

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

На правах рукописи



Загидуллина Асия Тагировна

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА, ДИНАМИКА И
ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛИШАЙНИКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНЫХ
СОСНЯКОВ (КАРЕЛЬСКИЙ ЛЕСНОЙ РАЙОН)**

1.5.15. Экология

Диссертация

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

Кандидат биологических наук, доцент
Тиходеева Марина Юрьевна

Санкт-Петербург 2021

Оглавление

| | |
|---|----|
| Введение..... | 5 |
| Глава 1. Основные направления изучения структуры и динамики лесных сообществ..... | 10 |
| 1.1. Динамика лишайниково-зеленомошных сосняков | 10 |
| 1.2. Пространственное строение лесных сообществ..... | 15 |
| 1.3. Оценка взаимодействий между компонентами сообщества | 16 |
| 1.4. Оценка и моделирование продукционных процессов | 22 |
| 1.5. Формирование крон и полога в лесном сообществе..... | 27 |
| 1.6. Опад полога, измерение его количества и распределения | 31 |
| 1.7. Анализ пространственного строения древостоя и подроста..... | 33 |
| 1.8. Анализ факторов формирования напочвенного покрова | 34 |
| 1.9. Актуальные проблемы комплексного изучения структуры и динамики лишайниково-зеленомошных сосняков | 35 |
| Глава 2. Объекты и методы исследования | 38 |
| 2.1. Объект исследования | 38 |
| 2.2. Географическое распространение, эколого-биологические особенности сосны обыкновенной | 39 |
| 2.3. Природные условия района исследований | 40 |
| 2.4. История природопользования | 42 |
| 2.5. Расположение и характеристика пробных площадей | 46 |
| 2.5.1. Характеристика почв и почвообразующих пород..... | 46 |
| 2.5.2. Измерения на пробных площадях..... | 48 |
| 2.5.3. Описание параметров крон и полога древостоя..... | 50 |
| 2.6. Описание модельных деревьев и подроста..... | 51 |
| 2.7. Оценка продуктивности напочвенного покрова и лабораторные анализы | 54 |
| 2.8. Оценка распределения опада под кроной | 55 |
| 2.9. Структура данных о модельных деревьях, древостое и подросте..... | 55 |
| 2.10. Оригинальные расчеты и методы анализа данных | 61 |
| 2.10.1 Объем и заполненность полога на уровне участка древостоя | 61 |
| 2.10.2.Ценотическая напряженность и ее расчет | 62 |
| 2.10.3. Оценка продуктивности крон и количества прироста и опада хвои и веток..... | 66 |
| 2.10.4. Анализ пространственных распределений древостоя и подроста..... | 67 |
| 2.10.5. Оценка выживаемости подроста..... | 69 |

| | |
|--|-----|
| 2.10.6. Статистические методы и оригинальные расчеты | 69 |
| Глава 3. Продукционная и пространственная структура древостоя и подроста | 70 |
| 3.1. Продукционная структура модельной выборки древостоя и подроста | 70 |
| 3.1.1. Результаты корреляционного и регрессионного анализа выборки модельных деревьев и подроста..... | 70 |
| 3.1.2. Распределение фракций фитомассы в кронах модельных деревьев | 76 |
| 3.2. Продукционные показатели древостоев разной плотности и возраста и структуры. ... | 79 |
| 3.2.1. Размер полога и запас древостоев в связи с их плотностью и возрастом..... | 79 |
| 3.2.2. Распределение деревьев по объему крон | 80 |
| 3.2.3. Высотное распределение суммарной площади сечений крон и компонентов фитомассы полога..... | 81 |
| 3.2.4. Оценка активной фитомассы древостоев..... | 85 |
| 3.3. Пространственная структура древостоя и подроста. | 86 |
| 3.4. Влияние ценотической напряженности на древостой и подрост | 92 |
| 3.4.1. Предельная дистанция включения окружающих деревьев в учет затенения..... | 92 |
| 3.4.2. Оценка роли ценотической напряженности в росте деревьев сосны обыкновенной | 93 |
| 3.4.3. Влияние ценотической напряженности на скорость роста подроста..... | 95 |
| 3.4.4. Оценка влияния ценотической напряженности на геометрические параметры крон (рост кроны по радиусу, рост ветвей и формирование асимметрий кроны) | 96 |
| 3.5. Заключение по разделу. | 99 |
| Глава 4. Строение и продуктивность напочвенного покрова и возобновления..... | 101 |
| 4.1. Факторы формирования напочвенного покрова на уровне выдела (фоном)...... | 101 |
| 4.1.1. Послепожарное восстановление напочвенного покрова в сообществах с разным запасом и типом возрастной структуры | 104 |
| 4.1.2. Стадии сукцессии для разновозрастных сосняков. | 105 |
| 4.1.3. Стадии сукцессии для условно-одновозрастных сосняков. | 105 |
| 4.2. Факторы формирования напочвенного покрова на локальном уровне | 106 |
| 4.3. Продуктивность и содержание основных биогенных элементов в напочвенном покрове | 111 |
| 4.4. Толщина подстилки и общая продукция напочвенного покрова. | 115 |
| 4.5. Численность и структура подроста..... | 117 |
| 4.5.1. Общая численность подроста в связи с давностью пожара и строением древостоя | 117 |

| | |
|---|-----|
| 4.5.2. Поселение и развитие подростка на разных типах напочвенного покрова и субстрата..... | 120 |
| 4.5.3. Влияние ценотической напряженности на локальную плотность подростка | 123 |
| 4.6. Заключение по разделу | 125 |
| Глава 5. Основные факторы формирования структуры сообщества лишайниково-зеленомошных сосняков | 127 |
| 5.1. Древостой. | 128 |
| 5.2. Напочвенный покров..... | 130 |
| 5.3. Возобновление. | 132 |
| 5.4. Заключение по разделу. | 136 |
| Основные направления дальнейших исследований..... | 136 |
| Практические рекомендации | 137 |
| Выводы | 138 |
| Список литературы..... | 141 |
| Приложение..... | 158 |

Введение

Актуальность темы

Исследование направлено на изучение организации и функционирования лесных фитоценозов. Актуальность работы обусловлена тем, что в последние годы основные цели лесоуправления сместились с максимизации продукции древесины на приоритеты, связанные с сохранением биологического разнообразия и поддержания естественного развития лесных сообществ. Главным принципом устойчивого самовоспроизводства признается сохранение основных параметров и функций экосистем (Montreal Process, 1995). Одна из важнейших функций лесов - первичная продукция, которая в условиях изменяющегося климата является еще и ведущей экосистемной услугой по смягчению его последствий (Лукина и др., 2015). Оценка первичной продукции лесного сообщества не может быть выполнена лишь на основе традиционной таксации стволов, поскольку более половины углерода запасается в виде первичной продукции в активных частях фитомассы (короткоживущих, по сравнению со стволом дерева, структурах) – мелких ветках, листве (Schlesinger & Lichter, 2001) и живом напочвенном покрове. Отсутствие или неполнота сведений о данных компонентах фитомассы порождает значительные неопределенности в оценках бюджета углерода (Luo et al., 2015; Metsaranta et al., 2018). Накопление эмпирических данных о продукционной структуре сообществ является необходимым этапом разработки экосистемных моделей, используемых при прогнозировании роли лесов в глобальном углеродном цикле (Осипов, Бобкова, 2019).

Продукционная структура лесного фитоценоза неразрывно связана с динамикой и пространственным строением (геометрией) сообщества, которые во многом определяются сложной системой взаимодействий организмов между собой и средой обитания. Поэтому одна из основных задач, возникающих при описании процессов в фитоценозе – оценка связи роста и размера особей с непрерывными пространственными переменными, задающими внешние для растения изменения абиотической среды (Комаров, 2004). Таким образом, геометрические параметры сообщества могут быть использованы для описания взаимодействий между компонентами, так как определяют объем ресурсов, доступный для отдельных особей. Через перераспределение доступных ресурсов взаимодействия ведут к изменению хода роста и отпада компонентов сообщества, что, в свою очередь, преобразует и его пространственную структуру (Грбарник, 2007).

Изучение динамики и пространственной структуры фитоценозов обладает рядом особенностей, связанных со спецификой изучаемого объекта. Динамика сообществ носит вероятностный характер, поскольку случайные процессы играют существенную роль как в

ходе заселения территории, так и в дальнейшей сукцессии (Комаров, 2004), а строение фитоценозов должно изучаться на разных уровнях из организации (Wiens, 1997; Turner et al. 2001) - от уровня отдельных веток (или куртин напочвенного покрова) до растительного покрова на уровне ландшафта (Lertzman and Fall, 1998). Фоновое и локальное строение сообществ формируется под действием факторов разного уровня, накладывающихся друг на друга, что обуславливает сложность пространственной структуры. Грабарник П.Я. (2007) предлагает выделять три основных уровня изучения и моделирования сообществ: уровень отдельного дерева (локальный), ценотический и ландшафтный. Локальный уровень описывается пространственной геометрией особи. На ценотическом (фоновом) уровне, сопоставимом с масштабом лесотаксационного выдела, изучают строение, динамику и продукцию сообщества в целом в однородных абиотических условиях.

Понимание основных механизмов, регулирующих продукцию в экосистемах, является основой для управления углеродным бюджетом и разработки методов адаптивного лесопользования, направленных на смягчение негативных климатических изменений (Щепаченко и др. 2017; Schaphoff et al., 2016). Пространственное строение ценозов в значительной мере определяет уровень неоднородности местообитаний, и, следовательно, общий уровень биологического разнообразия (Steijlen and Zackrisson, 1986). Постановка целей и задач данного исследования обусловлена необходимостью разработки научно обоснованных мер по сохранению и воспроизводству гибкой устойчивости, продуктивности и биологического разнообразия бореальных лесов.

Работа посвящена анализу надземной пространственной и продукционной структуры лесных фитоценозов и факторов ее формирования, в том числе, оценке взаимодействий между компонентами фитоценоза (внутри древостоя, между древостоем, подростом и напочвенным покровом), происходящих на разных стадиях восстановительной сукцессии после низовых пожаров (от 6 до 80 лет) в лишайниково-зеленомошных сосняках подзоны средней тайги Карельского лесного района.

Цели и задачи исследования

Основной целью работы являлась оценка факторов, определяющих пространственную структуру, динамику и продуктивность лишайниково-зеленомошных сосняков средней тайги Карельского лесного района. Поставленные задачи:

- 1) Анализ пространственного строения и геометрии полога древостоя и подроста лишайниково-зеленомошных сосняков
- 2) Оценка продукционной структуры надземной фитомассы - древесного яруса, травяно-кустарничкового и лишайникового ярусов
- 3) Анализ факторов, влияющих на формирование напочвенного покрова
- 4) Исследование возобновления древостоя
- 5) Анализ восстановления растительности лишайниково-зеленомошных сосняков после низовых пожаров разного срока давности

Научная новизна работы

Получены новые сведения об особенностях формирования пространственной структуры древостоя и подроста лишайниково-зеленомошных сосняков в ходе восстановления после нарушений. Разработана и апробирована новая методика для оценки параметров активной фитомассы (хвои, веток кроны) сосны, с помощью которой построены модели зависимостей между ними и таксационными показателями деревьев. Получены новые для района данные по структуре и динамике первичной продукции лишайниково-зеленомошных сосняков с древостоем в возрасте от 20 до 250 лет. Установлены закономерности пространственного распределения надземной фитомассы и продукции древостоя и подроста. Предложена концепция ценотической напряженности, позволяющая оценить степень трансформации экологических факторов на базе геометрии сообщества. С использованием данной концепции построены модели, позволяющие связать основные размерные показатели крон деревьев и подроста в связи с геометрией сообщества. Получены количественные оценки значимости факторов, определяющих развитие возобновления и напочвенного покрова после низовых пожаров при разных сроках давности. Выявлены и количественно охарактеризованы особенности этих процессов при разной возрастной и пространственной структуре древостоя для района исследований.

Достоверность полученных результатов обеспечивается комплексным подходом к решению поставленных задач, большим объемом полевых материалов и применением современных методов анализа полученных данных.

Теоретическая и практическая значимость

Полученные результаты характеризуют роль нарушений и пространственного строения лишайниково-зеленомошных сосняков в формировании структурного разнообразия, циклов биогенных элементов, продукционной структуры фитоценоза и ходе возобновительного процесса. Предложенные методики, собранные данные и регрессионные модели, полученные для оценки продукции полога (скелета кроны, хвои) и напочвенного покрова применимы для расчета показателей активной фитомассы и распределения биогенных элементов на уровне сообществ. Разработанная нами методика позволяет дать оценку годичного опада активной фитомассы древостоя, что дает возможность проследить формирование подстилки и поток углерода в почву. Выявленные закономерности могут быть использованы при планировании устойчивого лесопользования и совершенствования его нормативно-методической базы, в том числе, для разработки оптимальных методов лесовосстановления, повышения уровня биоразнообразия и аккумуляции углерода в лесных ландшафтах. Ключевые особенности структуры разновозрастных сосняков лишайниково-зеленомошных могут быть использованы в качестве эталона при планировании многоцелевого лесопользования с сохранением постоянного лесного покрова (continuous cover forestry), в том числе, в защитных лесах и рекреационных зонах, для реставрации нарушенных лесных ландшафтов, для предотвращения формирования пустошей на месте сплошных рубок.

Защищаемые положения

1. Пространственное строение растительности лишайниково-зеленомошных сосняков Карельского лесного района зависит от давности низовых пожаров и во многом определяется состоянием старшего поколения древостоя.
2. Для оценки первичной продукции лесного сообщества необходимы новые подходы к оценке характеристик, отражающих обилие активной части фитомассы (олиственные побеги и живой напочвенный покров).
3. Геометрия и продукционная структура лишайниково-зеленомошных сосняков формируется под влиянием взаимодействий в древесном пологе.
4. Возобновительный процесс (поселение, выживание и плотность подроста) тесно связан со строением напочвенного покрова и мощностью лесной подстилки, которые, в свою очередь, зависят от давности низового пожара и влияния древостоя.

Благодарности Автор выражает глубокую признательность Тиходеевой М.Ю., Ястребову А. Б. за руководство работой и организацию полевых исследований, Ипатову В.С., Василевичу В.И., Горшкову В.Г., Суминой О.И. и другим сотрудникам СПбГУ и БИН РАН за консультации, ценные замечания и советы, Особая благодарность - Орешкину Д., Осипову Д., Купрюхиной М., Кушневской А. и другим коллегам и студентам, участвовавшим в экспедиционных исследованиях и сборе полевых данных. Работа выполнена при поддержке грантов RSI, РФФИ, Фонда Нансена, Общества естествоиспытателей Санкт-Петербурга.

Номенклатура сосудистых растений дана по С.К. Черепанову (1995), листостебельных мхов – по М.С. Игнатову и О.М. Афониной (Ignatov, Afonina, 1992), лишайников – по O. Vitikainen et al. (1997).

Список принятых сокращений

ОР – относительно-разновозрастный (древостой): представлены две или несколько поколений (возрастных когорт) деревьев

УО – условно-одновозрастный (древостой): представлены в основном деревья, различающиеся по возрасту не более, чем на 40 лет.

ЦН – центическая напряженность

НРР – чистая первичная продукция

ФМ – активная фитомасса

ККО – корень кубический из объема кроны

ДВН – диаметр ствола на высоте груди

Условные обозначения для доминантов напочвенного покрова

| | |
|-----|-----------------------------------|
| Out | Отсутствие яруса |
| A | <i>Cladonia arbuscula</i> |
| R | <i>Cladonia rangiferina</i> |
| T | Послепожарные <i>Cladonia</i> sp. |
| S | <i>Cladonia stellaris</i> |
| U | <i>Cladonia uncialis</i> |
| D | <i>Dicranum polysetum</i> |
| P | <i>Pleurozium shreberi</i> |
| K | <i>Polytrichum</i> sp. |
| V | <i>Vaccinium vitis-idaea</i> |
| C | <i>Calluna vulgaris</i> |
| M | <i>Vaccinium myrtillus</i> |

Глава 1. Основные направления изучения структуры и динамики лесных сообществ

1.1. Динамика лишайниково-зеленомошных сосняков

Изучение и моделирование структуры и динамики растительных сообществ обладает рядом особенностей, связанных со спецификой изучаемого объекта (Комаров, 2004):

1) динамика сообществ носит вероятностный характер, тк случайные процессы играют существенную роль на всех этапах заселения территории и дальнейшей сукцессии (в т.ч. разнообразие особей, микромозаичность условий и пр.).

2) необходимо учитывать пространственную организацию изучаемых объектов, так как растения неподвижно расположены, а взаимодействия между ними и особенности возобновительного процесса определяются особенностями взаимного размещения и размерами растений;

3) рост особей во многом обусловлен непрерывными пространственными переменными, задающими внешние для растения изменения абиотической среды

4) компоненты сообщества и их развитие может быть описаны в виде дискретных состояний, в которых ростовые процессы специфичны для каждой стадии и категории.

Рассмотрим эти пункты более подробно.

Лишайниково-зеленомошные сосняки подзоны средней тайги Карельского лесного района произрастают на скалистых субстратах или на бедных флювиогляциальных и аллювиальных песчаных отложениях с подзолами иллювиально-железистыми. Это лесные сообщества с разреженным древостоем, разнообразные по своей структуре и мелкомасштабной гетерогенности (Aaltonen, 1919). Они характеризуются периодически повторяющимися низовыми пожарами низкой и средней интенсивности (Zacrisson 1977, Kuuluvainen & Rouvinen, 2000; Drobyshev et al. 2004 и др.). Средний оборот пожаров в сосняках разных регионов составляет от нескольких десятилетий до нескольких сотен лет (Gromtsev, 2002; Валлениус и др., 2009; Wallenius et al., 2010). Древостой и подрост данного типа леса слагаются практически исключительно сосной (*Pinus sylvestris* L.). Напочвенный покров в основном образован кустарничками *Vaccinium vitis-idaea* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., лишайниками *Cladonia* spp. (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. rangiferina* (L.) Weber ex F.H.Wigg., *C. uncialis* (L.) Weber ex F.H.Wigg., *C. stellaris* (Opiz) Pouzar & Vezda, *Cetraria islandica* (L.) Ach, зелеными мхами *Pleurozium*

shreberi (Brid.) Mitt, *Dicranum* spp., политриховыми мхами *Polytrichum juniperinum* Hedw., *P. piliferum* Hedw. и пр. (Steijlen, Nilsson & Zackrisson, 1995).

Сухие сосняки, в силу своих особенностей, подвержены частым низовым пожарам (Zackrisson 1977; Санников, Санникова, 1985; Листов, 1986; Кулешова и др., 1996; Gromtsev 1996, 2002): по горимости они занимают первое место среди лесных сообществ (Валендик, Матвеев, Софронов, 1979; Листов, 1986). Согласно данным О. Zackrisson (1977), А. Gromtsev (1996), А. Громцева, (2008) низовой пожар в данных сообществах происходит в среднем раз в 30-100 лет. Хотя в настоящее время, благодаря комплексу противопожарных мероприятий, пожары и не принимают таких масштабов, как в прошлом, но существенно повысилась частота возгораний, что связано с прокладкой дорог, расширением вырубок и иной деятельностью человека (Горшков, 1998; Кобяков и др., 2018).

Нарушения (преимущественно пожары) являются основным фактором естественной динамики бореальных лесов (Runkle, 1985; Gromtsev 2002; Lilja et al. 2006). Режим нарушений характеризуется рядом параметров, таких как размер, тип, частота и интенсивность, которые прямо влияют на ход возобновления, а также пространственно-временные особенности накопления биомассы и отпад (Pickett et al. 1985; Runkle 1985; Fraver & White 2005; Nagel & Diaci 2006). Пирогенез является одним из факторов, изменяющих морфологические и физические свойства почв бореальных лесов. Наибольшей трансформации при пожарах подвержено органическое вещество экосистем. При низовых пожарах выгорают подстилка, верхние гумусовые горизонты, корни и корневой детрит, изменяется вклад различных компонентов опада в биогеохимический цикл, увеличивается доля компонентов с высокой степенью разложения. Происходит деструкция гемицеллюлоз, при более высоких температурах разрушается структурированная целлюлоза и лигнины. Пожары снижают количество гумуса в верхних горизонтах почв. Возможно изменение морфологических свойств, кислотности почв, микроклиматических условий (Думов, Gabov, 2014). Различия в физико-химических свойствах иллювиально-железистых подзолов, пройденных пожаром, проявляются в увеличении значения рН и степени насыщенности основаниями в пирогенном подгоризонте подстилки. В почве наблюдается увеличение кислотности в минеральных горизонтах. Потемнение верхних минеральных горизонтов почв на гари сопровождается увеличением содержания в них общего углерода и азота. Влияние пожара прослеживается приблизительно до глубины 20-30 см. (Дымов и др., 2014).

При низовом пожаре происходит выгорание напочвенного покрова, кроме того, под воздействием пирогенного фактора сгорает и минерализуется подстилка и опад, что обогащает субстрат биогенными элементами. Такое воздействие наряду с благоприятным

изменением субстрата облегчают поселение проростков и улучшают развитие подроста, что способствует интенсивному послепожарному возобновлению сосны (Санников, Санникова, 1985; Санников, 1992; Zackrisson et al, 1996; Linder et al., 1997; Oleskov & Sahlen 2000; Hille and Ouden, 2004). При восстановлении сообщества происходит формирование нового поколения древостоя (Мелехов, 1980; Кулешова и др., 1996). Подрост сосны сохраняет чувствительность камбия к новым низовым пожарам примерно до возраста 45 лет, пока не разовьется толстая корка в нижней части ствола (Sidoroff et al., 2007). Верховые пожары и сплошные рубки способствуют формированию одновозрастных древостоев, тогда как следствием повторяющихся низовых пожаров является мультимодальное возрастное распределение деревьев (Zackrisson et al., 1995; Wirth et al. 1999; Angelstam & Kuuluvainen, 2004; Tanskanen et al., 2005), соответствующее относительно разновозрастным древостоям (Зябченко, 1984). Пространственная структура древостоя и подроста в сосняках, а также роль нарушений и взаимодействий в ее формировании ранее не исследовались.

Послепожарная (постпирогенная) динамика напочвенного покрова лишайниково-зеленомошных сосняков неоднократно служила темой для исследований (Ипатов и др. 1995; Самойлов, Ипатов, 1995; Gorshkov, Bakal, 1996; Горшков и др. 2000; 2005, 2007, 2009, 2012). На первой стадии на обнажившемся субстрате и обгоревшей подстилке поселяются и развиваются *Calluna vulgaris* (L.) Hull. и пионерные мхи: *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., виды рода *Polytrichum* (*Polytrichum piliferum* Hedw., *P. juniperinum* Hedw. и др.), далее регистрируются виды *Cladonia* (в т.ч. *Cladonia deformis* (L.) Hoffm., *C. cornuta* Hoffm., *C. crispata* (Ach.) Flot., *C. coccifera* (L.) Willd., *C. macrophylla* (Schaer.) Stenh. и др.), которые могут развиваться поверх отмирающего *Polytrichum sp.*, далее появляются виды промежуточных стадий сукцессии *Cladonia uncialis* (L.) Webereh F.H.Wigg. которые, в свою очередь, сменяются синузиями зелёных мхов (*Pleurozium shreberi* (Brid) Mitt., *Dicranum polysetum* Sw. и др.) и кустистых лишайников (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. mitis* (Sandst) Hustich, *C. rangiferina* (L.) Nyl., *C. stellaris* (Opiz.) Brodo). Одновременно происходят изменения в травяно-кустарничковом ярусе – температурное воздействие наряду с благоприятным изменением субстрата способствует интенсивному возобновлению вереска (*Calluna vulgaris* (L.)) и брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.). В ходе сукцессии снижается участие толокнянки (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.) и вереска (*Calluna vulgaris* (L.) Hull). Отмечается, что ход послепожарной сукцессии напочвенного покрова лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сосняков отличается значительной определенностью: в разных климатических условиях после пожаров и рубок прослеживаются одни и те же стадии сукцессии. В целом в этих сообществах при

увеличении давности нарушений регистрируется постепенное вытеснение лишайников из мохово-лишайникового яруса. Относительная детерминированность хода сукцессии связана с различием адаптивных стратегий видов (Магомедова, 1981; Самойлов, Ипатов, 1995), при этом основным механизмом сукцессии является постоянное преобразование экотопа, выражающееся в накоплении разлагающегося органического вещества и увеличении мощности подстилки (Кулешова и др., 1996, Горшков и др. 2003). Однако, качественное описание хода сукцессий не объясняет причин динамики растительности. В этой связи актуальны исследования, направленные на изучение функционирования фитоценозов.

В число анатомо-морфологических адаптаций, способствующих освоению сосной сухих олиготрофных пожароопасных местообитаний, входят: термоизоляция базальной части ствола мощным слоем корки, способность к засмолению повреждений ствола, относительно высокое расположение крон, а также склероксероморфизм хвои (Тахтаджян, 1956). Сосна формирует обширную мощную и обширную корневую систему (Бобкова и др., 1987; Ярмишко, 1997). Основная масса микоризных сосущих корней расположена в аккумулятивном горизонте, непосредственно под подстилкой. Такие особенности корневой системы позволяют сосне улавливать значительную часть осадков (Орлов, Кошельков, 1957; Тиходеева, 2011).

Считается, что возгорание сосняков провоцируется накоплением опада, содержащего терпеноиды, а также обильным содержанием эфирных масел в листьях верескоцветных кустарничков, доминирующих в напочвенном покрове. Послепожарному возобновлению сосны способствует массовое (хотя и не облигатное, как у *Pinus banksiana*, *P. rigida* и других североамериканских сосен) раскрытие шишек и высыпание семян после прохождения фронта пожара (Санников, Санникова, 1985; Санников, 1992).

Статус сосняков подобного типа в рамках динамической классификации остается дискуссионным. В частности, фрагменты всех без исключения стадий послепожарного возобновления сохраняются и в старовозрастном сосняке, причем не как реликты смены, но как элементы регулярной мозаики напочвенного покрова, обусловленные локальными различиями в освещенности и (отчасти) в мощности и химизме опада (Gorshkov, BakkaI, 1996). Например, «раннесукцессионный» вид *Calluna vulgaris* характерен именно для участков под кронами наиболее старых сосен (Ястребов, 1993). Видимо, лишайниково-зеленомошные сосняки способны к неограниченному самовозобновлению без каких-либо промежуточных стадий; в связи с чем многие считают их (на всех стадиях восстановления в целом) единым экотопическим климаксом (Ипатов, Кирикова, 1997; Кучеров, Загидуллина, 2001). В рамках синдинамической терминологии такие леса можно считать

топоэдафическими климаксами (отчасти и циклическими пирогенными субклимаксами) (Корчагин, 1954, Кучеров, Зверев, 2012).

С точки зрения классического лесоводства, таежные сосновые боры потенциально должны сменяться климаксовыми ельниками, и эту смену предотвращают лишь периодически повторяющиеся пожары (Санников, 1992; Громцев, 1993; Маслов, 2002). По нашему мнению, такие выводы связаны с недостаточным контролем однородности почвенных и географических условий – т.е. в одну выборку попадают сообщества, сформированные на разных почвообразующих породах. Даже при строгой лесопожарной охране (например, в небольших по площади заповедниках) такая смена наблюдается лишь на моренных супесях, тогда как на песках даже при наличии подпологового подроста ели в верхний ярус древостоя выходят лишь считанные деревья. Такие длительно устойчивые сосняки с примесью ели (до 20 % от общего запаса стволовой древесины) характерны для южной и средней Карелии (Яковлев, Воронова, 1959) для супесчаных почвообразующих пород. Для флювиогляциальных песков южной и средней тайги Фенноскандии, Балтии и Русской равнины, где распространена европейская ель *Picea abies*, отсутствие смены легко объяснить меньшей (в данных условиях) конкурентоспособностью этого вида на песчаных почвах сравнительно с сосной.

Различные природные сообщества по-разному восстанавливаются после внешних нарушений (Юрцев, Кучеров, 1995). Одни из них (в особенности редкие сообщества реликтовой природы) исчезают безвозвратно. Другие – и таких большинство – для своего восстановления нуждаются в предварительном восстановлении свойств местообитания временными (серийными) сообществами, существующими на нарушенной территории тот или иной (зачастую длительный) отрезок времени и в совокупности формирующими сукцессионный ряд; со временем свойства местообитания становятся близки к начальным настолько, что оказывается возможным формирование сообщества исходного типа. Такой способ восстановления, полностью или частично описываемый кlementсовской моделью благоприятствования в ходе сукцессии (Connell, Slatyer, 1977; Connell et al., 1987; Walker, Chapin, 1987), присущ многим сообществам завершающих стадий экогенетических смен, вплоть до соответствующих климаксов. Наконец, существуют сообщества, способные к *автогенезу* – непосредственному самовосстановлению (МакМагон, 1982), минуя промежуточные сукцессионные стадии. Такой способ характерен для пионерных, а также – что важнее – и для некоторых «зрелых» сообществ, занимающих достаточно продвинутое положение в рядах смен. Раз возникнув в ходе первичной смены, подобные сообщества, как правило, не нуждаются в предварительном преобразовании биотопа иными сообществами

для своего восстановления после повторных нарушений; более того, они проявляют тенденцию к *несменяемости* сообществами последующих стадий экогенетического ряда. Будучи сериальными, эти сообщества оказываются порой «устойчивее» так называемых климаксовых. Сообщества, возобновляющиеся путем автогенеза, приурочены как правило к экстремальным условиям (крайне бедные, сухие или холодные условия), в которых способен существовать весьма ограниченный набор видов. Восстановление путем автогенеза характерно, например, для сообществ тундр (Muller, 1952; МакМагон, 1982; Mattews, Whittaker, 1987), а также пустынь, что объясняют особенностями климатических режимов соответствующих биомов (МакМагон, 1982) либо экстремальностью условий среды в целом (Svoboda, Henry, 1987), но может быть присуще и лесным сообществам, в частности, бореальным светлохвойным формациям, развивающимся в крайне бедных почвенных условиях. Динамика лишайниково-зеленомошных сосняков является ярким примером самовосстановления. Некоторые авторы полагают, что лишайниково-зеленомошные сосняки, как отдельный тип леса, исторически сформировались именно под влиянием пожаров и представляют собой сообщество в состоянии «катастрофического климакса» (Санников, Санникова, 1985; Листов, 1986; Кулешова и др., 1996). По нашему мнению, по своей природе сухие сосняки близки экзогенно стабилизированным субклимаксам, суверенизировавшимся в процессе филоценогенеза в определенных экотопических условиях. Механизмы интеграции обеспечивают быстрое самовосстановление сообщества после крупных нарушений без сукцессионной смены (Кучеров, Загидуллина, 2001).

1.2. Пространственное строение лесных сообществ

Изучение пространственной структуры может дать ценную информацию о процессах и механизмах, обеспечивающих существование и динамику сообществ (Lan et al. 2012). На уровне сообществ одним из важных объектов изучения является пространственное размещение составляющих их элементов. Пространственное строение древостоя и возобновления является важным фактором, регулирующим ряд динамических процессов в лесной экосистеме (Kuuluvainen & Rouvinen, 2000). Характер пространственных распределений и исследуемых процессов зависит от уровня масштаба, на котором проводится исследование (Jensch et al., 2002).

Фоновым фактором, определяющим развитие сообщества на уровне выдела и выше, являются крупные нарушения. История нарушений играет большую роль в возобновительном процессе и формировании возрастной структуры леса (Hytteborn et al., 1987; Zackrisson et al., 1995; Jonsson, 1995; Bergeron, 2002; Kuuluvainen, Greenfel, 2012;

Kuuluvainen, Greenfell 2012; Kuuluvainen, 2016, 2018). Пространственная мозаика сообществ в большой мере определяется частотой и площадью нарушений, произошедших в прошлом (Reed, 2001; Drobyshev et al., 2004: 2014; Загидуллина, Дробышев, 2017). Как отмечалось выше, формирование бореальных лесов неразрывно связано с пожарами. Периодические лесные пожары влияют на развитие, структуру и мозаику северных хвойных лесов больше, чем какие-либо другие факторы (Rowe & Scotter, 1973; Goldammer & Furyaev, 1996).

Низовые пожары являются одним из важнейших факторов, регулирующих возобновление (Zackrisson, 1977). Сходное влияние оказывают рубки, поскольку при данном воздействии не только изымается зрелый древостой, но также нарушается целостность напочвенного покрова, что благоприятствует поселению проростков сосны (Санников, Санникова, 1985). Верховые пожары и сплошные рубки способствуют формированию условно-одновозрастных древостоев (УО), тогда как следствием повторяющихся низовых пожаров является мультимодальное возрастное распределение деревьев (Zackrisson et al., 1995; Angelstam & Kuuluvainen, 2004), соответствующее относительно разновозрастным древостоям (ОР) (Зябченко, 1984). Старовозрастные сосняки естественного происхождения, длительное время не подвергавшиеся воздействию пожаров, характеризуются сложной возрастной и пространственной структурой. В таких сообществах значительная доля особей появляется спустя длительное время после пожара (Steijlen & Zackrisson, 1986; Zackrisson et al., 1995). Неоднородность (разновозрастный полог, группы подроста, мозаичность напочвенного покрова) выявляется в сообществе на фоновом (сопоставимом с таксационным выделом) и на локальном уровне (до 10^3 м^2). Пространственная структура локального уровня в сосняках данного района, а также роль нарушений и взаимодействий между компонентами сообщества в ее формировании ранее не исследовались.

1.3. Оценка взаимодействий между компонентами сообщества

Отправной точкой служит постулат о соответствии структуры системы процессам, протекающим в ней (Маргалев, 1992). Таким образом, оценка взаимного влияния компонентов сообщества (взаимодействий) может основываться на детальном анализе пространственной структуры сообществ. Термин “взаимодействия” понимается нами достаточно широко - это воздействия компонентов сообществ друг на друга и реакция на них. Оценка взаимодействий проводится на основании оценок влияния i - компонента и реакции j - компонента на данное воздействие (Ястребов, 1993; Ястребов, Познанская, 1993; Ипатов, Кирикова, 1997; Weiner 1984; Pendrige, Walker 1986; Arriaga, Franco, Sarukhan 1988; Kuuluvainen, Pukkala, 1989; Stoll et al. 1994; Peterson, Squiers, 1995; Grace & Platt, 1995 и др.).

Для формирования растительных сообществ наибольший вес, по всей вероятности, имеют экологические взаимодействия, возникающие вследствие трансформации растениями основных экологических факторов и среды в целом. Качественные параметры взаимодействий такого рода носят неспецифический характер, не зависящий от конкретных видов растений (Ипатов, Кирикова, 1997). В связи с этим основные механизмы формирования локальной пространственной структуры сообществ можно объяснить относительно немногими типами взаимодействий, что позволяет выявить и количественно оценить наиболее значимые из них.

Взаимодействия между компонентами сообществ, в т.ч. в лишайниково-зеленомошных сосняках неоднократно служили объектом исследований, в которых показано, что древостой и растительность нижних ярусов влияют на возобновление, а состав и строение подкроновой растительности связаны с пологом (Ипатов, Кирикова, 1986; Kuuluvainen, Pukkala, 1989; Pukkala et al., 1993; Ястребов 1993, 1996; Ястребов Лычаная, 1993; Kuuluvainen, 1994; Орешкин, 2000, 2002; Ипатов, Лебедева, Тиходеева, 2007, 2014, 2016, 2017). Однако, взаимосвязи в сообществе с учетом давности нарушений анализируются лишь в отдельных работах (Ипатов, Кирикова, 1981; Morneau, Payette, 1989; Ипатов и др., 1995; Баккал, Горшков, 1998). Остаются актуальными количественная оценка и моделирование данных взаимосвязей, поскольку одна их основных задач, возникающих при описании процессов в фитоценозе – оценка связи роста особей с непрерывными пространственными переменными, задающими внешние для растения изменения абиотической среды (Комаров, 2004). Для этих целей часто используется понятие «конкуренция», куда относят любые неблагоприятные влияния растений друг на друга (Ипатов, Кирикова, 1997). Столь широкая трактовка понятия делает его неэффективным при анализе взаимоотношений. Дж. Харпер, учитывая эти обстоятельства, предложил термин "интерференция" для обозначения неблагоприятных влияний, которые возникают при взаимодействии растений, считая, что конкуренцию следует ограничить более узким кругом явлений (Harper, 1977; Weiner, 1982; Peterson, Squiers, 1995; Ипатов, Кирикова, 1997). При строгом описании взаимодействий в растительном сообществе употребление понятий “конкуренция” и “интерференция” оказывается не очень удачным, поскольку эти термины, во-первых, обозначают процесс, не ограничивая его временными рамками, а во-вторых, объединяют в себе и влияние (причину), и реакцию на него (следствие). Во избежание возникновения неопределенностей такого рода мы не будем пользоваться данными терминами, поскольку при описании функциональной организации фитоценозов возникает необходимость хотя бы приблизительно развести причины и следствия.

Удачным понятием, позволяющим описать влияние компонентов фитоценоза, на наш взгляд, является понятие фитогенного поля. Основное влияние особей друг на друга в растительном сообществе осуществляется посредством изменения особями среды, в частности, путем перераспределения ресурсов (Ипатов, Кирикова, 1997). Пространство, в пределах которого среда изменена отдельной особью, называется фитогенным полем. Понятие о фитогенном поле, как о пространстве, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения, впервые было сформулировано А.А. Урановым в 1965 г. Понятия, близкие к фитогенному полю, были предложены Б.А. Быковым (1957) - фитосфера, В.В. Плотниковым (1979, 1984) - полигон влияния особи, С.М. Разумовским (1981) - биополе. В определении фитогенного поля, данном А.А. Урановым (1965) не отражены механизмы его формирования. Оно является интегральной характеристикой, образуется в результате ряда разнообразных воздействий растений на среду: затенение, перехват элементов минерального питания и влаги в почве, перераспределение осадков и др. В последующих работах, посвященных проблеме фитогенного поля, Уранов и его сотрудники (Уранов, Михайлова, 1974; Михайлова, 1975, 1977; Уранов, Григорьева, 1977; Заугольнова, Михайлова, 1978) определяют его как пространство, в пределах которого особь растения через изменение среды оказывает влияние на другие растения (их численность, размещение, жизненное состояние и пр.), т.е. выступает как пространство ценотического влияния растения.

Степень измененности среды может быть различна, поэтому можно говорить о напряженности данного поля - величине, определяющей силу воздействия особи на среду (Ястребов, 1996). Финскими исследователями введено понятие «Influence potential» (Kuuluvainen et al., 1993) для обозначения силы влияния всех растений в определенной точке сообщества (Крышень, 2000). Это соответствует введенному нами понятию «ценотическая напряженность» (Загидуллина, 1999; Zagidullina, 2000). Оценка ценотической напряженности в реальных сообществах осложняется тем, что степень трансформации отдельных экологических факторов часто не поддается непосредственному измерению. Но, по всей видимости, изменение комплекса факторов зависит от количества, размеров и размещения соседних особей (Weiner, 1984; Pendrige, Walker, 1986; Ястребов, Познанская, 1993; Ястребов, 1996). Таким образом, показатели, включающие данные параметры, в той или иной мере характеризуют ценотическую напряженность в сообществах и могут быть использованы при построении соответствующих моделей.

Для оценки ценотической напряженности в ценопопуляциях древесных пород необходим показатель интенсивности влияния окружающего древостоя. Существует два

основных подхода к разработке такого рода показателей. Первый подход связан с применением оптимизационных техник, тогда как второй основывается на умозрительных заключениях о форме зависимости силы влияния дерева от его размеров и расстояния до него. Рассмотрим оба подхода более подробно.

Первый подход к разработке показателей влияния деревьев заключается в изучении поведения растительности в пределах фитогенного поля особи (особей). В качестве примера можно привести работы Ю.И. Самойлова (1983), А.А. Маслова (1986), А.Б. Ястребова (1993, 1996), Т. Kuuluvainen et al., (1996); Treberg, Turkington (2010). Использование оптимизационных техник при разработке данного типа показателей требует больших объемов вычислений и адаптированной методики сбора материала. Кроме того, использование показателей, полученных на основании анализа реакции отдельных видов, может оказаться не очень корректным при оценке влияния сообщества на другие виды.

Базовое положение второго подхода заключается в том, что ценотическая напряженность, испытываемая особью, определяется размерами этой особи и характером окружающего древостоя (Ford, Diggle, 1981). Согласно G. G. Lorimer (1983), относительно простые показатели, включающие размеры особей и расстояния между ними, наилучшим образом объясняют ход роста отдельных особей и их пространственное расположение. К наиболее распространенным типам показателей ценотической напряженности относятся гипотетические площади питания дерева (Brown, 1965, Adlard, 1978 - цит. по: Lorimer, 1983) и характеристики индивидуальных зон влияния (фитогенных полей). Зона влияния каждого дерева возникает, как уже указывалось, вследствие трансформации среды. В связи с трудностью измерения интенсивности данного процесса чаще всего зону влияния принимают за окружность, пропорциональную диаметру ствола дерева, измеренному на уровне 130 см (DBH) (Bella, 1971).

Определение зон влияния осуществляется путем определения площади питания растений, когда растения размещены нерегулярным образом, размеров и конфигураций фитогенных полей. Показатели зон влияния деревьев или фитогенных полей (Лашинский, 1975; Котов, 1982, 1983; Weiner, 1984; Санников, Санникова, 1985; Pendrige, Walker, 1986; Szwagrzyk, 1992; Ястребов, Познанская, 1993; Wilson, Magure, 1996; Лебедева, Тиходеева, Ипатов, 2005, 2006) имеют следующий вид:

$$I = \frac{kS^n}{D^m} \quad ;$$

где I - оценка влияния, S - размерная характеристика дерева, D - расстояние до дерева, k - коэффициент, n и m - показатели степени. К достоинствам такого рода показателей можно

отнести простоту их расчета, однако, имеется и существенный недостаток - подбор вида зависимости в этих показателях основывается лишь на предположениях. Поэтому, чтобы выбрать наиболее подходящий, требуется провести сравнение нескольких их вариантов (Котов, 1982; Penrige, Walker, 1986; Ястребов, Познанская, 1993;).

По нашему мнению, при использовании данного типа показателей возникают некоторые проблемы. Во-первых, появляется необходимость обосновать расстояние (D_{lim}), за пределами которого влиянием окружающего древостоя можно пренебречь (Lorimer, 1983). По мнению J. Weiner (1982, 1984), P. Stoll et al. (1994), при расчете показателей ценотической напряженности необходимо и достаточно учитывать только непосредственное окружение особи. Некоторые исследователи уходят от данной проблемы, задавая расстояние D_{lim} директивно (Stoll et al., 1994). Такой подход представляется нам не совсем корректным, поскольку D_{lim} зависит от размеров как окружающих деревьев, так и особи, влияние на которую оценивается, а, следовательно, неодинаково для особей разного размера и разных видов древесных. Согласно G.G. Lorimer (1983), C.J. Peterson и E.R. Squiers (1995), одним из способов разрешения данного вопроса является подбор расстояния D_{lim} в зависимости от размерных характеристик особей для каждого вида древесных. Данное решение не представляется оптимальным, поскольку требует отдельных исследований и весьма проблематично в многовидовых древостоях.

Во-вторых, существует проблема выбора размерной характеристики дерева, на основании которой рассчитывается показатель вклада особи в ценотическую напряженность. Чаще всего, что вполне оправдано при получении массовых данных, предпочтение отдается наиболее простым в измерении характеристикам. При анализе конкурентной обстановки в древостоях в качестве размерной характеристики S из выражения (1) чаще всего используется диаметр ствола (ДВН), поскольку он прост для измерения и тесно связан с рядом морфометрических характеристик дерева (Усольцев, 1985, 1987; Ястребов, 1988).

Как показано А.Б. Ястребовым (1996) на примере лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии, фитогенное поле сосны обыкновенной формируется прежде всего за счет трансформации кроной светового режима, а также микроклиматических условий. Как указывают E. D. Ford, P.J. Diggle (1981) и X. Dai (1996), одним из основных ресурсов, за который идет конкуренция, в лесных экосистемах является фотосинтетически активная радиация (ФАР), а количество света, доступное особи, определяется пространственным расположением крон окружающих деревьев. Различия в ходе роста между особями светолюбивых видов в значительной мере определяются разницей в условиях освещения (Kuuluvainen et al., 1993). Как показали Ю.Л. Цельникер с соавт. (1993), у светолюбивых

видов деревьев развитие кроны в целом, как и отдельных ее структур, в значительной мере определяется условиями освещенности. Крона является динамичной системой, отражающей напряженность ценотической обстановки, поскольку формируется в результате параллельно протекающих процессов отмирания и нарастания побеговых систем (Трескин 1983; Ford, Ford, 1990). Соотношение этих процессов для каждой ветви определяется ее индивидуальным балансом ассимилятов, который зависит от пространственных координат ветви в кроне и окружающем древостое, и, соответственно, от ее освещенности (Артемов 1976, 1981; Цельникер и др., 1993). Следовательно, показатели ценотической напряженности, используемые для изучения формирования как полога в целом, так и отдельных крон, должны включать в себя информацию о характере распределения света в древостое.

Одним из важнейших параметров, оказывающих определяющее влияние на обилие и распределение напочвенного покрова, является характер кроны (Лебедева, Тиходеева, Ипатов, 2006, 2007). Размещение крон древостоя определяет световой режим, являющийся важным фактором, регулирующим возобновление сосны обыкновенной (Kuuluvainen, Pukkala, 1989; Pukkala et al., 1993; Kuuluvainen, 1994). Согласно Ford, Diggle (1981) и Lorimer (1983), хорошие результаты при прогнозировании скорости роста дерева можно получить, используя показатели, отражающие пространственное строение окружающего полога. Это представляется особенно значимым для светолюбивых видов, как сосна обыкновенная. В связи с этим для оценки влияния полога целесообразно использовать показатель ценотической напряженности, основным компонентом которого является оценка редукции освещенности растений в сообществе (далее – ЦН). Проверку воздействия ЦН также оптимально изучать на фотосинтетически активных органах, тк в отличие от диаметров стволов, кроны очень чувствительны к обнаружению конкуренции в древостоях. Расстояние, в пределах которого воздействие выявлялось для бореальных лесов – около 10 м (Stoyan and Penttinen, 2000, Getzin et al. 2008).

В исследованиях с использованием показателей напряженности фитогенных полей возникает проблема учета воздействия совокупности древостоя (Лашинский, 1975). В некоторых работах исследователи ограничиваются расчетом силы влияния ближайшего дерева (Котов, 1982). Но, по всей видимости, более приемлемой является оценка совокупного влияния древостоя. Оценкой, которую можно получить при непосредственных измерениях, может служить сквозистость (Ипатов и др., 1979). Однако, в связи с особенностями измерения, на основании сквозистости можно оценить влияние древостоя только для нижних ярусов сообщества. В качестве оценки совокупного влияния древостоя на особь древесного яруса чаще применяется сумма показателей, рассчитанных для

окружающих деревьев (Санников, Санникова, 1985; Hoppes, 1988; Ribbens, 1996) или их произведение (Ford, Diggle, 1981; Kuuluvainen et al., 1993). Однако, правомерность таких операций нельзя считать полностью доказанной. Например, А.А.Маслов (1983, 1986) и Logimer (1983) считают, что наложение фитогенных полей деревьев не сводится к их простому суммированию. К иным выводам пришел Ястребов А.Б. (1993), разработав систему показателей, обладающих свойством аддитивности (по крайней мере, для двух деревьев в сосняках).

Свойством показателя ценотической напряженности, важным для изучения фитоценоза в целом и отдельных его компонентов, должна быть возможность расчета его для любой точки пространства сообщества. Использование мгновенных оценок освещенности, получаемых с помощью люксметра, ограничено в силу их “точечности” во времени. Такая оценка влияния полога древостоя, как сквозистость (Ипатов и др., 1979) не является точечной, но ее, как и измерение освещенности с помощью люксметра, очевидно, невозможно осуществить для любой точки пространства сообщества.

Таким образом, несмотря на разнообразие показателей, разработанных для оценки влияния окружающего древостоя на рост особей, при анализе роли ценотического фактора в формировании древостоев возникает как ряд методических проблем, так и трудности, связанные с интерпретацией полученных результатов.

В целях изучения взаимодействий в древостое, отражающихся в структуре полога, и, следовательно, нижележащих ярусов сообщества, целесообразным представляется разработка показателя ценотической напряженности, обладающего следующими свойствами:

- имеющего четкую пространственную интерпретацию;
- характеризующего влияние окружающего полога;
- позволяющего выявить не только значимость, но и характер совместного влияния окружения (аддитивный, мультипликативный или иной);
- позволяющего обосновать расстояние, за пределами которого влиянием окружающего древостоя можно пренебречь.

1.4. Оценка и моделирование продукционных процессов

Перед лесной наукой возникают такие важные проблемы, как смягчение последствий изменения климата и адаптация к ним. Необходим баланс между производством древесины и обеспечением экосистемных сервисов, одним из важнейших является баланс углерода. Информация о запасах и потоках углерода важна для понимания текущего и будущего состояния углеродного цикла при изменении природопользования и климата (Hollinger,

2008). Для решения таких задач необходимы достаточно точные оценки фитомассы, а также их прогнозные оценки при различных сценариях лесопользования. Поэтому модели, определяющие фитомассу, являются ключевым компонентом таких измерений и оценок (Temesgen et al. 2015).

Информация о структуре фитомассы лесных сообществ используется также для характеристики лесных биологических ресурсов, при оценках направлений сукцессии и иных сторон лесообразовательного процесса. Помимо текущей актуальности, данные о фитомассе лесов обеспечивают получение пригодных для сравнений результатов, тк их сбор и обработка осуществляется на базе общих методических подходов. Статистическая обработка, как правило, основана на использовании регрессионных уравнений при выражениях связей между некоторыми таксационными признаками деревьев (диаметр на высоте груди, высота, протяженность кроны, площадь сечения заболони стволов под кроной или на высоте груди и др.), параметрами напочвенного покрова и фитомассой разных фракций и частей деревьев: ствол (древесина и кора), ветви, корни, листва, генеративные органы, надземная часть, общая фитомасса древостоя, напочвенного покрова и пр. (Уткин и др. 1988; Комаров и др. 2004). Такие зависимости выражаются в виде нормативов и моделей (таблиц, уравнений) для определения массы фракций деревьев и фитомассы древостоев, массы напочвенного покрова, сухостоя, валежа и гумуса и пр. Полученная на основе таких нормативов информация используется при решении различных научных и практических задач: для характеристики лесных ресурсов, при оценках направлений сукцессии и иных сторон лесообразовательного процесса (Уткин и др. 1996).

Желание получить разностороннюю информацию об объекте отражается в широком спектре измеряемых у модельных особей признаков, которые можно разделить на физиолого-биохимические, фенологические и морфологические (Злобин, 1970). Использование различных физиолого-биохимических критериев сопряжено со значительными трудностями и требует специального оборудования и затрат. Для получения фенологических данных необходимы длительные стационарные наблюдения (Карпов, 1969). Таким образом, физиолого-биохимические и фенологические признаки малоприспособлены для получения массовых данных при полевых исследованиях (Орешкин, 1997). Чаще для оценки состояния особи используют морфологические признаки. Они легче могут быть измерены и отражают всю совокупность жизненных процессов. Все морфологические признаки можно разделить с одной стороны на метрические и аллометрические, а с другой – на статические и динамические (Злобин, 1989). Метрические отражают массу и размер особи,

аллометрические - их соотношения. Динамические признаки характеризуют процесс роста особи.

Самой общей характеристикой роста служит масса особи и относительная скорость ее роста (Карманова, 1970; Злобин, 1989). Для подростка обычно пользуются показателями развития главной оси, к которым относятся высота растения и диаметр на уровне корневой шейки (Карманова, 1970; Санников, Санникова 1985; Ястребов, Познанская 1993). Скорость роста характеризуют вертикальным приростом или приростом по радиусу. Иногда вычисляют средний прирост за несколько лет (Злобин, 1970; Карманова, 1970; Ястребов, Познанская, 1993). Возможны оценки состояния фотосинтезирующих органов через массу надземной части особи, отдельные характеристики строения крон и развития листьев, параметры развития корневой системы (Карманова, 1970; Санников, 1970; Абажко, 1989; Ярмишко, 1997; 2009).

В качестве базовых параметров для моделирования чаще всего используются морфометрические параметры ствола, которые, согласно J. L. Harper (1977), В. А. Усольцеву (1985, 1988) являются интегральными показателями роста дерева, кумулятивной оценкой условий его произрастания в течение всего онтогенеза. Однако, важный фактор условий роста деревьев - ценотическая обстановка может существенно изменяться на протяжении их жизни. Для оценки изменений ценотических условий, происходящих в древостоях с возрастом необходимо выявить параметры дерева, аккумулирующие его реакцию на условия среды за некоторый, сравнительно небольшой промежуток времени. Такими параметрами для сосны, согласно В.А. Усольцеву (1985), могут служить фракции ветвей и хвои, образующие крону, так как они существуют в течение более ограниченного периода, и, таким образом, аккумулируют реакцию дерева на текущую обстановку в древостое. Еще более лабильны данные о приросте и опадении различных фракций фитомассы сообщества. Но непосредственный учет фракций фитомассы весьма трудоемок, требует рубки модельных деревьев, в связи с чем прямое получение таких данных для большого количества деревьев дорого и технически невозможно (Temesgen et al. 2015).

В полевых условиях также невозможно измерить весь спектр интересующих исследователя признаков из-за ограниченности времени и ресурсов. В этом случае нужно измерять метрические и наиболее информативные признаки, по значениям которых можно приблизительно оценить значения остальных параметров. Выделить такие признаки можно по результатам корреляционного, регрессионного, факторного анализа, анализа главных компонент (АГК). Для этого используется исследование модельных деревьев и построение

моделей, отражающих зависимости между компонентами фитомассы и метрическими параметрами деревьев (Злобин, 1970; Уткин и др., 1988; Усольцев, 2013).

Большое число работ посвящено моделированию развития отдельных ветвей и крон в целом. Одно из направлений направлено на изучение взаимосвязи роста кроны с другими продукционными показателями (запас и диаметр ствола), в т.ч. “модель трубок” (Shinozaki et al 1964). Показано, что рост по диаметру происходит в основном за счет продуктов фотосинтеза текущего года, тогда как прирост в высоту преимущественно зависит от запаса веществ, накопленных за предыдущий год (Kramer, Kozlovskiy, 1963...). Warning et al. 1982 было показано, что для теневыносливых хвойных наилучшее согласие с моделью получается при использовании суммарной поверхности хвои в качестве характеристики ассимиляционной части. В то же время, для светолюбивых пород лучше использовать соотношение массы листовой поверхности (хвои) и массы ствола (Attiwill, 1966; Загубе, Загубе, 1990; Усольцев, 2013, 2017, 2018 и др.). Ряд работ посвящен моделированию процессов формирования фотосинтетического аппарата деревьев на основании роста и развития отдельных ветвей (Ford, Ford, 1990). Модели, основанные на взаимосвязи общих показателей развития дерева и кроны, носят более общий характер и позволяют переходить на ценотический уровень (Тиходеева, 1993).

В моделировании первичной продукции лесов выделяются регрессионное и эколого-физиологическое направление. Эколого-физиологические модели используют зависимости и переменные, имеющие эколого-физиологическое значение. Они не дают возможности точно воспроизвести динамику объекта, но позволяют выяснить общие принципы его поведения. Линейные модели (регрессионные методы) представляющие собой статистико-эмпирические обобщения экспериментальных данных, широко используются в практике лесного хозяйства (Березовская и др. 1991).

При статистико-эмпирическом моделировании компонентов уравнения фитомассы на уровне деревьев выводятся путем измерения и взвешивания различных фракций фитомассы модельных деревьев и линейной или нелинейной регрессии (Baldwin, 1987; Parresol, 2001). Такие уравнения оценивают общую и компонентную фитомассу для отдельных деревьев на основе эмпирического отношения с более легко измеряемыми морфометрическими показателями (чаще всего это диаметр на высоте груди). Как виды уравнений (модели аппроксимации), так и выбор аргументов функций могут различаться, но основной признается аллометрическая функция (Березовская и др. 1991; Curtis, 2008; Temesgen et al., 2015). Попытка объяснить достаточно устойчивую связь между размерами органов в течение онтогенеза на уровне отдельных деревьев привела к формулировке «закона аллометрии»,

согласно которому подобие, как и соотношение между отдельными органами в ходе роста сохраняется и выражается степенной зависимостью:

$$y = a \cdot x^b$$

При логарифмировании она трансформируется в линейную:

$$\lg y = \lg a + b \cdot \lg x$$

При расчетах результатов на основе логарифмической функции используются специальные корректировочные процедуры, хотя последние обычно только в незначительной мере влияют на результаты.

При аллометрии на уровне отдельных деревьев обычно аппроксимируется зависимость массы фракций деревьев (Ph) от линейных размеров последних:

$$Ph = a \cdot (d^d h)^b,$$

где d — диаметр ствола на высоте груди, см, h — высота дерева, м. Часто аллометрическая функция используется в модифицированном виде, с самостоятельными коэффициентами для d и h . В этом случае уравнение регрессии принимает выражение:

$$Ph = a \cdot d^b h^c.$$

Аргумент функций y иногда упрощают до одного d , что правомерно для насаждений одинаковых классов бонитета. Для подроста в качестве аргумента функций нередко используется только показатель высоты (h). Реже используются уравнения квадратической и кубической параболы (Уткин и др., 1988; Уткин и др. 1996).

Модели, построенные для уровня насаждений, удобны для исследования роста на уровне выдела. В связи с неоднородностью распределения особей по площади естественных насаждений, оценка плотности древостоя, даваемая для крупных пробных площадей, может не всегда адекватно отражать свойства насаждения. При распределении деревьев, близком к случайному в пределах пробной площади, согласно В.Г. Суховольскому (1996), можно использовать для характеристики конкурентной обстановки в древостое его густоту (плотность).

Получение и сравнение табличных данных аллометрических уравнений на уровне древостоев представляет определенные трудности, поскольку в России при таксации лесов используется в основном методы среднего модельного дерева, дающий большую ошибку. К тому же и эти немногочисленные сведения о фитомассе модельных деревьев ранее не публиковались (Уткин и др. 1996). Значительное количество аллометрических зависимостей для отдельных деревьев и древостоев двухвойных сосен северной Евразии, было накоплено в рамках продукционных исследований В.А. Усольцевым с соавторами (Усольцев 2013, 2016,

Usoltsev et al. 2017, 2018, 2019 и др.), однако, данные по Карельскому лесному району в этой базе отсутствуют.

При исследовании объектов с измерениями с группирующим фактором (например для веток относящихся к одному дереву) используются смешанные линейные модели (mixed effects model, GLMM). Предполагается, что эффекты (предикторы), влияющие на зависимую переменную, можно условно разделить на два типа: фиксированные и случайные (Gelman, 2005; r-sig-mixed models FAQ – GLMM, 2020). Модели данного типа для крон однопорodных и смешанных древостоев были построены, например, для Чехии (Sharma et al. 2015, 2016, 2017).

1.5. Формирование крон и полога в лесном сообществе

Лесные сообщества характеризуется многими параметрами, набор значений которых отражает их состояние. Важными показателями текущего состояния как отдельных деревьев, так и древостоев, являются характеристики крон и полога древостоя. Дерево представляет собой систему сложных взаимодействий всех его компонентов, длительное существование которого обеспечивается слаженностью всех процессов внутри него. (Малкина, Эрнет, 1982; Шаровкина, Антонова, 2011; Антонова, Фатьянова, 2016). Крона может рассматриваться как единство высшего порядка, существующую и развивающуюся за счет полимеризации побегов и их систем, которые сопровождаются вторичном утолщении ветвей и ствола (Хохряков, Мазуренко 1991). Она представляет собой систему по-разному специализированных побегов, каждый из которых проходит самостоятельный цикл развития (Артемов, 1976) и представляет собой модуль дерева. Характер морфогенеза и роста побега зависит от его светового режима, тк последним в значительной мере определяется баланс ассимилятов метамера (Романовский Щекалев 2016).

В.В. Бугровский и др. (1982) описали онтогенез дерева как процесс обусловленный балансом органического вещества. Основные положения:

- рост определяется соотношением продуктивности фотосинтеза и расходом на дыхание;
- избыток ассимилятов расходуется на рост дерева (он делится между ассимилирующими и неассимилирующими частями, определяя прирост);
- продуктивность фотосинтеза зависит от поверхности листьев и является функцией прихода ФАР;
- расход на дыхание зависит от общей массы живых частей дерева;
- рост дерева прекращается когда продукция фотосинтеза станет равной суммарным затратам на дыхание;

- поверхность листьев, возрастающая в процессе роста, имеет предел, определяемый видовыми особенностями конкретными условиями и связанный с затенением нижних слоев листовой пластинки.

Многие авторы разбивают крону на фракции, которые функционируют в существенно неоднородных условиях освещенности, влажности, температуры и пр. Эти различия обусловлены трансформацией экологических факторов как внутри самой кроны, так и в окружающей дерево среде. В силу сложной структуры лесных фитоценозов ассимиляционная активность разных ярусов листовой пластинки деревьев, кроны которых расположены на разной высоте, неоднородна (Новицкая и др. 1990). В кроне по вертикальному профилю и от периферии к центру в отдельных горизонтальных слоях условия освещенности существенно различаются (Малкина, 1981). Выделяют три основных биогеоценотических горизонта – верхний, средний и нижний (Дылис, Носова, 1977). Существенные различия в строении компонентов кроны показаны в пределах разных ее частей (Горышина 1988). Это связано с тем, что фотосинтетическая продуктивность разных участков кроны является функцией светового режима – для сосны она максимальна в верхней и периферийной части кроны (Цельникер и др., 1993).

Важнейшим показателем состояния сосны является характер развития и функционирования активных фракций фитомассы кроны - ассимиляционного аппарата. Рост и развитие хвои определяют развитие и увеличение биомассы растения. Продукционный процесс должен быть характеризуется не только закономерностями распределения прироста по различным частям растения, но и общим приростом который должен зависеть от объема ассимиляционного аппарата (Гавриков, 2016). Изменения в показателях хвои ведут к изменению общей ассимилирующей поверхности растения и к изменению продуктивности и состояния дерева в дальнейшем. В свою очередь, хвоя - самый чувствительный орган дерева, реагирующий на изменения окружающих условий (Ярмишко, 1997; 2009). Цельникер с соавт. (1993) показали, что размеры и анатомическое строение хвои находятся в зависимости от поступления ФАР. Освещенность определяет длительность интенсивность роста (световая хвоя растет на 30-40 дней дольше, чем теневая). Однако, рост отдельного метамера и его производных зависит также и от общего светового режима кроны в связи с наличием импорта и экспорта ассимилятов, в период роста ветви имеет место приток ассимилятов извне. Зависимость от светового режима прослеживается на уровне скелетной ветви. По мере прохождения ее индивидуального развития происходит отмирание побегов в глубине кроны, идущее параллельно с нарастанием новых на периферии. Общая поверхность хвои возрастает до определенного возраста ветви (10-15 лет), а затем снижается, тогда как

неассимилирующая поверхность постоянно возрастает. Это приводит к постепенному сдвигу баланса ассимилятов в сторону увеличения расходов на дыхание и снижению на прирост.

В ходе роста дерева происходит аналогичный процесс, связанный с ростом неассимилирующей поверхности - относительная доля толстых ветвей, ствола и корней увеличивается (Семечкина, 1978). Отсюда вытекает необходимость увеличения прихода ФАР для скелетных ветвей и кроны в целом по мере их роста. Таким образом, в древостое затенение со стороны соседних деревьев сильнее всего сказывается на состоянии нижних, наиболее старых ветвей кроны. Согласно В.Т. Ярмишко (1997, 2009), нарастание и ветвление главной оси и боковых побегов молодых деревьев сосны в северных лесах (в возрасте до 50 лет) происходит по строго моноподиальному типу. Боковые побеги в молодом возрастехарактеризуются высокой интенсивностью прироста. Образование и рост побегов всегда связаны с отмиранием части имеющихся ветвей. Мертвые ветви, как правило, наблюдаются в нижней части крон и у основания ствола. С 70-80 лет показано ослабление интенсивности роста центральных побегов. При сохранении достаточной интенсивности прироста боковых ветвей лидирующее положение ствола постепенно утрачивается. Форма кроны из островершинной конической постепенно превращается в куполообразную. Такая форма кроны наблюдается у деревьев 180-250 и старше. Этот период сопровождается активным отмиранием более слабых ветвей внизу и внутри кроны.

Использование деревьями энергии света - фундаментальный процесс, формирующий структуру лесных сообществ (Алексеев, 1975). Полог леса опосредует взаимодействие между факторами среды и древостоем, поэтому его изучение занимает важное место в лесной экологии и динамике сообществ. В неоднородных по светообеспеченности условиях за счет неравномерного роста крон и формирования асимметрий формируется сложная структура (паттерн) полога древостоя (Waller, 1986; Purves et al. 2007). Этот паттерн формируется под влиянием расположения отдельных деревьев, их взаимодействий и ростовых процессов (Waller, 1986). В неравномерных древостоях в ходе взаимодействий внутри полога пластичность роста позволяет деревьям формировать несимметричные кроны, избегая взаимного затенения и, таким образом, использовать солнечное излучение более эффективно (Sorrensen et al, 1993; Umeki, 1995; Olesen, 2001), что увеличивает продуктивность фотосинтеза отдельных деревьев (Vincent and Harja, 2008), усиливая, таким образом, их рост, продуктивность и выживание. Это ведет к более полному заполнению и использованию ростового пространства и меньшему перекрытию между отдельными кронами (Schröter et al. 2012), что увеличивает эффективность фотосинтеза и влияет на структуру древостоя, состав и микроклимат сообщества (Sorrensen-Cothorn et al. 1993, Stenberg et al. 1994).

Неоднородность освещенности обусловлена двумя причинами. Во-первых, это количество, качество и направленность солнечной радиации, которые в основном зависят от широты и топографии участка (Kuuluvainen, 1992, Umeki, 1995, Getzin and Wiegand, 2007) т.е. на одном и том же участке в среднем за несколько лет приход солнечной радиации остается практически постоянным (Алексеев, 1975). Во-вторых, для деревьев, растущих в лесу, освещенность изменяется соседними кронами путем перехвата и рассеяния солнечной радиации (Kuuluvainen & Pukkala, 1989). В отличие от первой компоненты, этот компонент светового окружения уникален для каждого дерева и изменяется во времени. Направленность поступающей солнечной радиации особенно важна в высоких широтах, поскольку большая часть прямой радиации поступает при низком стоянии солнца с южной стороны (Aakkala et al. 2016), в этой связи, свободно растущие деревья в северных широтах развивают большую активную фитомассу с южной стороны кроны (Rouvinen and Kuuluvainen, 1997; Eklund and Säll, 2000). Однако, для деревьев в составе древостоев конкуренция за свет является основной причиной неравномерной освещенности, и соответственно, причиной формирования асимметрии крон за счет пластичного роста (Waller, 1986). В однородных, равномерно освещенных лесных плантациях кроны имеют тенденцию развиваться симметрично (Muthand, Bazzaz, 2003). Напротив, в естественных лесах имеет место неоднородная освещенность, что приводит к формированию сложной мозаичной структуры полога (Umeki, 1995, Palmer et al., 2012).

Таким образом, помимо индивидуальных особенностей роста, степень затенения окружающим пологом также влияет и на распределение процессов опада и прироста в кроне (Waller, 1986), что, в свою очередь, определяет эти процессы в пологе и оказывает влияние на геометрию древостоя. Неоднородность крон и полога в целом определяется, с одной стороны, внутренними процессами развития и формирования скелетной части дерева, и с другой – внешними экологическими факторами (Трескин, 1982; 1983). В этой связи изучение закономерностей и факторов развития крон должно занимать особое место в лесной ценологии (Тиходеева, 1993). Результаты таких исследований позволяют глубже понять процессы формирования лесных фитоценозов. Но, несмотря на важную роль в формировании структуры сообщества, пластичность продукционных процессов в пологе, факторы, ее определяющие, а также их последствия для экосистемы остаются до сих пор мало изученными. Основная трудность состоит в адекватной характеристике и, особенно, количественной оценке и внутривидовой неравномерности освещенности (Aakkala et al. 2016). Этот фактор и реакция на него со стороны крон нуждаются в исследовании, что

позволило бы разделить влияние разных причин асимметричного роста кроны в естественных лесах.

1.6. Опад полога, измерение его количества и распределения

Для анализа всего цикла продуктивности и оценки баланса углерода необходимо оценивать не только прирост, но и отпад фитомассы. Значительная часть углерода запасается в долгоживущих структурах – стволе и крупных ветках (на десятки и сотни лет). Методы традиционной лесной таксации направлены на оценку «коммерческих» показателей древостоев – запаса деловой древесины. Однако, если оценивать не только ликвидную древесину, но и углеродный бюджет древостоя, то надо учитывать, что более половины углерода дерева запасается в чистой первичной продукции (NPP) в более короткоживущих структурах – мелких ветках, листве, тонких корнях и пр. (Schlesinger & Lichter, 2001). Они опадают либо регулярно (листва), либо (ветки) в результате таких нарушений, как ветро- и снеголомы (Ida & Engelmark, 2000). В связи с большим соотношением площади поверхности к объему, а также высоким содержанием азота эти компоненты опада вносят значительное количество питательных элементов в почву и являются наиболее динамичным компонентом углеродного цикла лесных экосистем (Schlesinger & Lichter, 2001). Поэтому актуальны оценки продуктивности сообщества в целом (Казимиров и др. 1971), ее прирост и отпад, а не только традиционные таксационные оценки объема древесины ствола, данных по которым накоплено достаточно. В этой связи оценки опада являются важным звеном для разработки моделей NPP лесных экосистем (Nemani et al. 2003) – они могут дать прямую информацию о ежегодных поступлениях углерода в лесную подстилку. Для хвойных лесов кумулятивный годичный отпад может включать приросты разных лет, но усредненные за несколько лет среднегодовые поступления опада в подстилку примерно соответствуют его продукции за год (Bernier et al., 2008).

В хвойных фитоценозах отпад изучался многими исследователями: А.К. Поздняковым (1953), А.И. Зражевским, Е.И. Крот (1955), И.С.Мелеховым (1957), В.И. Левиной (1966), С.А. Казадаевым (1961), К.Ш.Шакировым (1961), К.Н.Манаковым (1962), Л.А. Верховланцевой(1963),С.П.Кошельковым (1964), В.В.Смирновым (1967,1971), М.Т. Гончар (1983), А.С.Аткиным (1984, 1989), Архиповым (2014), Кузнецовым (2007, 2009 2015), Лихановой (2014), Боевым, Боевым (2017) и др.).

Общее поступление опада, очевидно, зависит от производительности насаждений, т.е. чем выше общая продукция древостоя, тем больше годичный отпад (Молчанов, 1953). Значительные колебания в поступлении опада по годам связаны с влиянием климатических и

погодных условий (Аткин, 1984). Отмечено усиление интенсивности опада хвои в конце лета вслед за резким понижением температуры воздуха. В конце же весны и начале лета уменьшение опада наблюдалось после резкого повышения температуры воздуха. Эти периоды совпадают весной и в начале лета с усиленным приростом сосны: ее побегов, однолетней хвои и ствола в толщину, а в конце лета, с окончанием прироста хвои и ствола по диаметру (Смирнов, 1964,1973). Также ясно, что при увеличении порывов и силы ветра, сильных снегопадов будет расти и масса опада, в том числе веток (Ida & Engelmark, 2000).

Опад подразделяют на две фракции - активную и неактивную. Хвою относят к активной фракции, поскольку она не подвергается лигнификации и разлагается быстрее, пополняя почву химическими элементами, вступающими в новый цикл биокруговорота. Неактивная фракция состоит из веток, коры и шишек сосны. Эти лигнифицированные фракции (особенно шишки), как правило, продолжительное время не разлагаются. Элементы питания из них лишь частично выщелачиваются (Карапачевский, Кисилева, 1968; Гончар, 1983). Скорость разложения опада зависит от климатических условий, от состава и строения отмирающей органической массы. Увеличение неактивной фракции способствует накоплению лесной подстилки. Доля мертвого органического вещества к концу жизни одного поколения леса порой в 3-4 раза превышает живую фитомассу, а роль его в лесном биогеоценозе, как подчеркивали В.Н. Сукачев и С.В. Зонн (1964) не менее значительна и разнообразна, чем роль живых компонентов сообщества. Подстилка, являясь важным компонентом лесных сообществ, влияет на возобновление, обуславливает степень пожароопасности древостоев, а, разлагаясь, пополняет запасы химических элементов в почве, выступая при этом как один из главнейших источников питания древесных растений и растений, обитающих под пологом деревьев (Аткин, Аткина, 1989; Karberg et al. 2008; Архипов, 2014; Лиханова, 2014).

При сборе опада древесного яруса используются разные методики, но можно выделить основной способ выполнения этой работы. Сбор ежегодного опада проводится, как правило, на площадках 0.25 - 1 м² с помощью опадоуловителей. Опадоуловитель представляет собой ящик с боковыми стенками высотой 10 см или рамы без дна, с дном из толя, досок, в котором пробиты отверстия для стока осадков. Для площадок выбираются места с наиболее характерной растительностью для данного типа леса. Некоторые площадки закладываются ближе к кронам деревьев, другие между их кронами и примерно на одинаковом расстоянии. Опад делится на фракции: хвоя, ветки, кора, шишки и взвешивается в сухом состоянии (Bernier et al. 2008;). Опад рекомендуется собирать несколько раз в год. Например, при исследовании В.И. Левиной (1962) ежегодного опада в сосновых лесах на Кольском

полуострове сбор производился в конце июля, в конце сентября и в начале июня следующего года т.е. сразу после таяния снега. Однако, для того, чтобы собирать опад таким образом, необходимы многолетние исследования. Для анализа же влияния опада на почвенный покров важно в первую очередь, получить усредненные данные о его распределении под кронами деревьев-источников. Однако, такие способы трудоемки и требуют длительных многолетних стационарных исследований. При наличии соответствующих данных возможно и определение поступления среднегодового опада с помощью моделей, основанных на таксационных показателях древостоя (Аткин, Стаканов, 1993). Однако, построение таких моделей требует большого количества измерительных и весовых данных о модельных кронах.

1.7. Анализ пространственного строения древостоя и подроста

Поскольку сообщества обладают сложной иерархической организацией, при изменении масштаба проявляются различные особенности пространственного строения (Wiens, 1989). Поэтому при изучении пространственной организации сообщества возникает необходимость проанализировать характер распределений, выявляющийся на разных уровнях масштаба (Getis and Franklin, 1987). Для этой цели мы выбрали метод, базирующийся на K-функции, позволяющий исследовать двумерные точечные распределения для серии последовательно увеличивающихся масштабов (Ripley, 1976; Ripley, 1981; Huiquan & Jurksis, 1996). Этот метод позволяет определить характер точечных распределений: случайное оно или нет, т.е. точки сгруппированы в кластеры, либо распределены регулярно. Он позволяет также ответить на вопрос: как взаимосвязаны точечные распределения разных объектов? Детальное описание данного метода можно найти в статьях Szwagrzyk, 1990, Szwagrzyk, 1992; Загидуллина, 2001; Wallenius et al., 2002 и др.

K-функция неоднократно применялась для изучения пространственного строения лесных сообществ (Грабарник, 2007; Grabarnic et al. 2009; Vacchiano et al. 2011; Rötzer & Pretzsch, 2013; Pommerening et al. 2018 и др.). В рамках апробации метода B.D. Ripley (1976) показал, что распределение подроста секвойи имеет групповой характер. A. Getis and J. Franklin (1987) использовали модификацию функции при обработке данных аэрофотосъемки древостоя *Pinus ponderosa*, исследовав распределение деревьев на разных уровнях разрешения. Для высокого уровня масштаба (порядка гектара) им удалось выявить групповой характер строения древостоя. С использованием данной функции J. Szwagrzyk (1990), J. Szwagrzyk & M.Czerwczak (1993) проанализировали строение смешанных умеренных лесных сообществ отдельно по разным видам деревьев. Согласно их результатам,

на локальном уровне масштаба распределение особей оказывается промежуточным между регулярным и случайным. При увеличении уровня разрешения авторы обнаружили гетерогенность в размещении особей разных видов.

Следуя обзору J. Szwagrzyk & M. Czerwczak (1993), в котором приведены результаты анализа К-функции, выполненного разными авторами во взрослых древостоях, распределения деревьев разных пород на локальном уровне разрешения (до 15—20 м) имеют регулярный или случайный характер, а на более высоком уровне масштаба (свыше 30 м) проявляется групповой тип распределения особей. Возможно, это общие закономерности пространственной организации зрелых древостоев. Однако, эти результаты нельзя распространить на размещение подроста. В силу небольших размеров и более высокой численности молодых особей гетерогенность их распределения может быть выявлена и на локальном уровне разрешения (Szwagrzyk, 1990; Huiquan & Jurskis, 1996).

1.8. Анализ факторов формирования напочвенного покрова

Одной из основных задач экологии сообществ является исследование связей между видами и факторами среды, в которой формируется растительный покров. В силу ее многомерности, невозможно воочию «увидеть» все его изменения и особенности. Поскольку варьирование растительности определяется большим количеством факторов, а исследователь ограничен в восприятии трехмерной моделью, остается искать обобщенные показатели. Один из наиболее распространенных способов ординации является расположение площадок (описаний фитоценозов) в многомерном пространстве, представленном несколькими перпендикулярными друг другу ординационными осями. Положение площадок в многомерном пространстве описаний характеризуется их проекциями на ординационные оси. Наиболее близко лежащие точки (фитоценозы) максимально сходны. При определении осей руководствуются следующими соображениями: если дисперсия растительности вдоль определенной оси максимальна, то данная ось наиболее информативна для отражения факторов, определяющих эти изменения (Ястребов, 1985). Для использования РСА нужны линейные зависимости между факторами и признаками, что весьма редко встречается при изучении растительного покрова. При немонотонной зависимости обилия видов от фактора применяются нелинейные методы ординации, среди которых в настоящее время наиболее широко применяется анализ соответствий (СА), использующий метод взаимного осреднения (Hill, 1973, Gauch et al. 1977). У этого метода также есть несколько недостатков, самым большим из которых является «эффект арки», искажающий результаты анализа, для

исправления которого была разработана процедура «детрендривания» (DCA) (Джонгман и др., 1999).

Для решения задач многомерной ординации растительного покрова в пространстве факторов среды С. J. F. Ter Braak (1986) предложил метод многомерного прямого градиентного анализа – канонический анализ (ССА и DCCA). Канонический анализ соответствий используется для получения информации о многофакторной связи растительности со средой. Он позволяет выделять оси, имеющие максимальную связь с измеренными параметрами среды. При выполнении канонического анализа рассматриваются не только отдельные факторы, но также их возможные линейные комбинации (Ter Braak, 1986). Выбирается такая линейная комбинация факторов среды, которая дает наибольшее рассеяние видов вдоль оси. Это дает первую ось канонического анализа соответствий. Построение второй и последующих осей основано на том же принципе, но эти оси должны быть независимы от предыдущих. Таким образом, при каноническом анализе соответствий ординационные оси выделяются в зависимости от измеренных факторов среды (Джонгман и др. 1999, Zuur et al. 2007). Для анализа почвенного покрова нами был использован бестрендовый канонический анализ соответствий (DCCA), поскольку он не требует нормального характера распределений и не проявляет эффект “арки” (Ханина и др. 2000; Zhou, Zuo, 2015).

1.9. Актуальные проблемы комплексного изучения структуры и динамики лишайниково-зеленомошных сосняков

Формирование бореальных лесов происходит под воздействием фоновых нарушений (Kuuluvainen 2002 и др.), которые играют важнейшую роль в регуляции и поддержании экосистемных процессов, структур и связанных с ними элементов биоразнообразия (Attiwill 1994). Размеры и интенсивность естественных нарушений варьирует как в пространстве, так и во времени, что во многом определяет разнообразие и сложность мозаики местообитаний и связанного с ней биоразнообразия (Загидуллина, Дробышев, 2017). В эксплуатационных лесах лесохозяйственная деятельность нацелена на получение равномерного по возрастной структуре распределения однородных древостоев, что достигается постоянным возрастом и размером сплошной финальной рубки, а также проведением рубок ухода (Bergeron et al. 2002). Леса, сформированные после традиционных сплошных и постепенных рубок, коренным образом отличаются от разнообразных по структуре первичных лесов, сформированных в результате естественных сукцессий за счет снижения структурной сложности, запаса мертвой древесины (Siitonen, 2001; Kuuluvainen, 2002; Rouvinen et al. 2002;

Kuuluvainen, 2004) и в результате – снижения гибкой устойчивости и экосистемных функций. В этой связи актуальна разработка технологий, позволяющих вернуть эксплуатационным лесам черты естественной лесной экосистемы с её мозаичной и иерархической организацией, (Куулувайнен и др., 2009), для чего необходима комплексная информация о структуре и динамике сообществ.

Общий ход постпирогенной восстановительной сукцессии напочвенного покрова ранее был детально описан в литературе (Ипатов и др. 1995; Самойлов, Ипатов, 1995; Gorshkov, Bakka, 1996; Горшков и др. 2000; 2005, 2007, 2009, 2012; Ярмишко и др. 2009). Однако, качественное описание хода сукцессий не объясняет причин динамики растительности. В этой связи актуальны исследования, направленные на изучение функционирования фитоценозов на разных стадиях сукцессий в ходе восстановления после естественных нарушений. Взаимодействия между компонентами сообществ, в т.ч. сухих сосняков неоднократно служили объектом исследований, в которых показано, что взрослый древостой и растительность нижних ярусов влияют на рост возобновления, а состав и строение подкрановой растительности связаны с пологом (Ипатов, Кирикова, 1986; Kuuluvainen, Pukkala, 1989; Pukkala et al., 1993; Ястребов 1993, 1996; Ястребов, Лычаная, 1993; Kuuluvainen, 1994; Орешкин, 1998, 2000; Ипатов, Лебедева, Тиходеева, 2007, 2014, 2016, 2017). Однако, взаимосвязи в сообществе с учетом давности нарушений анализируются лишь в отдельных работах (Ипатов, Кирикова, 1981; Morneau, Payette, 1989; Ипатов и др., 1995; Баккал, Горшков, 1998). Остаются актуальными количественная оценка и моделирование данных взаимосвязей, поскольку одна из основных задач, возникающих при описании процессов в фитоценозе – оценка связи роста особей с непрерывными пространственными переменными, задающими внешние для растения изменения абиотической среды (Комаров, 2004). Степень измененности среды растениями может быть различна, поэтому для количественного описания взаимодействий необходим показатель, характеризующий интенсивность трансформации факторов среды (Загидуллина, 1999).

При оценке продукционного процесса особые сложности представляет изучение структуры полога и ее формирования: основная трудность состоит в характеристике роста крон в связи с неравномерной освещенностью (Aakkala et al., 2016) и продукции фитомассы. Более половины углерода сообщества и основная часть других биогенных макроэлементов запасается именно в активной фитомассе – в короткоживущих, по сравнению со стволом дерева, структурах – мелких ветках, листве и живом напочвенном покрове (Schlesinger & Lichter, 2000; Бахмет, Федорец, 2003). Поэтому требуются оценки первичной продуктивности сообщества в целом (Казимиров и др. 1971), ее прирост и отпад, а не только

традиционные таксационные оценки объема древесины ствола, данных по которым накоплено достаточно. Модели, позволяющие определить активную фитомассу, являются ключевым компонентом измерений продукции и бюджетов биогенных элементов в биогеоценозе (Temesgen et al., 2015). Для их построения необходимы эмпирические данные, включая оценки связей между надземной фитомассой и другими параметрами (промерами ствола, проективным покрытием и пр.) (Замолодчиков, Уткин, 2000; Keeling, Philips, 2007; Бобкова и др. 2019). Получение таких данных – трудоемкая задача, в связи с чем такие материалы фрагментарны и для исследуемого региона и типа лесорастительных условий практически не представлены.

Таким образом, несмотря на большое количество работ, посвященных изучению динамики и функционирования сообществ сосновых лесов, они освещают лишь отдельные стороны этого вопроса - либо ход сукцессии, либо влияние древостоя на подрост и напочвенный покров. Выполненные до нас исследования практически не рассматривают взаимодействия на разных фазах сукцессий. Кроме того, лишь некоторые работы предусматривают количественное описание изучаемых явлений. Работы, посвященные пространственной структуре сообществ данного типа, для региона отсутствуют. С точки зрения неопределенности, связанной с первичной продукцией в бореальных лесах необходим как сбор эмпирических данных, так и поиск и анализ закономерностей ее формирования. В данной работе мы попытались по возможности восполнить этот пробел – провести разностороннее исследование функционирования сообщества на разных стадиях сукцессии с учетом его пространственной и продукционной структуры.

Глава 2. Объекты и методы исследования

2.1. Объект исследования

В качестве объекта исследований выбраны лишайниково-зеленомошные сосняки, широко распространенные в таежной полосе Европы, в особенности же на песчаных отложениях озерно-ледниковых ландшафтов Фенноскандии. Этот тип леса довольно широко распространён на Северо-Западе Европейской части России.

Леса данного типа произрастают на территориях, представляющих собой поверхности со слабыми (1–2°) уклонами, отсутствием сколько-нибудь существенного смыва почвы, глубоким залеганием грунтовых вод и преимущественно атмосферным увлажнением, образованных песчаными грунтами различного происхождения – это могут быть древние флювиоглициальные пески или, реже, современные голоценовые отложения: озёрные и морские аллювиальные пески, как правило, приурочены к молодым террасовым поверхностям Финского залива, Ладожского озера и к речным долинам (Исаченко, 1991). Почвы, формирующиеся на данных почвообразующих породах, относятся к подзолам иллювиально-железистым О-Е-ВF-С. Характеризуются относительно светлой окраской иллювиального горизонта, содержащего не более 2 % гумуса. Содержание илстой фракции в почвах низкое, ее внутрипрофильное перераспределение обычно имеет элювиально-иллювиальный характер. Эти почвы формируются преимущественно на мономинеральных песках (Классификация и диагностика..., 2004; Бахмет, 2017).

Сосновые леса Фенноскандии, вероятно, одни из самых простых вариантов лесных экосистем. По сравнению с лесами других регионов бореальной зоны, разнообразие видов их составляющих очень невелико (Monkkonen, 1999). Пожалуй, в наибольшей мере это относится к сухим соснякам, в древостое которых участвует только один вид деревьев (*Pinus sylvestris* L.). Сосна обыкновенная - пионерный вид, (Lanier et al., 1986), которая относительно толерантна к бедным почвам (Oyen et al. 2006) и засухе (Sánchez-Gómez et al. 2006). Напочвенный покров в основном складывается кустарничками *Vaccinium vitis-idaea* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull, лишайниками *Cladonia* sp. (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. rangiferina* (L.) Weber ex F.H.Wigg., *C. uncialis* (L.) Weber ex F.H.Wigg., *C. stellaris* (Opiz) Pouzar & Vezda), *Cetraria islandica* (L.) Ach, зелеными мхами *Pleurozium shreberi* (Brid.) Mitt, *Dicranum polysetum* Sw., *Dicranum* spp.), политриховыми мхами *P. juniperinum* Hedw., *Polytrichum piliferum* Hedw и *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. В сообществе с небольшой частотой встречаются также *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Empetrum nigrum* L., *Diphazium complanatum* (L.) Holub., *Carex ericetorum* Poll, *Vaccinium myrtillus* L., а также трубчатые

кладонии, встречающиеся в основном на пристволовых повышениях и древесных остатках (*Cladonia gracilis* (L.) Willd., *C. deformis* (L.) Hoffm., *C. coccifera* (L.) Willd., *C. crispata* (Ach.) Flot., *C. cenotea* (Ach.) Schaer., *C. cornuta* (L.) Hoffm. и др.). Минимальное разнообразие компонентов и неплохая изученность их экологических требований позволяет перейти к детальному изучению механизмов взаимодействий в данном типе лесного фитоценоза.

2.2. Географическое распространение, эколого-биологические особенности сосны обыкновенной

Ареал сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) – весьма обширный по сравнению с ареалами других древесных пород и характеризуется широким диапазоном климатических условий (Усольцев, 2014). Этот вид произрастает в большей части природных зон северной Евразии. Санников Н.С. (1976) выделил несколько характерных особенностей ареала сосны обыкновенной:

- приуроченность к экстремальным (олиготрофным) местообитаниям;

- к районам с океаническим климатом;

- дизъюнктивность и интразональность ареала, связанные с мозаичностью ландшафтных условий.

Сосна является одной из самых холодоустойчивых пород; эта порода достаточно устойчива к поздним весенним и ранним осенним заморозкам. Сосна – пионерная порода с коротким периодом заселения территории. Наличие крылаток у семян и хорошая их плавучесть обеспечивают сосне высокую миграционную способность. Сосна обладает совокупностью морфологических черт, способствующих ее успешному произрастанию в относительно сухих, олиготрофных, а также эродированных или гаревых местообитаниях (Санников, 1992). В том числе, хорошо выражен склероморфизм листьев (Эзау, 1980); образование терпеноидов также направлено на снижение испарения воды хвоей. Сосна формирует поверхностную обширную и мощную корневую систему (Бобкова и др. 1987; Ярмишко 1997), что позволяет ей произрастать на олиготрофных песчаных местообитаниях и обуславливает небольшую требовательность к влаге. Основная масса микоризных сосущих корней расположена в аккумулятивном горизонте, непосредственно под подстилкой (Орлов, Кошельков, 1957). Такие особенности корневой системы позволяют сосне улавливать значительную часть осадков, общий ксероморфизм – выдерживать засушливые периоды, что, однако, не относится к проросткам и ювенильному подросту. Влага и минеральное

питание является для них решающим фактором выживания в связи с интенсивной транспирацией при слаборазвитой корневой системе (Санников 1976).

Крона сосны характеризуется мутовчатым ветвлением, хвоя хорошо приспособлена к экономному использованию влаги, переносит температуру от -50 до +50 С и живет 5 (6) лет (Мамаев, 1983). Сквозистая структура кроны обусловлена тем, что охвоение имеют только концы побегов, располагающиеся по периферии кроны. О высоком светолюбии сосны свидетельствуют особенности структуры кроны и ассимиляционного аппарата, а также низкая лабильность последнего. В ходе онтогенеза общее светолюбие деревьев сосны возрастает (Семенов 1984; Цельникер и др. 1993).

В число анатомо-морфологических адаптаций, способствующих освоению сосной сухих олиготрофных местообитаний и пожароустойчивости, входят: термоизоляция базальной части ствола мощным слоем корки, способность к засмолению повреждений ствола, относительно высокое расположение крон, а также склероксероморфизм хвои (Тахтаджян, 1956). Считается, что легкому возгоранию сосняков способствует накопление опада, содержащего терпеноиды, а также обильное содержанием эфирных масел в листьях верескоцветных кустарничков, доминирующих в напочвенном покрове. Послепожарному возобновлению сосны обыкновенной способствует массовое раскрытие шишек и высыпание семян после прохождения фронта пожара (Санников, Санникова, 1985; Санников, 1992). Таким образом, сосна обладает комплексом признаков позволяющих ей иметь статус эксплерента с двойственной адаптивной стратегией: петро-псаммофита, способного произрастать и доминировать на бедных, каменистых и песчаных субстратах, и пирофита, приспособленного к существованию и возобновлению в условиях периодических пожаров (Санников, 1992). Интенсивное возобновление сосны обыкновенной часто следует за сильным нарушением (пожар, ветровал, рубка), что обычно приводит к формированию одновозрастных древостоев (Sannikov and Goldammer, 1996).

2.3. Природные условия района исследований

Климат. Климат района исследований обуславливается ее территориальным расположением в северных широтах и близостью Северного Ледовитого и Атлантического океанов. Климат умеренно континентальный с чертами морского. Он характеризуется продолжительной, относительно мягкой зимой и коротким прохладным летом, большой облачностью и значительным количеством осадков в течение всего года. Незначительная высота солнца над горизонтом обуславливают зимой отрицательный радиационный баланс поверхности. Весной и летом светлое время суток увеличивается до 19-20 часов, Солнечная

радиация характеризуется сравнительно малой интенсивностью, но, благодаря большой продолжительности летнего дня, радиационный баланс деятельной поверхности земли за вегетацию составляет 27.3 ккал/см². Вследствие влияния Атлантики и близости к Северному Ледовитому океану климат крайне неустойчив, один тип погоды резко сменяется другим. Среднегодовая температура воздуха в регионе – 0-+3 (Филатов 1997). Годовое количество осадков – 600-700 мм. Максимальное количество осадков выпадает летом, причем преобладают осадки ливневого характера. Зимой осадков вдвое меньше, чем летом. Продолжительный холодный период способствует накоплению больших запасов снега: к концу зимы снежный покров достигает 60-80 см. Положительная среднесуточная температура воздуха наступает в конце апреля, а оттаивание верхнего горизонта почвы – в начале мая. Относительная влажность воздуха в довольно высока (75%), причем зимой она в два раза выше, чем летом. Продолжительность безморозного периода в Приладожье и Прионежье 120-130 дней. Положительная среднесуточная температура воздуха наступает в конце апреля, а оттаивание верхнего горизонта почвы – в начале мая. Однако нередко во второй половине мая температура опускается ниже 0°C. Период со среднесуточной температурой воздуха выше +5°C составляет 145 – 155 дней, а с температурой более +10°C – 100 – 110 дней. Температура выше +15°C отмечается с конца июня до начала третьей декады августа, составляя всего 45 – 50 дней. Суточные колебания температуры воздуха значительно сглаживаются в связи с наличием большого количества рек и озер на юге Карелии. Аналогичное влияние на климат, особенно в летнее время, оказывают обширные лесные массивы (Климатические данные, 2016).

Ландшафты. Основная часть территории исследований расположена в пределах Северо-Приладожского ландшафтного округа средней тайги Кольско-Карельской ландшафтной области Балтийского щита, где докембрийские кристаллические породы выходят непосредственно на поверхность или местами прикрыты только рыхлыми четвертичными отложениями. Прочие районы работ весьма сходны с вышеописанным. Ниже приводится краткое описание указанных ландшафтов (согласно Исаченко, 1995, Громцев, 2008).

Геологический фундамент сложен архейскими гнейсо-гранитами и биотито-кварцевыми сланцами (в северной части), диабазами (в южной части) и гранитами-рапакиви (в восточной части). Абсолютные высоты возрастают с юга (от 70 м) на север (до 200 м). Кристаллические породы выходят на поверхность в виде сельговых гряд (на севере), остальная часть территории перекрыта четвертичными отложениями. Встречаются вытянутые моренные холмы (озы). В ландшафте высока плотность водотоков, много озер.

Рельеф ландшафта плоско-волнистый. Преобладают озерно-ледниковые и зандровые равнины, сложенные разнородными и галечными песками. Местами встречаются равнины на озерно-ледниковых глинах и морене, а также вытянутые моренные холмы (озы).

Почвенный покров. Природные условия с преобладанием почвообразующих пород легкого механического состава обусловили распространение элювиально-иллювиального процесса почвообразования. Подстилающими породами являются коренные породы, озерные и моренные пески, суглинки и глины. На коренных породах развиты подбуры, буроземы и слаборазвитые почвы. В автоморфных условиях на рыхлых четвертичных отложениях преобладают подзолистые почвы, в переувлаженных условиях – болотно-подзолистые, в гидроморфных – болотные почвы. В типе местности песчаной озерно-ледниковой равнины на дренированных участках под сосняками формируются иллювиально-железистые подзолы.

Растительность района исследований отнесена к Кольско-Карельской подпровинции Североевропейской таежной провинции (Александрова, Юрковская, 1989). В растительности представлены характерные для среднетаежной Карелии комплексы. Возвышенные и сухие местности заняты, как правило, сосняками (на песках) и сосново-еловыми насаждениями (на моренных холмах и равнинах) брусничными и черничными. В пониженных и влажных местностях произрастают ельники черничники, разнотравно-черничные, сосняки кустарничково-сфагновые и березняки травяно-таволговые на дерново- и перегнойно-слабоподзолистых глеевых и на торфянисто-перегнойно-глеевых почвах. Среди торфяников преобладают верховые и переходные. На верховых торфяниках различной мощности обычны кустарничковые сфагновые сосняки. Средние и нижние террасы озерных и болотных впадин и понижений, сложенные супесями, реже суглинками испытывают временное или длительное переувлажнение. Здесь распространены сосново-и елово-мелколиственные травяно-черничные леса на дерново- и перегнойно-слабоподзолистых глеевых почвах. Для сельгового комплекса характерно преобладание сосны на выходах коренных пород и ельников с примесью лиственных пород в лощинах (Ивантер, Тихомиров, 1988; Громцев, 2008). Растительный покров озерно-ледниковых отложений, где и расположены наши пробные площади, представлен сосняками лишайниково-зеленомошными на иллювиально-железистых подзолах.

2.4. История природопользования

В лесной зоне Европейского Севера, в т.ч на территории исследований - бывшей территории Финляндии (Карманный Атлас СССР, 1939), до первой половины XX в

преобладало мелкоконтурное сельское хозяйство (на плодородных почвах), либо приисковое лесопользование. Этап приискового хозяйства, ориентированного на заготовку отдельных, лучших по потребительским свойствам деревьев, на Севере продолжался практически с начала заселения и до конца 20-х гг. XX столетия. Преобладали приисковые и подневольно-выборочные рубки, направленные на заготовку лучших по товарным качествам наиболее крупных деревьев. Кроме того, в южной Карелии, особенно в районе заповедника "Кивач" в XVIII-XIX веке древесину заготавливали также для производства древесного угля: так, с 1700 гг в Кончезере заработал сталелитейный завод, который потреблял древесину из близлежащих районов Южной Карелии (Кутенков, 2007). Для размещения лесосек использовались лучшие из имеющихся по качеству и доступности участки леса, а при выборочных рубках заготавливались лучшие по товарным свойствам деревья. В этот период времени в казенных лесах применялась только расчетная лесосека равномерного пользования, определявшаяся путем деления всей площади лесов конкретного лесничества на оборот хозяйства (период повторяемости выборочных рубок при выборочной форме хозяйства или возраст рубки при сплошной форме хозяйства) (Романюк, Книзе, 2004). Средняя интенсивность лесопользования по казенным (преимущественно таежным) лесам Европейской России, в состав которой тогда входила Финляндия, составляла около 0,5 кубометра с гектара в год, т.е. около трети от прироста леса по всему Северу (Годзишевский, 1924). Низкая доля вырубаемых деревьев, применение конной трелевки древесины к местам начала сплава и проведение большинства лесосечных работ в зимний период обуславливало относительно слабое воздействие этих рубок на лесные ландшафты.

Этап развития концентрированных рубок и транспортного освоения таежной территории начался после включения части территории Финляндии в состав Карельской АССР (СССР). В этот период лесная продукция, заготовленная и произведенная на Европейском Севере России, становится основой российского экспорта - на ее долю в 30-е годы приходится около 30% от всего объема экспорта (в денежном выражении). Для этого периода характерен постепенный отказ от норм "постоянства лесопользования". Основным принципом лесоэксплуатации были концентрированные сплошные лесосечные рубки (Двухсотлетие лесного департамента, 1998). Для этого периода характерно внедрение большого количества различных формул для определения расчетной лесосеки, позволяющих "научно обосновать" максимальные объемы заготовки древесины в короткий срок. Некоторые из этих формул позволяли получить расчетную лесосеку, в 5-6 раз превышающую расчетную лесосеку равномерного пользования. В 40е гг. средняя интенсивность вывозки древесины в таежной зоне Европейской России достигает примерно

2,5 - 2,7 кубометра с гектара, что почти вдвое превышает современный прирост лесов этой территории. С учетом того, что потери древесины при рубках и вывозке были весьма значительными, реальная интенсивность рубок была еще выше. Однако, вплоть до окончания периода преобладает конная трелевка древесины, за счет чего на лесосеках сохраняется неповрежденной значительная доля хвойного подроста и тонкомера, оставляемые за ненадобностью деревья лиственных пород. На наиболее удаленных от путей транспорта участках сохраняются приисковые и подневольно-выборочные рубки. (Романюк, Книзе, 2004). Но по факту местными мастерами леса практиковался ландшафтный отвод лесосек (оставляются нетронутыми заболоченные, околородные, плохо доступные и низкопродуктивные участки леса, охотничьи угодья и пр.). В результате этого на многих участках концентрированных условно-сплошных рубок того периода к нашему времени уже сформировались спелые или перестойные насаждения с господством хвойных пород и значительными фрагментами коренных старовозрастных лесов, которые служили «экологическими ядрами» и источниками обсеменения лесосек. В этот же период на Европейском Севере России начинается активное развитие подсочки сосновых лесов. Ранее подсочка преимущественно имела кустарный характер и ориентировалась в основном на удовлетворение местных потребностей, в меньшей степени - экспорта. С 1926 г. начинается активное развитие промышленной подсочки сосны, а с 1938 - применение химических стимуляторов смолоотделения (так называемой химподсочки) (Лесная энциклопедия, 1985).

Существенно выросшая потребность в лесоматериалах (в связи с введением в строй ряда ЦБК), а также существенное истощение лесных ресурсов за предыдущий период, привели к росту площади рубок (экстенсивное лесопользование). По-прежнему сохраняется практика концентрированных рубок - до 1994 г., когда с введением новых "Правил рубок главного пользования в равнинных лесах Европейской части Российской Федерации" был установлен предельный размер лесосеки в лесах третьей группы в 50 га. Объемы заготовки древесины в этот период резко возрастают, начиная с 1946 г. и достигают своего максимума в 90 миллионов кубометров в СЗР в конце 60-х - 80-х г.г. Интенсивность лесопользования в это время достигает уровня в 1,25 - 1,35 кубометра с гектара, что примерно на 10% превышает прирост. В Карелии в 1966 г. интенсивность пользования составляла 2,4 кубометра с гектара, что почти вдвое больше прироста. Для данного периода характерным стало наступление сплошного фронта лесосек на таежные массивы. Вплоть до 1980-х г.г. на большей части территории действовали расчетные лесосеки, существенно превышающие прирост лесов. В течение этого этапа роль сплава как средства транспортировки заготовленной древесины постепенно снижалась, хотя вплоть до конца 1970-х г.г. (а на

некоторых реках – до конца 1980х) молевой сплав оставался важнейшим способом транспортировки. Ликвидация леспромхозов связана с запретом молевого сплава и истощением доступного лесного фонда (Лесная энциклопедия, 1985).

В этот период на смену конной трелевке приходят трелевка лебедками и тракторная трелевка, которая приводила к существенно большему нарушению почвенного покрова на вырубках, повреждению значительной части подроста и тонкомера. С 1980х гг. возрастает жесткость требований по очистке лесосек от порубочных остатков, что еще более усиливает разрушение природной среды при рубках леса. Увеличивается план по искусственному лесовосстановлению - как посевом семян хвойных пород деревьев, так и посадкой саженцев. При этом уход за молодняками не проводится или практически отсутствует, в результате чего большинство лесных культур этого времени сменяются быстрорастущими пионерными породами – осиной и березой. В течение этого периода на Европейском Севере России также проводятся работы по осушению лесов на довольно большой площади. (Динамика лесов ..., 1989; Лесопользование в ..., 1996).

Таким образом, в течение всего этого периода продолжается экстенсивное освоение тайги. Основу лесозаготовок по-прежнему составляют леса естественного происхождения, минимально затронутые какими-либо лесохозяйственными мероприятиями. Итогом данного периода стало критическое истощение лесных ресурсов в результате их переэксплуатации, в особенности, экономически доступных (по показателям запаса, товарности, концентрации на единицу площади и плеча вывозки) участков (Книзе, Романюк 2004). В 1990х-2000х годах на смену леспромхозам приходят лесопромышленные компании, в основном с международным капиталом, ориентированные на экспорт древесины. Они активно строят лесовозные дороги и дорубают ранее недоступные участки леса, в т.ч., проходят сплошными и санитарными рубками ранее недоступные защитные леса и пр. Реально практика концентрированных рубок сохраняется до настоящего времени, поскольку относительно небольшие сроки примыкания лесосеки, возможность углового примыкания лесосек и назначение сплошных санитарных рубок позволяют вырубить практически неограниченную территорию в течение короткого времени.

Все участки, расположенные в Южной Карелии имеют естественное происхождение: либо постпирогенное (старовозрастные сосняки в ООПТ и защитных лесах), либо как результат естественного восстановления после сплошных рубок 1950х-1970х гг.: они никогда не проходились прочистками или рубками ухода). Разная давность и интенсивность нарушений, положивших начало возобновлению сосняков, позволила выстроить последовательность древостоев разной плотности и возраста преобладающего поколения.

2.5 Расположение и характеристика пробных площадей

Данные для работы были собраны в лишайниково-зеленомошных сосняках естественного происхождения с составом древостоя и подроста 10 С в единообразных почвенно-топографических условиях. Пробные площади расположены в респ. Карелия в Питкярантском и Суоярвском районах – в окрестностях ст. Суйстамо ($61^{\circ}51'N$, $31^{\circ}12'E$), ст. Иля-Ууксу и Видлица ($61^{\circ}34'N$, $31^{\circ}48'E$), а также в заповеднике “Кивач” ($62^{\circ}16'N$, $34^{\circ}00'E$) (Рис 1). Сбор материала для оценки продуктивности напочвенного покрова был произведен в районе пос. Видлица. Дополнительные данные для оценки приживаемости подроста после свежих низовых пожаров были заложены в окрестностях ст. Петярви (60.62.30.45) Ленинградская область).

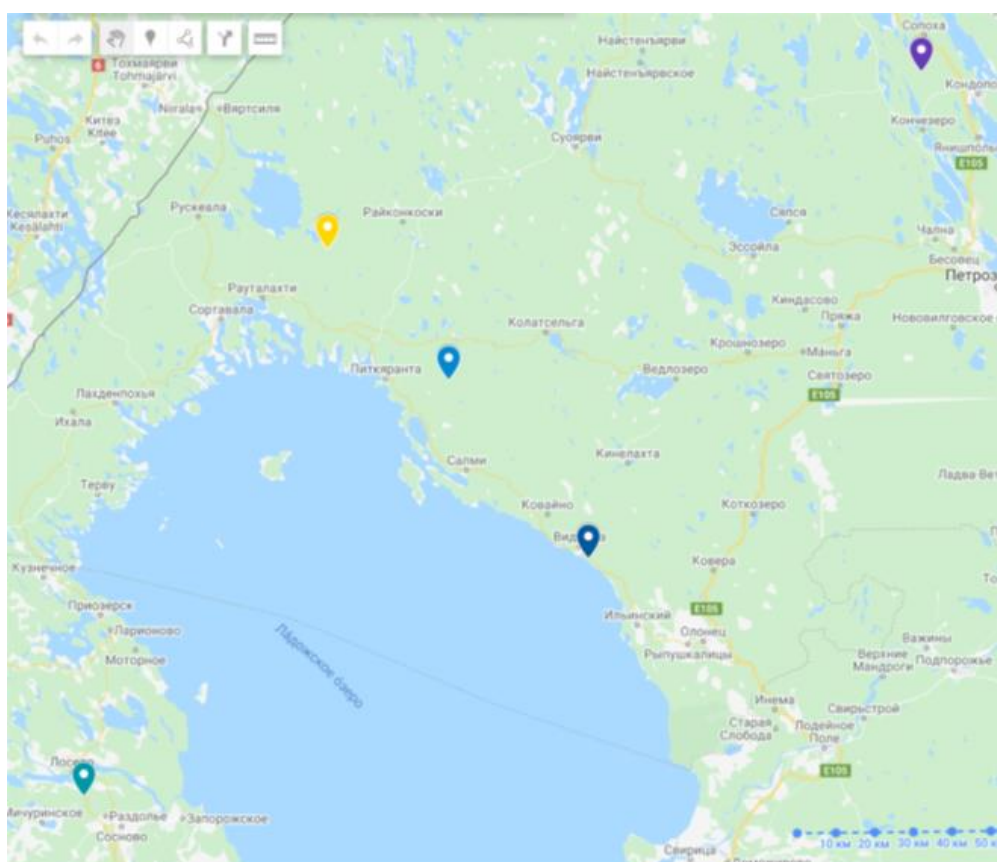


Рис. 1. Схема расположения участков закладки пробных площадей и сбора дополнительного материала

2.5.1. Характеристика почв и почвообразующих пород.

Возле каждой пробной площади проводилось описание почвенных разрезов и прикопок по стандартной методике (Стома и др. 2017). Из каждого почвенного горизонта (кроме подстилки) отбирались образцы для анализа в лаборатории. На каждой пробной площади вне подпологового пространства проводились 3 замера толщины подстилки.

В качестве примера ниже приводится описание типичного почвенного разреза, который выполнен возле нашей ПП N 24 согласно Бахмет О.Н. (2017), данные о почвах на прочих пробных площадях приводятся в Приложении, табл. 2, 3).

Тип почвы - подзол иллювиально-железистый. Местность - слабоволнистая озерно-ледниковая равнина. Почвообразующие породы – грубозернистые слоистые пески (мощность несколько м и более). Запас фитомассы напочвенной растительности составляет 3.7 т*га^{-1} . Ежегодно с наземным опадом поступает около 1 т*га^{-1} , который формирует маломощную лесную подстилку.

О 0-2 см – Лесная подстилка, плохо разложившаяся, рыхлая, опад сосны, мхов и лишайников.

Е 2-4 см – Серый, песчаный рыхлый, в верхней части встречаются угли, переход в альфегумусовый горизонт четкий.

Vf 4-20 см – Ржаво-бурый, песчаный, уплотненный, много корней, переход в следующий горизонт постепенный.

V2 20-60 см – Более светлый ржаво-бурый, песчаный, рыхлый, переход в горизонт V3 постепенный.

V3 60-130 см – Серовато-бурый, песчаный, рыхлый, переход в следующий горизонт постепенный.

BC 130-220 см – Серовато-охристый, песчаный, слабо уплотненный, в нижней части встречаются ржавые пятна.

C 220-330 см – Серый, тонкопесчаный, слоистый, с ржавыми пятнами.

Пески, на которых развивается почва, хорошо сортированы. Отмечается постепенное снижение содержания пылеватых и илистых частиц с глубиной. Наибольшее содержание илистой фракции отмечается в верхней части почв В связи с незначительным содержанием физической глины пески имеют низкую гигроскопичность. Водоудерживающая способность крупнозернистых песков низкая.. Минеральные горизонты почвы содержат мало гумуса, отмечено некоторое накопление гумуса в иллювиальном горизонте. Органическое вещество минеральных горизонтов почвы богато азотом, отношение C/N узкое и только в иллювиальном горизонте несколько расширяется из-за наличия в нем большого количества фульвокислот, в которых содержится мало азота. Почвы сильнокислые. Наиболее кислыми являются лесная подстилка и подзолистый горизонт – pH 3,4; в иллювиальном горизонте pH повышается до 4,7. Емкость обмена поверхностно-подзолистых почв низкая. Из поглощенных оснований по всему профилю, за исключением горизонтов О и Е, преобладает кальций, а в указанных горизонтах – водород. Максимальная степень ненасыщенности

основаниями (70 %) отмечена в горизонте Е, в остальных горизонтах степень насыщенности колеблется от 30 до 50%. Минеральные горизонты почвы содержат мало обменного калия. Верхняя 30-сантиметровая толща почвы богата подвижными соединениями фосфора, а нижележащие горизонты среднеобеспечены подвижным фосфором. Почвы данного типа бедны микроэлементами.

Вследствие маломощности лесной подстилки температура почвы подвержена значительным колебаниям, поверхность почвы сильно прогревается, но и быстро остывает. Среднегодовая влажность поверхностно –подзолистых почв или подзола иллювиально-железистого находится на уровне наименьшей влагоемкости. Эта величина характеризует ксероморфные и олиготрофные условия экотопа.

2.5.2. Измерения на пробных площадях

За период 1997-2012 гг. нами было изучено 25 пробных площадей (ПП) 30х30 м и 2 пробные площади 20х20м, представляющие разные стадии послепожарного восстановления, строения и возраста древостоя (Табл. 1, Приложение). Пробные площади для работы выбирались в одинаковых условиях местопроизрастания. Выбору объекта предшествовало маршрутное обследование района работы. Принадлежность участков к одному типу местопроизрастания проверялась общностью лесотипологических критериев (и уточнялась путем агрохимического анализа почвенных образцов). Пробные площади закладывались на участках с одинаковыми почвообразующими породами (флювиогляциальные пески) и положением в рельефе, на подзолах иллювиально-железистых, представляющих сосняки естественного происхождения (состав 10С, класс бонитета IV). ПП представляли как условно-одновозрастные древостои 25-50, 55-70, 80-120, 120-160 лет. так и разновозрастные (согласно Зябченко, 1984), состоящие из сочетания когорт подроста и древостоя от 25 до 180-250 лет (при характеристике ПП далее указывается возраст старшего поколения).

Таблица 1. Таксационные сведения по пробным площадям (выборочно, подробная характеристика приводится в приложении).

| <i>N</i> <i>пробной</i> <i>площади</i> | <i>Время</i> <i>после</i> <i>пожара</i> | <i>Возраст</i> <i>когорт</i> | <i>N</i> <i>подрост</i> <i>та,</i> <i>экз/га</i> | <i>Поко</i> <i>ление</i> | <i>N</i> <i>деревьев,</i> <i>экз/га</i> | <i>Средний</i> <i>диаметр,</i> <i>см</i> | <i>Средняя</i> <i>высота,</i> <i>м</i> | <i>Запас</i> <i>древесины,</i> <i>м3*га</i> |
|--|---|---------------------------------|---|-----------------------------|---|--|--|---|
| 3 | 80 | 55-80, 140-160 | 111 | 2/1 | 478/433 | 4/25 | 4.99/19.6 5 | 2.5/158 |
| 4 | 40 | <=40, 55-80 | 12333 | 2/1 | 888/166 | 5/21 | 5.2/15.5 | 37.5 |
| 5 | 80 | 55-80 | 33 | 1 | 1499 | 12 | 12.9 | 109 |
| 7 | 80 | 55-80, 140-160 | 678 | 2/1 | 1167/144 | 7/33 | 6.9/18.4 | 20.5/78.3 |
| 9 | 80 | 55-80, 140-160 | 1244 | 2/1 | 1222/178 | 9/36 | 9.3/21.4 | 37.1/137.3 |
| 11 | 40 | <=40,55-80 | 833 | 1 | 722 | 16 | 14 | 86.3 |
| 12 | 55 | <=35-55 | 10211 | 1 | 1344 | 8 | 6.6 | 34.0 |
| 16 | 55 | <=35-55, 80-120 | 8144 | 2/1 | 5711/100 | 3/29 | 3.84/15.1 7 | 25.8/43 |
| 17 | 55 | <=35-55, 80-120 | 6533 | 2/1 | 3300/311 | 4/16 | 4.25/11.6 8 | 36/46 |
| 20 | 55 | 80-120 | 222 | 2 | 611 | 22 | 18.73 | 195 |
| 26 | 55 | <=35-55,80-120, 150-180 | 3778 | 2/1 | 1311/178 | 9/30 | 3.87/16.9 4 | 18.3/93.1 |
| 27 | 26 | 90-120, 150-180 | 24078 | 2/1 | 133/111 | 4/26 | 4.31/13.7 5 | 0.2/31 |
| 29 | 26 | 150-200 | 7300 | 1 | 620 | 23 | 18.8 | 198 |
| 30 | 6 | 50-70, 90-120 | 7642 | 2/1 | 1120/111 | 9/23 | 4.5/11.30 | 59.8/28.6 |

Давность нарушения (пожара) составляла 6, 25, 40, 55 и около 80 лет. В пределах полосы шириной до 10 м вокруг ПП были измерены координаты стволов всех деревьев и их диаметр на высоте 130 см (ДВН) (3110 экз.). Для деревьев в пределах ПП были измерены координаты, ДВН, высота, горизонтальная и вертикальная проекции кроны, возраст (с помощью приростного бура) (3240 экз.). Для подроста были измерены возраст, диаметр у корневой шейки и высота (10702 экз.). Проростки и мелкий подрост (менее 10 см) были учтены только на 8 пробных площадях, представляющих разную давность пожара в связи с большой трудоемкостью работы. Напочвенный покров описан следующим образом: в пределах круговых площадок радиусом 10 см указывались пары видов – доминантов (т.е. занимающих наибольшую долю площади на площадке) мохово-лишайникового и

кустарничкового ярусов. Эти площадки закладывались на пробной площади в виде регулярной сетки с ячейкой 1x1 м (22500 площадок). Возле каждой пробной площади проводилось описание почвенных полум по стандартной методике. Для модельных экземпляров деревьев и подроста сосны в возрасте от 2 до 140 лет (31 экз. деревьев и 64-подроста) производились промеры параметров ветвей, приростов, охвоенной части и взвешивание компонентов фитомассы (Тиходеева, 1993). Распределение опада под кронами исследовалось на 30 трансектах, на площадках 10 см² (230 шт) (Zagidullina, Tikhodeeva, 2006). Датировка последнего пожара была выполнена с помощью дендрохронологических методов и анализа возрастной структуры ценопопуляции (Zacrisson, 1977; Swetnam, 1993; Gorshkov, Bakkal, Stavrova, 1996).

2.5.3. Описание параметров крон и полога древостоя

Описание роста и продукционной структуры деревьев производится через определение линейных объемных и весовых показателей. При линейных замерах отмечают высоту, диаметр дерева, размеры ветвей, приростов, листвы и др. При измерении и описании большого количества крон в древостоях необходимо в сжатые сроки произвести их промеры в 3х измерениях и учесть их асимметричность. Поэтому, чтобы учесть сложность конфигурации реальной кроны и вычислить ее параметры мы приняли некоторые допущения:

- горизонтальная проекция кроны принимается за многоугольник;
- вертикальная проекция может быть получена путем замеров относительной длины ветвей на всем протяжении кроны.

Таким образом, крона в пространстве представляется как серия прямоугольных призм: основание каждой призмы подобно горизонтальной проекции кроны, а площадь основания пропорциональна квадрату относительной ширины кроны на данной высоте (Рис. 2). Коэффициенты пропорциональности вычисляются на основании вертикальной проекции кроны:

$$K_j = \frac{R_j \cdot \pi}{S_0};$$

где S_0 - площадь горизонтальной проекции кроны, R_j - ширина кроны на j - высоте, K_j - коэффициент пропорциональности для j -высоты. При учете этих допущений можно рассчитать объем кроны, площадь ее проекции на любой высоте, а также оценить длину веток на любой высоте и направлении.

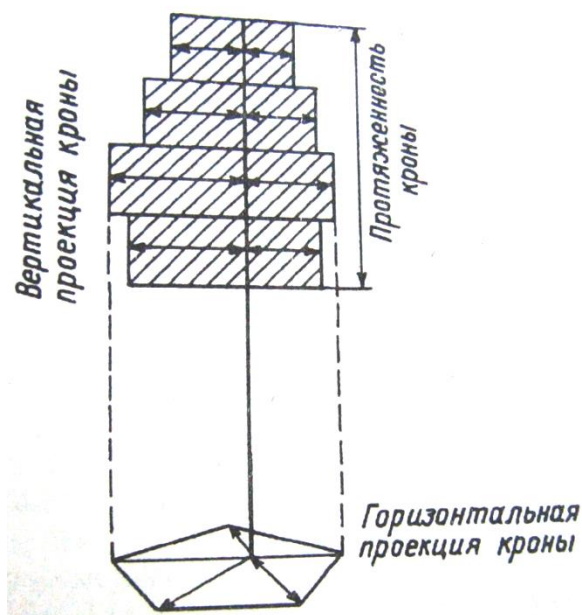


Рис. 2. Схема описания крон деревьев на пробной площади

2.6. Описание модельных деревьев и подроста

Для изучения формирования продукционной структуры древостоя в работе были использованы данные детального изучения крон модельных деревьев. В настоящей работе была использована оригинальная методика, позволяющая относительно быстро описать полную крону дерева, а также получить большой объем информации, отражающей ее строение (Тиходеева, 1993). Среди задач описания: оценка размерных параметров, описание архитектуры кроны, анализ ростовых процессов (стволовой прирост и прирост побегов), определение объема фотосинтезирующего аппарата, расчёт интенсивности опадения хвои.

Для характеристики продукционной и пространственной структуры кроны нами было изучено модельные деревья и экземпляры подроста сосны. В качестве модельных были использованы особи в возрасте от 1 до 140 лет. В пределах одного поколения были исследованы деревья, занимающие разные позиции в древостое - как господствующие, так и угнетенные, с разной степенью асимметричности кроны (Вертикально-фракционное.. 1986; Бобкова 1987). Описание модельного дерева предполагает спиливание дерева у основания ствола и оценку основных размерных параметров: высота дерева, уровень прикрепления кроны и описание структуры кроны.

Изучение структуры кроны производилось на основе измерения линейных и площадных показателей, а также показателей ветвления. Подсчёт числа ветвей** от ствола, фиксация расстояния между ветвями, определение угла прикрепления ветви к стволу и её ориентирование относительно сторон света, замер длины и ширины ветви, типизация ветви.

Типизация ветви. Для оптимизации описания кроны дерева, состоящей из множества ветвей (у 60-летнего дерева их может быть больше 50, это не считая верхушки, состоящей из 4-5 мутовок), мы разделяли ветви по форме и выполняемой в кроне структурной функции на следующие типы:

- по форме: «конус», «перо» и «веер». Ветви формы «перо» вытянутые, у них сохраняется апикальный тип нарастания, это, как правило, молодые ветви, и они характерны для верхней части кроны. Ветви формы «веер» чаще образуют нижнюю часть кроны, они широкие с большим количеством сучков и отсутствием основного направления роста. «Конус» - это форма, характерная для верхушки с ярко выраженным апикальным доминированием.

- по функции: «верхушка кроны», «коронообразующие» и «корононаполняющие». «Верхушка кроны» - это 4-5 мутовок верхней части кроны и непосредственно верхушечный (апикальный) побег-прирост на момент исследования. У молодых и средневозрастных деревьев они обычно имеют форму «конуса» и отличаются большими годичными приростами. «Коронообразующие» ветви формируют основной «скелет» кроны и создают её объём. Они крупные, могут быть как формы «веера», так и «пера». На этих ветвях сконцентрирована основная масса хвои. «Корононаполняющие» ветви небольшие, они не доходят до периферии кроны, рыхлые, чаще имеют форму «веера». Это ветви с короткими приростами, малым количеством хвои и субсинильного состояния. Их больше всего в нижней части кроны.

В разных частях кроны модельного дерева выпиливали модельные ветви - для каждой модельной кроны проводилось описание в среднем 7 ветвей из разных частей кроны в зависимости от их числа и разнообразия, относящиеся к тому или иному типу, и составляли по ним подробные схемы. На схемах фиксировали возраст, размер и направление роста веток и побегов, отмечали размер и возраст охвоённых частей. При описании производилась

* Ветвь (1-го порядка) растёт от ствола и формирует основу кроны, ветвь состоит из веток, которые в свою очередь состоят из побеговых систем, конечные фрагменты этих систем несут фотосинтезирующие структуры, в случае сосны – хвою.

точная фиксация положения каждой ветви в кроне с указанием ее типа, угла ее прикрепления к стволу и расстояния между точками прикрепления соседних ветвей. Описание каждой отдельной ветви кроны, включало измерение общей длины, ее возраста и длины ее безлистной части и чертеж ветви с учетом пропорций и характера ветвления и указанием типа ветви. Измерялись такие показатели как количество мутовок, веток в мутовке, число приростов и их длина, а также средняя длина охвоенной части каждого прироста. Эти показатели позволяют достаточно подробно охарактеризовать интенсивность роста и ветвления каждой ветви, а значит и ее роль в формировании кроны. Совмещение результатов описания модельных ветвей с результатами описания модельного дерева позволяет дать обобщающую оценку состояния дерева, прирост его побегов, оценить интенсивность их отмирания, объём развития и отпада фотосинтезирующего аппарата по всей кроне дерева.

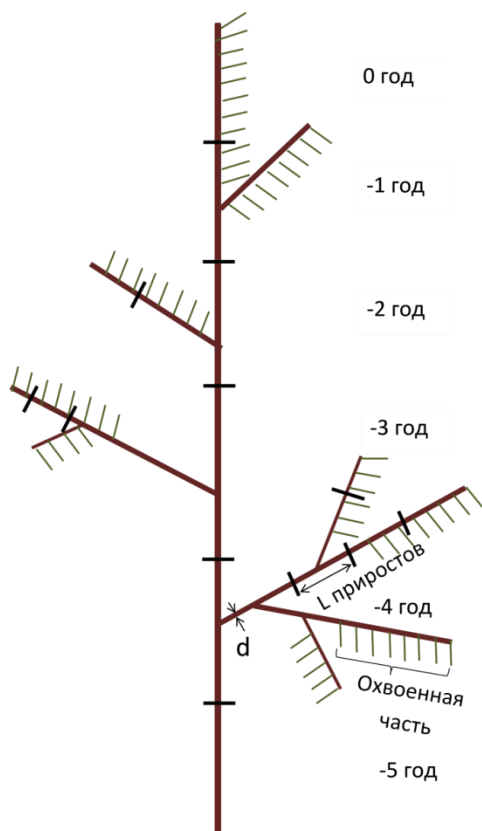


Рис. 3. Схема описания модельных ветвей.

Анализ ростовых процессов (стволовой прирост и прирост побегов). Для оценки стволовых приростов древесины по всей длине модельных деревьев с шагом в 1 метр брали спилы. На спилах в 4-х направлениях (север-юг-запад-восток) измеряли годовые приросты. Оценку годичных приростов побегов по всей длине кроны проводили на основании замеров модельных ветвей.

Определение веса и количества хвои модельных веток проводилось по следующей схеме. При описании веток измерялась длина охвоенной части приростов (L_{needle}), хвоя взвешивалась, кроме того, измерялся средний вес хвои с 1 см охвоенной части. Эта величина определялась отдельно для каждой ветви кроны. С каждой ветви отбиралось 100 хвоинок. Все образцы были высушены до воздушно-сухого состояния и взвешены на электронных и торсионных весах (точность измерения 1 мг).

Всего по указанной методике было описано 31 дерево из возрастных диапазонов 35 - 50, 55 - 70 и 120 - 160, принадлежащих кразмерным классам, наиболее широко представленных в древостое, были получены данные о возрасте кроны, числе мутовок, числе приростов, их длине (средней и суммарной по разным порядкам ветвления), средней (на мутовку), суммарной по кроне массе хвои и др. Дополнительно по методике описания ветвей было изучено 69 особей подроста.

2.7. Оценка продуктивности напочвенного покрова и лабораторные анализы

Продуктивность напочвенного покрова исследовалась с помощью пробных укусов (Андреева и др. 2002). Сбор материала был выполнен для доминантов травяно-кустарничкового (*Vaccinium vitis-idaea* и *Calluna vulgaris*) и мохово-лишайникового ярусов (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*, *Cladonia* sp., *Polytrichum* sp., *Dyrcranum* sp., *Pleurozium shreberi*).

Укусы травяно-кустарничкового яруса проводились следующим образом: в квадратной рамке 0.1 м² определялось проективное покрытие кустарничка, затем в пределах рамки изымалась вся его наземная фитомасса путем срезания всех побегов растения на уровне подстилки. Из каждой пробы отбиралось по несколько модельных надземных частей растения, которые разбирались на фракции фитомассы (листья, ветошь, ствол, ветки, таллом). Фитомасса разбиралась по годичным приростам. Для каждого вида было отобрано содержимое 5 рамок.

Для мхов и лишайников укусы производились путем полного изъятия надземной фитомассы на квадратной рамке 100 см², где изучаемый доминант занимал 100 %.. Для каждого доминанта было отобрано содержимое 10 рамок. Из пяти образцов было отобрано по фрагменту площадью 4 см², каждый из которых был разобран на живую фитомассу (которая при возможности разбиралась на годичные приросты) и ветошь. Всего было собрано 90 пробных укусов. Коэффициенты для перевода обилия видов напочвенного покрова в проективное покрытие были получены на 1000 пробных площадках 0.1 м².

Анализ образцов проводили в лаборатории СПбГУ. Образцы фитомассы предварительно также очищали от посторонних материалов, а опад разбирали на фракции. Все образцы почвы, опада и фитомассы были высушены до воздушно-сухого состояния и взвешены (с точностью измерения ± 1 мг). Содержание биогенных элементов - азота и фосфора в пробах почв и фитомассы определялось по методу Кьелдахла. Содержание в почве калия определялось методом пламенной фотометрии.

2.8. Оценка распределения опада под кроной

Пространственное распределение опада и толщины подстилки и напочвенного покрова было исследовано на трансектах, заложенных под 30 деревьями сосны с разным радиусом кроны в местах закладки пробных площадей. Длина трансекты была равна радиусу кроны + 1 м. Трансекты закладывались радиально от ствола дерева. На трансекте закладывались маленькие площадки (0.1 x 0.1 м) через каждые 0.4 м. Внутри этих площадок был собран весь неразложившийся опад сосны, отмечены доминанты напочвенного покрова и измерена мощность подстилки вместе с толщиной напочвенного покрова. В камеральных условиях собранный опад был разобран на фракции (хвоя, шишки, ветви), высушен и взвешен. Средний вес фракций был разделен на классы по радиусу кроны и использован для построения распределений опада. Опад под кроной часто распределен весьма неравномерно (в основном из-за «ямок» и «бугорков» в напочвенном покрове). Поэтому для дальнейших расчетов распределения были выравнены методом взаимного усреднения данных между соседними площадками по трансекте.

2.9. Структура данных о модельных деревьях, древостое и подросте

Для автоматизации работы с данными программными средствами и средствами баз данных (Delphi 5, MSAccess и др.) была разработана специальная структура для их хранения.

Сведения о древостое и подросте на пробных площадях и вокруг них.

Эти сведения были внесены в специальную базу данных, состоящую из таблиц **Stand**, **Board** и **Recruitment**.

Таблица “**Stand**” содержит уникальные ID деревьев и их параметры

| | |
|----------|---------------------------|
| NP | Номер площадки |
| NUMBER | Номер дерева |
| X | Координаты дерева |
| Y | Координаты дерева |
| DIAMETER | DBH |
| HEIGHT | Высота |
| AREAL | Площадь левой части кроны |

| | |
|-----------|---|
| AREAR | Площадь правой части кроны |
| LCRLNT | Протяженность левой части кроны |
| RCRLNT | Протяженность правой части кроны |
| AGE | Возраст дерева |
| GENER | Поколение |
| LPRJ0 | Ширина левой части профиля кроны 0 |
| LPRJ1 | Ширина левой части профиля кроны 1 |
| LPRJ2 | Ширина левой части профиля кроны 2 |
| LPRJ3 | Ширина левой части профиля кроны 3 |
| RPRJ0 | Ширина правой части профиля кроны 0 |
| RPRJ1 | Ширина правой части профиля кроны 1 |
| RPRJ2 | Ширина правой части профиля кроны 2 |
| RPRJ3 | Ширина правой части профиля кроны 3 |
| AREAL0 | Площадь левой части кроны 0 |
| AREAL1 | Площадь левой части кроны 1 |
| AREAL2 | Площадь левой части кроны 2 |
| AREAL3 | Площадь левой части кроны 3 |
| AREAR0 | Площадь правой части кроны 0 |
| AREAR1 | Площадь правой части кроны 1 |
| AREAR2 | Площадь правой части кроны 2 |
| AREAR3 | Площадь правой части кроны 3 |
| VOL_STEM | Запас ствола |
| VOL_CROWN | Объем кроны |
| CANG | Угол наибольшей асимметрии проекции кроны |
| NANG | Число углов проекции кроны |
| ANG0 | Угол проекции кроны 0 |
| ANG1 | Угол проекции кроны 1 |
| ANG2 | Угол проекции кроны 2 |
| ANG3 | Угол проекции кроны 3 |
| ANG4 | Угол проекции кроны 4 |
| ANG5 | Угол проекции кроны 5 |
| ANG6 | Угол проекции кроны 6 |
| ANG7 | Угол проекции кроны 7 |
| ANG8 | Угол проекции кроны 8 |
| ANG9 | Угол проекции кроны 9 |
| ANG10 | Угол проекции кроны 10 |
| L0 | Радиус проекции кроны 0 |
| L1 | Радиус проекции кроны 1 |
| L2 | Радиус проекции кроны 2 |
| L3 | Радиус проекции кроны 3 |
| L4 | Радиус проекции кроны 4 |
| L5 | Радиус проекции кроны 5 |
| L6 | Радиус проекции кроны 6 |
| L7 | Радиус проекции кроны 7 |
| L8 | Радиус проекции кроны 8 |
| L9 | Радиус проекции кроны 9 |
| L10 | Радиус проекции кроны 10 |

Таблица **Board** содержит сведения о древостое вокруг площадки

| | |
|----------|-------------------|
| N | Номер площадки |
| NUMBER | Номер дерева |
| X | Координаты дерева |
| Y | Координаты дерева |
| Diameter | ДВН |
| Type | Поколение |

Таблица **Recruitment** содержит сведения о подросте и о характере мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового покрова при основании ствола подроста

| | |
|-----------|--|
| NP | Номер площадки |
| ND | Номер дерева |
| FIRE | Давность пожара |
| X | Координаты |
| Y | Координаты |
| AGE | Возраст |
| INCREMENT | Прирост по высоте |
| HEIGHT | Высота |
| DIAMETER | Диаметр у корневой шейки |
| MOSS | Доминирующий вид мохово-лишайникового яруса |
| HERB | Доминирующий вид травяно кустарничкового яруса |

Сведения о кронах и морфометрических показателях модельных деревьев

Эти сведения были внесены в специальную базу данных, реализованную средствами нашей программы “Branches” и MSAccess. База состоит из исходных таблиц “Высоты”, «Дерево» и «Ветки» («Heights», «Derevo» и «Vetki») и таблиц с данными, полученными расчетным путем (“Прирост и отпад хвои”, “Прирост и отпад веток и приростов кроны”. Данные о подросте хранились в таблицах аналогичных по структуре таблице «Vetki». База состоит из следующих таблиц:

Таблица «**Heights**» содержит уникальные ID деревьев и высоты деревьев и частей кроны.

| | |
|--------|---------------|
| Ntree | Номер дерева |
| LCr | Длина кроны |
| HI_1 | Высота 1 |
| Hi_2 | Высота 2 |
| Hi_3 | Высота 3 |
| Hi_4 | Высота 4 |
| Height | Высота дерева |

Таблица «**Derevo**» содержит информацию о высотах мутовок на дереве, типе ветки и количестве веток каждого типа на каждой мутовке.

| | |
|----------|--------------|
| Derevo_N | Номер дерева |
|----------|--------------|

| | |
|-----------|----------------|
| Mutovka_N | Номер мутовки |
| Vysota | Высота мутовки |
| Vetka_tip | Индекс ветки |

Таблица «**Vetki**» содержит информацию о каждом из типов веток на каждом из деревьев.

| | |
|--|---|
| Ntree | Номер дерева |
| I_branch | Индекс ветки |
| age, years | возраст ветки |
| Diameter(mm) | диаметр (мм) |
| length, | длина (мм) |
| angle, degrees | угол прикрепления |
| weight of 1 needle, g | вес 1 хвоинки |
| weight of needles/1 cm needled part, g | вес хвои/1 см охвоенной части |
| N needl/1 cm | число хвоинок/1 см охвоенной части |
| N of new shoots in last year | число новых побегов за последний год |
| total N shoots | общее число побегов |
| N shoots order 2 | число побегов 2 порядка |
| N shoots order 3 | число побегов 3 порядка |
| N shoots order 4 | число побегов 4 порядка |
| branching intensity | интенсивность ветвления |
| total sum of all shoot lengths,m | общая сумма всех длин побегов, м |
| sum of last year increments all, m | сумма побегов последнего года, м |
| sum of last year increments 1 | сумма побегов последнего года 1 порядка |
| sum of last year increments 2 | сумма побегов последнего года 2 порядка |
| sum of last year increments 3 | сумма побегов последнего года 3 порядка |
| sum of last year increments 4 | сумма побегов последнего года 4 порядка |
| mean increment all, cm | средний прирост, см |
| mean increment 2 | средний прирост 2 порядка, см |
| mean increment 3 | средний прирост 3 порядка, см |
| mean increment 4 | средний прирост 4 порядка, см |
| sum of needled part lengths all, m | сумма охвоенной части всего, м |
| sum of needled part lengths 1 | сумма охвоенной части 1 порядка, м |
| sum of needled part lengths 2 | сумма охвоенной части 2 порядка, м |
| sum of needled part lengths 3 | сумма охвоенной части 3 порядка, м |
| sum of needled part lengths 4 | сумма охвоенной части 4 порядка, м |
| mass of needles all, g | масса хвои всего, г |
| mass of needles 1 | масса хвои 1 порядка, г |

| | |
|--------------------------------|---|
| mass of needles 2 | масса хвои 2 порядка, г |
| mass of needles 3 | масса хвои 3 порядка, г |
| mass of needles 4 | масса хвои 4 порядка, г |
| number of needles all | число хвои всего |
| number of needles 1 | число хвои 1 порядка |
| number of needles 2 | число хвои 2 порядка |
| number of needles 3 | число хвои 3 порядка |
| number of needles 4 | число хвои 4 порядка |
| mean length of needled part,cm | средняя длина охвоенной части, см |
| mean length of needled part 2 | средняя длина охвоенной части 2 порядка, см |
| mean length of needled part 3 | средняя длина охвоенной части 3 порядка, см |
| mean length of needled part 4 | средняя длина охвоенной части 4 порядка, см |
| mean mass of needls (all) | средняя масса хвои (всех порядков) |
| mean mass of needls (2) | средняя масса хвои (2) |
| mean mass of needls (3) | средняя масса хвои (3) |
| mean mass of needls (4) | средняя масса хвои (4) |

Расчетные данные, полученные программным путем

Расчетные данные получены математическими методами для каждого сочетания «Дерево»- «Тип ветки» и сведены в три однотипные таблицы. Поля, составляющие уникальный первичный ключ для каждой из таблиц, являются идентификаторами «Дерево» и «Тип ветки», таким образом, каждая из расчетных таблиц может быть присоединена по строкам к таблице «Vetki». Расчет веса опада и прироста компонентов фитомассы древостоя и подроста производился согласно разделу и сохранялся в дополнительных таблицах, структура которых приводится ниже.

Прирост и отпад хвои

| | |
|----------|------------------------------------|
| Ntree | Номер дерева |
| I_branch | Номер ветки |
| Incr_all | Приросты |
| Incr_1 | Приросты 1 порядка |
| Incr_2 | Прирост хвои 2 порядка |
| Incr_3 | Прирост хвои 3 порядка |
| Incr_4 | Прирост хвои 4 порядка |
| Fall_All | Опад хвои с веток 2 порядка, всего |
| Fall_1 | Опад_хвои с веток 1 пор |

| | |
|--------|-------------------------|
| Fall_2 | Опад хвои с веток 2 пор |
| Fall_3 | Опад хвои с веток 3 пор |
| Fall_4 | Опад хвои с веток 4 пор |

Прирост и отпад веток и приростов кроны

| | |
|--------------|--------------------------------------|
| Ntree | Номер дерева |
| I_branch | Номер ветки |
| MSkel_g_all | Масса ветки, г |
| Vetka_M | Масса ветки, г |
| MSkel_g_0 | Масса побегов 0 порядка, г |
| MSkel_g_1 | Масса побегов 1 порядка, г |
| MSkel_g_2 | Масса побегов 2 порядка, г |
| MSkel_g_3 | Масса побегов 3 порядка, г |
| MSkel_g_4 | Масса побегов 4 порядка, г |
| MSkel_g_5 | Масса побегов 5 порядка, г |
| MSkel_g_6 | Масса побегов 6 порядка, г |
| MSkel_g_7 | Масса побегов 7 порядка, г |
| MBr_Incr_all | Масса приростов всех порядков, г |
| MBr_Incr_g_0 | Масса приростов 0 порядка, г |
| MBr_Incr_g_1 | Масса приростов 1 порядка, г |
| MBr_Incr_g_2 | Масса приростов 2 порядка, г |
| MBr_Incr_g_3 | Масса приростов 3 порядка, г |
| MBr_Incr_g_4 | Масса приростов 4 порядка, г |
| MBr_Incr_g_5 | Масса приростов 5 порядка, г |
| MBr_Incr_g_6 | Масса приростов 6 порядка, г |
| MBr_Incr_g_7 | Масса приростов 7 порядка, г |
| MFallAll | Масса опада побегов всех порядков, г |
| MFall_2 | Масса опада побегов 2 порядка, г |
| MFall_3 | Масса опада побегов 3 порядка, г |
| MFall_4 | Масса опада побегов 4 порядка, г |
| MFall_5 | Масса опада побегов 5 порядка, г |
| MFall_6 | Масса опада побегов 6 порядка, г |
| MFall_7 | Масса опада побегов 7 порядка, г |

Масса веток и приростов кроны

| | |
|-----------------|---------------|
| Count_Mutovka_N | Число мутовок |
|-----------------|---------------|

| | |
|------------------|--------------------------------------|
| Ntree | Номер дерева |
| Avg_diameter(mm) | Средний диаметр ветки |
| Avg_lenght, | Средняя длина ветки |
| Nbranches | Число веток |
| Sum-MSkel_g_all | Суммарная масса веток, г |
| Sum-Vetka_M | Суммарная масса веток, г |
| Sum-MSkel_g_0 | Суммарная масса веток, 0 порядка |
| Sum-MSkel_g_1 | Суммарная масса веток, 1 порядка |
| Sum-MSkel_g_2 | Суммарная масса веток, 2 порядка |
| Sum-MSkel_g_3 | Суммарная масса веток, 3 порядка |
| Sum-MSkel_g_4 | Суммарная масса веток, 4 порядка |
| Sum-MBr_Incr_all | Суммарная масса приростов, всего, г |
| Sum-MBr_Incr_g_0 | Суммарная масса приростов, 0 |
| Sum-MBr_Incr_g_1 | Суммарная масса приростов, 1 порядка |
| Sum-MBr_Incr_g_2 | Суммарная масса приростов, 2 порядка |
| Sum-MBr_Incr_g_3 | Суммарная масса приростов, 3 порядка |
| Sum-MBr_Incr_g_4 | Суммарная масса приростов, 4 порядка |

Запросы к полученной базе данных позволяют на основе расчетных параметров для типизированных веток получить данные по общим и средним массам веток и хвои для всех деревьев, средние данные с учетом количества веток каждого типа. Консолидированные данные были использованы для получения аллометрических моделей для описания продукционной структуры древостоя и подроста.

2.10. Оригинальные расчеты и методы анализа данных

Помимо стандартных статистических методов для обработки полевых данных, создания баз данных, расчета индекса ценотической напряженности, размерных параметров и фитомассы кроны и пр. нестандартных показателей автором были разработаны специальные программы в Delphi 5.0. Ниже приводятся описание методов и алгоритмов, примененных или разработанных нами для оценки и анализа пространственной и продукционной структуры исследуемых сообществ.

2.10.1 Объем и заполненность полога на уровне участка древостоя

В качестве интегрального показателя, отражающего состояние полога для пробной площади в целом возможно использовать объем кроны на разных ступенях высоты древостоя. Для формализации описания вертикальной структуры древесного яруса мы предлагаем рассматривать высотное распределение суммарной площади сечения кроны, отражающее характер заполнения кронами пространства сообщества. Этот показатель рассчитывается

аналогично коэффициенту заполненности (Плотников, 1971; Тиходеева, 1993) “численность особей на пробе, обладающих каким то заданным свойством на единицу площади в каждом разряде высоты над уровнем почвы” (Плотников, 1971). В нашем случае под заполненностью мы будем понимать объем крон на каждой ступени высоты древостоя.

Суммарная площадь сечения крон на любом уровне высоты древостоя рассчитывается следующим образом:

$$S_h = \sum_{i=1}^n S_{hi}$$

где h - уровень высоты, S_{hi} - площадь сечения кроны i - дерева, n - количество деревьев. Таким образом, суммарный объем крон древостоя может быть рассчитан по формулам:

$$V_{кр} = \sum_{h=1}^H dh \cdot S_h = \sum_{h=1}^H \sum_{i=1}^n dh \cdot S_{hi}$$

где dh - шаг высоты, H - максимальная высота древостоя.

Распределение активной фитомассы в сообществе было получено аналогичным образом.

При анализе объемных показателей полога в качестве зависимых характеристик мы использовали средние и суммарные параметры полога древостоя (площадь проекций и объем крон), а также запасы древостоя; независимыми переменными послужили локальная плотность древостоя и его возраст.

2.10.2. Ценотическая напряженность и ее расчет

Анализ взаимодействий, организующих древостой, потребовал введения понятия ценотической напряженности, отражающей степень трансформации среды пологом древостоя в конкретной точке пространства сообщества в некоторый момент времени. Вследствие суперпозиции индивидуальных фитогенных полей формируется некоторое результирующее поле, которое можно назвать ценотическим. Ценотическое поле можно охарактеризовать его напряженностью в каждой его точке (Рис 4). Ценотическая напряженность отражает степень трансформации экологических условий окружающими особями (в нашем случае, деревьями) в данной точке пространства. Под ценотической напряженностью ($ЦН_i$) мы понимаем интенсивность трансформации среды компонентами фитоценоза в конкретной точке пространства сообщества ($x_i; y_i; z_i$) в некоторый момент времени.

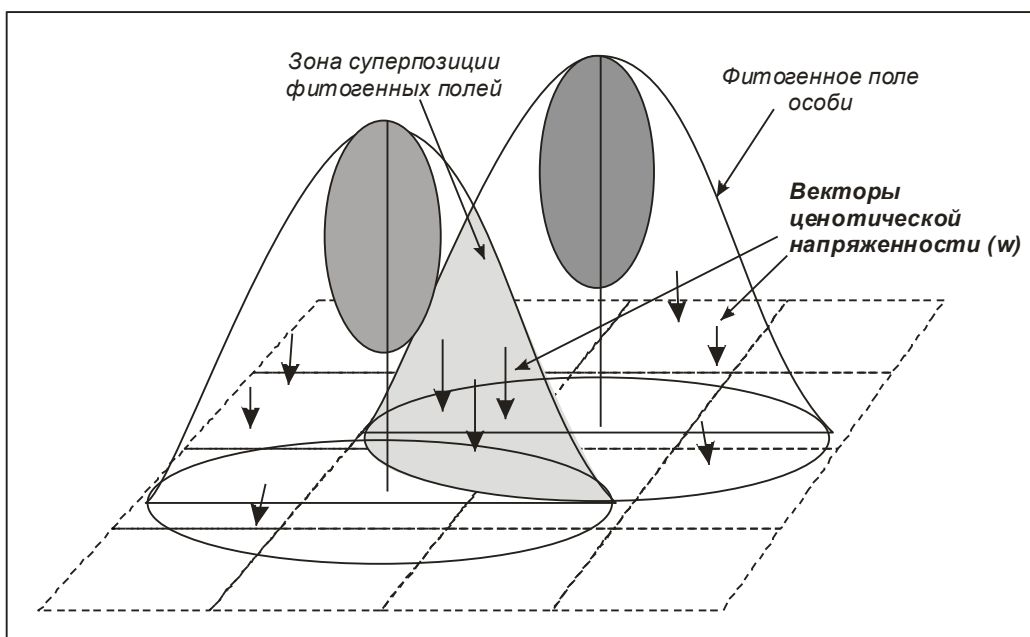


Рис. 4. Схема формирования ценотического поля - это зона геометрического суммирования индивидуальных фитогенных полей особей, включая зону их суперпозиции. Результирующее поле в каждой точке может быть охарактеризовано через его напряженность, которая отражает трансформацию экологических условий окружающими особями в данной точке пространства.

Очевидно, сила влияния фитогенного поля, создаваемого индивидуальной кроной на некоторую точку (в частности, на высоте H_i) есть величина векторная. Напряженности индивидуальных фитогенных полей, регистрируемые в точке H_i тоже являются векторами. Учитывая векторный характер напряженности индивидуального фитогенного поля, можно положить, что ценотическое поле образуется как результат суперпозиции векторов сил индивидуальных фитогенных полей (геометрическая сумма напряженностей полей). Тогда для напряженности результирующего поля (w), создаваемой окружающим пологом в некоторой точке, можно записать:

$$\vec{w} = \sum \vec{w}_i; \quad (1)$$

Поскольку световой поток - величина векторная и направлен сверху вниз, то и векторы напряженности изменения светового потока сонаправлены, а их геометрическая сумма соответствует простому сложению. Поэтому для измерения ценотической напряженности, создаваемой пологом, можно суммировать скалярные значения показателей ценотической напряженности крон полога. Одной из возможных оценок влияния окружающего полога на любую точку является его угловая проекция (Загидуллина, 1999; Zagidullina, 2000). Используя размеры и пространственные координаты крон окружающих деревьев, можно рассчитать эту проекцию для любой точки i . Выберем некоторое дерево k из окружения,

находящееся на расстоянии $Dist_{ik}$ (меньше чем $Dist_{lim}^{\dagger}$) от точки i . Тогда примерный угловой размер (ω_{ik}) кроны дерева k при данном α (который зависит от высоты прикрепления)

будет следующим:

$$\omega_{ik} = 2 \arctg \frac{R_k}{Dist_{ik}}; \text{ где } R_k - \text{ радиус кроны } k. \quad (2)$$

Согласно А. Ястребову (1996), влияние полога на прочие компоненты сообщества носит аддитивный характер. Тогда ценотическая напряженность w_i , создаваемая окружающим

пологом в точке i :

$$w_i = \sum_{k=1}^N \omega_{ik}; \quad (3),$$

где N - общее число окружающих деревьев, расстояние до которых менее $Dist_{lim}$.

Соответственно, ценотическая напряженность, представляющая собой суммарное влияние крон всех окружающих деревьев в точке Hi для данной зоны небесного свода ($w_{i\alpha}$), оцениваемой под углом α будет следующей:

$$w_{i\alpha} = \sum_{k=1}^N \omega_{k\alpha};$$

где N - общее число деревьев окружения (4). Для более полной оценки напряженности можно оценить долю закрытого пологом неба по кольцевым зонам небесного свода. Просуммировав последовательно $w_{i\alpha}$ по всем кольцевым зонам с заданным шагом угла $\Delta\alpha$, получаем:

$$ЦН_i = \sum_{\alpha=1}^{90} w_{i\alpha}; \quad (5)$$

где угол оценки α варьирует от 0° до 90° . В целях сопоставимости результатов, полученных с разным шагом $\Delta\alpha$ (наши расчеты производились с шагом 15°), данная величина взвешивалась путем деления на количество шагов.

Полученный показатель $ЦН_i$ представляет собой суммарное закрытие небесного свода кронами окружающего полога для точки i без учета их взаимного перекрывания. Таким образом можно рассчитать компонент $ЦН$ “затенение пологом” для любой точки сообщества по следующей формуле:

$$ЦН_i = \sum_{\alpha=1}^{90} \sum_{k=1}^N 2 \arctg \frac{R_k}{Dist_{ik}}$$

Компонент $Dist_{lim}^{\dagger}$ - дистанция, за пределами которой влиянием окружающего древостоя можно пренебречь. В данной работе дистанция $Dist_{lim} = 10$ м, обоснование приводится в разделе

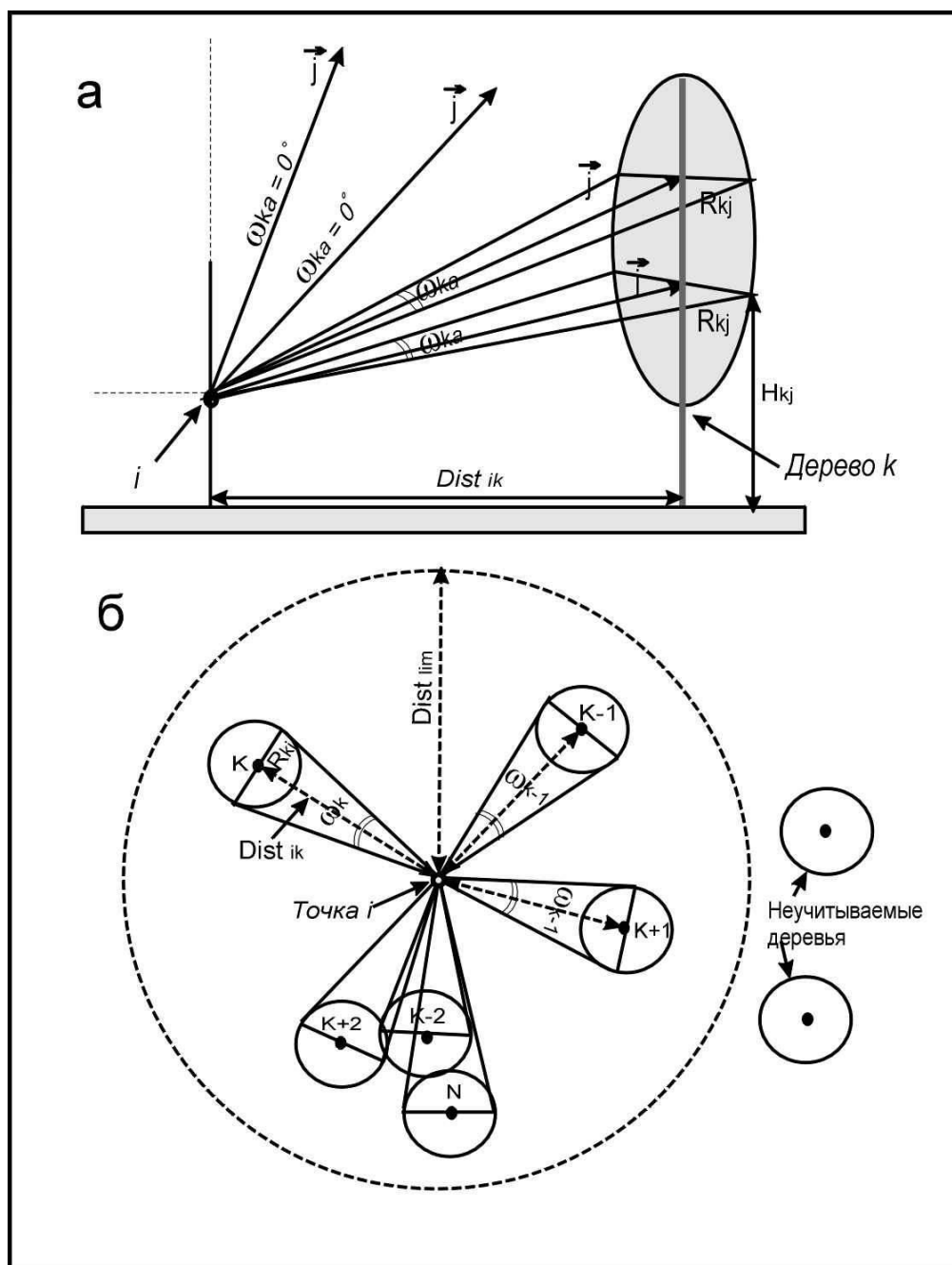


РИС. 5 Оценка ценотической напряженности (компонента полога) для точки i .
 (а) - профиль: последовательная оценка угловой доли закрытого неба по кольцевым зонам с шагом a ;
 (б) - план: оценка угловой доли закрытого неба для одной кольцевой зоны.

Самозатенение ветки собственной кроной для определенного радиуса кроны исследуемого дерева ветки рассчитывалось аналогичным образом. (ЦН self) В качестве расстояния Dist использовалась длина самой ветки (радиус кроны в данном направлении на данной высоте). Если длина ветки была нулевой (т.е ветки по данному направлению в кроне уже отпали), то угловая ширина собственной кроны принималась за 200° .

2.10.3. Оценка продуктивности крон и количества прироста и опада хвои и веток

Для того, чтобы рассчитать продукцию кроны и годичный опад сосны, использовались данные трансект с распределением опада под кроной, а также данные о весе хвои, полученные на основе измерений модельных особей деревьев и подроста.

Для расчета общего веса годичного прироста и опада хвои было принято следующее предположение. Хвоинки остаются на ветке в течение нескольких лет (по нашим данным, не более 5 лет). Конечно, интенсивность опада в разные годы неодинакова. Было принято, что среднее количество опада, оцененное за период в несколько лет, примерно постоянно. Тогда можно приблизительно определить часть приростов, где хвоя уже опала. В текущем году (0) хвоя с прироста текущего года не опадает (L_0) (100 % прироста покрыто хвоей). С прироста предыдущего года (L_1) в текущем году часть хвои уже опала ($(100-L_1)\%$) и т.д. Таким образом можно оценить суммарную за 5 лет длину приростов, с которых хвоя уже опала в текущем году. Если известна длина каждого прироста ($L_{i,t}$) и вес хвои на 1 см прироста ($M_{n/1cm}$), можно рассчитать средний (за последние 5 лет) вес опада хвои (A_i) с любой ветки (i):

$$A_i = \sum_{k=0}^{-5} \left(\left(\frac{L_{i,n}}{L_{i,t}} - \frac{L_{(i-1),n}}{L_{(i-1),t}} \right) \cdot L_{(i-1),t} \cdot M_{n/1cm} \right);$$

Где L – длина прироста, t – общая, n – охвоенной части, i - год.

На основе этих данных можно рассчитать общий вес опада хвои с модельной особи сосны.

Вес прироста и опада веток рассчитывается аналогичным образом. Сопоставляются пары модельных веток с одного дерева с небольшой разницей в возрасте. Разница в количестве веток начиная от 2-го до n-го порядка одного и того же года отражает примерное число опавших веток за период, равный разнице в возрасте между ветками. Разделив на этот период, можно рассчитать опад веток от 2 го до n-го порядка за один год. Зная плотность древесины и объем веток, можно получить массу опада веток. Полученные результаты обрабатываются при помощи базы данных, структура которой описывается выше.

2.10.4. Анализ пространственных распределений древостоя и подроста

Смысл анализа поведения К-функции заключается в проверке гипотезы о случайности пространственного точечного распределения путем оценки доли тех пар точек, расстояние между которыми не превосходит некоторой заданной дистанции (Getis and Franklin, 1987). Для n особей на квадратном участке площадью A значение К-функции Рипли для некоторой дистанции d оценивается как:

$$\tilde{K}(d) = \frac{1}{\lambda} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{\delta_{ij}(d)}{(n-1)}; \quad i \neq j \quad (1)$$

$$\text{где } \delta_{ij}(d) = 1, \text{ если } d_{ij} \leq d, \delta_{ij}(d) = 0, \text{ если } d_{ij} > d$$

где d_{ij} – дистанция между особями i и j , $\lambda = n/A$ (плотность особей на участке). Функция $K(d)$ в виде $\lambda K(d)$ может рассматриваться как ожидаемое количество особей в пределах дистанции d от точки i , для которой производится оценка. Если распределение является случайным, то $K(d)$ принимает значение πd^2 .

Besag J.E. (цит. по Ripley, 1977) предложил более удобную линейризованную модификацию К-функции, имеющую следующий вид:

$$\tilde{L}(d) = \sqrt{\tilde{K}(d)/\pi d} \quad (2)$$

Для случайного Пуассоновского распределения данная функция $L(d)$ принимает значение d . Если пространственное распределение особей групповое (кластерное), то $L(d)$ принимает значения большие, чем величина d , ожидаемая при Пуассоновском распределении. В противном случае, при регулярном распределении особей оценка $L(d)$ оказывается меньше ожидаемого значения d .

Очевидно, часть особей на квадратном участке оказывается расположенной достаточно близко к границе (или границам) пробной площади, что может исказить значения $L(d)$. Пограничная коррекция осуществлялась согласно алгоритмам, приведенным А. Getis and J. Franklin (1987): если дистанция между особями i и j превышала расстояние от особи i до ближайшей границы пробной площади (e_1), значение $\delta_{ij}(d)$ при расчете $L(d)$ замещалось следующей величиной:

$$\delta_{ij}(d) = [1 - \cos^{-1}(e_1/d)\pi]^{-1} \quad (3)$$

а в том случае, если дистанция между особями i и j превосходила расстояние от особи i до двух ближайших границ (e_1, e_2), $\delta_{ij}(d)$ рассчитывалось как:

$$\delta_{ij}(d) = \{1 - [\cos^{-1}(e_1/d) + \cos^{-1}(e_2/d) + \pi/2]/2\pi\}^{-1} \quad (4)$$

Данный алгоритм пограничной коррекции основан на предположении, что пространственное распределение особей вне границы участка сходно с таковым внутри пробной площади (Getis & Franklin, 1987).

Для анализа пространственной зависимости двух точечных распределений разных объектов также может быть использован данный подход (Diggle, 1983; Salonen, Pettinen & Sarkka, 1992; Szwargrzyk & Czerwczak, 1993). В этом случае функция $K_{12}(d)$ определяется как:

$$\tilde{K}_{12}(d) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_x \sum_y \frac{\delta_{xy}(d)}{[(n_1 - 1)(n_2 - 1)]^{0.5}}; \quad (5)$$

где n_1 – число объектов первого типа, n_2 – число объектов второго типа, x – объект первого типа, y – объект второго типа. Значение $\delta_{xy}(d)$ определяется аналогично условию формулы (1) и корректируется по формулам (3, 4). Вычисление $L_{12}(d)$ выполняется согласно выражению (2). При сравнении полностью независимых распределений функция $L_{12}(d)$ принимает значение d . Если распределения позитивно связаны, то $L_{12}(d)$ принимает значения, большие, чем величина d , ожидаемая при полностью независимых распределениях. В противном случае, при отрицательной пространственной взаимосвязи особей оценка $L_{12}(d)$ оказывается меньше ожидаемого значения d .

Проверка гипотезы о достоверности отличия анализируемых точечных распределений от случайного осуществляется по методу Монте-Карло: генерируется серия случайных точечных распределений, для каждого из которых оцениваются значения $L(d)$ (Besag & Diggle, 1977; Diggle, 1983). На основании проведенных случайных испытаний строится доверительный интервал для $L(d)$, в пределах которого гипотеза о случайности распределения должна быть отвергнута для принятого уровня значимости. Очевидно, ширина доверительного интервала зависит от количества точек (особей) в исследуемом распределении. Если оценка $L(d)$, полученная для анализируемого распределения, выходит за пределы полученного доверительного интервала, то данное точечное распределение должно быть признано неслучайным.

При анализе зависимости точечных распределений двух разных объектов проверка $L_{12}(d)$ осуществляется аналогично, с тем отличием, что в ходе испытаний Монте-Карло одновременно генерируются пары независимых распределений, и доверительный интервал строится на основании их анализа с помощью функции $L_{12}(d)$ (Diggle, 1983).

Пользуясь данными алгоритмами, можно изучить характер распределений особей для разного пространственного масштаба, последовательно увеличивая дистанцию d некоторым

шагом Δd . Максимум d зависит от размера пробной площади и принимается равным $a/2$, где a – длина стороны пробной площади (Huiquan & Jurskis, 1996). Для оценки достоверности сравнения анализируемого распределения со случайным на всем диапазоне d строятся имитационные интервалы для $L(d)$, при графической интерполяции которых можно получить соответствующее “доверительное пространство”. Для наглядности отличия исследуемых распределений от случайного в данной работе используется показатель $\Delta L(d)$:

$$\Delta L(d) = L(d) - d;$$

в случае группового распределения $\Delta L(d)$ принимает положительные значения, при равномерном – отрицательные, при случайном – близок к 0 (находится в пределах имитационного пространства).

2.10.5. Оценка выживаемости подростка

Выживаемость подростка была оценена через плотность подростка i -возраста на площадь субстрата (F_{ij}) была рассчитана как число подростка (N_i) одного и того же возраста (i), найденных на каждом виде доминантов напочвенного покрова (j), отнесенное к общей площади доминирования данного вида (S_j) (в м). F_{ij} была пересчитана на площадь 10 м^2 .

$$F_{ij} = 10 \frac{N_{ij}}{S_j}$$

2.10.6. Статистические методы и оригинальные расчеты

Стандартные статистические расчеты были выполнены с помощью пакета R (R Core Team 2021) и SPSS 16. Для анализа данных по продукционной структуре древостоя, подростка и для исследования напочвенного покрова использована описательная статистика, корреляционный анализ, дисперсионный анализ (ANOVA), линейные модели, многомерная статистика (PCA, DCA, DCCA). При исследовании крон был использован смешанный обобщенный линейный модель (generalized mixed effects model, GLMM), для которых предполагается, что эффекты (предикторы), влияющие на зависимую переменную, можно условно разделить на два типа: фиксированные и случайные (Gelman, 2005; r-sig-mixed models FAQ – GLMM, 2020). Фиксированные эффекты – это независимые переменные, которые можно измерить. Особенность данных в случае смешанных моделей — наличие групп взаимосвязанных наблюдений (например, как в нашем случае, при анализе нескольких измерений с одного дерева). Лучшую модель для каждой зависимой переменной выбирали на основании теста максимального правдоподобия (likelihood ratio tests) и значения информационного критерия (Akaike’s information criteria (AIC)) (Burnham and Anderson, 2002).

Глава 3. Продукционная и пространственная структура древостоя и подроста

3.1. Продукционная структура модельной выборки древостоя и подроста

Важнейшим показателем продукционного процесса является характер развития и функционирования активных фракций фитомассы кроны – веток и ассимиляционного аппарата. Величина аккумуляции сухого вещества, слагаемого листвой и ветками, как правило, тесно связана с иными параметрами древостоя (Карманова, 1976). Применительно к НРР это связи между надземной фитомассой и другими параметрами (Замолотчиков, Уткин, 2000). Для моделирования данных связей нужно отобрать предикторы, в наибольшей мере отражающие общее состояние особи. Это показатели, имеющие максимальные нагрузки на главные оси факторного анализа (Злобин, 1984). Такими признаками оказались корень кубический из объема кроны (ККО кроны), радиус проекции кроны кроны, высота дерева и диаметр ствола (ДВН) (Табл. 2). Наиболее низкой оказалась информативность протяженности кроны по высоте.

Таблица . 2.

Факторные нагрузки некоторых признаков деревьев (общая выборка с пробных площадей).

| Признак | Ось 1 АГК |
|--------------------------------------|-----------|
| Высота дерева | 0.920 |
| ДВН | 0.907 |
| Скорость роста по диаметру AGR (D) | 0.883 |
| Скорость роста по высоте AGR (H) | 0.888 |
| Корень кубический объема кроны (ККО) | 0.937 |
| Радиус проекции кроны | 0.912 |
| Протяженность кроны | 0.736 |

3.1.1. Результаты корреляционного и регрессионного анализа выборки модельных деревьев и подроста.

Характер связи между параметрами органов растения имеет монотонный характер что позволят использовать коэффициент линейной корреляции. Результаты корреляционного анализа приведены в таблицах отдельно для модельных деревьев и двух групп модельного подроста (менее 15 лет и от 15 лет). Разделение подроста по возрасту связано с тем, что у молодого подроста может быть измерено меньшее количество признаков. При анализе выявлено большое число пар параметров деревьев и подроста, которые достаточно сильно и статистически достоверно связаны между собой (табл. 3).

При анализе корреляции продукционных показателей крон модельных деревьев с морфометрическими предикторами наибольшее количество сильных связей получено для диаметра ствола и корня кубического объема кроны. Почти все коэффициенты линейной корреляции выше 0.6, за исключением связи с количеством приростов 2 порядка и средней длины приростов на мутовку.

Для младшей группы подроста только две пары параметров (для пар интенсивность ветвления – возраст и средний прирост по всем осям – возраст) связаны недостоверно. Из коэффициентов, отражающих связи с возрастом, 7 признаков больше 0.6, с высотой – 12, с годовичным приростом главной оси – только 4. Для подроста старшей группы из 60 коэффициентов 48 имеют значения больше 0.6. Недостоверен коэффициент корреляции между средним приростом по всем порядкам и возрастом. Связь большинства параметров с возрастом слабая, а связь с диаметром и высотой сильная (16 и 17 пар признаков соответственно); несколько слабее связь и с приростом последнего года (15 пар).

Таблица 3

Коэффициенты линейной корреляции параметров модельных деревьев. Выделены значения выше 0.6

| Параметры | деревя | Высота деревя | Диаметр ствола | Прирост ствола | Длина кроны | Радиус кроны | ККО кроны |
|-------------------------------------|---------------|------------------|-------------------|-------------------|----------------|-----------------|--------------|
| Высота ствола | | 1 | | | | | |
| Диаметр ствола | | 0.76 | 1.00 | | | | |
| Прирост ствола | | <i>0.04</i> | <i>0.02</i> | 1.00 | | | |
| Длина кроны | | 0.77 | 0.88 | 0.19 | 1.00 | | |
| Радиус кроны | | <i>0.34</i> | 0.81 | 0.13 | 0.71 | 1.00 | |
| ККО кроны | | <i>0.52</i> | 0.90 | 0.14 | 0.86 | 0.97 | 1.00 |
| Масса хвои | | 0.68 | 0.97 | 0.05 | 0.88 | 0.83 | 0.91 |
| Длина приростов | 1 пор | <i>0.38</i> | 0.73 | 0.34 | 0.72 | 0.80 | 0.81 |
| | 2 пор | 0.49 | 0.81 | 0.29 | 0.78 | 0.83 | 0.86 |
| | 3 пор | 0.69 | 0.93 | 0.13 | 0.88 | 0.79 | 0.88 |
| | 4 пор | 0.69 | 0.92 | -0.02 | 0.80 | 0.72 | 0.81 |
| | Суммарная | 0.68 | 0.94 | 0.12 | 0.87 | 0.81 | 0.89 |
| Число мутовок | | 0.83 | 0.74 | -0.23 | 0.58 | <i>0.38</i> | 0.49 |
| Число ветвей | | <i>0.53</i> | 0.85 | 0.29 | 0.84 | 0.85 | 0.90 |
| Возраст кроны | | 0.67 | 0.91 | 0.01 | 0.84 | 0.78 | 0.86 |
| Число приростов | Всего | 0.63 | 0.95 | 0.00 | 0.83 | 0.83 | 0.90 |
| | 2 пор | 0.50 | 0.87 | 0.20 | 0.83 | 0.91 | 0.94 |
| | 3 пор | 0.64 | 0.95 | 0.08 | 0.88 | 0.86 | 0.93 |
| | 4 пор | 0.65 | 0.91 | -0.07 | 0.78 | 0.74 | 0.83 |
| | Среднее число | Всего | 0.59 | 0.86 | 0.16 | 0.81 | 0.78 |
| Приростов на мутовку | 2 пор | <i>-0.07</i> | <i>0.26</i> | 0.34 | <i>0.30</i> | 0.52 | 0.46 |
| | 3 пор | 0.44 | 0.69 | 0.22 | 0.69 | 0.70 | 0.74 |
| | 4 пор | 0.76 | 0.91 | 0.02 | 0.84 | 0.67 | 0.79 |
| Масса хвои на мутовку (средняя) | | 0.61 | 0.85 | 0.23 | 0.81 | 0.75 | 0.81 |
| Длина приростов на мутовку(средняя) | | <i>-0.04</i> | <i>-0.06</i> | <i>-0.17</i> | 0.01 | <i>-0.09</i> | <i>-0.07</i> |

Таблица 4

Коэффициенты линейной корреляции параметров модельной выборки подроста возрастной группы старше 15 лет с высотой, возрастом и приростом последнего года

| Признак | Возраст | Диаметр | Высота | Прирост |
|---|---------|-------------|-------------|-------------|
| Возраст | 1 | 0.29 | 0.36 | 0.03 |
| Диаметр | 0.29 | 1 | 0.92 | 0.85 |
| Высота | 0.37 | 0.92 | 1 | 0.81 |
| Кол-во новых побегов за прошлый год | 0.24 | 0.92 | 0.85 | 0.86 |
| Общее кол-во побегов | 0.19 | 0.95 | 0.88 | 0.86 |
| Кол-во побегов 1 порядка | 0.18 | 0.93 | 0.86 | 0.83 |
| Интенсивность ветвления | 0.34 | 0.42 | 0.44 | 0.50 |
| Суммарная длина всех побегов | 0.21 | 0.97 | 0.89 | 0.88 |
| Общая сумма приростов за прошлый год | 0.19 | 0.96 | 0.86 | 0.88 |
| Прирост главной оси за прошлый год | 0.03 | 0.85 | 0.80 | 1 |
| Прирост побегов 1 порядка за прошлый год | 0.17 | 0.93 | 0.83 | 0.88 |
| Средний прирост по всем побегам | -0.03 | 0.31 | 0.36 | 0.48 |
| Средний прирост для побегов 1 порядка | 0.21 | 0.84 | 0.79 | 0.87 |
| Общая сумма длин охвоенных частей | 0.18 | 0.96 | 0.85 | 0.88 |
| Сумма длин охвоенных частей главной оси | 0.09 | 0.83 | 0.83 | 0.92 |
| Сумма длин охвоенных частей побегов 1 порядка | 0.18 | 0.94 | 0.84 | 0.87 |
| Общая масса хвои | 0.24 | 0.94 | 0.79 | 0.78 |
| Масса хвои на главной оси | 0.29 | 0.69 | 0.60 | 0.56 |
| Масса хвои на побегах 1 порядка | 0.30 | 0.82 | 0.67 | 0.65 |
| Масса хвои на побегах 2 порядка | 0.18 | 0.95 | 0.79 | 0.81 |
| Масса хвои на побегах 3 порядка | 0.21 | 0.66 | 0.68 | 0.54 |

Таблица 5

Коэффициенты линейной корреляции комплекса параметров модельной выборки подроста младшей возрастной группы (<15 лет) с высотой, возрастом и приростом

| | Возраст | Высота | Прирост |
|---|-------------|-------------|-------------|
| Возраст | 1 | 0.78 | 0.22 |
| Высота | 0.78 | 1 | 0.64 |
| Кол-во новых побегов за прошлый год | 0.20 | 0.34 | 0.42 |
| Общее кол-во побегов | 0.72 | 0.63 | 0.23 |
| Кол-во побегов 1 порядка | 0.80 | 0.75 | 0.32 |
| Интенсивность ветвления | -0.18 | 0.08 | 0.44 |
| Суммарная длина всех побегов | 0.76 | 0.87 | 0.43 |
| Общая сумма приростов за прошлый год | 0.67 | 0.85 | 0.58 |
| Прирост главной оси за прошлый год | 0.22 | 0.64 | 1 |
| Прирост побегов 1 порядка за прошлый год | 0.72 | 0.84 | 0.46 |
| Средний прирост по всем побегам | -0.11 | 0.36 | 0.70 |
| Средний прирост для побегов 1 порядка | 0.54 | 0.70 | 0.60 |
| Общая сумма длин охвоенных частей | 0.70 | 0.89 | 0.60 |
| Сумма длин охвоенных частей главной оси | 0.32 | 0.67 | 0.94 |
| Сумма длин охвоенных частей побегов 1 порядка | 0.72 | 0.81 | 0.35 |
| Общая масса хвои | 0.54 | 0.66 | 0.42 |
| Масса хвои на главной оси | 0.21 | 0.49 | 0.74 |
| Масса хвои на побегах 1 порядка | 0.6 | 0.62 | 0.22 |

Как в группе модельных деревьев, так и в обеих возрастных группах подроста велико количество высоких значимых (на уровне $p < 0.05$) коэффициентов корреляции. Для подроста младшей группы наибольшее количество высоких коэффициентов корреляции выявлено при зависимостях от высоты, меньшее – для возраста и прироста. Для подроста второй группы наибольшее количество высоких коэффициентов корреляции выявлено при анализе связей с диаметром ствола у корневой шейки, но связи с высотой и годичным приростом также высоки. Если для подроста первой группы диаметр у корневой шейки очень мал (2-3 мм) и почти не отличается у различных экземпляров, то у старшего подроста и деревьев он является тем параметром, по которому можно судить о значении остальных признаков с наибольшей точностью. Наибольшее количество и сила линейных связей между продукционными и структурными показателями отмечены для высоты и диаметра. Однако, для подроста (особенно младшего возраста) проще и точнее осуществлять измерение высоты, а для деревьев – диаметра ствола. И высота и диаметр являются интегральными (кумулятивными) признаками, отражающими совместное влияние комплекса различных факторов на растение на всем периоде его развития. Сильные связи многих параметров с годичным приростом отмечаются многими исследователями (Усольцев, 1988), однако, характер прироста может сильнее изменяться из-за значительной изменчивости действия внешних (особенно климатических) факторов по годам (Орешкин, 1998). Таким образом, наличие сильных линейных связей между различными параметрами роста и продуктивности деревьев и подроста дает возможность оценивать значения комплекса признаков при наличии информации только об основных морфометрических показателях. Соответственно, построение аллометрических моделей возможно практически по всем основным продукционным параметрам и для подроста, и для древостоя.

3.1.2. Линейные модели для описания продукционной структуры древостоя и подроста

Исходной информацией для моделирования послужили данные о фитомассе модельных деревьев. Морфометрические и продукционные показатели модельной выборки деревьев и подроста были обработаны методом регрессионного анализа. Поиски коэффициентов регрессионных уравнений для перечисленных морфометрических показателей кроны и фракций ее фитомассы проводили для диаметра в качестве предиктора (d , см), имеющего максимальные связи с продукционными показателями для модельных деревьев, а для подроста – с предикторами высотой, возрастом и диаметром. Для получения линейных зависимостей параметры были предварительно логарифмированы. Результаты множественного регрессионного анализа зависимостей продукционных параметров моделей

от основных морфологических предикторов приведены в табл. 6, 7 (все коэффициенты значимы на уровне $p < 0.05$). Значения коэффициентов детерминации (R^2) для подроста достаточно велики: они больше 0.6 в 8 случаях из 12 для младшей группы модельного подроста и в 10 для старшей группы. Это говорит о том, что выбранный комплекс основных морфологических параметров (предикторов) удовлетворительно предсказывает зависимые параметры. Для младшей группы подроста основной вклад в дисперсию морфометрических признаков вносит высота растения (или высота и возраст). Для второй группы (старше 15 лет) основной вклад выявлен для диаметра, и для комплексов из двух параметров – прироста и диаметра, а также прироста и высоты. Ни для одного параметра нет высоких значений коэффициентов для возраста (Табл.6, 7). При step-by-step анализе с последовательным уменьшением количества предикторов выявлено, что основные продукционные параметры лучше всего определяет весь комплекс основных морфометрических параметров (например, для массы хвои $R^2 = 0.91$), но при однородном бонитете насаждений (в одинаковых лесорастительных условиях) можно воспользоваться и зависимостью только от диаметра или высоты с незначительной потерей точности (Уткин и др. 1996). Это позволило в дальнейшем перейти к более простым аллометрическим моделям с одним предиктором.

Таблица 6

Результаты регрессионного анализа параметров продукционной структуры подроста. Характеристика зависимостей значений продукционных показателей модельных экземпляров подроста от возраста (X), диаметра (D) и высоты (H) вида $y = a*X + b*D + d*H + c$ (вся выборка).

| Зависимый показатель | R^2 | St.Error | a | b | d | c |
|-----------------------------------|-------|----------|--------|-------|--------|--------|
| Общая масса хвои, г | 0.916 | 24.36 | 0.547 | 10.29 | -60.62 | -37.81 |
| масса хвои на центральной оси | 0.500 | 1.610 | 0.100 | 0.197 | -1.156 | -1.639 |
| масса хвои на побегах 1 порядка | 0.747 | 13.77 | 1.187 | 3.480 | -27.28 | -25.01 |
| масса хвои на побегах 2 порядка | 0.941 | 12.39 | -0.665 | 6.496 | -37.66 | -6.623 |
| масса хвои на побегах 3 порядка | 0.464 | 5.343 | -0.071 | 0.126 | 5.171 | -4.420 |
| общий прирост хвои, г | 0.911 | 9.945 | 0.232 | 4.063 | -22.76 | -16.06 |
| Прирост хвои на центральной оси | 0.683 | 0.455 | 0.014 | 0.092 | -0.608 | -0.079 |
| Прирост хвои на побегах 1 порядка | 0.719 | 5.346 | 0.450 | 1.216 | -1.990 | -8.920 |
| Прирост хвои на побегах 2 порядка | 0.933 | 5.517 | 0.201 | 2.662 | -14.08 | -4.823 |
| Прирост хвои на побегах 3 порядка | 0.462 | 2.512 | -0.029 | 0.055 | 2.478 | -2.174 |
| суммарный опад,г | 0.866 | 8.423 | 0.466 | 2.447 | -10.60 | -18.77 |
| опад с центральной оси | 0.487 | 0.602 | 0.041 | 0.079 | -0.571 | -0.576 |
| опад с побегов 1 порядка | 0.672 | 4.796 | 0.482 | 0.898 | -5.896 | -10.60 |
| опад с побегов 2 порядка | 0.909 | 4.046 | 0.007 | 1.461 | -5.910 | -0.087 |
| опад с побегов 3 порядка | 0.454 | 1.432 | -0.031 | 0.008 | 1.758 | -1.122 |

Таблица 7

Характеристика зависимостей значений основных показателей модельного подростка от возраста (X), высоты (H) и диаметра (D) вида $y = a*X + b*H + d*D + c$. Данные получены для выборки подростка старше 15 лет.

| Зависимый показатель | R ² | St.Error | a | β | b | β | D | β | C |
|-------------------------------------|----------------|----------|--------|--------|--------|--------|-------|-------|--------|
| Общее количество побегов | 0.908 | 24.37 | -2.976 | -0.100 | 11.41 | 0.084 | 7.675 | 0.899 | 3.947 |
| Сумма длин всех побегов | 0.955 | 2.743 | -0.317 | -0.080 | -0.234 | -0.013 | 1.151 | 1.009 | -0.641 |
| Общая длина охвоенной части побегов | 0.934 | 1.563 | -0.158 | -0.084 | -1.487 | -0.175 | 0.614 | 1.146 | 0.0120 |
| Сумма всех приростов прошлого года | 0.940 | 0.646 | -0.063 | -0.084 | -0.433 | -0.126 | 0.239 | 1.100 | -0.040 |

Модели, построенные по закону аллометрии, обычно наиболее удобны при описании связей между различными параметрами растений. Размеры кроны, высота и диаметр ствола монотонно связаны с размером и фитомассой других частей дерева, и поэтому эти показатели использовались в качестве предикторов для разработки моделей. Однако, проще и точнее измерять высоту у подростка и диаметр на уровне груди (DBH) у древостоя. Поиски коэффициентов аллометрических регрессионных уравнений для перечисленных фракций фитомассы и показателей структуры кроны осуществлялись средствами SPSS 16 и пакета R с использованием следующих видов уравнений: для древесного яруса:

$$Y = a*d^b \quad (1)$$

где Ph – показатель фитомассы или параметров структуры кроны в зависимости от диаметра (d , см) и высоты (h , м). Для подростка:

Поскольку зависимости носят экспоненциальный характер, выражения были переведены в логарифмическую форму для получения линейной зависимости:

$$\ln(Y) = b0 + b1*\ln(x)+e, \text{ где } x = DBH, H \quad (3)$$

Были получены аллометрии для различных показателей крон и фракций фитомассы с

$$Y = a*h^b \quad (2)$$

использованием данных модельных деревьев и подростка. В качестве предикторов оценивали высоту подростка и диаметр дерева на высоте груди (Табл. 7, 8).

Таблица 8

Характеристика аллометрических зависимостей для логарифмированных продукционных параметров (показатели логарифмированы) подроста (Y) от высоты (по x), вида $ln(Y) = b_0 + b_1 * ln(x) + e$.

| Показатель | Estimate | Std.Error | t-value | p | R ² |
|-----------------------|----------|-----------|---------|----------|----------------|
| Intercept | 1.56 | 0.101 | 15.57 | 0.000 | |
| Сумма длин побегов, м | 1.365 | 0.041 | 33.58 | 0.000 | 0.948 |
| Intercept | 2.811 | 0.153 | 18.36 | 0.000 | |
| Масса хвои, кг | 1.672 | 0.061 | 27.26 | 0.000 | 0.923 |
| Intercept | 1.977 | 0.166 | 12.09 | 0.000 | |
| Масса прироста хвои | 1.466 | 0.065 | 22.37 | 0.000 | 0.89 |
| Intercept | 1.625 | 0.162 | 10.07 | 0.000 | |
| Масса отпада хвои | 1.543 | 0.065 | 23.86 | 2.00E-16 | 0.902 |

Анализ морфометрических показателей и продукционной структуры, выполненный на модельной выборке древостоя и подроста позволил осуществить построение линейных аллометрических моделей, которые позволяют с достаточной точностью предсказывать показатели структуры крон и фитомассы на уровне отдельных деревьев и пробных площадей. Эти модели в дальнейшем были использованы для оценки показателей фитомассы для древостоя и подроста, морфометрические параметры которых были измерены на пробных площадях (Табл. 7-9). Необходимо отметить, что в нашей выборке преобладают модельные деревья из молодняков и средневозрастных насаждений, представленность из старших классов возраста намного меньше. Поэтому можно предположить, что оценки регрессионных коэффициентов для более старых и крупномерных деревьев окажутся смещены. С учетом указанных ограничений, полученные модели могут использоваться при оценке массы фракций фитомассы сухих сосняков данного района.

3.1.2. Распределение фракций фитомассы в кронах модельных деревьев

Распределение активных фракций фитомассы в кроне – ветвей и ассимиляционного аппарата неравномерно. Для экстраполяции полученных моделей на древостой в целом была проведена оценка вертикально-фракционного распределения активной фитомассы крон и происходящих в ней продукционных процессов (прирост и отпад ФМ). (Рис. 6). Как показал анализ распределения фитомассы, во всех возрастных группах в нижней части кроны прирост и отпад фракций фитомассы либо сбалансированы, либо отпад преобладает. У молодых деревьев максимальная фитомасса хвои, прирост и отпад сосредоточены, как правило, в средней части кроны. У деревьев 70-90 лет максимальные масса хвои и относительный прирост смещены в верхнюю часть кроны. У более старых (> 90 лет) модельных деревьев по массе преобладает хвоя и скелет нижней части кроны, при этом интенсивность процессов прироста и отпада снижаются по всем слоям кроны.

Таблица 9

Характеристика аллометрических зависимостей для логарифмированных продукционных параметров (показатели логарифмированы) модельных деревьев (Y) от диаметра (по x), вида $\ln(Y) = b_0 + b_1 \cdot \ln(x) + e$.

| Показатель | Estimate | Std.Error | t-value | p | R ² |
|----------------------------------|-----------------|-----------|---------|---------|----------------|
| Intercept | 5.387 | 0.248 | 21.732 | 0.000 | 0.588 |
| Высота дерева, м | 0.642 | 0.1 | 6.429 | 0.000 | |
| Intercept | -12.075 | 0.248 | -48.671 | 0.000 | 0.960 |
| Объем ствола, м ³ | 2.643 | 0.1 | 26.457 | 0.000 | |
| Intercept | 0.092 | 0.198 | 0.462 | 0.648 | 0.750 |
| Длина кроны, м | 0.745 | 0.08 | 9.335 | 0.000 | |
| Intercept | -1.895 | 0.585 | -3.24 | 0.003 | 0.504 |
| Площадь кроны, м ² | 1.279 | 0.235 | 5.428 | 0.000 | |
| Intercept | -2.352 | 0.630 | -3.732 | 0.001 | 0.690 |
| Объем кроны | 2.083 | 0.254 | 8.207 | 0.000 | |
| Intercept | -1.133 | 0.466 | -2.430 | 0.022 | 0.396 |
| Длина приростов, 1 порядка, м | 0.819 | 0.188 | 4.360 | 0.000 | |
| Intercept | 0.370 | 0.474 | 0.780 | 0.442 | 0.535 |
| Длина приростов 2 порядка | 1.104 | 0.191 | 5.780 | 0.000 | |
| Intercept | -2.759 | 0.702 | -3.93 | 0.000 | 0.709 |
| Длина приростов 3 порядка | 2.375 | 0.283 | 8.40 | 0.000 | |
| Intercept | -12.462 | 1.892 | -6.586 | 0.000 | 0.619 |
| Длина приростов 4 порядка | 5.228 | 0.762 | 6.861 | 0.000 | |
| Intercept | -0.510 | 0.439 | -1.159 | 0.256 | 0.787 |
| Общая длина приростов, м | 1.832 | 0.177 | 10.360 | 0.000 | |
| Intercept | -4.488 | 0.371 | -12.080 | 0.000 | 0.962 |
| Общая масса хвои, кг | 0.640 | 0.023 | 27.714 | 0.000 | |
| Intercept | -2.135 | 0.176 | -12.105 | 0.000 | 0.957 |
| Прирост хвои, кг | 0.282 | 0.011 | 25.739 | 0.000 | |
| Intercept | -1.683 | 0.132 | -12.777 | 0.000 | 0.961 |
| Отпад хвои, кг | 0.224 | 0.008 | 27.341 | 0.000 | |
| Intercept | - | 7.915 | -9.148 | 0.000 | 0.903 |
| Масса скелета кроны, кг | 72.412 8.243 | 0.492 | 16.753 | 0.000 | |
| Intercept | -1.624 | 0.289 | -5.619 | 0.000 | 0.901 |
| Прирост веток, кг | 0.297 | 0.018 | 16.545 | 0.000 | |
| Intercept | -0.269 | 0.048 | -5.736 | 2.9E-06 | 0.800 |
| Отпад веток, кг | 0.032 | 0.003 | 10.945 | 5.4E-12 | |

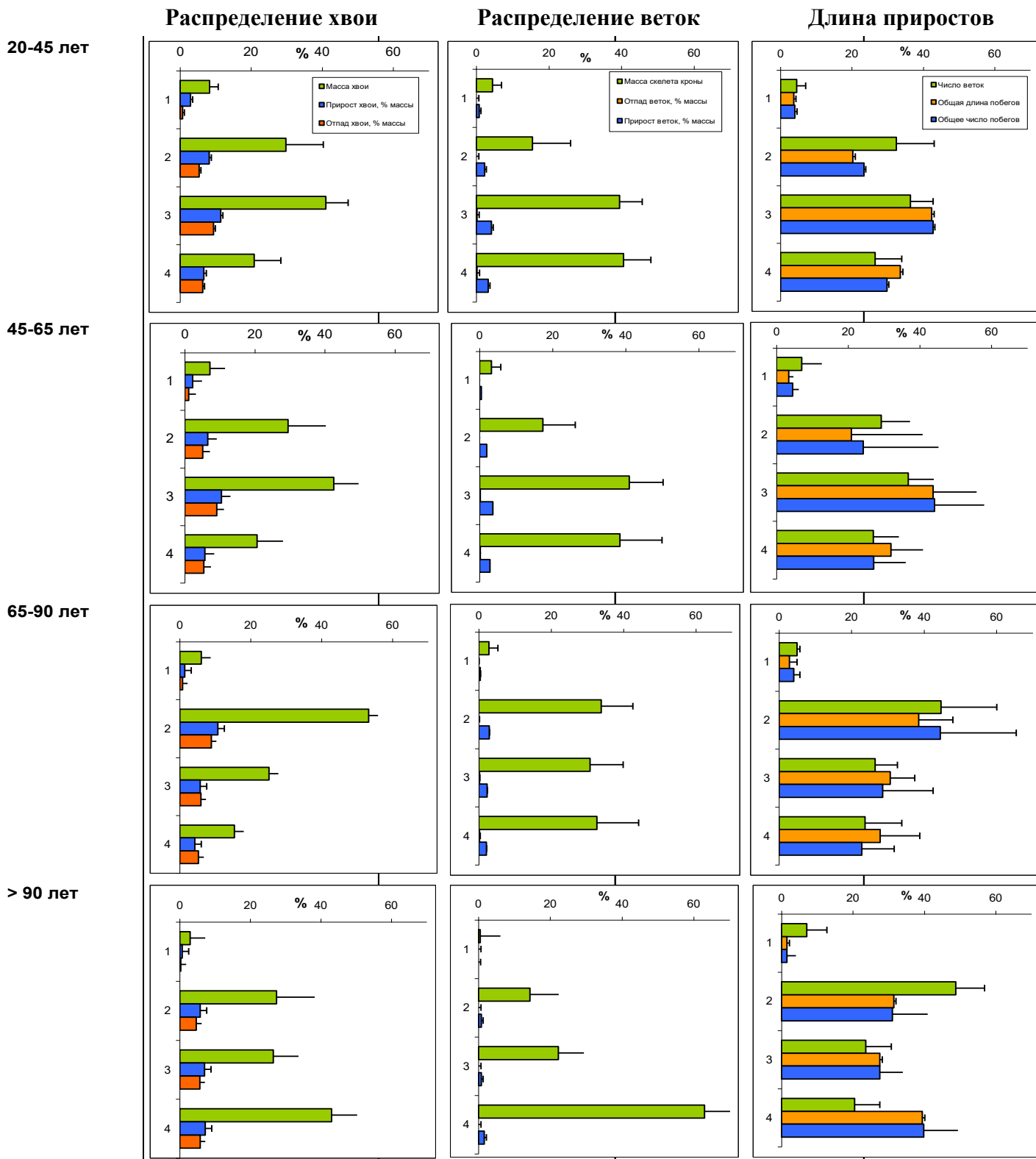


Рис. 6. Вертикальное распределение фракций активной фитомассы кроны модельных деревьев по группам возраста.

3.2. Продукционные показатели древостоев разной плотности и возраста и структуры.

3.2.1. Размер полога и запас древостоев в связи с их плотностью и возрастом

При анализе суммарных значений стволов и крон древостоя при разной его плотности при фиксированном возрасте получены следующие результаты. При увеличении плотности древостоев запас стволов монотонно увеличивается (Рис. 7). Параметры полога изменяются иначе - для древостоев старше 50 лет может быть выявлена локальная плотность, при которой суммарные параметры полога принимают максимальные значения (объем полога выходит на плато или даже снижается). Уменьшение размерных параметров полога при большей, чем “оптимальная”, плотности, по всей вероятности, обусловлено ростом затенения и соответствующим снижением размеров крон отдельных деревьев.

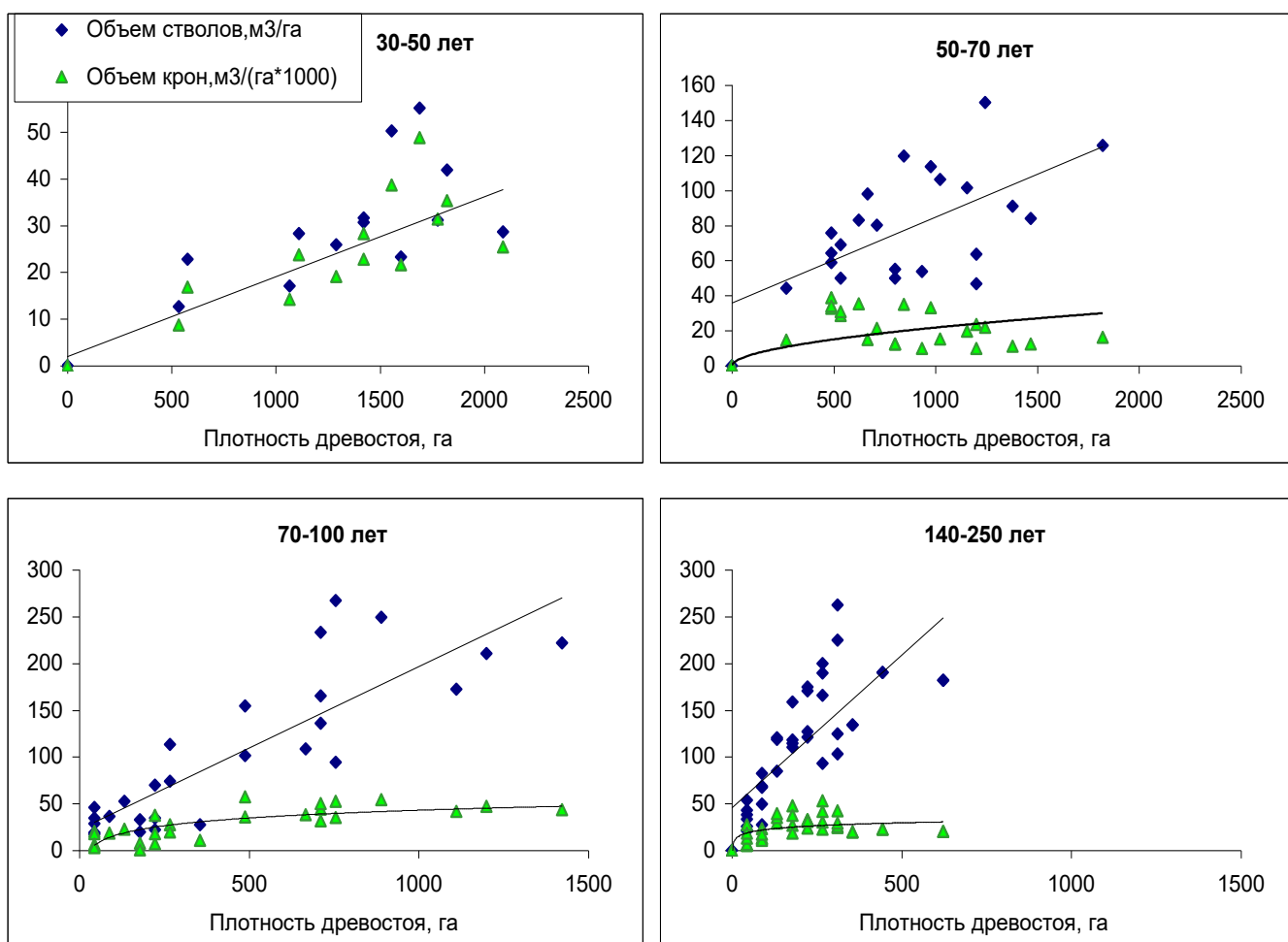


Рис. 7. Зависимости запаса стволов и суммарного объема крон от плотности древостоя. Представлены основные возрастные диапазоны древостоев. Для демонстрации тренда добавлены линии регрессии.

Для древостоев 35 - 50 лет суммарные показатели зависят от плотности линейно, но, начиная с возраста древостоя > 50 лет зависимости суммарных объемов крон от плотности принимают нелинейный характер. Можно выявить значение показателя плотности, выше которой объем полога не увеличивается. С возрастом происходит снижение значений плотности, при которой выявляется такой перегиб, что очевидно связано с увеличением размеров крон деревьев. При определенном запасе стволов объем крон также перестает увеличиваться (выходит на плато).

3.2.2. Распределение деревьев по объему крон

Для выявления причин нелинейного вида связи размера полога с плотностью древостоя было проведено более подробное изучение строения полога и состава древостоя по размерам крон. Для наиболее молодых, 35 - 50 - летних древостоев нам не удалось выявить связи между их густотой и параметрами полога: такая зависимость между средним объемом крон и локальной плотностью, по всей видимости, отсутствует. Для древостоев старше 50 лет выявлено снижение среднего объема кроны с увеличением плотности. Анализ распределений особей по объему крон в древостоях разной плотности позволил выяснить, за счет крон каких размеров происходит снижение среднего объема кроны с увеличением локальной плотности древостоя.

Для молодых (35 - 50 летних) сосняков не удалось обнаружить какой - либо зависимости характера распределения особей по объему крон от локальной плотности. В сосняках 55 - 100 лет с увеличением плотности древостоя прослеживается изменение параметров распределений: асимметричность изменяется от 2.2 (при плотности 178 шт/га) до 3.7 (1822 шт/га), а эксцесс - от 3.2 до 14.3, а максимальный суммарный объем крон реализуется при плотности около 800 - 900 шт/га. В составе таких древостоев относительно велика доля особей с кронами объемом более 50 м^3 (44%); тогда как представленность деревьев, объем крон которых не достигает 20 м^3 , составляет только 30 %. При увеличении плотности и сомкнутости насаждений происходит сдвиг распределения в сторону преобладания деревьев с кронами объемом менее 20 м^3 - их доля превышает 60%, что находит свое отражение в увеличении асимметричности и эксцесса, а также значительном сужении диапазона варьирования размеров крон. При анализе распределений для древостоев 70 - 120 и 120 - 160 лет были выявлены сходные закономерности. При плотности, когда достигается максимум суммарного объема полога, весьма широк диапазон варьирования размеров крон - в древостое велика доля особей с относительно крупными по объему кронами: в составе таких древостоев доля деревьев с кронами более 100 м^3 составляет от 72 % (для 80 - 120 лет) до 85 % - для 120 - 160 лет. При высокой плотности насаждения, в

сомкнутых древостоях, напротив, преобладают деревья с небольшими, менее 100 м³, кронами - их доля 80 - 85 %.

Таким образом, для древостоев от 50 лет характер распределения деревьев по размеру крон связан с плотностью - максимальный суммарный объем полога достигается при высокой вариабельности деревьев по размерам крон. При этом, как правило, значительную часть составляют деревья с относительно большими по объему кронами. Дифференцированность особей по объему крон в пределах одного поколения, вероятно, является следствием пространственной неоднородности условий их произрастания. В древостоях низкой плотности группы деревьев расположены на некотором удалении друг от друга, что обуславливает неоднородность поступления светового потока к особям, занимающим в группах разное (центральное или краевое) положение. При большой плотности древостоя имеет место смыкание полога, ведущее к выравниванию ценотических условий, и, соответственно, к снижению дифференцированности древостоя по параметрам крон и отпаду деревьев с маленькими кронами.

3.2.3. Высотное распределение суммарной площади сечений крон и компонентов фитомассы полога

Анализ высотного распределения суммарной площади сечений крон позволил охарактеризовать строение полога и заполненность кронами пространства сообщества в зависимости от возраста и плотности древостоя. В качестве оценок высотного распределения площади сечения полога наиболее показательными оказались асимметричность, эксцесс а также значение высоты, на которой заполненность пространства кронами является максимальной. Как и при анализе распределений по объему крон, для древостоев 30 - 50 лет не удалось выявить существенных отличий в распределении заполненности при разных значениях плотности. Диапазон максимальной суммарной площади сечений крон расположен на высоте 4 - 6 м вне зависимости от густоты древостоя (Рис. 9).

На основании анализа параметров распределений заполненности полога и компонентов фитомассы по высоте удалось показать, что строение полога древостоев старше 50 лет разной густоты существенно различается. В 50 - 70 летних древостоях с увеличением густоты происходит смещение диапазона максимальной суммарной площади крон с 5 - 9 до 11 - 12 м, выражающееся в увеличении асимметричности от 0.7 до 1.4 и эксцесса от - 1.3 до 0.4. Сходное изменение характера распределений заполненности с увеличением локальной плотности выявлено для 80 - 120 и 120 - 160 - летних древостоев: происходит увеличение эксцесса от - 1.53 до - 0.74 в 80 - 100 - летних, от - 1.77 до - 1.42 в 120 - 160 - летних древостоях, а также увеличение асимметричности от 0.51 до 0.93 в 80 - 120 - летних, от 0.03 до 0.56 в

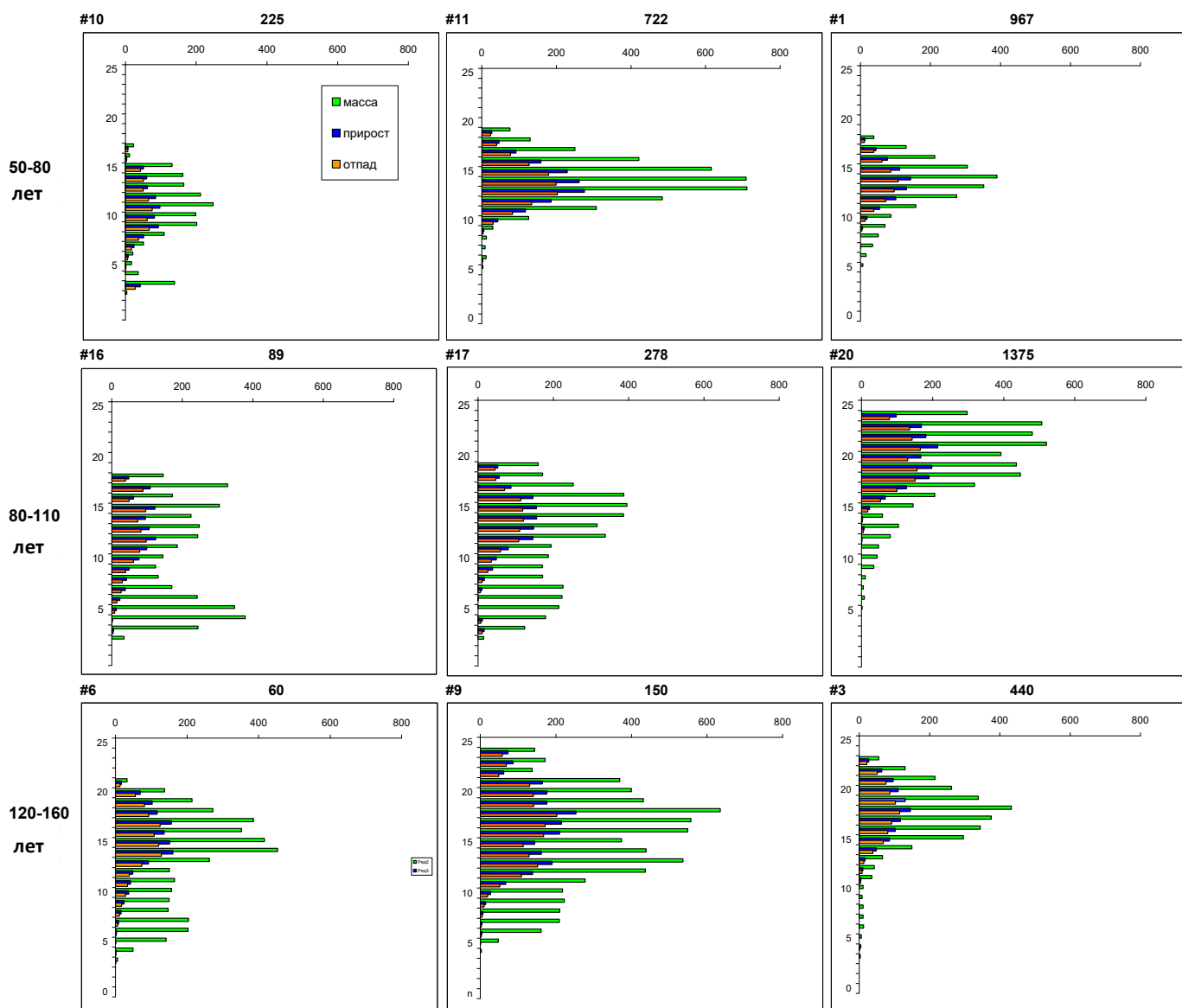


Рис. 8. Распределение по высоте (ось Y) сообщества воздушно-сухой суммарной массы хвои (т) (зеленый цвет), ее прироста ($\text{т}\cdot\text{год}^{-1}$) (синий цвет) и отпада (оранжевый цвет) ($\text{т}\cdot\text{год}^{-1}$) (по оси X) на га. Над каждым графиком указан номер ПП (Табл. 1), плотность древостоя старшего поколения, шт*га⁻¹, слева от графика – класс возраста. В правой колонке – сомкнутые разновозрастные древостои, слева и в центре – разреженные, со 2-м ярусом (30-80 лет).

120 - 160 - летних древостоях. С увеличением плотности древостоя диапазон максимальной заполненности смещается к верхней границе полога: от 7 - 11 м до 14 - 16 м для 80 - 100 летних, и от 10 - 16 до 14 - 18 м для 120 - 160 летних древостоев. В древостоях представленных одним поколением, прирост превышает отпад фитомассы в верхнем и среднем слое полога. В нижнем слое эти процессы уравновешены.

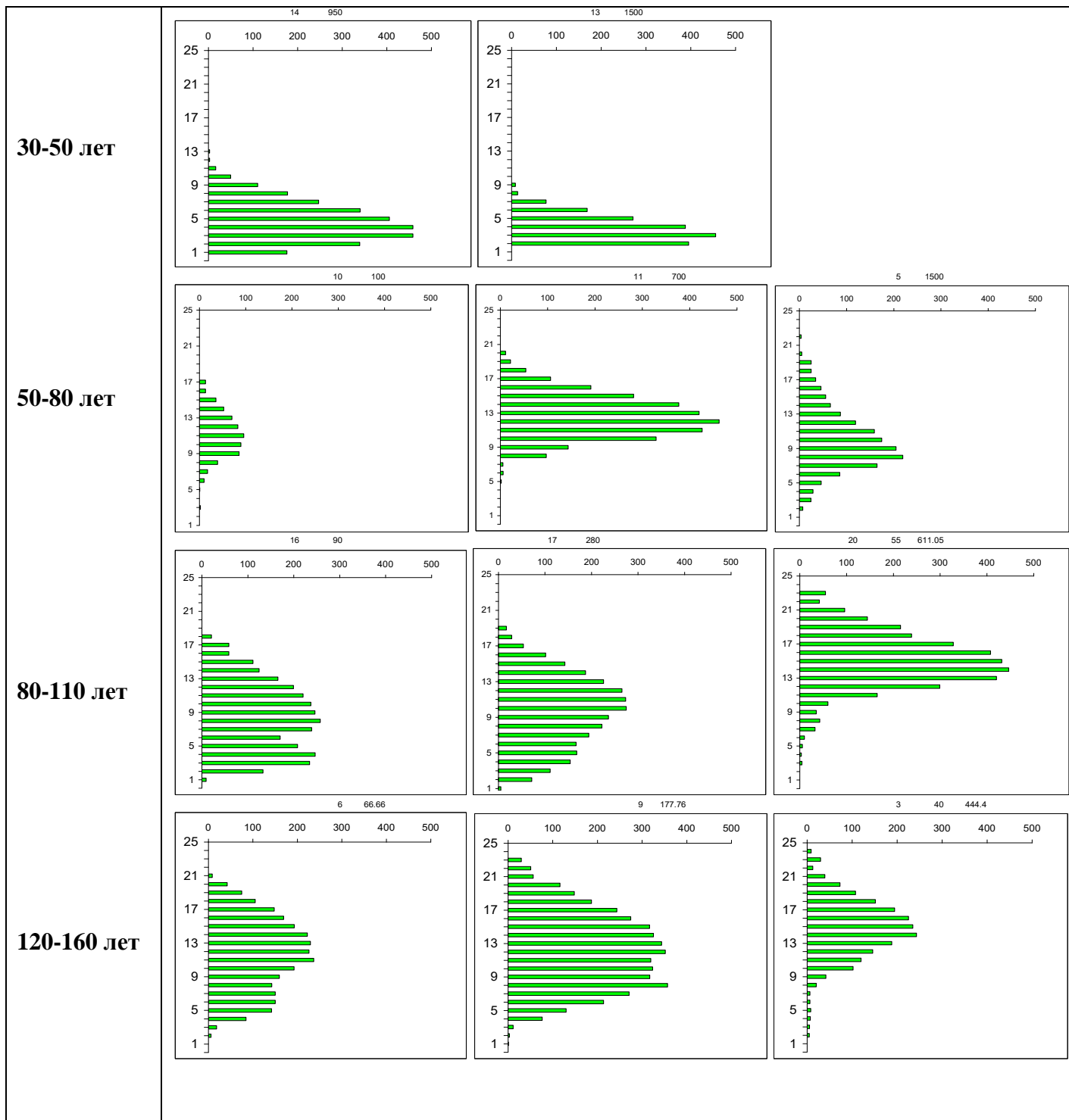


Рис. 9. Распределение по высоте (ось Y) сообщества суммарной площади полога (m^2) из расчета на пробную площадь. Сверху указана плотность древостоя старшего поколения, шт/пробную площадь. Слева от графиков указан возраст старшего поколения древостоя. Над каждым графиком указана плотность древостоя, шт*га⁻¹. В правой колонке – сомкнутые одновозрастные древостои, слева и в центре – разреженные, со 2-м ярусом (30-80 лет).

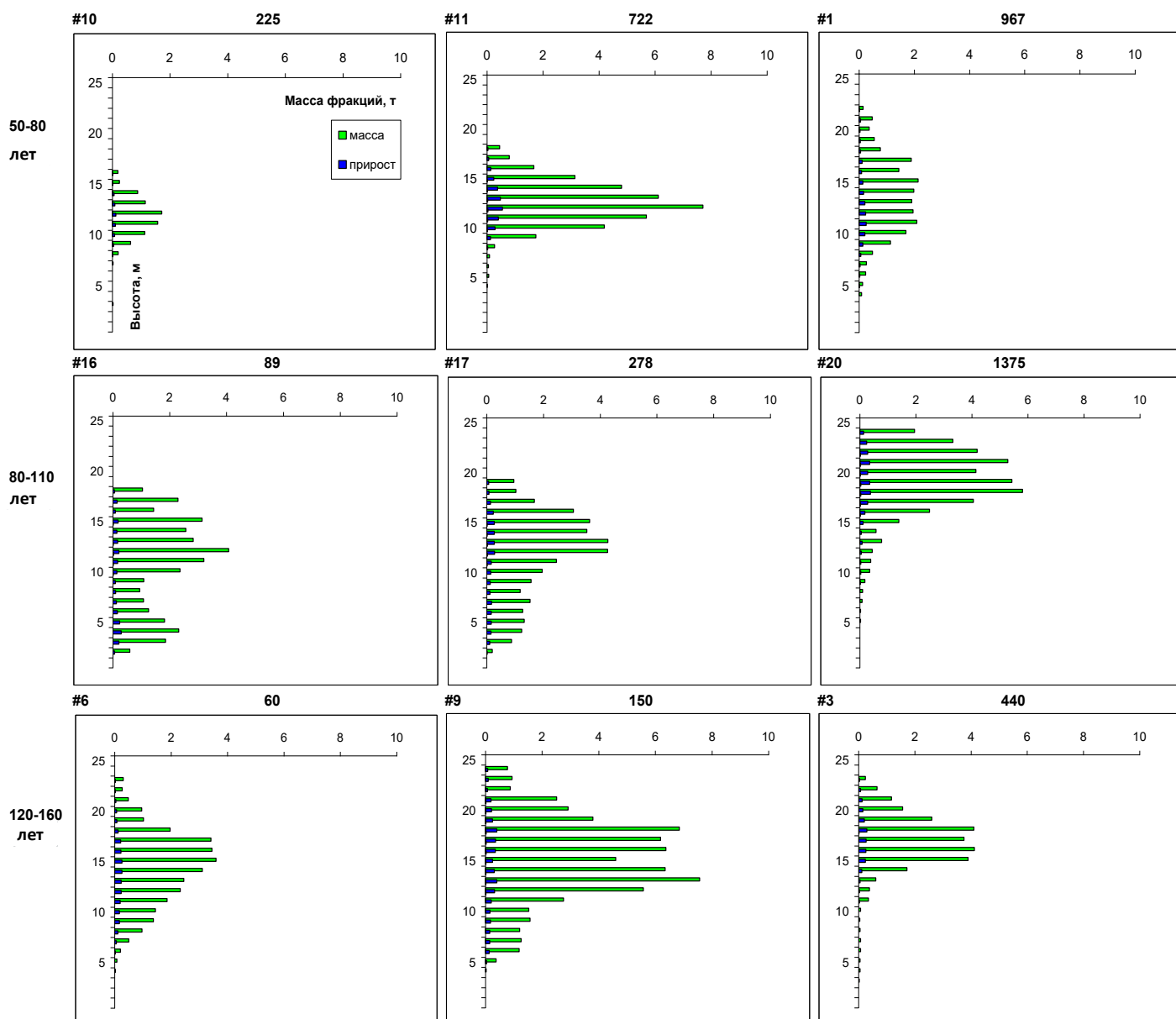


Рис. 10. Распределение по высоте (ось Y) сообщества суммарной массы ветвей (зеленый цвет) и их прироста (синий цвет) (т и т*год⁻¹) из расчета на га. Над каждым графиком указана плотность древостоя старшего поколения, шт*га⁻¹. Слева от графиков указан возраст старшего поколения древостоя. В правой колонке – сомкнутые одновозрастные древостои, слева и в центре – разреженные, со 2-м ярусом (30-80 лет).

В разновозрастных разреженных древостоях старше 70 лет сформирован второй ярус пожегарного возобновления, что увеличивает общий объем полога, делает распределение крон по высоте более равномерным и обеспечивает преобладание прироста над отпадом и в нижних горизонтах полога (рис 8, 10). В разновозрастных древостоях старше 80 лет при длительном отсутствии пожаров фитомасса крон распределяется по профилю сообщества более равномерно как за счет более обширных и протяженных по высоте крон, так и в результате формирования подчиненных ярусов древостоя и подроста. Согласно Olesen,

(2001), Vincent, Nařa (2008) в ходе взаимодействий внутри полога пластичность роста ведет к формированию несимметричных крон, что позволяет избегать затенения и, таким образом, использовать солнечное излучение более эффективно. В сообществах с нерегулярным строением многоярусного древостоя эта возможность реализуется наиболее полно, что позволяет поддерживать высокую долю активной фитомассы в перестойных древостоях.

3.2.4. Оценка активной фитомассы древостоев

Аллометрические модели, связывающие морфометрические параметры (ДВН, высота, размеры крон) и показатели ФМ крон на уровне отдельных деревьев были использованы для оценки суммарных показателей фитомассы крон для древостоя и подроста, морфометрические параметры которых были измерены на пробных площадях. Расчетная общая надземная масса крон в исследуемых сосняках находится в диапазоне 11-70 т*га⁻¹, из них масса активной фракции (хвои) составляет 1.0-5.4 т*га⁻¹, в том числе хвои подроста (до 2 м высотой) - до 1 т*га⁻¹. Нетто-продукция хвои составляет 100-400 кг*год⁻¹*га⁻¹. Минимальные показатели фитомассы веток и хвои характерны для недавно горевших древостоев 50-100 лет, второй ярус и подрост в которых уничтожен пожаром, а максимальные – для сомкнутых условно-одновозрастных древостоев 80-100 лет и разновозрастных 140-250 летних древостоев.

При исследовании соотношения фракций ФМ в древостоях разных классах возраста показано, что в молодняках доля крон составляет 60-70 % от общей надземной ФМ (Рис. 11). Наибольшая доля фитомассы крон от общей надземной фитомассы реализуется в молодняках и в разновозрастных древостоях от 70 лет. В сомкнутых спелых и перестойных древостоях основная часть ФМ сосредоточена в стволовой древесине, а доля крон в целом меньше: к возрасту 50-70 лет она снижается до 30-40 %. Смыкание полога, сопровождающееся уменьшением фитомассы крон в результате усыхания и отпада нижних ветвей приводит, в конечном итоге, к отпаду угнетенных деревьев. В этой связи по мере достижения возраста спелости ФМ в условно-одновозрастных древостоях нарастает, в основном за счет древесины ствола, но к перестойному возрасту снижается. В разновозрастных многоярусных сообществах доля ФМ крон и хвои свыше 50-% сохраняется и после 50 лет.

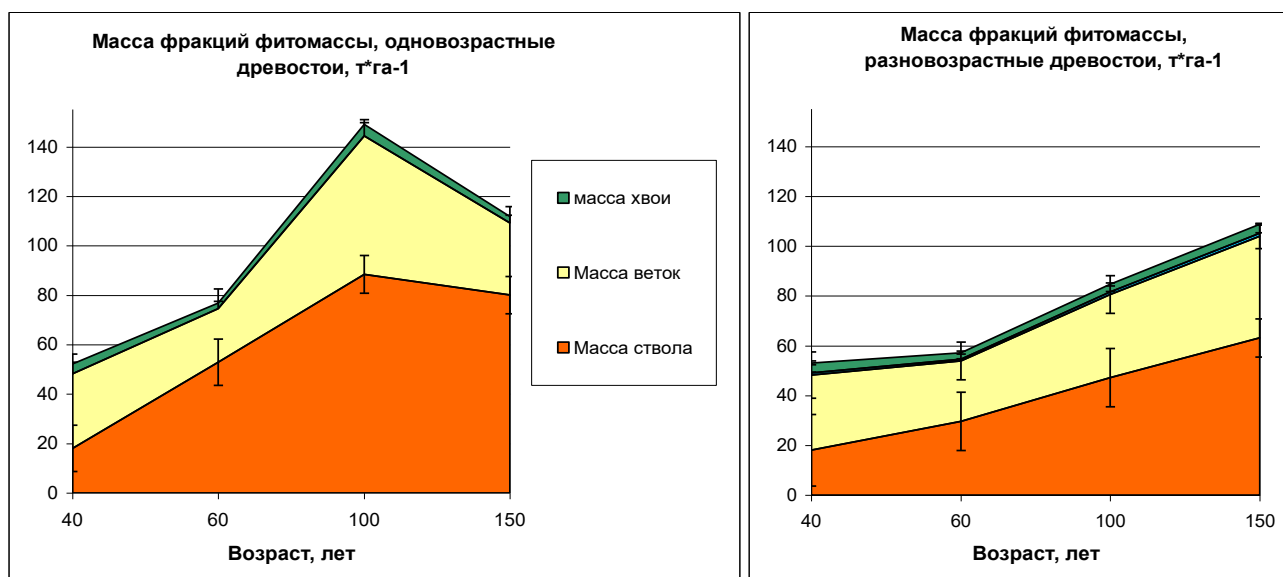


Рис. 11. Соотношение фракций фитомассы в условно-одновозрастных и разновозрастных древостоях (для несомкнутых молодняков (40 л) указаны усредненные значения фитомассы). По оси X приводится медианный возраст старшего поколения древостоя.

3.3. Пространственная структура древостоя и подроста.

На пробных площадях были исследованы пространственные распределения древостоя, формирующего верхний ярус, возобновления (включая подрост и подчиненные ярусы древостоя), а также их пространственная зависимость (Загидуллина, 2001; Zagidullina, Tikhodeeva, 2006).

Под воздействием рубок и пожаров уничтожается подрост и напочвенный покров и начинаются сукцессионные процессы по восстановлению сообщества. Неравномерность внешних воздействий, поселения, приживаемости и смертности возобновления обеспечивает неоднородность пространственной структуры распределени подроста и древостоя. Плотность молодых и средневозрастных древостоев (30-50 лет), сформировавшихся на месте сплошных вырубок, достаточно высока и составляет более 10000 шт/га. Пространственное распределение особей имеет групповой или случайный характер (рис. 12).

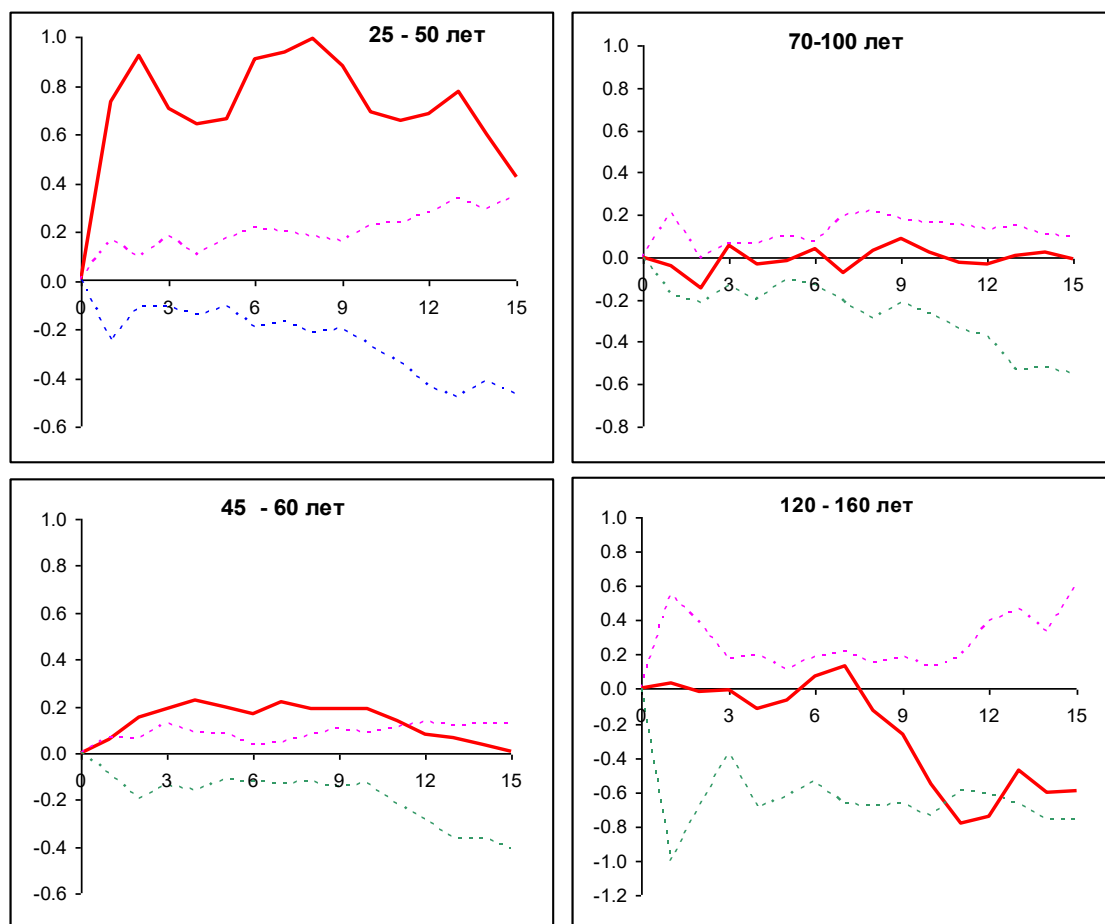
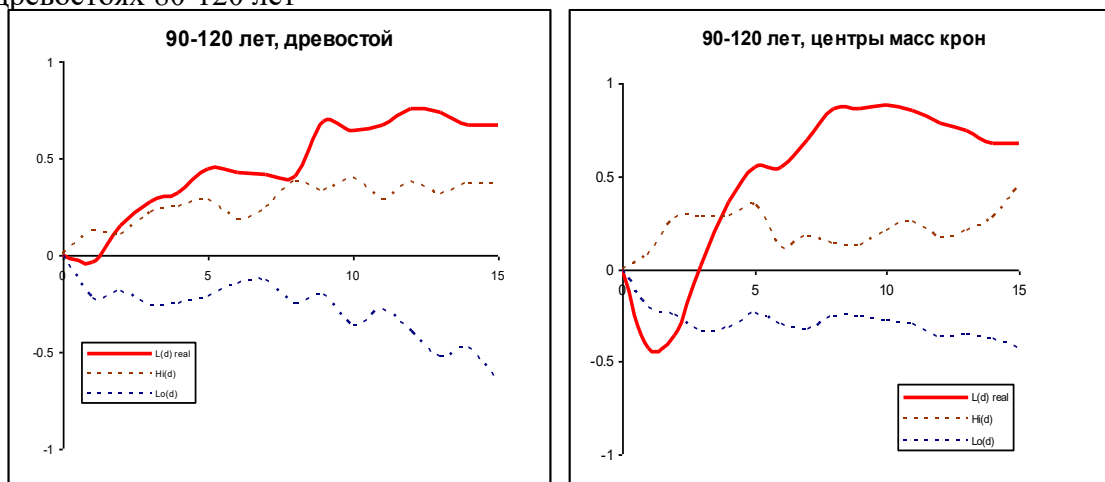


Рис. 12. Результаты анализа функции $\Delta L(d)$ для распределений стволов деревьев в условно-одновозрастных древостоях. Жирная линия показывает пространственное распределение особей на разных дистанциях. По оси X – дистанция (d), по оси Y – $\Delta L(d)$. Пунктиром показан имитационный интервал (область принятия нулевой гипотезы о случайности точечного процесса).

Групповое распределение возобновления выявляется практически на всем исследуемом диапазоне масштаба, поэтому трудно говорить о каком-либо характерном размере групп и причинах их формирования. Скорее всего, неоднородность размещения молодых особей связана со случайными факторами: неоднородностью распределения семян, нарушениями напочвенного покрова и микрорельефа после рубки. В ходе дальнейшего формирования сомкнутого древостоя (50-70 лет) численность особей значительно сокращается (до 2300 шт/га), а степень агрегации снижается. В припевающихся и спелых сомкнутых древостоях 80 – 120 лет случайный и групповой характер распределения особей сохраняется, в древостоях старше 120 лет на определенных интервалах (до 5 м и в диапазоне $d \in [9, 15]$ м) отмечены более равномерные распределения стволов (Рис. 12-13).

$\Delta L(d)$ для распределений деревьев и центров масс крон (справа) в условно-одновозрастных древостоях 80-120 лет



$\Delta L(d)$ для распределений деревьев и центров масс крон (справа) в разновозрастных древостоях 120-250 л

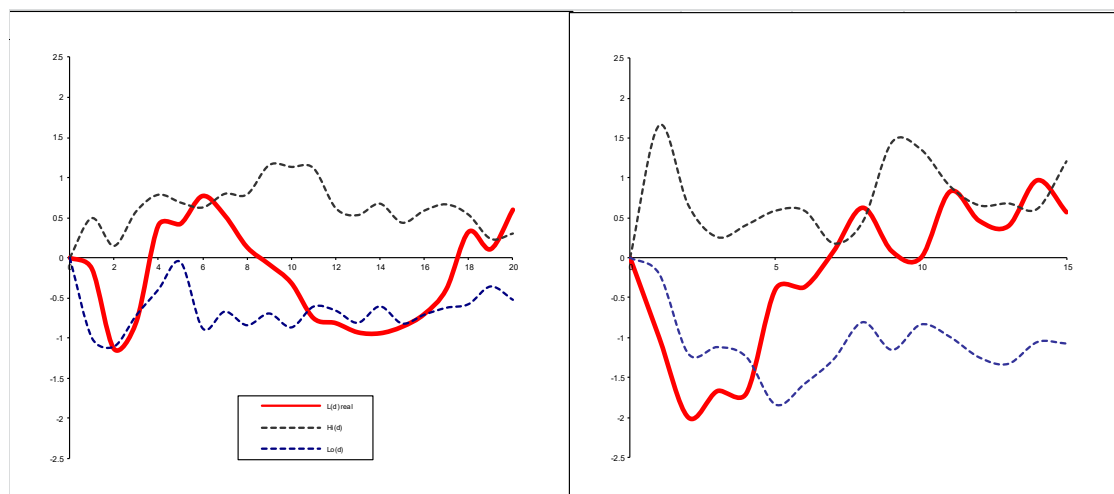


Рис. 13. Результаты анализа функции $\Delta L(d)$ для распределений деревьев и центров масс крон в условно-одновозрастных (сверху) и разновозрастных (120-250 л) (снизу) древостоях. Жирная линия показывает пространственное распределение деревьев на разных дистанциях. По оси X – дистанция (d), по оси Y – $\Delta L(d)$. Пунктиром показан имитационный интервал.

Это соответствует данным Kenkel (1986), показавшим, что в формировании древостоев большую роль играют конкурентные взаимодействия, ведущие к появлению разреженного распределения в старовозрастных древостоях. Данное явление обусловлено развитием полога в ходе роста древостоя. В молодых насаждениях распределение как стволов, так и центров масс крон носит преимущественно групповой (кластерный) вид в связи с относительно низким затенением. В средневозрастных насаждениях распределение деревьев чаще имеет кластерный или случайный вид. В более старых древостоях пространственное расположение центров крон полога в диапазоне нескольких метров более разреженное относительно расположения стволов, что можно связать с перераспределением ассимилирующего аппарата в пространстве (Рис.13). Сдвиг в сторону регулярности зависит

от плотности древостоя и средней асимметрии кроны (Vacciano et al. 2011). В расположении стволов это отражается по мере роста древостоя - деревья с маленькими, узкими и/или чрезмерно асимметричными кронами рано отмирают (Young & Perkoča, 1994), что приводит к более разреженному размещению деревьев в пространстве.

Возобновление в одновозрастных древостоях чаще всего характеризуется групповым размещением (рис. 14). На ранних стадиях возобновления (через 6 лет после нарушения) группы молодого подроста наиболее выражены в диапазоне 7-9 м. В течение 20-30 лет после пожара в одновозрастных сообществах подрост может быть довольно обильен; впоследствии его численность значительно снижается, но групповой тип распределения сохраняется. Группы наиболее ярко выражены в диапазоне $d \in [2, 5]$ м. При давности пожара 80 лет подроста очень мало, и его размещение носит скорее случайный характер.

Зависимость размещения подроста и взрослого одновозрастного древостоя отрицательна (кроме самых старых древостоев) (рис. 15). Это можно объяснить тем, что в условиях общего сильного затенения, создаваемого пологом, выживание возобновления возможно в небольших “окнах” и участках с более разреженным древостоем. В “окнах” чаще развиваются пятна кустистых лишайников, а также менее мощная подстилка, в связи с чем оселение подроста более вероятно.

В старовозрастных (120–250 лет) древостоях распределение подроста носит случайный характер, однако функция $\Delta L_{12}(d)$, вычисленная для зависимости распределений древостоя и возобновления, положительна, ее значения отличаются от случайных на диапазоне $d = 1-2.5$ м, что соответствует наличию слабой приуроченности подроста к пристволовым участкам старых деревьев. Вероятно, поселение возобновления в таких сообществах возможно на пристволовых участках, лишенных зеленомошного покрова, возникающих под влиянием обильного древесного опада.

Сообщества, в которых представлено несколько генераций особей сосны обыкновенной, характеризуются разреженным древостоем старших поколений (55–70, 70–110, 120–160, 150–250 лет) (табл. 1). Отличия распределений особей старших поколений от случайного на локальном уровне разрешения по большей части оказались недостоверными (плотность старых деревьев невелика, поэтому очень широк диапазон случайного варьирования). Как показал анализ поведения функции $L(d)$, вне зависимости от давности пожара в разновозрастных сообществах отчетливо выражен групповой характер распределения подроста (рис. 15). Функция $\Delta L(d)$ для данных пространственных распределений достигает значений 1.9–3.5. Анализ поведения функции $\Delta L_{12}(d)$ позволил доказать наличие сильных и достоверных положительных зависимостей между

пространственными распределениями возобновления и древостоя старших поколений в разновозрастных сосняках. Максимальные значения $\Delta L_{12}(d)$ составляют +0.9—+3.5. Скопления подроста и их сопряженность со взрослым древостоем особенно выражены в диапазоне $d = 2-8$ м, что примерно соответствует среднему диаметру крон взрослых, формирующих разреженный древостой, или диаметру общего полога небольших групп, состоящих из 2–3 деревьев.

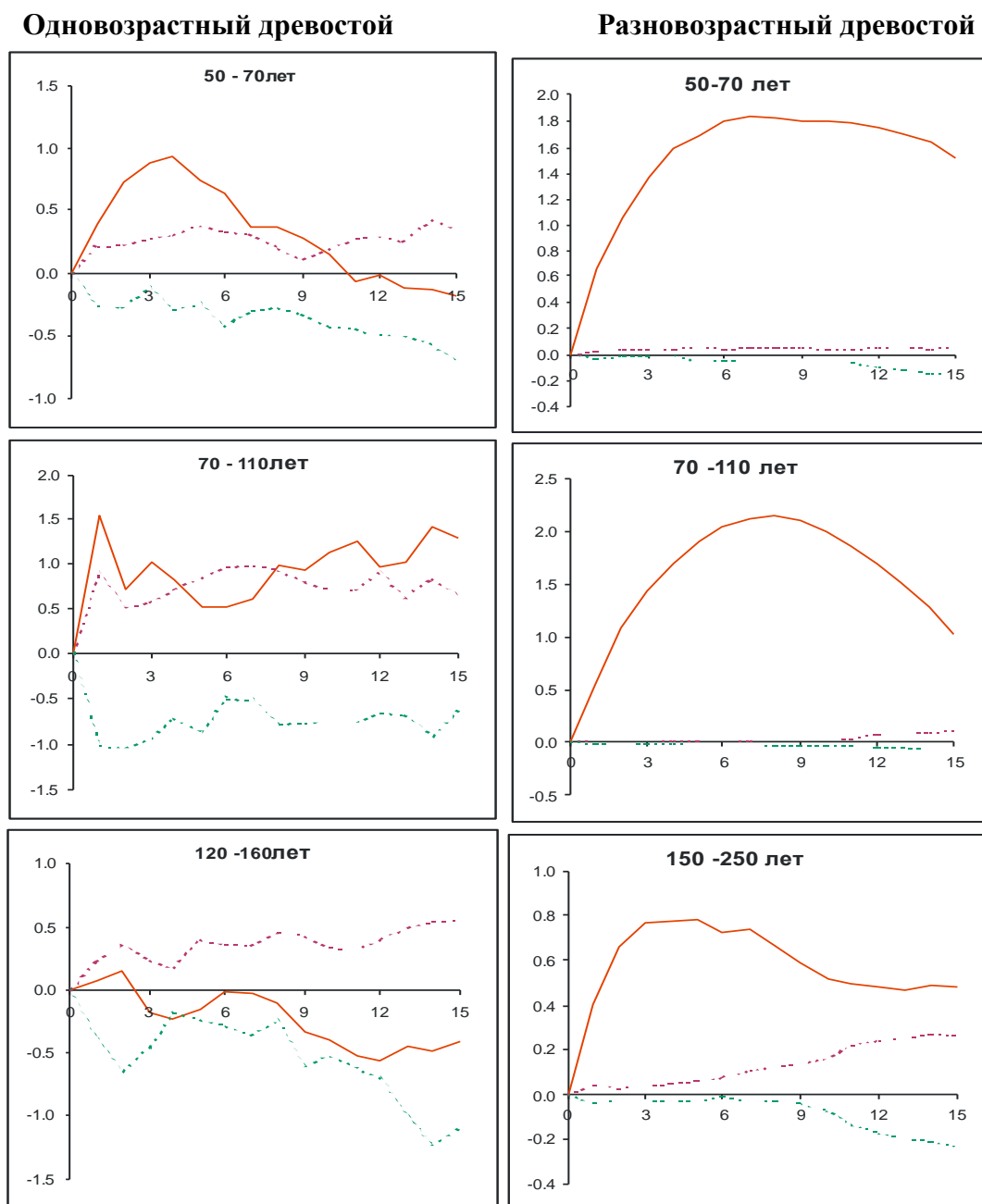


Рис. 14. Результаты анализа функции $\Delta L(d)$ для возобновления подразделенные на классы возраста древостоя и возрастной структуры. Жирная линия показывает пространственное распределение подроста на разных дистанциях. Пор оси X – дистанция (d), по оси Y – $\Delta L(d)$. Пунктиром показан имитационный интервал. Возраст древостоя указан на графиках.

Одновозрастный древостой

Разновозрастный древостой

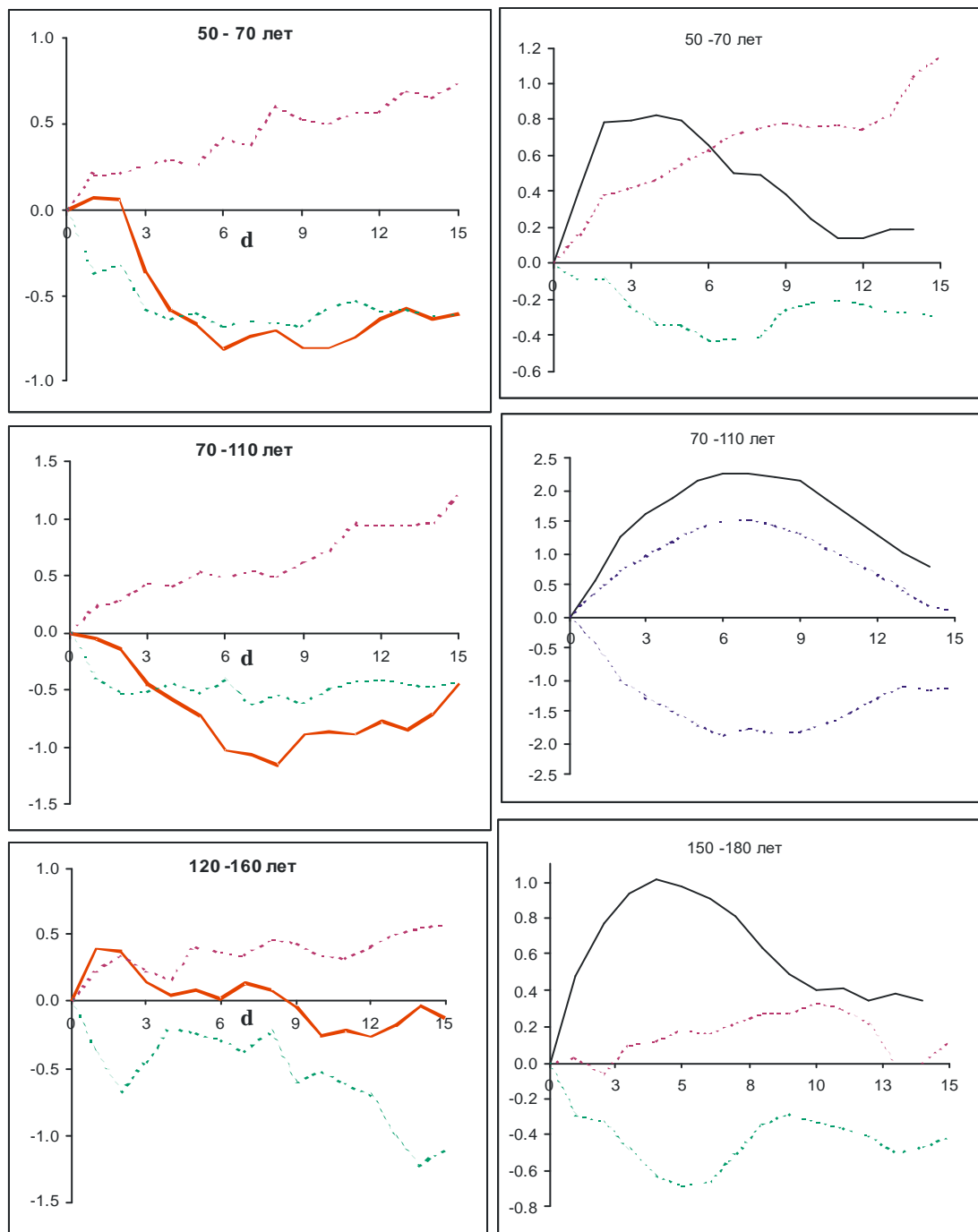


Рис. 15. Результаты анализа функции $\Delta L_{12}(d)$ - зависимость между взрослым древостоем и возобновлением на площадках с разной возрастной структурой древостоя. По оси X-дистанция, для которой устанавливается характер распределения (d), по оси Y- $\Delta L_{12}(d)$. Пунктиром показан доверительный интервал. Возраст древостоя указан на графиках.

3.4. Влияние ценотической напряженности на древостой и подрост

3.4.1. Предельная дистанция включения окружающих деревьев в учет затенения

Как уже упоминалось выше, существенной методической проблемой большинства используемых показателей ценотической напряженности является установка дистанции $Dist_{lim}$, от дерева i , за пределами которого влиянием окружающих деревьев можно пренебречь. Lorimer G. (1983) предлагал выявлять данную дистанцию путем поиска максимальных корреляций между реакцией особи и предложенным им показателем, рассчитанным для серии дистанций $Dist_{lim}$. Данное решение кажется нам не совсем корректным, поскольку в этом случае оценка реакции особи автоматически включается в оценку воздействия. Система расчета показателей, предложенная нами, не требует обращения к реакции особи, поскольку угловой крон характеризуется быстрым асимптотическим убыванием. Кроме того, из формулы (5) следует, что при увеличении расстояния от i - особи и $\alpha > 0$ H_{kj} линейно возрастает, превышая на некотором расстоянии высоту большинства особей, в связи с чем вероятность включения угловых размеров крон удаленных деревьев в суммарные показатели ценотической напряженности снижается. Тогда должна существовать некоторая дистанция $Dist_{lim}$, на которой произойдет “насыщение” показателя w_i , то есть, показатели, рассчитанные при $Dist_{lim}$ и $Dist_{lim} + \Delta$ не будут статистически различаться. Данная дистанция в древостоях разного пространственного строения, по всей видимости, должна быть неодинаковой. Но в целях сопоставимости результатов, полученных в древостоях разного типа, возникла необходимость задать единую $Dist_{lim}$ для всех участков. Установление наиболее распространенной $Dist_{lim}$ было осуществлено для объединенной выборки древостоев разного типа на основании анализа сходства распределений частот показателя ЦН_i, полученных для серии $Dist_{lim}$: 250, 500, 1000, 1500, 2000 и 2500 см. Для оценки достоверности различия распределений был выбран t - критерий Стьюдента (Лакин, 1980). Анализ проводился при уровне значимости 0.05

Таблица 10 .

Значения t -критерия (табличная величина 1.96 ($p > 0.05$))

| $Dist_{lim}$ | t-value |
|--------------|---------|
| 250 - 500 | 5.882 |
| 500 - 750 | 4.273 |
| 750 - 1000 | 2.581 |
| 1000 - 1250 | 1.951 |
| 1250 - 1500 | 1.791 |
| 1500 - 1750 | 1.427 |
| 1750 - 2000 | 0.545 |
| 2000 - 2250 | 0.189 |
| 2250 - 2500 | 0.083 |

Изменение значений t с увеличением $Dist_{lim}$ (Табл.10) выглядит следующим образом: при попарном сравнении распределений с $Dist_{lim}$ от 250 до 750 см они достоверно различаются; затем, при сравнении распределений значение t снижается, приближаясь к табличному. Однако, для пары распределений, полученной при $Dist_{lim}$, от 10м их различия оказываются недостоверными. Таким образом, минимальной дистанцией $Dist_{lim}$, при которой практически во всех типах сосновых древостоев происходит “насыщение” показателей ценотической напряженности, следует признать, по всей видимости, дистанцию около 10 м. Ее мы и использовали при дальнейших вычислениях значений показателей ценотической напряженности, деревья, расположенные дальше 10 м от точки оценки, не учитывались.

3.4.2. Оценка роли ценотической напряженности в росте деревьев сосны обыкновенной

Согласно результатам однофакторного дисперсионного анализа, окружающий полог, параметры которого выражены через показатели ценотической напряженности ЦН статистически достоверно влияет на все признаки особи. В большинстве своем зависимости признаков особей от значений показателей ЦН оказались монотонными, но нелинейными (Рис. 17). Нелинейность зависимостей не позволяет корректно оценить силу связи с помощью коэффициентов линейной корреляции, поэтому с целью линеаризации зависимостей все признаки были прологарифмированы, и в дальнейшем сила связи оценивалась уже для логарифмированных признаков (табл. 11).

Таблица 11.

Коэффициенты линейной корреляции между значениями показателей ценотической напряженности и некоторыми морфометрическими признаками деревьев. Все коэффициенты достоверны $p < 0.05$.

| Признаки | ЦН |
|----------------------------|--------------|
| Возраст | -0.36 |
| Высота дерева (ln) | -0.65 |
| ДВН (ln) | -0.71 |
| Протяженность кроны (ln) | -0.56 |
| Радиус проекции кроны (ln) | -0.60 |
| AGR(H) (ln) | -0.59 |
| AGR(D) (ln) | -0.68 |
| ККО кроны (ln) | -0.67 |
| Объем кроны (ln) | -0.67 |

Показано, что основные морфометрические признаки деревьев – объем кроны, диаметр ствола и средняя скорость роста дерева сильно связаны с суммарной ценотической напряженностью, создаваемой пологом окружающего древостоя (Загидуллина, 1999). Наиболее сильные зависимости от значений показателя ЦН ($k = -0.67 - - 0.71$) были выявлены для таких признаков, как AGR (D), ККО кроны, объем кроны и диаметр ствола.

Связи с высотой дерева, радиусом кроны и ее протяженностью оказались несколько слабее ($k = -0.56 - -0.65$). Наличие сильных линейных связей между показателями ценотической напряженности и некоторыми признаками особей позволило построить для них линейные модели.

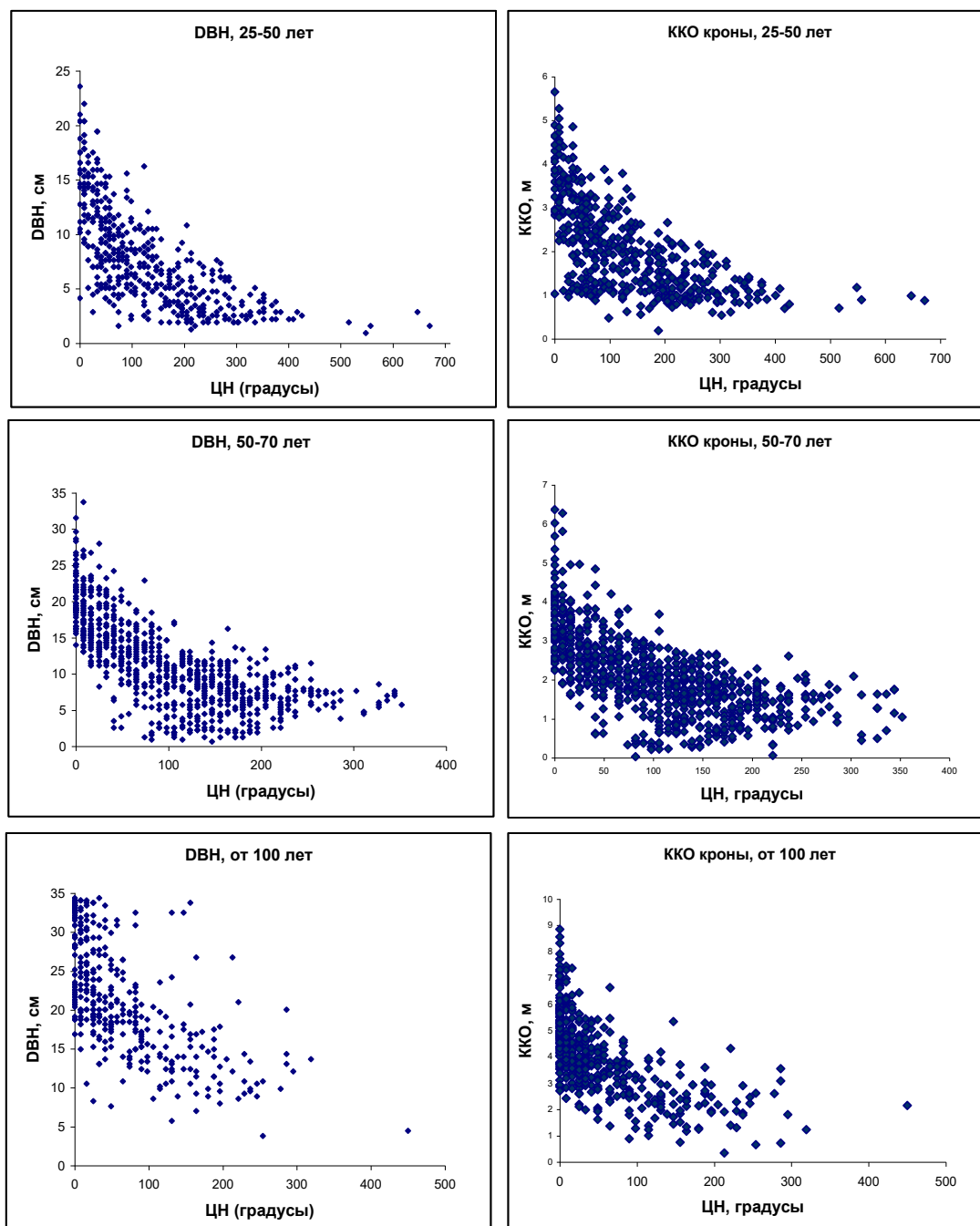


Рис. 16. Вид зависимостей признаков: DBH (слева) и корня кубического из объема (KCO) кроны (справа) от ценотической напряженности (по оси X). по классам возраста

Удовлетворительные результаты с предикторами возраст и ЦН были получены для KCO кроны, радиуса проекции кроны, высоты дерева, AGR (D) и диаметра ствола ($R^2 = 0.66 -$

0.79). Для данных параметров построены линейные модели, включающие в качестве предикторов возраст дерева и показатель ЦН, которые позволяют количественно описать связь характеристик крон деревьев с параметрами окружающего полога (Табл. 12).

Таблица 12.

Линейная модель для параметров древостоя и подроста с предикторами ЦН (x_1) и возраст (x_2) вида: $Y = b_0 + b_1 * x_1 + b_2 * x_2 + \varepsilon_i$, где $Y = \log(H)$, $x_1 = \text{ЦН}$, $x_2 = \text{возраст}$, $\varepsilon_j \sim N(0, \sigma)$ — остатки модели

| Зависимый показатель | R ² | St.Err | B ₁ | B ₂ | B ₀ (intercept) |
|-----------------------|----------------|--------|----------------|----------------|----------------------------|
| ККО кроны | 0.706 | 0.52 | -0.002 | 0.009 | 0.530 |
| Радиус проекции кроны | 0.659 | 0.56 | -0.002 | 0.008 | 4.416 |
| Протяженность кроны | 0.584 | 0.76 | -0.002 | 0.008 | 5.876 |
| Высота дерева | 0.763 | 0.53 | -0.002 | 0.016 | 6.225 |
| Диаметр ствола | 0.790 | 0.64 | -0.003 | 0.020 | 3.989 |
| Высота подроста | 0.654 | 0.513 | -0.052 | 0.094 | 2.391 |

3.4.3. Влияние ценотической напряженности на скорость роста подроста

Для измерения влияния ценотической напряженности на подрост последний был разделен на возрастные группы – 10-20 лет (т.к. младший подрост, очевидно, был выявлен не полностью), 20-30 и 30-40 лет. Для подроста были рассчитаны относительная и абсолютная скорость роста по запасу и диаметру (AGR и RGR). Согласно результатам однофакторного дисперсионного анализа, как окружающий полог всех деревьев, так и старшего поколения древостоя (отдельно) статистически достоверно влияет на данные признаки особи ($p < 0.01$). Общее влияние древостоя ЦН (включая влияние всех возрастных когорт) для всего подроста 10-30 лет невелико ($\eta^2 = 0.03 - 0.143$). Наибольшее влияние на скорость роста подроста оказывает старшее поколение древостоя. Сила этого влияния для наиболее молодого подроста очень невелика ($\eta^2 = 0.06 - 0.14$), для средней возрастной группы сила влияния несколько выше $\eta^2 = 0.1 - 0.22$, а для старшей возрастной группы влияние ЦН более выражено - $\eta^2 = 0.2 - 0.33$. Средняя скорость роста подроста по высоте (AGR(H)) по мере увеличения ЦН экспоненциально снижается (рис. 17). По всей видимости, требования подроста к освещенности по мере его роста увеличиваются, что находит отражение в разной скорости роста особей, находящихся в различных ценотических условиях. Скорость же роста совсем молодых особей незначительно реагирует на ценотическую напряженность, создаваемую пологом. Для подроста построены линейные модели, включающие в качестве предикторов высоты возраст и показатель ЦН (Табл. 12).

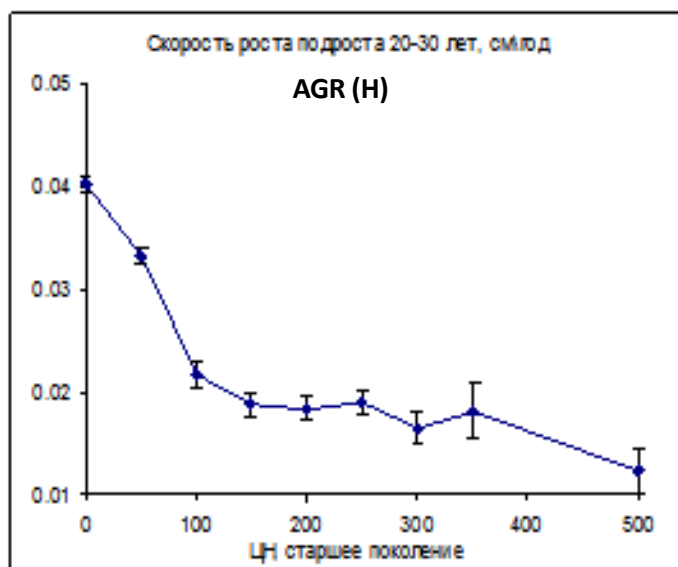


Рис. 17. Средняя скорость роста подроста 20-30 лет по высоте (см*год⁻¹) в связи с ЦН старшего поколения древостоя

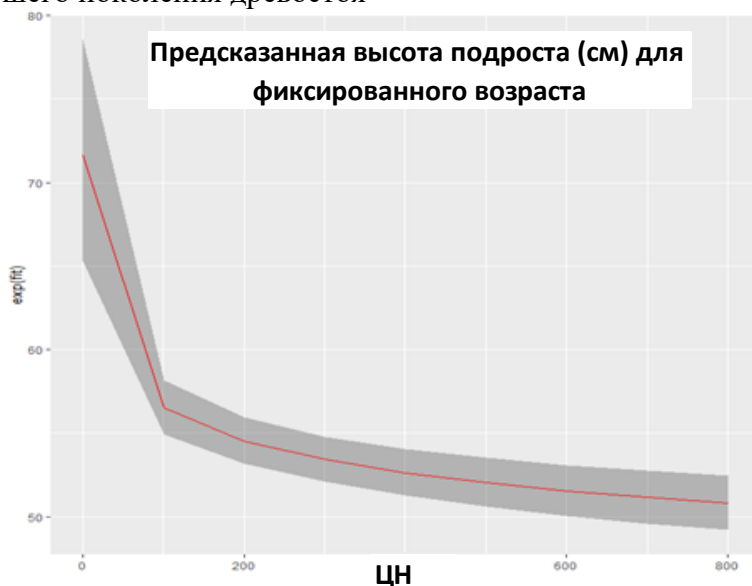


Рис.18. Пример линейной модели для параметров кроны и подроста с предикторами ЦН (x_1) и возраст (x_2) вида: $Y_i = b_0 + b_1*x_1 + b_2*x_2 + \epsilon_i$, где $Y - \log(H)$, $x_1 - ЦН$, $x_2 - возраст$, $\epsilon_j \sim N(0, \sigma)$ — остатки модели, $R^2 - 0.6-0.8$. Параметры модели приводятся в табл. 11.

3.4.4. Оценка влияния ценотической напряженности на геометрические параметры кроны (рост кроны по радиусу, рост ветвей и формирование асимметрий кроны)

Выше было показано, что размеры кроны тесно связаны с показателями активной фитомассы, поэтому геометрические показатели кроны необходимы для создания моделей продукционной структуры полога. Связь геометрии и общих размеров кроны с ценотической остановкой в пологе проявляется, в том числе, в длине веток и скорости их роста. Для оценки влияния ЦН на рост кроны были исследованы показатели роста ветвей по радиусу, выбранные в кронах регулярным образом (через 2 м по высоте от основания ствола и по

радиусу кроны - от 0 до 240 градусов с шагом 60°, отмершие ветви исключались из выборки). Размер выборки - 17200 радиусов кроны. В ходе разведочного анализа анализа исследовалась значимость следующих предикторов - высота прикрепления ветви (H_i), DBH, поколение (Gener), возраст (Age), $ЦН_i$ (собственная крона) + $ЦН_{sum}$ (окружающий древостой) ($ЦН$ оценивалась относительно конца исследуемого радиуса кроны). (Рис. 19).

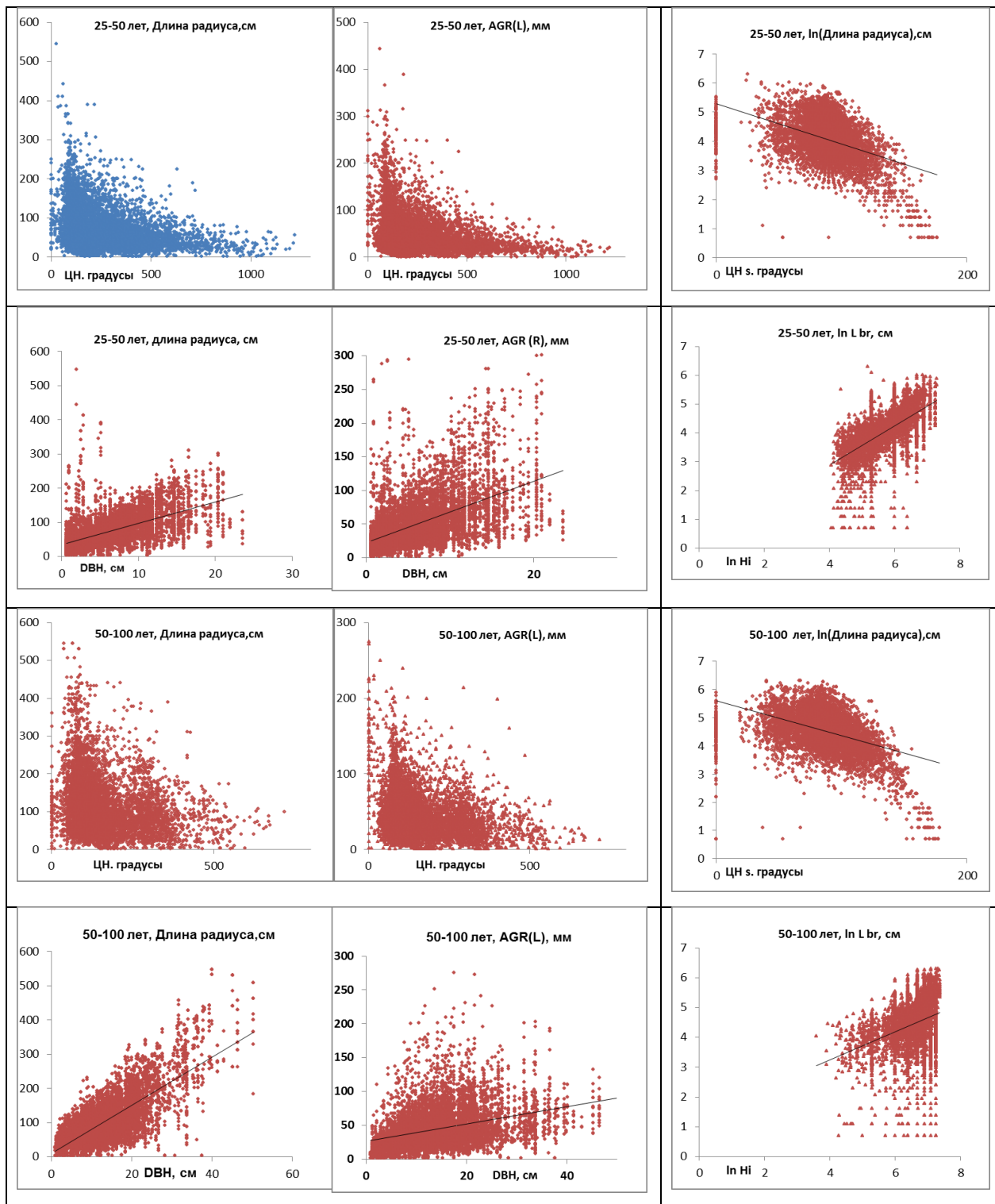


Рис. 19. Зависимости ширины кроны по классам возраста на разных высотах и среднего прироста по радиусу от ЦН (угол затенения, градусы) диаметру дерева (DBH, см).

Коэффициенты линейной корреляции между признаками крон и предикторами

| Признак | Age | H inc | DBH | ЦН i | ЦН sum |
|--------------------------------|--------|-------|-------|--------|--------|
| Высота ветки (H inc) | 0.583 | 1.000 | | | |
| Диаметр ствола (DBH) | 0.753 | 0.736 | 1.000 | | |
| Длина ветки (LBr) | 0.563 | 0.520 | 0.758 | -0.318 | -0.287 |
| Длина среднего прироста(LIncr) | -0.164 | 0.304 | 0.145 | -0.346 | -0.223 |
| Log (DBH) | 0.584 | 0.771 | 0.879 | -0.039 | -0.358 |
| Log (H inc) | 0.516 | 0.949 | 0.695 | -0.054 | -0.342 |
| Log (LBr) | 0.450 | 0.532 | 0.657 | -0.413 | -0.337 |
| Log (LIncr) | -0.172 | 0.329 | 0.174 | -0.439 | -0.257 |

Для моделирования развития различных частей кроны в данном случае предпочтительно использование смешанных моделей (GLMM), у которых есть ряд преимуществ: в частности, они позволяют проверить предположение о необходимости учета тех или иных фиксированных и случайных факторов, а также получить сведения об их взаимосвязях. Длина отдельных веток кроны (радиус кроны) (μ) может быть предсказана с учетом нескольких предикторов: DBH, возраста дерева (Age), высоты прикрепления ветки (H_{inc}) и ценотической напряженности (ЦН), оцененной относительно координат верхушки ветки, включающей в виде суммы угловые проекции как окружающего полога ($ЦН_{sum}$), так и собственной кроны ($ЦН_i$).

В ходе анализа были исследованы различные формы связи, наборы предикторов и случайных эффектов. Получено, что наилучшим образом эта связь для μ_j описывается обобщенной линейной моделью со смешанными эффектами:

$$\mu_j = \beta_0 + \sum \beta_{ij} x_{ij} + b_j + c_j y_j + \varepsilon_j$$

где $b_j \sim N(0, \sigma_b)$ — случайный интерсепт для субъекта,

$c_j \sim N(0, \sigma_c)$ — случайный угол наклона для субъекта, связанный с поколением древостоя (Gener),

$\varepsilon_j \sim N(0, \sigma)$ — остатки модели, j — субъекты, i — предиктор.

В связи с нелинейной связью ЦН и отклика мы использовали логарифмическую форму связи (Рис. 21, табл. 14). Улучшить качество модели позволила экспоненциальная связь дисперсии и ковариаты:

$$(VC): \quad \varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2 \times e^{2\delta \times VC_i}), \text{ где } VC = DBH.$$

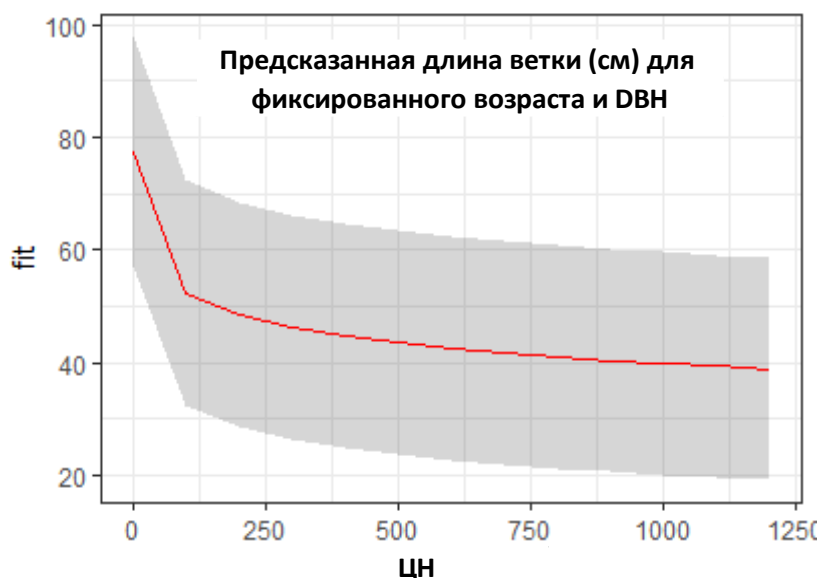


Рис. 20. Предсказанные значения длины ветки (fit - по оси Y) в зависимости от ЦН (по оси X) для фиксированных возраста и DBH. Серой заливкой показан диапазон стандартной ошибки.

Таблица. 14

Характеристика смешанной модели для $\mu_j = \log(L_{cr})$ (радиус кроны). AIC = 120856.3, псевдо R^2 (фиксированные эффекты модели) = 0.72, ICC adjusted (случайные эффекты модели) = 0.23.

| Предиктор | β | Std.Err | DF | t-value | p |
|------------------|---------|---------|-------|---------|---|
| Intercept | 28.013 | 5804 | 11862 | 4.826 | 0 |
| DBH | 5.542 | 0.292 | 1007 | 18.986 | 0 |
| H inc | -0.066 | 0.002 | 11862 | - 0.680 | 0 |
| Log (ЦН) | -5.511 | 0.308 | 11862 | -17.892 | 0 |
| Age | 1.064 | 0.132 | 1007 | 8.057 | 0 |

3.5. Заключение по разделу.

При описании продукционных процессов в фитоценозе необходимо не только дать общую оценку фитомассы сообщества, но и связать ее связи с факторами среды. Показано, что при увеличении плотности древостоев для одного класса возраста относительный запас стволов монотонно увеличивается, но суммарные параметры полога и ФМ крон изменяются иначе: для древостоев старше 50 лет может быть выявлена плотность, при которой данные показатели выходят на плато. Стабилизация суммарного объема крон и их ФМ в более плотных насаждениях обусловлена смыканием крон, что сопровождается увеличением

затенения в пологе и последующим отпадом фитомассы в нижних его слоях, при этом диапазон максимальной заполненности ФМ смещается к верхней границе полога древостоя. В разновозрастных сосняках того же возраста доля активной фитомассы остается высокой, а основная фитомасса полога распределена в более широком диапазоне, поскольку пространственно неоднородных древостоях формируются обширные кроны, а также подчиненные ярусы.

Формирование полога складывается из изменений характеристик отдельных кроны, связанных с локальными перестройками вследствие дифференцированного прироста и отпада. Нам удалось показать, что основные морфометрические параметры, характеризующие продукцию полога – объем кроны, диаметр ствола, рост подроста неэкспоненциально связаны с суммарной ценотической напряженностью (ЦН), создаваемой пологом окружающего древостоя, поэтому для оценки размеров кроны и подроста могут быть предложены линейные модели, включающие в качестве предикторов возраст дерева и ЦН (компонент - затенение пологом). Связь размеров кроны (их радиусов) с ЦН, складывающейся в пологе, может быть описана смешанной моделью со случайными эффектами с учетом предикторов: DBH, возраста дерева, высота прикрепления ветки, ценотической напряженности.

Выявлено, что пространственное распределение деревьев в молодняках (до 50 лет) имеет кластерный характер, в условно-одновозрастных средневозрастных (с 50 лет) – кластерный либо случайный. Распределение сомкнутого древостоя 80-160 лет в радиусе до 4 м может быть равномерным, а в радиусе свыше 8 м – кластерным либо случайным; в старых древостоях (120-250 лет) равномерность распределения может проявляться также в диапазоне свыше 9 м. Расположение центров масс кроны в древостоях старше 80 лет более разреженное, чем центров стволов. Мы предполагаем, что в ходе взаимодействий внутри полога пластичность роста ведет к формированию несимметричных кроны, что позволяет избегать затенения и, таким образом, использовать солнечное излучение более эффективно. В зрелых и перестойных одновозрастных древостоях возобновление малочисленно, и его распределение носит случайный характер. В разновозрастных сосняках возобновление обильно, характеризуется высокой пространственной гетерогенностью и в значительной мере приурочено к деревьям старшего поколения, в связи с чем пространственная структура такого древостоя с возобновлением может быть описана вложенными распределениями кластерного типа.

Глава 4. Строение и продуктивность напочвенного покрова и возобновления

4.1. Факторы формирования напочвенного покрова на уровне выдела (фоном).

Нами была принята гипотеза о том, что к основным факторам, определяющим общий облик напочвенного покрова, относятся давность нарушения и параметры древостоя. Для оценки вклада данных факторов был использован бестрендовый канонический анализ (DCCA). В поисках наилучшего показателя древостоя была выполнена оценка влияния разных аспектов строения древостоя на формирование напочвенного покрова: запаса, площади крон, типа возрастной структуры и др. Путем последовательного исключения из DCCA удалось выявить 3 наиболее значимых фактора: давность нарушения, тип возрастной структуры (одновозрастный или разновозрастный), суммарный запас древостоя. Две главные оси DCCA, выполненного на основании данного комплекса факторов, объясняют около 40 % вариации средних частот доминантов напочвенного покрова (Рис. 21). Поскольку такие показатели, как площадь сечений стволов, крон, а также суммарный объем крон по направленности и силе влияния практически совпадают с запасом стволов, они были исключены из анализа. Первая ось DCCA, определяющая около 28 % вариации, в наибольшей мере коррелирует с запасом древостоя и давностью пожара. Наименьшие нагрузки приходятся на позднесукцессионные виды, также характерные для старовозрастных сосняков (*Cladonia stellaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Pleurozium shreberi*, *Dicranum polysetum*), а наибольшие – на послепожарные (пионерные) виды (*Polytrichum* sp., напочвенный покров без мхов и лишайников, *Cladonia uncialis*, *Cladonia* sp.). Варьирование по второй оси (11 %), прежде всего, определяется возрастной структурой участка ($k = 0.64$), а затем запасом древостоя. Корреляция 2-й оси с давностью нарушения отрицательна ($k = -0.54$). На разных полюсах второй оси разместились, соответственно, виды, характерные для разновозрастных довольно разреженных сосняков (*Cladonia uncialis*, *Cladonia arbuscula*, *Cladonia rangiferina* и *Calluna vulgaris*) и виды, свойственные одновозрастным древостоям с сомкнутым пологом (*Dicranum polysetum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, мертвопокровник без мхов и лишайников); доминирующие пионерные виды (*Polytrichum* sp., напочвенный покров без мхов и лишайников) встречаются после нарушения в сосняках с любым запасом и возрастной структурой, причем мертвопокровник (напочвенный покров без мхов и лишайников) чаще регистрируется в одновозрастных сообществах.

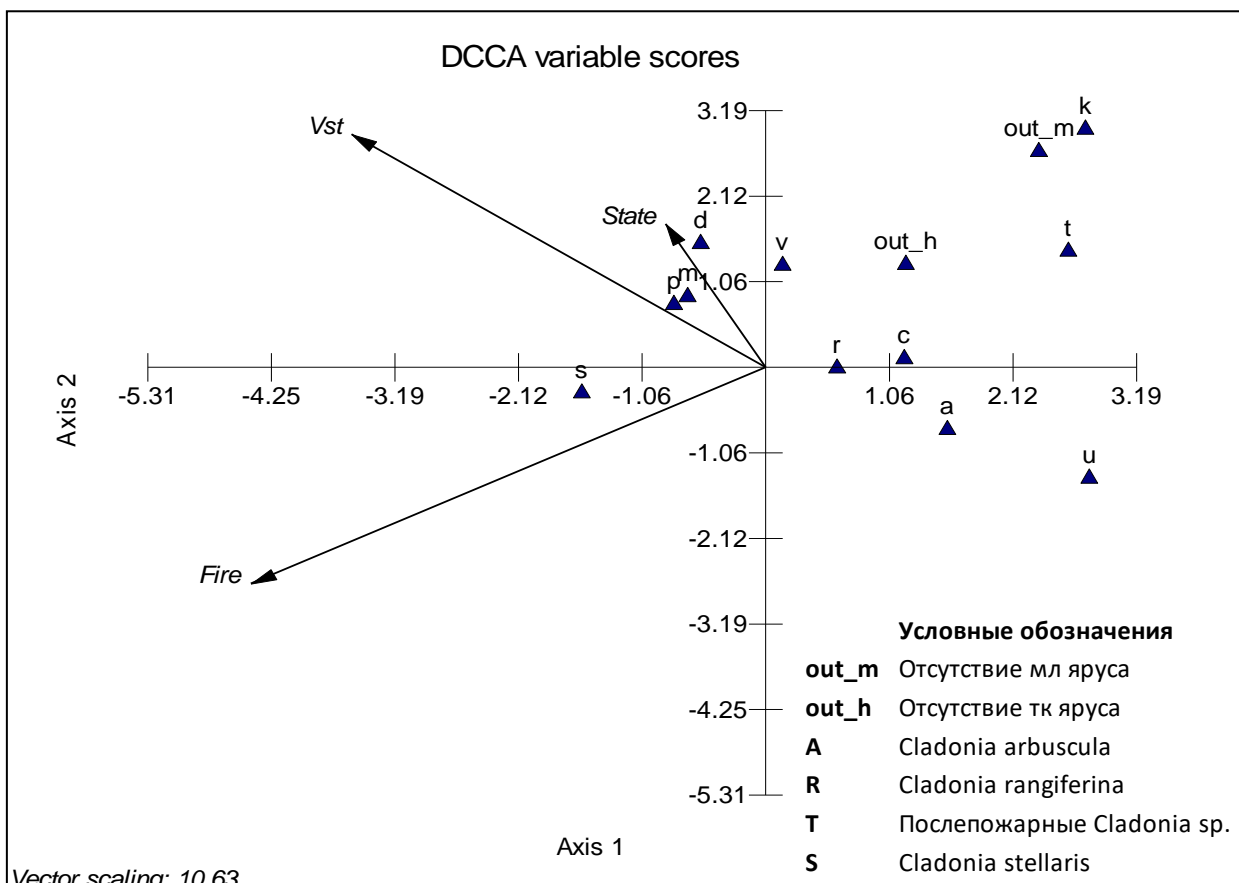


Рис. 21. Результаты DCCA (средние частоты видов напочвенного покрова на парцеллярном уровне) Аббревиатура видов – см. ниже. Обозначения факторов – Тип возрастной структуры (**State**), запас древостоя (**Vst**), давность пожара (**Fire**). Собственные числа для первых двух осей 0.250 and 0.126 (для DCA собственные числа are 0.372 and 0.170, соответственно).

С помощью дисперсионного анализа показано, что состав напочвенного покрова на уровне выдела в значительной мере формируется 2-3 факторами, главным из которых является давность пожара, текущий запас или тип возрастной структуры древостоя. Достоверное влияние типа возрастной структуры и запаса выявлено для *Cladonia arbuscula*, *Cladonia uncialis*, *Cladonia* spp., *Dycranum polysetum*, *Pleurozium shreberi*, *Polytrichum* spp., напочвенный покров без мхов и лишайников, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea* ($\eta^2 = 0.44 - 0.82$), давности пожара – *Cladonia arbuscula*, *Cladonia uncialis*, *Cladonia* spp., *Dycranum polysetum*, *Pleurozium shreberi*, *Polytrichum* sp., напочвенный покров без мхов и лишайников ($\eta^2 = 0.49 - 0.82$), совместное влияние данных факторов значимо для *Cladonia uncialis*, *Dycranum polysetum*, *Polytrichum* sp., напочвенного покрова без мхов и лишайников, *Calluna vulgaris*. На основании отношения к данным факторам можно определить жизненные стратегии и ценотические характеристики видов напочвенного покрова (Рис. 22).

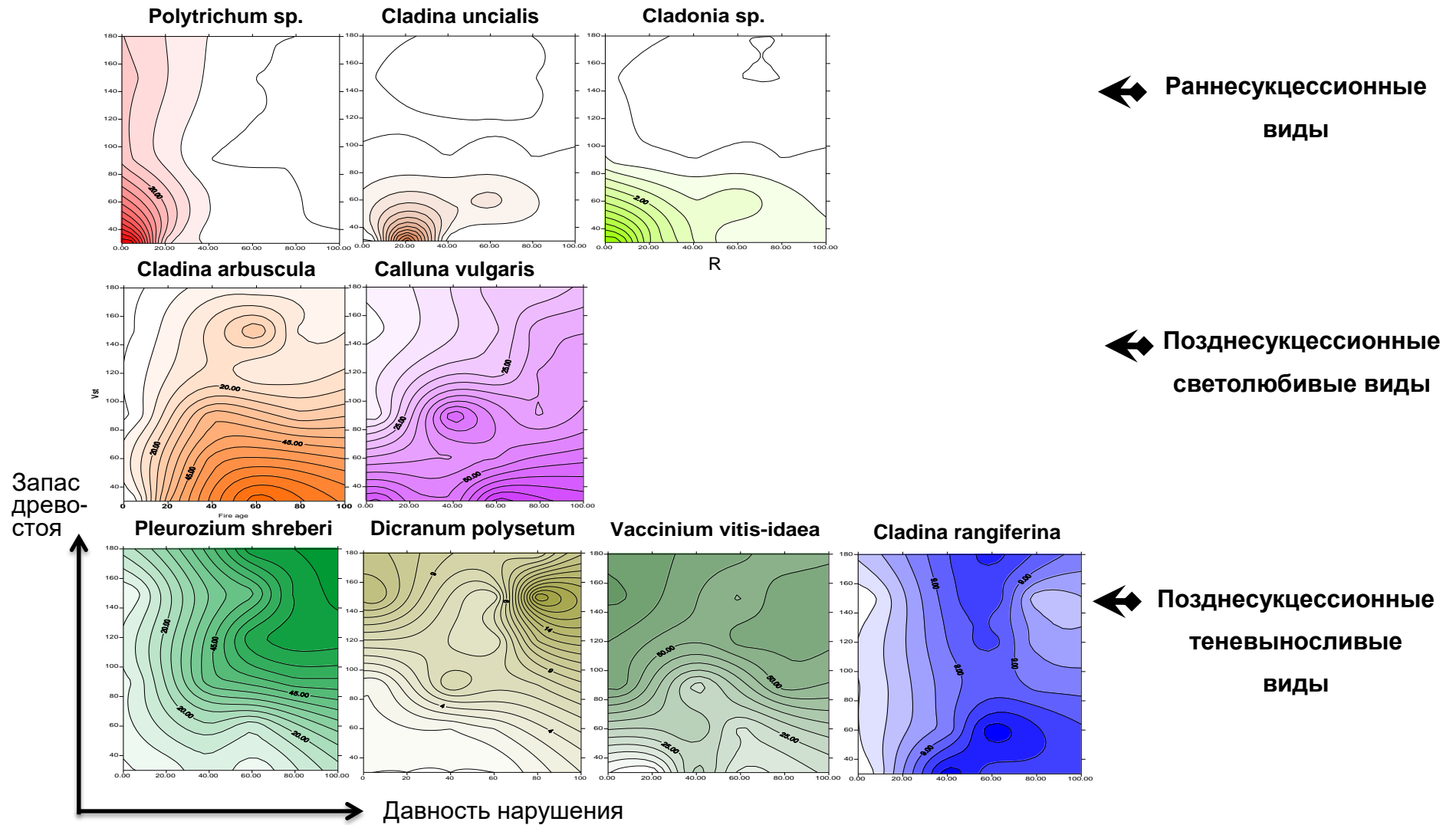


Рис. 22. Среднее обилие основных видов напочвенного покрова в пространстве основных факторов – давность пожара (по оси x) и запас древо-стоя (по оси y).

4.1.1. Послепожарное восстановление напочвенного покрова в сообществах с разным запасом и типом возрастной структуры

В ходе послепожарной сукцессии на первой стадии на обнажившемся субстрате и обгоревшей подстилке поселяются и развиваются *Calluna vulgaris*. и пионерные мхи: *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, виды рода *Polytrichum*, слоевища бокальчатых кладоний (*Cladina deformis*, *C. cornuta.*, *C. crispata*, *C. coccifera.*, *C. macrophylla* и др.), далее появляются кустистые лишайники, которые, в свою очередь, сменяются синузиями зелёных мхов и кустистых лишайников. В ходе сукцессии регистрируется постепенное вытеснение лишайников из мохово-лишайникового яруса, снижается участие *Calluna vulgaris* и увеличивается обилие *Vaccinium vitis-idaea*. Нами (Zagidullina, Tikhodeeva, 2006) показано, что восстановление напочвенного покрова в ходе послепожарной сукцессии происходит по-разному в сообществах с разным характером древостоя (Рис. 23). В разновозрастных сосняках и под пологом древостоев с низким запасом древостоя (<100 м³*га⁻¹) хорошо выражены стадии послепожарных (пионерных) видов: *Polytrichum sp.*, *Cladonia sp.*, *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus*, которые впоследствии замещаются кустистыми лишайниками: сначала *Cladonia uncialis*, а позднее – *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina* и *C. stellaris*. Впоследствии начинается поселение и развитие зеленых мхов, увеличивается обилие брусники. Траектория сукцессий под пологом условно-одновозрастных древостоев с высоким запасом существенно отличается от приведенной выше – на начальных этапах преобладает мертвопокровник, выпадает стадия *Cladonia uncialis*, а уже через 20-30 лет происходит восстановление сплошного ковра из зеленых мхов и брусники.

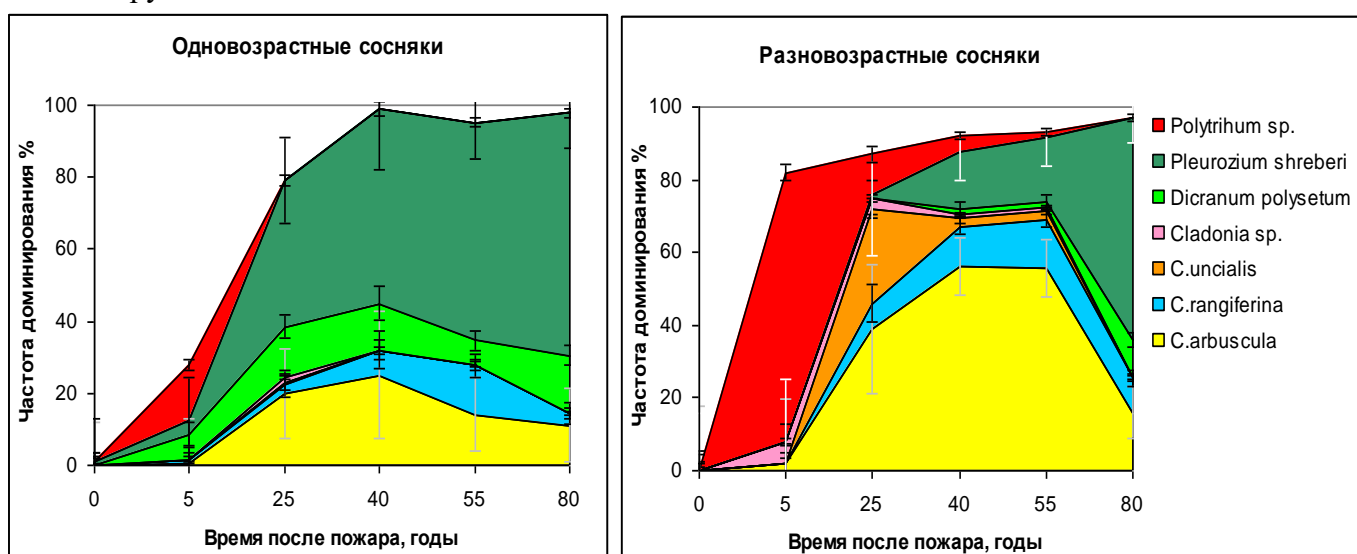


Рис. 23. Средние обилия (по оси Y) видов мохово-лишайникового яруса в ходе послепожарного восстановления (лет, по оси X).

4.1.2. Стадии сукцессии для разновозрастных сосняков.

1. До 20 лет после пожара. Преобладают послепожарные виды. В первые годы они быстро сменяют друг друга. Высокое обилие *Polytrichum spp.* (+ *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*), на открытых участках поселяется вереск, его частота доминирования достигает 50 % .

2. 10-40 лет после пожара. Появление и развитие *Cladonia spp.*, *Cladonia uncialis*.

3. С 20-30 лет: формирование ковра из *Cladonia arbuscula*, *Cladonia rangiferina*, *Pleurozium shreberi*.

4. С 50-60 лет. Доминирование *Pleurozium shreberi* и *Dyrcranum polysetum*, *Vaccinium vitis-idaea*, появление *Vaccinium myrtillus*. В «окнах» сохраняются участки с доминированием *Cladonia arbuscula*, *Calluna vulgaris*.

4.1.3. Стадии сукцессии для условно-одновозрастных сосняков.

1. Послепожарные виды. Обилие напочвенного покрова без мохово-лишайникового яруса выше, чем *Polytrichum spp.*. Встречаются отдельные латки зеленых мхов. Высокое обилие брусники.

2. С 10 (?) –30 лет. Формирование ковра из *Pleurozium shreberi*, *Dyrcranum polysetum*.

3. С 20-30 лет. Доминирование *Pleurozium shreberi* и *Dyrcranum polysetum*, *Vaccinium vitis-idaea*, появление *Vaccinium myrtillus*. В «окнах» сохраняются участки с доминированием *Cladonia arbuscula*, *Calluna vulgaris*.

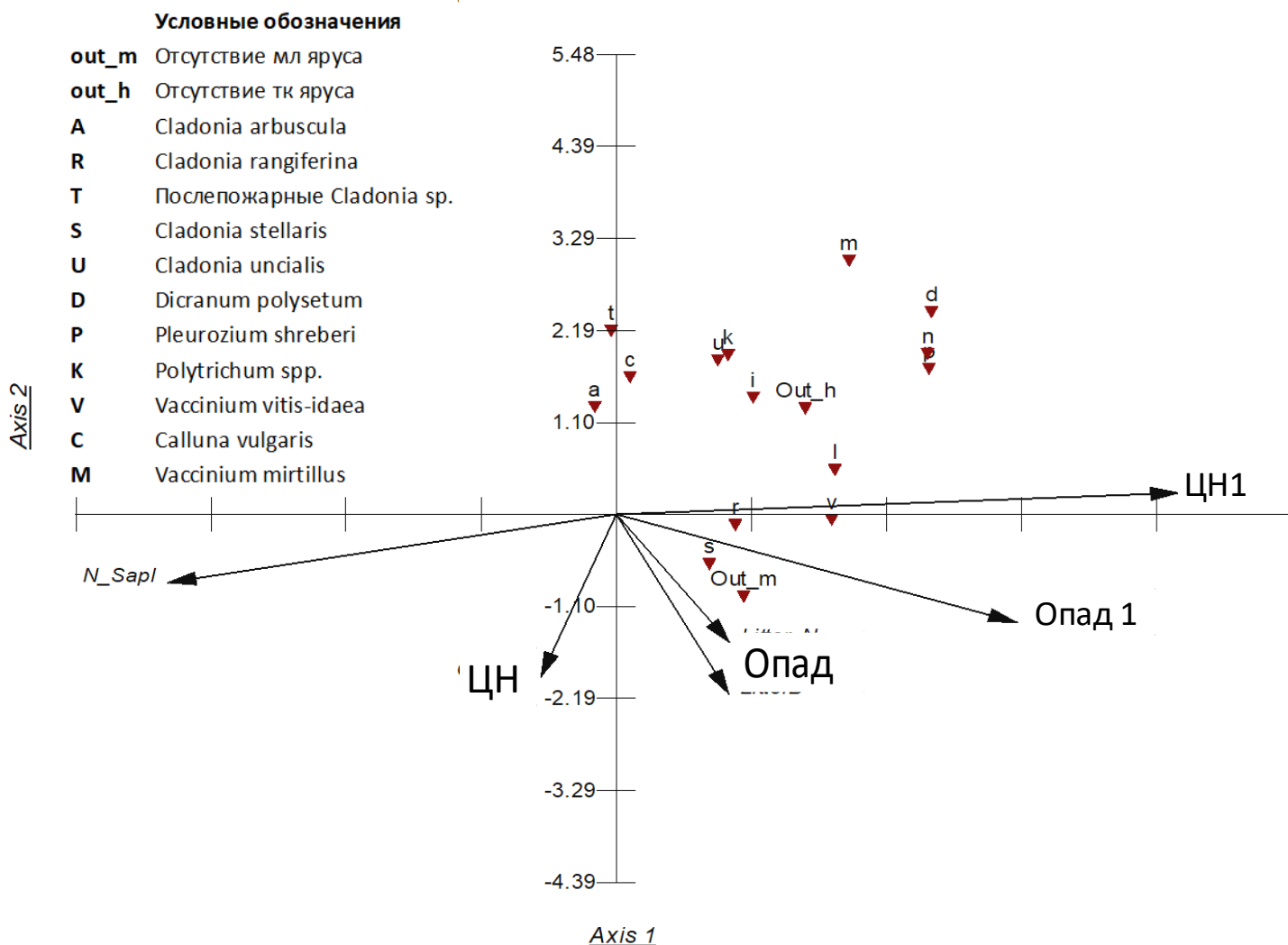
4.2. Факторы формирования напочвенного покрова на локальном уровне

Чтобы понять механизмы формирования напочвенного покрова на локальном уровне, необходимо выполнить его анализ при фиксированных значениях фоновых факторов (давность пожара, возрастная структура). Высокое разнообразие напочвенного покрова проявляется на участках с давностью пожара около 55 лет. Кроме того, по данной стадии сукцессии удалось собрать наиболее обширный материал (7200 точечных площадок), охватывающий различные варианты структуры древостоя и широкий диапазон его запаса.

На основании результатов DCCA были выделены наиболее важные из локальных факторов (Рис. 24). К ним относятся: угловая проекция полога (ЦН) старших поколений древостоя, опад веток, корки, и хвои разных поколений древостоя, угловая проекция полога (ЦН) всего древостоя и локальная численность подроста. Вариация напочвенного покрова по первой оси DCCA (24 %) определяется, прежде всего, влиянием старших поколений древостоя (выраженным, например, через проекцию полога). Максимальные положительные нагрузки на эту ось имеют теневыносливые поздне-сукцессионные виды – *Pleurozium shreberi*, *Dyrcranum polysetum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*. Отрицательные нагрузки имеют светолюбивые виды – *Calluna vulgaris*, *Cladonia arbuscula*, *Cladonia stellaris* а также послепожарные виды, поселяющиеся также на микронарушениях (*Polytrichum* sp., *Cladonia* sp., *Cladonia uncialis*). Вторая ось (около 4 % вариации), в большей степени отражает влияние древесного опада. Максимальный вклад опада веток и корки (как старшего поколения, так и общий), а также ЦН всего древостоя. С увеличением количества опада возрастают частоты доминирования “напочвенный покров без мохово-лишайникового яруса”, *Cladonia rangiferina*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Cladonia stellaris*. Отрицательно реагируют на опад все послепожарные виды, а также черника и зеленые мхи.

При дисперсионном анализе поведения видов в зависимости от отдельных факторов были получены следующие результаты (табл. 15). Влияние ЦН (проекции полога древостоя старших поколений), определяющего основной цено-экологический градиент в сообществе, достоверно и значимо при $p < 0.01$ для всех доминирующих видов, кроме “мертвопокровника без мохово-лишайникового яруса” и *Cladonia rangiferina* ($\eta^2 = 0.32 - 0.58$). С увеличением значений фактора обилия зеленых мхов и брусники возрастают, а ЧД вереска и *Cladonia arbuscula* снижаются. Влияние опада веток и корки древостоя старших поколений достоверно и значимо при $p < 0.01$ для всех доминирующих видов ($\eta^2 =$

0.10 – 0.42). С увеличением значений фактора монотонно возрастают обилия *Vaccinium vitis-idaea*, *Cladonia rangiferina* и “Мертвопокровник без мхов и лишайников”, зеленые мхи показывают колоколообразные (bell-shape) зависимости, а *Cladonia arbuscula* и вереск увеличивают ЧД. На фактор общего опада веток значимо реагируют *Cladonia rangiferina*, “мертвопокровник без мхов и лишайников”, *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* ($\eta^2 = 0.12 – 0.32$). Обилия этих видов (кроме вереска) монотонно возрастают в градиенте фактора. На общее количество опада хвои достоверно реагируют только *Cladonia rangiferina* и “мертвопокровник без мхов и лишайников” ($\eta^2 = 0.1 – 0.15$), доминирование которых монотонно возрастает с его увеличением.



Vector scaling: 9.59

Рис. 24. Результаты ДССА (локальные частоты напочвенного покрова). Обозначения факторов: угловая проекция полога всех деревьев (ЦН), угловая проекция полога старшего поколения (ЦН1), опад корки и веток старшего поколения (Опад 1), локальная плотность подроста (N_{Sapl}), опад хвои, опад веток и корки (Опад). Собственные числа первых двух главных осей 0.258 и 0.046 соответственно.

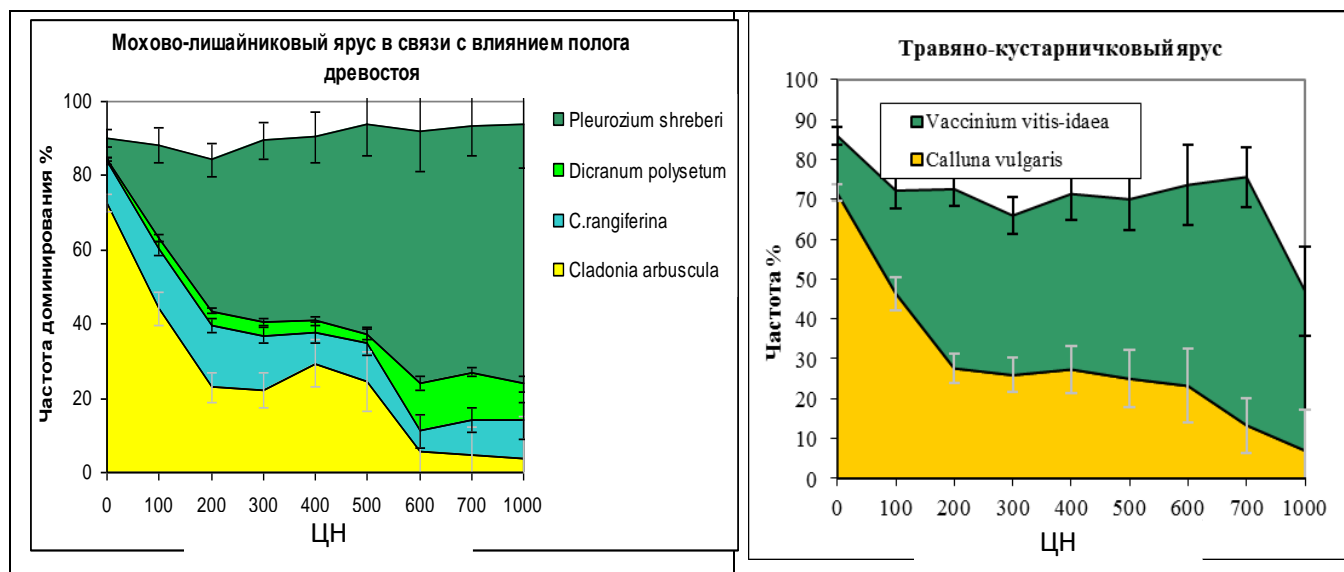


Рис. 25. Среднее обилие видов напочвенного покрова при давности низового пожара 55 лет на градиенте затенения древостоем старших поколений (в градусах, по оси X).

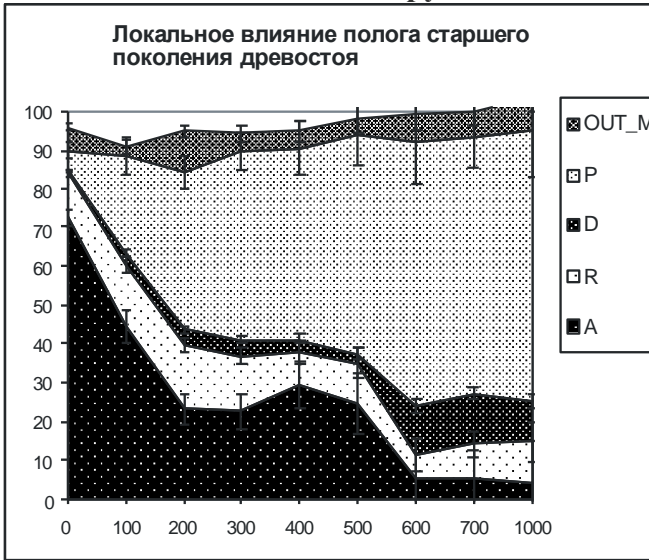
Таблица 15.

Результаты дисперсионного анализа связи обилия компонентов напочвенного покрова с локальными факторами Давность пожара около 55 лет. Число описаний (100 см²)= 7200.

| Источник вариации | Вид напочвенного покрова | SS | Df | F | p | η^2 |
|--------------------------------------|--------------------------|----------|-----|--------|-------|----------|
| ЦН Старшее поколение древостоя | Cladonia arbuscula | 136504.3 | 8 | 34.839 | 0.000 | 0.574 |
| | Cladonia rangiferina | 1651.594 | 8 | 2.022 | 0.045 | 0.072 |
| | Dicranum polysetum | 2116.222 | 8 | 14.969 | 0.000 | 0.366 |
| | Pleurozium shreberi | 106208 | 8 | 23.095 | 0.000 | 0.472 |
| | Отсутствие МЛ яруса | 1080.812 | 8 | 1.574 | 0.134 | 0.057 |
| | Calluna vulgaris | 108942 | 8 | 32.140 | 0.000 | 0.554 |
| | Vaccinium vitis-idaea | 49535.26 | 8 | 12.346 | 0.000 | 0.323 |
| Ошибка | Cladonia arbuscula | 101381.1 | 207 | | | |
| | Cladonia rangiferina | 21138.33 | 207 | | | |
| | Dicranum polysetum | 3657.927 | 207 | | | |
| | Pleurozium shreberi | 118991.3 | 207 | | | |
| | Отсутствие МЛ яруса | 17764.52 | 207 | | | |
| | Calluna vulgaris | 87707.45 | 207 | | | |
| | Vaccinium vitis-idaea | 103818.2 | 207 | | | |
| ЦН Все деревья | Cladonia arbuscula | 36071.6 | 5 | 7.507 | 0.000 | 0.152 |
| | Cladonia rangiferina | 7210.826 | 5 | 19.440 | 0.000 | 0.316 |
| | Dicranum polysetum | 244.2891 | 5 | 1.855 | 0.104 | 0.042 |
| | Pleurozium shreberi | 30368.26 | 5 | 6.547 | 0.000 | 0.135 |
| | Отсутствие МЛ яруса | 2898.303 | 5 | 7.633 | 0.000 | 0.154 |
| | Calluna vulgaris | 14522.29 | 5 | 3.349 | 0.006 | 0.074 |
| | Vaccinium vitis-idaea | 34585.63 | 5 | 12.231 | 0.000 | 0.226 |
| Ошибка | Cladonia arbuscula | 201813.7 | 210 | | | |
| | Cladonia rangiferina | 15579.1 | 210 | | | |
| | Dicranum polysetum | 5529.859 | 210 | | | |
| | Pleurozium shreberi | 194831.1 | 210 | | | |
| | Отсутствие МЛ яруса | 15947.03 | 210 | | | |
| | Calluna vulgaris | 182127.2 | 210 | | | |
| | Vaccinium vitis-idaea | 118767.8 | 210 | | | |

| Источник вариации | Тип напочвенного покрова | SS | df | F | p | η^2 |
|---|--------------------------|----------|-----|--------|-------|----------|
| Опад корки веток, старшее поколение древостоя | & Cladonia arbuscula | 13424.33 | 5 | 2.512 | 0.031 | 0.056 |
| | Cladonia rangiferina | 2699.223 | 5 | 5.643 | 0.000 | 0.118 |
| | Dicranum polysetum | 60.20029 | 5 | 0.442 | 0.818 | 0.010 |
| | Pleurozium shreberi | 4817.953 | 5 | 0.918 | 0.470 | 0.021 |
| | Отсутствие МЛ яруса | 5698.96 | 5 | 18.207 | 0.000 | 0.302 |
| | Calluna vulgaris | 22062.7 | 5 | 5.308 | 0.000 | 0.112 |
| | Vaccinium vitis-idaea | 18848.45 | 5 | 5.886 | 0.000 | 0.123 |
| Ошибка | Cladonia arbuscula | 224461 | 210 | | | |
| | Cladonia rangiferina | 20090.7 | 210 | | | |
| | Dicranum polysetum | 5713.948 | 210 | | | |
| | Pleurozium shreberi | 220381.4 | 210 | | | |
| | Отсутствие МЛ яруса | 13146.37 | 210 | | | |
| | Calluna vulgaris | 174586.8 | 210 | | | |
| | Vaccinium vitis-idaea | 134505 | 210 | | | |
| Опад корки веток, Все деревья | & Cladonia arbuscula | 1366.047 | 4 | 0.612 | 0.654 | 0.012 |
| | Cladonia rangiferina | 1511.133 | 4 | 3.868 | 0.005 | 0.074 |
| | Dicranum polysetum | 642.7293 | 4 | 8.429 | 0.000 | 0.148 |
| | Pleurozium shreberi | 8873.953 | 4 | 4.010 | 0.004 | 0.076 |
| | Отсутствие МЛ яруса | 3786.441 | 4 | 16.186 | 0.000 | 0.250 |
| | Calluna vulgaris | 986.0946 | 4 | 0.528 | 0.715 | 0.011 |
| | Vaccinium vitis-idaea | 5628.27 | 4 | 3.049 | 0.018 | 0.059 |
| Опад хвои Все деревья | Cladonia arbuscula | 26324.23 | 5 | 9.438 | 0.000 | 0.196 |
| | Cladonia rangiferina | 1220.938 | 5 | 2.500 | 0.032 | 0.061 |
| | Dicranum polysetum | 618.4363 | 5 | 6.488 | 0.000 | 0.143 |
| | Pleurozium shreberi | 39495.99 | 5 | 14.278 | 0.000 | 0.269 |
| | Отсутствие МЛ яруса | 720.8977 | 5 | 2.465 | 0.034 | 0.060 |
| | Calluna vulgaris | 15199.98 | 5 | 6.516 | 0.000 | 0.144 |
| | Vaccinium vitis-idaea | 3955.581 | 5 | 1.714 | 0.133 | 0.042 |
| Опад корки веток, * опад хвои | & Cladonia arbuscula | 5310.678 | 12 | 0.793 | 0.657 | 0.047 |
| | Cladonia rangiferina | 905.4103 | 12 | 0.773 | 0.678 | 0.046 |
| | Dicranum polysetum | 686.069 | 12 | 2.999 | 0.001 | 0.156 |
| | Pleurozium shreberi | 9441.332 | 12 | 1.422 | 0.158 | 0.081 |
| | Отсутствие МЛ яруса | 3672.12 | 12 | 5.232 | 0.000 | 0.245 |
| | Calluna vulgaris | 3104.071 | 12 | 0.554 | 0.876 | 0.033 |
| | Vaccinium vitis-idaea | 6167.896 | 12 | 1.114 | 0.351 | 0.064 |
| Ошибка | Cladonia arbuscula | 108218.7 | 194 | | | |
| | Cladonia rangiferina | 18946.07 | 194 | | | |
| | Dicranum polysetum | 3698.14 | 194 | | | |
| | Pleurozium shreberi | 107325.8 | 194 | | | |
| | Отсутствие МЛ яруса | 11346.08 | 194 | | | |
| | Calluna vulgaris | 90503.98 | 194 | | | |
| | Vaccinium vitis-idaea | 89518.98 | 194 | | | |

Мохово-лишайниковый ярус



Кустарнички

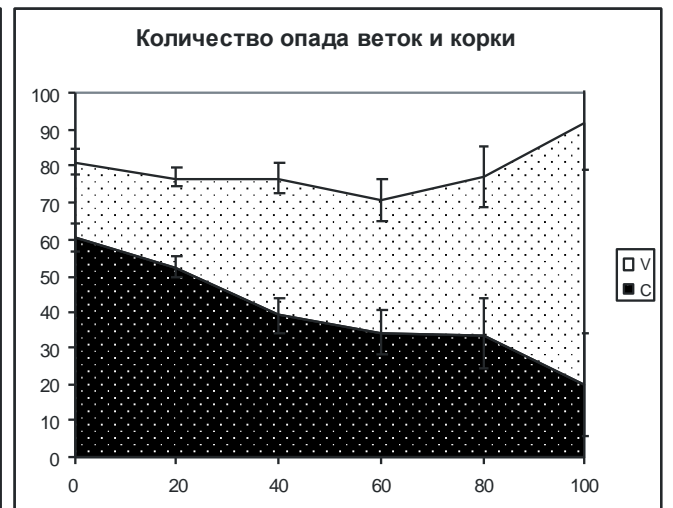
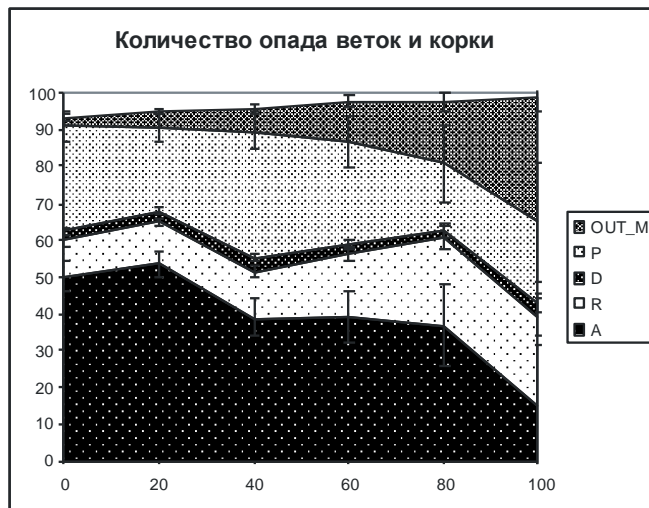
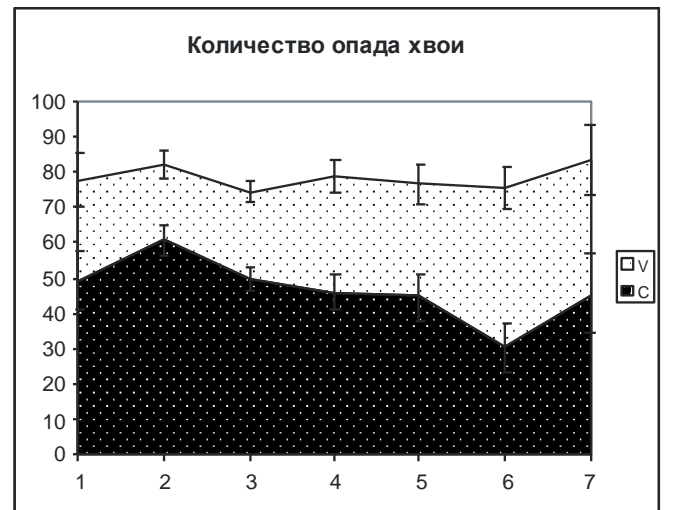
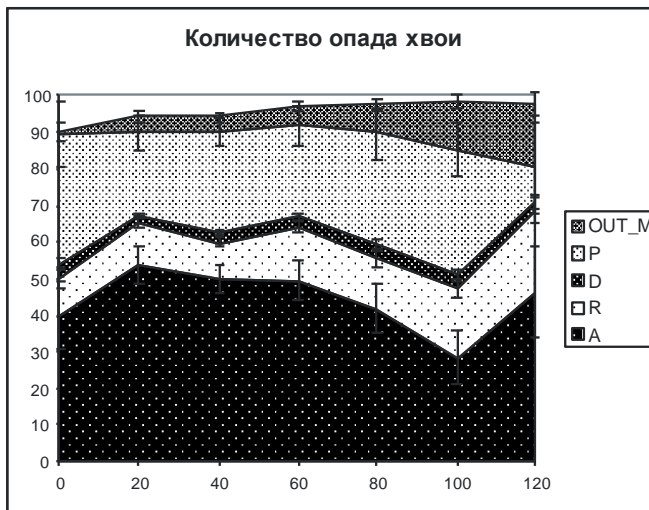
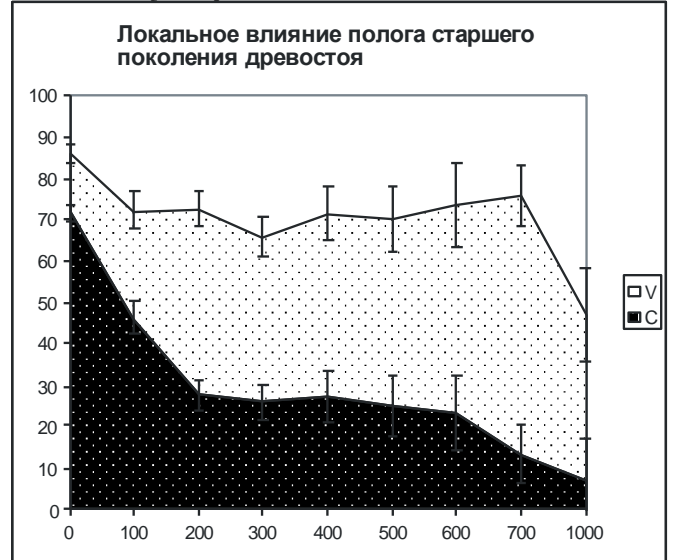


Рис. 26. Зависимости средних частот видов напочвенного покрова от влияния древостоя. Зарубки показывают стандартную ошибку. По оси X – напряженность факторов, по оси Y – ЧД. Факторы: сверху – ценотическая напряженность (ЦН) – старшее поколение древостоя, в середине – количество опада хвои, внизу – количество опада веток и корки.

4.3. Продуктивность и содержание основных биогенных элементов в напочвенном покрове

Воздушно-сухая фитомасса напочвенного покрова лишайниково-зеленомошных сосняков колеблется в пределах 7 – 12 т*га⁻¹ (без учета только что сгоревших сосняков, где напочвенный покров уничтожен пожаром) (Табл. 16). Основная доля фитомассы (около 90 %) напочвенного покрова формируется за счет мохово-лишайникового яруса, тогда как продукция травяно-кустарничкового яруса не столь значительна (0.2-1.8 т*га⁻¹). Основную надземную фитомассу восстановленного после пожара напочвенного покрова образуют доминанты – *Pleurozium shreberi*, *Cladonia arbuscula* и *Cladonia rangiferina*. В пределах мохово-лишайникового яруса удельная продуктивность основных доминантов мхов и лишайников сопоставима, но продуктивность зеленых мхов несколько выше (табл. 20).

Таблица 16.
Фитомасса напочвенного покрова, т/га (воздушно-сухое состояние), описательные статистики

| | Лишайники | Зеленые Мхи | Кустарнички | Всего |
|------------------------|-----------|-------------|-------------|-------|
| Среднее | 4.13 | 5.19 | 1.05 | 10.37 |
| Стандартная ошибка | 0.47 | 0.63 | 0.08 | 0.23 |
| Стандартное отклонение | 2.28 | 3.07 | 0.39 | 1.11 |
| Дисперсия выборки | 6.49 | 11.80 | 0.19 | 1.54 |
| Минимум | 1.21 | 0.75 | 0.20 | 6.81 |
| Максимум | 7.70 | 9.20 | 1.79 | 11.88 |

Можно предположить, что фитомасса напочвенного покрова связана с давностью низового пожара, поскольку при данном воздействии происходит выгорание напочвенного покрова. *Polytrichum* sp., в массе поселяющийся на горях, характеризуется как быстрым ростом (большим приростом), так и значительным опадом, косвенным показателем которого является доля отмершей части (Табл. 17). Высокая доля отмершей части характерна также для трубчатых кладоний и *Cladonia uncialis*. Такие свойства роста и продуктивности характеризуют стратегию этой группы видов как R (Миркин, Наумова, 2003). Поэтому данные виды быстро осваивают свободное пространство, но не накапливают большого количества фитомассы и в дальнейшем легко вытесняются другими видами. В ходе сукцессии их сменяют виды с К-стратегией (зеленые мхи и прочие кустистые лишайники), у которых относительная скорость роста и доля опада меньше, соответственно, общая фитомасса данных видов более инерционна, вследствие чего они способны дольше удерживать за собой заселенный участок. Для восстановления сосняков

северной тайги у Горшкова В, Баккал Ю. (2012) показано, что на начальных этапах увеличения покрытия мохово-лишайникового яруса (*Polytrichum* sp.)– 4 % в год, а у доминантных кустистых лишайников, поселяющихся позднее - 0.3-1 % год.

Среди видов мохово-лишайникового яруса наибольшую удельную фитомассу формируют *Dicranum polysetum* и *Cetraria islandica*. Однако, данные виды никогда не выступают в качестве доминантов, поэтому не вносят существенного вклада в общую фитомассу. В основном, наземную фитомассу восстановленного напочвенного покрова образуют доминанты - *Pleurozium shreberi*, *Cladonia arbuscula* и *Cladonia rangiferina*. Восстановление их проективных покрытий в ходе послепожарной сукцессии, соответствует восстановлению общей фитомассы напочвенного покрова.

Таблица 17.

Показатели удельной продуктивности мохово-лишайникового яруса (на 0.01 м²)

| | P | D | K | R | A | U | I |
|---|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| Средний прирост (мг) | 49.00 | 63.50 | 91.33 | 67.76 | 97.50 | 74.08 | 100.15 |
| SE | 4.85 | 6.56 | 12.18 | 3.95 | 6.74 | 4.69 | 6.51 |
| Доля прироста (от общей фитомассы в десятичных долях) | 0.23 | 0.21 | 0.22 | 0.13 | 0.16 | 0.14 | 0.17 |
| Средняя масса отмершей части (опад) (мг) | 33.00 | 28.75 | 77.00 | 37.00 | 76.00 | 95.00 | 79.00 |
| SE | 9.90 | 4.64 | 35.22 | 6.91 | 19.31 | 56.42 | 14.18 |
| Доля отмершей части (от общей фитомассы в десятичных долях) | 0.16 | 0.10 | 0.18 | 0.08 | 0.12 | 0.18 | 0.14 |
| Фитомасса на 100см ² , г | 13.76 | 19.25 | 11.48 | 15.82 | 12.89 | 12.63 | 17.23 |
| SE | 1.42 | 1.90 | 2.39 | 1.53 | 1.90 | 0.43 | 3.84 |

Условные обозначения

- A** *Cladonia arbuscula*
- R** *Cladonia rangiferina*
- S** *Cladonia stellaris*
- U** *Cladonia uncialis*
- D** *Dicranum polysetum*
- P** *Pleurozium shreberi*
- K** *Polytrichum* sp.
- I** *Cetraria islandica*

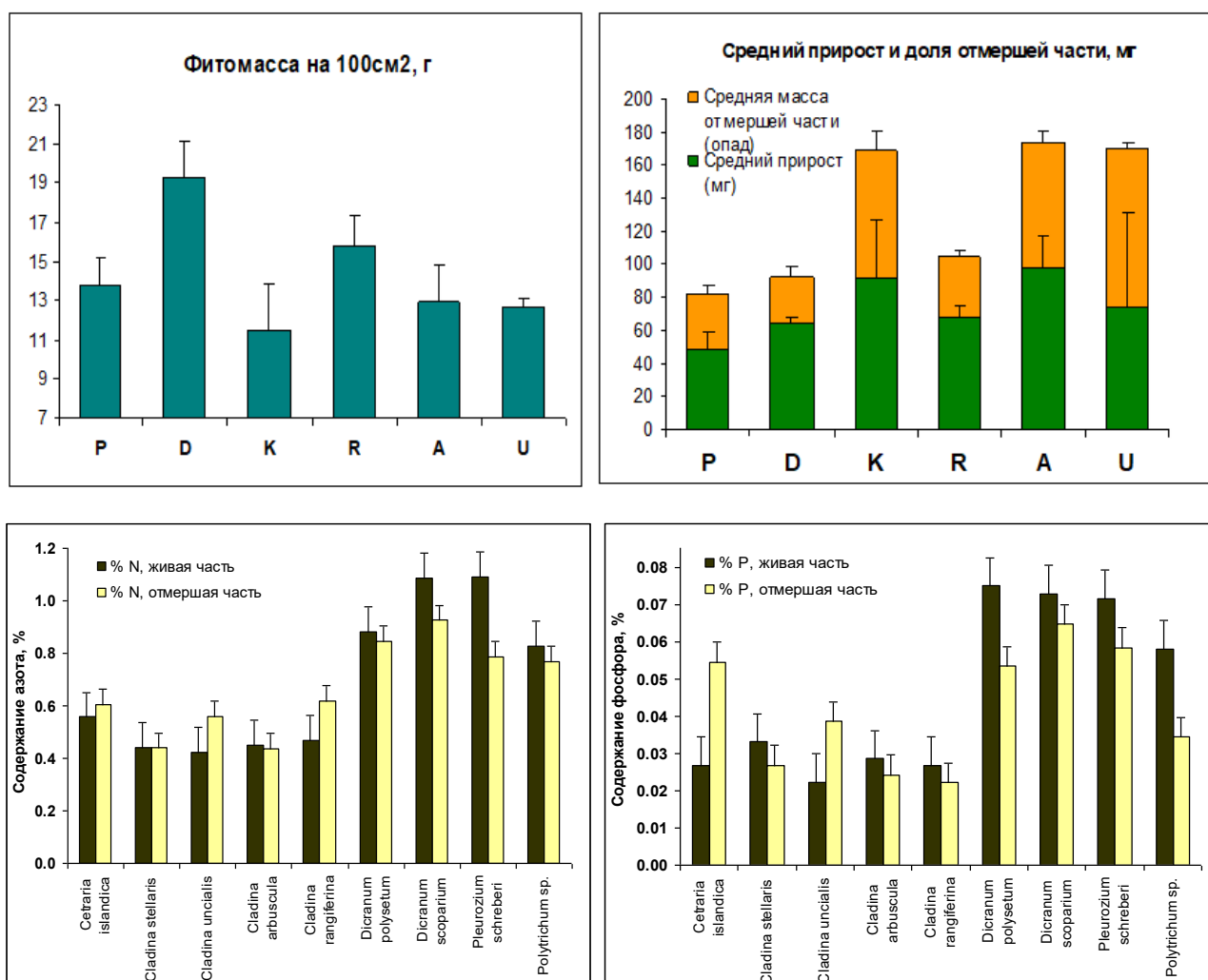


Рис 27. Удельная продуктивность и содержание биогенных элементов для основных доминантах мохово-лишайникового яруса (на 0.01 м²)

Для основных доминантов мохово-лишайникового яруса нами были получены концентрации биогенов - азота и фосфора в разных частях фитомассы (Табл. 18, Рис. 27). Наибольшая концентрация азота и фосфора (N и P) выявлена в живых тканях *Pleurozium schreberi* и *Dicranum sp.* Это согласуется с литературными данными: зеленые мхи накапливают значительную долю минерального питания, поступающего с осадками и древесным опадом (Charin et al., 1987; Ипатов, Голубицкая, 1987; Трофимец, Ипатов, 1990). В отмерших тканях зеленых мхов концентрация биогенов ниже, чем в живых, что, очевидно, связано с вымыванием биогенов из отмерших тканей и включением их в общий круговорот. Среди лишайников наибольшая концентрация биогенов выявлена в тканях *Cetraria islandica*, однако, данный вид никогда не занимает доминирующие позиции в сообществе. Содержание биогенов у разных видов группы *Cladonia sp.* практически одинаково.

Между группами зеленых мхов и лишайников наблюдаются значительные различия в концентрации азота и фосфора (N и P): в живых тканях зеленых мхов содержание данных элементов почти в 2 раза выше, чем у лишайников. Зеленые мхи характеризуются значительно более высоким содержанием калия и зольных элементов (Трофимец, Ипатов, 1990). Согласно Токаревой, Прокушкину (2012) содержание углерода в живой части зеленых мхов и лишайников сопоставимо (45-48 %). Наибольшее содержание водорастворимых органических соединений характерно для позднесукцессионных *Pleurozium shreberi* и *Cladonia stellaris*. Остатки мхов и кустистых лишайников (в особенности – *Pleurozium shreberi* и *C. rangiferina*) содержат большое количество физиологически активных компонентов, ингибирующих развитие организмов-деструкторов, вследствие чего процессы разложения их отмершей части замедляются. В этой связи мхи и некоторые лишайники являются с одной стороны, важным источником элементов минерального питания, с другой – одним из источников формирования подстилки.

Таблица 18.

Концентрация основных биогенных элементов в разных частях фитомассы видов мохово-лишайникового яруса (%)

| Виды | % N, живая часть | % N, отмершая часть | % P, живая часть | % P, отмершая часть |
|-----------------------------|------------------|---------------------|------------------|---------------------|
| <i>Cetraria islandica</i> | 0.558 | 0.606 | 0.027 | 0.055 |
| <i>Cladonia stellaris</i> | 0.443 | 0.439 | 0.033 | 0.027 |
| <i>Cladonia uncialis</i> | 0.423 | 0.561 | 0.022 | 0.039 |
| <i>Cladonia arbuscula</i> | 0.450 | 0.435 | 0.029 | 0.024 |
| <i>Cladonia rangiferina</i> | 0.468 | 0.617 | 0.027 | 0.022 |
| <i>Dicranum polysetum</i> | 0.883 | 0.846 | 0.075 | 0.053 |
| <i>Dicranum scoparium</i> | 1.087 | 0.925 | 0.073 | 0.065 |
| <i>Pleurozium schreberi</i> | 1.091 | 0.788 | 0.072 | 0.058 |
| <i>Polytrichum sp.</i> | 0.828 | 0.770 | 0.058 | 0.034 |
| SE, лишайники | 0.021 | 0.020 | 0.002 | 0.002 |
| SE. Зеленые мхи | 0.041 | 0.039 | 0.003 | 0.003 |

*По данным: Токарева, Прокушкин, 2012, Трофимец, Ипатов, 1989

| Группа* | С % | К % | Зольные элементы, % |
|---------------------|---------|--------------|---------------------|
| Кустистые лишайники | 45-48 % | 0.155+-0.011 | 0.135+-0.013 |
| Зеленые мхи | 46-48 % | 0.479+-0.029 | 0.389+-0.024 |

4.4. Толщина подстилки и общая продукция напочвенного покрова.

При пожаре в сухих сосняках почти полностью выгорает лесная подстилка (Санников, 1993, Думов, 2007). В начале восстановления напочвенного покрова мощность подстилки незначительна как в сообществах с низким, так и высоким запасом древостоя. В дальнейшем происходит ее накопление – толщина подстилки связана с давностью пожара. Однако, в сообществах с разной структурой древостоя толщина подстилки через равное время после прохождения пожара начинает существенно различаться: в сообществах с разновозрастным древостоем (или его низким запасом) через 55-80 лет после пожара ее толщина (вдали от стволов деревьев) составляет 4-5 см, а на участках с высоким запасом (в условно-одновозрастных спелых древостоях) - 7-8 см. Толщина подстилки связана с запасом древостоя ($k = 0.71$), а также зеленых мхов ($k = 0.74$). Масса кустистых лишайников снижается при увеличении запаса древостоя ($k = -0.76$), масса зеленых мхов плавно растет в древостоях с запасом до $100 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$, затем довольно резко увеличивается.

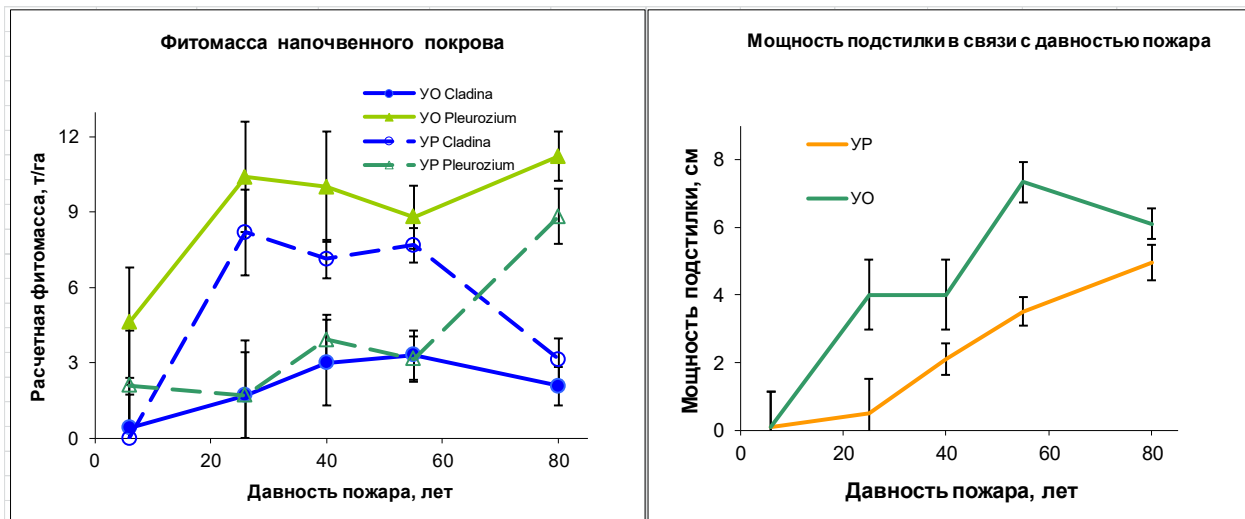


Рис. 28. Динамика показателей продуктивности напочвенного покрова и мощности подстилки. На графиках - средняя толщина подстилки на пробных площадях с разной давностью пожаров и характером древостоя, фитомасса зеленых мхов (Pleurozium) и кустистых лишайников (Cladina) ($\text{т} \cdot \text{га}^{-1}$). УР - разреженный разновозрастный древостой, ОР - сомкнутый одновозрастный древостой

Накопление подстилки зависит как от давности пожара, так и от характера древостоя. Масса древесного опада (опад хвои) зависит от размера крон, который при определенной плотности и запасе древостоя перестает увеличиваться, а основной опад веток и коры локализован вблизи от ствола (Рис. 29). В связи с этим объяснить сильную

зависимость толщины подстилки от запаса лишь увеличением объема древесного опада невозможно. Кроме того, толщина подстилки демонстрирует сильную связь с покрытием зеленых мхов ($k = 0.78$), что позволяет предположить, что подстилка не в последнюю очередь является продуктом их опада. В сомкнутых древостоях в напочвенном покрове, восстановленном после пожара, преобладают зеленые мхи, которые, вероятно, создают мощную подстилку (Табл. 19).

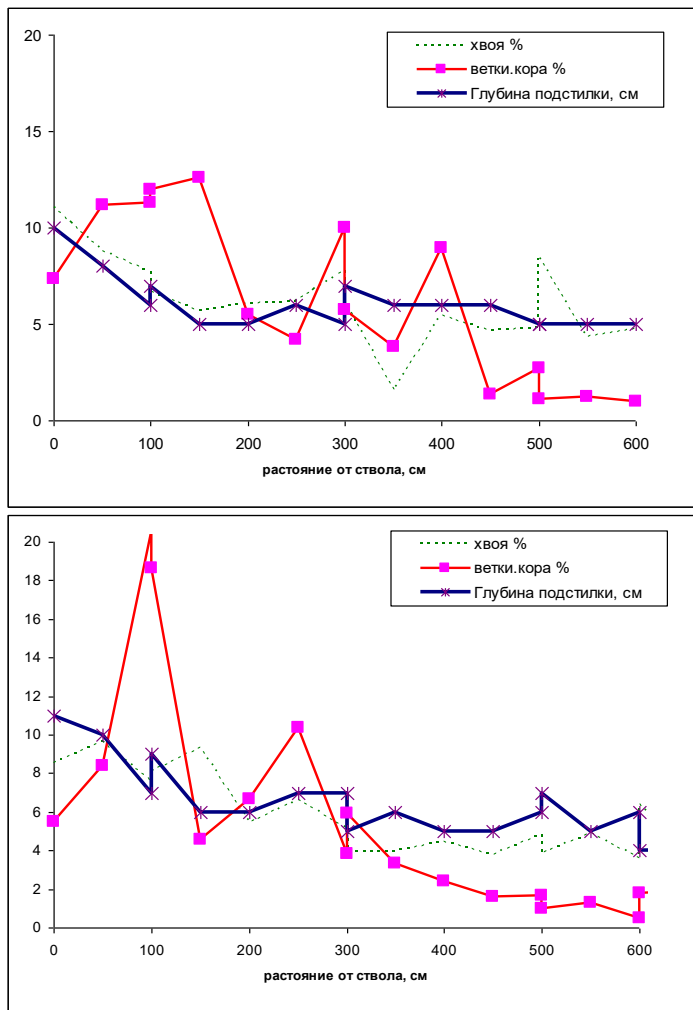


Рис. 29. Примеры распределения опада и толщины подстилки (вместе с толщиной напочвенного покрова) на трансектах, заложенных от ствола деревьев (радиус кроны – 300 - 550 см, площадь рамок для сбора опада- 0.01 м²). Доля опада веток, корки и хвои – в % от всей массы фракции опада на трансекете. Давность пожара - около 55 лет.

Результаты дисперсионного анализа показателей фитомассы напочвенного покрова и толщины подстилки в связи со строением древостоя и давностью нарушения

| Фактор | Dependent Variable | SS | df | Mean Square | F | p | η^2 |
|---------------------------------|--------------------|---------|----|-------------|---------|-------|----------|
| Давность пожаров | лишайники | 69.3781 | 4 | 17.34452 | 5.90219 | 0.003 | 0.567 |
| | зеленые мхи | 114.469 | 4 | 28.61713 | 5.9359 | 0.003 | 0.569 |
| | Толщина подстилки | 71.7967 | 4 | 17.94917 | 16.9361 | 0.000 | 0.79 |
| Тип древостоя (УР, УО) | лишайники | 39.9182 | 1 | 39.91816 | 13.5838 | 0.002 | 0.43 |
| | зеленые мхи | 104.285 | 1 | 104.2855 | 21.6314 | 0.000 | 0.546 |
| | Толщина подстилки | 17.5307 | 1 | 17.53067 | 16.5413 | 0.001 | 0.479 |
| Давность пожаров *Тип древостоя | лишайники | 25.2535 | 4 | 6.313371 | 2.14839 | 0.117 | 0.323 |
| | зеленые мхи | 25.3918 | 4 | 6.347951 | 1.31672 | 0.302 | 0.226 |
| | Толщина подстилки | 11.1166 | 4 | 2.779141 | 2.62229 | 0.069 | 0.368 |
| Error | лишайники | 52.8958 | 18 | 2.938657 | | | |
| | зеленые мхи | 86.7785 | 18 | 4.821028 | | | |
| | Толщина подстилки | 19.1 | 18 | 1.05 | | | |

4.5. Численность и структура подроста

4.5.1. Общая численность подроста в связи с давностью пожара и строением древостоя

Временной диапазон давности низовых пожаров, затронувших исследуемые участки, составляет от 6 до 80 лет. Прохождение низового пожара в сухих сосняках, как правило, инициирует вспышку возобновления (Санникова, 1977) - в течение первых лет формируется многочисленный подрост. По нашим данным, спустя 30–40 лет в зрелых одновозрастных древостоях поселение новых особей прекращается, а численность подроста старших возрастных классов значительно снижается, тогда как в разновозрастных сосняках поселение подроста продолжается в течение довольно длительного времени после нарушения. Кроме того, количество выжившего подроста старших классов возраста в таких сообществах выше, чем в одновозрастных древостоях с той же давностью нарушения. Согласно результатам дисперсионного анализа (Табл. 20) количество молодого подроста (10–20 лет) зависит от давности пожара ($\eta^2 = 0.42$), влияние возрастной структуры невелико ($\eta^2 = 0.24$), а влияние запаса древостоя недостоверно. Количество подроста в возрасте 20–30 лет зависит от давности пожара (η^2

= 0.44), влияние возрастной структуры или запаса для данной группы существенно выше ($\eta^2 = 0.50-0.60$), а пересечения данных факторов также значимо ($\eta^2 = 0.41$). На суммарную численность подростка в возрастной группе от 10 до 30 лет оказывает влияние комплекс факторов: давность пожара, запас взрослого древостоя и его возрастная структура (одновозрастный или разновозрастный) (Рис. 29, 30). Два последних фактора в значительной мере взаимозаменяемы, т.к. в разновозрастных сообществах запас древостоя старших поколений обычно ниже. Факторные комплексы пожар-запас и пожар-тип возрастной структуры определяют примерно равную долю вариации ($\eta^2 = 0.60-0.8$). Доли вариации, определяемые давностью пожара и типом возрастной структуры по отдельности, а также их пересечением оказались примерно одинаковыми ($\eta^2 = 0.45-0.75$). Влияние пересечения факторов в комплексе давность нарушения-запас на принятом уровне значимости оказалось недостоверным.

Таким образом, влияние давности пожара проявляется в численности подростка обоих возрастных классов. Плотность подростка старших возрастных классов в большей степени регулируется влиянием старших поколений древостоя, который, видимо, подавляет развитие подростка старшего класса возраста, вследствие чего часть подростка гибнет. Но между сообществами с разным запасом древостоя и возрастной структурой обнаруживается существенное различие и в количестве подростка младших классов возраста. Запас (возрастная структура) древостоя и давность нарушения оказывают схожее влияние на численность молодого подростка.

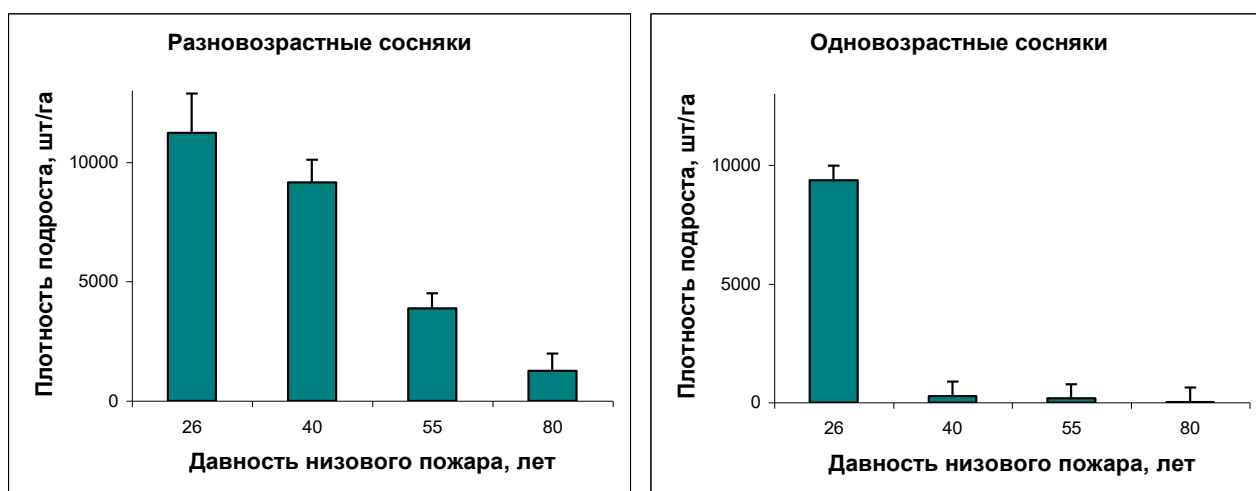


Рис. 29. Средняя общая численность подростка шт/га (по оси Y) в связи с давностью пожара (по оси X) в древостоях с разной возрастной структурой.

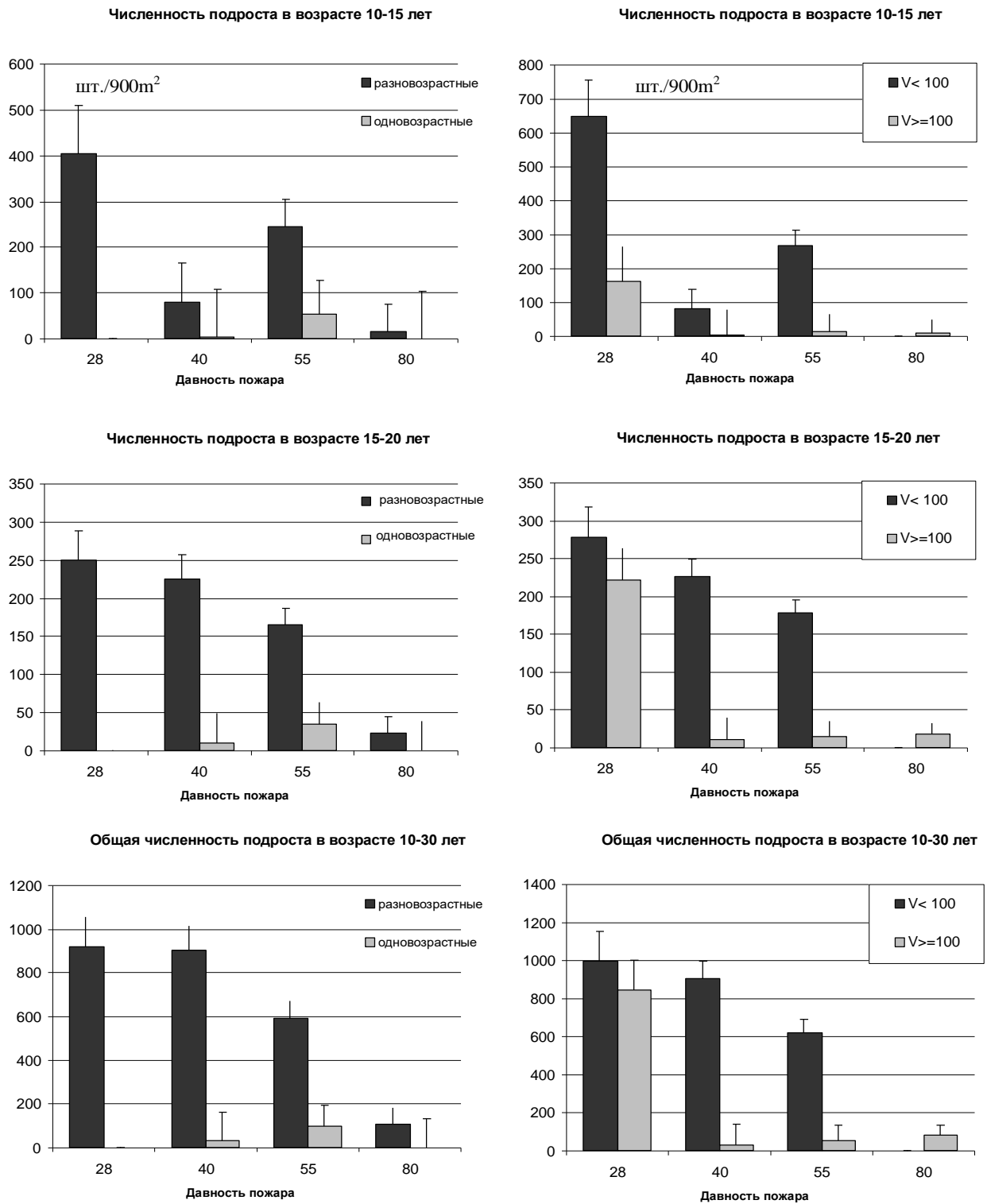


Рис. 30. Численность подроста по возрастным группам 10–15, 15-20 и 10-30 лет на пробных площадках (шт./900 м²). слева- группировка площадок по возрастной структуре - разновозрастный и одновозрастный древостой, справа – группировка по низкому и высокому запасу древостоя (V).

Таблица 20

Результаты дисперсионного анализа численности подростка в связи с факторами среды и давностью нарушения

| Источник вариации | SS | df | F | P |
|---|----------|----|--------|-------|
| Общее число подростка 10-20 лет | | | | |
| Давность пожара | 481276 | 3 | 4.26 | 0.019 |
| Тип возрастной структуры | 218517.2 | 1 | 5,8 | 0.027 |
| Возраст пожара * Тип возрастной структуры | 79735.73 | 2 | 1,37 | 0.367 |
| Ошибка | 677064.7 | 18 | | |
| Общее число подростка 20-30 лет | | | | |
| Давность пожара | 217608.1 | 3 | 4.65 | 0.014 |
| Тип возрастной структуры | 357336.1 | 1 | 22.90 | 0.000 |
| Возраст пожара * Тип возрастной структуры | 196407.3 | 2 | 6.29 | 0.008 |
| Ошибка | 280895.9 | 18 | | |
| Общее число подростка 10-30 лет | | | | |
| Давность пожара | 593437.8 | 3 | 7.214 | 0.005 |
| Запас древостоя | 1442251 | 4 | 13.150 | 0.000 |
| Возраст пожара * Запас древостоя | 177815 | 5 | 1.297 | 0.328 |
| Ошибка | 329037.3 | 12 | | |

Чтобы объяснить эти факты, было выдвинуто следующее предположение: различие хода возобновления в одновозрастных и разновозрастных сосняках может быть обусловлено разницей в возможности поселения проростков. Субстрат и напочвенный покров оказывают на этот процесс решающее влияние. Поскольку напочвенный покров изменяется в ходе восстановительной сукцессии, то изменяются и условия поселения с учетом разного хода сукцессии в сообществах с разным характером древостоя.

4.5.2. Поселение и развитие подростка на разных типах напочвенного покрова и субстрата

В соответствии с этим предположением потребовалось изучить, во-первых, ход восстановления напочвенного покрова после нарушений в сосняках с разной возрастной структурой, а во-вторых, поселение и выживание проростков и молодого подростка на разных типах субстрата и напочвенного покрова. Мы выдвинули гипотезу, что различие хода возобновления в одновозрастных и разновозрастных сосняках может быть обусловлено разницей в возможности поселения проростков. Субстрат и напочвенный покров оказывают на этот процесс решающее влияние. В соответствии с этим предположением было проанализировано поселение и выживание молодого подростка на разных типах субстрата и напочвенного покрова.

Для этого потребовалось ввести численную характеристику этого процесса – выживаемость, выраженную через плотность подроста i -возраста на площадь субстрата типа j (F_{ij}). Поскольку проростки первого года жизни малозаметны, их легко пропустить. Кроме того, далеко не все проростки могут укорениться – большая часть их гибнет. Мы оценивали количество подроста на разных субстратах, начиная со 2 года жизни (Рис. 31).

Спустя 5-6 лет после пожара напочвенный покров почти полностью образован *Polytrichum* sp. и покровом без мохово-лишайниковго яруса. Оба типа напочвенного покрова, особенно *Polytrichum* sp., весьма благоприятны для прорастания и развития подроста ($Fe = 0.8-6$ шт·год/10 м²).

Через 28 лет после пожара состав напочвенного покрова становится более разнообразным (*Cladonia uncialis*, *Cladonia arbuscula*, *Polytrichum* sp., *Pleurozium shreberi*, *Dyrcranum polysetum*). В числе видов, на которых был обнаружен молодой подрост, оказались все кустистые лишайники, *Polytrichum* sp., «мертвопокровник без мхов и лишайников». Все эти типы напочвенного покрова примерно в равной степени подходят для подроста, но кустистые лишайники несколько предпочтительнее. Выживаемость в возрасте 2-10 лет – 1.5–3.5 шт·год/10 м².

В дальнейшем (через 55 лет после пожара) появляется дифференциация типов напочвенного покрова по относительной благоприятности для подроста. Напочвенный покров отчетливо подразделяется по частоте приживаемости (F_{ij}) на 2 группы: *Polytrichum* sp., *Cladonia uncialis*, *Cladonia arbuscula* и «напочвенный покров без мхов и лишайников» + *Cladonia rangiferina*. F в первой группе остается высоким – в возрасте 2 - 10 лет – 0.9 – 4.9 шт·год/10 м², а во второй – 0.1 – 0.4. Эта дифференциация остается примерно постоянной дальше по ходу сукцессии: спустя 80 лет после нарушения подрост поселяется и выживает в сообществе гораздо реже, с частотой 0.01–0.18 шт·год/10 м². В этот период возобновление происходит только в куртинках *Cladonia arbuscula*, *Cladonia rangiferina* и «напочвенный покров без мхов и лишайников». Частота приживаемости на *Pleurozium shreberi* крайне низка – 0.01–0.03 шт·год/10 м². На *Dyrcranum polysetum* молодого подроста практически не обнаружено.

В целом, типы напочвенного покрова по частоте приживаемости подроста можно подразделить на 4 группы, расположенные в порядке убывания частоты приживаемости подроста: 1) *Polytrichum* sp. ⇒ 2) напочвенный покров без мохово-лишайниковго яруса (без подстилки), *Cladonia uncialis*, *Cladonia arbuscula* ⇒ 3) «напочвенный покров без

мохово-лишайникового яруса», *Cladonia rangiferina* ⇒ 4) *Pleurozium shreberi*, *Dyrcranum polysetum*.

Появление разницы между 2 и 3 группами в ходе сукцессии можно объяснить следующим образом: через 40-60 лет после пожара происходит накопление лесной подстилки. Формирование подстилки (измеренной вместе с напочвенным покровом) происходит преимущественно около стволов крупных деревьев (толщина – до 10-12 см), что связано с преимущественно пристволовым накоплением опада крупных веток и корки. Хвоя распределяется на поверхности более равномерно, поэтому под периферическими частями крон и за их пределами толщина лесной подстилки примерно одинакова, за исключением повышений и понижений нанорельефа (Рис. 29).

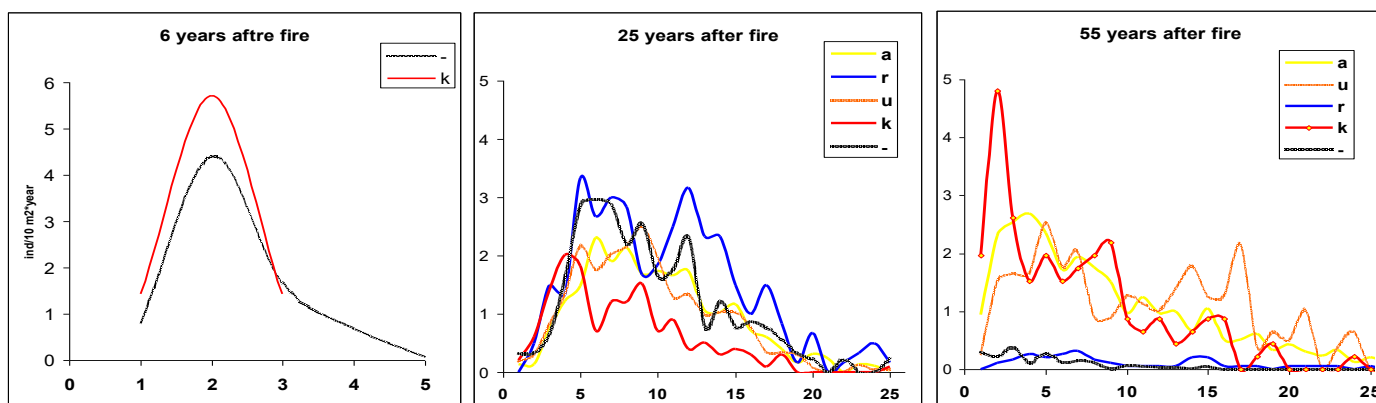


Рис. 31. Выживаемость подроста на разных типах напочвенного покрова. По оси Y – F_{ij} (шт/10 м²*год). По оси X – возраст подроста.

Условные обозначения

| | |
|----------|---------------------------------------|
| A | <i>Cladonia arbuscula</i> |
| R | <i>Cladonia rangiferina</i> |
| U | <i>Cladonia uncialis</i> |
| K | <i>Polytrichum</i> sp. |
| - | Отсутствие мохово-лишайникового яруса |

Как было показано выше (Рис. 23, 24), в восстановленном напочвенном покрове тип покрова “отсутствие мохово-лишайникового яруса” и преобладание *Cladonia rangiferina* чаще приурочены к пространству под кронами деревьев. Поэтому за счет влияния мощной подстилки частота приживаемости на данных типах покрова снижается — подрост приживается реже, т.к. мощная подстилка, видимо, создает препятствия к укоренению.

4.5.3. Влияние ценотической напряженности на локальную плотность подроста

Для сосняков с давностью нарушения 40-55 лет было прослежено изменение плотности подроста в зависимости от локальной ценотической напряженности (для крон деревьев старших поколений) (Рис. 32, 33, табл. 25). Средняя плотность подроста до 20 лет с увеличением ЦН снижается экспоненциально ($\eta^2 = 0.33$). Средняя плотность подроста в возрасте до 30 лет изменяется вдоль градиента влияния полога древостоя следующим образом ($\eta^2 = 0.22$): плавно возрастает до значений ЦН = 200-300°, затем снижается, и к ЦН = 600° становится очень низкой. Начало кривой соответствует молоднякам без взрослого древостоя, ее середина – разновозрастным соснякам с разреженным зрелым древостоем. Таким образом, молодой подрост в наибольшем количестве появляется при низких и средних значениях ЦН. Однако, максимальная кумулятивная плотность подроста (т.е. поселение с учетом выживаемости) при данной давности пожара характерна для зон находящихся под влиянием крон старшего поколения, т.е для участков рядом с краями крон (рис 33).

После пожара интенсивность поселения подроста мало зависит от типа древостоя и его запаса, т.к везде развивается ковер *Polytrichum spp.*, благоприятный для поселения подроста. Разница в выживаемости подроста отмечается через 15-20 лет после прохождения пожара (Рис. 29). Через 26 лет после пожара количество 10-15-летнего подроста в сосняках с низким запасом оказывается примерно в 3 раза выше, чем в сосняках с высоким запасом. Это примерно соответствует времени формирования ковра из *Pleurozium shreberi* с участием *Dyrcranum polysetum*, который развивается раньше под пологом условно-одновозрастных сомкнутых древостоев.

Таблица 21.

Результаты дисперсионного анализа (влияние ЦН на плотность подроста разных возрастных групп). По оси X–ЦН (градусы) по оси Y–плотность подроста на площади 25м². (для давности пожара 55 лет).

| Источник вариации | Плотность подроста | SS | df | F | P | η^2 |
|-------------------|---------------------------|---------|-----|---------|-------|----------|
| ЦН | Общее количество подроста | 11725.9 | 9 | 9.90618 | 0.000 | 0.22 |
| | N 10-20 лет | 11468.1 | 9 | 17.2787 | 0.000 | 0.33 |
| | N 20-30 лет | 1477.74 | 9 | 5.21661 | 0.000 | 0.13 |
| | N 30-40 лет | 183.857 | 9 | 4.01907 | 0.000 | 0.1 |
| | N 40-50 лет | 1362.46 | 9 | 4.66993 | 0.000 | 0.12 |
| Ошибка | Общее количество подроста | 41297.9 | 314 | | | |
| | N 10-20 лет | 23156.2 | 314 | | | |
| | N 20-30 лет | 9883.21 | 314 | | | |
| | N 30-40 лет | 1596.03 | 314 | | | |
| | N 40-50 лет | 10178.9 | 314 | | | |

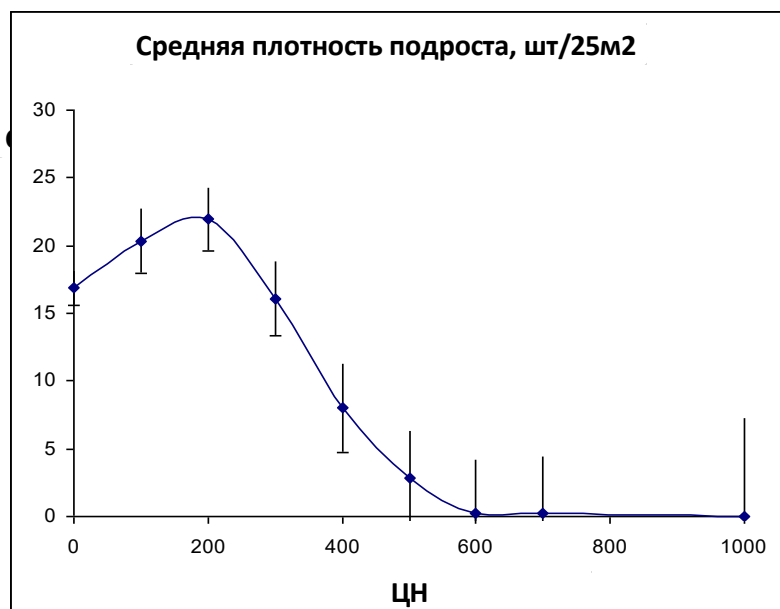


Рис. 32. Средняя плотность подроста шт*25м² при разных значениях ценотической напряженности (ЦН) при давности пожара 55 лет. По оси X – ЦН.

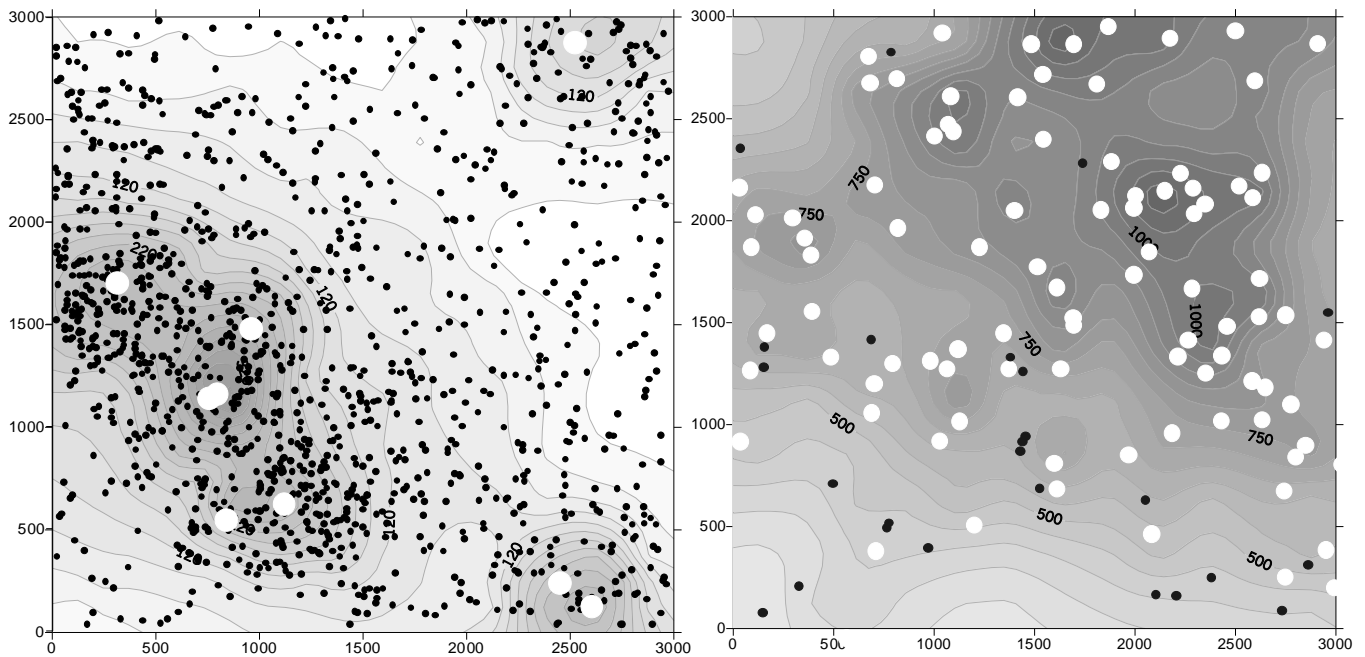


Рис. 33 Пространственное распределение подроста в разновозрастном (слева) и в одновозрастном сосняке с высоким запасом (справа). Заливкой с изолиниями показана ЦН для уровня почвы (суммарная угловая проекция полога), создаваемая старшим поколением древостоя.

4.6. Заключение по разделу

В работе продемонстрировано, что формирование напочвенного покрова происходит под влиянием как фоновых (низовые пожары, характер и давность рубки, определяющей структуру древостоя), так и локальных факторов (затенение, опад и иные факторы влияния древостоя). В разновозрастных сосняках с разреженным верхним ярусом древостоя послепожарные виды (*Polytrichum* sp. трубчатых *Cladonia* sp, *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus* – в обилии до 80%) примерно через 20 лет после пожара замещаются кустистыми лишайниками (*Cladonia uncialis*, а позднее - *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina* с обилием ~50%), а через 40-50 лет начинается поселение и развитие зеленых мхов. В ходе сукцессии, проходящей под пологом сомкнутых условно-одновозрастных древостоев стадии послепожарных видов и кустистых лишайников выражены слабо – на начальных этапах преобладает мертвопокровник, выпадает стадия *Cladonia uncialis*, а уже через 20-30 лет происходит восстановление покрытия зеленых мхов (*Pleurozium shreberi*, *Dicranum polysetum*) (~60%) и *Vaccinium vitis-idaea*. Основную надземную фитомассу восстановленного после пожара напочвенного покрова образуют доминанты – *Pleurozium shreberi*, *Cladonia arbuscula* и *Cladonia rangiferina*. При фиксированных значениях давности пожара значительную долю вариации напочвенного определяют локальные

факторы, наиболее важные из них – компоненты ценотической напряженности, прежде всего ЦН старшего поколения древостоя и опад. С ЦН положительно связаны *Pleurozium shreberi*, *Dyrcranum polysetum*, *Vaccinium vitis-idaea*. Отрицательные нагрузки имеют светолюбивые виды – *Calluna vulgaris*, *Cladonia arbuscula*, *Cladonia stellaris*, а также пионерные виды (*Polytrichum* sp., *Cladonia uncialis*, виды *Cladonia* sp.). С увеличением количества опада возрастают частоты “отсутствие мохово-лишайникового яруса”, *Cladonia rangiferina*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Cladonia stellaris*. Отрицательно реагируют на опад все пионерные виды, а также зеленые мхи.

Показано, что возобновительный процесс в сухих сосняках зависит как от фоновых нарушений, так и от напочвенного покрова. Прохождение низового пожара способствует появлению обильного возобновления, но условия микросайта (состав и строение напочвенного покрова) определяют выживаемость подроста. На ранних стадиях восстановления она зависит от типа древостоя и от его запаса незначительно, так как ковер *Polytrichum* sp. или отсутствие мохово-лишайникового яруса благоприятны для поселения подроста. Существенная разница в выживаемости отмечается через 20-30 лет после пожара - количество 10-15-летнего подроста в разновозрастных сосняках оказывается в 3.5 раза выше, чем в условно-одновозрастных сосняках. Это примерно соответствует времени формирования ковра из *Pleurozium shreberi* с участием *Dyrcranum polysetum*, который развивается намного раньше под пологом условно-одновозрастных сомкнутых древостоев. В дальнейшем выживаемость подроста остается высокой на кустистых *Cladonia* (кроме *C. rangiferina*), ассоциированными с открытыми участками. Таким образом, древостой влияет на размещение и развитие подроста как прямо (поступление опада, затенение пологом и др.) так и опосредованно, способствуя более быстрому формированию покрова зеленых мхов, значительно снижающего выживаемость подроста. Плотность подроста в пространственно гетерогенных разновозрастных сосняках на средних стадиях сукцессии намного выше, поскольку массовое поселение подроста на напочвенном покрове с преобладанием кустистых *Cladonia* sp. возможно в течение более длительного времени после нарушения (свыше 40-50 лет). Можно предположить, что формирование возрастных когорт древостоя сосны (с диапазоном возраста около 40 лет, Зябченко, 1984) во многом обусловлено периодом восстановления зеленомошного покрова.

Глава 5. Основные факторы формирования структуры сообщества лишайниково-зеленомошных сосняков

Исследования, проведенные на серии пробных площадей в лишайниково-зеленомошных сосняках запада средней тайги Европейской части России (Карельский лесной район) позволили установить основные особенности динамики, структурной организации и выявить основные факторы функционирования данных сообществ (Рис. 34).

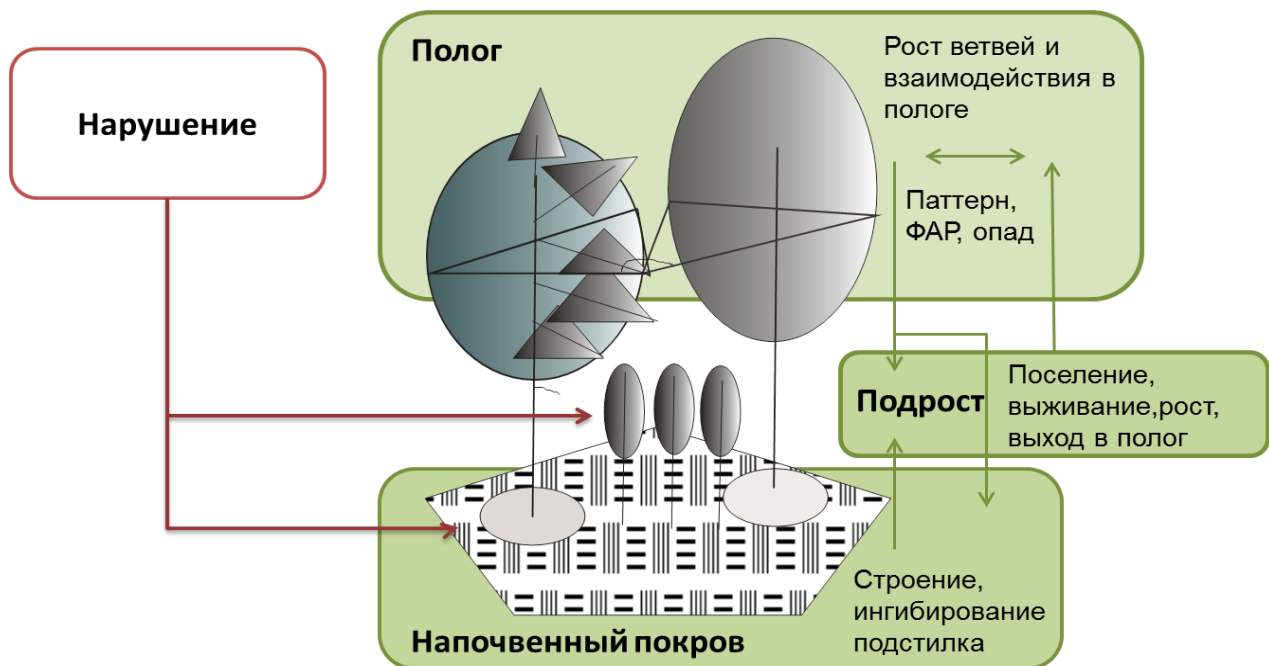


Рис. 34. Схема основных взаимодействий в сообществе лишайниково-зеленомошных сосняков.

Как было показано ранее (Zacrisson 1977; Санников, Санникова, 1985; Gromtsev, 1996, 2002 и др.) формирование лишайниково-зеленомошных сосняков на бедных песчаных почвах происходит под воздействием фоновых нарушений (пожары, рубки). Сухие сосняки являются самовосстанавливающимися экологическими системами и после нарушений возобновляются без смены древесных пород (Кучеров, Загидуллина, 2001). Тем не менее, фоновые воздействия - низовые пожары и сплошные рубки накладывают существенный отпечаток на крупномасштабную мозаику сосновых лесов, уничтожая подрост и тонкомерный древостой и инициируя вспышки возобновления и сукцессии в напочвенном покрове. При этом на локальном уровне в ходе сукцессии внутри и между ярусами сообщества происходят взаимодействия, преобразующие продукционную и пространственную структуру сообщества.

5.1. Древостой.

Древесный ярус во многом формируют условия для развития остальных компонентов сообщества. Геометрия полога древостоя и подроста определяет процессы, протекающие в насаждении – рост и отпад, преобразуя его пространственную и продукционную структуру. Важными показателями текущего состояния как отдельных деревьев, так и древостоев, являются их продукционные показатели и пространственное размещение компонентов фитомассы. Мы выявили, что состояние деревьев сосны обыкновенной, помимо особенностей индивидуального развития, во многом определяется затенением, которое может быть определено для любой точки пространства через ценотическую напряженность, формируемую окружающим пологом. Оценка ценотической напряженности (ЦН), предложенная нами, может быть дана путем оценки углового размера проекции полога (Zagidullina, 2001).

Наиболее сильные корреляционные связи с ЦН, рассчитанной относительно верхушки кроны, были установлены для признаков, характеризующихся высокой информативностью и сильными корреляционными связями с продукционными параметрами дерева – корня кубического из объема кроны (ККО), диаметром ствола, средней скорости роста по диаметру (AGR(D)) и размеров подроста. Для данных признаков были построены регрессионные модели, включающие в качестве предикторов возраст особи и ЦН. Длина отдельных веток кроны также в значительной мере связана как с высотой ветки и диаметром дерева, так и с ЦН – включающей затенение ветки окружающим пологом и собственной кроной. Для оценки длин радиусов кроны были построены обобщенные линейные модели со смешанными эффектами (GLMM). Таким образом, данный показатель позволил решить одну из основных задач, возникающих при описании процессов в фитоценозе – оценить связи роста и размера особей с непрерывными пространственными переменными, задающими внешние для растения изменения абиотической среды.

При исследовании зависимостей и моделей, их описывающих, было показано, что эти связи имеют неэкспоненциальную форму, таким образом, на фоне увеличения напряженности ценотической обстановки исходит снижение прироста и активизация процессов отмирания в кроне и пологе. Кроны участвуют в конкуренции за свет и реагируют на это, развиваясь асимметрично (Rouvinen, Kuuluvainen, 1996) за счет смещения баланса прироста и отпада в затененных и освещенных частях кроны.

Проведенное нами исследование продукционной структуры древостоя разного возраста и структуры (УО, УР) при разной его плотности включал анализ разных компонентов надземной фитомассы, заполненность профиля сообщества пологом и фитомассой крон. При увеличении плотности древостоев для одного класса возраста относительный запас стволов монотонно увеличивается, но суммарные параметры полога и ФМ крон изменяются иначе: для древостоев старше 50 лет может быть выявлена плотность, при которой данные показатели выходят на плато. Стабилизация суммарного объема крон и их фитомасса в более плотных древостоях обусловлена смыканием крон, что сопровождается увеличением затенения в пологе и последующим отпадом фитомассы в нижних его слоях, при этом диапазон максимальной заполненности ФМ смещается к верхней границе полога древостоя. В ОР разреженных древостоях сосна формирует обширные кроны и подчиненные ярусы, а фитомасса более широко распределена по высотному профилю сообщества. В сомкнутых условно-одновозрастных спелых древостоях основная часть фитомассы сосредоточена в стволовой древесине (70%) а активная фитомасса распределена в относительно тонком верхнем слое сообщества.

При анализе пространственного размещения деревьев и подроста нами было показано, что с увеличением возраста древостоя пространственное точечное распределение деревьев сосны в пределах поколения смещается от группового (в 20-40 лет) к случайному, а в локальном диапазоне расстояний - к равномерному (в сомкнутых древостоях старше 100 лет). Это соответствует данным Kenkel (1986), который указывает, что в формировании древостоев большую роль играет конкуренция, ведущая к изменению распределения особей в старовозрастных древостоях. В молодых насаждениях распределение как стволов, так и центров масс крон носит кластерный или случайный характер. В старых древостоях расположение центров крон отличается от распределения стволов на локальном уровне в сторону большей равномерности из-за перераспределения ассимилирующего аппарата в пространстве. Сдвиг в сторону разреженности зависит от плотности древостоя и средней асимметрии кроны (Vacciano et al. 2011). В расположении стволов это отражается по мере роста древостоя - уменьшение фитомассы затененных крон, приводит, в конечном итоге, к отпаду угнетенных деревьев, поскольку деревья с маленькими, узкими и/или чрезмерно асимметричными кронами отмирают с большей вероятностью (Young & Perkocha, 1994).

На основе выборки модельных деревьев и подроста нами был выполнен анализ их морфометрических и продукционных показателей, который позволил нам построить

аллометрические модели, предназначенные для оценки первичной продукции крон с предикторами размер кроны или диаметр ствола. Эти модели позволяют, в частности, оценить общую массу кроны, годичный прирост и опад хвои, а также мелких веток сосны, что позволяет перейти от геометрии древственного яруса к оценке его продукционной структуры.

5.2. Напочвенный покров.

Нами было показано, что послепожарная сукцессия напочвенного покрова идет по-разному под пологом условно-одновозрастных сомкнутых и относительно разновозрастных сосняков. Были выявлены факторы, определяющие основную долю вариации обилия доминантов напочвенного покрова и возобновления в ходе сукцессии, а также были выдвинуты предположения о вероятных механизмах, действующих на локальном уровне. Восстановление напочвенного покрова происходит по-разному в сообществах с разным характером древостоя. В разновозрастных сосняках и под пологом разреженных древостоев хорошо выражены стадии послепожарных видов: *Polytrichum sp.*, *Cladonia sp.*, *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus*, *Calluna vulgaris*, которые впоследствии замещаются кустистыми лишайниками: сначала *Cladonia uncialis*, а позднее - *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina* и *C. stellaris*. Впоследствии начинается поселение и развитие зеленых мхов, увеличивается частота доминирования брусники. Траектория сукцессий в одновозрастных сосняках и под пологом условно-одновозрастных сомкнутых древостоев существенно отличается от приведенной выше – на начальных этапах преобладает мертвопокровник, выпадает стадия *Cladonia uncialis*, а уже через 20-30 лет происходит восстановление сплошного ковра из зеленых мхов с участием брусники. Как правило, в одновозрастных сосняках сохраняется некоторый запас невыгоревших латок *Dicranum polysetum* и *Pleurozium schreberi*, которые служат источником разрастания зеленых мхов в ходе сукцессии. Подземные корневища позволяют бруснике восстанавливать покрытие уже на следующий год после пожара.

В нашей работе дана оценка продукционных характеристик и содержания биогенных элементов (С,N,P,K) для основных- доминантов напочвенного покрова. При восстановительной сукцессии на уровне выдела происходит замещение быстрорастущих (и быстро отмирающих) раннесукцессионных видов рода *Polytrichum* кустистыми лишайниками, растущими медленнее, а в дальнейшем - зелеными мхами (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum sp.*), которые способны к формированию более плотных, по сравнению с *Polytrichum* и лишайниками, куртин, а также накапливают в фитомассе более высокую

долю биогенных элементов. Отмершая часть зеленых мхов и некоторых кустистых лишайников (в особенности – *Pleurozium shreberi* и в меньшей степени - *Cladonia rangiferina*) содержит большое количество физиологически активных компонентов, ингибирующих развитие деструкторов, вследствие чего процессы разложения их отмершей части замедляются (Токарева, Прокушкин, 2012). В этой связи зеленые мхи являются, с одной стороны, важным источником элементов минерального питания, с другой – одним из источников формирования подстилки: наиболее мощная подстилка формируется под пологом сомкнутых УО древостоев с преобладанием *Pleurozium shreberi* (до 8 см толщиной).

В литературе есть данные, что соотношение в напочвенном покрове зеленых мхов и кустистых лишайников в значительной мере зависят от факторов, определяемых древостоем (Ипатов, Тархова, 1983; Ипатов, Кирикова, 1981; Ястребов, 1996, Орешкин, 1998). Мы оценили влияние комплекса факторов на обилие видов напочвенного покрова на локальном уровне при фиксированном времени с начала постпирогенной сукцессии и выявили, что характер напочвенного покрова в большой мере зависит от влияния древостоя разных поколений (преимущественно старшего). Текущее влияние древостоя на различные компоненты сообщества может быть оценено через ЦН. Высокие значения ценотической напряженности, создаваемой старшим поколением древостоя, способствуют развитию так называемых теневыносливых видов (зеленых мхов и брусники). Сходные данные есть в литературе (Ипатов, Кирикова, 1981; Ипатов, Кирикова, 1984; Ипатов и др., 1995; Самойлов, Ипатов, 1995).

В нашей работе были впервые даны количественные оценки значимости основных факторов, влияющих на напочвенный покров и получены распределения для обилия видов на градиентах факторов. Было показано, что послепожарные виды (трубчатые *Cladonia* sp., *Cladonia uncialis*, *Polytrichum* sp.), а также светолюбивые виды (*Cladonia arbuscula*, *C. stellaris*, *Calluna vulgaris*) предпочитают открытые участки с низкой ценотической напряженностью старшего поколения древостоя и отличаются высоким обилием как в молодняках, так и в окнах в старовозрастном сосняке. Второй компонент ценотической напряженности - древесный опад - создает своего рода микронарушения, на которых формируется мертвопокровник (при большом количестве), а также поселяется *Cladonia rangiferina* (при среднем количестве опада). Зеленые мхи и светолюбивые виды отрицательно реагируют на опад, тогда как *C. rangiferina* предпочитает подкروновые пространства, где она предположительно избегает конкуренции со стороны других видов

за счет толерантности к средним количествам опада. На пристволовых участках крупных деревьев обычно накапливается слишком большой объем опада веток и коры и напочвенный покров там не формируется.

5.3. Возобновление.

Нами показано, что возобновительный процесс происходит под действием целого комплекса факторов. Его интенсивность существенно различается в сообществах с разным запасом древостоя и возрастной структурой. В разновозрастных разреженных сообществах с относительно низким запасом численность подроста намного выше, чем в условно-одновозрастных с более высоким запасом. Эта разница отчетливо проявляется через 20-50 лет после нарушения, тогда как на ранних этапах восстановления различия в количестве подроста не столь значительны. Различие хода возобновления, прежде всего, обусловлено разницей в возможности поселения проростков. Напочвенный покров в комплексе с подстилкой оказывает на этот процесс решающее влияние. Поскольку напочвенный покров изменяется в ходе восстановительной сукцессии, то изменяются и условия поселения. Нами показано, что для приживаемости подроста оптимален напочвенный покров начальных стадий зарастания или микронарушений из *Polytrichum* sp. В литературе также есть данные о том, что покров из политриховых мхов позитивно связан с проростками хвойных пород, поскольку обеспечивает наиболее благоприятные микроусловия (в т.ч. влажность) для их приживаемости (Parker et al. 1997). Мы также связываем это с тем, что *Polytrichum* sp. по свойствам роста является видом с R-стратегией, как быстро растущим, так и быстро отмирающим (и при этом продуцирующим дополнительное минеральное питание для подроста), не создающим подстилки, препятствующей укоренению. Мы выяснили, что трубчатые кладонии, *Cladonia uncialis* (соотношение отпада и прироста у которых относительно общей фитомассы сходно с *Polytrichum spp.*), “мертвопокровник” и *Cladonia arbuscula* также достаточно благоприятны для поселения подроста. В. Ипатов, Т. Голубицкая (1987) также отмечали, что кустистые лишайники способствуют поселению возобновления сосны. Мы показали, что в разновозрастных сосняках доминирование вышеуказанных типов напочвенного покрова продолжается в течение продолжительного (более 40 лет) времени после нарушения, что способствует длительному поселению проростков, и, как результат - формированию обильного подроста, тогда как в одновозрастных сомкнутых сосняках стадия кустистых лишайников практически выпадает, поскольку быстро восстанавливаются зеленые мхи, препятствующие восстановлению подроста.

Отрицательная роль зеленомошного покрова для приживаемости проростков подтверждается и данными других авторов (Ипатов, Голубицкая, 1987; Chapin et al., 1987; Zackrisson et al., 1997). Таким образом, в одновозрастных сосняках активный возобновительный процесс может продолжаться только до тех пор, пока не сформируется сплошной зеленомошный покров, который также способствует формированию толстой подстилки.

Прохождение низового пожара в сосняках, как правило, инициирует вспышку возобновления – в течение нескольких первых лет формируется многочисленный подрост, что было отмечено многими авторами (Санников, Санникова, 1985 и др.). Нами было установлено, что спустя 20 - 30 лет после пожара в зрелых одновозрастных древостоях поселение новых особей подроста прекращается, а его численность в старших возрастных классах значительно снижается, тогда как в разновозрастных лишайниково-зеленомошных сосняках появление подроста продолжается в течение более длительного времени после нарушения. Это связано с тем, что, несмотря на многочисленные адаптации вида к пожарам, возобновление сосны не полностью зависит от крупных нарушений, о чем также упоминается в литературе. Например, сосна способна неограниченно долго самоподдерживаться на верховых торфяниках, на дюнах и др. (Ohlson et al. 2001; Brumelis et al. 2005), поскольку в таких биотопах постоянно возникают микросайты, подходящие для укоренения проростков. Проростки сосны могут укореняться на открытых участках минерализованного грунта, появляющихся на микронарушениях (Kuuluvainen and Juntunen, 1998, Kuuluvainen and Rouvinen, 2000, Lampainen et al., 2004). Значительная доля особей появляется спустя длительное время после пожара (Steijlen & Zackrisson, 1986; Swanson and Franklin, 1992; Zackrisson et al., 1995; Kuuluvainen et al., 1998). Согласно нашим результатам, возможность возобновления при отсутствии крупных нарушений и, как следствие, сложность мозаики естественных сообществ могут быть обусловлены микронарушениями различной природы, в том числе, возникающими под воздействием древесного опада (Zagidullina, Tikhodeeva. 2006).

В сосняках Северной Фенноскандии, под пологом разреженного древостоя в условиях длительного оборота пожаров – более 350 лет (Валлениус и др. 2009) также широко распространено непирогенное возобновление. В таких сухих и олиготрофных условиях никогда не формируется сомкнутый древостой, что позволяет непрерывно появляться новому подросту сосны. Формируется пул угнетенных особей, которые могут выживать под пологом в течение нескольких десятилетий (что удивительно долго для

столь светолюбивого вида), выходя в полог уже после гибели деревьев старшего поколения (Steijlen and Zackrisson 1987, Kuuluvainen et al. 1993, Engelmark et al. 1998). Нами показано, что сходные условия формируются и в среднетажежной подзоне в разновозрастных сосняках, произрастающих на бедных песчаных почвах. Разреженность и олиготрофность таких сообществ обуславливает небольшую мощность подстилки и возможность формирования благоприятных для подроста микросайтов с преобладанием кустистых лишайников даже несколько десятилетий спустя после пожара. Поэтому старовозрастные разреженные сосняки, в том числе длительное время не подвергавшиеся воздействию низовых пожаров, могут непрерывно самовосстанавливаться, в связи с чем в них формируется многоуровневый полог и сложная возрастная и пространственная структура.

Согласно литературным данным, пространственное распределение подроста в сухих сосняках слабо зависит от размещения “окон” в пологе древостоя (Pukkala et al., 1993; Kuuluvainen et al., 1993; Kuuluvainen, 1994) и связывается авторами с периодическим формированием участков минерализованного грунта на микронарушениях (Kuuluvainen and Juntunen, 1998; Kuuluvainen and Rouvinen, 2000; Lampainen et al. 2004) и локальными свойствами напочвенного покрова (Steijlen, Nilsson, Zackrisson, 1995). Многие авторы ранее высказывали предположение, что взаимодействия в нижних ярусах играют существенную роль в возобновлении и развитии древостоя (Kuuluvainen and Yllasjarvi, 2011), и что ярусы напочвенного покрова определяют приживаемость и рост подроста (Steijlen, Nilsson & Zackrisson, 1995). Как уже указывалось, прорастание, выживание и развитие проростков ингибируется зелеными мхами (в т.ч., *Pleurozium shreberi*) за счет развития плотного ковра (Chapin et al. 1987; Ипатов, Голубицкая 1987; Трофимец Ипатов 1990; Steijlen, Nilsson & Zackrisson 1995). Отмечалось негативное влияние мохового и лишайникового покрова на возобновление сосны и увеличение числа всходов на участках, где он уничтожен либо образован видами *Polytrichum* и бокальчатых *Cladonia* (Кошечев, 1950; Бузыкин, 1965; Зворыкина, 1969; Санников, 1984; Ипатов, Голубицкая, 1987; Толпышева, Малышева, 1988). Однако данных о том, каким именно образом напочвенный покров влияет на приживаемость подроста, структуру древостоя и ход сукцессии, было недостаточно (DeSteven, 1991). Нами получены количественные характеристики, отражающие вероятность выживания подроста на разных типах напочвенного покрова при разной давности пожара. Показано, что зеленые мхи практически полностью препятствуют этому процессу за счет формирования плотной куртины и подстилки, а

также, видимо, за счет иммобилизации значительной доли минерального питания, поступающей с осадками и опадом., тогда как выживаемость подроста на кустистых лишайниках может быть сопоставима с *Polytrichum* sp., но постепенно снижается в ходе сукцессии за счет увеличения мощности подстилки.

Нами были впервые исследованы пространственные распределения подроста и древостоя в лишайниково-зеленомошных сосняках данного региона и проанализированы факторы, влияющие на эти распределения. Пространственное строение возобновления, формирующееся на месте сплошных вырубок, имеет случайный или групповой характер, что связано с неоднородностью субстрата. В зрелых и старых разновозрастных древостоях возобновление малочисленно, и его распределение носит случайный характер. Численность подроста под пологом таких древостоев низка, а его группы формируются в «окнах» полога, что подтверждается отрицательной связью пространственных распределений древостоя и подроста. Появление подроста в таких сообществах возможно в «окнах», на лишайниках *Cladonia* sp., предпочитающих открытые участки с низкой ценотической напряженностью. В разновозрастных сосняках и под пологом древостоев с низким запасом возобновление наиболее многочисленно, оно характеризуется высокой пространственной гетерогенностью и характеризуется сильной позитивной связью с расположением древостоя старшего поколения. При анализе возможных механизмов формирования скоплений возобновления было выдвинуто предположение о возможном совместном действии нескольких факторов.

1. Под крупными деревьями постоянно пополняется запас семян, что создает возможность для появления новых особей.
2. Под пологом деревьев под влиянием опада формируется особый напочвенный покров с доминированием *Cladonia rangiferina* и мертвопокровника. На нем поселение подроста более вероятно, что может быть важным а поздних стадиях сукцессии, когда в напочвенном покрове преобладают зеленые мхи.
3. Выгорание под кронами подстилки, состоящей из хвои и веток, а также и напочвенного покрова, в котором преобладают лишайники, видимо, происходит полнее, чем выгорание зеленых мхов (как правило, при пожаре в сомкнутом сосняке остаются интактными отдельные куртинки).
4. Разреженный древостой, возможно, способствует лучшему выживанию возобновления, т.к. стабилизирует микроклиматические условия под пологом (Vanha-

Maajamaa et al., 1996) и значительно снижает вероятность заселения майского хруща по сравнению с открытыми участками (Лесная энтомология, 2006).

5.4. Заключение по разделу.

Выполненные исследования позволили установить основные особенности динамики, пространственной и продукционной структуры лишайниково-зеленомошных сосняков средней тайги Карельского лесного района на разных уровнях их организации. Установлены особенности развития сообщества в ходе послепожарной сукцессии и получены количественные оценки значимости факторов, влияющих на возобновительный процесс и послепожарную сукцессию в напочвенном покрове. Выявлены и количественно охарактеризованы особенности этих процессов при разной возрастной и пространственной структуре древостоя для района исследований. С помощью концепции ценотической напряженности построены модели, позволяющие перейти от геометрии сообщества к трансформации экологических факторов, а через нее – к продукционной структуре полога и подроста. Предложены новые подходы для характеристики первичной продукции лесного сообщества, направленные на оценку активной части фитомассы (олиственные побеги и живой напочвенный покров), ее прироста и отпада. С помощью разработанных нами методик получены новые для района сведения о структуре и динамике первичной продукции сосняков в широком возрастном диапазоне и с разной возрастной структурой древостоя.

Основные направления дальнейших исследований

Для таежных лесов России существующие оценки первичной продукции различаются в несколько раз (Schaphoff et al. 2016), что, в том числе, связано с недостоверностью данных лесного реестра. Неполнота сведений о фитомассе, а также крайняя фрагментарность данных о напочвенном покрове, лесном детрите и почвах на разных стадиях сукцессий (особенно в первичных лесах) может в несколько раз занижить оценки бюджета углерода (Shepashenko et al., 2021). Для улучшения качества таких оценок и моделей необходим существенно больший объем данных о компонентах лесных экосистем для разных стадий сукцессии и лесорастительных условий.

Пирогенная эмиссия парниковых газов бореальной зоны Северной Евразии составляет значительную часть общепланетарной (Швиденко и др., 2011), а пожары и другие крупные нарушения влияют на пространственно-временные особенности накопления и отпада биомассы. Таким образом, режимы естественных нарушений имеют

ключевое значение как для прогнозирования динамики лесных сообществ, так и пулов и потоков углерода, в связи с чем необходимы оценки этих режимов – как актуальных, так и ожидаемых в связи со сменой климатических условий, а также исследование влияния нарушений с разными параметрами на продукционную и пространственную структуру сообществ и лесных ландшафтов.

Данные о пространственной структуре лесных экосистем создают основу для моделирования их динамики на локальном уровне. Такие модели могут быть востребованы как для определения экономически эффективных систем рубок ухода, так и для планирования мароприятий, нацеленных на формирование насаждений с иными целевыми характеристиками (защитных и др.) (Концепция интенсивного использования и воспроизводства лесов, 2015). Наземное получение обширных и детальных (на уровне отдельного дерева) данных о геометрии сообществ, необходимых для построения таких моделей - трудоемкий процесс. В этой связи существует потребность в новых технологиях измерения геометрии сообществ на основе дистанционных методов (Packalen et al., 2020; Pomeroy et al. 2021).

Практические рекомендации

Полученные результаты создают основу для разработки методик устойчивого экологически ориентированного лесопользования в светлохвойных лесах района, охраны ценных лесов и восстановления нарушенных лесных биогеоценозов, а также оптимизации лесовосстановления. Для развития многоцелевого лесопользования важен учет не только рыночной стоимости древесины, но и оценка экосистемных сервисов, создаваемых лесом, в том числе, бюджета углерода. Доля активной фитомассы, содержащей основную часть биогенных элементов, в разновозрастных сосняках существенно выше по сравнению с условно-однообразными древостоями, на формирование которых нацелена система рубок ухода. Под пологом пространственно гетерогенных разновозрастных древостоев формируются оптимальные условия для возобновления. Поскольку в сомкнутых условно-однообразных сосняках возобновление затруднено, в таких лесах можно рекомендовать проведение несплошных рубок, что позволит создать пространственно неоднородный древостой и более разнообразный напочвенный покров с участием кустистых лишайников, а в результате – улучшить условия для естественного лесовосстановления. Проведение сплошных рубок в таких лесах не рекомендуется, поскольку на открытых участках высока вероятность заселения майским хрущом и как следствие - формирование пустошей.

Ландшафтно-экологическое планирование лесопользования подразумевает создание оптимальной породно-возрастной и пространственной структуры лесного ландшафта. В целях сохранения биоразнообразия и углеродного цикла различные классы возраста должны быть представлены в таком соотношении и пространственной конфигурации, чтобы в определенной мере имитировать последствия естественных нарушений.

Старовозрастные разреженные сосняки представляют собой ценное местообитание для редких и уязвимых видов, в частности, это наилучший сезонный кормовой биотоп лесного северного оленя, внесенного в Красную книгу РФ (2020) (Загидуллина, Мамонтов, в печати). Они занимают очень небольшую площадь в лесном фонде и должны в максимальной мере сохраняться в ландшафте. Широкий спектр микроместообитаний, представленный в старовозрастных неоднородных сосняках, обеспечивает более высокий уровень биологического разнообразия.

Выводы

1. В среднетаёжных лишайниково-зеленомошных сосняках пространственное расположение деревьев в молодом (до 50 лет) древостое носит кластерный характер. С возрастом в диапазоне расстояний до 5 м распределение стволов сменяется разреженным, а расположение центров масс крон смещается относительно координат стволов в сторону большей равномерности.
2. Во всех сообществах расположение подроста кластерное: в разновозрастных сосняках подрост концентрируется возле деревьев старшего поколения, а в условно-одновозрастных сосняках – в «окнах» полога.
3. Полог древостоя формируется в ходе дифференцированного прироста и отпада крон под влиянием затенения. Зависимости размеров подроста и крон от затенения, выраженного через показатель ценотической напряженности, носят неэкспоненциальный вид и описаны с помощью линейных моделей.
4. Общая надземная масса крон (воздушно-сухая) лишайниково-зеленомошных сосняков находится в диапазоне $11-70 \text{ т*га}^{-1}$, из них масса хвои составляет $1-5.4 \text{ т*га}^{-1}$, в том числе хвои подроста - до 1 т*га^{-1} . Нетто-продукция хвои составляет $100-400 \text{ кг*год}^{-1}\text{*га}^{-1}$. Максимальная фитомасса крон (ветки, хвоя) характерна для спелых условно-одновозрастных и перестойных разновозрастных древостоев.

5. По мере роста условно-одновозрастных сосняков диапазон распределения фитомассы крон смещается в верхние слои профиля древостоя (к 80-120 годам на высоту до 17-24 м), а доля стволовой древесины в общей фитомассе древостоя достигает 70 %. В разновозрастных сосняках старше 80 лет доля фитомассы крон остается высокой (50%), широко распределяясь по высоте леса.
6. Фитомасса живого напочвенного покрова колеблется в пределах 7–12 т*га⁻¹ (без учета только что выгоревших участков) и основную долю в ней составляет мохово-лишайниковый ярус (около 90%) – его запасы сопоставимы с массой крон древостоя.
7. Формирование напочвенного покрова в значительной мере ($\eta^2 \sim 0.4-0.8$) зависит от воздействия фоновых нарушений (низовые пожары) и влияния древостоя (затенение, опад). При низкой ценотической напряженности в напочвенном покрове через 55 лет после пожара преобладает *Cladonia arbuscula*, при увеличении затенения растет обилие зеленых мхов. В связи с толерантностью *Cladonia rangiferina* к древесному опад у ее обилие под кронами сосны возрастает.
8. Строение напочвенного покрова определяет выживаемость и локальную плотность подроста: максимальная (4-6 шт/10 м²*год) - на покрове из *Polytrichum* sp. и обгоревшем субстрате и кустистых *Cladonia*. (кроме *C. rangiferina*), минимальная – на *Pleurozium shreberi*. Накопление подстилки в ходе сукцессии снижает выживаемость подроста в десятки раз.
9. В разновозрастных сосняках послепожарные виды (*Polytrichum* sp., бокальчатые *Cladonia* sp. и др.) через 20 - 30 лет после пожара замещаются кустистыми *Cladonia*, а покров из зеленых мхов (*Pleurozium shreberi*, *Dicranum polysetum*) формируется лишь спустя 40-60 лет. В условно-одновозрастных древостоях стадии послепожарных видов и кустистых лишайников выражены слабо, а полное восстановление покрытия зеленых мхов и *Vaccinium vitis-idaea* происходит уже через 20-30 лет после пожара.
10. Низовой пожар уничтожает существующий подрост, но при этом инициирует вспышку возобновления. Продолжительное возобновление возможно в разреженных разновозрастных сосняках с преобладанием *Cladonia* sp., где через 20-30 лет после пожара плотность подроста составляет до 24 тыс. шт*га⁻¹, тогда как

в сомкнутых древостоях при такой же давности нарушения по мере восстановления покрова зеленых мхов и накоплении подстилки возобновительный процесс затормаживается (плотность подроста - около 7 тыс. шт.*га⁻¹).

Список литературы

1. Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с.
2. Антонова И.С., Фатьянова Е.В., Зайцева Ю.В., Гниловская А.А. 2012. Мультимасштабность побеговых систем некоторых деревьев умеренной зоны (разнообразие, классификация, терминология) // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров. С. 390-402.
3. Артемов В.А. Морфогенез побегов Pinaseae (вступление микрофенологию). Сыктывкар, 1976. 57 с.
4. Архипов Е.В. 2014, Динамика накопления лесных горючих материалов в сосновых лесах Казахского мелкосопочника. Вестник Алтайского государственного аграрного университета - № 9 (119), 2014 с. 64-67.
5. Архипов, Е. В. Динамика накопления лесных горючих материалов в сосновых лесах Казахского мелкосопочника / Е. В. Архипов // Вестник Алтайского государственного университета. - 2014. – № 9. - С. 64-68.
6. Аткин А.С., Аткина Л.И. Структура и динамика органической массы в лесных сообществах. УГЛТА. Екатеринбург, 1999. 107 с.
7. Аткин А.С. Структура и изменчивость органической массы в лесных сообществах. 1989. С. 36–47
8. Аткин А.С., Стаканов В.Д. 1993 Способ определения массы годичного опада в сосняках. Патент СССР 3с
9. Аткин, А. С. Поступление опада в сухих сосняках Казахского мелкосопочника / А. С. Аткин // Лесоведение. – 1975. С. 63-65.
10. Бахмет О.Н. Путеводитель почвенной экскурсии. Почвы экологического ряда сосняков среднетаежной подзоны (государственный природный заповедник «Кивач») / ФАНО, Институт леса КарНЦ РАН, Отделение биологических наук РАН, РФФИ. — Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2017. — 36 с.
11. Березовская, Ф.С. Моделирование динамики древостоев: эколого-физиологический подход / Березовская Ф. С., Карев Г. П., Швиденко А. З.; Всесоюз. н.-и. информ. центр по лесн. ресурсам. - М. : ВНИИЦлесресурс, 1991. – 83 с
12. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.;
13. Боев В.В., Боев В. Е. 2017. Соотношение хвойной и листовой составляющих и величина листового опада смешанных хвойно-лиственных лесов подзоны подтайги. Вестник Омского государственного аграрного университета, №1 (25) 2017.
14. Валендик Э.Н., П.М. Матвеев, М.А. Сафронов. Крупные лесные пожары / - Москва : Наука, 1979. - 198 с.

15. Валлениус Т., Куулувайнен Т. и др., 2009 // ред. Нешатаев В. Н., Эса, Кауханен Х. и др. (ред) 2009 Хвойные леса северных широт – от исследования к экологически ответственному лесному хозяйству, Jyväskylä 2009 172 с.
16. Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах: сборник статей / Под ред. С.Э. Вомперского и А.И. Уткина. - М.: Наука, 1986. - 262 с.
17. Верховланцева Л.А. Лесная подстилка сосняков лишайниковых и ее значение в возобновлении леса.-Труды Коми филиала АН СССР, 1963, №12.
18. Гавриков В.Л. 2016 Моделирование роста деревьев и древостоев в контексте углеродного цикла Дисс. д.б.н. Красноярск.2016. 498 с.
19. Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А., Самойлов Ю. И., Трофимец В. И. 1995. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. I. Фитоценологический анализ видового состава // Бот. журн. Т. 80. № 9. С. 61-75.
20. Годзишевский, Э. А. Русский лес на мировом рынке Москва Изд-во В.С.Н.Х. 1924
21. Гончар М.Т Лесные фитоценозы: повышение продуктивности и охрана. Львов, 1983. 165с.
22. Горшков В.В., Баккал И.Ю., Ставрова Н.И. 2002. Восстановление нижних ярусов сосновых лесов после пожаров. Бот. ж., т. 80, N 5, 1995. С.35-46. Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю. 2005. Динамика восстановления лесной подстилки в бореальных сосновых лесах после пожаров. Лесоведение. 2005. 3: 37–45.
23. Горшков В.В., Ставрова Н.И. Динамика возобновления сосны обыкновенной при восстановлении бореальных сосновых лесов после пожаров. Ботанический журнал. 2002. 87(2): 62–77.
24. Горшков, В. В., & Баккал, И. Ю. (2012). Особенности послепожарной восстановительной динамики сообществ с доминированием лишайников. Известия Самарского научного центра Российской академии наук, 14 (1-5), 1223-1227.
25. Горышина Т. К.. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Ленинград : Изд-во Ленингр. ун-та, 1989. - 204 с.
26. Грабарник П.Я. Моделирование пространственной структуры древостоев. //Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах/ (А.С. Комаров, О.Г. Чертов и др./отв.ред. В.Н.Кудеяров). М. Наука. 2007.
27. Громцев А. Н. Ландшафтные закономерности структуры и динамики среднетаежных сосновых лесов Карелии. Петрозаводск, 1993. 160 с.
28. Громцев А.Н.. Экосистемы ландшафтов запада средней тайги (структура, динамика). 2008.
29. Гульбе Я. И., Т. А. Гульбе, Л. С. Ермолова, А. Я. Гульбе. 2009. Возрастная динамика продукционного процесса в березовом древостое / // Продукционный процесс и структура лесных биогеоценозов: теория и эксперимент (Памяти А. И. Уткина). - м.: кмк, 2009. - с. 49-67.

30. Джонгман Р.Г.Г. и др.; Пер. с англ. под ред. Гельфана А.Н. и др. - Москва : РАН, 1999. - 306 с.
31. Дылис Н.В. Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосковья /Н. В. Дылис, Л. М. Носова. - 1977
32. Дымов, ЮА Дубровский, ДН Габов 2014 Пирогенные изменения подзолов иллювиально-железистых (средняя тайга, республика Коми) Почвоведение, с. 140-144
33. Загидуллина А., Дробышев И. Сохранение и имитация естественного динамического разнообразия лесного покрова: обзор концепций и методических подходов // Устойчивое лесопользование. 2017. Т. 50. № 2. С. 22-31.
34. Загидуллина А.Т. Мамонтов В. Н. Природоохранное зонирование лесных ландшафтов и рекомендации по адаптивному лесопользованию в районах распространения лесного северного оленя на севере Европейской территории России. // Устойчивое лесопользование (в печати).
35. Загидуллина А.Т., Тиходеева М.Ю. 1999. Пространственная организация ценопопуляций *Pinus sylvestris* L. // Жизнь популяций в гетерогенной. среде: мат. Государственного всерос. популяц. семинара. - Йошкар-Ола, 1999. - с. 187-188.
36. Загидуллина А.Т., Тиходеева М.Ю. Анализ строения крон при описании лесных фитоценозов // Вестник СПбГУ. 2001. Сер.3, Биология. Вып. 2.(№ 11). С. 79-82.
37. Загидуллина, А.Т. 1999 Ценотическая напряженность и ее оценка в растительных сообществах (на примере древостоя лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии) // Ботанический журнал.- 1999. - №5.- с. 106-118.
38. Загидуллина, А.Т. М.Ю. Тиходеева, Д.Н. Осипов, Е.В. Кушневская 1999 Структура и функционирование некоторых лесных сообществ Карелии // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии: междун. конф., тез.докл. – Петрозаводск, 1999. – с. 186
39. Загидуллина, А.Т. Пространственная организация ценопопуляций *Pinus sylvestris* на вырубках разной давности / А.Т. Загидуллина // Ботанический журнал. – 2001. –№4. – с. 86-96.
40. Заугольнова Л.Б., Михайлова Н.Ф. Структура фитогенного поля особей у некоторых ... Отд. биол. 1978. Т.83, вып.6. М. Изд-во Московского ун-та 1978г
41. Злобин Ю.А., 1984. Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. Владивосток: Изд-во АН СССР. 60 с.
42. Злобин Ю.А., 1989. Принципы и методы изучения ценологических популяций. Казань: Изд-во Казанского гос. ун-та. 146 с.
43. Зражевский А. И., Крот Е. И. Роль соснового насаждения в накоплении азота, фосфора и калия в почве.-Труды Института леса АН СССР, 1955, 24

44. Иванова, Е. А., & Лукина, Н. В. 2017. Варьирование массы и фракционного состава древесного опада в сосняках кустарничково-лишайниковых при аэротехногенном загрязнении. Лесоведение, (5), 47-58.
45. Ивантер Э.В., Тихомиров А.А. 1988. Заповедник «Кивач» // Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. Ч. 1.
46. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Влияние сквозистости на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках. Экология, N 3, 1981. N 3, pp 39-45
47. Ипатов В.С., Кирикова Л.А., Бибииков В.П. Сквозистость древостоев (измерение и возможность использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса). Бот. ж. Т. 64, N 11, 1979. С. 1615-1624.
48. Ипатов В. С, Кирикова Л. А. Фитоценология: Учебник. — СПб.: Изд-во С.-Петербург, ун-та, 1997. —316 с
49. Ипатов В.С., Голубицкая И.Н. Влияние напочвенного покрова на возобновление сосны в лишайниково-зеленомошных сосняках // Вестник ЛГУ. 1987. № 17. С. 38-45.
50. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. К изучению динамики напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковом сосняке // Вестник ЛГУ. 1984. № 3. С. 26-32.
51. Ипатов В.С., Самойлов Ю.И. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестник СпбГУ. 1995, сер. 3, вып. 4 (№ 24). С. 58-67.
52. Ипатов В.С., Трофимец В.И. Средообразующая роль лишайниковых и моховых синузий в сухих сосняках // Бот. журн. 1990. № 8. С. 1102-1109.
53. Исаченко А.Г.. Ландшафты СССР. Л., Изд. ЛГУ, 1985;
54. Исаченко А.Г.. Экологическая география Северо-Запада России. СПб, 1995, Ч. 1, 2;
55. Исаченко, Г. А., Резников, А. И., 1996. Динамика ландшафтов тайги Северо-Запада Европейской России. Русск. геогр. об-во, Санкт-Петербург.
56. Казадаев С. А. Влияние минеральной подкормки на количество и динамику опада и хвои в насаждениях сосны обыкновенной.-Труды Воронежского заповедника, 1961, вып. 13.
57. Карманый Атлас СССР, Главное Управление Геодезии и Картографии при СНК СССР, 1939
58. Карманова И. В. Влияние факторов внешней среды на рост и продуктивность подроста некоторых древесных пород // Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста: Сб. науч. работ. М.: Наука, 1970. с. 85 - 114.
59. Карманова И.В., Судницина Т.Н., Ильина Н.А. Пространственная структура сложных сосняков. – М.: Наука, 1987. – 201 с.
60. Карпов, В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги / В.Г.Карпов // Л., 1969. 236 с.
61. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004.-342 с.

62. Книзе А., Романюк Б. О двух точках зрения на российский лес и лесное хозяйство // Устойчивое лесопользование. – 2004. – № 3(5).
63. Комаров А.С. 2004 Имитационные модели нелинейной динамики сообществ растений. Автореферата диссертации доктор биологических наук Тольятти, 2004, 35
64. Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожаров на Европейском Севере // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1954. Вып. 9.С. 76–149.
65. Котов С.Ф. Метод количественной оценки эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1982. Т.67. № 2. С.235-239.
66. Кошельков С. П. Лесные подстилки еловых и сосновых лесов южной тайги, принципы и классификации. Автореферат канд. Дисс. М., 1964.
67. Крышень А.М. Фитогенное поле: теория и проявление в природе. Известия РАН. Сер. Биол. № 4. 2000. С. 437-443.
68. Кулешова Л. В., Коротков В. Н., Потапова Н. А. и др. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 3—15
69. Кучеров И.Б. Зависимость состава и обилия видов растений от типа почвообразующей породы и механического состава почв в сосняках средней и северной тайги Европейской России. Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биогеогр. 2015. 6: 3–18.
70. Кучеров И.Б., Загидуллина А.Т. Самовосстановление растительных сообществ: примеры, механизмы, подходы к описанию. Журнал общей биологии. 2001. 62(5):410–424.
71. Кучеров, И. Б., Зверев, А. А. 2012. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России. Вестник Томского государственного университета. Биология, (3 (19)), 46-80.
72. Лацинский, Н.Н. О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья /Бот. жур. 1975. т. 62. № 12. С. 1721 - 1727.
73. Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично зеленомошном // Бот.ж. Т.90. 2005. №3. С.400-410.
74. Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике черничнозеленомошном // Бот.ж. Т.90. 2005. №3. С.400-410.
75. Левина В.И. 1962 Влияние опада на формирование почвенного профиля в разных типах сосновых лесов на Кольском полуострове // Сб.: "Вопросы ботаники и почвоведения Мурманской области", 1962, с. 182-191.
76. Лесная энциклопедия (в 2-х томах) // Воробьев Г.И. (гл. ред.) - М.: Сов. энциклопедия, 1985-1986. - 563 + 631 с.

77. Лесная энциклопедия: В 2-хт., т.2/ Гл. ред. Воробьев Г.И.; Ред. кол.: Анучин Н.А., Атрохин В.Г., Виноградов В.Н. и др. - М.: Сов. энциклопедия, 1986.-631 с., ил.
78. Лесопользование в Российской Федерации в 1946-1992 гг. / Всерос. науч.-исслед. и информ. центр по лесным ресурсам. – М., 1996. – 312 с
79. Листов А.А. Боры беломошники. М.: Агропромиздат, 1986. 181 с.
80. Лиханова Н.В. Роль растительного опада в формировании лесной подстилки на вырубках ельников средней тайги // Известия высших учебных заведений «Лесной журнал». - 2014. - вып. 3. - С. 52-66.
81. Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М., Онучин А.А., Сирин А.А., Гагарин Ю.Н., Барталев С.А. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами // Лесоведение. 2015. № 4. С. 243–254.
82. Лукина Н.В., Полянская Л.М., Орлова М.А. 2008 Питательный режим почв северотаежных лесов. Наука (М.) , 342 с.
83. Мазуренко М. Т., А. П. Хохряков //Журнал общей биологии. – 1991. – Т. 52, № 3. – С. 409–421.
84. Макмагон Дж. А. Сукцессии экосистем: предварительный сравнительный анализ. "Биосферный заповедник. Тр. 2 Сов.-амер. симпоз., Флорида, нац. парк Эверглейдс, 10-15 марта 1980". — Л., 1982. -С. 21-38.
85. Малкина И.С. Фотосинтез в кроне взрослого дерева // Лесоведение. 1978. № 1. С. 78-85.
86. Малкина И.С. Фотосинтез сосны обыкновенной // Лесоведение. 1981. № 4. С. 83-89.
87. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 283 с.
88. Маргалев Р. Облик биосферы. М. : Наука, 1992. 214 с.
89. Маслов А.А. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном // Бот. журн. 1986. Т.71. № 12. С.1646-1652.
90. Маслов А.А. Сукцессионная динамика древостоя и нижних ярусов в послепожарном 100-летнем сосняке лишайниково-зеленомошном // Лесоведение. 2002. № 2. С. 23-29.
91. Мелехов И. С. Лесоведение: Учебник для вузов.— М.: Лесп. пром-сть, 1980. —. 408 с.
92. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Основы общей экологии Учебное пособие. М.: 2005.
93. Михайлова Н.Ф. 1977. О характере взаимоотношений некоторых плотнoderновинных злаков // Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношение). М.: Наука. С. 100-108.
94. Молчанов А. А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. 1952.
95. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Выпуск 03. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская, Псковская, Калининская и Смоленская области С-Пб.: Гидрометеиздат, 1988. — 692 с.

96. Новицкая Ю. Е., П. Ф. Чикина, Г. И. Софронова и др. Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере /... Опубликовано: Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1985.
97. Орешкин Д.Г. Оценка влияния единичных особей подроста сосны на напочвенный покров в зеленомошно-лишайниковом сосняке. // Бот. журн. 1998. т.83. №12. С.97 - 107.
98. Орешкин Д.Н. 2000. Возобновление и формирование подроста сосны в сосновых лесах. Автореферат канд. дисс.
99. Орлов А. Я., Кошельков С. П. Почвенная экология сосны. М.,1971. 323 с
100. Осипов, А.Ф., Бобкова, К.С. Первичная продукция сосняков Республики Коми // Лесоведение. – 2019. – № 5. – с. 423-434.
101. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской части России / Под ред. Л.Б. Заугольной. М.: Научный мир, 2000. 185 с.
102. Плотников В.В. 1971 Морфология и функциональная организация древесного яруса лесных биогеоценозов. Свердловск. С. 71-84
103. Плотников В.В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979, 276 с.
104. Романовский М.Г., Щекалев Р.В. Продукционный бюджет кроны дерева: гиганты и карлики в древостое // Лесоведение. 2016. № 6. С. 438–444.
105. Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 248 с.
106. Санников С.Н., Санникова Н.С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. – М.: Наука, 1985. – 149 с
107. Санников, С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. – М.: Наука, 1992. – 149 с
108. Санникова Н.С. Низовой пожар как фактор появления, выживания и роста всходов сосны // Обнаружение и анализ лесных пожаров. Красноярск: СО АН СССР, 1977. С. 110–128.
109. Семечкина М.Г. Структура фитомассы сосняков. Новосибирск: Наука, 1978. 165 с.
110. Стома Г.В. и др. 2017. Летняя практика по почвоведению: учебно-методическое пособие для студентов факультета почвоведения МГУ / Г.В. Стома, Л.Г. Богатырев, М. И. Макаров, Д. В. Манахов. – Москва: МАКС Пресс, 2017. – 156 с.
111. Тахтаджян А.Л. Высшие растения. Т.1, М.-Л., Изд-во Акад. наук СССР, 1956. 219с.
112. Тиходеева М.Ю. Разнообразие лесов России: учебное пособие. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2011. 156 с.
113. Тиходеева, М.Ю.. Строение кроны липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в разных фитоценологических условиях. Автореферат. Санкт-Петербург, 1993.- 17 с.
114. Трескин П.П. Анализ структуры ассимиляционного аппарата кроны ели / Факторы регуляции экосистем еловых лесов. – Л.: Наука, 1983, с. 97-111.

115. Уранов А.А., Григорьева Н.М. 1976 К теории фитогенного поля// Структура и динамика растительного покрова, место издания Наука Москва, тезисы, с. 116-116
116. Уранов А.А., Михайлова Н.Ф. 1974. Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa repnata* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 79. № 5. С. 151-160.
117. Усольцев В. А. & Семьшев М.М. (2010). Продукционные характеристики с учетом конкуренции деревьев в искусственных и естественных сосняках: сравнительный анализ. Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование, (2), 5-13.
118. Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев // Красноярск, 1985, 191 с,
119. Усольцев В.А. О соотношении продуктивности древостоев и составляющих его биогрупп // Лесные экосистемы в условиях континентального климата Красноярск, 1987. С.168 - 173.
120. Усольцев В.А. Фитомасса модельных деревьев лесобразующих пород Евразии: база данных, климатически обусловленная география, таксационные нормативы. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2016. 336 с.;
121. Усольцев В.А., Колчин К.В., Маленко А.А. О необходимости построения и анализа аллометрических моделей фитомассы лесных деревьев как основы корректной оценки углерододепонирующей функции лесов (аналитический обзор) // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2017. № 3 (149). С. 78-87
122. Уткин А.И., Замолотчиков Д.Г., Гульбе Т.А., Гульбе Я.И. 1996. Аллометрические уравнения для фитомассы по данным деревьев сосны, ели, осины и березы в Европейской части России. // Лесоведение. 1996. N 6 С. 36-46.
123. Уткин А.И., Замолотчиков Д.Г., Коровин Г.Н. и др. 1997 Определение запасов углерода на пробных площадях: сравнение аллометрического и конверсионно-объемного методов. // Лесоведение. 1997. N 5 С. 51-65.
124. Уткин, С. Г. Рождественский, Я. И. Гульбе и др. 1988. Анализ продукционной структуры древостоев - Москва : Наука, 1988. – 239 с.
125. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г. и др. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 1993.256 с.
126. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). ... СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.
127. Шаровкина М.М., Антонова И.С. 2011. Некоторые особенности строения кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в разных экологических условиях. Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. Вып. 3. С. 26–36.
128. Швиденко, А.З. Щепаченко, Е.А. Ваганов, и др. Влияние природных пожаров в России 1998-2010 гг. на экосистемы и глобальный углеродный бюджет // Доклады Академии Наук. – 2011. – Т. 441. – №4. – С. 544 – 548.
129. Щепаченко Д.Г., Швиденко А.З., Пергер К. и др. Изучение фитомассы лесов: текущее состояние и перспективы // Сибирский лесной журнал. 2017. № 4. С. 3–11.

130. Юрцев Б.А., Кучеров И.Б. Типы нарушений растительности // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: Принципы и методы изучения. С.-Пб, 1995. С. 64-74.
131. Яковлев Ф. С., Воронова В.С. Типы леса Карелии и их природное районирование. - Петрозаводск. 1959 - 190 с.
132. Ярмишко В.Т., Баккал И.Ю., Борисова О.В. и др. Динамика лесных сообществ северо-запада России. СПб.: ВВМ, 2009. 276 с.
133. Ярмишко В.Т., Баккал И.Ю., Борисова О.В., Горшков В.В., Катютин П.Н., Лянгузова И.В., Мазная Е.А., Ставрова Н.И., Ярмишко М.А. Динамика лесных сообществ северо-запада России / Отв. ред. В.Т. Ярмишко. СПб.: ВВМ, 2009. 276 с.
134. Ярмишко, В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на европейском севере/ В.Т. Ярмишко // Российская академия наук, Ботанический институт им. В.Л. Комарова. СПб, 1997.210 с.
135. Ястребов А. Б. Напряженность фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках / Ястребов А. Б. // Экология. - 1996. - № 1. - С. 3 - 9.
136. Ястребов А.Б. Интерференция фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках. // Бот. журн., 1993, т. 78, № 6, с. 54-65.
137. Ястребов А.Б. Математическая модель роста дерева в древостое. // Вестник ЛГУ, 1988. № 17. С. 44-52.
138. Ястребов А.Б., Познанская А.А. 1993. Анализ влияния древостоя на подрост в сосновых борах Карелии// Бот. журн. Т. 78. № 4. С. 123-132.
139. Aakala, T., Shimatani, K., Abe, T., Kubota, Y. and Kuuluvainen, T. (2016), Crown asymmetry in high latitude forests: disentangling the directional effects of tree competition and solar radiation. *Oikos*, 125: 1035-1043.
140. Aaltonen, V. T. 1919: Über die naturliche Verjungung der Heidewälder im finnischen Lappland I. — *Comm. Inst. Forest. Finlandiae* 1: 1–319.
141. Ackerman S.A, Ackerman P.A, Seifert T (2013) Effects of irregular stand structure on tree growth, crown extension and branchiness of plantation-grown *Pinus patula*. *South For J For Sci* 75:247–256
142. Angelstam, P. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *J. Veg. Sci.* 9:593-602.
143. Angelstam, P., Kuuluvainen, T. 2004. Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures — a European perspective. *Ecol. Bull.* 51: 117–136
144. Attiwill PM (1981) Energy, nutrient flow, and biomass. In: *Proceedings Australian Forest Nutrition Workshop: Productivity in Perpetuity*. CSIRO, Melbourne, pp 131–144
145. Baldwin; Feduccia, 1987 Loblolly Pine Growth and Yield Prediction for Managed West Gulf Plantations Forest Service, Southern Forest Experiment Station,
146. Baldwin; Feduccia, 1987 Loblolly Pine Growth and Yield Prediction for Managed West Gulf Plantations Forest Service, Southern Forest Experiment Station,
147. Bella, I. E. 1971, A new competition model for individual tree. *For. Sci.* 17(3):367–372.

148. Bergeron Y., Leduc A., Harvey B.D., Gauthier S. (2002). Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica* vol. 36 no. 1 article id 553
149. Bernier P. Y., Paré D., Stinson G. et al. 2017. Moving beyond the concept of "primary forest" as a metric of forest environment quality. *Ecological Applications* Vol. 27, No. 2, pp. 349-354
150. Binkley D, Campoe OC, Gspaltl M, Forrester D (2013) Light absorption and use efficiency in forests: why patterns differ for trees and stands. *For Ecol Manag* 288:5–13
151. Brumelis G, Elferts D, Liepina L, Luce I, Tabors G, Tjarve D. 2005. Age and spatial structure of natural *Pinus sylvestris* stands in Latvia. *Scand. J. For. Res.* 20: 471-480.
152. Chapin F.S., Oechel W.C., van Cleve K., Lawrence W., 1987. The role of mosses in the phosphorus cycling of an Alaskan black spruce forest. // *Oecologia*. Vol. 74. pp. 310-315.
153. Chertov O.G., A.S. Komarov, S.S. Bykhovets, K.I. Kobak, 2002. Simulated soil organic matter dynamics in forests of the Leningrad administrative area, northwestern Russia, *Forest Ecology and Management*, Volume 169, Issues 1–2,
154. Christensen, N.L. A.M. Bartuska et al. 1996. The Report of the Ecological Society of America Committee on the Scientific Basis for Ecosystem Management. *Ecological Application*. 6(3) 665-691
155. Connell, J. H., and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119–1144.
156. Dai X. 1996. Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration: a new gap light index and its application in a boreal forest in east-central Sweden. *For. Ecol. Manag.* 84: 187-192.
157. DeSteven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology*, 72: 1066-1075.
158. Diggle, P. J.: *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Mathematics in Biology, Vol. 2. Academic-Press, London - New York 1983, 148 S.
159. Drobyshev I. and M. Niklasson. 2004. Linking tree rings, summer aridity, and regional fire data: an example from the boreal forests of the Komi Republic, East European Russia. *Canadian Journal of Forest Research*. 34(11): 2327-2339
160. Drobyshev, I.; Granström, Anders; Linderholm, Hans W.; Hellberg, Erik; Bergeron, Yves; and Niklasson, Mats. (2014) Multi-century reconstruction of fire activity in Northern European boreal forest suggests differences in regional fire regimes and their sensitivity to climate. *Journal of Ecology*. Volume: 102, Number: 3, pp 738-748
161. Dymov, AA Dubrovsky, DN Gabov. 2014. Pyrogenic changes in iron-illuvial podzols in the middle taiga of the Komi Republic. *Eurasian soil science* 47 (2), 47-56
162. Eklund, L., Säll, H. 2000. The influence of wind on spiral grain formation in conifer trees. *Trees* 14, 324–328.

163. Engelmark, O., Hofgaard, A. & Arnborg, T. 1998: Successional trends 219 years after re in an old *Pinus sylvestris* stand in northern Sweden. — *J. Veg. Sci.*
164. Esseen, P.-A. et al. 1997. Boreal forests. *Ecol. Bull.* 46: 16-47.
165. Ford E.D. and Diggle P.J. 1981. Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process. *Ann. of Botany.* 48: 481-500.
166. Ford E.D. Ford R. Structure and basic equations of a simulator for branch growth in Pinaceae. *J.Theor. Biol.* 1990. Vol. 146. № 1. P. 1 - 13.
167. Gelman, Andrew. 2005. Analysis of Variance: Why It Is More Important Than Ever. *Annals of Statistics* 33 (1): 1–53.
168. Getis A. and Franklin J. 1987. Second-order neighborhood analysis of mapped point patterns. // *Ecology.* 68. N 3. pp.473-477.
169. Getzin,S, Wiegand S, Schumacher B., Gougeon A.F. 2008 Scale-dependent competition at the stand level assessed from crown areas. *Forest Ecology and Management* 255:2478–2485
170. Gilpin, M.E., Eds., *Metapopulation Biology Ecology, Genetics and Evolution*, Academic Press, Waltham, 43-68.
171. Goldammer J.G., Furyaev V.V. (1996) Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia: Ecological Impacts and Links to the Global System. In: Goldammer J.G., Furyaev V.V. (eds) *Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia*. Forestry Sciences, vol 48. Springer
172. Gorshkov V.V., Bakkal I. J., and Stavrova N.I., 1996. Postfire recovery of forest litter in Scots pine forests in two different regions of boreal zone. *Silva Fennica*, 30:209-219.
173. Grabarnik, P, Särkkä, A. (2009). Modelling the spatial structure of forest stands by multivariate processes with hierarchical interactions. *Ecological Modelling - ECOL MODEL.* 220. 1232-1240.
174. Gromtsev A. (2002). Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review. *Silva Fennica* vol. 36 no. 1 article id 549.
175. Hansen A.J., Spies T.A., Swanson F.J. and Ohmann J.L. 1991. Conserving biology in managed forests. Lessons from natural forests. // *BioScience.* 41. pp. 382-392.
176. Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. New York, NY: Academic Press, 892 p.
177. Hille, M; den Ouden, J. 2004. Improved recruitment and early growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings after fire and soil scarification *Eur. J. For. Res.* 123: 213-218.
178. Hollinger DY. 2008. Defining a landscape-scale monitoring tier for the North American carbon program. In: Hoover CM,editor. *Field measurements for forest carbon monitoring*. Durham: © Springer Science + Business Media B.V. 2008; p. 3–16.
179. Hoppes, W.G. (1988), Seedfall Pattern of Several Species of Bird-Dispersed Plants in Illinois Woodland. *Ecology*, 69: 320-329
180. Huiquan B. & Jurskis V. 1996.Crown radius and the zone of influence of old growth trees in regrowth eucalypt forests *Modelling Regeneration Success and Early Growth of Forest Stands*. Proceedings from the IUFRO Conference, Copenhagen, 10-13 June, 1996. Frederiksberg, Denmark.

181. Hytteborn H., Cramer W., Packham J.R., Verwijst T. 1987. Three different types of forest dynamics. In: *The Temperate Forest Ecosystems (ITE symposium 20)*. Institute of Terrestrial Ecology, Abbot Ripton.
182. Ida H, Engelmark O. 2000 Treefall gap disturbance in an old-growth beech forest in southwestern Japan by a catastrophic typhoon. *Journal of Vegetation Science* 11(6): 825–832
183. Ignatov M. S., Afonina O. M. 1992. Check-list of mosses of the former USSR Arctoa,1: 1–85.
184. Johnson, E.A., K. Miyanishi, and J.M.H. Weir. 1995. Old growth, disturbance, and ecosystem management. *Canadian Journal of Botany* 73: 918-926
185. Karberg NJ, Neal AS, Giadina PC. 2008. Methods for estimating litter decomposition. In: Hoover CM, editor. *Field Measurements for Forest Carbon Monitoring*. New York: Springer Science +Business Media B.V; 2008. p. 103–112.
186. Kenkel N.1986. Pattern of self-thinning in Jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology*. 69: 1017-1024.
187. Kouki, J. (ed.). 1994. Biodiversity in the Fennoscandian boreal forests: natural variation and its management. *Annales Zoologici Fennici* 31. 217 p.
188. Kramer P., Kozlowski T.. 1960. *Physiology of tress*. New York a. o., McGraw-Hill, 1960
189. Kuuluvainen T. & Ylläsjarvi I. 2011. On the natural regeneration of dry heath forests in Finnish Lapland: a review of V. T. Aaltonen (1919), *Scandinavian Journal of Forest Research*, 26:S10, 34-44
190. Kuuluvainen T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and regeneration dynamics in boreal coniferous forests in Finland: a review. *Ann. Zool. Fennici*, 31: 35-51.
191. Kuuluvainen T. 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and mapping biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica*, 36: 97-125.
192. Kuuluvainen T., Hokkanen T.J., Jarvinen E. and Pukkala T. 1993. Factors related to seedling growth in a boreal Scots pine stand: a spatial analysis of a vegetation-soil system. *Can. J. For. Res.*, 23: 2101-2109.
193. Kuuluvainen T., Jarvinen E., Hokkanen T.J., Rouvinen S. and Heikkinen K.1998. Structural heterogeneity and spatial autocorrelation in a natural mature *Pinus sylvestris* dominated forest. *Ecography*, 21: 159-174.
194. Kuuluvainen T., & Rouvinen S. 2000. Post-fire understorey regeneration in boreal *Pinus sylvestris* forest sites with different fire histories. *J. of Veg. Science*, 11: 801-812.
195. Kuuluvainen, T. & Grenfell, R. 2012 Natural disturbance emulation in boreal forest ecosystem management – theories, strategies, and a comparison with conventional even-aged management. *Can. J. Forest Res.*, 42, 1185-1203
196. Kuuluvainen, T. 2016. Conceptual models of forest dynamics in environmental education and management: keep it as simple as possible, but no simpler. *For. Ecosyst.* 3, 18
197. Kuuluvainen, T. 2018. Natural disturbance regime as the basis of forest conservation and ecosystem management. 5th European Congress of Conservation Biology.

198. Kuuluvainen, T., & Juntunen, P. 1998. Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest. *Journal of Vegetation Science*, 9, 551-562
199. Lampainen, J., Kuuluvainen, T., Wallenius, T.H., Karjalainen, L., VanhaMajamaa, I., 2004. Long-term forest structure and regeneration after wildfire in Russian Karelia. *J. Veg. Sci.* 15, 245–256.
200. Lan G, Getzin S, Wiegand T, Hu Y, Xie G, et al. (2012) Correction: Spatial Distribution and Interspecific Associations of Tree Species in a Tropical Seasonal Rain Forest of China. *PLOS ONE* 7(11)
201. Linder P., Elfvin B., & Zackrisson O.,1997. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *For. Ecol. Manage.*, 98: 17-33.
202. Linder, P. & Östlund, L. 1998. Structural changes in three mid-boreal Swedish forest landscapes, 1885–1996. *Biological Conservation* 85: 9–19.
203. Lorimer, C.G., 1983. Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. *For. Ecol. Manage.*, 6: 343--360.
204. Luo Y., Keenan T. F., Smith M. Predictability of the terrestrial carbon cycle // *Global Change Biology*. 2015. V. 21. Is. 5. P. 1737–1751.
205. Matthews, J.A. and R. J. Whittaker. 1987. *Vegetation Succession on the Storbreen Glacier Foreland, Jotunheimen, Norway: A Review*. *Arctic and alpine research* 19.385.
206. Metsaranta J.M., Trofymow J.A., Black T.A., Jassal R.S. Long-term time series of annual ecosystem production (1985–2010) derived from tree rings in Douglas-fir stands on Vancouver Island, Canada using a hybrid biometric modelling approach // *Forest Ecology and Management*. 2018. Vol. 429. P. 57–68.
207. Monkonen M., Reunanen P. On critical thresholds in landscape connectivity – management perspective // *Oikos*. 1999. № 84. P. 302-05.
208. Montreal Process.: 1995, The online URL for the Montreal Process home page is <http://www.mpci.org>
209. Muth, C.C., & Bazzaz, F.A. (2003). Tree canopy displacement and neighborhood interactions. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 1323-1330.
210. Nemani RR, Keeling CD, Hashimoto H, Jolly WM, Piper SC, Tucker CJ, Myneni RB, Running SW (2003) Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science* 300, 1560– 1563.
211. Ohlson, M, R.H. Okland, J-F. Nordbakken and B. Dahlberg. 2001. Fatal interactions between Scots pine and Sphagnum mosses in bog ecosystems. *Oikos* 94:425-432
212. Olesen, T. (2001), ARCHITECTURE OF A COOL-TEMPERATE RAIN FOREST CANOPY. *Ecology*, 82: 2719-2730.
213. Oleskog, G. and K. Sahlen. 2000. Effects of Seedbed Substrate on Moisture Conditions and Germination of *Pinus sylvestris* Seeds in a Clearcut. *Scand. J. For. Res.* 15: 225 – 236.

214. Pacala, S.W., Canham, C.D., Saponara, J., Silander, J.A., Jr., Kobe, R.K. and Ribbens, E. (1996), *Forest Models Defined by Field Measurements: Estimation, Error Analysis and Dynamics*. *Ecological Monographs*, 66: 1-43
215. Packalen, P., Pukkala, T., & Pascual, A. 2020. Combining spatial and economic criteria in tree-level harvest planning. *Forest Ecosystems*, 7, 1-13.
216. Palmer, C. M. et al. 2012. Phenotypic and developmental plasticity in plants. – eLS.
217. Parker, W.C., Watson, S.R., & Cairns, D.W. 1997. The role of hair-cap mosses (*Polytrichum* spp.) in natural regeneration of white spruce (*Picea glauca* (Moench)Voss. *Forest Ecology and Management*, 92: 19-28.
218. Pendridge L.K., Walker J. 1986. Effect of neighbouring trees on eucalypt growth in a semi-arid woodland in Australia. *J. Ecol.*74: 925–936.
219. Perry GLW, Miller B.P., Enright N.J. 2006. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecol* 187: 59–82.
220. Peterson C.J. & Squiers E.R. 1995. Competition and succession in an aspen-white-pine forest. *J. Ecol.* 83: 449-457.
221. Pommerening A. Zhao, P. Grabarnik// Considering allometric relationships in the analysis of spatial tree patterns *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. –2018. –Vol. 3(2).
222. Pommerening A., Gaulton R., Magdon P. & Myllymäki M. 2021. CanopyShotNoise – an individual-based tree canopy modelling framework for projecting remote-sensing data and ecological sensitivity analysis. *International Journal of Remote Sensing*. Vol. 42, 202: 18. Pp. 6837-6865.
223. Ponge J.-F., Andre J., Zackrisson O., et al. 1998. Biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics. // *BioScience*. 48. 7. pp.523-530.
224. Pukkala, T., Kuuluvainen, T. & Stenberg, P., 1993. Below-canopy distribution of photosynthetically active radiation and its relation to seedling growth in a boreal *Pinus sylvestris* stand: A simulation approach. *Scand. J. For. Res.*, 8: 313-325.
225. Purves D.W, Pacala S.W, Lichstein J.W. Crown shape, canopy structure and competition: a parameterised individual-based model for 250 species. *PLoS ONE*. 2007;2:e870.
226. Ripley B.D. (1981).*Spatial statistics*.Wiley, New York.452 p.
227. Ripley B.D. 1976. The second-order analysis of stationary point processes. *J. Appl. Prob.* 13: 255-266.
228. Rötzer, T. & Pretzsch, Hans. 2013. Tree growth and resource allocation in forest stands: Empirical evidence substantiated by scenario simulations. *Austrian Journal of Forest Science*. 130. 187-218.
229. Rouvinen S and Kuuluvainen T. 2005. Spatial patterns of trees of different size in boreal *Pinus sylvestris* forest sites with different fire histories. *Community Ecology*, 6 (1): 1-12.
230. Rowe, J., & Scotter, G. 1973. Fire in the Boreal Forest. *Quaternary Research*, 3(3), 444-464.
231. Salonen V., Pettinen A.& Sarkka A. 1992. Plant colonization on bare peat surface: population changes and spatial patterns. //*J. Veg. Sci.* N 3. pp. 113-118.

232. Sánchez-Gómez D., Fernando V., M. A. Zavala 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist*. Vol. 170, 4.
233. Santesson R. 1993. *The Lichens and Lichenicolous Fungi of Sweden and Norway*. Lund: SBT-förlaget. 240 p.
234. Schaphoff S., Reyer C.P.O., Schepaschenko D., Gerten D., Shvidenko A. Tamm 2016 Review: Observed and projected climate change impacts on Russia's forests and its carbon balance // *Forest Ecology and Management*. 2016. V. 361.
235. Schlesinger, W., Lichter, J. 2001. Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO₂. *Nature* 411, 466–469.
236. Schroter M., Härdtle W., Goddert von Oheimb. 2012. Crown plasticity and neighborhood interactions of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in an old-growth forest. *Eur. J. For. Research*.
237. Sharma, R.P., Bílek, L., Vacek, Z. et al. 2017 Modelling crown width–diameter relationship for Scots pine in the central Europe. *Trees* (2017) 31: 1875.
238. Shepashenko D., Moltchanova E., Fedorov S., et al. 2021 Russian forest sequesters substantially more carbon than previously reported. | *Scientific Reports* 11:12825
239. Sidoroff, K., Kuuluvainen T., Tanskanen H., Vanha-Majamaa, I. 2007. Tree mortality after low-intensity prescribed fires in managed *Pinus sylvestris* stands in southern Finland. *Scand. J. For. Res.* 22: 2-12.
240. Siitonen J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: fennoscandian boreal forests as an example // *Ecol. Bull.* 2001. V. 49. P. 11–41.
241. Sorrensen-Cothorn, K.A., Ford, E.D. & Sprugel, D. 1993 A process based model of competition for light incorporating plasticity through modular foliage and crown development. *Ecological Monographs*, 63, 277– 304.
242. Steijlen I. and Zackrisson O. 1987. Long-term regeneration dynamics and successional trends in a northern Swedish coniferous forest stand. // *Can.J. Bot.* 65. pp.839-848.
243. Steijlen I. & Zackrisson O. 1986. Long-term regeneration dynamics and successional trends in a Northern Swedish coniferous forest. *Oikos*, 29: 22-32.
244. Steijlen I., Nilsson M.-C., & Zackrisson O. 1995. Seed regeneration of Scots pine in boreal stands dominated by lichen and feathermoss. *Can.J. For. Res.*, 25: 713-723.
245. Stenberg P., Linder P., Smolander P., Flower-Ellis, 1994, Performance of the LAI-2000 plant canopy analyzer in estimating leaf area index of some Scots pine stands, *Tree Physiology*, Volume 14, Issue 7-8-9, 981–995
246. Stoyan, D., Penttinen, A., 2000. Recent applications of point process methods in forestry statistics. *Stat. Sci.* 15, 61–78.
247. Svoboda, J., and Henry, G. H. R. (1987). Succession in marginal arctic environments. *Art. Alp. Res.* 19, 373–384

248. Swanson F.J. & Franklin J.F. 1992. New forestry principles from ecosystem analysis of Pacific Northwest forests. *Ecol. Appl.* 2: 262-274.
249. Swetnam, T. W. (1993). Fire history and climate change in giant sequoia groves. *Science*, 262(5135), 885-889.
250. Szwagrzyk J. & Czerwczak M. 1993. Spatial pattern in natural forests of East-Central Europe. // *J. Veg. Sci.* N 4. pp.469-476.
251. Szwagrzyk J. 1990. Regeneration of forest related to the spatial structure of trees: a study of two forest communities in Western Carpathians, southern Poland. // *Vegetatio*. 89. pp.11-22.
252. Szwagrzyk J. 1992. Small-scale spatial patterns of trees in a mixed *Pinus sylvestris* - *Fagus sylvatica* forest. // *For. Ecol. Manag.* Vol. 51. № 4. P.301-315.
253. Tanskanen, H; Venalainen, A; Puttonen, P, Granstrom, A. 2005. Impact of stand structure on surface fire ignition potential in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* forests in southern Finland. *Can. J. For. Res.* 35:410-420.
254. Temesgen H, Affleck D, Poudel K, Gray A, Sessions J 2015 A review of the challenges and opportunities in estimating above ground forest biomass using tree-level models, *Scandinavian Journal of Forest Research* 30 (4), 326-335
255. Ter Braak C.J., 1986. Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.
256. Turner M. G., Robert H. Gardner, Robert V. O'Neill 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. Springer, New York, NY.
257. Umeki K. A comparison of crown asymmetry between *Picea abies* and *Betula maximowicziana*. *Canadian Journal of Forest Research*. 25(11): 1876-1880.
258. Vacchiano, Giorgio & Castagneri, Daniele & Meloni, Fabio & Lingua, Emanuele & Motta, Renzo. 2011. Point pattern analysis of crown-to-crown interactions in mountain forests. *Procedia Environmental Sciences*. 7. 269-274.
259. Vanha-Majamaa, I., Tuittila, E.-S., Tonteri, T. & Suominen, R. 1996. Seedling establishment after prescribed burning of a clear cut and partially cut mesic boreal forest in southern Finland. *Silva Fenn.*, 30: 31-45.
260. Vincent G., D. Harja, 2008, Exploring Ecological Significance of Tree Crown Plasticity through Three-dimensional Modelling, *Annals of Botany*, Vol.101, 8, 1221–1231.
261. Walker, L.R. and Chapin, F.S., 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos*, pp.131-135.
262. Wallenius, T., Kuuluvainen, T., Heikkilä, R. & Lindholm, T. 2002. Spatial tree age structure and fire history in two old-growth forests in eastern Fennoscandia. *Silva Fennica*, 36: 185-199.
263. Wallenius, T., Niskanen, L. et al. 2010 Loss of habitats, naturalness and species diversity in Eurasian forest landscapes. *Ecological Indicators*, 10, 1093-1101.
264. Weiner J. 1982. A neighbourhood model of annual-plant interference. *Ecology*. 70:1237-1241.

265. Weiner J. 1984. Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *J. Ecol.* 72: 83-195.
266. Wiens J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.* 3: 385-397.
267. Wiens, J.A. (1997) *Metapopulation Dynamics and Landscape Ecology*. In: Hanski, I. and
268. Wirth C, Schulze ED, Schulze W, von Stunzner-Karbe D, Ziegler W, Miljukova IM, Sogatchev A, Varlagin AB, Panvyorov M, Grigoriev S, Kusnetzova W, Siry M, Harges G, Zimmermann R, Vygodskaya NN. 1999. Above-ground biomass and structure of pristine Siberian Scots pine forests as controlled by competition and fire. *Oecologia* 121: 66-80.
269. Young, T & Perkocha, V. (1994). Treefalls, Crown Asymmetry, and Buttresses. *Journal of Ecology*. 82. 319-324. 10.2307/2261299.
270. Zackrisson O. 1977. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest. // *Oikos*. 29. pp.22-32.
271. Zackrisson O., Nilsson M.-C., Dahlberg A. & Jaderlung A. 1997. Interference mechanisms in conifer-Ericaceae-feathermoss communities. *Oikos*, 78(2): 21-30.
272. Zackrisson O., Nilsson M.-C., Janderlund A. & Wardle D.A. 1999. Nutritional effects of seed fall during mast years in boreal forests. *Oikos*, 84: 17-26.
273. Zackrisson O., Nilsson M.-C., Steijlen I. and Hornberg G. 1995. Regeneration pulses and climate-vegetation interactions in nonpyrogenic boreal Scots pine stands. // *J. of Ecology*. 83. pp.469-483.
274. Zackrisson O., Nilsson M.-C., Wardle D.A., 1996. Key ecological function of charcoal from wildfire in the Boreal forest. // *Oikos*. 77. pp. 10-19.
275. Zackrisson O. 1977. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest. *Oikos*, 29: 22-32.
276. Zagidullina, A.T., 2000. Phytocoenotic intensity and stand organisation in *Pinus sylvestris* forest. *Proceedings IAVS Symposium*, pp. 348-351, IAVS; Opulus Press Uppsala.
277. Zagidullina, A., Tikhodeeva M. 2006 Spatial patterns of tree regeneration and ground cover in dry Scots pine forest of Russian Karelia. *Ecoscience*. 13(2) pp. 191-206.
278. Zhou Xin , Zuo Xiao-an. 2015, Comparison analyses of DCA, CCA and DCCA on relationships between plant community distribution and soil properties of Horqin Sandy Land. [J]. *Cje*, 2015, 34(4): 947-954.
279. Zuur A. F. Elena N. Ieno, Smith Graham M. 2007. *Analysing Ecological Data*. Springer, New York, NY.

Приложение

Таблица 1. Обилие видов напочвенного покрова на пробных площадях по шкале господства Ипатова.

| Виды напочвенного покрова | Пробная площадь | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--|-----------------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---|--|--|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | | | |
| <i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach. | | е | | е | е | е | е | е | е | е | е | е | е | е | е | е | е | р | е | р | е | е | е | р | н | | | е | | |
| <i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Hale et W. Culb | р | с | р | с | р | р | с | н | р | с | с | г | с | с | р | н | с | р | с | р | р | р | н | с | е | е | р | | | |
| <i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Web. | е | с | р | с | р | р | р | р | н | н | н | р | с | с | р | с | с | н | н | н | н | н | н | н | е | е | н | | | |
| <i>Cladonia stellaris</i> (Opiz) Brodo | | е | е | е | е | е | е | е | е | е | е | е | е | е | | | е | е | е | | е | е | | | | | е | | | |
| <i>Cladonia uncialis</i> (L.) Wigg. | е | е | | е | е | е | е | е | | е | е | е | | е | | е | н | е | н | | е | | е | р | е | е | | | | |
| <i>Cladonia</i> spp. Wigg. | е | е | | | | | | | е | е | | р | н | е | е | р | н | е | р | е | | | | | н | н | е | | | |
| <i>Stereocaulon paschale</i> (L.) Hoffm. | | | | | | | | | | | | | | | | | е | | е | | | | | | | | | | | |
| <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt. | г | с | с | | г | с | с | н | г | с | с | е | н | р | с | н | н | г | е | с | г | г | г | н | е | е | г | | | |
| <i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb. | | е | | | | | | е | | е | е | е | е | р | е | е | р | | е | | | | е | | н | н | | | | |
| <i>Polytrichum</i> spp. | е | р | е | е | е | | е | е | | е | е | р | н | е | е | е | р | е | р | | | | е | | г | г | р | | | |
| <i>Ceratodon purpureum</i> (Hedw.) Brid. | | е | | е | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | е | | | |
| <i>Dicranum scoparium</i> Hedw. | | | с | | н | | | | | | | | | | | | р | | е | е | | | | | | | | | | |
| <i>Dicranum polysetum</i> Sw. | р | р | | | | с | н | н | н | е | н | е | е | е | с | е | р | р | р | р | р | н | н | | е | е | н | | | |
| <i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B.S.G. | | | | | | | | | е | | | | | | | | | | | | | е | е | | | | | | | |
| <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng. | | е | | е | е | | е | е | е | е | е | е | е | е | | е | р | | | | | | | е | | е | | | | |
| <i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull | с | | с | с | с | с | с | | с | с | г | г | г | г | н | с | с | с | р | р | р | р | с | г | с | с | с | | | |
| <i>Empetrum nigrum</i> L. | | | е | е | е | | е | е | е | е | е | | | | | е | | е | | | | | | | | | | | | |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> L. | е | | е | | е | е | | | е | | е | | е | | р | е | р | р | е | р | р | е | н | | | | | | | |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. | с | | с | с | с | с | с | | с | с | н | р | н | н | н | с | с | с | | р | н | н | г | р | н | с | с | | | |
| <i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub | | | е | | | | | | е | | | е | е | е | | е | | е | | р | | | | | | | | | | |
| <i>Carex ericetorum</i> Poll. | | | | | | | | | | | | | | | | | е | | | | | | | | е | е | | | | |
| <i>Picea abies</i> L. Karst. | | | е | | | | | е | е | | е | | | | | е | е | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Populus tremula</i> L. | | | | е | е | | | е | е | е | е | | е | е | | е | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej. | | | | | | | | е | | е | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Betula pubescens</i> Ehrh. | | | | | | | | | | | | | е | | е | е | е | | | | | | | | | | | | | |

Условные обозначения: г - господствует, с - согосподствует, н - наполнитель, р - редко, е - единично.

Таблица 2 Описания почвенных разрезов

| № разреза | Горизонт | Глубина (см) | Описание горизонта |
|--------------------------------------|-------------------------------|----------------------|---|
| Разрез № 1 (участки № 6, 7, 8, 9) | A ₀ | 5 | |
| | A ₁ A ₂ | 0 – 3 | Серо-черный возможно с остатками пожаров, очень хорошо выраженный, насыщен корнями кустарничков. |
| | B ₁ | 3 – 8 | Очень темно-бурый, очень хорошо выраженный, встречаются корни. |
| | B ₂ | 8 – 27 | Желто-бурый, окраска неравномерная, местами беловатые пятна. |
| | C | 27 – 60 (и далее) | Почти белый с небольшой желтизной, местами желтоватые вкрапления, корней фактически нет. |
| Разрез № 2 (участки № 2, 4) | A ₀ | 2,5 | |
| | A ₁ A ₂ | 0 – 3 | Светло-серый с почти черными вкраплениями, немного красноватый, с мелкими корешками. |
| | B | 3 – 17 | Желто-бурый, интенсивность окраски падает сверху вниз, присутствуют корни сосны |
| | BC | 17 – 34 | Слегка желтоватый, фактически продолжение горизонта B, корней сосны меньше. |
| | C | 34 – 57 (и далее) | Слабо-желтоватый, фактически белый; с вкраплениями крупного песка. |
| Разрез № 3 (участки № 10, 11) | A ₀ | 2 | |
| | A ₁ A ₂ | 0 – 3 | Темно-серый с чернотой, местами немного буроватый; с неровной нижней границей. К низу светлее, весь пронизан корнями. |
| | B | 3 – 22 | Желто-бурый с неравномерной окраской к низу и к верху становится светлее. Местами можно было выделить отдельный горизонт A ₂ B - 3-4 см. В других местах наблюдается наиболее интенсивная бурая окраска в верхней части. Образец взят из центра. |
| | C | 22 – 73 (и далее) | Почти белый с небольшими оттенками и далее серого и желтого. На глубине 69 см прослойка из желтого, более крупного песка. Похоже такие прослойки есть и глубже, но образец они не попали. Корней нет. |
| Разрез № 4 (участок № 1) | A ₀ | 3 | |
| | A ₁ A ₂ | 0 – 3 | Серый с неравномерной окраской (от светло- до темно-серого, почти черного); с корнями кустарничков и сосны |
| | A ₂ B | 3 – 5 | Белесовато-желтоватый с большим количеством корней ; очень неравномерной толщины, представлен не везде. Может рассматриваться, как плавный переход от A ₁ A ₂ к B. Образца нет. |
| | B | 5 – 18 | Желто-бурый с ослаблением интенсивности окраски сверху вниз, пронизан корнями сосны. |
| | BC | 18 – 47 | Грязно-желтый с сероватым оттенком. Корни встречаются редко. |
| | C | 47 – 68 (и далее) | Почти белый с желтыми прослойками более крупного механического состава. Корней нет. |

Таблица 2 (продолжение) Описания почвенных разрезов

| № разреза | Горизонт | Глубина (см) | Описание горизонта |
|----------------------------------|-------------------------------|----------------------|--|
| Разрез № 5 (участок № 3) | A ₀ | 5 | |
| | A ₁ A ₂ | 0 – 4 | Светло серый с чернотой в верхней части; с корнями сосны и кустарничков. |
| | B ₁ | 4 – 8 | Тёмно-бурый, интенсивность окраски меняется (верхняя полоса около 1-2 см почти коричневая). Очень много корней сосны. |
| | B ₂ | 8 – 30 | Желто-бурый, с корнями сосны. |
| | C | 30 – 60 (и далее) | Серый с большим количеством желтых вкраплений (вероятно железистых), которые отличаются более крупным механическим составом и сильнее уплотнены. |
| Разрез № 6 (участок № 5) | A ₀ | 4,5 | |
| | A ₁ A ₂ | 0 – 4 | Серый с большим количеством черных вкраплений и лёгким красноватым оттенком. Содержит большое количество корней кустарничков и сосны. |
| | B | 4 – 18 | Рыжевато-бурый с темно-бурыми пятнами. Интенсивность окраски снижается сверху вниз. Много корней сосны. |
| | BC | 18 – 29 | Жёлто-бурый с палевым оттенком. Может рассматриваться, как переход от B к C, поскольку граница между ними плавная и довольно условная. Корней почти нет. |
| | C | 29 – 62 (и далее) | Почти белый с лёгким желтоватым оттенком. Корней нет. |
| Разрез № 7 (участки № 15, 20) | A ₀ | 8 | |
| | A ₁ A ₂ | 0 – 2,5 | Светло-серый с темными вкраплениями и отдельными крупными песчинками (диаметр около 4 мм). Содержит большое количество корней. |
| | B | 2,5 – 31 | Желто-бурый, к низу интенсивность окраски постепенно ослабевает. Переход в следующий горизонт плавный. Содержит большое количество корней |
| | BC | 31 – 51 | Серый с желтизной; слабо отличается от горизонта C. Корней мало. |
| | C | 51 – 85 (и далее) | Серый с лёгкой желтизной. Встречаются отдельные мелкие корни сосны. диаметром 1-2 см. |
| Разрез № 8 (участок № 13) | A ₀ | 2 | |
| | A ₁ A ₂ | 0 – 3 | Грязно-серый с корнями вереска и сосны. Видны следы пожара. |
| | B | 3 – 27 | Жёлто-бурый, внутри горизонта есть светлые вкрапления. Граница со следующим горизонтом четкая. Корней относительно мало. |
| | BC | 27 – 36 | Сероватый, с желтизной. Попадаетя (редко) гравий диаметром до 5 мм и единичные корни. |
| | C | 36 – 63 (и далее) | Песчаный белый, сильно уплотненный. |

Таблица 2 (продолжение) Описания почвенных разрезов

| № разреза | Горизонт | Глубина (см) | Описание горизонта |
|--------------------------------------|-------------------------------|----------------------|--|
| Разрез № 9 (участки № 12, 14, 16) | A ₀ | 2 | |
| | A ₁ A ₂ | 0 – 4,5 | Темно-серый с черными вкраплениями. Видны следы пожара. Много корней. |
| | B | 4,5 – 23 | Буро-желтый. Мало корней. |
| | BC | 23-38 | Палевый, слегка желтоватый. |
| | C | 38 – 75 (и далее) | Практически белый, местами с вкраплениями мелкой красноватой гранитной крошки (до 1 мм в диаметре). |
| Разрез № 10 (участок № 17, 19) | A ₀ | 2 | |
| | A ₁ A ₂ | 0 – 3,5 | Темно-серый; местами со следы давнего пожара, много корней. |
| | B | 4,5 – 12 | Коричневый, почти бурый, много корней. |
| | BC | 12 – 25 | Желтовато-коричневый, постепенно переходит в C. |
| | C | 25 (и далее) | Серый. |
| Разрез № 11 (участок № 18) | A ₀ | 3 | |
| | A ₁ A ₂ | 0 – 5 | Темно-серого цвета. Граница со следующим горизонтом. нечеткая |
| | B | 5 – 20 | Буровато-желтоватый. |
| | BC | 20 – 31 | Слегка желтоватый. |
| | C | 31 – 69 (и далее) | Белый с лёгким красноватым оттенком, с глубины 45 см усиливающимся к низу. |
| Разрез № 12 (участок № 24) | A ₀ | 0 – 5 | |
| | A ₁ A ₂ | 5 – 11,5 | Рыжевато-серый с кремнезёмистой присыпкой. Пронизан корнями сосны и кустарничков. |
| | B | 11,5 – 68 | Рыжевато-светло-коричневый, уплотнённый, бесструктурный. Пронизан толстыми корнями сосны. Имеет железистые зёрна и потёки гумуса по отмершим корням. |
| | BC | 68 – 93 | Желтовато-коричневый, уплотнённый, среднезернистый песчаный. Переход к C плавный |
| | C | 93 (и далее) | Светлый среднезернистый, песчаный. |
| Разрез № 13 (участок № 25) | A ₀ | 0 – 3 | |
| | A ₁ A ₂ | 3 – 5 | Тёмный, бесструктурный, пронизан корнями кустарничков и сосны. |
| | B | 5 – 56 | Ржаво-коричневый, с включением единичных корней сосны. |
| | BC | 56 – 90 | Жёлто-коричневый, бесструктурный, переход к C плавный. |
| | C | 90 – 153 и далее | Светлый, среднезернистый, хорошо сортированный песок. |

Таблица 2 (продолжение) Описания почвенных разрезов

| № разреза | Горизонт | Глубина (см) | Описание горизонта |
|---------------------------------------|-------------------------------|---------------|---|
| Разрез № 14 (участок № 26) | A ₀ | 0 – 6 | |
| | A ₁ A ₂ | 6 – 9 | Пепельно-серый, песчаный, с включением корней сосны и кустарничков. Имеет следы пожара большой давности. Перход к следующему горизонту плавный. |
| | B | 9 – 27 | Плотный, песчаный, охристо-палевый. Включает корни сосны и, изредка, угли. переход к BC размытый (в виде потёков). |
| | BC | 27 – 45 | Плотный, палевый, имеет железистые потёки и (редко) прослойки более крупного песка. Переход к С плавный. |
| | C | 46 и далее | Светлый, палево-серый, уплотнённый песок. Изредка встречаются корни сосны. |
| Разрез № 15 (участок № 27, 28, 29) | A ₀ | 0 – 0,5 | |
| | A ₁ A ₂ | 0,5 – 8 | Рыхлый, серый, со следами недавнего пожара. Содержит корни сосны и кустарничков. |
| | B | 8 – 31 | Палевый с охристыми пятнами, плотный. Переход к BC плавный по цвету. |
| | BC | 31 – 52 | Плотный, палевый. Содержит корни сосны. Плавно переходит в С. |
| | C | 52 и далее | Плотный светло-палевый песок. |

Таблица 3 Химический состав почвенных образцов.

| № разреза | Горизонт | Содержание в почвенном образце (мг/100г) | | | рН (Н ₂ О) |
|--------------------------------------|-------------------------------|--|---------------|-------------|-----------------------|
| | | Азот (N) | Фосфор (P205) | Калий (K2O) | |
| Разрез № 1 (участки № 6, 7, 8, 9) | A ₁ A ₂ | 72,85 | 27,69 | 73,78 | 3,9 |
| | B | 22,17 | 45,31 | 73,78 | 4,8 |
| | BC | 3,57 | 105,56 | 124,20 | 5,1 |
| | C | 3,11 | 33,09 | 106,86 | 5,2 |
| Разрез № 2 (участки № 2, 4) | A ₁ A ₂ | 44,49 | 34,22 | 81,66 | 4,2 |
| | B | 34,72 | 122,04 | 125,77 | 5,0 |
| | BC | 24,03 | 68,04 | 163,59 | 5,1 |
| | C | 6,83 | 43,03 | 150,98 | 5,1 |
| Разрез № 3 (участки № 10, 11) | A ₁ A ₂ | 25,89 | 28,26 | 59,60 | 4,5 |
| | B | 16,59 | 95,04 | 89,53 | 5,1 |
| | C | 37,98 | 42,75 | 98,99 | 5,5 |
| Разрез № 4 (участок № 1) | A ₁ A ₂ | 66,81 | 33,66 | 89,53 | 4,1 |
| | B | 66,34 | 109,25 | 166,32 | 5,3 |
| | BC | 13,80 | 43,03 | 83,28 | 5,1 |
| | C | 17,05 | 61,79 | 124,20 | 5,2 |
| Разрез № 5 (участок № 3) | A ₁ A ₂ | 54,72 | 13,48 | 86,38 | 4,2 |
| | B | 10,55 | 45,02 | 132,07 | 4,6 |
| | BC | 7,29 | 83,68 | 128,92 | 5,0 |
| | C | 8,22 | 45,88 | 154,13 | 5,3 |
| Разрез № 6 (участок № 5) | A ₁ A ₂ | 59,37 | 34,79 | 70,63 | 4,1 |
| | B | 19,38 | 87,09 | 59,60 | 5,2 |
| | BC | 30,54 | 58,10 | 116,32 | 5,2 |
| | C | 16,59 | 45,31 | 100,56 | 5,3 |
| Разрез № 7 (участки № 15, 20) | A ₁ A ₂ | 14,05 | 21,90 | 69,05 | 3,9 |
| | B | 18,35 | 40,00 | 113,17 | 4,7 |
| | BC | 14,91 | 26,26 | 110,02 | 4,8 |
| | C | 9,75 | 26,26 | 94,26 | 5,0 |
| Разрез № 8 (участок № 13) | A ₁ A ₂ | 57,05 | 44,88 | 69,05 | 4,3 |
| | B | 29,10 | 54,96 | 89,53 | 4,8 |
| | BC | 22,65 | 37,25 | 113,17 | 5,3 |
| | C | 14,05 | 47,63 | 97,41 | 5,3 |

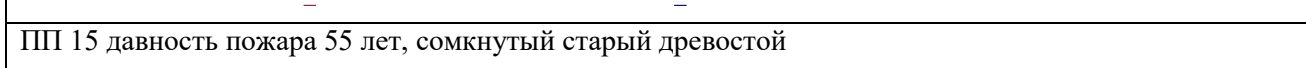
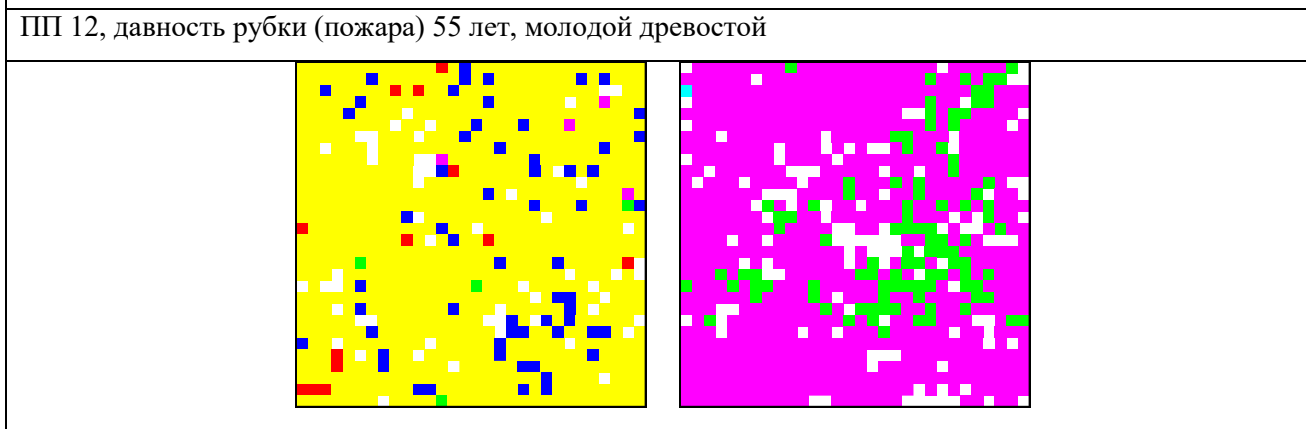
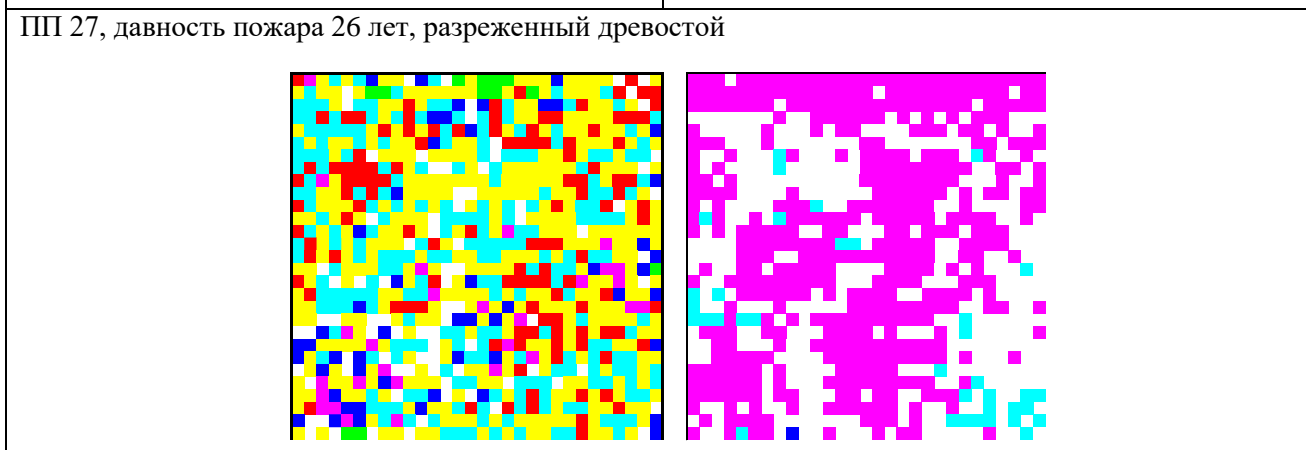
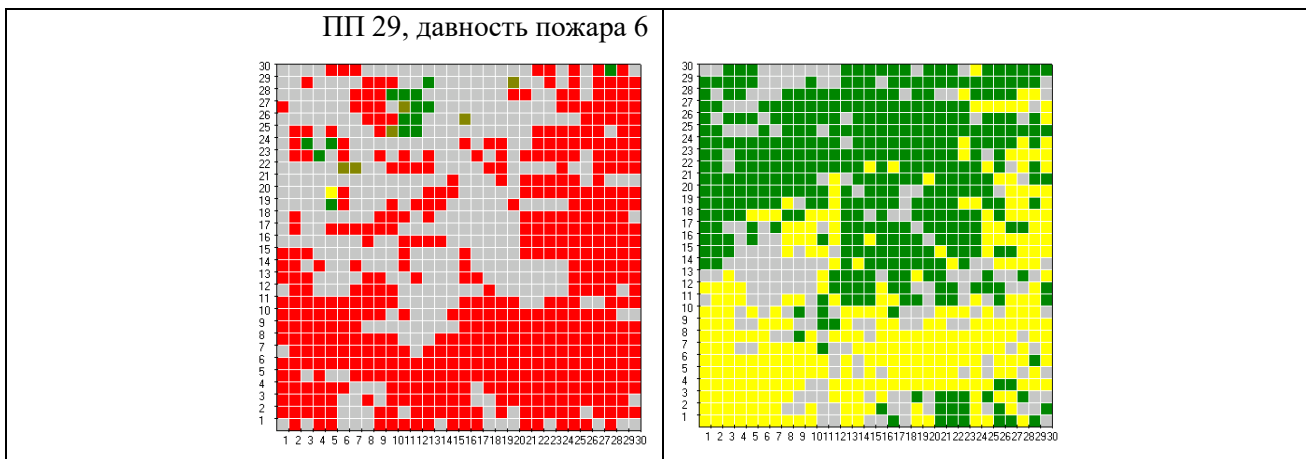
| № разреза | Горизонт | Содержание в почвенном образце (мг/100г) | | | рН (H2O) |
|--------------------------------------|----------|--|---------------|-------------|----------|
| | | Азот (N) | Фосфор (P205) | Калий (K2O) | |
| Разрез № 9 (участки № 12, 14, 16) | A1A2 | 14,05 | 29,61 | 54,87 | 4,2 |
| | B | 11,90 | 86,71 | 72,20 | 4,8 |
| | BC | 18,35 | 37,25 | 61,17 | 4,9 |
| | C | 16,20 | 29,31 | 81,66 | 5,0 |
| Разрез № 10 (участок № 17, 19) | A1A2 | 85,50 | 32,50 | 208,25 | 4,1 |
| | B | 75,00 | 23,80 | 46,995 | 5,1 |
| | BC | 80,00 | 15,10 | 60,75 | 4,9 |
| | C | 76,00 | 18,00 | 38,64 | 6,2 |
| Разрез № 11 (участок № 18) | A1A2 | 106,00 | 35,40 | 116,00 | 4,5 |
| | B | 85,00 | 20,90 | 64,5,00 | 6,0 |
| | BC | 76,00 | 12,20 | 75,20 | 6,4 |
| | C | 78,50 | 18,00 | 44,26 | 6,2 |
| Разрез № 12 (участок № 24) | A1A2 | 90,00 | 30,70 | 80,00 | 4,5 |
| | B | 30,00 | 34,01 | 55,00 | 5,6 |
| | BC | 10,00 | 61,93 | 40,00 | 5,7 |
| | C | 10,00 | 23,50 | 10,00 | 5,9 |
| Разрез № 13 (участок № 25) | A1A2 | 90,00 | 30,70 | 80,00 | 4,5 |
| | B | 30,00 | 34,01 | 55,00 | 5,6 |
| | BC | 10,00 | 61,93 | 40,00 | 5,7 |
| | C | 10,00 | 23,50 | 10,00 | 5,9 |
| Разрез № 14 (участок № 26) | A1A2 | 82,00 | 38,30 | 384,5 | 4,9 |
| | B | 49,00 | 23,80 | 74,85 | 5,7 |
| | BC | 83,00 | 18,00 | 61,70 | 5,5 |
| | C | - | 12,20 | 32,345 | 6,0 |
| Разрез № 15 (участок № 27,28,29) | A1A2 | 40,50 | 44,10 | 227,30 | 6,2 |
| | B | 42,00 | 26,70 | 59,80 | 6,0 |
| | BC | 58,00 | 29,60 | 55,65 | 5,7 |
| | C | 63,50 | 35,40 | 67,55 | 6,8 |

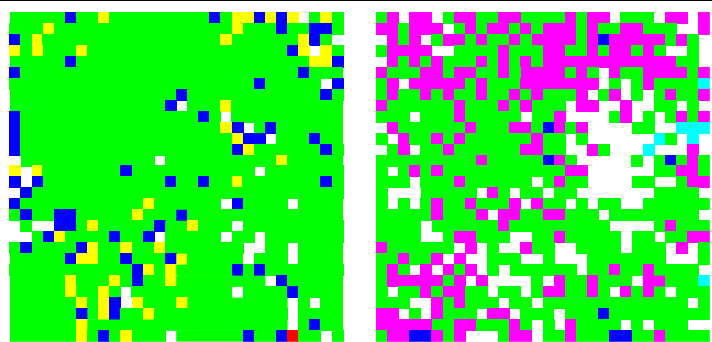
Таблица 4 Характеристика древостоя пробных площадей

| Номер | Число деревьев, шт | Плотность, подростов, шт | Давность пожара, лет | Поколение | Средний возраст, лет | Средний ДВН, см | Средняя высота, м | Число стволов | Полнота абс., м ² | Запас, м ³ | Площадь полога, м ² |
|-------|--------------------|--------------------------|----------------------|-----------|----------------------|-----------------|-------------------|---------------|------------------------------|-----------------------|--------------------------------|
| 1 | 966.57 | 200 | 70 | 1 | 60 | 15 | 14 | 967 | 19.7 | 102.0 | 3288 |
| 4 | 1033.23 | | 40 | 2 | 150 | 38 | 16 | 11 | 1.2 | 6.3 | 198 |
| 4 | 11.11 | 12332 | | 1 | 32 | 7 | 5 | 1033 | 7.9 | 31.2 | 2983 |
| 2 | 644.38 | 7322 | 40 | 1 | 60 | 14 | 12 | 644 | 12.2 | 57.3 | 2669 |
| 3 | 477.73 | | 70 | 2 | 150 | 25 | 20 | 433 | 22.7 | 157.8 | 3267 |
| 3 | 433.29 | 160 | | 1 | 60 | 5 | 6 | 333 | 0.9 | 2.4 | 329 |
| 5 | 1466.52 | | 70 | 2 | 150 | 30 | 22 | 44 | 3.1 | 22.9 | 704 |
| 5 | 44.44 | 360 | | 1 | 60 | 12 | 13 | 1455 | 17.7 | 86.8 | 3503 |
| 6 | 1499.85 | | 70 | 2 | 150 | 38 | 22 | 56 | 6.2 | 46.0 | 1269 |
| 6 | 55.55 | 480 | | 1 | 60 | 12 | 12 | 1009 | 18.3 | 89.8 | 4515 |
| 7 | 1166.55 | | 70 | 2 | 150 | 33 | 18 | 144 | 12.4 | 78.2 | 2851 |
| 7 | 144.43 | 677 | | 1 | 60 | 8 | 8 | 1011 | 5.8 | 20.4 | 2584 |
| 8 | 1244.32 | | 70 | 2 | 150 | 40 | 22 | 67 | 8.6 | 63.5 | 2360 |
| 8 | 66.7 | 2133 | | 1 | 60 | 9 | 10 | 1089 | 8.9 | 36.2 | 3705 |
| 9 | 1222.1 | | 70 | 2 | 150 | 36 | 21 | 178 | 19.0 | 137.0 | 4054 |
| 9 | 177.76 | 1245 | | 1 | 60 | 9 | 10 | 1167 | 9.0 | 37.0 | 3971 |
| 10 | 450 | 11110 | 40 | 1 | 60 | 19 | 13 | 100 | 3.3 | 16.7 | 1280 |
| 11 | 67 | 788 | 40 | 1 | 60 | 17 | 14 | 722 | 17.7 | 96.3 | 6161 |
| 12 | 1344.31 | 10210 | 55 | 1 | 45 | 9 | 7 | 1189 | 10.4 | 33.9 | 5861 |
| 13 | 1499.85 | 3544 | 55 | 1 | 45 | 8 | 7 | 1455 | 9.2 | 23.9 | 6216 |
| 14 | 1499.85 | 9399 | 55 | 1 | 45 | 8 | 7 | 1355 | 10.2 | 36.1 | 6998 |

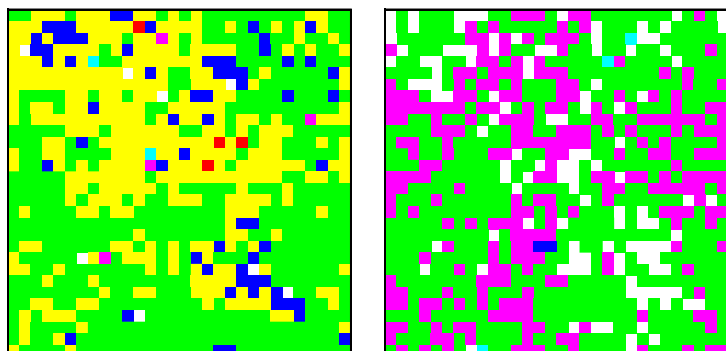
| Номер | Число деревьев, шт | Плотность, подростов, шт | Давность пожара, лет | Поколение | Средний возраст, лет | Средний DBH, см | Средняя высота, м | Число стволов | Полнота абс., м ² | Запас, м ³ | Площадь полога, м ² |
|-------|--------------------|--------------------------|----------------------|-----------|----------------------|-----------------|-------------------|---------------|------------------------------|-----------------------|--------------------------------|
| 15 | 822.14 | 278 | 55 | 2 | 100 | 20 | 17 | 822 | 28.9 | 187.3 | 8049 |
| 16 | 5710.54 | | 55 | 2 | 100 | 28 | 15 | 89 | 6.3 | 35.3 | 2361 |
| 16 | 100 | 8143 | | 1 | 45 | 4 | 5 | 2611 | 5.6 | 13.8 | 4933 |
| 17 | 3299.67 | | 55 | 2 | 100 | 22 | 13 | 278 | 11.2 | 51.0 | 2511 |
| 17 | 311.08 | 6532 | 55 | 1 | 45 | 4 | 6 | 2144 | 3.8 | 8.3 | 4902 |
| 18 | 877.69 | 267 | 45 | 2 | 100 | 17 | 17 | 989 | 24.3 | 149.1 | 6742 |
| 19 | 988.79 | | 45 | 2 | 100 | 23 | 16 | 56 | 2.3 | 13.1 | 643 |
| 19 | 122 | 3989 | | 1 | 45 | 7 | 8 | 200 | 1.0 | 3.3 | 475 |
| 20 | 611 | 222 | 55 | 2 | 100 | 22 | 19 | 611 | 27.3 | 194.5 | 6592 |
| 24 | 1000 | | 80 | 2 | 152 | 33 | 20 | 267 | 23.7 | 166.4 | 6739 |
| 24 | 278 | 1678 | | 1 | 52 | 3 | 4 | 589 | 0.6 | 0.8 | 677 |
| 25 | 1310.98 | | 80 | 2 | 151 | 38 | 20 | 233 | 27.2 | 180.5 | 5880 |
| 25 | 177.76 | 4855 | | 1 | 50 | 2 | 3 | 111 | 0.0 | 0.1 | 72 |
| 26 | 1310.98 | | 55 | 2 | 110 | 30 | 17 | 178 | 15.1 | 93.1 | 4639 |
| 26 | 177.76 | 3777 | | 1 | 43 | 10 | 4 | 1155 | 10.3 | 18.0 | 1524 |
| 27 | 133 | | 26 | 2 | 101 | 26 | 14 | 111 | 6.4 | 31.0 | 2253 |
| 27 | 111 | 24075 | | 1 | 29 | 4 | 4 | 133 | 0.1 | 0.2 | 252 |

Напочвенный покров (примеры пробных площадей), доминирующие виды

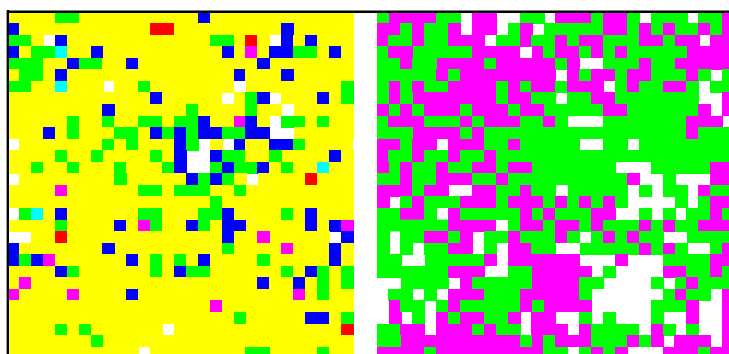




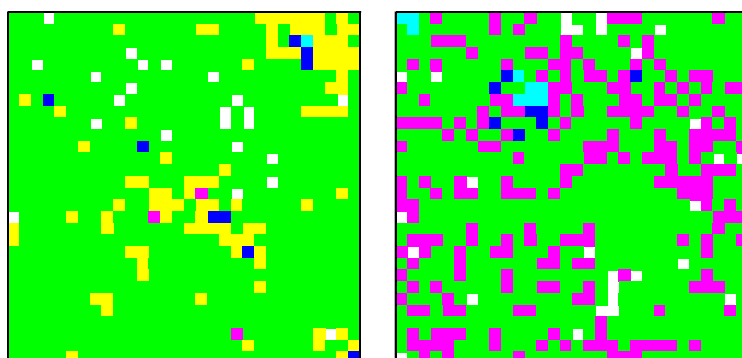
ПП 8, давность пожара 40 лет, разреженный старый древостой



ПП 4, давность пожара 40 лет, разреженный молодой древостой

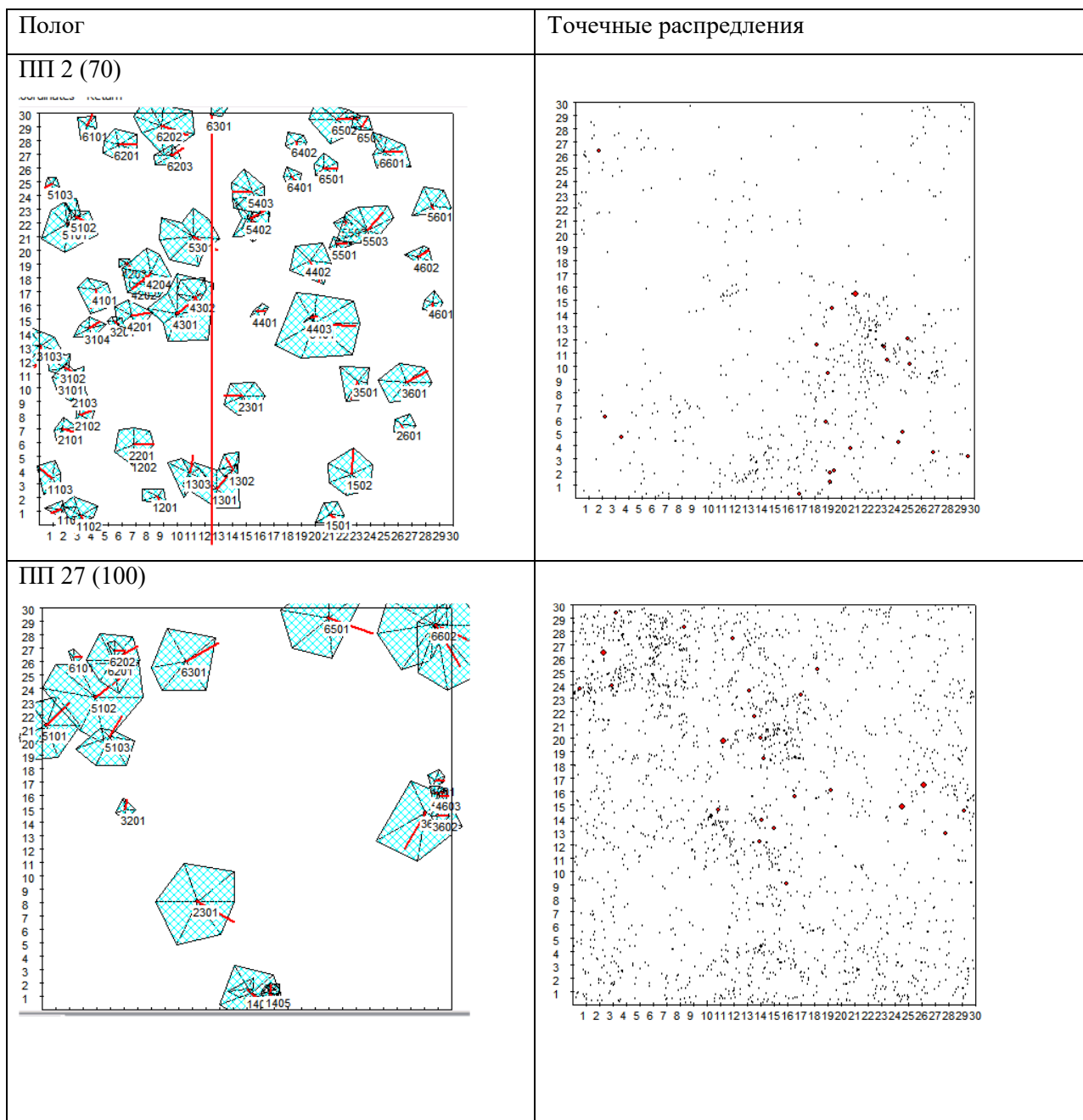


ПП 3, давность пожара 80 лет, сомкнутый старый древостой

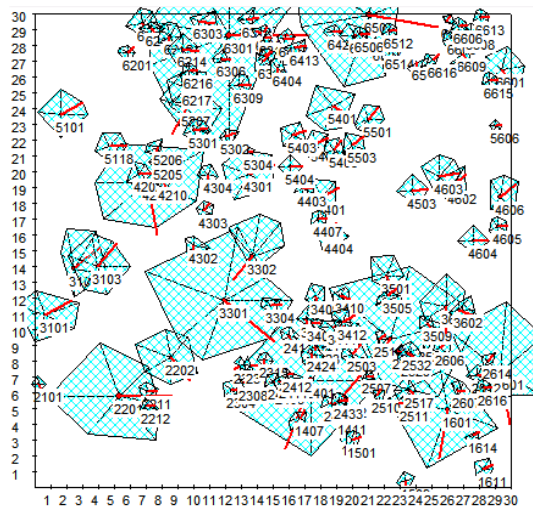


| Мохово-лишайниковый ярус | Травяно-кустарничковый ярус |
|--|---|
| ■ Postpirogenic species (<i>Polytrichum</i> spp) | ■ <i>Vaccinium mirtillus</i> |
| ■ <i>Cladina rangiferina</i> | ■ <i>Vaccinium vitis-idaea</i> |
| ■ Feathermosses | ■ <i>Calluna vulgaris</i> |
| ■ <i>Cladina stellaris</i> , <i>C. uncialis</i> | ■ Others |
| ■ <i>Cladina arbuscula</i> | |
| ■ Others | |

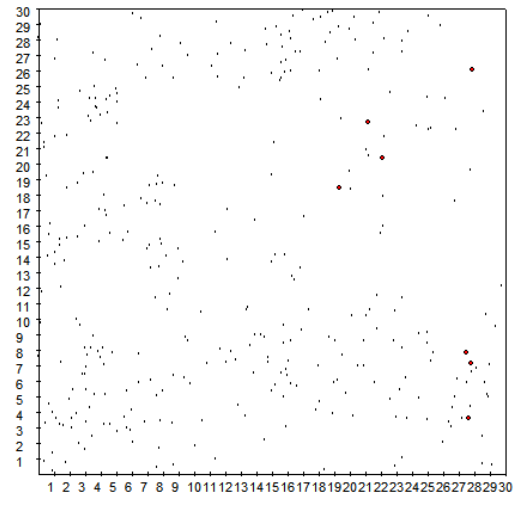
Древостой и подрост на пробных площадях, примеры. Возраст древостоя указан в скобках



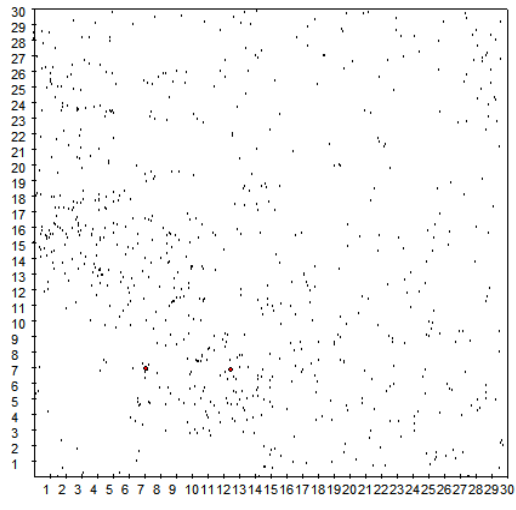
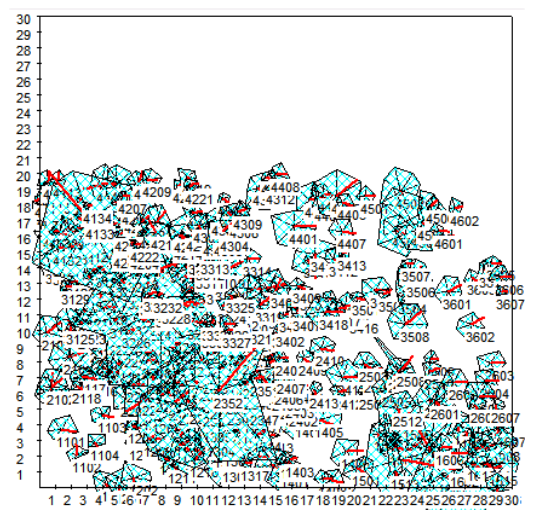
III 26 (100, 160, 250)



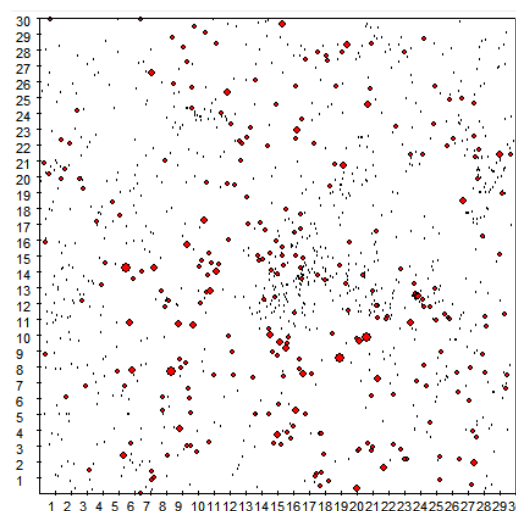
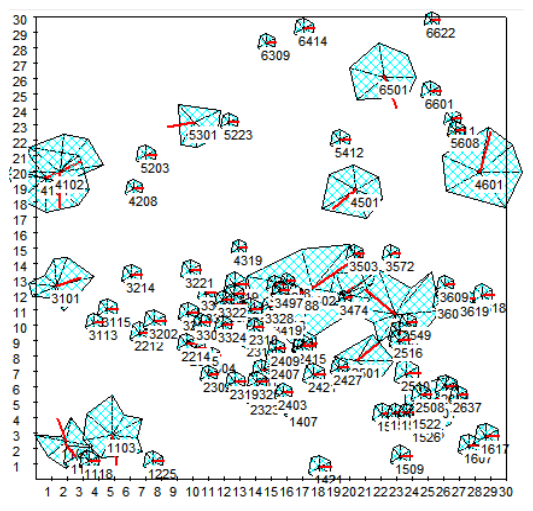
III



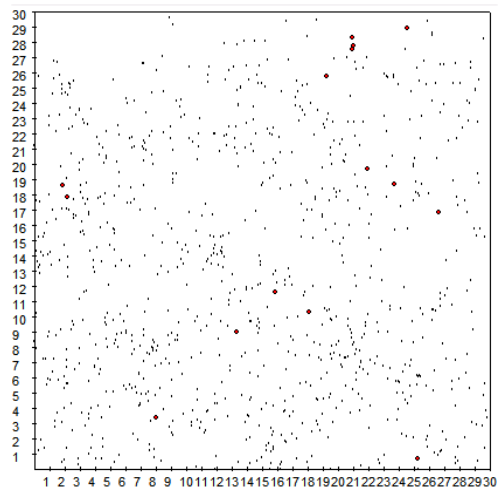
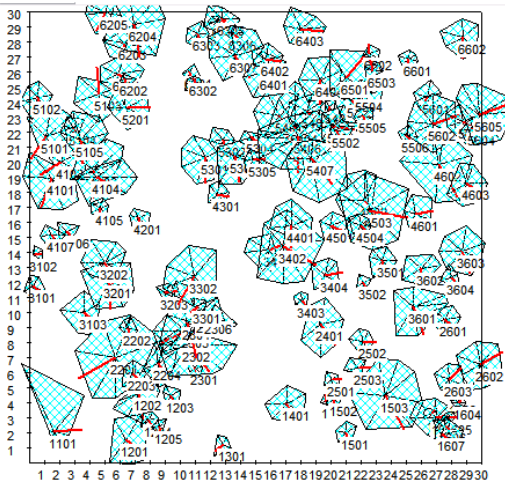
III 16 (100)



III 4 (70)



III 12 (50)



III 15 (100)

