.В. Научное обоснование системы лесоводственных мероприятий по повышению продуктивности сосновых лесов Урала / Залесов Сергей Вениа-

минович : автореферат дис. ... доктора сельскохозяйственных наук : 06.03.03. – Екатеринбург, 2000. – 36 с.

178. Залесов, С. В. Лесоводство: учебник / С.В. Залесов// Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Уральский государственный лесотехнический университет. – Екатеринбург: УГЛТУ, 2020. – С. 212-235.

179. Замолодчиков, Д. Влияние изменения климата на леса России: зафиксированные воздействия и прогнозные оценки / Д. Замолодчиков, Г. Краев// Устойчивое развитие. – 2016. - № 4 (48) – С. 23-31.

180. Зайцев, Б.Д. Лес и почва /Б.Д. Зайцев. – Москва: Лесн. пром-сть, 1964. – 162 с.

181. Зайцев, Г.А. Относительное жизненное состояние древесных насаждений в условиях промышленного загрязнения / Г.А. Зайцев, А.Ю. Кулагин, Р.В. Уразгильдин, О.А. Дубровина, К.В. Логвинов, А.Н. Афанасов, А.Н. Чабан, Р.И. Шайнуров, О.В. Тагирова, К.З. Аминова// Известия УНЦ РАН. – 2017. – №2. – С.63-68.

182. Зауер, В.В. Основные этапы в развитии растительности на территории СССР в мезозойское время (по данным палинологического анализа) / В.В. Зауер, Э.Н. Кара-Мурза, М.А. Седова // Ботанический журнал. – 1954. – Т. 39. – №2 – С. 238-241.

183. Зеликов, В.Д. Почва и бонитет насаждений / В.Д. Зеликов. – Москва: 1971. – 119 с.

184. Золотарев, С.А. Леса и почвы Дальнего Востока / С.А. Золотарев. – Москва: 1962. – 168 с.

185. Заборовский, Е.П. Лесные культуры и лесомелиорация / Е.П. Заборовский, С.С. Лисин, С.С. Соболев. – Москва: Лесная промышленность изд. 2-е, переработанное. – 1972 г. – 312 с.

186. Зонн, С.В. Современные проблемы генезиса и географии почв / С.В. Зонн. – Москва: Наука, 1983. – 168 с.

187. Иванов, А.Ф. Рост древесных растений и кислотность почв / А.Ф. Иванов. – Минск: Наука и техника, 1970. – 218 с.

188. Илларионов, А.Г. Рельеф. Природа Ижевска и его окрестностей / А.Г. Илларионов. – Ижевск: Удмуртия, 1998. – С. 49-65.

189. Ильинский, А. И. Вторичные вредители сосны и ели и меры борьбы с ними / А. И. Ильинский // Сборник работ по лесному хозяйству ВНИИЛМ. – Выпуск 36. – Москва-Ленинград: Гослесбумиздат, 1958. – С. 178-228.
190. Ильинов, А.А. Сравнительная оценка фенотипического и генетического разнообразия северотаежных малонарушенных популяций ели финской (*Picea x fennica*) / А.А. Ильинов, Б.В. Раевский, О.А. Рудковская, Л.В. Топчиева // Труды Карельского научного центра РАН. – 2011. – №1. – С. 37-47.
191. Инструкция по проведению лесоустройства в лесном фонде России. Часть I. Организация лесоустройства. Полевые работы / Федеральное агентство лесного хозяйства России. – Москва: ВНИИЦлесресурс, 1995. – 174 с.
192. Ионайтис, В.П. Насекомые, обитающие в еловых молодняках Литовской ССР / В.П. Ионайтис, П.А. Заянчкаускас // Труды АН Литовской ССР. Сер.В. – 1969. – Т.3(50). – С. 69-77.
193. Исаев, А. С. Итоги и перспективы изучения аттрактантов лесных насекомых / А. С. Исаев // Защита леса от вредных насекомых и болезней. – Москва, 1971. – Т. 1. – С. 60-65.
194. Исаев, А.С. Взаимодействие дерева и насекомых ксилофагов / А. С. Исаев, Г.И. Гирс. – Новосибирск: Наука, 1975. – 347 с.
195. Иванчина, Л.А. Влияние типа леса на устойчивость еловых древостоев Прикамья / Л.А. Иванчина, С.В. Залесов // Пермский аграрный вестник. – 2017. – №1 (17). – С. 38–43.
196. Иванова, Н.С. Естественное восстановление структуры ели сибирской и пихты сибирской в темнохвойных лесах Южного Урала. / Н.С. Иванова, Г.В. Андреев // Аграрный вестник Урала. – 2008. – №6 (48). – С. 82-86.
197. Кабата-Пендиас, А. Микроэлементы в почвах и растениях / А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас. – Москва: Мир, 1989. – С. 24-373.
198. Калинин, К.К. Распространение лесных пожаров в Среднем Заволжье / К.К. Калинин // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов Волжско-Камского региона. – Йошкар-Ола: ПГТУ. – 2004. – С. 156-162

199. Катаев, О.А. Влияние термического режима на стволовых насекомых /О.А. Катаев // Экология и защита леса. Межвузовский сборник научных трудов – Ленинград: ЛТА, 1983. – С. 21-28.
200. Катаев, О.А. Особенности размножения стволовых насекомых в ельниках. / О.А. Катаев //Тр. Всесоюзн. энтомологич. общва. – 1983. – Т. 65. – С. 54-108.
201. Касимов, А.К. Болезни ели в питомниках/ А.К. Касимов, С.Ю.Бердинских, Р.А.Соколов // Вестник Ижевской государственной сельскохозяйственной академии. – 2010. – № 4 (25). – С. 17-18.
202. Карасев, В.Н. Физиология растений: учебное пособие / В.Н. Карасев. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2001. – 263 с.
203. Карпачевский, Л.О. Лес и лесные почвы/Л.О. Карпачевский. – Москва: Лесная промышленность, 1981. – 264 с.
204. Карпачевский, М.Л. Основы устойчивого лесопользования: учеб. пособие для вузов. Всемирный фонд дикой природы (WWF). Москва. – 2009. – 143 с.
205. Карманов, А.П. Лигнин. Структурная организация и самоорганизация. / А.П. Карманов // Химия растительного сырья. – 1999. – №1. – С. 65-74.
206. Карманов, А.П. Лигнин. Структурная организация и фрактальные свойства. / А.П. Карманов, Ю.П. Монаков // Успехи химии. – 2003. – 72 (8). – С. 797-819.
207. Карпук, В.В. Фармокогнозия: учебное пособие / В.В. Карпук. – Минск: БГУ, 2011. – 340 с.
208. Калашникова, Е.А. Получение посадочного материала древесных, цветочных и травянистых растений с использованием методов клеточной и генной инженерии: Учебное пособие. Изд. 2-е, испр. и доп. / Е.А. Калашникова, А.Р. Родин. – Москва: МГУЛ, 2001. – 73 с.
209. Карманов, А.П. Лигнин. Структурная организация и фрактальные свойства. / А.П. Карманов, Ю.П. Монаков // Успехи химии. – 2003. – 72 (8). – С. 797-819.

210. Кемертелидзе, Э.П. Количественное определение танина / Э.П. Кемертелидзе, П.А. Явич, А.Г. Сарабунович // Фармация. –1984. – №4. – С. 34-37.
211. Керчев, И.А. Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западно-Сибирском регионе инвазии / И.А. Керчев // Российский журнал биологических инвазий. – 2014. – № 2. – С. 80–94.
212. Киселева, В.В. К возрастной структуре ельников Лосиногостовского Острова / В.В. Киселева, С.А. Коротков, Л.В. Стоноженко и др. // Научные труды национального парка «Лосиный остров». – 2014 – С. 33-39.
213. Киселева, В.В. О некоторых закономерностях в строении ельников северо-восточного подмосковья. / В.В. Киселева, С.А. Коротков, В.Н. Карминов и др. // Лесной Вестник. – 2016. – №1 – С. 158-170.
214. Кишенкова, Ф.В. Изменчивость и жизнеспособность деревьев в популяциях сосны обыкновенной / Ф.В. Кишенкова // Лесная геоботаника и биология древесных растений. – 1979. – С. 48-52.
215. Коган, Р.М. Исследование влияния лесных пожаров на почвы широколиственных лесов (на примере Еврейской автономной области) /Р.М. Коган, О.Ю. Панина/ Региональные проблемы. – 2010. –Том 13. – № 1. – С. 67-70.
216. 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.
217. 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.
218. Ковальчук, А.Г. Доклад об экологической обстановке в г. Ижевске в 2018 году/ А.Г.Ковальчук, Т.Н. Ермакова, Д.С.Рябов, Л.А. и др. – Ижевск, 2019. – 91 с.
219. Ковриго, В.П. Почвы Удмуртской Республики / В.П. Ковриго. – ИЖГСХА. Ижевск, 2004. – 490 с.

220. Ковриго, В.П. Почвоведение с основами геологии / В.П. Ковриго, И.С.Кауричев, Л.М.Бурлакова. – Москва: Колос, 2000. – 416 с.
221. Козловская, Л.С. Разложение древесных остатков на вырубках в условиях севера / Л.С. Козловская, Л.М. Ласкова // Лесоводственные и экологические последствия рубок в лесах Карелии. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1986. – С. 92–107.
222. Колесников, Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока. / Б.П. Колесников. –Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1956. – 261 с.
223. Колесниченко, М.В. Биохимические взаимовлияния древесных растений / М.В. Колесниченко. – Москва: Лесная промышленность, 1968. – 152 с.
224. Коломыц, Э.Г. Бореальный экотон и географическая зональность / Э.Г. Коломыц// Рос. акад. наук, Ин-т экологии Волж. бассейна, Ин-т фундамент. проблем биологии. – Москва: Наука, 2005. – 389 с.
225. Комаров, В.Л. Coniferales – хвойные. /В.Л. Комаров// Флора СССР. – 1934 – Т. 1. – С. 130-195.
226. Комаров, А.С. Модели сукцессии растительности и динамики почв при климатических изменениях /А.С.Комаров// Компьютерные исследования и моделирование. – 2009. – Т.1. – № 4. – С. 405-413.
227. Комин, Е.Г. Методика дендрохронологической оценки влияния парникового эффекта на рост леса / Е.Г. Комин // Лесоведение. – 2003. – № 1. – С. 58-64.
228. Коновалов, В.Н. Влияние пожаров на физиологическое состояние древостоев Крайнего Севера / В.Н. Коновалов, В.А. Семенов // Проблемы лесоведения и лесной экологии. Ч. I. – Москва, 1990. – С. 156–158.
229. Коновалов, В.Ф., Генетико-селекционные основы рационального использования лесных ресурсов в Республике Башкортостан / В.Ф.Коновалов, Э.Р. Насырова // Вестник Башкирского гос. аграрного ун-та. – 2017. – № 1 (41). – С. 96-100.
230. Котов, М.М. Генетика и селекция: учебник для вузов. Ч. 1. / М.М. Котов. – Йошкар-Ола: МарГТУ. – 1977. – 280 с.

231. Концепция развития лесного хозяйства и лесной промышленности Удмуртской Республики на период 2019-2030 гг.– 2018. – 79 с.
232. Коптев, С.В. Влияние химического состава монотерпенов ели на устойчивость к корневым гнилям / С.В. Коптев, М.В. Богданов // Физикохимия растительных полимеров: материалы VI международной конференции (22-25 июня). – Архангельск, 2015. – С. 142-145.
233. Коротков, С.А. Структура устойчивости и тенденции естественного возобновления ельников в национальном парке “Лосиный остров” / С.А. Коротков, В.В. Киселева, Л.В. Стоноженко и др. // Леса Евразии. – 2011. – С. 61-63.
234. Коротков, С.А. Структура, устойчивость и естественная спелость ельников северо-восточного Подмосковья. Проблемы и перспективы совершенствования лесоводственных мероприятий в защитных лесах / С.А. Коротков, Л.В. Стоноженко // Проблемы и перспективы совершенствования лесоводственных мероприятий в защитных лесах: материалы международной научно-практической конференции (18-20 июня). – Пушкино : ВНИИЛМ, 2014. – С. 96-99
235. Кошурникова, Н.Н. Анализ баланса углерода и факторов, влияющих на изменение климата / Н.Н. Кошурников, А.О. Гаек// Лесопользование, экология и охрана лесов: фундаментальные и прикладные аспекты: материалы международной научно-практической конференции (15-17 ноября) – Томск, 2005. – С. 236-238.
236. Крамер, П.Д. Физиология древесных растений /П.Д. Крамер, Т.Т. Козловский. – Москва: Лесная промышленность, 1983. – 464 с.
237. Кретович, В.Л. Основы биохимии растений /В.Л. Кретович. – Москва: Высшая школа, 1986. – 464 с.
238. Криштофович, А.Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Материалы по истории флоры и растительности СССР / А.Н. Криштофович // Выпуск II Москва-Ленинград, изд-во АН СССР, 1946. – С. 21-86.
239. Круглов, Ю.В. Микробиологическая активность чернозема южного в зависимости от агротехнических приемов в засушливой степи Нижнего Поволжья

/Ю.В. Круглов, Ю.Ф. Курдюков, Г.В. Шубитидзе // Аграрный научный журнал. – 2018. – №1. – С. 20-23.

240. Краткий обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Удмуртской Республики за 2013 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2014 год / ФБУ «Рослесозащита» «ЦЗЛ Пермского края». – 2013. – 44 с.

241. Красноперова, В.В. К вопросу о современных технологиях размножения хвойных древесных пород / В.В. Красноперова, Н.А. Исламова, И.Л. Бухарина // Международный научно-исследовательский журнал. – 2016. – № 5-6 (47). – С. 36-38.

242. Красная книга Удмуртской Республики: Сосудистые растения, лишайники, грибы /под ред. В.В. Туганаева. – Ижевск: Удмуртия, 2001. – 290 с.

243. Классификация почв России/ Почвенный институт им. В.В. Докучаева РАСХН. – Москва. – 2000. – 235 с.

244. Клиниченко, Н.П. Лесовосстановление на вырубках/ Н.П. Клиниченко., А.И. Писаренко, Н.А. Смирнов. – Москва: Экология, 2-е издание, 1991. – 384 с.

245. Кривец, С.А. Усурийский полиграф – новый опасный вредитель хвойных лесов Томской области / С.А. Кривец, И.А. Керчев // Гео-Сибирь. – 2011. – Т.3. №2. – С. 219-223.

246. Кулыгин, С.В. Система непрерывного мониторинга пожароопасных ситуаций в лесных зонах / С.В. Кулыгин, С.А. Красноперова, А.А. Кочаров // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: Материалы шестой Всероссийской научно-технической конференции (26-28 мая). – 2021. – Т.1. – С. 234-237.

247. Кузнецов, М.Ф. Микроэлементы в почвах Удмуртии / М.Ф. Кузнецов. – Ижевск: Изд-во Удм. ун-та, 1994. – 285 с.

248. Кузнецов, М.А. Влияние условий разложения и состава опада на характеристики и запас подстилки в среднетаежном чернично-сфагновом ельнике / М.А. Кузнецов // Лесоведение. – 2010. – № 6. – С. 54-60.

249. Кузьмин П.А. Биологически активные вещества древесных растений в выработке адаптивных реакций к стрессу / П.А. Кузьмин, И.Л. Бухарина, К.Е. Ведер-

ников, А.М. Кузьмина // Естественные и технические науки. – 2019. – № 11. – С. 130-134.

250. Ладыгина, Е.Я. Химический анализ лекарственных растений: Учеб. пособие для фармацевтических вузов / Е.Я. Ладыгина, Л.Н. Сафронич, В.Э. Отряшенкова и др. под ред. Гринкквич Н.И., Сафронич Л.Н. – Москва: Высш. школа, 1983. – С. 111-122.

251. Лазарева, И.П. Влияние сплошных рубок леса на свойства песчаных подзолов северной Карелии / И.П. Лазарева, Т.А. Вуорима // Лесоводственные и экологические последствия рубок в лесах Карелии. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1986. – С. 61-79.

252. Ларин, В.Б. Создание культур сосны и ели на севере-востоке европейской части СССР / В.Б. Ларин, Ю.А. Паутов. – Ленинград: Наука, 1989. – 144 с.

253. Лебедева, К. В. Феромоны в защите лесов от вредителей / К. В. Лебедева, Н. В. Вендило, В. А. Плетнев // Комплексные меры защиты ельников европейской части России по подавлению вспышки массового размножения короедатипографа. – Пушкино, 2001. – С. 51–59.

254. Левин, С.В. Биоэкологические особенности интродукции вида сосны Палласа в Центрально-Черноземном регионе России/ С.В. Левин, В.И. Пащенко // Лесохозяйственная информация. – 2018. –№4. – С. 74-90.

255. Леднев, А.В. Особенности почвенного покрова г. Ижевска // А.В. Леднев // Городская среда: экологические и социальные аспекты : сборник статей научно-практической конференции (19 апреля). – Ижевск : Удмуртский университет, 2017. – С. 24-30.

256. Леонтьев, Л.Л. Древесиноведение и лесное товароведение. Учебное пособие/ Л.Л. Леонтьев. – Санкт-Петербург: СПбГЛТУ, 2011 – 116 с.

257. Леса Удмуртии : Сборник статей / Д.М. Гиряев, О.Г. Баранова, Н.Я. Буераков под редакцией В.В. Туганаева // Министерство лесного хозяйства Удмуртской Республики Ижевск : Удмуртия, 1997. – 278 с.

258. Леса России: энциклопедия / Под общ.ред. А.И. Уткина, Г.В. Линдемана, В.И. Некрасова, А.В. Симолина. – Москва: Большая Российская энциклопедия, 1995 – 447 с.
259. Лесной кодекс Российской Федерации: офиц. текст. – Москва: от 04.12. 2006 г. № 200-ФЗ. – 2006. – URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_64299/
260. Лесохозяйственные регламенты лесничеств Удмуртской Республики, 2008. – URL: <https://udmurtia-gov.ru/doc/35271>
261. Лесохозяйственные регламенты лесничества Удмуртской Республики, 2018. – URL: <https://udmurt.ru/search/?q=Лесохозяйственный+регламент>
262. Лесотаксационный справочник /под ред. Б.И. Грошева, П.И. Мороза, И.П. Сеперовича, С.Г. Синицина. – Москва: Лесная промышленность, 1973. – 208 с.
263. Линдеман, Г.В. Роль насекомых-ксилофагов в динамике лесной растительности/ Г.В. Линдеман // Чтения памяти В.Н. Сукачева. – Москва: Наука, 1993. – С.60-86.
264. Лобанов Н.В. Микотрофность древесных растений /Н.В. Лобанов. – Москва. Изд-во «Лесная промышленность». – 1971. – 216 с.
265. Луганский, Н.А. Лесоведение: учеб. пособие / Н.А. Луганский, С.В. Залесов, В.Н. Луганский. – Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т. – 2010. – 432 с.
266. Любавская, А.Я. Селекционно-генетическая оценка ассортимента древесных пород для зеленых насаждений Москвы как фактор повышения их устойчивости и полезных функций / А.Я. Любавская // Городское хозяйство и экология. – №1. – Ч.1. – Москва: МГУЛ, 1996. – С. 17-19.
267. Любарский, Л.В. Усыхание горных пихтово-еловых лесов Майхинского опытного лесхоза ДальНИИЛХ / Л.В. Любарский. – Хабаровск. 1949. – 186 с.
268. Любарский, Л.В. Санитарное состояние лесов Дальнего Востока и пути их оздоровления / Л.В. Любарский // Вопросы развития лесного хозяйства и

лесной промышленности Дальнего Востока. – Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР. –1955. – С. 94-112.

269. Лямцев, Н.И. Динамика санитарного состояния еловых лесов Подмосковья после засухи 2010 г. / Н.И. Лямцев, Е.Г. Малахова // Лесной вестник. – 2013. – № 6. – С. 82-89.

270. Мамаев, С.А. Виды хвойных на Урале и их использование в озеленении / С.А. Мамаев. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. – 113 с.

271. Мартынов, А.Н. Рекомендации по комплексной оценке естественного лесовозобновления / А.Н. Мартынов. – Санкт-Петербург : СПбНИИЛХ, 1996. – 18 с.

272. Маслов, А. Д. Факторы смертности короёда типографа/ А.Д. Маслов, Л.С. Матусевич// Лесоведение. – 1990. – № 6. – С. 11–18.

273. Маслов, А.Д. Короед-типограф и усыхание еловых лесов/А.Д. Маслов. – Москва: ВНИИЛМ, 2010. – 138 с.

274. Маслов, А.Д. Кризис массового размножения короёда-типографа *Ips tyrographus* L. в 2014 г. / А.Д. Маслов // Лесной вестник. – 2014. – №6. – С. 128-131.

275. Маслов, А.Д. Повышение устойчивости еловых насаждений к неблагоприятным факторам/ А.Д. Маслов, И.А. Комарова, С.Ю. Краснобаева. – Пушкино: ВНИИЛМ, 2015. – 28 с.

276. Мате, Л.Л. Биоэнергетика: FSC и новые рыночные возможности /Л.Л. Мате// Устойчивое лесопользование. – 2014. – № 2. – С. 18-22.

277. Мандельштам, М.Ю. Короеды северо-запада России (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae): история изучения, состав и генезис фауны / М.Ю. Мандельштам, А.В. Селиховкин // Энтомологическое обозрение, 99. – №3. – 2020. – С. 631-665. – DOI: 10.31857/S0367144520030119.

278. Манько, Ю.И. Ель аянска / Ю.И. Манько. – Ленинград: Наука, 1987. – 280 с.

279. Материалы лесоустройства лесничеств Удмуртской Республики, 1993-1997.

280. Материалы Государственного лесного реестра за 2010-2016 гг. (форма 1.8 ГЛР) по Удмуртской Республике. – URL: <https://mpr.udmurt.ru/>
281. Мазуркин, П.М. Дендрометрия. Статистическое древоведение: учебное пособие. Часть 1 / П.М. Мазуркин. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2003. – 72 с.
282. Мелехов, И.С. О повреждениях еловых лесов тайги ржавчинным грибом *Chrysomyxa Ledi*. / И.С. Мелехов // Сборник научно-исследовательских работ АЛТИ, Т.VIII – 1946. – С. 59-75.
283. Мелехов, И.С. Лесоведение: Учебник для вузов / И.С. Мелехов. – Москва: Лесн. пром-сть, 1980. – 408 с.
284. Мелехов, И.С. Лесоведение / И.С. Мелехов. – Москва: МГУЛ, 1999. – 398 с.
285. Мелехов, И.С. Лесоводство. 2-е изд. доп. испр. / И.С. Мелехов. – Москва: МГУЛ, 2002. – С. 11-14.
286. Мелехова, Т.А. Концентрированные рубки в лесах Севера / Т.А. Мелехова. – Москва: Изд-во АН СССР. 1954. – С. 215-231
287. Методы мониторинга вредителей и болезней леса / под общ. ред. В.К. Тузова. – Москва: ВНИИЛМ, 2004. – 200 с.
288. Методические рекомендации по уходу за хвойно-лиственными молодняками, сформировавшимися из сохраненного подроста и культур, в Удмуртской АССР / ВНИИ лесоводства и механизации лесн. хоз-ва / Разраб. Ф.В. Аглиуллин. - Москва: ВНИИЛМ, 1981. - 11 с.
289. Методические указания по определению объемов вторичных древесных ресурсов / Министерство лесного, целлюлозно-бумажной и деревообрабатывающей промышленности СССР /Разработчик А. Г. Якуниным/ – Москва: ВНИПИЭИлеспром, 1988. – 40 с.
290. Методические указания по оценке городских почв при разработке градостроительной и архитектурно-строительной документации / Коллектив авторов. – Москва: Научно-исследовательский и проектно-изыскательский институт экологии города, 1996. – 36 с.

291. Методические рекомендации по выделению групп типов леса зоны хвойно-широколиственных лесов Европейской части РСФСР, 1976. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/9042204>
292. Минкевич, И.И. Фитопатология. Болезни древесных и кустарниковых пород: учеб. Пособие / И.И. Минкевич, Т.Б. Дорофеева, В.Ф. Ковязин// Под общ. Ред. И.И. Минкевича. – Санкт-Петербург : Изд-во «Лань». – 2011. – 160 с.
293. Минниханов, Р.Н. Роль несплошных рубок в восстановлении коренных естественных популяций ели европейской и пихты сибирской в зоне смешанных лесов Среднего Поволжья / Р.Н. Минниханов // Экология и генетика популяций. – Йошкар-Ола: Периодика, 1998. – С. 268-270.
294. Морозова, Р.М. Первое региональное совещание почвоведов северо- и среднетаежной подзон европейской части СССР/ Р.М. Морозова, В.К. Куликова. – Петрозаводск, Карельское кн. изд-во. 1968. – С. 143-144.
295. Морозов, Г.Ф. К 100-летию со дня рождения Г.Ф. Морозова. 1867-1967 гг. / Г.Ф. Морозов. – Москва: Изд-во «Лесная промышленность», 1967. – С. 65-72.
296. Мозолевская, Е.Г. Короед типограф продолжает губить ель / Е.Г. Мозолевская, В.А. Липаткин // Защита и карантин растений. – 2014. – №1. – С. 15-17.
297. Моиссеев, Н.А. Методические рекомендации по организации лесного хозяйства и устойчивого управления лесами / Н.А. Моиссеев, А.В. Побединский, В.С. Чуенков и др. – Москва: 2001. – 39 с.
298. Молотков, П.И. Селекция лесных пород / П.И.Молотков, И.Н. Патлай, Н.И. Давыдова и др. – Москва: Лесн. пром-сть, 1982. – 223 с.
299. Мохов, И.И. Региональные модельные оценки риска лесных пожаров в азиатской части России при изменении климата / И.И. Мохов, А.В. Чернокульский, И.М. Школьник // География и природные ресурсы России. – 2010. – № 2. – С. 120-126.
300. Мустафин, Л.А. Типы леса и лесовозобновление в УАССР / Л.А. Мустафин. – Ижевск, 1938. – 38 с.

301. Мурзов, А.И. Современное состояние лесов, пути повышения их качества и производительности / А.И. Мурзов, Е.А. Гуськов // Зеленая книга Республики Татарстан. Казань, Изд-во КГУ. – 1993. – С. 283-294.
302. Мухаметдинов, И.Р. Возобновительный потенциал сосновых древостоев Южного Урала по типам леса / И.Р. Мухаметдинов, К.М. Габдрахимов // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. 2017. – №3(43). – С.111-114.
303. Мухаметдинов, И.Р. Комбинированное возобновление леса в Салаватском лесничестве / И.Р. Мухаметдинов, К.М. Габдрахимов // Аграрная наука в инновационном развитии АПК: материалы международной научно-практической конференции в рамках XXVI Международной специализированной выставки «Агрокомплекс-2016». Часть I (15-17 марта). – Уфа: Башкирский ГАУ, 2016. – С. 156-159.
304. Назаров, Н.Н. География Пермского края / Н.Н. Назаров. – Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 2006. – 139 с.
305. Наставления по лесосеменному делу в РФ. Утверждено приказом Федеральной службы лесного хозяйства России от 23.12.1993 г. № 338 / Под ред. Н.Г. Николаенко. – Москва, 1994. – 168 с.
306. Наквасина, Е.Н. Семенные плантации северных экотипов сосны обыкновенной. Монография / Е.Н. Наквасина, Т.В. Бедрицкая. – Архангельск: Изд-во Поморского госуниверситета, 1999. – 143 с.
307. Народное хозяйство Удмуртской АССР. Статистический сборник / Под ред. А.Г. Воронцова. – Ижевск. 1957. – С. 24-26.
308. Николаева, М.Г. Биология семян. РАН. Ботанический сад ин-та В.Л. Комарова / М.Г. Николаева, И.В. Лязунова, Л.П. Поздова. – Санкт-Петербург, 1999. – 232 с.
309. Никитский, Н.Б. Жуки-ксилофаги – вредители древесных растений России. Болезни и вредители в лесах России / Н.Б. Никитский, С.С. Ижебский. – Т. II МПР РФ. Федеральное агентство лесного хозяйства. – Москва: ВНИИЛМ. – 2005. – 116 с.

310. Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов России за 2006 год. Пушкино. – 2007. – 160 с.
311. Обзор санитарного и лесопатологического состояния российских лесов в 2006, 2007 годах. Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства (ВНИИЛМ). – Пушкино, 2008. – 160 с.
312. Общесоюзные нормативы для таксации лесов (утв. приказом Госкомлеса СССР от 28 февраля 1989 г. № 38). – 1989. – URL: <https://base.garant.ru/70811050/>
313. Об утверждении Лесного плана Архангельской области. Указ Губернатора Архангельской области от 14.12.2018 г. №116-у – С. 44-45/
314. Об утверждении Лесного плана Удмуртской Республики. Указ Президента Удмуртской Республики от 15.12.2008 г. № 197. – 342 с.
315. Об утверждении Лесного плана Удмуртской Республики. Указ Главы Удмуртской Республики от 18 февраля 2019 г. №17. – URL: http://www.minpriroda-udm.ru/index.php?option=com_content&view=article&id=127&Itemid=234.
316. Об утверждении Правил санитарной безопасности в лесах Постановление Правительства РФ от 9 декабря 2020 г. № 2047. – URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_370645/
317. Оболенская, А.В. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы: Учебное пособие для вузов / А.В. Оболенская, З.П. Ельницкая, А.А. Леонич. – Москва: Экология, 1991. – 320 с.
318. Обыденников, В.И. К методике лесоводственной оценки сплошных рубок / В.И. Обыденников // Вопросы лесовыращивания и рационального лесопользования: научные труды Московского лесотехнического института. – Москва, 1983. – №148. – С. 10-14.
319. Обыденников, В.И. Последствия использования агрегатной лесозаготовительной техники в сосняках Забайкалья /В.И. Обыденников, Л.Н. Рожин// Лесной журнал – 1995. – № 2-3. – С. 7-11.

320. Обыденников, В.И. Смена растительного покрова в ельниках после сплошных рубок агрегатной техникой /В.И. Обыденников, А.В. Тибуков// Лесоведение. – 1996. – № 2. – С. 3-12.
321. Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. – Москва: Мир, 1986. – 328 с.
322. Орлов, Ф.Б. Технические рекомендации по срокам и агротехнике посева культур сосны и ели /Ф.Б. Орлов, П.М. Малаховец. – Архангельск: ЦБТИ, 1965. – 4 с.
323. Орлова, Л.В. К систематике и географическому распространению Ели финской (*PICEA FENNICA (REGEL)*) / Л.В. Орлова, А.А. Егоров // Новости систематики высших растений. – Т.42. 2010. – С. 5-23
324. Орлова, А.А. Обзор методов качественного и количественного анализа танинов в растительном сырье / А.А. Орлова, М.Н. Пovyдыш // Химия растительного сырья. – 2019. – № 4. – С. 29-45.
325. Огибин, Б.Н. К биологии короёда-типографа / Б.Н. Огибин., Е.Ф. Пряхина // Материалы научной сессии лаборатории лесоведения за 1968 год. - Архангельск, 1969. – С. 41-43.
326. Основы устойчивого лесопользования: учеб. пособие для вузов. – 2-е изд., перераб. и доп. / под общ. ред. А.В. Беяковой, Н.М. Шматковой. – Москва: WWF России, 2014. – С. 70-92.
327. Остроухова, Л.А. Определение количественного содержания экстрактивных веществ из древесины, корней и коры деревьев хвойных видов Сибири: лиственницы (*Larix sibirica L.*), сосны (*Pinus sylvestris L.*), пихты (*Abies sibirica L.*), ели (*Picea obovata L.*) и кедра (*Pinus sibirica DuTour.*) / Л.А. Остроухова Л.А, Т.Е. Федерова, Н.А. Онучина и др. // Химия растительного сырья. – 2018. – №4. – С. 185-195. – DOI: 10.14258/jcprm.2018044245.
328. ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесопользовательные. Метод закладки. – Москва: Гослесхоз СССР, 1984. – 60 с.
329. ОСТ 56-73-84. Таксация и лесопользование. Прирост древесины в древостое. Классификация и символика, основные расчетные формулы. Термины и определения. – Москва: ЦБНТИлесхоз, 1984. – 8 с.

330. ОСТ 56-99-93. Лесные культуры. Оценка качества. – Москва: ВНИИЦлесресурс, 1994. – 37 с.
331. ОСТ 56-108-98. Лесоводство термины и определения. – Москва: ВНИИЦлесресурс, 1998. – 55 с.
332. Паршевников, А.Л. Первое региональное совещание почвоведов северо- и среднетаежной подзон европейской части СССР/ А.Л. Паршевников, В.А. Черных. – Петрозаводск, Петрозаводск, Карельское кн. изд-во. – 1968. – С. 162-163.
333. Панина, Н.Б. Применение комплекса средств защиты растений для профилактики грибных болезней посадочного материала хвойных пород в лесных питомниках. / Н.Б. Панина, Г.И. Иванюшева // Актуальные проблемы лесного комплекса. – 2005. – №10. – С. 119-121.
334. 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.
335. Пермяков, Ф.И. Почвы Удмуртии: повышение их плодородия /Ф.И. Пермяков. – Ижевск: Удмуртия. – 1972. – 223 с.
336. Писаренко, А.И. Искусственные леса. В 2-х частях. Ч.1 / А.И. Писаренко, Г.И. Редьк, М.Д. Мерзленко. – Москва: ВНИИЦ-лесресурс, 1992а. – 307 с.
337. Писаренко, А.И. Искусственные леса. В 2-х частях. Ч.2/ А.И. Писаренко., Г.И. Редьк, М.Д. Мерзленко. – Москва: ВНИИЦ-лесресурс, 1992б. – 238 с.
338. Поварницина, Т.М. Эколого-физиологические особенности адаптации древесных растений к условиям крупных промышленных центров (на примере г. Ижевска): дис... кан. б. н. : 03.00.16 / Поварницина Татьяна Михайловна. – Ижевск, 2007. – 174 с.
339. Правдин, Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР / Л.Ф. Правдин. – Москва: изд-во «Наука», 1975. – 178 с.

340. Практикум по лесоводству: для вузов. Для вузов 2-е издание, переработанное и дополненное Высшая школа / под ред. В.П. Григорьев, И.Э. Рихтер, Л.И. Лахтанова, Г.В. Меркуль. – Минск, 1989. – С. 10-13.

341. Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ №367 от 18.08.2014 «Об утверждении Перечня лесорастительных зон Российской Федерации и Перечня лесных районов Российской Федерации (с изменениями на 19февраля 2019 года). – Режим доступа: <http://docs.cntd.ru/document/420224339>.

342. Приказ Минприроды России от 04.12.2020 № 1014 «Об утверждении Правил лесовосстановления, состава проекта лесовосстановления, порядка разработки проекта лесовосстановления и внесения в него изменений». – URL: <http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202012180052>.

343. Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 30.07.2020 г. № 534 «Об утверждении Правил ухода за лесами». – URL: <https://docs.cntd.ru/document/565780469/>

344. Приказ Минприроды России от 29.03.2018 г. № 122 «Об утверждении Лесоустроительной инструкции». – URL: <http://docs.cntd.ru/document/542621790>.

345. Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 20.10.2015 г. № 438 «Об утверждении правил создания и выделения объектов лесного семеноводства (лесосеменных плантаций, постоянных лесосеменных участков и подобных объектов)» - URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_194131/.

346. Приказ Федерального Агентства Лесного хозяйства от 05.07.2011 г. № 287 «Об утверждении классификации природной пожарной опасности лесовиклассификации пожарной опасности в лесах в зависимости от условий погоды». - URL: <https://docs.cntd.ru/document/902289183>.

347. Природа Удмуртии / под. ред. А.И. Соловьева. – Ижевск: Удмуртия, 1972. – 398 с.

348. Протопопов, В.В. Средообразующая роль темнохвойного леса / В.В. Протопопов. – Новосибирск: Наука СО АН СССР, 1975. – 328 с.

349. Побединский, А. В. Изучение лесовосстановительных процессов / А. В. Побединский. – Москва: Наука, 1966. – 64 с.
350. Полевой, В.В. Физиология роста и развития растений / В.В. Полевой, Т.С. Саламатова. – Ленинград: ЛГУ, 1991. – С. 55-60.
351. Полякова, Г.Г. Защитная реакция флоэмы ствола сосны на поранение и действие экстракта из мицелия *Ceratocys tislariicola* / Г.Г. Полякова, В.В. Стасова, Н.В. Пашенова // Физиология растений. – 2011. – Т.58. – № 5. – С. 702-710.
352. Почвоведение. Учебник для университетов. В 2 ч. / Под редакцией В.А. Ковды, Б.Г. Розанова. Ч.1. Почвы и почвообразование. Высш. шк. / Г.Д. Белицина, В.Д. Васильевская, Л.А. Гришина – Москва, 1988. – 400 с.
353. Прокопьев, М.Н. Лесовосстановление в лесах Прикамья/ М.Н. Прокопьев. – Москва: ЦБНТИлесхоз, 1974. – 47 с.
354. Прокопьев, М.Н. Воспроизводство сосновых лесов южной и средней подзон европейской тайги : дис. ... д-ра с-х наук : 06.03.01 / Прокопьев Михаил Николаевич. – Пермь, 1984. – 585 с.
355. Постановление Правительства РФ от 7 октября 2020 г. № 1614 «Об утверждении Правил пожарной безопасности в лесах». – URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_364560/
356. Постановление Коллегии Рослесхоза от 21.10.1993 г. № 10 «Об основных положениях лесного мониторинга в России». – URL: <https://www.alppp.ru/law/okruzhayuschaja-sreda-i-prirodnye-resursy/obschie-voprosy/50/postanovlenie-kollegii-rosleshoza-ot-21-10-1993--10.html>.
357. Раевич, Б.А. Методические рекомендации по геохимической оценке загрязнения территории городов химическими элементами / Б.А.Раевич, Ю.Е. Сагет, Р.С. Смирнова. – Москва: ИМ-ГРЭ, 1982. – 112 с.
358. Растительный мир Удмуртии / Сост. В.В. Туганаев. – Ижевск: Удмуртия. – 1980. – URL: <https://eanbur.unatlib.ru/handle/123456789/8444>.
359. Ревяко, И.И. Лесные культуры. Проектирование и создание лесных насаждений / И.И. Ревяко. – Новочеркасск, 2013. – 167 с.

360. Редько, Г.И. Рукотворные леса Европейского Севера / Г.И. Редько, Н.А. Бабчи. – Архангельск: Северо-западное книжное издательство, 1991. – 96 с.
361. Ремезов, Н.П. Почвы, их свойства и распространение / Н.П. Ремезов. – Москва: Учпедгиз, 1953. – 268 с.
362. Ремезов, Н.П. Лесное почвоведение / Н.П. Ремезов, П.С. Погребняк. – Москва: Лесн. пром-сть. – 1965. – 324 с.
363. Робакидзе, Е. А. Состояние древесных растений еловых фитоценозов в зоне аэротехногенного действия целлюлозно-бумажного производства / Е.А. Робакидзе, Н.В. Торлопова, К.С. Бобкова // Лесной журнал. – 2010. – №2. – С. 47-55.
364. Рогозин, М.В. Развитие древостоя и его константы / М.В. Рогозин, Г.С. Разин // Весник пермского университета. – 2012. – №2. – С 13-21.
365. Родин, А.Р. Рекомендации по выращиванию семян сосны и ели в открытом грунте в зоне смешанных лесов/ А.Р. Родин, Н.Я. Попова, Н.И. Шульгин, Л.С. Хренов. – Москва: Минлесхоз РСФСР, 1989. – 32 с.
366. Родин, А.Р. Рекомендации по использованию новых экологически чистых биопрепаратов при выращивании посадочного материала хвойных пород в лесных питомниках / А.Р. Родина, Н.Я. Попова, Е.В. Кандыбова, М.Н. Стукушин, Г. П. Абанина – Москва: ВНИИЛМ, 2001. – 13 с.
367. Родин, А.Р. Лесные культуры: Учебник для студентов спец. 260400. /А.Р. Родин. – Москва: МГУЛ, 2002. – 268 с.
368. Родин, А.Р. Лесные культуры. Учебник /А.Р. Родин, Е.А. Клашеникова, С.А. Родин.; под общей редакцией проф. А.Р. Родина. – Москва: ВНИИЛМ, 2004. – 440 с.
369. Розенберг, В.А. О выходе деловой древесины из усыхающих и сухих стволов аянской ели / В.А. Розенбер // Сообщество Дальневосточного филиала АН СССР. – 1950. – Выпуск 1. 1950. – С. 3-7.
370. Ролл-Хансен, Ф. Болезни лесных деревьев /Ф. Ролл-Хансен, Х. Ролл-Хансен. – Санкт-Петербург. – 1998. – 120 с.

371. Романюк, Б.Д. Природоохранное планирование ведения лесного хозяйства / Б.Д. Романюк, А.Т. Загидуллина, А.А. Книзе. – 3-е издание Санкт-Петербург – 2009. – 32 с.
372. Рысин, И.И. Оценка экологического потенциала Удмуртии / И.И. Рысин, А.К. Осипов. – Екатеринбург: Предпринт УрО РАН, 1991. – 42 с.
373. Рысин, И.И. Стационарные наблюдения за динамикой современного оврагообразования в Удмуртии / И.И. Рысин // Экзогенные процессы и окружающая среда (тезисы докладов XIX Пленума Геоморфологической комиссии АН СССР). - Казань: Изд-во Казан.ун-та. – 1988. – С. 115-116.
374. Рысин, И.И. Водные ресурсы / И.И. Рысин // Природные ресурсы и экология Удмуртии: науч.-практ. и метод. материалы. – Ижевск: Изд-во Удм. ун-та, 1995. – С. 36-47.
375. Рысин, И.И. Овражная эрозия в Удмуртии / И.И. Рысин. – Ижевск: Изд-во Удм. ун-та, 1998. – 274 с.
376. Рысин, И.И. Русловые процессы на реках Удмуртии / И.И. Рысин, Л.Н. Петухова. – Ижевск: Ассоциация «Научная книга». – 2006. – 176 с.
377. Рысин, Л.П. Еловые леса России/ И.И. Рысин, Л.И. Савельева. – Москва: Наука, 2002. – С. 21-152.
378. Рысин Л.П. Хвойные леса России. Известия Самарского центра РАН. Т.14. – 2012. – № 1(4) – С. 1106-1109.
379. Сабиров, А.Т. Характеристика подстилки лесных биогеоценозов Среднего Поволжья / А.Т. Сабиров // Сборник Лесное хозяйство поволжья. – 1996. – Выпуск 2. – С. 111-115.
380. Сафронова, И.Е. Очаги болезней леса на территории лесного фонда Красноярского Края / И.Е. Сафронова, С.В. Кулыгин, С.А. Красноперова, А.А. Кочаров // Леса России: политика, промышленность, наука, образование: Материалы шестой Всероссийской научно-технической конференции. Т.2. – 2021. – С. 142-144.

381. Свинарев, В.И. К вопросу о взаимоотношениях у растений в искусственных сортосмесях / В.И. Свинарев // Ботанический журнал. – 1957. – Т. 42. № 1. – С. 57-61.
382. Свидетельство о регистрации программы для ЭВМ RU2023611120. Геоинформационная система управления зелеными насаждениями города «Зеленый код» : № 2022686450 : заявл. 29.12.2022 : опубли. 17.01.2023 / А.Н. Лошкарев, М.Э. Галиуллин, И.Л. Бухарина, К.Е. Ведерников, А.Г. Ковальчук, Д.С. Рябов ; заявитель, патентообладатель ФГБОУ ВО "Удмуртский государственный образования «Удмуртский государственный университет». – URL https://elibrary.ru/download/elibrary_50133983_32941872.PDF
383. Семенкова, И.Г. Лесная фитопатология / И.Г. Семенкова, Э.С. Соколова. – Москва: Экология, 1992. – 376 с.
384. Серов, А. Анализ соответствия действующего законодательства требованиям интенсивного лесного хозяйства / А. Серов, В. Герасимов, Е. Попова // Устойчивое лесопользование. – 2015. – № 4(44). – С. 615.
385. Серебряков, И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И.Г. Серебряков. – Москва: Советская наука, 1952. – 391 с.
386. Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И.Г. Серебряков. – Москва: Высшая школа, 1962. – 378 с.
387. Селиховкин, А.В. Эффективность санитарно-оздоровительных мероприятий в хвойных древостоях в современных условиях на примере Ленинградской области / А.В. Селиховкин // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2017. – Вып. 221. – С. 35-51.
388. Селиховкин, А.В. Размножение короеда-типографа и других дендропатогенных организмов в лесах Карельского перешейка / А.В. Селиховкин, Н.А. Ахматович, Е.Ю. Е.Ю. Варенцова, Б.Г. Поповичев // Лесоведение. – 2018. – № 6. – С. 426-433.
389. Селиховкин, А.В. Сплошные санитарные рубки как метод контроля плотности популяций стволовых вредителей и распространения дендропатогенных организмов в современных условиях на примере Ленинградской области /

А.В. Селиховкин, Е.Ю. Варенцова, Б.Г. Поповичев // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2017. – Вып. 220. – С. 186-199.

390. Селочник, Н.Н. Факторы деградации лесных экосистем / Н.Н. Селочник // Лесоведение. – 2008. – № 5. – С. 52-60.

391. Семенкова, И.Г. Лесная фитопатология: учеб. пособие для студентов факультета заочного обучения специальности 240400 / И.Г. Семенкова. – Москва: МГУЛ, 2002. – 202 с.

392. Семенкова, И.Г. Фитопатология / И.Г. Семенкова, Э.С. Соколова. – Москва: Академия, 2003. – 480 с.

393. Сизоненко Т.А. Определение морфотипов и жизненной активности эктомикориз ели сибирской методами флуоресценции и рДНК-Анализа /Т.А. Сизоненко, Д.М. Шадрин, Я.И. Пылины// Известия Коми научного центра УрО РАН. – 2017. – № 2(30). – С. 37-44.

394. Словарь-справочник таежного лесокulturника : справочное издание / Под общей редакцией Н.А. Бабича. – Архангельский государственный технический университет; СевНИИЛХ. – Архангельск, 2005. – 252 с.

395. Соколов, П.А. Таксация ельников Прикамья (на примере Удмуртии) / П.А. Соколов, А.А. Петров. – Ижевск: РИО ИжГСХА, 2004. – 272 с.

396. Соколов, Д.В. Корневая гниль от опенка (*Ar. mellea* (vahlb.exFr) Karst.) в лесах таежной зоны и возможные мероприятия по борьбе с нею / Д.В. Соколов // Сборник статей по обмену производственно-техническим опытом по лесному хозяйству и лесоустройству. – Ленинград, 1963. – С. 228-233.

397. Соколов, П.А. Таксация леса. Часть 1. / П.А. Соколов, Д.А. Поздеев // Часть 1. Таксация отдельных деревьев: учебное пособие – 2-е изд., переработанное и дополненное – Ижевск : ФГБОУ ВПО Ижевская ГСХА, 2009. – 95 с.

398. Соколов, П.А. Таксация леса. 3 Ч. Таксация отдельных деревьев. Таксация насаждений. Учебная практика: учебно-методическое пособие/П.А. Соколов. – Ижевск: ФГОУ ВПО Ижевская ГСХА, 2007. – 213 с.

399. Соколов, Р.А. Сорная растительность и ее влияние на сеянцы ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в лесных питомниках Среднего Предуралья: на

примере Удмуртской Республики: автореф. дисс. ... кан. с-х. н. 06.03.01 / Соколов Роман Александрович. – Ижевск, 2013. – 39 с.

400. Стадницкий, Г.В. Характеристика шишек ели как станции обитания насекомых энтомокомплекса. Энтомологический обзор / Г.В. Стадницкий. – 1976. – Т. 50, Выпуск 1. – С.85-94.

401. Старк, В. Н. Короеды. Фауна СССР. Жесткокрылые / В.Н. Старк. - Москва-Ленинград: Изд. АН СССР, 1952. –Т. XXXI. – 462 с.

402. Стоноженко, Л.В. Обозначение возрастов спелости еловых древостоев Московской области на основе анализа их структуры и строения. дис.... к. с-х н. : 06.03.02. / Стоноженко Леонид Валерьевич: – Москва, 2011. – 144 с.

403. Судейкин, Г.М. Вреднейшие насекомые и грибные болезни леса / Г.М. Судейкин, Н.Ф. Слудский. – Москва-Ленинград: Гослестехиздат, 1939. – 81 с.

404. Сунгурова, Н.Р. Ассимиляционный аппарат ели в культурах на долгомошной вырубке / Н.Р. Сунгурова, В.Н. Коновалов // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2016. – №2. – С. 31-40 - DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.2.31.

405. Суворова, Г.Г. Фотосинтетическая продуктивность *Pinus sylvestris*, *Picea obovata* и *Larix sibirica* / Г.Г.Суворова А.С. Щербатюк, Л.С. Янькова // Ботанический Журнал. – 2002. – Т.87. – №9. – С. 99-108.

406. Сукачев, В.Н. История растительности СССР во время плейстоцена / В.Н. Сукачев // Растительность СССР. Т.1. – Москва; Ленинград. – 1938. – С.183-234.

407. Сукачев, В.Н. Избранные труды. Т.1 Основы лесной типологии и биогеоценологии. / В.Н. Сукачев; под. общ. ред. Е.М. Лавренко. – Ленинград: Издательство «Наука», 1972. – 419 с.

408. Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесообразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). Издание 2-е дополненное. – Москва, 2008. – С. 185-212.

409. Таргульян, В.О. Структурный и функциональный подход к почве: почва-память и почва-момент/ В.О. Таргульян, И.А. Соколов // Математическое моделирование в экологии. - Москва: Наука, 1976. – С. 17-34.
410. Тарханов, С.Н. Определение влияния атмосферного загрязнения на морфометрические показатели и состояние ассимиляционного аппарата сосны и ели в бассейне Северной Двины / С.Н. Тарханов, С.Ю. Бирюков // Сибирский экологический журнал. – 2012. – №3. – С. 407-414.
411. Тарасов П.А. Постпирогенные изменения гидротермических параметров почв среднетаежных сосняков / П.А. Тарасов, В.А. Иванов, Г.А. Иванова // Почвоведение. – 2011. – № 7. – С. 795-803.
412. Тихонов, А.С. Воспроизводство леса в Европейском регионе / А.С. Тихонов, А.В. Прутской. – Калуга: Гриф, 2009. – 328 с.
413. Тимофеев, В.П. Отмирание ели в связи с недостатком влаги в почве / В.П. Тимофеев // Лесное хозяйство. – 1939. – № 9. – С. 6-15.
414. Ткаченко, О.Б. Защита древесных растений от возбудителей болезней и вредителей / О.Б. Ткаченко, М.А. Келдыш, О.А. Каштанова и др. – Москва: РАН, 2018. – С. 177-185.
415. Трегубов, Г.А. Растительные ресурсы Комсомольского района / Г.А. Трегубов // Амурский сборник. – 1960. – С. 310-329.
416. Тренин, В.В. Основы лесного хозяйства для лесопользователей /В.В. Тренин. – Петрозаводск, 2007. – 168 с.
417. Туганаев, В.В. Агрофитоценозы современного земледелия и их история / В.В. Туганаев. – Москва: Наука, 1984. – 88 с.
418. Туганаев, В.В. Общие сведения о лесе / В.В. Туганаев // Леса Удмуртии. – Ижевск: Удмуртия, 1997. – С. 35-65.
419. Туганаев, В.В. Растительность / В.В. Туганаев. – Удмуртская Республика: Энциклопедия. – Ижевск, 2000. – 797 с.
420. Туганаев, В.В. Ботанический обзор и история агроэкосистем Вятско-Камского Предуралья / В.В. Туганаев, Л.Р. Леконцева, А.Н. Пузырев. – Москва-Ижевск : Институт компьютерных исследований, 2015. – С. 7-14.

421. Турков, В.Г. О вывале деревьев ветром в первобытном лесу как биогеоценотическом явлении (на примере горных пихтово-еловых лесов Среднего Урала) / В.Г. Турков // Темнохвойные леса Среднего Урала. – Свердловск, 1979. – С. 121-140.
422. Труфанов, М.В. Влияние лигнина ели на мицеллообразующую способность поверхностно-активных веществ растительного происхождения / М.В. Труфанов, С.Б. Селянина, Н.И. Афанасьев // Химия растительного сырья. – 2007. – №2. – С. 27-32.
423. Угаров, А.И. Лесное семеноводство: Методические указания к лабораторным работам студентов специальности 260400; 2-е изд., испр. и доп. / А.И. Угаров, А.А. Кожевникова. – Москва: МГУЛ, 2002. – 28 с.
424. Уголев, Б.Н. Древесиноведение и лесное товароведение : Учебник для сред. проф. образования / Б.Н. Уголев. – Москва: Издательский центр «Академия», 2004. – 272 с.
425. Уголев, Б.Н. Древесиноведение и лесное товароведение. Учебник / Б.Н. Уголев. – Москва: ГОУ ВПО МГУЛ, 2007 – 351 с.
426. Усольцев, А.В. Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география / А.В. Усольцев. – Екатеринбург: УрО РАН, 2001. – 708 с.
427. Усольцев, В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии / А.В. Усольцев. – Екатеринбург: УрО РАН, 2010. – 570 с.
428. Усольцев, В.А. География удельной первичной продукции елово-пихтовых насаждений в Евразии / В.А. Усольцев, А.А. Маленко, Г.Г. Терехов и др. // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2013. – №10. – С. 51-55.
429. Усольцев, В.А. Структура и география фитомассы деревьев ели и пихты в трансконтинентальных градиентах Евразии / В.А. Усольцев, А.А. Маленко, Д.В. Норичин // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2015. – №10. – С. 45-48.
430. Усков, С.П. Фаутоность спелых и перестойных ельников Кадниковского лесничества / С.П. Усков // Труды Института леса и древесины. – 1963. – Т.53. – С. 212-237.

431. Ушаков, А.И. Лесная таксация и лесоустройство: Учебное пособие / А.И. Ушаков. – Москва: Издательство МГУЛ, 1997. – 176 с.
432. Указания Федеральной службы Лесного хозяйства РФ «Указания о порядке отбора и учета лесосеменных объектов в Российской Федерации» от 14.05.1995 г. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/9014403>.
433. Федорова, Т.Е. Олиголигнаны древесины *Picea obovata* Ledeb. / Т.Е. Федорова, С.В. Федоров, В.А. Бабкин // Химия растительного сырья. – 2015. – №3. – С. 49-53. – DOI: 10.14258/jcprm.201503586.
434. Федорова, Т.Е. Фенольные соединения коры *Picea obovata* Ledeb./ Т.Е. Федорова, С.В. Федоров, В.А. Бабкин // Химия растительного сырья. – 2018. – №1. – С. 89-95. – DOI:10.14258/jcprm.2018012683.
435. Фирсова, В.П. Экологическая роль почв в воспроизводстве лесов Урала / В.П. Фирсова // Экологические основы рационального использования и воспроизводства лесов Урала. – Свердловск, 1986. – С. 5-7.
436. Фирсова, В.П. Биогеоценотические связи и почвообразование в сопряженных ландшафтах Среднего Урала / В.П. Фирсова, Т.С. Павлова, В.С. Дедюков. – Свердловск, 1990. – 134 с.
437. Фуксман, И.Л. Фенольные соединения хвойных деревьев в условиях стресса / И.Л. Фуксман, Л.Л. Новицкая, В.А. Исидоров // Лесоведение. – 2005. – №3. – С. 4-10.
438. Царев, А.П. Селекция и репродукция лесных древесных пород: учебник / А.П. Царев, С.П. Погиба, В.В. Тренин / Под редакцией А.П. Царева. – Москва: Логос. – 2001. – 520 с.
439. Цветков, В.Ф. К проблеме усыхания еловых лесов в Архангельской области / В.Ф. Цветков, И.В. Цветков // Усыхающие ельники Архангельской области, проблемы и пути их решения. – Архангельск, 2007. – С. 20-30.
440. Чертовской, В.Г. Еловые леса европейской части СССР / В.Г. Чертовский. – Москва: Лесная промышленность, 1978. – 176 с.
441. Шадрин, В.А. Деревья и кустарники Удмуртии: определитель / В.А. Шадрин, Т.П. Ефимова. – Ижевск: УдГУ, 1996. – 152 с.

442. Шакиров, К.Ш. Влияние различных лесных насаждений на почвообразовательный процесс / К.Ш. Шакиров. – Казань: Издательство КГУ, 1961. – 64 с.
443. Шевелев, Н.Н. Влияние темнохвойных лесов Среднего Урала на режим горизонтальных осадков / Н.Н. Шевелев // Взаимосвязь среды и лесн. растительности на Урале. – Свердловск, 1981. – С. 82-95.
444. Шевченко, С.В. Лесная фитопатология /С.В. Шевченко, А.В. Цилюрик. – Киев: Вища школа, 1986. – 382 с.
445. Шевырев, И.Я. Загадка короедов / И.Я. Шевырев. – Москва: Изд-во МГУЛ, 1998. – 106 с.
446. Шерстюков, Б.Г. Лесные пожары при потеплении климата в XXI веке / Б.Г. Шерстюков, А.Б. Шерстюков // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – 2013. – Т.25. – С. 300-314.
447. Шиманюк, А.П. Биология древесных и кустарниковых пород СССР / А.П. Шиманюк. – Москва, 1957. – 84 с.
448. Шутов, И.В. Лесные плантации (ускоренное выращивание ели и сосны) / И.В. Шутов, Е.Л. Маслаков, И.А. Маркова и др. – Москва: Лесная промышленность. – 1984. – 248 с.
449. Шумаков, В.С. Принципы классификации, номенклатуры и картирования лесных подстилок / В.С. Шумаков // Сборник работ по лесному хозяйству. Москва; Л.: Гослесбумиздат, 1958. – Вып. 35. – С. 199-216.
450. Шиятов, С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата /С.Г. Шиятов. – Екатеринбург, 2009. – 215 с.
451. Шиятов, С.Г. Климатическая динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале / С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа // Лесоведение. – 2007. – № 6. – С. 1-13.
452. Цветков, В.Ф. Лесовосстановление. Природа, закономерности, прогноз /В.Ф. Цветков. – Архангельск: Издательство АГТУ, 2008. – 211 с.
453. Щеглов, Д.И. Морфологический анализ почв: учебное пособие / Д.И. Щеглов, А.Б. Беляев, Л.И. Брехова и др. – Воронеж: Издательско-

полиграфический центр Воронежского государственного университета, 2013. – С. 5-26.

454. Щербов, Б.Л. Роль лесной подстилки в миграции химических элементов и искусственных радионуклидов при лесных пожарах в Сибири / Л.Б. Щербов // Сибирский экологический журнал. – 2012. – №2. – С. 253-265.

455. Щербов, Б.Л. Лесные пожары и их последствия (на примере сибирских объектов) / Б.Л. Щербов, Е.В. Лазарева, И.С. Журкова ; научный редактор Н.А. Росляков // Российская академия наук, Сибирское отделение, Институт геологии и минералогии им. В.С. Соболева. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2015. – 154 с.

456. Энциклопедия климатических ресурсов Российской Федерации / под ред. Н.В.Кобышевой, К.Ш.Хайруллина. – Гидрометеиздат, 2005. – 319 с.

457. Эйтинген, Г.Р. Лесоводство. / Г.Р. Эйтинген. – Москва: Государственное издательство сельскохозяйственной литературы, 1953. – С. 17-66.

458. Юрцев, Б.А. Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований / Б.А. Юрцев // Ботанический журнал. – 1972. – №11. – С. 1455-1469.

459. Юзбеков, А.К. Фотосинтез у ели европейской в лесных экосистемах экспериментального полигона «Лог Таежный» / А.К. Юзбеков, Д.Г. Замолодчиков, А.И. Иващенко // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. – 2014. – №4. – С. 32-35.

460. Юренин, А.В. Свойства почв, продуктивность и состав дубово-еловых искусственных насаждений / А.В. Юренин, И.В. Соколовский, М.В. Герасименко и др. // Труды БГТУ. Серия 1. Лесное хозяйство. – 2011. – №18. – С. 222-224.

461. Яблоков, А.С. Лесное семеноводство (основы лесного семеноводства) / А.С. Яблоков. – Москва: Лесная промышленность, 1965. – 466 с.

462. Яновский, В.М. Энтомоиндикация состояния лесных экосистем / В.М. Яновский // Мониторинг состояния лесных и урбо-экосистем: материалы международной научной конференции. – Москва: МГУЛ, 2002. – С. 78-79.

463. Ярошенко, П.Д. Геоботаника. Пособие для студентов педвузов/ П.Д. Ярошенко. – Москва, «Просвещение», 1969. – С. 102-108.
464. Ярославцев, С. В. Сортиментная и товарная структура ельников Крайнего Севера / С. В. Ярославцев, С. В. Коптев // Современные проблемы притундровых лесов: Материалы Всероссийской конференции с международным участием (4-9 сентября) – Архангельск, 2012. – С. 291–297.
465. Яхонтов, В.В. Экология насекомых / В.В. Яхонтов. – Москва: Высшая школа, 1969. – 488 с.
466. Alakangas, E. BioRefine programme 2007-2012. Yearbook 2008. VTT / E. Alakangas, T. Mäkinen // Technical Research Centre of Finland. (15 April). – 2013. – Vol. 2012. – №.7 – P. 100.
467. Almeida, A.C. Use of a spatial process-based model to quantify forest plantation productivity and water use efficiency under climate change scenarios / A.C. Almeida, P.J. Sands, J. Bruce, et al // 18th World IMACS Congress and MODSIM 2009 – International Congress on Modelling and Simulation: Interfacing Modelling and Simulation with Mathematical and Computational Sciences, Proceedings – 2009. – P. 1816-1822.
468. Allen, C.D. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests / C.D. Allen, A.K. Macalady, H. Chenchouni et al// Forest Ecology and Management. – 2010. – Volume 259(4). – P. 660-684.
469. Allen, M.R. Summary for Policymakers: Special Report: Global Warming of 1.5 °C. / Allen, M.R., Babiker, M., Chen, Y.// IPCC: Geneva, Switzerland. – 2018. – P. 24.
470. Alemagi, D. Illegal logging in Cameroon: causes and the path forward / D. Alemagi, R.A. Kozak // Forest Policy Econ. – 2010. – 12 (8) – P. 554-561.
471. Altieri, V. The role of silvicultural systems and forest types in preventing soil erosion processes in mountain forests: a methodological approach using cesium-137 measurements / V. Altieri, S. De Franco, F. Lombardi et al.// J Soils Sediments. – 2018. – 18. – P. 3378-3387. – DOI: 10.1007/s11368-018-1957-8.

472. Ammer, C. Converting Norway spruce stands with beech - A review of arguments and techniques / C. Ammer, E. Bickel, C. Kölling // *Austrian Journal of Forest Science*. – 2008. – 125 (1) – P. 3-26.
473. An, H. Assessing Climate Change Impacts on Wildfire Risk in the United States /H. An, J. Gan, S. Ju Cho// *Forests*. – 2015. – 6(9) – P. 3197-3211. DOI: 10.3390/f6093197.
474. Anjum, S.A. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. / Anjum, S.A., Xie, X., Wang, L. // *African Journal Agricultural Research* – 2011. – 6. – P. 2026–2032.
475. Angelcheva L. Metabolomic analysis of extreme freezing tolerance in Siberian spruce (*Picea obovata*) / L. Angelcheva, Y. Mishra, H. Antti et all // *New Phytol.* – 2014. – Volume 204, №. 3. - P. 545–555. – DOI: 10.1111/nph.12950.
476. Ateş, S. Effect of *Pleurotus ostreatus* White-rot fungi on Chemical Properties of Beech (*Fagus orientalis*) Wood Chips / S. ATEŞ, D.D. Akyildiz, Ç. Olgun // *Kastamonu Universitet, Orman Fakültesi Dergisi*, 2016. – P. 83-89.
477. Ashraf, M. Photosynthesis under stressful environments: An overview. / Ashraf, M.; Harris, P.J.C.// *Photosynthetica*. – 2013. – №51. – P. 163-190. – DOI: 10.1007/s11099-013-0021-6.
478. Bamber, R.K. Sapwood and heartwood: A review / R.K. Bamber, K. Fukazawa // *Forestry Abstract*. – 1985. – (46). – P. 567-580.
479. Backa, S. Hydroxyl radical activity associated with the growth of white rot fungi / S. Backa, J. Gierer, T. Reitberger, T. Nilsson // *Holzforschung*. – 1993. – P. 181-187.
480. Bevan, C.W.L. Extractives from West African members of the family Malvaceae / C.W.L. Bevan, D.E.W. Ekong, D.A.H. Taylor// *Nature*. – 1965. – 206 p.
481. Bernier, P. Adapting forests and their management to climate change: an overview / P. Bernier, D. Schoene // *Unasylva*. – 2009. – Volume 60(1-2) – P. 231-232.
482. Bergh, J. Modelling the short-term effects of climate change on the productivity of selected tree species in Nordic countries / J.Bergh, M.Freeman, B.Sigurdsson et al.//*Forest Ecology and Management*. – 2003. – Volume 183(1-3). – P. 327-340.

483. Bongarten, B. C. 1986. Provenance variation in blue spruce (*Picea pungens*) at eight locations in northern United States and Canada / B.C. Bongarten, J.W. Hanover // *Silvae Genetica*. – 1986. – 35(2-3). – P. 67-74.
484. Bolte, A. Adaptive Forest Management: A Prerequisite for Sustainable Forestry in the Face of Climate Change / A. Bolte, C. Ammer, M. Löf // *Managing Forest Ecosystems*. – 2009. – Vol. 19. – P. 115-139.
485. Bruce, A. Control of growth of wood decay Basidiomycetes by *Trichoderma* spp. and other potentially antagonistic fungi / A. Bruce, T.L. Highley // *For Prod.* – 1991. J 41. – P. 63-67.
486. Brohan, P. Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: A new data set from 1850 / P. Brohan, J.J. Kennedy, I. Harris // *Journal of Geophysical Research Atmospheres*. – 2006. – 111 (12). – DOI: 10.1029/2005JD006548.
487. Brohan, P. Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: A new data set from 1850. / Brohan, P., Kennedy, J.J., Harris, L., Tett, S.F.B., Jones, P.D. // *J. Geophys. Res. Atmos.* – 2006. – №111, 12106. – DOI: 10.1029/2005JD006548.
488. Borowicz, V. Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plant-pathogen relations? / V. Borowicz // *Ecology*. – 2001. – 82 – P. 3057-3068. – DOI: 10.2307/2679834.
489. Bultman, J.D. The efficacy of guayule resin as a pesticide / J.D. Bultman, R.K. Gilbertson, J. Adaskaveg, T.L. Amburgey et al // *Bioresour Technol.* – 1991. – Volume 35. – P. 1997-2001.
490. 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. – T. 9. – № 7. – P. 853-862. – DOI: 10.1134/S 1995425516070027.
491. 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 Republic (Russia) / I.L. Bukharina, A. Konopkova, K.E. Vedernikov [и др.] // *Ukrainian Journal of Ecology*. – 2020. – T. 10, № 2. – P. 16-22.

492. Bukharina, I.L. Implementing Closed-Loop Economy Principles in the Field of Crop Waste and Food Surplus Recycling (Russia)/ I.L. Bukharina, K.E.Vedernikov, O.N. Didmanidze et al // *Scientific Culture*. – 2025. – Vol. 11, №. 3 – P. 1739-1750. – DOI: 10.5281/zenodo.11312625.
493. Büntgen, U. Limited capacity of tree growth to mitigate the global greenhouse effect under predicted warming/ U. Büntgen, P.J. Krusic, A. Piermattei // *Nat Commun.*; 10: 2171. 2019. – DOI: 10.1038/s41467-019-10174-4.
494. Caudullo, G. *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats European Atlas of Forest Tree Species /G. Caudullo, W.Tinner, D. de Rigo // Publication Office of the European Union. – Luxembourg, 2016. – P. 114-116.
495. Carvalho, E.A. Effects of illegal logging on Amazonian medium and large-sized terrestrial vertebrates / E.A. Carvalho, E.N. Mendonça, A. Martins // *For. Ecol. Manag.*, 466. – 2020. – P. 118105.
496. Cashore, B. The United States' race to certify sustainable forestry: non-state environmental governance and the competition for policy-making authority / B. Cashore, G. Auld, D. Newsom // *Bus. Polit.*, – 2003. – 5 (3). – P. 2019-2259. – DOI: 10.2202/1469-3569.1076.
497. Černý, K. *Gemmamyces* bud blight of *Picea pungens*: a sudden disease outbreak in Central Europe / K. Černý, V. Pešková, F. Soukup // *Plant Pathology*. – 2016. – P. 1267-1278. – DOI: 10.1111/ppa.12513.
498. Chalker-Scott, L., Fuchigami L.H. Low temperature stress physiology in crops / L. Chalker-Scott, L.H. Fuchigami // Boca Raton: CRC Press. – 1989. – pp. 68–76.
499. Cheng, S.S. Chemical composition and antifungal activity of essential oils from different tissues of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) / S.S. Cheng, H.Y. Lin, S.T. Chang// *J Agric Food Chem* 53. – 2005 – P. 614-619.
500. Cheng, S.S. Chemical polymerization and antifungal activity of essential oils from leaves of different provenances of indigenous cinnamon (*Cinnamomum osmophoeum*) / S.S. Cheng, J.Y. Liu, Y.R. Hsui et al// *Bioresour Technol*. – 2006. – 97. – P. 306-312.

501. Cheng, S.S. Antifungal activity of cinnamaldehyde and eugenol congeners against wood rot fungi / S.S. Cheng, J.Y. Liu, E.H. Cheng// *Bioresour Technol.* – 2008. – 99. – P. 5145-5149.
502. Chittenden, C. In vitro evaluation of combination of *Trichoderma harzianum* and chitosan for the control of sapstain fungi / C. Chittenden, T. Singh// *Biol Control* 50, 2009. – P. 262-266.
503. Cowan, M.M. Plant products as antimicrobial agents / M.M. Cowan // *Clin Microbiol Rev* 12, 1999. – P. 564-582.
504. Cowling, E. Regional declines of forests in Europe and North America: The possible role of airborne chemicals / E.Cowling // *Aerosols: Res. Risk Assess. and Control Strategies: Proc. 2nd US-Dutsch. Int. Symp.*, Williamsburg, 5a, (May 19-25). – 1986. – P. 855-864.
505. Covington, W. Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods / W.Covington // *Ecology.* – 1981. – Volume 62. № 1. – P. 41-48.
506. Cohen, S.D. Plant metabolism and the environment: implications for managing phenolics / S.D.Cohen, J.A. Kennedy // *Critical reviews in food science and nutrition.* – 2010. – Volume 50(7). – P. 620-643.
507. Cosofret, C. Which silvicultural measures are recommended to adapt forests to climate change? / C.Cosofret, L.Bouriaud // *A literature review Bulletin of the Transilvania University of Braşov. Series II: Forestry Wood Industry Agricultural Food Engineering.* – 2019. – Vol. 12 (61). - DOI: 10.31926/but.fwiafe.2019.12.61.1.2.
508. Debkov, N.M. Impacts of the invasive four eyed fir bark beetle (*Polygraphus proximus* Blandf.) on siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) forests in southern Siberia. / N.M. Debkov, A.A. Aleinikov, A. Gradel // *Geogr. Environ. Sustain.* – 2019. – 12. – P. 79–97.
509. Derome, J., Soil Acidity Parameters and Defoliation Degree in Six Norway Spruce Stands in Finland / J. Derome, A. J. Lindroos, M. Lindgren // *Water, Air and Soil Pollution: Focus.* – 2001. – Volume1. – P. 169-186. – DOI: 10.1023 / A: 1011594814101.

510. De Long, J.R. Effects of elevation and nitrogen and phosphorus fertilization on plant defence compounds in subarctic tundra heath vegetation / J.R.De Long, M.K.Sundqvist, M.J.Gundale, R.Giesler, D.A.Wardle // *Functional ecology*. – 2016. – Volume (30)2. – P. 314-325.

511. Dhuli, P. Metabolite changes in conifer buds and needles during forced bud break in Norway spruce (*Picea abies*) and European silver fir (*Abies alba*) / P. Dhuli, J. Rohloff, G.R. Strimbeck // *Front Plant Science*. – 2014. – Volume 5. – e706. - DOI: 10.3389/fpls.2014.00706.

512. Dippel, C. The influence of four different predators on bark beetles in European forest ecosystems / C. Dippel, C. Heidger, V. Nicolai, M. Simon // *Coleoptera: Scolytidae, Ent. Gen.* 21 1997. – P. 161–175.

513. Din, J. Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress. / Din, J., Khan, S.U., Ali, I., Gurmani, A.R. // *J. Anim. Plant Sci.* – 2011. – 21. – P. 78-82.

514. Dodds, K.J. Expansion of Southern Pine Beetle into Northeastern Forests: Management and Impact of a Primary Bark Beetle in a New Region / K.J. Dodds, C.F. Aoki, A. Arango-Velez et al // *Journal of Forestry*/ – 2018. – Volume 116, Issue 2. – P. 178-191. - DOI: 10.1093/jofore/fvx009.

515. Domka, A. M. Are Fungal Endophytes Merely Mycorrhizal Copycats? The Role of Fungal Endophytes in the Adaptation of Plants to Metal Toxicity / A. M. Domka, P. Rozpadek, K. Turnau // *Frontiers in Microbiology*. – Vol. 10. – 2019. – Электрон. дан. – URL: https://www.researchgate.net/publication/331775740_Are_Fungal_Endophytes_Merely_Mycorrhizal_Copycats_The_Role_of_Fungal_Endophytes_in_the_Adaptation_of_Plants_to_Metal_Toxicity.

516. Duelli, P. Migration in spruce bark beetles (*Ips typographus* L.) and the efficiency of pheromone traps. / P. Duelli, P. Zahradnik, M. Knizek et al / *J. Appl. Entomol.* – 1997 – 121. – P. 297–303.

517. Dutilleul, P. Assessment of site characteristics as predictors of the vulnerability of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) stands to attack by *Ips typographus* L. / P. Dutilleul, L. Nef, D. Frigon/ *J. Appl. Entomol.* – 2000 – 124. – P. 1-5.
518. Eslyn, W.E. Decay resistance and susceptibility of sapwood of fifteen tree species / W.E. Eslyn, T.L. Highley// *Phytopathology.* – 1976. – 66. – P. 1010-1017.
519. Evans, P. Emerging technologies in wood protection / P. Evans // *For Prod J.* – 2003. – 53. – P. 14-22.
520. Engesser, R. Waldschutzsituation 2001 in der Schweiz / R. Engesser, B. Forster, F. Meier et al// *Allg. ForstZ.* – 2002. – Wald 57. – P. 365- 366.
521. Faccoli, M. Winter mortality in sub-corticolous populations of *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) and its parasitoids in the south-eastern Alps /M. Faccoli/ *Anz. Scha. dl. kde.* – 2002. – *J. PestSci.* 75. – P. 62-68.
522. Faccoli, M. Damage reduction and performance of mass trapping devices for forest protection against the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae Scolytinae) /M. Faccoli, F. Stergulc // *INRA, EDP Sciences, Annals Forest Science* 65. 2008. – DOI: 10.1051/forest:2008010.
523. Fäldt J. Volatile constituents in conifers and conifer-related wood-decaying fungi: Biotic influences on the monoterpene compositions in pines / J. Fäldt. – Stockholm: Tryck: Nykopia Tryck AB, 2000. – 56 p.
524. Fedorova, T.E. Oligolignans in the wood of *Picea obovata* Ledeb. / T.E. Fedorova, S.V. Fedorov, V.A. Babkin // *Russian Journal of Bioorganic Chemistry.* – 2016. – Volume. 42. №7. – P. 712-715. – DOI: 10.1134/S1068162016070062.
525. Freitag, M. Biological protection of wood: status and prospects / M. Freitag, J.J. Morrell, A. Bruce // *Biodeterioration.* – 1991. – Abstracts 5. – P. 1-13.
526. French, J.R.J. Bioassays of extracts from white cypress pine (*Callitris columellaris* F Muell) against subterranean termites / J.R.J. French, P.J. Robinson, Y. Yazaki et al// *Holzforschung/* 1979. – P. 144-148.
527. Frida, A. Z. A duplex ddPCR assay for simultaneously detecting *Ips sexdentatus* and *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) in bulk trap samples/

A.Z.Frida, L.R. Tembrock, E.T.Alicia, T.M. Gilligan // Canadian Journal of Forest Research. – 2019. – Volume. 49, №8. – P. 903-914. – DOI: 10.1139/cjfr-2019-0047.

528. Furniss, M.M. Transmission of bluestain fungi by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) in Norway spruce / M.M. Furniss, H. Solheim, E. Christiansen // Annals of the Entomological Society of America. – 1990. – P. 712-716.

529. Furze, S. Assessing Soil-Related Black Spruce and White Spruce Plantation Productivity / S. Furze, M. Castonguay, J. Ogilvie et al // Open Journal of Forestry. – 2017 №7 – P. 209 – 227. – DOI:10.4236/ojf.2017.72013.

530. Fritsche, S. Strategies for Engineering Reproductive Sterility in Plantation Forests / S. Fritsche, L. Klocko, A. Boron, A.M. Brunner, G. Thorlby // Frontiers in Plant Science. – 2018. – DOI: 10.3389/fpls.2018.01671.

531. Geissman, T.A. Flavonoid compounds, tannins, lignins and related compounds, In: Florkin M, and Stotz EH (ed) Pyrrole pigments, isoprenoid compounds and phenolic plant constituents / T.A. Geissman // Elsevier, New York, 1963. – Volume 9 – P. 265.

532. Gripenberg, J. The constituents of the wood of *Thuja occidentalis* L / J. Gripenberg. – Acta Chem Scand 3, 1949. – 782 p.

533. Girao, L.C. Changes in Tree Reproductive Traits Reduce Functional Diversity in a Fragmented Atlantic Forest Landscape / L.C. Girao, A.V. Lopes, M. Tabarelli, E. M. Bruna. – 2007. – DOI: 10.1371/journal.pone.0000908.

534. Gordon T.R. The Evolutionary Biology of *Fusarium oxysporum* / T.R. Gordon, Ray D. Martyn // Annual Review of Phytopathology. – 1997. – 35(1):111-28. February. – DOI:10.1146/annurev.phyto.35.1.111.

535. Hansson, K. Differences in soil properties in adjacent stands of Scots pine, Norway spruce and silver birch in SW Sweden / K. Hansson, B. Olsson, M. Olsson, U. Johansson // Forest Ecology and Management – 2011. – 262(3). – P. 522-530. – DOI: 10.1016/j.foreco.2011.04.021.

536. Hanewinkel, M. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land / M. Hanewinkel, D. Cullmann, M.-J. Schelhaas et al. // Nature Climate Change-Letters. – 2012. – Volume 3(3). – P. 203-207.

537. Hale, S.E. Relationships between canopy transmittance and stand parameters in Sitka spruce and Scots pine stands in Britain/ S.E. Hale, C. Edwards, W.L. Mason, M. H. Price//Forestry. – 2009. – 82(5)/ – P. 503-513. – DOI: 10.1093/forestry/cpp020.
538. Harmon, M.E. Fungal sporocarp mediated losses of Ca, Fe, K, Mg, Mn, N, P, and Zn from conifer logs in the early stages of decomposition / M.E.Harmon, J. Sexton, B.A. Caldwell et al// Can. J. For. Res. – 1994. – 24. – P. 1883-1893.
539. He, W. Rapid prediction of different wood species extractives and lignin content using Near Infrared Spectroscopy/ W. He, H. Hu// Journal of Wood Chemistry and Technology. – 2013. – 33. – P. 52-64. – DOI: 10.1080/02773813.2012.731463.
540. Hennon, P.E. Are heart rot fungi major factors of disturbance in gap-dynamic forests? / P.E.Hennon// Northwest Science. – 1995. – 69. – P. 284-292.
541. Hilmers, T. Assessing transformation scenarios from pure Norway spruce to mixed uneven-aged forests in mountain areas /T. Hilmers,P. Biber, T.Knoke et al // Eur J Forest Res 139. – 2020. – P. 567-584. – DOI: 10.1007/s10342-020-01270-y.
542. Hillis, W.E. Heartwood and tree exudates / W. E. Hillis // SpringerVerlag, Berlin, Germany. 1987. – 268 p.
543. Holmberg, O.R. Hartmans handbook i Skandinaviens flora / O.R. Holmberg // Stockholm. – 1922. – 160 p.
544. Holah, J.C. Effects of a native forest pathogen, *Phellinus weirii*, on Douglas-fir forest composition in western Oregon / J.C. Holah, M.V. Wilson, E.M. Hansen// Canadian Journal of Forest Research. – 1993. – 23. – P. 2473-2480.
545. Honkaniemi, J. Norway spruce at the trailing edge: the effect of landscape configuration and composition on climate resilience. / Honkaniemi, J., Rammer, W., Seidl, R.// Landscape Ecology – 2020. – 35. – P. 591–606. – DOI: 10.1007/s10980-019-00964-y.
546. Hou L. Septate Endophytes Improve the Growth and the Tolerance of *Medicago sativa* and *Ammopiptanthus mongolicus* Under Cadmium Stress / L. Hou, J. Yu, L. Zhao, X. Dark He // Frontiers in Microbiology. – Vol. 10. – 2020. – P. 1-17.
547. Janusz, S. Density of wood of Pine and Spruce in the Postagrogenic soil of the Boreal zone / S. Janusz, D. Danilov // Forestry and wood processing. – 2018 – P. 92-96.

548. Jandl, R. Climate-Induced Challenges of Norway Spruce in Northern Austria. / Jandl, R. // Austrian Forest Research Center: Vienna, Austria. – 2020. – Volume 1. 100008. – DOI:10.1016/j.tfp.2020.100008.
549. Jiao-jun, Z. Comparison of stand structure and growth between artificial and natural forests of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* on sandy land / Z. Jiao-jun, F. Zhi-ping, Z. De-hui, J. Feng-qi, M. Takeshi // Journal of Forestry Research. – 2003. – Volume 14. – P. 103-111
550. Jose, F.N. Biological Aspects of Mountain Pine Beetle in Lodgepole Pine Stands of Different Densities in Colorado / F.N Jose // USA Forests. – 2019. – 10(1), 18. – DOI: 10.3390/f10010018.
551. Jonsson, B.G. Dead wood availability in managed Swedish forests – Policy outcomes and implications for biodiversity / B.G. Jonsson, M. Ekström, P.A. Essen et al // Forest Ecology and Management. – 2016. – Volume 376, 15 – P. 174-182. – DOI: 10.1016/j.foreco.2016.06.017.
552. Kawamura, F., Antifungal activity of iridoid glycosides from the heartwood of *Gmelina arborea* / F. Kawamura, S. Ohara// Holzforschung. – 2005. – P. 153-155.
553. Kang, K. Evaluation of white-rot fungi for biopulping of wood / K. Y. Kang, J.S. Sung, D.Y. Kim // Mycobiology. – 2007. – 35(4). – P. 205-209.
554. Kamden, D.P. 1994. Fungal decay resistance of aspen blocks treated with heartwood extracts/ D.P. Kamden // Forester Product J. – 1994. – 44 (1). – P. 30-32.
555. Kennel, C. F. Influence of Arctic sea-ice variability on Pacific trade winds / C.F. Kennel, E. Yulaeva// PNAS. – 2020. – 117(6). – P. 2824–2834. – DOI: 10.1073/pnas.1717707117.
556. Kirker, G.T. The role of extractives in naturally durable wood species International / G.T. Kirker, A.B. Blodgett, R.A. Arango, P.K. Lebow, C.A. Clausen // Bio-deterioration & Biodegradation. – 2013. – Volume 82. – P. 53-58.
557. Kim, Y.S. Micromorphological and chemical characteristic of Cengal (*Neobalanocarpus heimii*) heartwood decayed by soft rot fungi / Y.S. Kim, A.P. Singh, A.H.H. Wong et al// J Wood Sci Technol 34, 2006. – P. 68-77

558. Kimmerer T. Boxelder, *Acer negundo* L. / T. Kimmerer // *The Natural History of Trees: a Research and Educational Project of the University of Kentucky*. – 1997. – P. 47-50
559. Kleist, G. Evidence of accessory compounds in vessel walls of Sapelli heartwood (*Entandrophragma cylindricum*) obtained by transmission electron microscopy / Kleist G., Schmitt U. // *HolzRohWerkst.* 57. 1999. – P. 93-95.
560. 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. Konopkova, K.E. Vedernikov, E.A. Zagrebin, N.I. Islamova, R.A. Grigoriev et al // *Central European Forestry Journal* 66. – 2020. – P. 243-254. – DOI: 10.2478/forj-2020-0025.
561. Krussmann, G. *Haudbuch der Nadelgehölze* / G. Krussmann. – Berlin: Paul Parey, 1972. – 366 p.
562. Kunert, N. Preliminary indications for diverging heat and drought sensitivities in Norway spruce and Scots pine in Central Europe / N. Kunert // *iForest-Biogeosciences and Forestry*. – 2020. – Volume 13, Issue 2. – P. 89-91. – DOI: 10.3832/ifor3216-012.
563. Kuliešis, A. The Impact of Strip Roads on the Productivity of Spruce Plantations / A. Kuliešis, M. Aleinikovas, E. Linkevičius et al // *The Impact of Strip Roads on the Productivity of Spruce Plantations*. – 2018. – №9 – 640 p. – DOI:10.3390/f9100640/.
564. Laks, P.E. Flavanoid biocides: Wood preservatives based on condensed tannins / P.E. Laks, P.A. McKaig, R.W. Hemingway // *Holzforschung* 42, 1988. – P. 299-306.
565. Lavrov, V. Forest shelter belts in organic agricultural landscape: structure of biodiversity and their ecological role / V. Lavrov, N. Miroshnyk, T. Grabovska et al // *Folia Forestalia Polonica*. – 2021. – Series A63(1). – P. 48-64. – DOI:10.2478/ffp-2021-0005.
566. Larionov, M.V. Creation of artificial phytocenoses with controlled properties as a tool for managing cultural ecosystems and landscapes. / Larionov, M.V., Dogadina, M.A., Tarakin, A.V., Minakova, I.V., Sentishcheva, E.A., Bukreeva, T.N. // *IOP*

Conference Series Earth Environ Science – 2021. – 848. – 012127. – DOI: 10.1088/1755-1315/848/1/012127.

567. Larionov, M.V. Parameters of the state and biological stability of woody plants from native flora in conditions of artificial and natural phytocenoses. / Larionov, M.V., Volodkin, A.A.// Natural and technical sciences. – 2021. – 1. P. 13–16. – DOI: 10.25633/ETN.2021.01.01.

568. Larionov, M.V. Phytosozological study of natural monuments to determine the ecological status of specially protected natural areas / Larionov, M.V., Volodkin, A.A.// RUDN Journal of Ecology and Life Safety. – 2022 – 30, 1. – P. 7–27. – DOI: 10.22363/2313-2310-2022-30-1-7-27.

569. Lieutier, F. Stimulation of tree defenses by Ophiostomatoid fungi can explain attack success of bark beetles on conifers / F.Lieutier, A.Yart, A.Salle //Annals Forest Science. – 2009. – 66(8). – P. 801p1-801p22. – DOI: 10.1051/forest/2009066.

570. Leontovyc, R. The role of fungal pathogens in the premature decay of Norway spruce stands in Slovakia / R. Leontovyc, A. Kunca // Current problems of forest protection in spruce stands under conversion — Warsaw, Forest Research Institute, 2006. – P. 79-84.

571. Lotz, R.W. Wood preservation system including halogenated tannin extracts / R.W. Lotz // 1993. US Patent № 5270083. – URL: <https://patents.google.com/patent/US5270083A>.

572. Magney, T. Mechanistic evidence for tracking the seasonality of photosynthesis with solar-induced fluorescence /T. Magney, D.Bowling, B.Logan et al // PNAS. – 2019. – Volume 116(24). – P. 11640–11645. – DOI: 10.1073/pnas.1900278116.

573. Mambetov, B.T.On the Evaluation Technique of Natural Regeneration of Schrenk's spruce (*Picea schrenkiana*) in Mountain Forests of the Northern Tien Shan / B.T. Mambetov, N.S. Kelgenbaev, B.D. Maysupova// Russian Forest Journal. – 2018. - №4. – P. 63-69. – DOI:10.17238/issn0536-1036.2018.4.63.

574. Mancini, T.L. Estimation of total extractive content of wood from planted and native forests by near infrared spectroscopy / T.L. Mancini, G. Ramalho P.F. Tru-

gilho et al// iForest - Biogeosciences and Forestry. – 2021. – Volume 14 (1). – P. 18-25.
– DOI: <https://doi.org/10.3832/ifor3472-013>.

575. Maryam, K. Natural decomposition of hornbeam wood decayed by the white rot fungus *Trametes versicolor* /K.Maryam, M. Daryaei, J. Torkman/ Anais da Academia Brasileira de Ciências. – 2017 – 89(4). – P. 2647-2655. – DOI:10.1590/0001-3765201720160714.

576. Menkis, A. Distribution and genetic diversity of the root-rot pathogen *Neonectria macrodidyma* in a forest nursery / A. Menkis, D. Burokiene // Forest Pathology. – 2011. – February. 42(1):79-83. – DOI:10.1111/j.1439-0329.2011.00712.x.

577. Melanie, G. The island of Ireland is free of many of the most damaging pests and diseases of spruce present in Europe, and consequently forest stands of Sitka spruce are generally healthy and productive Forestry / Melanie G Tuffen, Helen M Grogan // An International Journal of Forest Research. –2019. – Volume 92, Issue 1, – P. 26-41. – DOI:10.1093/forestry/cpy036.

578. Michelotti, L.A. Source Material and Concentration of Wildfire-Produced Pyrogenic Carbon Influence Post-Fire Soil Nutrient Dynamics / L. A. Michelotti, J. R. Miesel Forests. – 2015, 6. – P. 1325-1342/.

579. Mieziute, M. Okmanis, Assessment of sanitary conditions in stands of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) damaged by spruce bud scale (*Physokermes piceae* Schrnk.)/ M. Mieziute, A. Okmanis, J. Indriksons et al // iForest - Biogeosciences and Forestry. – 2013. – Volume 6, Issue 2. – P. 73-78. – DOI: <https://doi.org/10.3832/ifor0703-006>.

580. Mina, M. Future ecosystem services from European mountain forests under climate change / M. Mina, H. Bugmann, T. Cordonnier et al. // J Appl Ecol. – 2017. – 54. – P. 389-401. – DOI: 10.1111/1365-2664.12772.

581. Morimoto, M. Developing Adaptive Approaches to Forest Harvest Management in Boreal Alaska under Rapid Climate Change / M. Morimoto, G.P. Juday // Journal of Forestry. — 2018. – Volume 116, Issue 5. – P. 437-450. – DOI: 10.1093/jofore/fvy019.

582. Nemeč, V. Studies on the nutritional state and the response to aggregation pheromones in the bark beetle, *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) / V.Nemeč, V. Zúmr, P.Stary // *J. Appl. Entomol.* – 1993. – 116. – P. 358-363.
583. Nilsson, T. 2009. Biological wood degradation, Chapter 10 / T.Nilsson // Eds. EK M., G GELLERSTEDT G., and G. HENRIKSSON, *Pulp and Paper Chemistry and Technology Volume 1 Wood Chemistry and Wood Biotechnology*. Walter De Gruyter, 2009. – P. 219-249.
584. Nielsen, J. Asking about climate change: Reflections on methodology in qualitative climate change research published in *Global Environmental Change* since 2000 / J. Nielsen, S. A. LiseD'haen // *Global Environmental Change*. – 2014. – Volume 24. – P. 402-409.
585. Nunez, M. Invasive Species and the Cultural Keystone Species Concept / M. Nunez, D. Simberloff // *ECOLOGY AND SOCIETY*. – 2005. – 10(1). – DOI: 10.5751/ES-01342-1001r04.
586. Newsham, K.K. Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas / K.K.Newsham, A.H. Fitter, A.R. Watkinson, // *Trends in Ecology and Evolution*. – 1995. – 10. – P. 407-411. – DOI: 10.1016/S0169-5347(00)89157-0.
587. Odjugo, P. A. O. Regional evidence of climate change in Nigeria / P. A. O. Odjugo // *Department of Geography and Regional Planning, University of Benin, Edo State, Nigeria*. – 2010. – Volume 3(6). – P. 142-150. – DOI: 10.5897/JGRP.9000119.
588. Onuorah, E.O. The efficacy of heartwood extractives of *Azalia africana* and *Erythrophleum suaveolens* wood preservatives / E.O.Onuorah, J. Timber // *Dev Associates India*. – 2001. – 47 (1/2). – P. 10-26.
589. Paul, C. Climate change and mixed forests: how do altered survival probabilities impact economically desirable species proportions of Norway spruce and European beech? / Paul, C., Brandl, S., Friedrich, S.// *Annals Forest Science* – 2019. – 76. – DOI: 10.1007/s13595-018-0793-8.
590. Piraino, S. Assessing *Pinus pinea* L. resilience to three consecutive droughts in central-western Italian Peninsula / S. Piraino// *iForest Biogeosciences and Forestry*. – 2020. – Volume 13. – P. 246-250. – DOI: 10.3832/ifor3320-013.

591. Pötzelsberger, E. Growing Non-native Trees in European Forests Brings Benefits and Opportunities but Also Has Its Risks and Limits / E. Pötzelsberger, H. Spiecker, C. Neophytou et al // Current Forestry Reports volume 6. – 2020. – P. 339-353.
592. Pretzsch, H. Size-Structure Dynamics in Mixed Versus Monospecific Stands / H. Pretzsch // Mixed-species forests. Springer, Berlin. – 2017. – P. 211–269. – DOI: 10.1007/978-3-662-54553-9_5.
593. Prykhodko, N.F. Radial increment in European spruce (*Picea abies*) as indicator of sanitary condition of spruce forests in the Ukrainian Carpathians / N. F. Prykhodko, T. V. Parpan, M. M. Prykhodko // Bisystems Diversity. – 2020. – Volume 28 № 2. – DOI: 10.15421/012018.
594. Pukkala, T. A method for predicting tree dimensions in Scots pine and Norway spruce stands / T. Pukkala, T. Kolström, J. Miina // Forest Ecology and Management. – 1994. – Volume 65, Issues 2-3. – P. 123-134. – DOI: 10.1016/0378-1127(94)90164-3.
595. Pukacki P.M. Reactive species, antioxidants and cold tolerance during deacclimation of *Picea abies* populations / P.M. Pukacki, E. Kamińska-Rożek // Published in Acta Physiologiae Plantarum. – 2013, Volume 35, №. 1. – P. 129-138. – DOI: 10.1007/s11738-012-1055-2.
596. Radu, V. Dead Wood Diversity in a Norway Spruce Forest from the Călimani National Park (the Eastern Carpathians) / V. Radu, G.S. Cristian, D. Lucian et al // Baltic Forestry. – 2019. – 25, № 2 (50). – P. 238-248. – DOI: 10.46490/vol25iss2pp238.
597. Rautio M. In vitro fungistatic effects of natural coniferous resin from Norway spruce (*Picea abies*) / M. Rautio, A. Sipponen, J. Lohi et al // European Journal of Clinical Microbiology & Infectious Diseases. – 2011. – 31(8). – P. 1783-9. DOI:10.1007/s10096-011-1502-9.
598. Rehfuess, K.E. Review of forests decline research activities and results in the Federal Republic of Germany / K.E. Rehfuess, J. Environ // Science and Health. – 1991. – Volume 26, № 3. – P. 415-445.

599. Reisman-Berman, O. Native and non-native species for dryland afforestation: bridging ecosystem integrity and livelihood support / O. Reisman-Berman, T. Keasar, N. Tel-Zur // *Annals of Forest Science*. 76, Article number: 114.2019. – DOI: 10.1007/s13595-019-0903-2.
600. Robinet, C. Direct impacts of recent climate warming on insect populations / C. Robinet, A. Roques // *Integrative Zoology*. – 2010. – Volume 5(2). – P. 132-142.
601. Routa, J. Productivity in Mechanizing Early Tending in Spruce Seedling Stands / J. Routa, Y. Nuutinen, A. Asikainen // *Croatian Journal of Forest Engineering*. – 2017 – Volume: 41. – DOI: 10.5552/crojfe.2020.619.
602. Rudinsky, J. A. Pheromone-mask by the female *Dendroctonus pseudotsugae* Hopk., an attraction regulator (Coleoptera: Scolytidae) / J. A. Rudinsky // *Pan Pacific Entomol.* – 1968. – Volume 44. №3. – P. 239-250.
603. Rudinsky, J. A. Atraktivita lykozrouta smrkoveho (*Ips typographus* L.) k terpenum a feromonum / J. A. Rudinsky, V. Novak, P. Švihra // *Lesnictvi*. – 1970. – Volume. 16. – P. 51-62.
604. Rivera, B. Issues and perspectives on the use of exotic species in the sustainable management of Canadian forests / B. Rivera, M. Barrette, N. Thiffault // *June 1 (1): 2016*. – P. 261-280. – DOI: 10.21750/REFOR.1.13.13.
605. Roux, J. Diseases of plantation forestry tree species in Eastern and Southern Africa / J. Roux, G. Meke, B. Kanyi, L. Mwangi et al // *South African Journal of Science*. – 2005. – 101(9):409. – P. 1-5.
606. Ruba J. Impact of risk factor management on the sanitary condition of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) pure stands in Latvia / J. Ruba, O. Miezīte, S. Luguza // *JOURNAL OF FOREST SCIENCE*. – 2014. – 60, (5). – P. 181-189.
607. Rydlova, J. Effect of *Glomus intraradices* isolated from Pb-contaminated soil on Pb uptake by *Agrostis capillaris* is changed by its cultivation in a metal-free substrate / J. Rydlova, M. Vosatka // *Folia Geobotanica*. – 2003. – № 155. – P. 155-165.
608. Sandström, J. Rocky pine forests in the High Coast Region in Sweden: structure, dynamics and history / J. Sandström, M. Edman, B. G. Jonsson // *Nature Conservation*. – 2020. – P. 101-130. – DOI: 10.3897/natureconservation.38.34870.

609. Samavat, S. Humic and fulvic acids against boxwood blight disease caused by *Calonectria pseudonaviculata* / S. Samavat, S. Samavat, S.A. Wyka // *Forest Pathology*. 2020. – DOI: 10.1111/efp.12583.
610. Schultz, T.P. Naturally durable heartwood: Evidence for a proposed dual defensive function of the extractives / T.P.Schultz, D.D.Nicholas // *Phytochem.* – 2000. – P. 47-52.
611. Schofield, J.A. Loss of tannins and other phenolics from willow leaf litter / J.A.Schofield, A.E.Hagerman, A.Harold // *Chemical Ecology*. –1998. – Volume 24.– P. 1409–1421.
612. Scheffer, T.C. Natural resistance of wood to microbial deterioration /T.C.Scheffer, E.B. Cowling// *Annual Review of Phytopathology*. – 1966. - 4. – P. 147-170.
613. Scheffer, T.C. A climate index for estimating potential for decay in wood structures above ground /T.C.Scheffer// *Forest Products Journal*. – 1971. – 21(10). – P. 25-31.
614. Scheffer, T.C. Microbiological degradation and the causal organisms /T.C.Scheffer. In *Wood Deterioration and its Prevention by Preservative Treatments*, Volume I, D.D. Nicholas, ed. Syracuse University Press, Syracuse NY. – 1973. - P. 31-106.
615. Scheffer, T.C. Natural Durability of Wood: A Worldwide Checklist of Species Research Contribution 22 Forest Research Laboratory / T.C. Scheffer, J.J. Morrell // Oregon State University. 1998. – 58 p.
616. Shanin, I.I. Improvement of automation process of forest resources renewal using innovative landing material International Conference on Mechanical Engineering/ I.I. Shanin, A.A. Shtondin, M.N. Lysych // *Automation and Control Systems* 2018. – P. 12-14.
617. Shawl, D.C. Persistence of the Swiss Needle Cast Outbreak in Oregon Coastal Douglas-Fir and New Insights from Research and Monitoring / D.C. Shaw, G. Ritóková, Y.-H. Lan et al // *Journal of Forestry*. – 2021. – Volume 119, Issue 4. – P. 407-421. – DOI: 10.1093/jofore/fvab011.

618. Shebani, A.N. The effect of wood extractives on the thermal stability of different wood species / A.N. Shebani, A.J. Reenem, M. Meincken// *Thermochimica Acta* 471: 2008. – P. 43-50. – DOI: 10.1016/j.tca.2008.02.020.
619. Shevelina, I. V. Siberian Spruce stand structures peculiarities in urban Plantations / I. V. Shevelina, G. I. Sharafieva, Z. Y. Nagimov// *Forestry*. – 2018 – P. 1-7.
620. Sikes, B.A. Plant and Fungal Identity Determines Pathogen Protection of Plant Roots by Arbuscular Mycorrhizas / B.A. Sikes, K. Cottenie, J.N. Klironomos, // *Journal of Ecology*. – 2009. – 97. – P. 1274-1280. – DOI: 10.1111/j.1365-2745.2009.01557.x.
621. Spracklen, B. D. Identifying European Old-Growth Forests using Remote Sensing: A Study in the Ukrainian Carpathians / B. D. Spracklen, D. V. Spracklen // *Forests*. – 2019. – 10 (2), 127. – DOI: 10.3390/f10020127.
622. Sierota, Z. Fungal diseases in last years in Poland / Z. Sierota // *Methodology of Forest Insect and Disease Survey in Central Europe, Proceedings from the IUFRO WP 7.03.10 Workshop, Ustron–Jaszowiec (Poland)*. – 1998. – P. 153-155.
623. Siemaszko, W. Fungi associated whit bark beetles in Poland / W. Siemaszko // *Planta Polon*. – 1939. – P. 1-54.
624. Silva, A.R. Assessment of total phenols and extractives of mahogany wood by near infrared spectroscopy (NIRS) / A.R. Silva, T.C. Monteiro-Pastore, J. Willian et al // *Holzforschung*. –2012. – Volume 67 (1). – DOI: 10.1515/hf-2011-0207.
625. Singh, T. A review of natural products as wood protectant / T. Singh, A.P. Singh // *Wood Science Technology*, 46. 2012. – P. 851-870.
626. Skerrit, J. Millions of Beetles Are Wiping Out Forests All Across the World/ J.Skerrit // *Bloomberg Green* <https://www.bloomberg.com/news/features/2020-08-17/mountain-pine-beetle-infestations-are-killing-forests-could-worsen-emissions?sref=fgHqaWRV> 2020.08.27.
627. Smith, A.L. Extracts from black locust as wood preservatives: Extraction of decay resistance from black locust heartwood / A.L.Smith, C.L.Campbell, D.B.Walker et al // *Holzforschung* 43. 1989. – P. 293-296.

628. Smith, T.M. Extended reconstruction of global sea surface temperatures based on COADS data (1854-1997) / T.M. Smith, R.W. Reynolds // *Journal of Climate*, 16 (10). – 2003. – P. 1495-1510. – DOI: 10.1175/1520-0442-16.10.1495.
629. Srinivasan, U. 1999. Natural durability and waterborne treatability of tamarack / U.Srinivasan, T.Unc, A.Taylor et al // *Forest Prod. J.* 49 (1). 1999. – P. 82-87.
630. Stenlid, J. Fungi inhabiting stems of *Picea abies* in managed stand in Lithuania / J. Stenlid // *Forest Ecology and Management*. –1998. – 109(1). – DOI: 10.1016/S0378-1127(98)00226-6.
631. Starn, B.J. This Tiny Bug Could Put a \$625 Million Hole in Sweden's Forests / B.J. Starn // *Bloomberg Tehnology*. – URL: <https://www.bloomberg.com/news/articles/2019-05-07/this-tiny-bug-could-put-a-625-million-hole-in-sweden-s-forests> 2020.09.11.
632. Taylor, A.M. Heartwood Formation and natural durability – a review / A.M. Taylor, B.L. Gartner, J.J. Morrell // *Wood and Fiber Science*. –2002. – 34 (4). – P. 587-611.
633. Technical Association of the Pulp and Paper Industry (TAPPI), 2012. Sampling and preparing wood for analysis (Proposed revision of T 257 cm-02 as a Standard Practice).
634. Technical Association of the Pulp and Paper Industry (TAPPI), (1993b). Hot and cold water soluble 207 om–93a.
635. Technical Association of the Pulp and Paper Industry (TAPPI), 1993a. 1% NaOH soluble (%) T 212 om–93.
636. Technical Association of the Pulp and Paper Industry (TAPPI), 1988. Acid-insoluble lignin in wood and pulp. Test Method T 222 om-88.
637. Thompson, S.T. Preventing illegal logging / S.T. Thompson, W.B. Magrath // *Forest Policy and Economics* — 2021. – 128 (8):102479. – DOI:10.1016/j.forpol.2021.102479.
638. Thoss, V. Monoterpene chemo diversity of ponderosa pine in relation to herb ivory and bark beetle colonization. / V. Thoss, J.A.Byers // *Chemoecology*. – 2006. – 16. – P. 51–58.

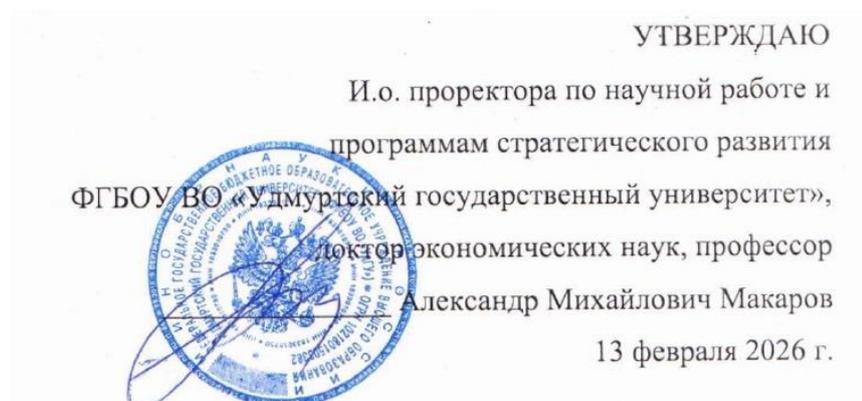
639. Top, S.M. Climate Influences the Content and Chemical Composition of Foliar Tannins in Green and Senesced Tissues of *Quercus rubra* / S.M. Top, C.M. Preston, J.S. Dukes et al // Animal nutrition. – 2018. – P. 137-150. – DOI: 10.1016/j.aninu.2017.09.004.
640. Toole, E.R. Variation in decay resistance of southern pine sapwood / E.R. Toole // Forest Products Journal. – 1970. – 20(5). – P. 49-50.
641. Torelli, N. Comparative decay resistance of 43 Mexican tropical woods / N.Torelli, K.Cufar // Holz als Roh- und Werkstoff. – 1994. – 52. P. 394-96.
642. Tsuchikawa, S. Review of recent near-infrared research for wood and paper (Part 2). / S. Tsuchikawa, M.A. Schwanninger // Applied Spectroscopy Reviews 48. – 2013. – P. 560-587. – DOI: 10.1080/05704928.2011.621079.
643. Ulanova, N. Natural and anthropogenic extensive destruction of the spruce forest community of the European part of Russia: main trends of biodiversity dynamics / N. Ulanova, A. Kaplevsky // E3S Web of Conferences APEEM 2021 265, 01021. – 2021. – DOI: 10.1051/e3sconf/202126501021.
644. Uroz, S. Specific impacts of beech and Norway spruce on the structure and diversity of the rhizosphere and soil microbial communities / S. Uroz, P. Oger, E. Tisserand et al // Scientific Reports. –2016. – Volume 6, Article number: 27756. – DOI: 10.1038/srep27756.
645. Várhegyi, G. Effects of sample origin, extraction, and hot-water washing on the devolatilization kinetics of chestnut wood. / G. Várhegyi, M.G. Gronli, C. Di Blasi // Industrial and Engineering Chemistry Research 43: 2004. – P. 2356-2367.
646. Vasiljuskas, V. Decline of Spruce Forest in Lithuania and Its Causes. In Proceedings of the Problem of Spruce Forests Decline / Vasiljuskas, V. // Mogilev Belarus «Belforestprotection» Minsk, Belarus. – 2013. – P. 6–10.
647. Vedernikov, K. Environmental assessment and the use of plants of the genus *Picea* forests of the city of Izhevsk / K. Vedernikov, I. Bukharina, A. Alekseenko // Australian Journal of Scientific Research. «Adelaide University Press». Adelaide. – 2014. – Volume III. №1 – P. 243-248.

648. 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. – T. 7. - № 1. – P. 2200-2207. – URL: <https://www.researchgate.net/publication/316887557>.
649. 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. – № 2. – P. 1-8.
650. 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.
651. 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. - T. 29, № 1. – DOI: 10.1590/2179-8087-floram-2022-0012.
652. 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. - T. 12. – № 11. – DOI: 10.3390/life12111874.
653. Viiri, H. Ophiostomatoid fungi associated with the spruce bark beetle, *Ips typographus*, in three areas in France / H.Viiri, F.Lieutier // *INRA, EDP Sciences, Ann. Forest Science* –2004. – 61. – P. 215–219. – DOI: 10.1051/forest:2004013.
654. Vogels, J.J.Barriers to restoration: Soil acidity and phosphorus limitation constrain recovery of heathland plant communities after sod cutting / J.J. Vogels, M.J. Weijters, R. Bobbink et al // *Applied Vegetation Science*. 2019. – P. 94-106 . – DOI: 10.1111/avsc.12471.
655. Volodkin, A.A. Dynamics of reproduction of forest plantations in the forest-steppe zone of the Middle Volga Region. / Volodkin, A.A., Volodkina, O.A., Larionov, M.V. // *IOP Conferencies Serial Earth Environ. Science* – 2002. – 979,012101. – DOI: 10.1088/1755-1315/979/1/012101.

656. Volodkin, A.A. Changes in the structure of forest communities in Penza region under the influence of natural factors. / Volodkin, A.A., Larionov, M.V.// IOP Conferencies Serial Earth Environ. Science. – 2021. – 808, 012064. – DOI: 10.1088/1755-1315/808/1/012064.
657. Wermelinger, B. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – A review of recent research / B. Wermelinger// Forest Ecology and Management. – 2004. – 202(1-3): p. 67-82. – DOI: 10.1016/j.foreco.2004.07.018.
658. Werner, R. A. Spruce beetles and forest ecosystems in south-central Alaska: A review of 30 years of research / R. A. Werner, E. H. Holsten, S. M. Matsuoka et al.// Forest Ecology and Management. 227. – 2006. – P. 195-206.
659. Weslien, J. The influence of natural enemies on brood production in *Ips typographus* (Col.: Scolytidae) with special reference to egg-laying and predation by *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae)/J. Weslien, J. Regnander //Entomophaga 37. 1992. – P. 333-342.
660. Whitney, R.D. Root-rotting fungi in white spruce, black spruce, and balsam fir in northern Ontario / R.D. Whitney // Canadian Journal of Forest Research 1. 1995. – DOI: 10.1139/x95-134.
661. Xue, L Effects of a Wildfire on Selected Physical, Chemical and Biochemical Soil Properties in a *Pinus massoniana* Forest in South China / L. Xue, L. Qiuqing, C. Hongyue// Forests. – 2014. – 5(12). – p. 2947-2966; – DOI: 10.3390/f5122947 - 25.
662. Xueping L.I. Determination and Structural Analysis of the Whole-Genome Sequence of *Fusarium equiseti* D25-1 / L.I. Xueping, Li. Jianhong, Qi. Yonghong, Liu. Yonggang, Li. Minquan // This is a preprint; it has not been peer reviewed by a journal. – 2020. – Version 1. posted 26 Februar. – DOI: 10.21203/rs.2.24663/v1.
663. Yang, D.Q. Potential utilization of plant and fungal extracts for wood protection / D.Q. Yang //Forest Product Journal, 54. 2009. – P. 37-39.
664. Yousefpour, R. A framework for modeling adaptive forest management and decision making under climate change. /R. Yousefpour, C. Temperli, J.B. Jacobsen et al. // Ecology and Society. – 2017. – Volume 22(4), article 40. – 25 p.

665. 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. – T. 296.
666. Zamolodchikov, D. Influence of Climate Change on the Forests of Russia: Recorded Impacts and Forecast Estimates. / Zamolodchikov, D., Kraev, G. // Sustainable Forest Management. – 2016. – 4. – P. 23–31.
667. Zaytsev, D.A. Wood density of pine and spruce stands according to trees diameter distribution after thinning / D. A. Zaytsev, D. A. Danilov, S. V. Navalihin // Forestry. – 2018 – P. 1-7.
668. Zhang, X.F. Phenolic glycosides with antioxidant activity from the stem bark of *Populus davidiana* / X.F. Zhang, P.T. Thuong, B.S. Min//. J Nat Prod 69, 2006. – p. 1370-1373.
669. Zhao, T. Induced terpene accumulation in Norway Spruce in hibits bark beetle colonization in a dose-dependent manner. / T. Zhao, P. Krokene, J. Hu, E. Christiansen, N. Björklund, B. Langstrom, H. Solheim, A.K. Borg-Karlson // P LoS ONE. – 2011. – 6. – e26649. – DOI: 10.1371/journal.pone.0026649.
670. Zhao, T. Fungal associates of the tree-killing bark beetle, *Ips typographus*, vary in virulence, ability to degrade conifer phenolics and influence bark beetle tunneling behavior. / T. Zhao, D. Kandasamy, P. Krokene, J.Chen, J. Gershenzon, A.Hammerbacher // FungalEcol. – 2019. – 38. – P. 71–79.
671. Zemaitis, P.Does butt rot affect the crown condition of Norway spruce trees? / P. Zemaitis, I. Zemaitė//Treesvolume 32. – 2018. – P. 489-495.
672. Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды Удмуртской Республики. – URL: <http://www.minpriroda-udm.ru/>
673. Федеральное агенство лесного хозяйства РФ. – URL: <https://rosleshoz.gov.ru/>
674. Центр защиты леса Пермского края и Удмуртской Республики. – URL: <https://perm.rcfh.ru/>

ПРИЛОЖЕНИЯ



Акт

об использовании (внедрении) научно-исследовательской работы в учебном процессе

Мы, нижеподписавшиеся, директор института гражданской защиты д.б.н., профессор И.Л. Бухарина и заведующий кафедрой инженерной защиты окружающей среды к.т.н., доцент О.П. Дружакина составили настоящий акт о том, что научно-исследовательская работа «Влияние абиотических и биотических факторов на еловые фитоценозы и научное обоснование подходов к управлению их устойчивостью» внедрена (использована) в учебном процесс при проведении аудиторных (лекционных, практических) занятий для студентов направления подготовки «Природообустройство и водопользование» ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет» по дисциплинам «Система защитного озеленения природно-техногенных территорий», «Цифровая урбанистика».

Полученные материалы и методические рекомендации были использованы при создании учебного пособия «Организация использования лесов»

Директор института гражданской защиты

д.б.н., профессор

И.Л. Бухарина

Зав. кафедрой

инженерной защиты окружающей среды,

к.т.н., доцент

О.П. Дружакина

КЛИМАТ

СРЕДНЕЕ ГОДОВОЕ НАПРАВЛЕНИЕ ВЕТРА

Цифры у стрелок обозначают повторяемость ветра данного направления в процентах от общего числа наблюдений без штилей. Цифрой в центре обозначено среднее число штилей за год. Масштаб стрелок 1 мм — 2 %

ГОДОВОЕ КОЛИЧЕСТВО ОСАДКОВ (мм)



ТЕМПЕРАТУРА ВОЗДУХА (°С)

- Средние годовые изотермы
- Изотермы января
- Изотермы июля
- 48 Абсолютный минимум
- +37 Абсолютный максимум
- Гидрометеостанции

Масштаб 1:1300000
в 1 сантиметре 13 километров

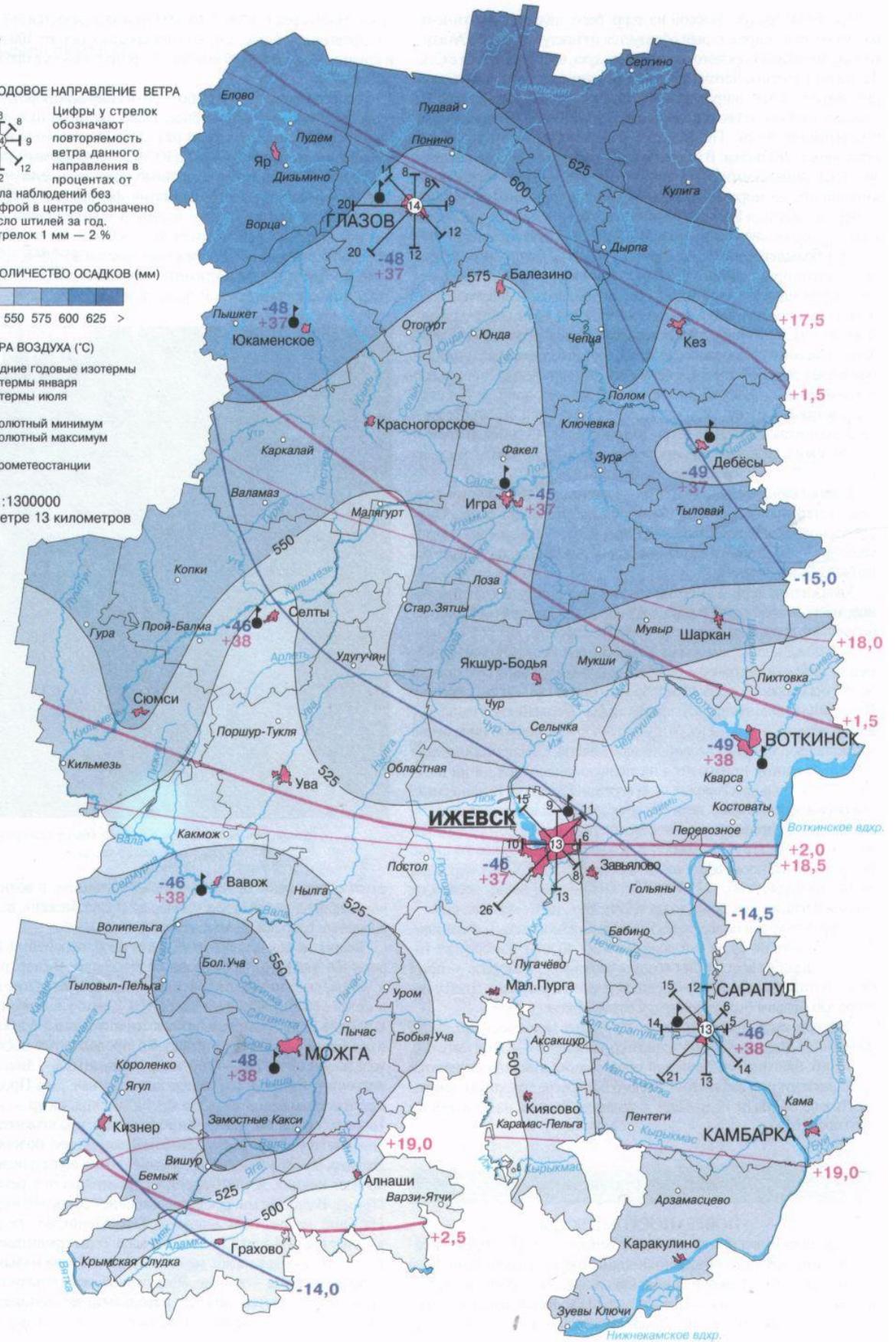


Рисунок Б.1. Климатическая карта Удмуртской Республики (Лесной план, 2008)

НАИМЕНОВАНИЕ ЛЕСНИЧЕСТВ

- 1 Алнашское лесничество
- 2 Балеинское лесничество
- 3 Вавожское лесничество
- 4 Воткинское лесничество
- 5 Глазовское лесничество
- 6 Граховское лесничество
- 7 Дебесское лесничество
- 8 Завьяловское лесничество
- 9 Игринское лесничество
- 10 Камбарское лесничество
- 11 Каракулинское лесничество
- 12 Кезское лесничество
- 13 Кизнерское лесничество
- 14 Киясовское лесничество
- 15 Красногорское лесничество
- 16 Можгинское лесничество
- 17 Сарапульское лесничество
- 18 Селтинское лесничество
- 19 Сюмсинское лесничество
- 20 Увинское лесничество
- 21 Шарканское лесничество
- 22 Юкаменское лесничество
- 23 Яганское лесничество
- 24 Якшур-Бодьинское лесничество
- 25 Ярское лесничество

НАИМЕНОВАНИЕ РАЙОНОВ

- 1 Алнашский район
- 2 Балеинский район
- 3 Вавожский район
- 4 Воткинский район
- 5 Глазовский район
- 6 Граховский район
- 7 Дебесский район
- 8 Завьяловский район
- 9 Игринский район
- 10 Камбарский район
- 11 Каракулинский район
- 12 Кезский район
- 13 Кизнерский район
- 14 Киясовский район
- 15 Красногорский район
- 16 Можгинский район
- 17 Сарапульский район
- 18 Селтинский район
- 19 Сюмсинский район
- 20 Увинский район
- 21 Шарканский район
- 22 Юкаменский район
- 23 Малопургинский район
- 24 Якшур-Бодьинский район
- 25 Ярский район



УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

- | | |
|--|---|
|  граница Удмуртской Республики |  лесорастительная зона южно-таежных лесов европейской части РФ |
|  границы лесничеств, административных районов |  хвойно - широколиственные (смешанные) леса европейской части РФ |
|  ① номера лесничеств | |

Рисунок В.1. Административное деление территории Удмуртской Республики с указанием лесничеств (лесопарков), лесорастительных зон, лесных районов (Лесной план, 2018)



Рисунок Г.1. Пространственное расположение пробных площадей

Приложение Д

Таблица Д.1. Изменение площади еловых фитоценозов по группам возраста в районе хвойно-широколиственных лесов

Лесничество	год изменения, % изменения	Земли, покрытые лесной растительностью								Общий запас						Общий средний прирост	Средний возраст, лет	
		в том числе по группам возраста								в том числе по группам возраста								
		молодняки		средневозрастные		приспевающие	спелые и перестойные		молодняки		средневозрастные	приспевающие	спелые и перестойные					
		1 класса	2 класса	всего	в т.ч. включенные в расчет главного пользования		всего	в т.ч. перестойные	1 класса	2 класса			всего	в т.ч. перестойные				
Киясовское	2010	-49.1	-62.4	-35.2	-20.5	-21.8	-10.4	-72.5	-99.4	-30.0	-49.6	-37.6	17.3	12.5	-67.2	-99.6	-100.0	-100.0
	2011	0.1	2.6	0.0	0.0	0.0	-0.8	-3.0	0.0	-0.4	0.8	0.0	0.0	-0.4	-1.5	0.0	0.0	0.0
	2012	1.6	6.9	0.0	0.0	0.0	-0.8	-0.8	0.0	-0.1	4.0	0.0	0.0	-0.4	-0.5	0.0	0.0	0.0
	2013	0.3	2.5	0.0	-1.6	-1.7	0.0	0.0	0.0	-0.4	1.6	0.0	-1.1	0.0	0.0	0.0	1.0	-2.1
	2014	-1.3	0.0	0.0	-3.9	-2.0	-1.0	0.0	0.0	-0.8	0.0	0.0	-1.8	-0.4	0.0	0.0	-2.0	0.0
	2015	1.2	4.5	0.0	-0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	2.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Можгинское	2010	-1.2	1.1	-2.3	-2.9	-34.9	-0.7	-2.7	0.0	-0.2	0.0	0.0	0.0	-0.3	-2.2	0.0	0.4	-2.3
	2011	-0.4	1.0	-0.3	-1.8	-2.6	-1.2	3.3	0.0	-1.0	-0.1	-0.4	-1.7	-1.3	3.7	0.0	-1.0	0.0
	2012	-0.7	1.1	-0.2	-2.0	-0.1	-2.0	-1.6	0.0	-1.0	-0.1	-0.2	-1.2	-0.9	-1.4	0.0	2.3	0.0
	2013	-0.5	1.4	-1.1	-2.2	-5.0	-0.6	-0.1	0.0	-1.5	0.2	-2.1	-2.4	-0.6	-0.1	0.0	-4.3	0.0
	2014	-0.6	1.5	-0.1	-1.7	-1.7	-2.2	-3.4	0.0	-0.9	0.0	-0.1	-0.9	-1.1	-1.8	0.0	-0.3	-2.4
	2015	-26.6	-39.3	-10.4	-23.5	-31.7	-27.3	-7.3	0.0	-16.4	-20.0	-4.7	-16.1	-20.9	-15.1	0.0	-18.4	7.3
Вавожское	2010	0.3	1.7	-0.1	0.0	0.1	-5.2	4.0	-1.3	-0.4	0.6	-0.3	0.0	-5.2	3.9	-2.1	-0.3	0.0
	2011	0.1	1.6	0.0	-0.6	-0.2	-0.9	-1.9	0.0	-0.7	0.6	0.0	-0.6	-0.8	-1.7	0.0	-0.3	0.0
	2012	-14.8	-32.0	-7.0	-3.8	-4.4	-6.3	-4.7	-20.8	-6.1	-20.0	-2.7	-4.9	-7.3	-4.7	-22.0	-9.1	7.1
	2013	-0.7	2.1	-0.1	-2.9	-1.9	-3.4	-1.2	-2.1	-2.1	0.0	-0.1	-3.0	-3.4	-1.1	-2.6	-1.3	0.0
	2014	-0.4	2.0	-0.2	-2.1	-1.0	-1.4	-1.6	-0.9	-1.4	-0.1	-0.1	-2.2	-1.5	-1.5	-0.7	-0.7	-2.2
	2015	-0.7	-3.6	6.6	-3.0	-2.4	-1.2	-1.4	0.0	-1.7	-2.7	1.0	-3.3	-1.2	-1.3	0.0	-2.6	0.0

Лесничество	год изменения, % изменения	Земли, покрытые лесной растительностью								Общий запас								Общий средний прирост	Средний возраст, лет
		в том числе по группам возраста								в том числе по группам возраста									
		молодняки		средневозрастные		приспевающие	спелые и перестойные		молодняки		средневозрастные	приспевающие	спелые и перестойные						
		1 класса	2 класса	всего	в т.ч. включенные в расчет главного пользования		всего	в т.ч. перестойные	1 класса	2 класса			всего	в т.ч. перестойные					
Завьяловское	2010	-3.5	-10.8	5.8	5.3	72.9	-5.9	-17.6	-50.0	-0.9	5.9	14.8	5.8	-6.8	-21.7	-43.6	1.2	0.0	
	2011	0.4	1.4	0.0	0.0	0.0	-1.0	0.4	0.0	-0.1	1.0	0.0	0.0	-1.2	0.7	0.0	0.1	0.0	
	2012	-0.1	0.6	0.0	-0.2	-0.2	-4.1	3.3	0.0	-0.4	0.3	0.0	-0.2	-4.2	3.7	0.0	-0.3	0.0	
	2013	-0.2	0.7	0.0	-0.8	-0.8	-2.1	1.2	-2.9	-0.6	0.2	-0.1	-0.8	-2.2	1.4	-5.2	-0.6	0.0	
	2014	-0.1	0.7	0.0	-0.5	-0.5	-0.6	-0.9	-11.8	-0.6	0.3	0.0	-0.5	-0.9	-1.2	-9.8	-0.3	0.0	
	2015	-10.2	-23.1	10.4	-7.1	-7.1	-11.1	-10.1	40.0	-0.4	-0.2	0.0	-0.4	-0.3	-0.6	0.0	-5.3	2.3	
Сарапульское	2010	2.1	3.9	0.0	-0.5	0.0	-5.2	1.7	-4.5	-0.6	4.6	0.0	-0.8	-5.1	1.8	-3.3	0.0	-6.5	
	2011	0.9	2.0	0.0	0.0	0.0	-1.3	-2.4	0.0	-0.8	2.6	0.0	0.0	-1.3	-1.8	0.0	1.0	3.4	
	2012	-0.8	2.0	-0.3	-16.3	-10.5	-9.5	-0.3	-2.4	-7.7	2.3	-0.4	-24.2	-12.3	-0.2	-1.7	0.0	-3.3	
	2013	0.5	1.6	-0.8	-2.6	-2.9	-3.7	-0.2	0.0	-1.2	1.9	-2.1	-2.2	-3.0	-0.2	0.0	-4.7	0.0	
	2014	0.7	-46.8	298.4	-1.2	-1.3	-1.0	0.0	0.0	6.3	-76.8	123.1	-1.4	-0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	
	2015	-15.4	-21.4	-9.8	11.3	12.6	-35.5	-19.9	-2.4	-17.4	-48.2	-2.0	8.1	-38.4	-21.7	-1.7	1.0	0.0	

Таблица Д.2. Изменение площади еловых фитоценозов по группам возраста в южно-таёжном лесном районе

Лесничество	год изменения, % изменения	Земли, покрытые лесной растительностью								Общий запас								Общий средний прирост	Средний возраст, лет
		в том числе по группам возраста								в том числе по группам возраста									
		молодняки		средневозрастные		приспевающие	спелые и перестойные		молодняки		средневозрастные	приспевающие	спелые и перестойные						
		1 класса	2 класса	всего	в т.ч. включенные в расчет главного пользования		всего	в т.ч. перестойные	1 класса	2 класса			всего	в т.ч. перестойные					
Ярское	2010	-0.3	3.4	-2.0	1.3	8.7	-5.0	-1.7	-7.5	-1.6	1.0	-2.5	1.4	-5.9	-1.5	-9.0	-1.0	-1.6	
	2011	-22.6	-24.3	-57.5	-18.7	-14.0	-17.0	-10.2	-40.1	-19.9	-28.8	-59.9	-9.3	-17.8	-17.7	-54.5	-24.6	8.3	
	2012	0.1	1.2	0.0	0.0	11.2	-2.4	0.2	0.0	-0.3	0.4	0.0	0.0	-2.7	0.2	0.0	-0.2	0.0	
	2013	-0.4	2.2	0.0	0.0	-10.1	-7.1	-0.5	0.0	-2.0	0.0	0.0	0.0	-11.6	-0.3	-0.3	-1.5	-1.5	
	2014	0.2	2.7	0.0	0.0	0.0	-3.8	-0.4	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0	-1.9	1.7	0.3	1.0	0.0	
	2015	0.4	5.0	0.0	0.0	0.0	-3.4	-1.6	0.0	-0.4	0.0	0.0	0.0	-2.0	-0.3	0.0	0.2	-1.6	
Увинское	2010	0.5	3.1	0.0	0.0	0.0	-1.2	-1.3	0.0	-0.6	1.7	0.0	0.0	-1.2	-1.1	0.0	-0.1	-2.0	
	2011	0.6	3.7	0.0	-0.3	-0.4	-2.3	-0.6	0.0	-0.7	2.0	0.0	-0.3	-2.2	-0.4	0.0	-0.1	0.0	
	2012	-8.2	-17.8	2.9	-3.1	-3.2	-2.9	-9.6	-58.5	-6.3	-15.9	5.0	-4.3	-4.9	-11.6	-56.5	-6.3	2.1	
	2013	-13.2	-28.9	-10.1	-18.4	-20.9	7.7	2.7	66.7	-8.3	-15.2	-11.0	-20.5	5.5	-0.2	86.3	-13.7	8.2	
	2014	-0.7	2.6	0.0	-0.9	-1.0	-2.8	-2.4	0.0	-1.8	0.0	-0.1	-1.0	-2.6	-2.4	0.0	-1.1	0.0	
	2015	-0.4	2.5	-0.3	-0.5	18.1	-1.3	-3.1	0.0	-9.2	-27.8	-1.9	-3.7	1.0	-25.9	-2.0	0.3	-1.9	
Сюмсинское	2010	0.7	2.5	0.0	0.0	0.0	-1.9	0.1	-0.4	-0.3	1.1	0.0	0.0	-1.6	0.0	-0.2	0.3	0.0	
	2011	-2.0	0.2	-6.1	-2.8	17.3	-0.8	-1.8	-3.3	-2.5	-0.3	-4.2	-3.3	-2.2	-1.9	-3.4	-2.0	0.0	
	2012	-11.0	-20.5	-14.1	7.7	7.9	6.8	-12.6	-37.6	-6.3	-27.2	-10.8	6.1	5.4	-16.1	-39.2	-6.9	4.7	
	2013	-1.4	-1.5	0.4	-0.4	-0.4	-8.7	2.0	-13.2	-1.9	3.0	0.7	-0.3	-10.1	1.4	-15.2	-1.9	0.0	
	2014	1.0	3.9	0.0	-0.3	-0.3	-0.4	-1.7	0.0	-0.4	1.8	0.0	-0.2	-0.2	-1.3	0.0	0.5	-2.2	

Окончание приложения Д

Лесничество	год изменения, % изменения	Земли, покрытые лесной растительностью								Общий запас								Общий средний прирост	Средний возраст, лет	
		в том числе по группам возраста								в том числе по группам возраста										
		всего	молодняки		средневозрастные		приспевающие	спелые и перестойные		всего	в т.ч. перестойные	всего	молодняки		средневозрастные	приспевающие	спелые и перестойные			
			1 класса	2 класса	всего	в т.ч. включенные в расчет главного пользования		всего	в т.ч. перестойные				1 класса	2 класса			о			в т.ч. перестойные
2015	-2.2	-2.9	-12.4	8.6	8.7	3.7	-4.0	-10.5	-1.3	-7.3	-10.9	7.3	2.7	-5.4	-12.8	-1.5	2.3			
Селтинское	2010	0.2	1.6	0.0	0.0	-5.1	-1.6	0.6	-0.9	-0.2	1.2	0.0	0.0	-1.5	0.5	-1.0	-0.1	-2.0		
	2011	0.2	1.7	-0.7	0.4	0.5	-2.8	1.5	-0.9	-0.5	1.0	-1.2	0.4	-2.8	1.1	-0.8	-0.4	0.0		
	2012	0.0	1.4	-0.6	0.1	5.5	-1.2	-0.2	0.0	-0.5	1.4	-0.7	-0.1	-1.2	-0.4	0.0	-0.3	0.0		
	2013	0.0	1.4	-0.1	-0.5	-5.6	-0.5	-1.2	-1.8	-0.5	1.0	-0.1	-0.5	-0.3	-1.0	-1.7	-0.2	0.0		
	2014	-4.0	-10.4	-2.3	0.7	0.5	-3.4	-1.3	-19.1	-1.5	-5.0	-0.9	0.0	-3.5	-0.7	-19.4	-12.5	18.4		
	2015	-4.5	-7.2	-9.7	-2.5	2.4	4.5	-6.4	-8.1	-5.4	-3.6	-11.6	-4.5	1.4	-10.0	-6.7	-6.6	1.7		
Якшур-Бодыньское	2010	0.5	2.8	0.0	0.0	0.0	-0.4	-1.9	-0.9	-0.6	1.4	0.0	0.0	-0.4	-2.0	-0.7	0.0	-2.1		
	2011	0.6	2.6	0.0	-0.1	-0.1	-1.0	-0.1	-0.9	-0.4	1.3	0.0	-0.1	-1.1	0.0	-1.0	-0.1	0.0		
	2012	0.1	0.7	1.0	-0.2	-0.2	-0.8	-0.1	0.0	-0.2	-0.5	2.0	-0.2	-0.7	-0.3	0.0	0.0	0.0		
	2013	0.1	1.1	0.3	-0.1	-0.1	-1.4	0.2	0.0	-0.5	0.0	0.4	-0.1	-1.6	0.2	0.0	0.0	0.0		
	2014	-5.5	-16.8	9.7	-0.8	-1.0	-6.0	2.3	-1.2	-3.4	-17.4	17.9	-1.9	-8.8	-1.4	-2.1	0.0	0.0		
	2015	-3.7	-9.6	-0.7	-0.9	-1.1	-5.0	2.3	-12.5	-1.8	-7.4	3.7	-1.6	-5.9	2.4	-14.0	0.0	0.0		

Таблица Е.1. Таксационное описание еловых фитоценозов на пробных площадях

№ п/н	№ ПП	Лесничество, участковое лесничество (квартал, выдел)	$A_{cp} \pm \sigma$, лет	$H_{cp} \pm \sigma$, м	$D_{cp.1,3} \pm \sigma$, см	ΣG , $\frac{m^2}{га}$ М, м ³	ΣG , м ² /га*	М, м ³ **	Продуктивность (по Б.Д. Жилкину)***	Состав****	Примечание
Подтаёжная зона (район хвойно-широколиственных лесов)											
1	1	Завьяловское, Пригородное (78,3)	70±7,3	21±2,0	27,9±7,1	$\frac{28,0}{280,0}$	43,8	158,2	$\frac{III,4}{III,2}$	9Е1П+Б 90% ели, 10% пихты, 5% березы	Подрост редкий, неблагонадежный: ель (1,0 м), береза, осина (2,0 м). Менее 500 шт./га; Подлесок: Бересклет, шиповник, черёмуха (1 м); ЖНП редкий: хвощ, орляк, кислица, осока, клевер гибридный, осот, пушица; Опушка заболочена.
2	2	Завьяловское, Пригородное (158,3)	67±3,8	23±1,9	26,0±5,7	$\frac{22,2}{239,4}$	36,0	149,1	$\frac{III,4}{III,2}$	9Е1П 90% ели, 10% пихты,	Подрост редкий, неблагонадежный: ель (0,5 м), береза (1,0 м) менее 500 шт./га.; Подлесок отсутствует; ЖНП редкий: хвощ, орляк, кислица, копытень, мятлик луговой, клевер гибридный.
3	3	Завьяловское, Заречное (66,18)	60±5,8	20±2,7	26,9±5,4	$\frac{22,0}{198,0}$	27,4	48,6	$\frac{III,2}{III,2}$	9Е1П+Ос 90% ели, 10% пихты, 5% осины	Подрост: ель, пихта – 1000 шт./га. Высота 2,0 м. Подлесок редкий: рябина, бересклет (1,0 м). ЖНП редкий: кислица, копытень, брусника
4	1	Яганское (115, 8)	60±3,7	18±1,5	24,4±10,5	$\frac{9,4}{82,3}$	22,4	115,0	$\frac{III,8}{III,7}$	10Е 100% ели	Подрост отсутствует. Подлесок редкий: рябина обыкновенная, малина лесная, ива козья. Высота 1,5-2 м. ЖНП: осот полевой, ежа сборная, мятлик луговой, клевер гибридный, хвощ лесной, папоротник орляк.

Продолжение приложения Е

№ п/н	№ ПП	Лесничество, участковое лесничество (квартал, выдел)	A _{ср} ±σ, лет	H _{ср.} ±σ, м	D _{ср.1,3} ±σ, см	$\frac{\Sigma G}{M, M^3}$	$\Sigma G, M^2/га^*$	M, M ^{3**}	Продуктивность (по Б.Д. Жилкину)***	Состав****	Примечание
5	2	Яганское (214, 8)	65±3,7	22±1,1	21,8±4,5	$\frac{17,7}{184,4}$	34,5	174,9	$\frac{III,8}{IV,0}$	10Е 100% ели	Подрост редкий, благонадежный: Ель менее 500 шт./га (; Подлесок густой: осина, рябина, крушина, черемуха, бузина (2,0 м); ЖНП густой: звездчатка, сныть, орляк, пушица, кислица, осока.
6	3	Яганское (363,13)	60±3,4	18±2,2	20,3±2,3	$\frac{7,0}{61,6}$	15,1	71,5	$\frac{III,1}{III,1}$	10Е 100% ели	Подрост отсутствует. Подлесок отсутствует. ЖНП: осот полевой, ежа сборная, мятлик луговой, клевер гибридный, хвощ лесной, папоротник орляк.
7	1	Можгинское, Пычасское (70, 24)	60±5,1	23±1,9	25,7±8,9	$\frac{16,6}{178,8}$	33,0	178,1	$\frac{III,5}{III,5}$	9Е1П+Лп 90% ели, 10% пихты, 5% липы	Подрост редкий: ель, липа, 1500 шт./га. Высота 3,0 м. Подлесок редкий: лещина, рябина, бузина (2,0 м). ЖНП редкий: хвощ, орляк, кислица, копытень.
8	2	Можгинское, Пычасское (68, 30)	50±3,6	20±2,9	22,6±5,8	$\frac{15,2}{145,7}$	25,5	99,5	$\frac{III,3}{III,5}$	9Е1П 90% ели, 10% пихты	Подрост редкий, неблагонадежный: ель, 500 шт./га. Высота 3,0 м. Подлесок редкий: рябина (0,5 м). ЖНП редкий: хвощ, кислица, копытень, осока.
9	3	Можгинское, Нышинское (35, 12)	60±4,9	19±1,6	19,1±5,2	$\frac{28,8}{264,9}$	35,0	57,5	$\frac{III,4}{III,5}$	9Е1С+Б 90% ели, 10% сосны, 5% березы	Подрост куртинами, редкий, неблагонадежный: ель, менее 500 шт./га (0,5 м). Подлесок редкий: лещина, дуб (0,5 м). ЖНП: кислица, копытень, редко - брусника, костяника.

Продолжение приложения Е

№ п/н	№ ПП	Лесничество, участковое лесничество (квартал, выдел)	A _{ср} ±σ, лет	H _{ср.} ±σ, м	D _{ср.1,3} ±σ, см	ΣG , м ² /га M, м ³	ΣG , м ² /га*	M, м ³ **	Продуктивность (по Б.Д. Жилкину)***	Состав****	Примечание
Таёжная зона (южно-таёжный район)											
1	1	Якшур-Бодьинское, Сельчинское (81, 15)	77±1,1	18±0,4	22,2±0,4	$\frac{10,07}{88,6}$	13,4	29,3	$\frac{III,1}{III,1}$	7E1П1Б1Ос 70% ели, 10% пихты, 10% березы, 10% осины	Подрост редкий, неблагонадежный: пихта (0,5 м); Подлесок: Бересклет, шиповник, черёмуха (0,5 м); ЖНП редкий: хвощ, орляк, кислица, осока, черника; Опушка заболочена.
2	2	Якшур-Бодьинское, Сельчинское (86, 37)	74±1,6	23±0,4	26,8±0,1	$\frac{17,7}{191,2}$	20,0	89,64	$\frac{III,1}{III,1}$	9E1Ос+П 90% ели, 10% осины, до 10% пихты	Подрост отсутствует; Подлесок отсутствует; ЖНП редкий: хвощ, орляк, кислица, мятлик луговой, клевер гибридный, местами ежа сборная, подмаренник мягкий.
3	3	Якшур-Бодьинское, Мукшинское (62, 17)	74,2±1,7	21,0±3,1	30,8±10,6	$\frac{37,5}{375}$	39,9	23	$\frac{III,2}{III,2}$	8E2П 80% ели, 20% пихты	Подрост неблагонадежный: пихта – 500 шт./га (1,5 м). Подлесок редкий: рябина, бересклет (0,5 м). ЖНП редкий: кислица, копытень, мох сфагнум.
4	1	Игринское, Чутырское (118, 4)	69±0,7	19±0,9	22,9±0,3	$\frac{20,0}{184}$	22,9	31,4	$\frac{III,2}{III,2}$	8E2П 80% ели, 20% пихты	Подрост отсутствует. Подлесок отсутствует. ЖНП редкий: кислица обыкновенная.
5	2	Игринское, Чутырское (186, 13)	70±0,7	19±0,9	23,9±0,2	$\frac{26,0}{239,2}$	27,7	19,0	$\frac{III,2}{III,2}$	9E1П+Ос 90% ели, 10% пихты, до 10% осины	Подрост редкий, благонадежный: Ель менее 500 шт./га (0,5 м); Подлесок редкий: рябина, черемуха, бузина (1,0 м); ЖНП густой: звездчатка, орляк, пушица, кислица.

Окончание приложения Е

№ п/н	№ ПП	Лесничество, участковое лесничество (квартал, выдел)	$A_{cp} \pm \sigma$, лет	$H_{cp} \pm \sigma$, м	$D_{cp.1,3} \pm \sigma$, см	$\frac{\Sigma G}{M, m^3}$ $\frac{m^2}{га}$	ΣG , м ² /га*	M, м ³ **	Продуктивность (по Б.Д. Жилкину)***	Состав****	Примечание
6	3	Игринское, Зуринское (110, 14)	64,3±3,0	20,04±2,1	21,9±4,6	$\frac{23,1}{222,1}$	25,3	21,2	$\frac{III,0}{II,9}$	8Е2П 80% ели, 20% пихты	Подрост: пихта, менее 500 шт./га, редкий, неблагонадежный (1,0 м). Подлесок отсутствует. ЖНП: хвощ лесной, папоротник орляк, кислица обыкновенная.
7	1	Кезское, Лесное (28, 25)	62,1±1,5	19,4±1,5	21,1±3,5	$\frac{21,0}{196,6}$	23,0	18,7	$\frac{III,1}{III,1}$	8Е2П 80% ели, 20% пихты	Подрост редкий: ель, липа, 1500 шт./га (3,0 м). Подлесок редкий: рябина, бузина. ЖНП редкий: хвощ, орляк, кислица, копытень.
8	2	Кезское, Лесное (147, 3)	63,4±2,0	21,1±1,0	21,4±3,7	$\frac{22,5}{225,9}$	24,7	22,1	$\frac{III,1}{III,0}$	9Е1П 90% ели, 10% пихты	Подрост редкий, неблагонадежный: ель, 500 шт./га (3,0 м). Подлесок редкий: рябина (0,5 м). ЖНП редкий: хвощ, кислица, копытень.
9	3	Кезское, Кулигинское (113, 30)	65,1±2,8	20,9±0,9	22,3±4,3	$\frac{21,4}{213,1}$	23,3	18,9	$\frac{III,1}{III,0}$	8Е2П 80% ели, 20% пихты	Подрост куртинами, редкий, неблагонадежный: пихта, менее 500 шт./га (0,5 м). Подлесок редкий: малина лесная, рябина обыкновенная (0,5 м). ЖНП: кислица, копытень, мхи. Значительное количество ветровальных деревьев

Приложение: * - абсолютная полнота с учетом сухостойных деревьев

** - запас сухостойной древесины на пробной площади

*** - в знаменателе приведена продуктивность с учетом сухостойных деревьев

**** - Е (ель), П (пихта), Ос (осина), Б (береза)



Рисунок Ж.1. Внешний вид пробной площади №1 Яганского лесничества

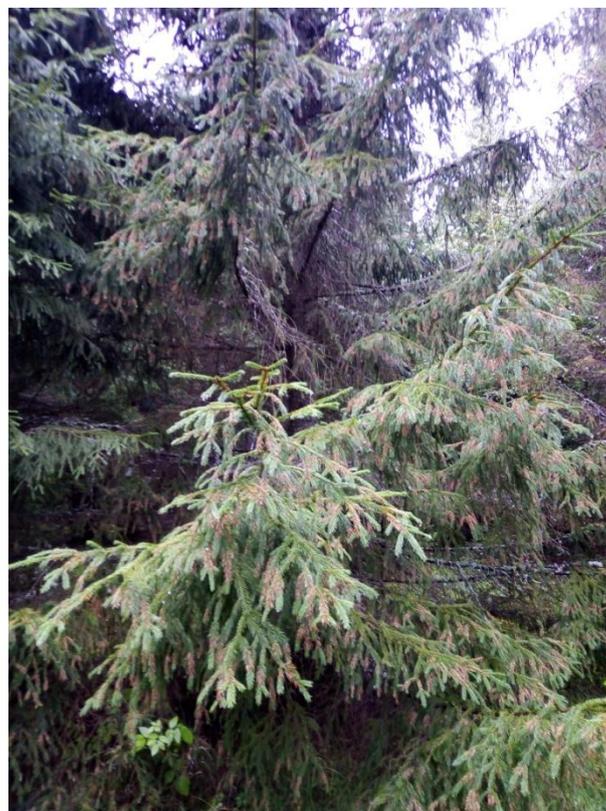
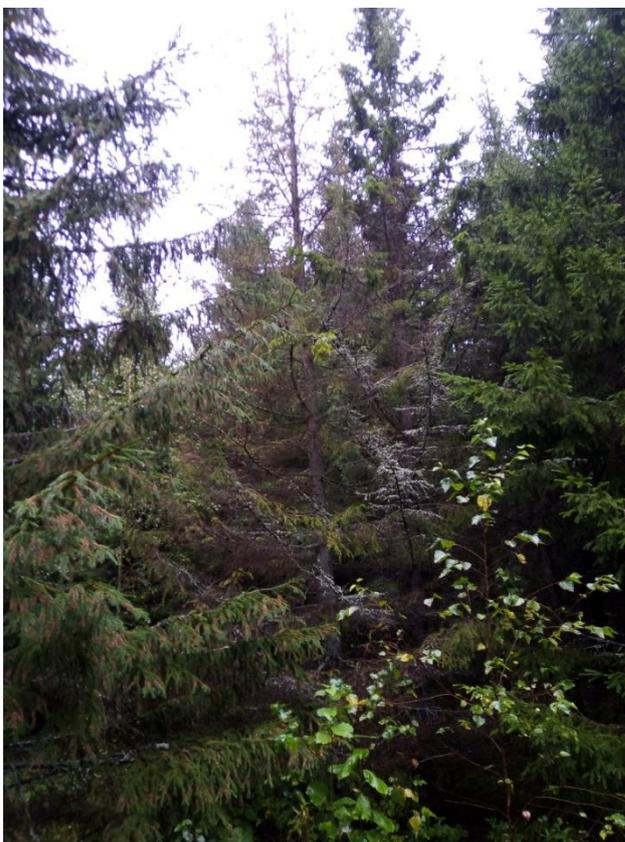


Рисунок Ж.2. Внешний вид пробной площади № 2 Можгинского лесничества



Рисунок Ж.3. Внешний вид пробной площади №3 Можгинского лесничества



Рисунок Ж.4. Внешний вид пробной площади №3 Кезского лесничества
(ветровальные деревья и деструктивная гниль корней поваленных растений)

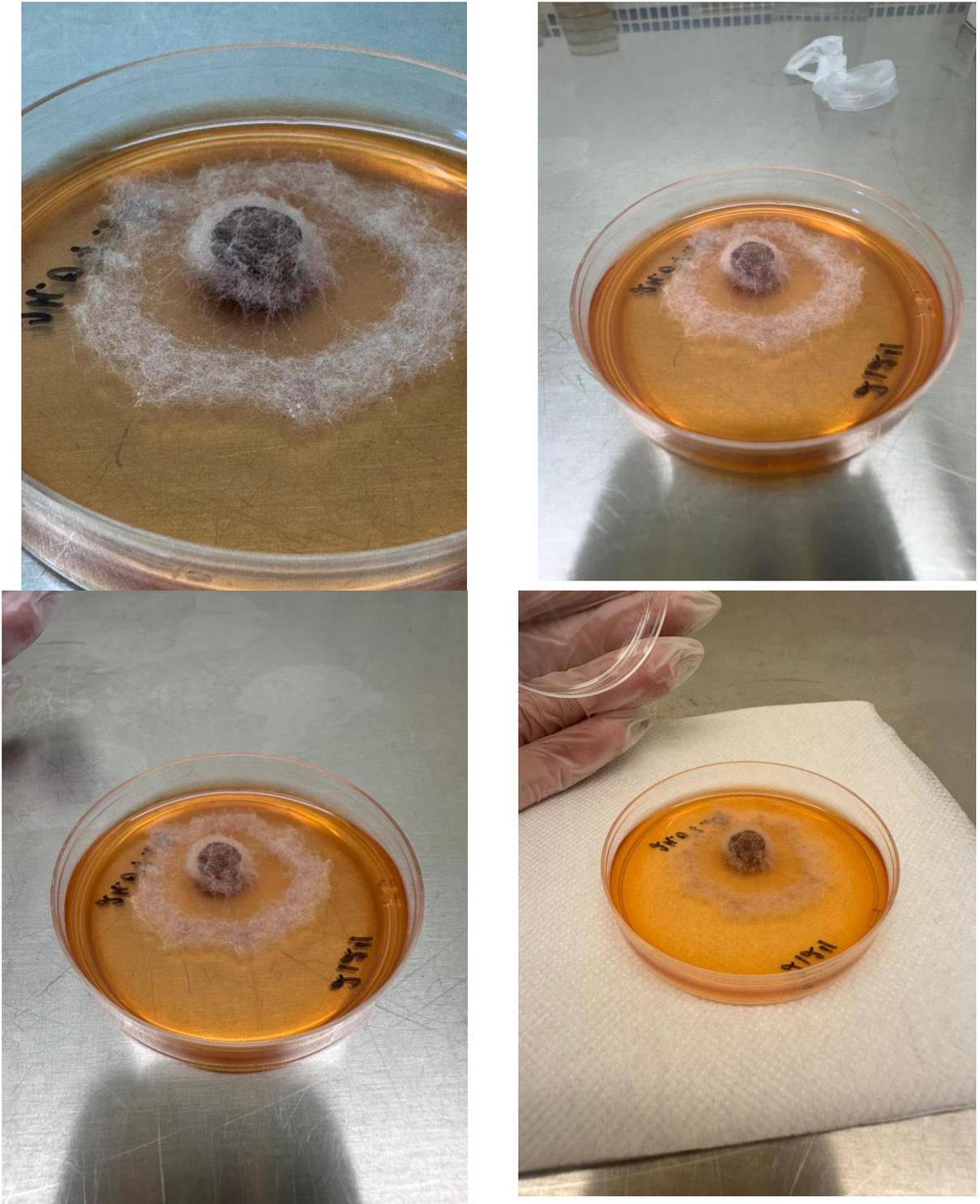


Рисунок И.1. Внешний вид *Fusarium oxysporum*



Fusarium equiseti



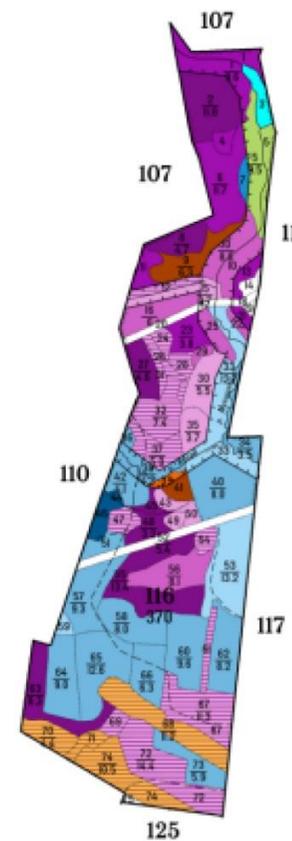
Рисунок И.2. Внешний вид *Neopestria macrodidyma*

Лесоустройство 1997-1998 гг.

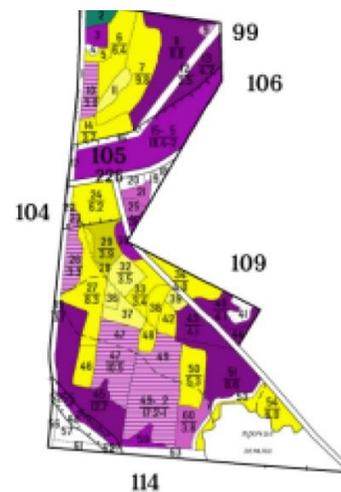
П Л А Н
 ЛЕСОНАСАЖДЕНИЙ
 лесного участка
МУКШИНСКОГО
 участкового лесничества
Якшур-Бодьинского лесничества
 УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ
 Масштаб 1:25 000



Лесоустройство 2016 г.



Лесоустройство 2016 г.



Условные обозначения

ДРЕВЕСНЫЕ ПОРОДЫ	ГРУППЫ ВОЗРАСТА				НАСАЖЕНИЕ НА ИИ ИИИ ПОДРОСТ	РЕДКИЕ И ПОДРОСТ	КУЛЬТУРЫ			ВТОРОЙ БРУС
	МОЛОДЫЕ	СРЕДНЕ-ВОЗРАСТНЫЕ	ПЯТИ-ВАШОЧНЫЕ	СПЕЛЫЕ И ПЕРЕХОДНЫЕ			СОМОННЫЕ ШИШЕЛ	НЕСОМОННЫЕ ШИШЕЛ	СОЗДАНИЕ РЕКОНСИ	
КЕДР					☐	☐				☐
СОСНА					☐	☐				☐
ЛИСТВЕНИЦА					☐	☐				☐
ЕЛЬ					☐	☐				☐
ПИХТА					☐	☐				☐
ДУБ					☐	☐				☐
ЯСЕНЬ КЛЕН					☐	☐				☐
ИЛЬМ ВЯЗ					☐	☐				☐
ЛИПА					☐	☐				☐
БЕРЕЗА					☐	☐				☐
ОЛЬХА (Ч)					☐	☐				☐
ОЛЬХА (С)					☐	☐				☐
ОСИНА ТОПОЛЬ					☐	☐				☐
ИВА					☐	☐				☐

Рисунок К.1. Изменения видового состава лесных фитоценозов

Таблица Л.1. Результаты LSD – теста. Влияние условий произрастания и жизненного состояния растений на влажность древесины

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}
среднее	6,411111	6,340000	9,038889	6,177778	6,432222	9,573334	13,23333	11,19667	11,85556
Завьяловское лес-во, хор. {1}		0,962898	0,087241	0,878693	0,988982	0,040046	1,58E-05	0,00208	0,000491
Завьяловское лес-во, удов. {2}	0,962898		0,079102	0,915492	0,951896	0,035839	1,3E-05	0,001791	0,000416
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,087241	0,079102		0,062853	0,089785	0,726693	0,006758	0,159546	0,067
Яганское лес-во, хор. {4}	0,878693	0,915492	0,062853		0,867815	0,027643	8,36E-06	0,001267	0,000285
Яганское лес-во, удов. {5}	0,988982	0,951896	0,089785	0,867815		0,041374	1,67E-05	0,002174	0,000515
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,040046	0,035839	0,726693	0,027643	0,041374		0,017759	0,289236	0,136985
Можгинское лес-во, хор. {7}	1,58E-05	1,3E-05	0,006758	8,36E-06	1,67E-05	0,017759		0,184128	0,36813
Можгинское лес-во, удов. {8}	0,00208	0,001791	0,159546	0,001267	0,002174	0,289236	0,184128		0,666565
Можгинское лес-во, неуд. {9}	0,000491	0,000416	0,067	0,000285	0,000515	0,136985	0,36813	0,666565	
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}	0,646624	0,680349	0,03079	0,759648	0,636748	0,012436	2,25E-06	0,000445	9,13E-05
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	0,99652	0,959423	0,088038	0,875255	0,992461	0,040462	1,61E-05	0,002109	0,000498
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	0,553366	0,584869	0,021976	0,659716	0,544178	0,008553	1,24E-06	0,000275	5,43E-05
Игринское лес-во, хор. {13}	0,821184	0,785219	0,136985	0,705	0,831939	0,067	3,93E-05	0,0042	0,001064
Игринское лес-во, удов. {14}	0,686748	0,652895	0,18966	0,578403	0,696925	0,097491	7,85E-05	0,007093	0,001904
Игринское лес-во, неудов. {15}	0,804836	0,84102	0,050828	0,924723	0,794171	0,021772	5,61E-06	0,000924	0,000202
Кезское лес-во, хор. {16}	0,057503	0,051764	0,847275	0,040462	0,059306	0,875255	0,011644	0,224089	0,10057
Кезское лес-во, удов. {17}	0,018838	0,016671	0,514271	0,012535	0,019527	0,761862	0,037958	0,448427	0,235277
Кезское лес-во, неудов. {18}	0,284008	0,263745	0,51896	0,221353	0,290223	0,320563	0,000888	0,041162	0,013834

Окончание приложения Л

	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}	{17}	{18}
среднее	5,710000	6,417778	5,504445	6,756667	7,027778	6,033333	9,333333	10,03667	8,052222
Завьяловское лес-во, хор. {1}	0,646624	0,99652	0,553366	0,821184	0,686748	0,804836	0,057503	0,018838	0,284008
Завьяловское лес-во, удов. {2}	0,680349	0,959423	0,584869	0,785219	0,652895	0,84102	0,051764	0,016671	0,263745
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,03079	0,088038	0,021976	0,136985	0,18966	0,050828	0,847275	0,514271	0,51896
Яганское лес-во, хор. {4}	0,759648	0,875255	0,659716	0,705	0,578403	0,924723	0,040462	0,012535	0,221353
Яганское лес-во, удов. {5}	0,636748	0,992461	0,544178	0,831939	0,696925	0,794171	0,059306	0,019527	0,290223
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,012436	0,040462	0,008553	0,067	0,097491	0,021772	0,875255	0,761862	0,320563
Можгинское лес-во, хор. {7}	2,25E-06	1,61E-05	1,24E-06	3,93E-05	7,85E-05	5,61E-06	0,011644	0,037958	0,000888
Можгинское лес-во, удов. {8}	0,000445	0,002109	0,000275	0,0042	0,007093	0,000924	0,224089	0,448427	0,041162
Можгинское лес-во, неуд. {9}	9,13E-05	0,000498	5,43E-05	0,001064	0,001904	0,000202	0,10057	0,235277	0,013834
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}		0,643498	0,89304	0,493908	0,389297	0,832506	0,018909	0,005244	0,127036
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	0,643498		0,550457	0,824577	0,689956	0,801464	0,058067	0,019053	0,285961
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	0,89304	0,550457		0,41326	0,319859	0,729421	0,013222	0,003495	0,097201
Игринское лес-во, хор. {13}	0,493908	0,824577	0,41326		0,859245	0,63623	0,093504	0,03329	0,397323
Игринское лес-во, удов. {14}	0,389297	0,689956	0,319859	0,859245		0,515676	0,133046	0,050575	0,50311
Игринское лес-во, неудов. {15}	0,832506	0,801464	0,729421	0,63623	0,515676		0,032247	0,009652	0,187963
Кезское лес-во, хор. {16}	0,018909	0,058067	0,013222	0,093504	0,133046	0,032247		0,645581	0,402593
Кезское лес-во, удов. {17}	0,005244	0,019053	0,003495	0,03329	0,050575	0,009652	0,645581		0,195563
Кезское лес-во, неудов. {18}	0,127036	0,285961	0,097201	0,397323	0,50311	0,187963	0,402593	0,195563	

Таблица М.1. Результаты LSD – теста. Влияние условий произрастания и жизненного состояния растений на общее содержание экстрактивных веществ в древесине

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}
среднее	13,32222	14,24111	13,58444	13,91444	18,00333	14,47111	20,74889	19,05445	20,90333
Завьяловское лес-во, хор. {1}		0,711128	0,915815	0,811324	0,060729	0,643381	0,003194	0,022044	0,002631
Завьяловское лес-во, удов. {2}	0,71113		0,791249	0,895234	0,130891	0,926127	0,009525	0,053884	0,007986
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,91581	0,791249		0,894171	0,076463	0,720822	0,00441	0,028768	0,003651
Яганское лес-во, хор. {4}	0,81132	0,895234	0,894171		0,100885	0,822455	0,006538	0,039712	0,005447
Яганское лес-во, удов. {5}	0,06073	0,130891	0,076463	0,100885		0,155923	0,2694	0,671858	0,243499
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,64338	0,926127	0,720822	0,822455	0,155923		0,012314	0,066246	0,010371
Можгинское лес-во, хор. {7}	0,00319	0,009525	0,00441	0,006538	0,2694	0,012314		0,494909	0,950355
Можгинское лес-во, удов. {8}	0,02204	0,053884	0,028768	0,039712	0,671858	0,066246	0,494909		0,456504
Можгинское лес-во, неуд. {9}	0,00263	0,007986	0,003651	0,005447	0,243499	0,010371	0,950355	0,456504	
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}	0,76038	0,499723	0,68135	0,586789	0,029706	0,442849	0,001202	0,00973	0,000976
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	0,05280	0,115931	0,066833	0,088768	0,950355	0,138742	0,297151	0,717808	0,2694
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	0,52242	0,313115	0,456234	0,380142	0,012436	0,270946	0,00038	0,003646	0,000304
Игринское лес-во, хор. {13}	0,34741	0,568457	0,404082	0,482845	0,344899	0,632835	0,041561	0,172169	0,035837
Игринское лес-во, удов. {14}	0,04860	0,10786	0,061702	0,082272	0,921503	0,129431	0,314185	0,745082	0,285345
Игринское лес-во, неудов. {15}	0,05027	0,020382	0,039292	0,02845	0,000168	0,015984	1,86E-06	3,28E-05	1,41E-06
Кезское лес-во, хор. {16}	0,06055	0,025153	0,047653	0,034808	0,000228	0,019846	2,67E-06	4,55E-05	2,03E-06
Кезское лес-во, удов. {17}	0,15120	0,071757	0,123609	0,094714	0,001092	0,058527	1,77E-05	0,000249	1,37E-05
Кезское лес-во, неудов. {18}	0,09682	0,042939	0,077641	0,058059	0,000501	0,034433	6,86E-06	0,000107	5,26E-06

Окончание приложения М

	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}	{17}	{18}
среднее	12,56556	18,15778	11,73444	15,65667	18,24778	8,433333	8,637777	9,748889	9,183333
Завьяловское лес-во, хор. {1}	0,760378	0,052801	0,52242	0,34741	0,048597	0,050274	0,060548	0,151198	0,096825
Завьяловское лес-во, удов. {2}	0,499723	0,115931	0,313115	0,568457	0,10786	0,020382	0,025153	0,071757	0,042939
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,68135	0,066833	0,456234	0,404082	0,061702	0,039292	0,047653	0,123609	0,077641
Яганское лес-во, хор. {4}	0,586789	0,088768	0,380142	0,482845	0,082272	0,02845	0,034808	0,094714	0,058059
Яганское лес-во, удов. {5}	0,029706	0,950355	0,012436	0,344899	0,921503	0,000168	0,000228	0,001092	0,000501
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,442849	0,138742	0,270946	0,632835	0,129431	0,015984	0,019846	0,058527	0,034433
Можгинское лес-во, хор. {7}	0,001202	0,297151	0,00038	0,041561	0,314185	1,86E-06	2,67E-06	1,77E-05	6,86E-06
Можгинское лес-во, удов. {8}	0,00973	0,717808	0,003646	0,172169	0,745082	3,28E-05	4,55E-05	0,000249	0,000107
Можгинское лес-во, неуд. {9}	0,000976	0,2694	0,000304	0,035837	0,285345	1,41E-06	2,03E-06	1,37E-05	5,26E-06
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}		0,025439	0,737641	0,213962	0,023207	0,097358	0,114909	0,257246	0,174128
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	0,025439		0,010475	0,314185	0,971058	0,000133	0,000181	0,000886	0,000402
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	0,737641	0,010475		0,115419	0,009465	0,184618	0,213145	0,423979	0,304643
Игринское лес-во, хор. {13}	0,213962	0,314185	0,115419		0,297151	0,004105	0,005255	0,018354	0,009903
Игринское лес-во, удов. {14}	0,023207	0,971058	0,009465	0,297151		0,000116	0,000158	0,000783	0,000353
Игринское лес-во, неудов. {15}	0,097358	0,000133	0,184618	0,004105	0,000116		0,934316	0,596058	0,762425
Кезское лес-во, хор. {16}	0,114909	0,000181	0,213145	0,005255	0,000158	0,934316		0,654324	0,825941
Кезское лес-во, удов. {17}	0,257246	0,000886	0,423979	0,018354	0,000783	0,596058	0,654324		0,819669
Кезское лес-во, неудов. {18}	0,174128	0,000402	0,304643	0,009903	0,000353	0,762425	0,825941	0,819669	

Таблица Н.1. Результаты LSD – теста. Влияние условий произрастания и жизненного состояния растений на содержание водорастворимых экстрактивных веществ в древесине

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}
среднее	11,00556	11,40444	10,59889	10,70667	13,60111	11,36444	15,40222	15,54556	17,40778
Завьяловское лес-во, хор. {1}		0,830452	0,827198	0,872528	0,164928	0,847231	0,019402	0,015847	0,000755
Завьяловское лес-во, удов. {2}	0,830452		0,665515	0,708031	0,239437	0,982868	0,033244	0,02751	0,001544
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,827198	0,665515		0,953861	0,108617	0,681176	0,010794	0,008701	0,000352
Яганское лес-во, хор. {4}	0,872528	0,708031	0,953861		0,121783	0,724056	0,012655	0,010237	0,000432
Яганское лес-во, удов. {5}	0,164928	0,239437	0,108617	0,121783		0,23103	0,334381	0,297473	0,042475
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,847231	0,982868	0,681176	0,724056	0,23103		0,031548	0,026073	0,001439
Можгинское лес-во, хор. {7}	0,019402	0,033244	0,010794	0,012655	0,334381	0,031548		0,938666	0,282607
Можгинское лес-во, удов. {8}	0,015847	0,02751	0,008701	0,010237	0,297473	0,026073	0,938666		0,318295
Можгинское лес-во, неуд. {9}	0,000755	0,001544	0,000352	0,000432	0,042475	0,001439	0,282607	0,318295	
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}	0,002585	0,001297	0,005042	0,004239	1,63E-05	0,001392	2,34E-07	1,63E-07	1,19E-09
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	0,022555	0,012821	0,038647	0,033631	0,000305	0,01359	6,87E-06	4,95E-06	5,23E-08
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	0,000489	0,000227	0,001034	0,000851	1,93E-06	0,000246	2,14E-08	1,47E-08	8,63E-11
Игринское лес-во, хор. {13}	0,26115	0,181512	0,364647	0,334976	0,012696	0,188564	0,000637	0,000487	1,04E-05
Игринское лес-во, удов. {14}	0,666815	0,519359	0,831847	0,787026	0,069747	0,533347	0,005888	0,004687	0,000162
Игринское лес-во, неудов. {15}	0,00107	0,000514	0,002182	0,001813	5,21E-06	0,000554	6,48E-08	4,48E-08	2,89E-10
Кезское лес-во, хор. {16}	0,002664	0,001338	0,005187	0,004363	1,69E-05	0,001436	2,45E-07	1,71E-07	1,25E-09
Кезское лес-во, удов. {17}	0,001408	0,000686	0,002833	0,002362	7,41E-06	0,000738	9,62E-08	6,67E-08	4,45E-10
Кезское лес-во, неудов. {18}	0,00147	0,000717	0,002951	0,002462	7,83E-06	0,000772	1,02E-07	7,1E-08	4,77E-10

Окончание приложения Н

	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}	{17}	{18}
среднее	5,302222	6,717778	4,370000	8,907778	10,20333	4,795556	5,320000	4,950000	4,974444
Завьяловское лес-во, хор. {1}	0,002585	0,022555	0,000489	0,26115	0,666815	0,00107	0,002664	0,001408	0,00147
Завьяловское лес-во, удов. {2}	0,001297	0,012821	0,000227	0,181512	0,519359	0,000514	0,001338	0,000686	0,000717
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,005042	0,038647	0,001034	0,364647	0,831847	0,002182	0,005187	0,002833	0,002951
Яганское лес-во, хор. {4}	0,004239	0,033631	0,000851	0,334976	0,787026	0,001813	0,004363	0,002362	0,002462
Яганское лес-во, удов. {5}	1,63E-05	0,000305	1,93E-06	0,012696	0,069747	5,21E-06	1,69E-05	7,41E-06	7,83E-06
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,001392	0,01359	0,000246	0,188564	0,533347	0,000554	0,001436	0,000738	0,000772
Можгинское лес-во, хор. {7}	2,34E-07	6,87E-06	2,14E-08	0,000637	0,005888	6,48E-08	2,45E-07	9,62E-08	1,02E-07
Можгинское лес-во, удов. {8}	1,63E-07	4,95E-06	1,47E-08	0,000487	0,004687	4,48E-08	1,71E-07	6,67E-08	7,1E-08
Можгинское лес-во, неуд. {9}	1,19E-09	5,23E-08	8,63E-11	1,04E-05	0,000162	2,89E-10	1,25E-09	4,45E-10	4,77E-10
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}		0,447758	0,616911	0,054472	0,009323	0,78565	0,992385	0,850034	0,86033
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	0,447758		0,208794	0,240859	0,062908	0,303008	0,45347	0,343375	0,350069
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	0,616911	0,208794		0,015897	0,002073	0,819309	0,610216	0,755562	0,745613
Игринское лес-во, хор. {13}	0,054472	0,240859	0,015897		0,487108	0,028591	0,055658	0,035018	0,036141
Игринское лес-во, удов. {14}	0,009323	0,062908	0,002073	0,487108		0,004216	0,009576	0,005402	0,005616
Игринское лес-во, неудов. {15}	0,78565	0,303008	0,819309	0,028591	0,004216		0,778325	0,933922	0,923494
Кезское лес-во, хор. {16}	0,992385	0,45347	0,610216	0,055658	0,009576	0,778325		0,842563	0,85284
Кезское лес-во, удов. {17}	0,850034	0,343375	0,755562	0,035018	0,005402	0,933922	0,842563		0,98953
Кезское лес-во, неудов. {18}	0,86033	0,350069	0,745613	0,036141	0,005616	0,923494	0,85284	0,98953	

Таблица П.1. Результаты LSD – теста. Влияние условий произрастания и жизненного состояния растений на содержание танинов в древесине

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}
среднее	5,532222	4,770000	3,350000	5,706666	9,010000	3,948889	7,863333	7,683333	6,342222
Завьяловское лес-во, хор. {1}		0,398577	0,016596	0,846624	0,000169	0,080748	0,010606	0,018174	0,369753
Завьяловское лес-во, удов. {2}	0,398577		0,116917	0,299873	5,81E-06	0,363243	0,000773	0,001505	0,082876
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,016596	0,116917		0,009801	3,69E-09	0,506953	1,56E-06	3,73E-06	0,001128
Яганское лес-во, хор. {4}	0,846624	0,299873	0,009801		0,000342	0,052821	0,017883	0,029722	0,48134
Яганское лес-во, удов. {5}	0,000169	5,81E-06	3,69E-09	0,000342		9,57E-08	0,204817	0,142759	0,003564
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,080748	0,363243	0,506953	0,052821	9,57E-08		2,59E-05	5,72E-05	0,008741
Можгинское лес-во, хор. {7}	0,010606	0,000773	1,56E-06	0,017883	0,204817	2,59E-05		0,841804	0,093265
Можгинское лес-во, удов. {8}	0,018174	0,001505	3,73E-06	0,029722	0,142759	5,72E-05	0,841804		0,138493
Можгинское лес-во, неуд. {9}	0,369753	0,082876	0,001128	0,48134	0,003564	0,008741	0,093265	0,138493	
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}	2,46E-06	7,95E-05	0,014078	1,04E-06	4,72E-15	0,001982	6,19E-12	1,84E-11	3,9E-08
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	8,9E-06	0,000245	0,030545	3,91E-06	2,66E-14	0,00502	3,18E-11	9,25E-11	1,63E-07
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	1,66E-05	0,000421	0,043795	7,42E-06	6,29E-14	0,007786	7,11E-11	2,05E-10	3,29E-07
Игринское лес-во, хор. {13}	6,42E-05	0,001339	0,092321	2,99E-05	4,27E-13	0,019631	4,26E-10	1,2E-09	1,52E-06
Игринское лес-во, удов. {14}	4,11E-05	0,000917	0,072679	1,89E-05	2,26E-13	0,014552	2,35E-10	6,67E-10	9,19E-07
Игринское лес-во, неудов. {15}	1,01E-05	0,000274	0,032934	4,46E-06	3,18E-14	0,0055	3,75E-11	1,09E-10	1,89E-07
Кезское лес-во, хор. {16}	1,31E-06	4,56E-05	0,009501	5,47E-07	2,06E-15	0,001244	2,82E-12	8,45E-12	1,94E-08
Кезское лес-во, удов. {17}	5,03E-07	1,95E-05	0,00515	2,06E-07	6E-16	0,000607	8,69E-13	2,63E-12	6,8E-09
Кезское лес-во, неудов. {18}	2,72E-05	0,000644	0,057894	1,24E-05	1,26E-13	0,010975	1,36E-10	3,89E-10	5,75E-07

Окончание приложения П

	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}	{17}	{18}
среднее	1,112222	1,383333	1,518889	1,824444	1,722222	1,411111	,9833333	,7922222	1,628889
Завьяловское лес-во, хор. {1}	2,46E-06	8,9E-06	1,66E-05	6,42E-05	4,11E-05	1,01E-05	1,31E-06	5,03E-07	2,72E-05
Завьяловское лес-во, удов. {2}	7,95E-05	0,000245	0,000421	0,001339	0,000917	0,000274	4,56E-05	1,95E-05	0,000644
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,014078	0,030545	0,043795	0,092321	0,072679	0,032934	0,009501	0,00515	0,057894
Яганское лес-во, хор. {4}	1,04E-06	3,91E-06	7,42E-06	2,99E-05	1,89E-05	4,46E-06	5,47E-07	2,06E-07	1,24E-05
Яганское лес-во, удов. {5}	4,72E-15	2,66E-14	6,29E-14	4,27E-13	2,26E-13	3,18E-14	2,06E-15	6E-16	1,26E-13
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,001982	0,00502	0,007786	0,019631	0,014552	0,0055	0,001244	0,000607	0,010975
Можгинское лес-во, хор. {7}	6,19E-12	3,18E-11	7,11E-11	4,26E-10	2,35E-10	3,75E-11	2,82E-12	8,69E-13	1,36E-10
Можгинское лес-во, удов. {8}	1,84E-11	9,25E-11	2,05E-10	1,2E-09	6,67E-10	1,09E-10	8,45E-12	2,63E-12	3,89E-10
Можгинское лес-во, неуд. {9}	3,9E-08	1,63E-07	3,29E-07	1,52E-06	9,19E-07	1,89E-07	1,94E-08	6,8E-09	5,75E-07
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}		0,763731	0,652142	0,430161	0,499116	0,740364	0,886354	0,722764	0,566917
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	0,763731		0,88052	0,624885	0,707141	0,975427	0,657474	0,512477	0,785423
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	0,652142	0,88052		0,734791	0,821626	0,904871	0,552842	0,420889	0,902919
Игринское лес-во, хор. {13}	0,430161	0,624885	0,734791		0,909752	0,646828	0,351707	0,253451	0,828339
Игринское лес-во, удов. {14}	0,499116	0,707141	0,821626	0,909752		0,730157	0,413137	0,303313	0,91757
Игринское лес-во, неудов. {15}	0,740364	0,975427	0,904871	0,646828	0,730157		0,635377	0,492893	0,809193
Кезское лес-во, хор. {16}	0,886354	0,657474	0,552842	0,351707	0,413137	0,635377		0,832181	0,47448
Кезское лес-во, удов. {17}	0,722764	0,512477	0,420889	0,253451	0,303313	0,492893	0,832181		0,35425
Кезское лес-во, неудов. {18}	0,566917	0,785423	0,902919	0,828339	0,91757	0,809193	0,47448	0,35425	

Таблица Р.1. Результаты LSD – теста. Влияние условий произрастания и жизненного состояния растений на содержание смолоподобных экстрактивных веществ

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}
среднее	2,316667	2,837778	2,985556	3,206667	4,401111	1,678889	5,350000	3,507778	3,496667
Завьяловское лес-во, хор. {1}		0,732983	0,661496	0,560274	0,173675	0,676316	0,048527	0,435908	0,440192
Завьяловское лес-во, удов. {2}	0,732983		0,922913	0,809146	0,306869	0,448398	0,101567	0,660969	0,666245
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,661496	0,922913		0,884884	0,354691	0,392815	0,123119	0,732436	0,737915
Яганское лес-во, хор. {4}	0,560274	0,809146	0,884884		0,434627	0,317961	0,161913	0,843704	0,849401
Яганское лес-во, удов. {5}	0,173675	0,306869	0,354691	0,434627		0,076274	0,534651	0,558807	0,553933
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,676316	0,448398	0,392815	0,317961	0,076274		0,01731	0,232251	0,235086
Можгинское лес-во, хор. {7}	0,048527	0,101567	0,123119	0,161913	0,534651	0,01731		0,228881	0,2261
Можгинское лес-во, удов. {8}	0,435908	0,660969	0,732436	0,843704	0,558807	0,232251	0,228881		0,994195
Можгинское лес-во, неуд. {9}	0,440192	0,666245	0,737915	0,849401	0,553933	0,235086	0,2261	0,994195	
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}	0,083288	0,162996	0,193869	0,247854	0,706873	0,032245	0,806329	0,337274	0,333641
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	1,66E-08	8,68E-08	1,37E-07	2,7E-07	8,58E-06	2,05E-09	0,000103	6,67E-07	6,45E-07
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	0,00077	0,002365	0,003201	0,004968	0,04026	0,000174	0,149952	0,008808	0,008628
Игринское лес-во, хор. {13}	0,004144	0,011129	0,014487	0,0212	0,12417	0,001097	0,356955	0,034667	0,034062
Игринское лес-во, удов. {14}	0,000249	0,000827	0,001146	0,001841	0,018123	5,13E-05	0,079165	0,003424	0,003348
Игринское лес-во, неудов. {15}	0,396437	0,611725	0,681106	0,790042	0,60613	0,206534	0,256534	0,944895	0,939106
Кезское лес-во, хор. {16}	0,511038	0,751671	0,8261	0,940263	0,47983	0,283193	0,185352	0,902718	0,908482
Кезское лес-во, удов. {17}	0,105832	0,200635	0,236513	0,298386	0,795087	0,042603	0,717712	0,398864	0,394825
Кезское лес-во, неудов. {18}	0,217096	0,370731	0,424463	0,512906	0,898687	0,099487	0,454501	0,647332	0,642118

Окончание приложения Р

	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}	{17}	{18}
среднее	4,975555	11,44000	7,556667	6,758889	8,045555	3,613333	3,321111	4,797778	4,206666
Завьяловское лес-во, хор. {1}	0,083288	1,66E-08	0,00077	0,004144	0,000249	0,396437	0,511038	0,105832	0,217096
Завьяловское лес-во, удов. {2}	0,162996	8,68E-08	0,002365	0,011129	0,000827	0,611725	0,751671	0,200635	0,370731
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,193869	1,37E-07	0,003201	0,014487	0,001146	0,681106	0,8261	0,236513	0,424463
Яганское лес-во, хор. {4}	0,247854	2,7E-07	0,004968	0,0212	0,001841	0,790042	0,940263	0,298386	0,512906
Яганское лес-во, удов. {5}	0,706873	8,58E-06	0,04026	0,12417	0,018123	0,60613	0,47983	0,795087	0,898687
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,032245	2,05E-09	0,000174	0,001097	5,13E-05	0,206534	0,283193	0,042603	0,099487
Можгинское лес-во, хор. {7}	0,806329	0,000103	0,149952	0,356955	0,079165	0,256534	0,185352	0,717712	0,454501
Можгинское лес-во, удов. {8}	0,337274	6,67E-07	0,008808	0,034667	0,003424	0,944895	0,902718	0,398864	0,647332
Можгинское лес-во, неуд. {9}	0,333641	6,45E-07	0,008628	0,034062	0,003348	0,939106	0,908482	0,394825	0,642118
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}		3,98E-05	0,092614	0,244032	0,045908	0,373059	0,27964	0,907329	0,614786
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	3,98E-05		0,011913	0,002557	0,027537	9,11E-07	3,82E-07	2,5E-05	5,01E-06
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	0,092614	0,011913		0,60157	0,748914	0,010689	0,006198	0,072441	0,029597
Игринское лес-во, хор. {13}	0,244032	0,002557	0,60157		0,400081	0,040888	0,02565	0,200381	0,096288
Игринское лес-во, удов. {14}	0,045908	0,027537	0,748914	0,400081		0,004227	0,002338	0,03485	0,012899
Игринское лес-во, неудов. {15}	0,373059	9,11E-07	0,010689	0,040888	0,004227		0,848261	0,438475	0,697707
Кезское лес-во, хор. {16}	0,27964	3,82E-07	0,006198	0,02565	0,002338	0,848261		0,334366	0,562232
Кезское лес-во, удов. {17}	0,907329	2,5E-05	0,072441	0,200381	0,03485	0,438475	0,334366		0,698783
Кезское лес-во, неудов. {18}	0,614786	5,01E-06	0,029597	0,096288	0,012899	0,697707	0,562232	0,698783	

Таблица С.1. Результаты LSD – теста. Влияние условий произрастания и жизненного состояния растений на содержание лигнина в древесине

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}
среднее	25,62556	25,42667	27,20778	23,98556	28,85889	27,70444	21,16778	27,56333	21,44111
Завьяловское лес-во, хор. {1}		0,95506	0,654039	0,642282	0,360293	0,556072	0,207821	0,583163	0,236913
Завьяловское лес-во, удов. {2}	0,95506		0,613949	0,683117	0,331599	0,518974	0,228716	0,545161	0,259837
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,654039	0,613949		0,361941	0,640031	0,888088	0,088621	0,919754	0,103867
Яганское лес-во, хор. {4}	0,642282	0,683117	0,361941		0,168743	0,292943	0,425152	0,311572	0,471339
Яганское лес-во, удов. {5}	0,360293	0,331599	0,640031	0,168743		0,743634	0,030663	0,713617	0,036998
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,556072	0,518974	0,888088	0,292943	0,743634		0,065601	0,968107	0,077563
Можгинское лес-во, хор. {7}	0,207821	0,228716	0,088621	0,425152	0,030663	0,065601		0,071569	0,938268
Можгинское лес-во, удов. {8}	0,583163	0,545161	0,919754	0,311572	0,713617	0,968107	0,071569		0,084409
Можгинское лес-во, неуд. {9}	0,236913	0,259837	0,103867	0,471339	0,036998	0,077563	0,938268	0,084409	
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}	0,000102	8,22E-05	0,000524	1,62E-05	0,002481	0,00085	5,07E-07	0,000742	7,21E-07
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	2,18E-05	1,73E-05	0,000126	3,09E-06	0,00068	0,000212	8,12E-08	0,000183	1,17E-07
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	5,22E-07	4,03E-07	3,82E-06	5,93E-08	2,69E-05	6,96E-06	1,11E-09	5,88E-06	1,66E-09
Игринское лес-во, хор. {13}	0,036307	0,031673	0,098251	0,010922	0,23383	0,129897	0,000939	0,120184	0,001216
Игринское лес-во, удов. {14}	0,033935	0,029566	0,092762	0,010104	0,223089	0,123028	0,000854	0,113727	0,001108
Игринское лес-во, неудов. {15}	0,000114	9,18E-05	0,000579	1,83E-05	0,002717	0,000938	5,79E-07	0,000819	8,22E-07
Кезское лес-во, хор. {16}	0,000821	0,000677	0,003501	0,000157	0,013525	0,005352	6,49E-06	0,004751	8,99E-06
Кезское лес-во, удов. {17}	0,00015	0,000122	0,000748	2,47E-05	0,003418	0,001201	8,09E-07	0,001051	1,15E-06
Кезское лес-во, неудов. {18}	0,000128	0,000103	0,000645	2,07E-05	0,002991	0,00104	6,66E-07	0,000909	9,45E-07

Окончание приложения С

	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}	{17}	{18}
среднее	39,71111	41,09667	44,14667	33,07111	33,17000	39,60889	37,66889	39,34778	39,50000
Завьяловское лес-во, хор. {1}	0,000102	2,18E-05	5,22E-07	0,036307	0,033935	0,000114	0,000821	0,00015	0,000128
Завьяловское лес-во, удов. {2}	8,22E-05	1,73E-05	4,03E-07	0,031673	0,029566	9,18E-05	0,000677	0,000122	0,000103
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,000524	0,000126	3,82E-06	0,098251	0,092762	0,000579	0,003501	0,000748	0,000645
Яганское лес-во, хор. {4}	1,62E-05	3,09E-06	5,93E-08	0,010922	0,010104	1,83E-05	0,000157	2,47E-05	2,07E-05
Яганское лес-во, удов. {5}	0,002481	0,00068	2,69E-05	0,23383	0,223089	0,002717	0,013525	0,003418	0,002991
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,00085	0,000212	6,96E-06	0,129897	0,123028	0,000938	0,005352	0,001201	0,00104
Можгинское лес-во, хор. {7}	5,07E-07	8,12E-08	1,11E-09	0,000939	0,000854	5,79E-07	6,49E-06	8,09E-07	6,66E-07
Можгинское лес-во, удов. {8}	0,000742	0,000183	5,88E-06	0,120184	0,113727	0,000819	0,004751	0,001051	0,000909
Можгинское лес-во, неуд. {9}	7,21E-07	1,17E-07	1,66E-09	0,001216	0,001108	8,22E-07	8,99E-06	1,15E-06	9,45E-07
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}		0,6947	0,210084	0,061499	0,06542	0,976893	0,563051	0,918005	0,952301
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	0,6947		0,388096	0,02421	0,025981	0,673445	0,332223	0,620369	0,651092
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	0,210084	0,388096		0,002029	0,002219	0,199823	0,06804	0,175301	0,189305
Игринское лес-во, хор. {13}	0,061499	0,02421	0,002029		0,977646	0,065556	0,193975	0,076941	0,070121
Игринское лес-во, удов. {14}	0,06542	0,025981	0,002219	0,977646		0,069691	0,203682	0,081657	0,074491
Игринское лес-во, неудов. {15}	0,976893	0,673445	0,199823	0,065556	0,069691		0,582731	0,941023	0,975387
Кезское лес-во, хор. {16}	0,563051	0,332223	0,06804	0,193975	0,203682	0,582731		0,634418	0,604045
Кезское лес-во, удов. {17}	0,918005	0,620369	0,175301	0,076941	0,081657	0,941023	0,634418		0,965597
Кезское лес-во, неудов. {18}	0,952301	0,651092	0,189305	0,070121	0,074491	0,975387	0,604045	0,965597	

Таблица Т.1. Результаты LSD – теста. Влияние условий произрастания и жизненного состояния растений на содержание полисахаридов в древесине

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}
среднее	61,00444	59,97333	59,65889	62,13556	51,47000	57,73889	55,98111	56,59444	55,28444
Завьяловское лес-во, хор. {1}		0,793833	0,733101	0,774362	0,01673	0,40837	0,204183	0,264673	0,148567
Завьяловское лес-во, удов. {2}	0,793833		0,936472	0,583833	0,032502	0,571345	0,312427	0,392337	0,235774
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,733101	0,936472		0,530426	0,03937	0,626626	0,351941	0,437773	0,268527
Яганское лес-во, хор. {4}	0,774362	0,583833	0,530426		0,00759	0,266114	0,120318	0,16159	0,084069
Яганское лес-во, удов. {5}	0,01673	0,032502	0,03937	0,00759		0,113632	0,253923	0,195275	0,334389
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,40837	0,571345	0,626626	0,266114	0,113632		0,656025	0,771776	0,534117
Можгинское лес-во, хор. {7}	0,204183	0,312427	0,351941	0,120318	0,253923	0,656025		0,876457	0,859837
Можгинское лес-во, удов. {8}	0,264673	0,392337	0,437773	0,16159	0,195275	0,771776	0,876457		0,739892
Можгинское лес-во, неуд. {9}	0,148567	0,235774	0,268527	0,084069	0,334389	0,534117	0,859837	0,739892	
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}	0,000338	0,000842	0,0011	0,000118	0,212669	0,005114	0,017806	0,011726	0,027963
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	8,53E-05	0,000227	0,000303	2,77E-05	0,106641	0,00161	0,006365	0,004008	0,010524
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	8,29E-05	0,000221	0,000295	2,68E-05	0,105022	0,001571	0,006225	0,003916	0,010304
Игринское лес-во, хор. {13}	0,036813	0,066996	0,079546	0,017925	0,754391	0,20319	0,406781	0,324935	0,513439
Игринское лес-во, удов. {14}	0,000107	0,000282	0,000375	3,51E-05	0,119987	0,001951	0,007559	0,004794	0,012396
Игринское лес-во, неудов. {15}	0,00056	0,001358	0,001761	0,000201	0,269497	0,007763	0,025716	0,017235	0,039581
Кезское лес-во, хор. {16}	0,096944	0,161006	0,185914	0,052172	0,454363	0,401406	0,693228	0,582482	0,827448
Кезское лес-во, удов. {17}	0,006303	0,01316	0,016299	0,002646	0,725697	0,053935	0,13659	0,100572	0,188902
Кезское лес-во, неудов. {18}	0,004115	0,008846	0,011054	0,001675	0,621252	0,038665	0,103071	0,074546	0,145461

Окончание приложения Т

	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}	{17}	{18}
среднее	46,54000	45,07555	45,04556	52,70444	45,31000	47,10444	54,42445	50,08556	49,52000
Завьяловское лес-во, хор. {1}	0,000338	8,53E-05	8,29E-05	0,036813	0,000107	0,00056	0,096944	0,006303	0,004115
Завьяловское лес-во, удов. {2}	0,000842	0,000227	0,000221	0,066996	0,000282	0,001358	0,161006	0,01316	0,008846
Завьяловское лес-во, неудов. {3}	0,0011	0,000303	0,000295	0,079546	0,000375	0,001761	0,185914	0,016299	0,011054
Яганское лес-во, хор. {4}	0,000118	2,77E-05	2,68E-05	0,017925	3,51E-05	0,000201	0,052172	0,002646	0,001675
Яганское лес-во, удов. {5}	0,212669	0,106641	0,105022	0,754391	0,119987	0,269497	0,454363	0,725697	0,621252
Яганское лес-во, неудов. {6}	0,005114	0,00161	0,001571	0,20319	0,001951	0,007763	0,401406	0,053935	0,038665
Можгинское лес-во, хор. {7}	0,017806	0,006365	0,006225	0,406781	0,007559	0,025716	0,693228	0,13659	0,103071
Можгинское лес-во, удов. {8}	0,011726	0,004008	0,003916	0,324935	0,004794	0,017235	0,582482	0,100572	0,074546
Можгинское лес-во, неуд. {9}	0,027963	0,010524	0,010304	0,513439	0,012396	0,039581	0,827448	0,188902	0,145461
Якушр-Бодьинское лес-во, хор. {10}		0,710549	0,704897	0,119722	0,755247	0,886234	0,04717	0,369472	0,450477
Якушр-Бодьинское лес-во, удов. {11}	0,710549		0,993933	0,054697	0,952612	0,607219	0,018929	0,20538	0,260976
Якушр-Бодьинское лес-во, неудов. {12}	0,704897	0,993933		0,053764	0,946557	0,601921	0,018557	0,202695	0,257785
Игринское лес-во, хор. {13}	0,119722	0,054697	0,053764		0,062468	0,15721	0,662951	0,507121	0,420083
Игринское лес-во, удов. {14}	0,755247	0,952612	0,946557	0,062468		0,64933	0,022071	0,22727	0,28686
Игринское лес-во, неудов. {15}	0,886234	0,607219	0,601921	0,15721	0,64933		0,065121	0,450309	0,540607
Кезское лес-во, хор. {16}	0,04717	0,018929	0,018557	0,662951	0,022071	0,065121		0,272421	0,215036
Кезское лес-во, удов. {17}	0,369472	0,20538	0,202695	0,507121	0,22727	0,450309	0,272421		0,886012
Кезское лес-во, неудов. {18}	0,450477	0,260976	0,257785	0,420083	0,28686	0,540607	0,215036	0,886012	

Таблица У.1. Содержание экстрактивных веществ в древесине *Picea obovata* L.

№ п/н	№ ПП	Лесничество, участковое лесничество	Общее содержание экстрактивных в-в, % от а.с.с.			Содержание водорастворимых в-в, % от а.с.с.			Содержание танинов, % от а.с.с.		
			хор.	удов.	неудов.	хор.	удов.	неудов.	хор.	удов.	неудов.
1	1	Завьяловское, Пригородное	8,41±0,04* 8,24-8,58	6,78±0,10 6,37-7,19	9,91±1,74 2,43-17,38	7,20±0,20 6,33-8,07	6,62±0,09 6,22-7,02	7,57±1,58 0,79-14,36	6,63±0,33 5,23-8,03	5,83±0,08 5,48-6,18	4,05±1,35 1,73-9,84
2	2	Завьяловское, Пригородное	12,99±0,18 12,20-13,77	17,04±1,02 12,65-21,42	7,83±1,28 2,32-13,33	10,25±0,14 9,63-10,87	11,93±0,57 9,48-14,37	6,63±1,26 1,22-12,04	6,06±0,09 5,69-6,43	5,39±0,10 4,96-5,82	4,09±0,57 1,63-6,55
3	3	Завьяловское, Заречное	18,57±1,25 13,21-23,93	18,91±0,96 14,79-23,03	23,02±3,09 9,74-36,30	15,57±0,95 11,49-19,65	15,67±1,02 11,29-20,04	17,59±2,25 7,93-27,25	3,91±0,54 1,57-6,25	3,09±0,27 1,92-4,26	1,91±0,29 0,65-3,17
4	1	Яганское	11,06±0,12 10,53-11,58	14,90±0,21 14,00-15,81	5,82±0,65 3,02-8,62	7,98±0,57 5,53-10,44	9,98±0,14 9,38-10,59	4,97±0,44 3,09-6,85	6,48±0,23 5,50-7,45	6,72±0,09 6,31-7,13	3,30±0,45 1,35-5,25
5	2	Яганское	11,57±0,16 10,87-12,27	14,49±2,65 3,10-25,87	9,91±1,74 2,43-17,38	6,41±0,09 6,03-6,80	10,60±2,33 0,58-20,62	3,34±0,64 0,57-6,11	5,16±0,07 4,85-5,47	7,78±1,85 0,19-15,74	2,45±0,31 1,13-3,77
6	3	Яганское	19,12±0,73 15,99-22,25	24,62±1,36 18,76-30,48	27,69±5,62 3,50-51,87	17,72±0,33 16,29-19,15 16,29... 19,1516,	20,22±2,05 11,42-29,02	25,78±5,62 1,60-49,96	5,48±0,67 2,62-8,34	12,53±2,06 3,66-21,39	6,09±3,64 5,55-21,74
7	1	Можгинское, Пычасское	18,78±1,88 10,70-26,86	20,30±1,55 13,63-26,96	22,97±1,01 18,62-27,32	13,65±2,16 4,37-22,93	16,04±1,31 10,39-21,69	18,92±1,18 13,86-23,98	7,28±1,58 0,50-14,06	5,12±1,29 0,42-10,66	5,48±0,62 2,83-8,13
8	2	Можгинское, Пычасское	24,68±5,73 0,02-49,34	18,07±1,42 11,94-24,20	20,45±2,85 8,19-32,71	16,72±0,33 15,29-18,15	14,61±0,09 14,21-15,01	15,85±0,93 11,86-19,84	8,01±1,35 2,21-13,82	9,04±2,82 3,09-21,17	6,11±0,92 2,16-10,06
9	3	Можгинское, Нышинское	18,78±0,66 15,93-21,64	18,80±0,43 16,94-20,65	19,30±3,18 5,60-33,00	15,83±0,06 15,59-16,08	15,98±0,83 12,42-19,55	17,45±1,53 10,87-24,03	8,30±1,19 3,17-13,43	8,89±2,29 0,94-18,73	7,44±2,82 4,71-19,59

Примечание: ПП – пробная площадь; хор. – хорошее жизненное состояние; удов. – удовлетворительное жизненное состояние; неудов. – неудовлетворительное жизненное состояние; а.с.с. – абсолютно сухое состояние, * указано среднее значение ± стандартное отклонение, доверительный интервал для среднего значения ($p < 0,05$)

Таблица У.2. Содержание смолосодержащих экстрактивных веществ, лигнина и полисахаридов в древесине *Picea obovata* L.

№ п/н	№ ПП	Лесничество, участковое лесничество	Смолосодержащие вещества, % от а.с.с.			Содержание лигнина, % от а.с.с.			Содержание полисахаридов, % от а.с.с.		
			хор.	удов.	неудов.	хор.	удов.	неудов.	хор.	удов.	неудов.
1	1	Завьяловское, Пригородное	1,21±0,24* 0,17-2,25	0,16±0,00 0,14-0,17	2,33±0,20 1,47-3,19	28,93±0,09 28,53-29,33	27,29±0,3 26,00-28,58	30,38±2,08 21,45-39,31	62,60±0,08 62,23-62,96	65,10±0,28 63,89-66,30	59,71±2,14 50,50-68,93
2	2	Завьяловское, Пригородное	2,74±0,04 2,58-2,90	5,11±1,59 1,72-11,94	1,20±0,27 0,01-2,38	27,33±0,62 24,65-30,00	25,98±0,71 22,95-29,02	27,81±2,20 18,36-37,26	61,73±0,99 57,46-66,00	58,87±1,93 50,56-67,18	66,25±1,94 57,91-74,59
3	3	Завьяловское, Заречное	3,00±0,50 0,57-5,14	3,25±0,81 0,24-6,74	5,43±1,62 1,56-12,41	20,62±3,01 7,67-33,57	23,01±2,79 11,02-35,00	23,44±0,80 20,00-26,88	58,69±4,19 40,65-76,73	55,95±2,00 47,35-64,55	53,01±4,80 32,34-73,68
4	1	Яганское	3,07±0,48 1,00-5,14	4,92±0,07 4,62-5,22	0,85±0,22 0,08-1,78	23,00±1,00 18,69-27,31	24,18±0,61 21,53-26,82	29,42±5,01 7,85-51,00	64,98±0,62 62,30-67,66	58,67±0,89 54,82-62,52	61,99±4,43 42,94-81,03
5	2	Яганское	5,16±0,07 4,85-5,47	3,89±0,44 2,01-5,76	2,28±0,41 0,52-4,05	27,02±0,12 26,52-27,52	26,11±2,53 15,25-36,98	32,14±5,64 7,88-56,40	64,31±0,71 61,24-67,37	59,40±2,82 47,28-71,52	59,21±5,59 35,16-83,25
6	3	Яганское	1,39±0,41 0,39-3,17	4,40±0,80 0,98-7,82	1,91±0,02 1,83-1,98	21,94±1,05 17,43-26,45	36,28±10,96 10,87-83,44	21,55±0,94 17,52-25,58	57,12±0,82 53,60-60,64	36,34±11,99 15,25-87,94	52,02±8,28 16,41-87,64
7	1	Можгинское, Пычасское	5,13±3,93 11,77-22,03	4,26±0,85 0,60-7,91	4,05±0,19 3,25-4,84	24,24±0,64 21,47-27,01	30,04±5,35 7,03-53,05	27,30±0,67 24,41-30,20	55,12±1,17 50,07-60,16	47,93±4,74 27,55-68,31	47,15±1,04 42,68-51,63
8	2	Можгинское, Пычасское	7,96±5,72 6,66-27,58	3,45±1,51 3,06-9,96	4,60±2,44 2,91-15,10	15,20±4,06 2,28-32,68	31,94±9,67 9,65-73,53	17,72±1,40 11,68-23,76	57,83±1,78 50,19-65,47	63,54±6,25 36,63-90,45	59,67±1,52 53,13-66,21
9	3	Можгинское, Нышинское	2,95±0,66 0,13-5,77	2,81±1,11 1,96-7,59	1,84±1,66 0,31-9,00	24,06±2,24 14,42-33,71	20,71±1,72 13,33-28,10	19,30±3,28 5,18-33,41	54,99±2,55 44,04-65,95	58,31±1,69 51,03-65,58	59,03±6,05 33,00-85,06

Примечание: ПП – пробная площадь; хор. – хорошее жизненное состояние; удов. – удовлетворительное жизненное состояние; неудов. – неудовлетворительное жизненное состояние; а.с.с. – абсолютно сухое состояние, * указано среднее значение ± стандартное отклонение, доверительный интервал для среднего значения ($p < 0,05$);

Таблица У.3. Содержание экстрактивных веществ в древесине *Picea obovata* Ledeb.

№ п/н	№ ПП	Лесничество, участковое лесничество	Общее содержание экстрактивных в-в, % от а.с.с.			Содержание водорастворимых в-в, % от а.с.с.			Содержание танинов, % от а.с.с.		
			хор.	удов.	неудов.	хор.	удов.	неудов.	хор.	удов.	неудов.
1	1	Якшур-Бодьинское, Сельчинское	8,01 ± 0,12	14,01 ± 0,50	10,73 ± 0,28	3,05 ± 0,41	5,18 ± 0,34	4,46 ± 0,39	0,93 ± 0,09	1,68 ± 0,23	1,32 ± 0,30
			7,51-8,52	11,86-16,15	9,53-11,93	1,27-4,84	3,72-6,64	2,80-6,11	0,55-1,31	0,71-2,65	0,03-2,60
2	2	Якшур-Бодьинское, Сельчинское	8,20 ± 0,26	8,01 ± 2,47	14,61 ± 3,67	3,46 ± 0,35	2,47 ± 0,06	3,71 ± 0,34	0,80 ± 0,11	0,85 ± 0,06	1,04 ± 0,15
			7,06-9,33	2,63-18,66	1,20-30,42	1,95-4,97	2,20-2,73	2,24-5,18	0,32-1,27	0,59-1,12	0,41-1,67
3	3	Якшур-Бодьинское, Мукшинское	21,49 ± 0,26	32,45 ± 4,80	9,86 ± 1,47	9,39 ± 0,25	12,50 ± 1,85	4,95 ± 0,92	1,61 ± 0,24	1,62 ± 0,23	2,20 ± 0,41
			20,37-22,61	11,82-53,09	3,56-16,17	8,32-10,46	4,56-20,45	0,98-8,92	0,58-2,63	0,63-2,60	0,45-3,95
4	1	Игринское, Чутырское	14,30 ± 4,35	18,87 ± 0,10	9,48 ± 0,46	9,86 ± 3,16	13,50 ± 0,22	5,63 ± 0,13	2,64 ± 1,27	3,44 ± 0,10	1,87 ± 0,23
			4,41-33,01	18,45-19,29	7,50-11,47	3,75-23,46	12,56-14,44	5,07-6,19	1,82-8,09	3,00-3,87	0,88-2,86
5	2	Игринское, Чутырское	11,58 ± 0,19	10,13 ± 0,17	7,90 ± 0,53	7,33 ± 0,31	7,19 ± 0,05	5,26 ± 0,44	2,02 ± 0,10	0,75 ± 0,07	0,97 ± 0,07
			10,77-12,38	9,41-10,85	5,63-10,16	5,98-8,69	6,99-7,39	3,38-7,14	1,61-2,43	0,45-1,05	0,65-1,28
6	3	Игринское, Зуринское	21,09 ± 0,93	25,74 ± 0,23	7,92 ± 0,17	9,53 ± 0,42	9,92 ± 0,09	3,50 ± 0,08	0,81 ± 0,03	0,98 ± 0,09	1,40 ± 0,08
			17,09-25,09	24,77-26,7	7,17-8,67	7,72-11,34	9,55-10,29	3,17-3,83	0,70-0,93	0,59-1,37	1,06-1,73
7	1	Кезское, Лесное	7,33 ± 0,54	8,23 ± 0,36	8,47 ± 0,66	5,54 ± 0,63	5,18 ± 0,63	4,86 ± 0,20	1,19 ± 0,41	0,74 ± 0,02	0,83 ± 0,23
			5,01-9,66	6,70-9,76	5,64-11,29	2,81-8,26	2,46-7,90	4,01-5,71	0,57-2,95	0,66-0,82	0,17-1,82
8	2	Кезское, Лесное	8,33 ± 0,40	9,91 ± 0,89	10,36 ± 0,71	5,79 ± 0,57	5,39 ± 0,45	6,21 ± 1,05	0,74 ± 0,05	0,86 ± 0,12	1,50 ± 0,25
			6,63-10,03	6,09-13,74	7,30-13,43	3,33-8,25	3,44-7,35	1,70-10,72	0,53-0,96	0,36-1,35	0,44-2,57
9	3	Кезское, Кулигинское	10,25 ± 1,05	11,10 ± 0,62	8,72 ± 1,08	4,63 ± 0,47	4,27 ± 0,24	3,85 ± 0,48	1,02 ± 0,15	0,78 ± 0,04	2,56 ± 0,31
			5,74-14,76	8,43-13,77	4,05-13,39	2,60-6,67	3,24-5,30	1,79-5,91	0,37-1,66	0,60-0,97	1,21-3,90

Примечание: ПП – пробная площадь; хор. – хорошее жизненное состояние; удов. – удовлетворительное жизненное состояние; неудов. – неудовлетворительное жизненное состояние; а.с.с. – абсолютно сухое состояние, * указано среднее значение ± стандартное отклонение, доверительный интервал для среднего значения ($p < 0,05$)

Таблица У.4. Содержание смолосодержащих экстрактивных веществ, лигнина и полисахаридов в древесине *Picea obovata* Ledeb.

№ п/н	№ ПП	Лесничество, участковое лесничество	Смолосодержащие вещества, % от а.с.с.			Содержание лигнина, % от а.с.с.			Содержание полисахаридов, % от а.с.с.		
			хор.	удов.	неудов.	хор.	удов.	неудов.	хор.	удов.	неудов.
1	1	Якшур-Бодьинское, Сельчинское	4,96 ± 0,30 3,68-6,25	8,82 ± 0,17 8,11-9,54	6,27 ± 0,41 4,52-8,03	47,68 ± 0,23 46,68-48,68	43,19 ± 0,60 40,61-45,77	52,99 ± 8,35 17,05-88,93	42,38 ± 0,74 39,21-45,54	41,72 ± 0,26 40,62-42,82	36,28 ± 8,23 0,87-71,69
2	2	Якшур-Бодьинское, Сельчинское	4,73 ± 0,16 4,05-5,42	5,55 ± 2,53 5,35-16,45	10,90 ± 3,90 5,87-27,67	26,30 ± 2,18 16,94-35,67	38,52 ± 4,41 19,53-57,51	32,83 ± 4,77 12,29-53,37	55,96 ± 2,89 43,53-68,40	53,02 ± 2,17 43,69-62,34	56,21 ± 4,36 37,45-74,97
3	3	Якшур-Бодьинское, Мукшинское	5,23 ± 0,18 4,45-6,01	19,95 ± 2,95 7,26-32,64	5,49 ± 0,82 1,97-9,01	45,15 ± 0,55 42,79-47,51	41,59 ± 1,03 37,17-46,00	46,62 ± 1,37 40,74-52,49	41,28 ± 0,46 39,29-43,27	40,49 ± 0,78 37,13-43,85	42,65 ± 0,94 38,59-46,71
4	1	Игринское, Чутырское	4,44 ± 1,26 0,99-9,87	5,37 ± 0,12 4,86-5,88	3,79 ± 0,56 1,40-6,18	26,04 ± 6,86 3,46-55,54	34,57 ± 5,11 12,58-56,55	41,87 ± 3,47 26,96-56,79	59,66 ± 3,11 46,29-73,03	41,50 ± 2,32 31,50-51,50	34,66 ± 1,62 27,69-41,62
5	2	Игринское, Чутырское	4,24 ± 0,13 3,70-4,79	2,94 ± 0,12 2,41-3,48	2,64 ± 0,19 1,81-3,47	32,74 ± 4,42 13,73-51,76	29,91 ± 1,32 24,22-35,60	34,40 ± 3,53 19,21-49,60	55,68 ± 4,61 35,84-75,51	51,56 ± 4,86 30,65-72,48	56,99 ± 4,06 39,53-74,45
6	3	Игринское, Зуринское	11,59 ± 0,51 9,39-13,80	15,83 ± 0,14 15,23-16,42	4,41 ± 0,10 3,99-4,83	40,43 ± 0,92 36,48-44,38	35,03 ± 0,35 33,51-36,55	42,55 ± 0,99 38,30-46,80	42,78 ± 1,21 37,57-47,98	42,87 ± 0,78 39,50-46,23	49,67 ± 1,35 43,84-55,49
7	1	Кезское, Лесное	1,79 ± 0,12 1,27-2,31	3,05 ± 0,77 0,27-6,37	3,61 ± 0,85 0,04-7,26	29,70 ± 0,94 25,64-33,76	31,93 ± 1,11 27,17-36,69	35,97 ± 5,46 12,49-59,46	62,97 ± 1,20 57,81-68,14	59,84 ± 1,15 54,89-64,78	55,56 ± 5,20 33,20-77,92
8	2	Кезское, Лесное	2,54 ± 0,62 0,13-5,21	4,52 ± 0,45 2,60-6,44	4,15 ± 0,35 2,64-5,66	35,74 ± 2,27 26,00-45,49	43,03 ± 2,03 34,31-51,76	38,75 ± 0,45 36,82-40,67	55,93 ± 2,61 44,71-67,14	47,05 ± 1,81 39,28-54,82	50,89 ± 0,37 49,31-52,47
9	3	Кезское, Кулигинское	5,63 ± 0,58 3,15-8,12	6,82 ± 0,38 5,18-8,46	4,86 ± 0,61 2,25-7,46	47,56 ± 0,32 46,18-48,94	43,08 ± 0,30 41,79-44,37	43,78 ± 1,10 39,04-48,52	44,37 ± 0,37 42,77-45,98	43,37 ± 0,82 39,85-46,88	42,11 ± 4,30 23,60-60,62

Примечание: ПП – пробная площадь; хор. – хорошее жизненное состояние; удов. – удовлетворительное жизненное состояние; неудов. – неудовлетворительное жизненное состояние; а.с.с. – абсолютно сухое состояние, * указано среднее значение ± стандартное отклонение, доверительный интервал для среднего значения ($p < 0,05$);

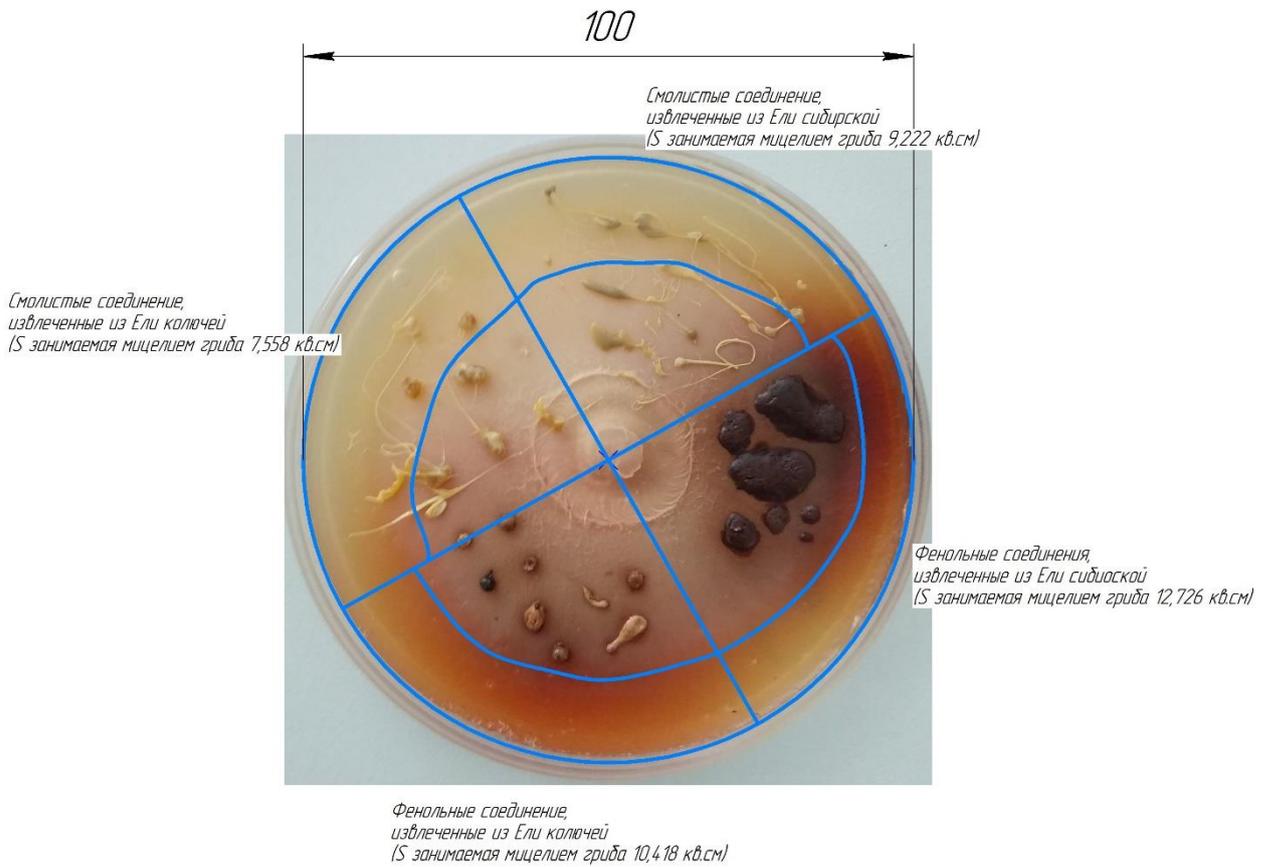
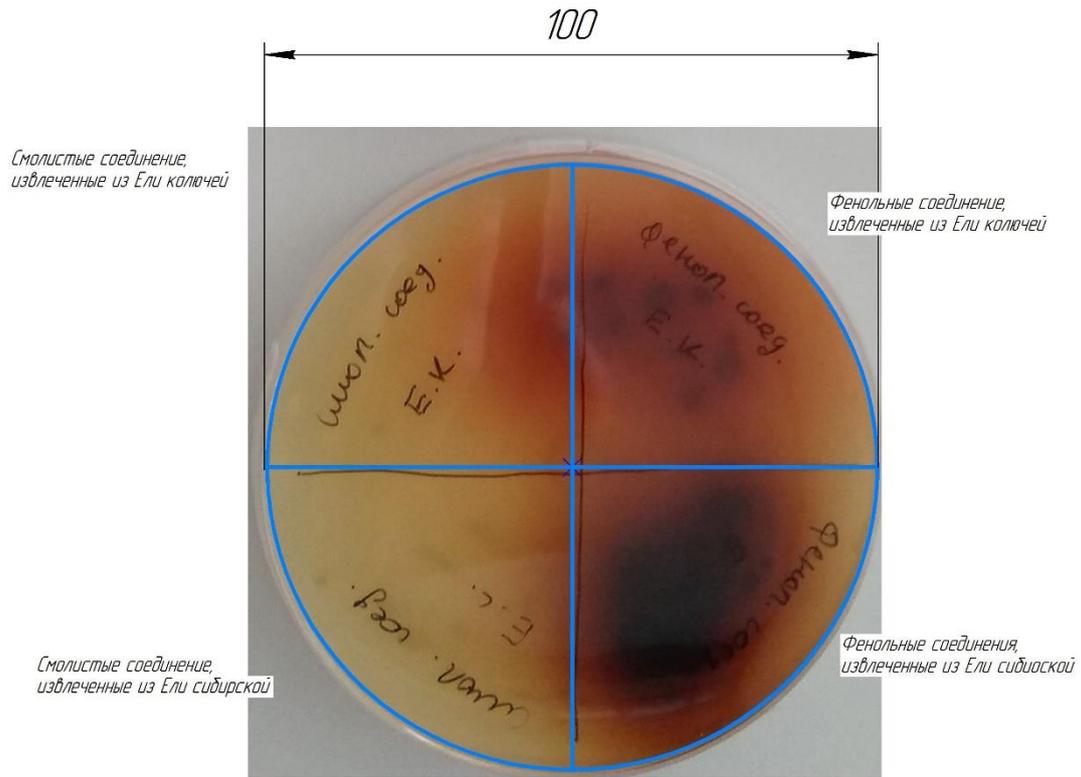


Рисунок Ф.1. Внешний вид *Fusarium oxysporum*