

Денис Васильевич Весёлкин, кандидат биологических наук
denis_v@ipae.uran.ru

Институт экологии растений и животных УрО РАН

Василий Юрьевич Нешатаев, доктор биологических наук
vn1872@yandex.ru

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет

**ИЗМЕНЕНИЕ ОБИЛИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ,
ПО-РАЗНОМУ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ
С МИКОРИЗНЫМИ ГРИБАМИ,
В ХОДЕ ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СУКЦЕССИЙ
ПОСЛЕ РУБОК В СЕВЕРО-ЗАПАДНЫХ РАЙОНАХ РОССИИ**

Сукцессии растительности, зарастание вырубок, тайга, микоризы, арбускулярная микориза, эктомикориза, модели сукцессий, механизмы сукцессий.

Plant successions, recovery of cutting area, boreal forest, mycorrhiza, arbuscular mycorrhiza, ectomycorrhiza, models of successions, mechanisms of successions.

До настоящего времени недостаточно определено место и роль в сукцессионной динамике лесов такой важной группы, как микоризные грибы. Однако текущих знаний достаточно, чтобы предполагать, что эта роль значительна [1–9].

Известны микоризность растений, способных выступать доминантами растительных сообществ [10], разная теснота связи с микоризными грибами растений разных эколого-фитоценологических стратегий Грайма–Раменского [11, 12]. Усиление тесноты связи с микоризными грибами показано в ходе наблюдений за сукцессиями [13–16].

Наличие сведений об изменении обилия видов сосудистых растений в ходе сукцессии, идущей после рубок, и о микоризном статусе этих растений: их способности к микоризообразованию и его активности [16], позволяет проанализировать изменение роли растений различного микоризного статуса в ходе сукцессии. С применением этого методического приема показан универсальный ход первичных и вторичных автогенных сукцессий

в лесостепной и степной зонах [17–20]. Универсальность выражается не только в нарастании в ходе развития сообществ числа видов и ценотической роли (обилия) микоризных растений, но и в стабилизации на поздних этапах соотношения немикоризные / факультативно микоризные виды / облигатно микоризные виды в довольно узких пределах [17].

Цель работы – продемонстрировать возможность использования представлений о микоризном статусе видов растений для объяснения механизмов сукцессий растительных сообществ на примере анализа последовательно сменяющих друг друга видов древесных в ходе широко распространенных в таежной зоне вторичных сукцессий восстановления растительности на вырубках. Ранее подобная задача не решалась, так как зонально близкие примеры относятся к анализу микоризных взаимодействий растений в ходе довольно редко случающихся первичных сукцессий [4, 13–15].

Материал и методика. Анализировали проективное покрытие древесных растений в рядах восстановительной динамики после сплошных рубок в среднетаежных и южнотаежных лесах с преобладанием ели (*Picea abies*) и сосны (*Pinus sylvestris*) в Северо-Западных районах РФ. Ряды установлены и описаны для одинаковых типов лесорастительных условий на постоянных пробных площадях или на смежных, заложенных в одинаковом экотопе, но характеризующихся различной давностью рубки. Типы лесорастительных условий, ряды и методика их выявления и описания охарактеризованы в работе В.Н. Федорчука и др. [21]. Проанализировано два ряда восстановления: 1) ельников черничных на нормально дренированных бескарбонатных суглинках и двучленных наносах; 2) сосняков брусничных на нормально дренированных песках. Каждый ряд представлен усредненными геоботаническими описаниями стадий восстановительной сукцессии с различной давностью рубки от вырубков до условно-коренных лесов. Сукцессия на месте ельников идет со сменой ельников на березняки и осинники, на вырубках на месте сосняков брусничных возобновляется сосна. Каждая стадия, выделенная в работе, охарактеризована средним возрастом [21].

По литературным данным [22–24] выделено четыре группы видов деревьев и кустарников, различающихся по микоризному статусу (табл. 1): 1) факультативно микоризные виды (поМ/М), указываемые как способные существовать в безмикоризном состоянии, но при этом и способные образовывать микоризы, независимо арбускулярные или экто-; 2) виды, не ука-

зываемые как безмикоризные, формирующие исключительно или преимущественно арбускулярные микоризы, реже способные к формированию эктомикориз с невысокой интенсивностью (АМ/ЕСМ); 3) виды только с эктомикоризами среднемикоризные по [22] (ЕСМ1); 4) виды только с эктомикоризами высокомикоризные по [22] (ЕСМ2). При анализе суммировали оценки проективного покрытия по группам. Анализ зависимостей суммарного проективного покрытия групп видов вели методом наименьших квадратов в среде Microsoft Excel 2013. Оценка достоверности связи уравнения регрессии с исходными данными осуществлена с помощью коэффициента детерминации (R^2).

Результаты и обсуждение. Проективное покрытие видов деревьев и кустарников по стадиям восстановительных сукцессий приведено в табл. 1 и 2.

Таблица 1

**Проективное покрытие крон деревьев и кустарников (%)
в ряду восстановления ельников черничных после рубки**

Вид	Время после рубки, лет			
	10 ± 2	51 ± 4	71 ± 4	111 ± 3
	Количество пробных площадей			
	32	20	20	20
<i>Acer platanoides L.</i>	–	–	–	0,01 ± 0,0
<i>Alnus incana (L.) Moench</i>	0,06 ± 0,0	–	–	0,02 ± 0,0
<i>Betula pendula Roth</i>	19,0 ± 0,8	21,0 ± 0,8	10,3 ± 3,4	6,0 ± 0,9
<i>Betula pubescens Ehrh.</i>	5,2 ± 0,6	3,0 ± 0,8	3,0 ± 0,5	2,0 ± 0,6
<i>Picea abies (L.) H. Karst.</i>	7,4 ± 1,6	19,0 ± 1,0	35,0 ± 1,7	61,0 ± 5,8
<i>Pinus sylvestris L.</i>	0,6 ± 0,2	1,0 ± 0,3	3,0 ± 0,42	1,0 ± 0,4
<i>Populus tremula L.</i>	20,8 ± 3,8	36,0 ± 4,3	38,0 ± 3,8	3,0 ± 0,3
<i>Frangula alnus Mill.</i>	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	–	0,01 ± 0,0
<i>Juniperus communis L.</i>	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	–	0,01 ± 0,0
<i>Lonicera xylosteum L.</i>	–	–	–	0,01 ± 0,0
<i>Ribes spicatum E. Robson</i>	–	–	–	0,01 ± 0,0
<i>Salix caprea L.</i>	2,3 ± 1,4	–	–	0,01 ± 0,0
<i>Salix cinerea L.</i>	–	–	–	0,01 ± 0,0
<i>Sorbus aucuparia L.</i>	1,9 ± 0,3	2,0 ± 0,1	1,0 ± 0,1	1,0 ± 0,1

Стратегии взаимодействия с микоризными грибами – факультативная микоризность, симбиоз с эктомикоризными или с глобовыми эндомикоризными грибами – показаны для деревьев и кустарников в табл. 3. Облигатный эктомикоризный симбиоз (ЕСМ1, ЕСМ2) чаще встречается у деревьев (у четвертого вида из семи), по сравнению с кустарниками, среди которых в исследованных рядах отсутствуют типичные облигатные эктомикоризные симбионты. Факультативная микоризность (поМ/М) – способность существовать без микориз, свойственна половине кустарников (трех видов) и лишь одному из семи видов деревьев. Таким образом, в целом для видов с жизненной формой дерева характерна бóльшая теснота связи с симбиотрофными грибами, чем для кустарников. Это заключение абсолютно ожидаемо, и мы приводим его лишь в качестве предварительного замечания перед обсуждением закономерностей сукцессионного изменения ценотической роли растений разного микоризного статуса.

Таблица 3

Микоризный статус видов растений

Вид	Микоризный статус ¹		
	по [22]	по [23, 24]	принятый в работе
Деревья			
<i>Acer platanoides</i> L.	Средне	поМ; АМ; ЕСМ	поМ/М
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	Средне	АМ; ЕСМ	АМ/ЕСМ
<i>Betula pendula</i> Roth	Средне	ЕСМ (+ЕЕМ)	ЕСМ1
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	Средне	ЕСМ (+ЕЕМ)	ЕСМ1
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	Высоко	ЕСМ (+ЕЕМ)	ЕСМ2
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Высоко	ЕСМ (+ЕЕМ)	ЕСМ2
<i>Populus tremula</i> L.	Средне	АМ; ЕСМ	АМ/ЕСМ
Кустарники			
<i>Frangula alnus</i> Mill.	поМ	поМ; АМ; ЕСМ	поМ/М
<i>Juniperus communis</i> L.	Средне	АМ; ЕСМ	АМ/ЕСМ
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	поМ ²	поМ; АМ	поМ/М
<i>Ribes spicatum</i> E. Robson	Средне	АМ ⁴	АМ/ЕСМ ⁵
<i>Salix caprea</i> L.	Средне ³	АМ; ЕСМ	АМ/ЕСМ
<i>Salix cinerea</i> L.	Средне ³	АМ; ЕСМ	АМ/ЕСМ
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	Средне	поМ; АМ; ЕСМ	поМ/М

Примечания. 1. Высоко – высокомикоризный; средне – среднемикоризный; АМ – арбускулярные микоризы; ЕСМ – эктомикоризный (ЕСМ1 – средне-; ЕСМ2 – высоко-); ЕЕМ – эктоэндомикоризы; поМ – немикоризный; поМ/М – факультативно микоризный. 2. Оценка для *Lonicera tatarica* L. 3. Для р. *Salix* в целом. 4. Для близкого вида *Ribes rubrum* L. 5. С учетом информации из [25].

Основные особенности изменения микоризного статуса древесных растений, наблюдающиеся в рядах восстановления еловых и сосновых лесов, сходны (рис. 1–4) и сводятся к следующему.

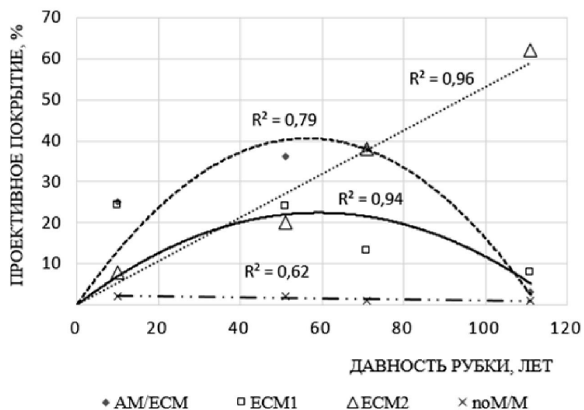


Рис. 1. Изменения суммарного проективного покрытия видов деревьев и кустарников, различающихся по микоризному статусу, в ходе восстановительной сукцессии после рубки ельников черничных на нормально дренированных суглинках и двучленных наносах, обозначения групп видов см. в примечании к табл. 3

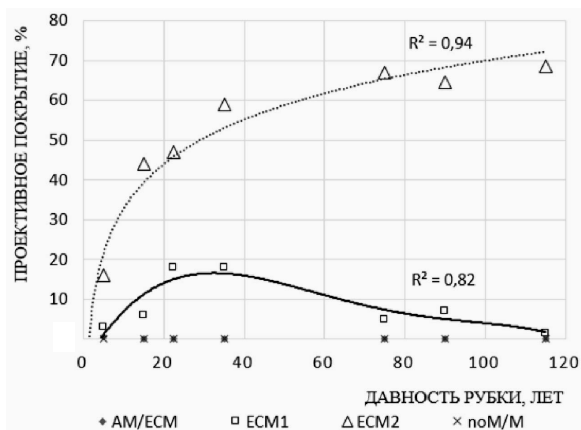


Рис. 2. Изменение суммарного проективного покрытия видов деревьев и кустарников, различающихся по микоризному статусу, в ходе восстановительной сукцессии после рубки сосняков брусничных на нормально дренированных песках, обозначения групп видов см. в примечании к табл. 3

Ценотическая роль факультативно микоризных растений, способных осуществлять минеральное питание автономно и часто неспециализированных в отношении типа возможного микоризного симбиоза, ни в ельниках, ни, особенно, в сосняках не достигает сколько-нибудь значительных уровней (см. рис. 1). При этом число видов этой группы довольно значительно: *Acer platanoides*, *Frangula alnus*, *Lonicera xylosteum*, *Sorbus aucuparia*. Но их суммарное покрытие не превышает 3 % в ельниках и 2 % в сосняках. Лишь на участках восстановления еловых лесов вспышку обилия на первых этапах зарастания вырубок может давать рябина, достигая покрытия более 10 %.

Различным образом в ходе восстановительных сукцессий изменяется покрытие неспециализированных микоризных растений (АМ/ЕСМ), способных одновременно формировать экто- и эндомикоризы (см. рис. 2). К этой группе отнесены виды: *Alnus incana*, *Populus tremula*, *Juniperus communis*, *Ribes spicatum*, *Salix caprea*, *S. cinerea*, суммарное проективное покрытие которых повышается до 40 % в ряду восстановления ельника черничного, а затем монотонно снижается по мере смены лиственных пород елью (табл. 1, рис. 1). В ряду восстановления сосняков брусничных эти виды играют незначительную роль, их покрытие не превышает и 1 % (табл. 2, рис. 2).

Обилие группы эктомикоризных видов со средней интенсивностью микоризообразования (ЕСМ1), в которую входят *Betula pendula*, *B. pubescens*, меняется в обоих рядах сходным образом (табл. 1, 2; рис. 1, 2). Растения этой группы, мало обильные в течение первых 5–10 лет восстановительной сукцессии, к 20–40 годам зарастания вырубок достигают довольно заметного проективного покрытия (до 20–25 %) в местообитаниях как еловых, так и сосновых лесов. Однако затем к возрасту основной породы порядка 100–140 лет суммарное обилие берез заметно снижается – до 8 % в ельниках и до 2 % в сосняках.

Единственная группа видов, обилие которой закономерно и монотонно увеличивается в ходе восстановительной сукцессии – облигатно эктомикоризные хвойные (*Picea abies* и *Pinus sylvestris*) (рис. 1, 2; табл. 1, 2). Хорошо выражены формационные особенности, которые заключаются в относительно линейном, постепенном наращивании проективного покрытия ели на протяжении документированного наблюдениями периода восстановления 0–140 лет и в относительно быстрой стабилизации покрытия сосны к периоду восстановления 40–60 лет.

Анализ изложенных данных позволяет вскрыть важную закономерность, которая ранее не была явно сформулирована. Последовательная смена видов древесных растений в ходе восстановительной автогенной сукцессии таежных экосистем происходит в направлении увеличения тесноты связи с микоризными, а точнее – с эктомикоризными грибами. Эту смену, используя аббревиатуры из табл. 3, можно обозначить следующим образом: АМ/ЕСМ → ЕСМ1 → ЕСМ2 для черничных лесорастительных условий и ЕСМ1 → ЕСМ2 для сосняков брусничных. В результате наряду с традиционным видением причин видовых смен в ходе сукцессии через оперирование свойствами, характеризующими биоэкологические особенности растений в наземной сфере (долговечность и размеры особей, теневыносливость, репродуктивное усилие и т. п.), становится возможным непротиворечивое частное объяснение механизмов сукцессий растительных сообществ на основании представления о типах почвенного питания растений. Подобное объяснение, например, может быть таким: в сукцессионно зрелых экосистемах усиливается степень преобладания видов древесных, специализированных к взаимодействию с доминирующим компонентом почвенной биоты таежных лесов – с эктомикоризными грибами. При этом на начальных этапах восстановительных сукцессий значительного обилия (вспышки обилия) могут достигать виды, нестрого специализированные к эктомикоризному взаимодействию, такие как *Alnus incana*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*. В дальнейшем все более и более усиливаются позиции растений с последовательно возрастающей специализацией к эктомикоризному симбиозу, сначала это среднемикоризные березы (преимущественно *Betula pendula*), затем высокомикоризные хвойные (*Picea abies* и *Pinus sylvestris*). Таким образом, достаточно допустить, что эдафические ресурсы местообитаний по мере сукцессионного развития сообществ все более и более иммобилизуются в биомассе эктомикоризных грибов, чтобы получить целостное, не требующее привлечения других предположений, объяснение причин регистрируемых сукцессионных перестроек в составе фитоценозов. В таком случае реализацию стратегии почвенного питания в облигатном симбиозе с эктомикоризными грибами следует рассматривать как селективно важную характеристику, а углубление специализации сукцессионно сменяющих друг друга видов растений в этом отношении – как один из механизмов сукцессии. Интересно, что как среди деревьев, так и среди кустарников есть виды с выраженными стратегическими чертами реак-

тивности (*Sorbus aucuparia*) или толерантности (*Acer platanoides*, *Lonicera xylosteum*, *Frangula alnus*), которые способны реализовывать широкий спектр микоризных связей: быть автономными, формировать арбускулярные или эктомикоризы. Можно допустить, во-первых, что преимущественные способы почвенного питания у этих видов различаются в сообществах разного сукцессионного статуса и, во-вторых, что отсутствие строгой специализации в отношении типа почвенного питания (своеобразная «политрофность» или «миксотрофность», по аналогии с полифагией или миксофагией беспозвоночных) позволяет им адаптироваться к широкому диапазону условий, но не достигать существенного обилия в олиготрофных условиях.

Незначительное участие неспециализированных микоризных растений (АМ/ЕСМ) в восстановительном ряду сосняков брусничных связано с их относительно высокой требовательностью к почвенному плодородию и его низким уровнем в брусничных лесорастительных условиях по сравнению с таковым в черничных. В олиготрофных условиях брусничного типа лесорастительных условий ходе восстановительных смен всегда преобладает высоко эктомикоризная сосна.

Обсуждаемый механизм сукцессий не является всеобщим, в том плане, что он, очевидно, не единственный. Справедливы, безусловно, и иные, более традиционные интерпретации причин сукцессий. Помимо этого, существуют факторы методического плана, ограничивающие надежность высказанных положений. Так, например, очевидно, что приводимые рассуждения базируются на косвенных заключениях. Этот недостаток можно устранить только специальными прямыми наблюдениями. Во-вторых, ценотическая значимость растений и их групп характеризуется показателем проективного покрытия крон. Этот признак корректно описывает результаты дифференциации обилий видов в надземной сфере и применение его для характеристики взаимодействий в почве условно, его применение обусловлено отсутствием методически сравнимого параметра для подземных органов.

Направленную смену преимущественных способов почвенного питания в ходе сукцессий можно понимать, как направленную трансформацию условий, оптимальных для растений с разными типами взаимодействия с микоризными грибами. Последнее рассуждение подводит к значимому, на наш взгляд, в фундаментальном отношении результату. В соответствии с рассмотренными данными, механизмы восстановительных сукцессий по-

сле рубок в таежных лесах могут быть описаны через использование элементов моделей *благоприятствования* и *толерантности* в смысле J.H.Connell, R.Slatyer [26].

Период активного разрастания неспециализированных в отношении эктомикоризного симбиоза растений на первых этапах сукцессий – период постепенного увеличения плотности популяций и формирования сообществ эктомикоризных грибов, взаимодействие с которыми облигатно для позднесукцессионных хвойных. Раннесукцессионные растения, поддерживая появление симбиотических грибов, улучшают условия для идущих им на смену позднесукцессионных видов (эффекты модели *благоприятствования*), но тем самым ухудшают условия собственного существования (эффекты модели *толерантности*), так как, не будучи значительно специализированными к эктомикоризному симбиозу, они неконкурентоспособны во взаимодействиях за эффективных микобионтов. Не исключено, что подобная интерпретация в каких-то отношениях является чересчур общей, так как, например, она не учитывает значительной таксономической и экологической дифференциации микоризных грибов и их собственной сукцессионной динамики.

В целом полученные результаты подтверждают общие представления о сукцессиях как об экосистемном процессе, высказанные О.В. Смирновой и Н.А. Тороповой [27], и во многом обусловлены взаимодействием между автотрофными и гетеротрофными организмами. Исследователи лесных экосистем чаще всего обращали внимание на роль таких гетеротрофов, как копытные, дереворазрушающие грибы, насекомые филло- и ксилофаги, различные группы редуцентов мертвого органического вещества [28–31]. Проведенный нами анализ выявил весомую роль особой гетеротрофной группы – симбиотических грибов в восстановительной динамике лесных экосистем после рубок.

Выводы

1. Роль микоризных грибов до настоящего времени существенно недооценивалась, однако их учет открывает новые возможности для поиска и истолкования причин и механизмов сукцессий.

2. Методический прием, позволяющий анализировать характер участия растений разного микоризного статуса в процессах динамики растительности с опорой на использование косвенных характеристик микоризности видов древесных растений, позволил получить новую информацию об особенностях протекания сукцессий и их механизмах.

3. Общее направление изменения соотношения древесных растений в ходе восстановительных сукцессий после рубок в таежных экосистемах северо-западных районов России состоит в снижении участия факультативно микоризных растений и в соответствующем возрастании фитоденотической роли облигатно эктомикоризных растений.

4. Смены видов растений и их обилия, регистрируемые в надземной сфере, по-видимому, отражают соответствующие смены обилия почвенных организмов, образующих симбиоз с растениями.

5. Механизмы сукцессий, рассмотренные с учетом взаимодействия грибов и растений, хорошо согласуются с моделями благоприятствования и толерантности, предложенными J. Connell & R. Slatyer [26].

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность В.Н. Федорчуку за консультации по вопросам восстановительных сукцессий и обсуждение рукописи статьи.

Библиографический список

1. Каратыгин И.В. Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 115 с.

2. Grogan P., Baar J., Bruns T.D. Below-ground ectomycorrhizal community structure in a recently burned bishop pine forest // J. Ecol., 2000, vol. 88, no. 6, pp. 1051–1062.

3. Hogberg M.N., Hogberg P. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil // New Phytol., 2002, vol. 154, no. 3, pp. 791–795.

4. Jumpponen A., Trappe J.M., Cazares E. Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington, USA) in relation to time since deglaciation // Mycorrhiza, 2002, vol. 12, no. 1, pp. 43–49.

5. Jones M.D., Durall D.M., Cairney J.W.G. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging // New Phytol., 2003, vol. 157, no. 3, pp. 399–422.

6. Tuininga A.R., Dighton J. Changes in ectomycorrhizal communities and nutrient availability following prescribed burns in two upland pine-oak forests in the New Jersey pine barrens // Can. J. For. Res., 2004, vol. 34, no. 8, pp. 1755–1765.

7. Шубин В.И. Особенности организации макромицетов-симбиотрофов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем / под ред. В.Г. Стороженко, В.И. Крутов. М.—Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. С. 272–286.

8. Bastias B.A., Xu Z.H., Cairney J.W.G. Influence of long-term repeated prescribed burning on mycelial communities of ectomycorrhizal fungi // *New Phytol*, 2006, vol. 172, no. 1, pp. 149–158.

9. Gebhardt S., Neubert K., Wollecke J., Munzenberger B., Huttli R.F. Ectomycorrhiza communities of red oak (*Quercus rubra* L.) of different age in the Lusatian lignite mining district, East Germany // *Mycorrhiza*, 2007, vol. 17, no. 4, pp. 279–290.

10. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.

11. Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. 2nd ed. Chichester, Castlepoint press, 2007. 752 p.

12. Бетехтина А.А., Весёлкин Д.В. Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // *Экология*. 2011. № 3. С. 176–183.

13. Gemma J.N., Koske R.E. Mycorrhizae in recent volcanic substrates in Hawaii // *Amer. J. Bot*, 1990, vol. 77, no. 9, pp. 1193–1200.

14. Chapin F.S., Walkre L.R., Fastie Ch.L., Sharman L.C. Mechanisms of primary successions following deglaciation at Glacier Bay, Alaska // *Ecol. Monogr*, 1994, vol. 64, no. 2, pp. 149–175.

15. Ahulu E.M., Nakata M., Nonaka M. Arum- and Paris-type arbuscular mycorrhizas in a mixed pine forest on sand dune soil in Niigata Prefecture, central Honshu, Japan // *Mycorrhiza*, 2005, vol. 15, no. 2, pp. 129–136.

16. Pezzani F., Montana C., Guevara R. Associations between arbuscular mycorrhizal fungi and grasses in the successional context of a two-phase mosaic in the Chihuahuan Desert // *Mycorrhiza*, 2006, vol. 16, no. 4, pp. 285–295.

17. Весёлкин Д.В. Стабилизация соотношения между числом видов растений разного микоризного статуса – один из аттракторов прогрессивных сукцессий? // *Известия Самарского НЦ РАН*. 2012. Т. 14, № 1 (5). С. 1206–1209.

18. Весёлкин Д.В., Бетехтина А.А. Участие растений разного микотрофного статуса в техногенно обусловленных сукцессиях в степной зоне Урала // *Вестник ОГУ*. 2011. № 12. (131). С. 44–47.

19. Весёлкин Д.В. Изменение тесноты микоризных взаимодействий – вероятный механизм сукцессий растительности (на примерах сукцессий в степной зоне) // *Степи Северной Евразии: матер. VI Междунар. симпоз. Оренбург: ИПК «Газпромнефть»; ООО «Оренбурггазпромсервис», 2012. С. 146–149.*

20. Весёлкин Д.В. Участие растений разного микотрофного статуса в сукцессии при формировании «агростепи» // *Экология*. 2012. № 4. С. 270–275.

21. Федорчук В.Н., Неиштаев В.Ю., Кузнецов М.Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России: типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб., 2005. 382 с.

22. Лобанов Н.В. Микотрофность древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 216 с.
23. Harley J.L., Harley E.L. A check-list of mycorrhiza in the British flora // *New Phytol*, 1987, vol. 105 (Suppl.), pp. 1–102.
24. Wang B., Qiu Y.-L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // *Mycorrhiza*, 2006, vol. 16, no. 5, pp. 299–363.
25. Селиванов И.А., Шавкунова И.Ф. Микотрофность растений во флоре и растительном покрове горы Ирмель // *Микориза растений : уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та*. Т. 112. Пермь, 1973. С. 72–93.
26. Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // *The American Naturalist*, no. 111 (982) (Nov. – Dec. 1977), pp. 1119–1144.
27. Смирнова О.В., Торопова Н.А. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // *Успехи современной биологии*. 2008. Т. 128, № 2. С. 129–144.
28. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
29. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
30. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. В 2 кн. Кн. 1 / отв. ред. О.В. Смирнова. М.: Наука, 2004. 479 с.
31. Стороженко В.Г. Грибы как компонент лесного биогеоценоза // *Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: к 125-летию со дня рождения акад. В.Н. Сукачева / отв. ред. С.Э. Вомперский*. М.: Наука, 2006. С. 136–151.

Проанализированы закономерности участия древесных растений, различного взаимодействующих с микоризными грибами (арбускулярными и эктомикоризными), в сукцессиях зарастания вырубок в таежной зоне северо-западных районов России. Оценки проективного покрытия групп растений разного микоризного статуса в сообществах разных сукцессионных стадий получены на пробных площадях для рядов восстановления ельников черничных на суглинках и двучленных наносах и для сосняков брусничных на песках. Общее направление изменения структуры доминирования древесных растений в ходе зарастания таежных вырубок состоит в последовательном снижении участия факультативно микоризных растений и в монотонном возрастании фитocenотической роли облигатно эктомикоризных растений. В ходе восстановления ельников черничных выражено временное повышение проективного покрытия группы неспециализированных микоризных растений. В сукцессии восстановления сосняков брусничных такое повышение не выражено.

* * *

The role of arboreal plants in different ways interacting with mycorrhizal fungi (arbuscular and ectomycorrhizal), in the successions of recovery after clear cutting in the taiga zone in northwestern regions of Russia was analyzed. Crown cover values of four groups of plants different in their mycorrhizal status in communities of different successional stages were measured on sample plots corresponding to spruce forests on loams and binary deposits rich with bilberry and pine forests on sands rich with cowberry. The general direction of change in the structure of domination in the overgrown of tree felling in boreal zone is the progressively reduction of the participation of optional mycorrhizal plants and a monotonic increase of the role of obligate ectomycorrhizal plants. Temporary increase of the projective cover of the non-specialized species occurred in the process of recovery of spruce forests. The similar increase was absent in the succession of recovery of pine forests rich with crowberry.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
-------------------	---

I. ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

<i>Алексейченко Н.А., Борщевский М.А., Кутаев О.И.</i> Особенности внутривидовой адаптации <i>Rhus typhina</i> L. в условиях урбозадафотопов в Киеве	6
--	---

<i>Весёлкин Д.В., Нешатаев В.Ю.</i> Изменение обилия древесных растений, по-разному взаимодействующих с микоризными грибами, в ходе восстановительных сукцессий после рубок в северо-западных районах России	15
--	----

<i>Добровольский А.А.</i> Математическое моделирование развития насаждений с преобладанием широколиственных пород	29
---	----

<i>Беленец Ю.Е., Антонов О.И.</i> Влияние интенсивности мелиорации и фациальной структуры на лесорастительные свойства ряда болотных почв длительно осушаемого сфагнового болота	40
--	----

<i>Малюхин Д.М., Бардина В.И., Бакина Л.Г.</i> Оценка экотоксичности новых органогенных субстратов, используемых при рекультивации полигона ТБО	55
---	----

<i>Голядкина И.В., Панков Я.В., Навалихин С.В.</i> Эффективность применения полиакриламида для закрепления нарушенных земель Курской магнитной аномалии	65
---	----

II. ТЕХНОЛОГИЯ И ОБОРУДОВАНИЕ ЛЕСОЗАГОТОВОК

<i>Миляев А.С.</i> Методика расчета теплопроводности колежных плит зимних лесовозных дорог	74
--	----

<i>Шегельман И.Р., Скрыпник В.И., Кузнецов А.В., Крупко А.М.</i> Системы программ для совершенствования транспортной логистики и оптимизации транспортно-технологического освоения лесосырьевых баз лесозаготовительных предприятий	85
---	----

<i>Лапин Н.Н., Маненко М.В.</i> Техничко-экономическая оценка структур и параметров приводов	94
--	----

<i>Базаров С.М., Соловьев А.Н.</i> Анализ критериев эффективности систем механизмов и машин лесозаготовительного производства	100
---	-----

Бласов Е.Н., Ахматович Е.А., Епифанова А.Ю. Определение касательной силы тяги трактора ЛХТ-100 в транспортном режиме 107

Александров В.А., Александров А.В. Вибронагруженность оператора валочно-пакетирующей машины в режиме стопорения при перенесении дерева поворотом платформы 116

III. ДРЕВЕСИНОВЕДЕНИЕ. МЕХАНИЧЕСКАЯ ОБРАБОТКА ДРЕВЕСИНЫ

Сергеевичев А.В. Основные характеристики процесса шлифования древесины и древесных материалов 124

Сергеевичев В.В., Кузнецова Е.Г. Анализ напряженного состояния клеевых прослоек в комбинированной фанере 138

Чубинский А.Н., Тамби А.А., Хитров Е.Г., Шимкевич Ю.А., Семишкур С.О. Обоснование объемного выхода пиломатериалов для клееных деревянных конструкций на основе физических свойств древесины 146

IV. ХИМИЧЕСКАЯ ПЕРЕРАБОТКА ДРЕВЕСИНЫ. BIOTEХНОЛОГИЯ

Школьников Е.В. Растворимость и амфотерность оксидов Cr_2O_3 , Fe_2O_3 и их гидратов в водных средах 154

Минаев А.Н., Раковская Е.Г., Кудряшова О.А., Ягунова Л.К. Исследование влияния экологически безвредных органических добавок в качестве ингибиторов коррозии при их введении в эмаль ПФ-115 163

V. ИНФОРМАЦИОННЫЕ СИСТЕМЫ, МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И СИСТЕМЫ АВТОМАТИЗАЦИИ

Гоголевский А.С., Уткин Л.В., Хабаров С.П. Метод обнаружения аномальных измерений в системах реального времени на основе алгоритмов машинного обучения 173

ПРОБЛЕМЫ ЛЕСНОЙ НАУКИ

Третьяков А.Г. Что не хватает современному российскому лесоустройству? 181

Synopsis 190

Сведения об авторах 230

ДИСКУССИЯ: НАУЧНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В УНИВЕРСИТЕТЕ

Киселев И.Я. Установление активного центра молекулы фермента каталазы. Механизм реакции разложения пероксида водорода каталазой 240

ХРОНИКА НАУЧНОЙ ЖИЗНИ

Итоги научно-исследовательской работы	248
Соискание ученых степеней	268
Звания. Награды	271
Выборы. Назначения	272
Реорганизация	272
Публикации	273
Методы	274
Памяти Мельникова Евгения Сергеевича	275
Вклад сотрудников кафедры фитопатологии и древесиноведения СПбГЛТУ в развитие озеленения Санкт-Петербурга	277
Правила для авторов	283

CONTENTS

Preface	5
---------------	---

I. FORESTRY

<i>Alekseichenko N.A., Borshchevskii M.A., Kitaev O.I.</i> Features intraspecific adaptation of rhus typhina l. in urbanhabitats of Kyiv	6
<i>Veselkin D.V., Neshataev V.Iu.</i> Change of the abundance of arboreal plants differently interacting with mycorrhizal fungi in the recovery successions after cutting at the North-Western districts of Russia	15
<i>Dobrovolskii A.A.</i> Mathematical modeling of the stands, dominating by broadleave species	29
<i>Belenets Iu.E., Antonov O.I.</i> The influence of the intensity of land reclamation and fatsionalnoy structure on the properties of a number of marsh and forest soils drained long sphagnum bogs	40
<i>Maliukhin D.M., Bardina V.I., Bakina L.G.</i> Estimation of ecotoxicity of new organohenic substrates used in reclamation of solid domestic waste dump	55
<i>Goliadkina I.V., Pankov Ia.V., Navalikhin S.V.</i> Polyacrylamide efficacy on the consolidation of technogenic landscapes of Kursk magnetic anomaly	65

II. TECHNOLOGY AND EQUIPMENT OF LOGGING INDUSTRIES

<i>Miliaev A.S.</i> Design procedure of heat conductivity of the wheel track-plates on winter timber-carrying roads	74
<i>Shegel'man I.R., Skrypnik V.I., Kuznetsov A.V., Krupko A.M.</i> Program systems for refining shipping logistics and optimization of cargo-carrying and technological roading of forest bases in timber procurement enterprise	85
<i>Lapin N.N., Manenko M.V.</i> Technical and economic assessment structures and parameters of drives	94
<i>Bazarov S.M., Solov'ev A.N.</i> Analysis of criteria of efficiency of systems of mechanisms and cars of logging production	100
<i>Vlasov E.N., Akhmatovich E.A., Epifanova A.Iu.</i> The definition of the tangent tractive effort tractor LHT-100 in transport mode	107

<i>Aleksandrov V.A., Aleksandrov A.V.</i> Vibroloading of the operator of the faller buncher in a latching mode when transferring tree by platform turn	116
---	-----

III. WOOD SCIENCE. MECHANICAL WOODWORKING INDUSTRY

<i>Sergeevichev A.V.</i> The basic characteristics of process of grinding of wood and wood materials	124
<i>Sergeevichev V.V., Kuznetsova E.G.</i> Stress analysis of glues layers in composite plywood	138
<i>Chubinskii A.N., Tambi A.A., Khitrov E.G., Shimkevich Iu.A., Semishkur S.O.</i> Justification volumetric yield of saw-timber to meet the requirement of glued wooden structures based on the physical properties of wood	146

IV. CHEMICAL TECHNOLOGY OF WOOD. BIO TECHNOLOGY

<i>Shkol'nikov E.V.</i> Solubility and Amphoterism of the Oxides Cr_2O_3 , Fe_2O_3 and Their Hydrates in Aqueous Media	154
<i>Minaev A.N., Rakovskaia E.G., Kudriashova O.A., Iagunova L.K.</i> Research of influence of ecologically harmless organic additives as corrosion inhibitors at their introduction in PF-115 enamel	163

V. INFORMATION SYSTEMS, MATHEMATICAL MODELLING AND AUTOMATION SYSTEMS

<i>Gogolevskii A.S., Utkin L.V., Khabarov S.P.</i> Methods for detection of anomalous measurements in real-time systems based on machine learning algorithms	173
--	-----

PROBLEMS OF FOREST SCIENCE

<i>Tret'iakov A.G.</i> What modern russian forest management lacks?	181
Synopsis	190
Information about authors	230

DISCUSSION: SCIENTIFIC RESEARCHES AT UNIVERSITY

<i>Kiselev I.Ia.</i> Establishment of the active center of a molecule of enzyme of a catalase	240
---	-----

SCIENTIFIC LIFE

Results of scientific and research activity	248
Scientific and honorary titles	268
Titles. Awards	271
Elections. Appointments	272
Reorganization	272
Publishing	273
Memoria	274
Melnikov Evgeny Sergeyeovich's memories	275
Contribution of members of the Department of Phytopathology and Wood Science SPbFTU to development of gardening of St. Petersburg	277
Requirements for registration	283

Научное издание

ИЗВЕСТИЯ
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОЙ
ЛЕСОТЕХНИЧЕСКОЙ
АКАДЕМИИ

Выпуск 206

Издаются с 1886 года

Редактор Л.Я. Титова

Компьютерная верстка Е.А. Корнуковой

Подписано в печать с оригинал-макета 28.03.14. Формат 60×84 1/16. Печать цифровая.
Уч.-изд. л. 18,5. Печ. л. 18,5. Тираж 500 экз. Заказ № 41. С 212.

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет
имени С.М. Кирова
Издательско-полиграфический отдел СПбГЛТУ
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5

Министерство образования и науки Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ЛЕСОТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ С.М. КИРОВА»

ИЗВЕСТИЯ
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОЙ
ЛЕСОТЕХНИЧЕСКОЙ
АКАДЕМИИ

Выпуск 206

Издаются с 1886 года

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2014

Главный редактор

А.В. Селиховкин, доктор биологических наук, профессор,

Отв. редактор

А.С. Алексеев, доктор географических наук, профессор (отв. редактор)

Редакционная коллегия

В.А. Александров, доктор технических наук, профессор,

С.М. Базаров, доктор технических наук, профессор,

Н. Белгасем, профессор Высшей школы бумажной и полиграфической промышленности (Франция),

Н. Вебер, заведующий кафедрой лесной экономики и лесного планирования,
профессор Дрезденского технического университета (Германия),

Х. Деглиз, профессор Международной академии наук о древесине (Франция),

И.П. Дейнеко, доктор химических наук, профессор СПбГТУРП,

Т. Карьялайнен, профессор Финского НИИ лесного хозяйства (Финляндия),

А.Н. Минаев, доктор технических наук, профессор,

В.И. Онегин, доктор технических наук, профессор,

В.А. Петрицкий, доктор философских наук, профессор,

В.Н. Петров, доктор экономических наук, профессор,

О. Саллас, профессор Шведского университета сельскохозяйственных наук (Швеция),

В.Г. Санаев, доктор технических наук, профессор, ректор МГУЛ,

В.А. Суслов, доктор технических наук, профессор,

Л.В. Уткин, доктор технических наук, профессор,

А.Н. Чубинский, доктор технических наук, профессор;

М.В. Маненко, кандидат технических наук, технический секретарь.

Адрес редакции: 194021, г. Санкт-Петербург, Институтский пер., д. 5.

Тел.: (812)670-92-69, *факс:* (812)670-93-90. *E-mail:* lautner@mail.ru. *Сайт организации:* www.ftacademy.ru.

Сайт издания: izvestia.ftacademy.ru

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору за соблюдением законодательства в сфере массовых коммуникаций и охране культурного наследия Российской Федерации.

Свидетельство о регистрации средства массовой информации ПИ № ФС77-23613 от 10.03.2006 г.

УДК 630

Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии: Вып. 206.
СПб.: СПбГЛТУ, 2014. – ___ с. – ISBN _____, ISSN 2079-4304.

В очередном выпуске «Известий СПбЛТА» представлены результаты текущих исследований по лесному хозяйству, лесозаготовкам и механизации лесосечных работ, механической и химической переработке древесины. Сборник предназначен для работников лесного комплекса, преподавателей, аспирантов, студентов и выпускников лесотехнических вузов, сотрудников НИИ лесного профиля.

Темплан 2014 г. Изд. № ____
ISBN _____
ISSN 2079-4304

© Санкт-Петербургский государственный
лесотехнический университет им. С.М. Кирова
(СПбГЛТУ), 2014

Ministry of education and science of the Russian Federation

Federal State Federal Budgetary Educational Institution
of Higher Professional Education
«SAINT-PETERSBURG STATE FOREST TECHNICAL UNIVERSITY»

IZVESTIA
SANKT-PETERBURGSKOJ
LESOTEHNICESKOJ
AKADEMII

Issue 206

Published since 1886

SAINT-PETERSBURG
2014

Chief Editor

A.V. Selikhovkin, Doctor of Biological Sciences, Professor.

Chief Deputy Editor

A.S. Alekseev, Doctor of Geographical Sciences, Professor.

Editorial Board

V.A. Aleksandrov, Doctor of Engineering, Professor,

S.M. Bazarov, Doctor of Engineering, Professor,

N. Belgasem, Professor of the Higher School of the Paper and Printing Industry (France),

N. Weber, Head of the Department of Forest Economy and Forest Planning, Professor of the Dresden Technical University (Germany),

H. Degliz, Professor of the International Academy of Sciences about Wood (France),

I.P. Deyneko, Doctor of Chemistry, Professor of the Saint-Petersburg State Technological University of Plant Polymers,

T. Karyalaynen, Professor of the Finnish Scientific Research Institute of Forestry (Finland),

A.N. Minaev, Doctor of Engineering, Professor,

V.I. Onegin, Doctor of Engineering, Professor,

V.A. Petritsky, Doctor of Philosophy, Professor,

V.N. Petrov, Doctor of Economics, Professor,

O. Sallnas, Professor of the Swedish University of Agricultural Sciences (Sweden),

V.G. Sanayev, Doctor of Engineering, Professor, Rector of Moscow State Forest University

V.A. Suslov, Doctor of Engineering, Professor,

L.V. Utkin, Doctor of Engineering, Professor,

A.N. Chubinsky, Doctor of Engineering, Professor.

M.V. Manenko, Candidate of Technical Sciences, technical secretary.

Editor's Office Address: 194021, St. Petersburg, Institutski per., 5. Tel.: (812)670-92-69, fax: (812)670-93-90.
E-mail: lautner@mail.ru. *Organization's website:* www.ftacademy.ru. *Website publishing:* izvestia.ftacademy.ru

The edition is registered by Federal service on supervision of legislation observance in the sphere of mass communications and protection of a cultural heritage of the Russian Federation.

The certificate on registration of mass media of PI No. FS77-23613 of 10.03.2006.

UDC 630

Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehniceskoy Akademii: Is. 206. SPb.: SPbGLTU, 2014. – _____ p. – ISBN _____, ISSN 2079-4304.

The next release of «Izvestia SPbLTA» is dedicated to the anniversary of Saint-Petersburg State Forest Technical University and represents results of the current researches on forestry, logging and mechanization of logging, mechanical and chemical processing of wood. The collection is intended for workers of a forest complex, teachers, graduate students, students and graduates of timber higher education institutions, the staff of scientific research institute of a forest profile.

Templan 2014 г. Isd. N _____
ISBN 978-5-9239-0631-8
ISSN 2079-4304

© Saint-Petersburg State Forest Technical
University (SPbFTU), 2014