

На правах рукописи



ЗАГИДУЛЛИНА Асия Тагировна

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

1.5.15. Экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург, 2021

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Научный руководитель

Кандидат биологических наук, доцент
Тиходеева Марина Юрьевна

Официальные оппоненты:

Шорохова Екатерина Владимировна,
доктор биологических наук, Институт леса – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук», ведущий научный сотрудник

Потокин Александр Федорович,
кандидат биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова», доцент

Ведущая организация:

Институт биологии – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»

Защита состоится «3» февраля 2022 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета 24.1.002.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2.

Тел. (812) 342-54-42, факс (812) 372-54-43,

Адрес электронной почты: dissovet.24100202@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук
<https://www.binran.ru/dissertatsionnyye-sovety/dissovet-02/>

Автореферат разослан « ____ » _____ 2021 г.

Учёный секретарь

диссертационного совета,
доктор биологических наук



Лянгузова Ирина Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы Знания о процессах и взаимодействиях, происходящих в лесных фитоценозах, являются необходимой основой для оптимального управления лесными ресурсами. В последние годы формулировки основных принципов управления экосистемами сместились с максимизации продукции древесины на приоритеты, связанные с сохранением их разнообразия и поддержания естественного развития. Главным принципом устойчивого самовоспроизводства признается сохранение основных параметров и процессов экосистем (Montreal Process, 1995). В условиях изменения климата становится актуальной оценка продукции сообщества в целом, которая не может быть выполнена лишь на основе традиционной таксации, т.е. без учета прироста и отпада активных фракций фитомассы (хвои, веток, напочвенного покрова) (Schlesinger & Lichter, 2001).

Производственная 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. Согласно А.С. Комарову (2004) изучение и моделирование структуры и динамики растительных сообществ обладает рядом особенностей, связанных со спецификой изучаемого объекта. Динамика сообществ носит вероятностный характер, поскольку случайные процессы играют существенную роль на всех этапах сукцессии. Необходимо учитывать иерархическую и пространственную организацию изучаемых объектов. Рост растений, взаимодействия между ними и возобновительный процесс определяются характером взаимного размещения и размерами. С геометрией сообщества связаны факторы, задающие внешние для растения изменения абиотической среды. Пространственная структура определяется, таким образом, сложной системой взаимодействия организмов между собой и средой обитания. Вместе с другими факторами она регулирует основные процессы, протекающие в сообществе – рост, развитие, отпад и возобновление автотрофных компонентов леса. При взаимодействиях между компонентами сообщества происходит перераспределение доступных для них ресурсов. Это ведет к изменению хода роста и отпада, что, в свою очередь, изменяет и пространственную структуру (геометрию) фитоценоза. Связь строения и динамики лесной экосистемы, таким образом, является двусторонней – пространственная структура определяет напряженность взаимодействий, а возобновление, прирост и отпад ее меняют (Грабарник, 2007). В этой связи геометрические параметры сообщества могут быть использованы для описания взаимоотношений между компонентами и состояния сообщества, так как определяют объем ресурсов, доступный для отдельных особей.

Понимание основных механизмов, регулирующих продукцию и уровень биоразнообразия 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). 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 производственной 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 в целом. 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 объёмом 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, 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. Результаты работы были использованы автором при разработке учебных пособий и технологий устойчивого лесопользования. Результаты исследования могут быть использованы в учебном процессе по дисциплинам «Устойчивое лесопользование», «Лесная сертификация», «Биогеоценология», «Фитоценология».

Положения, выносимые на защиту

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 определению 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.

Апробация результатов исследований Основные результаты работы обсуждались на различных российских и международных совещаниях и конференциях, начиная с 1998 года. Основной перечень включает: международный семинар «Роль девственной наземной биоты в современных условиях глобальных изменений окружающей среды: биотическая регуляция окружающей среды» (Петрозаводск, 1998); международные научные конференции IAVS – International Association of Vegetation Science" (Uppsala, Sweden, 1998), International Conference on the Inventory and Monitoring of Forest Ecosystems (Boise, Idaho, USA, 1998), всероссийский научный семинар «Жизнь популяций в гетерогенной среде» (Йошкар-Ола, 1998), международную конференцию «Проблемы ботаники на границе XX-XXI века» (СПб., 1998); молодежную научную конференцию «Актуальные проблемы биологии» (Сыктывкар, 1998); международные научные и научно-практические конференции «Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения», «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии» (Петрозаводск, 1999); международную конференцию «Экология таежных лесов» (Сыктывкар, 1999); международный научный симпозиум «Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris (CWD) in Boreal Forests» (Umea, Sweden, 1999); международную конференцию «Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии» (Петрозаводск, 2000); VII молодежную конференцию ботаников в Санкт-Петербурге (2000); серию международных научных конференций «Disturbance Dynamics in Boreal Forests: Restoration and anagement of biodiversity» (Kuhmo, Finland, 2000; Дубна, 2004); международный симпозиум «Экология и эволюция: новые горизонты» (Екатеринбург, 2019).

Публикации По теме диссертации опубликовано 18 печатных работ, из них 11 статей в российских и зарубежных изданиях, из Перечня ВАК – 7, в том числе, из баз Web of Sciences, Scopus – 3.

Личный вклад автора заключается в обосновании темы, определении целей и задач, организации и проведения исследований, выборе и обосновании методов и технологий сбора материала, обработке и анализе материалов, формулирование научных положений и выводов, публикации научных работ, докладах на конференциях и симпозиумах. Материалом для обобщения послужили личные полевые исследования автора, а также данные, собранные коллегами при совместных полевых работах.

Структура и объем работы Диссертация изложена на 171 страницах, состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложений. Работа проиллюстрирована 24 рисунками, содержит 21 таблицу и дополнительно 14 страниц приложений. Список литературы включает 279 наименований, из них 137 на иностранных языках.

Благодарности Автор выражает признательность к.б.н доц. Тиходеевой М.Ю. и Ястребову А. Б. за руководство работой, проф. д.б.н. Ипатову В.С., Василевичу В.И. и другим сотрудникам СПбГУ и БИН РАН за ценные замечания и советы, бывшим студентам и аспирантам кафедры Орешкину Д., Осипову Д., Купрюхиной М., Кушневской Е. и другим коллегам, участвовавшим в организации экспедиционных исследований и сборе полевых данных. Работа выполнена при поддержке грантов RSI, РФФИ, Фонла Нансена, Общества естествоиспытателей Санкт-Петербурга.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Основные направления изучения структуры и динамики лесных сообществ

Формирование бореальных лесов происходит под воздействием фоновых нарушений (пожары, рубки) (Bergeron et al. 2002; Kuuluvainen 2002). Верховые пожары и сплошные рубки способствуют формированию одновозрастных древостоев, тогда как следствием повторяющихся низовых пожаров является мультимодальное возрастное распределение деревьев (Zackrisson et al., 1995; Angelstam & Kuuluvainen, 2004), соответствующее относительно разновозрастным древостоям (Зябченко, 1984).

Сухие лишайниково-зеленомошные сосняки подвержены частым низовым пожарам (Zackrisson 1977; Санников, Санникова, 1985; Листов, 1986; Кулешова и др., 1996; Gromtsev, 1996, 2002). При низовом пожаре происходит выгорание напочвенного покрова, молодого подроста, сгорает и минерализуется подстилка, что способствует интенсивному послепожарному возобновлению сосны (Санников, 1992; Linder, Elfving, Zackrisson, 1997, Oleskovand Sahlen 2000, Hille and Ouden, 2004, Дымов, 2007, Dymov et al. 2014). Общий ход постпирогенной восстановительной сукцессии напочвенного покрова ранее был описан в литературе (Ипатов и др. 1995; Самойлов, Ипатов, 1995; Gorshkov, Bakkal, 1996; Горшков и др. 2000; 2005, 2007, 2009, 2012). Однако, качественное описание хода сукцессий не объясняет причин динамики растительности. В этой связи актуальны исследования, направленные на изучение функционирования фитоценозов. 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 возобновление, а состав и строение подкроновой растительности связаны с пологом (Маслов, 1986, 2002; 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). 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). Степень измененности среды растениями может быть различна, поэтому для количественного описания взаимодействий необходим показатель, характеризующий интенсивность трансформации факторов среды (Загидуллина, 1999).

Особенности сложности представляет изучение структуры полога и ее формирования: основная трудность состоит в оценке неравномерности освещенности, характеристике роста крон (Aakkala et al., 2015) и продукции фитомассы. Более половины углерода сообщества и большая 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 продуктивности сообщества в целом (Казимиров и др. 1971), 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). Такие модели, как правило, основаны на аллометрических зависимостях между некоторыми таксационными показателями (диаметр ствола (DBH), высота, размеры кроны и др.) и фитомассой разных фракций и частей деревьев (Уткин и др. 1985, 1996; Усольцев и др., 2007; Forrester et al., 2017). В связи с нелинейностью связей для описания подобных зависимостей используют степенную функцию, приведенную логарифмированием к линейному виду (Курбанов, 2003; Уварова, 2006; Усольцев и др., 1985, 2017 и др.)

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. Получение данных для характеристики активной фитомассы – трудоемкая задача, в связи с чем такие материалы фрагментарны и для исследуемого региона практически не представлены. 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

Природные условия района исследований Районы исследований расположены в средней и южной части Республики Карелия (61°51'N, 31°12'E, 61°34'N, 31°48'E, 62°16'N, 34°00'E). Климат умеренно континентальный с чертами морского. Основная часть исследований выполнена в пределах Северо-Приладожского округа средней тайги (Александрова, Юрковская, 1989) Карело-Кольского района. Район располагается в восточной части Балтийского щита и характеризуется повсеместным распространением кристаллических пород докембрийского возраста. В пределах округа абсолютные высоты 70 – 100 м. Плотность водотоков и озер относительно высока. Рельеф ландшафта плоско-волнистый. Преобладают озерно-ледниковые и зандровые равнины, сложенные разнозернистыми и галечными песками. Местами встречаются равнины на озерно-ледниковых глинах и морене, а также вытянутые моренные холмы (озы). Возвышенные и сухие местности заняты, как правило, сосняками брусничными и черничными. В пониженных и влажных местностях произрастают ельники черничники, березняки разнотравно-черничные, сосняки кустарничково-сфагновые и березняки травяно-таволговые. Для сухих песчаных участков характерны сосняки лишайниковые и лишайниково-зеленомошные (Исаченко, 1995; Громцев, 2008). В автоморфных условиях на рыхлых четвертичных отложениях распространены подзолистые почвы, на коренных породах – слаборазвитые, при дополнительном увлажнении – болотно-подзолистые почвы, в гидроморфных условиях – болотные (Бахмет и др. 2017).

Методика полевых работ Данные были собраны в лишайниково-зеленомошных сосняках, произрастающих на флювиогляциальных песчаных отложениях на подзолах иллювиально-железистых. Пробные площади (ПП) были заложены на участках с древостоями естественного происхождения (состав 10С, класс бонитета IV) 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. ПП представляли как условно-одновозрастные древостои 35-50, 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 указывался возраст старшего поколения). Давность нарушения (пожара) составляла 6, 25, 40, 55 и около 80 лет). В пределах полосы до 10 м вокруг ПП были измерены координаты стволов всех деревьев и их диаметр на высоте 130 см (DBH) (3110 экз.). Для

деревьев в пределах ПП были измерены координаты, ДВН, высота положения, горизонтальная и вертикальная проекции кроны, возраст (с помощью приростного бура) (всего описано 3240 экз.). Для подростка были измерены возраст, диаметр у корневой шейки и высота (10702 экз.). 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 подростка сосны в возрасте от 2 до 140 лет (31 экз. деревьев и 64-подроста) производились промеры параметров ветвей, приростов и взвешивание компонентов фитомассы (Тиходеева, 1993). Продуктивность доминантов напочвенного покрова исследовалась с помощью 80 пробных укосов (для мохово-лишайникового яруса - по 100 см², для кустарничков - по 0.1 м²) (Андреева и др. 2002), коэффициенты для перевода частоты доминирования видов напочвенного покрова в проективное покрытие были получены на 1000 пробных площадках 0.1 м². Распределение опада под кронами было исследовано 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).

Методы анализа данных Для автоматизации работы с данными программными средствами и средствами баз данных была разработана специальная структура для их хранения и обработки. Для обработки полевых данных, создания баз данных, расчетов автором были разработаны специальные программы. Для оценки степени трансформации факторов среды в конкретной точке пространства сообщества, была введена концепция ценогической напряженности, позволяющая оценить степень трансформации экологических факторов на базе геометрии сообщества (Загидуллина, 1999; Zagidullina, 2000). Один из основных компонентов ЦН - показатель трансформации светового режима кронами (затенение) оценивается нами как сумма угловых проекций крон окружающего полога без учета их взаимного перекрытия. Учитывались кроны, находящиеся не далее 10 м.

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

Оценка ширины крон деревьев, растущих за пределами пробной площади, производилась по специальной модели. Затенение другими частями кроны дерева, на котором произрастает ветка, рассчитывалось аналогично, но с учетом углового размера собственной кроны дерева, измеренного относительно конца исследуемой ветки. Выживаемость подростка была рассчитана как число особей подростка определенного возраста, произрастающих на покрытии одного из видов напочвенного покрова, отнесенное к общей учтенной площади данного вида напочвенного покрова (число подростка пересчитано на 10 м²). Для анализа пространственной организации древостоя и подростка использовался метод, базирующийся на К-функции (Ripley, 1976; Ripley, 1981; Грабарник. 2015) - он позволяет определить характер точечных распределений и исследовать их взаимодействие. Стандартные статистические расчеты были выполнены с помощью пакета R и SPSS 16. Для исследования взаимосвязи строения напочвенного покрова с факторами среды применены методы ординации и градиентного анализа в многомерном пространстве. Нами использованы анализ соответствий (СА, DCA) и канонический анализ (ССА и DCCA). Для описания связей между различными параметрами деревьев (морфометрические и компоненты активной фитомассы) построены аллометрические модели вида $y = b_0 \cdot x^{b_1} + e$ (модели получены и представлены в линейном виде $\log(y) = b_0 + b_1 \log(x) + e$). Для моделирования зависимостей параметров кроны с ЦН и

морфометрическими показателями деревьев применялась обобщенная линейная модель со смешанными эффектами (GLMM). Подбор обобщенных моделей производился на основе информационного критерия Акаике (AIC), линейных – коэффициент детерминации (R^2).

Глава 3. Продукционная и 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). При анализе пространственного размещения деревьев в условно-одновозрастных сосняках показано, что с увеличением возраста древостоя пространственное точечное распределение деревьев сосны в пределах поколения смещается от группового (в 30-50 лет) к случайному, и впоследствии - к регулярному (в сомкнутых древостоях старше 100 лет). Это соответствует данным Kenkel (1986), показавшим, что в формировании древостоев большую роль играют конкурентные взаимодействия, ведущие к появлению разреженного распределения особей 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 случайный вид. В более старых древостоях пространственное расположение центров крон полога в диапазоне нескольких метров более разреженное относительно паттерна стволов из-за перераспределения ассимилирующего аппарата в пространстве (Рис. 1). В расположении стволов это отражается по мере роста древостоя - деревья с маленькими, узкими и/или чрезмерно асимметричными кронами рано отмирают, что приводит к более разреженному размещению деревьев в пространстве. Наши результаты подтверждают ранее выполненные исследования об изменении плотности и расположения древостоя (Young, Perkocha, 1994; Vacciano et al., 2011). В разновозрастных насаждениях распределение древостоя носит смешанный характер – в радиусе несколько метров распределение стволов и центров масс крон имеет разреженный вид, а при увеличении масштаба – случайный или групповой.

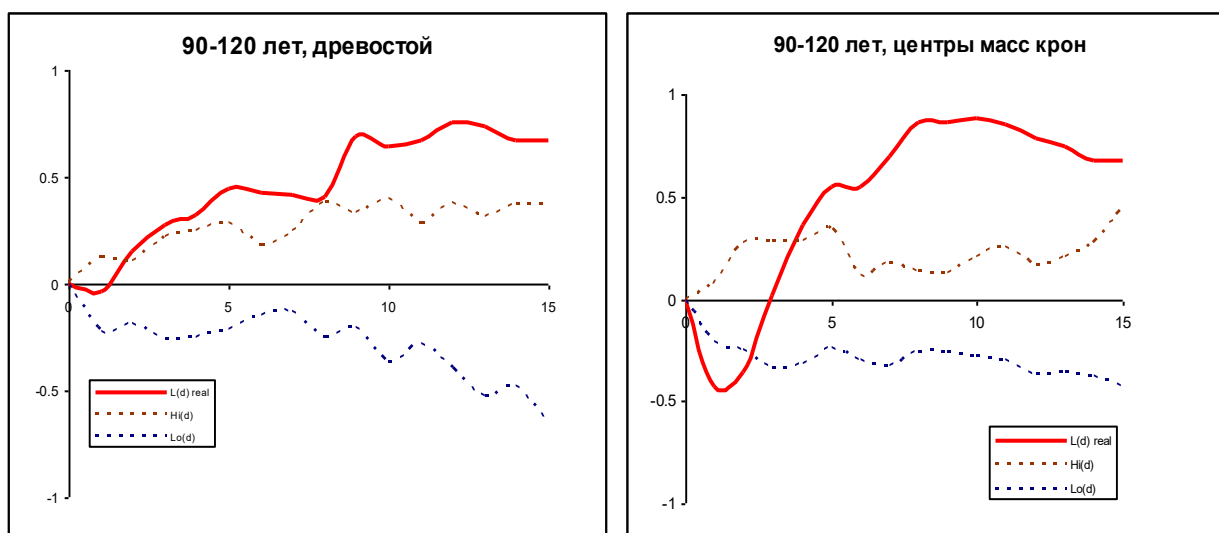


Рис. 1. Результаты анализа функции $\Delta L(d)$ для распределений особей в условно-одновозрастных древостоях. Жирная линия показывает пространственное распределение деревьев на разных дистанциях. По оси X – дистанция (d), по оси Y – $\Delta L(d)$. Пунктиром показана область принятия нулевой гипотезы о случайности точечного процесса..

Рисунок возобновления, формирующегося на месте сплошных вырубок, имеет случайный или групповой характер, что связано с существующей на момент поселения проростков

неоднородностью субстрата и почвенного покрова. В зрелых и старых одновозрастных древостоях возобновление малочисленно, и его распределение носит случайный характер. Численность подроста под пологом таких древостоев низка, а пространственные распределения древостоя и подроста связаны отрицательно (Рис. 2). В разновозрастных сосняках, а также под пологом древостоев с низким запасом, возобновление многочисленно, оно характеризуется высокой пространственной гетерогенностью и в значительной мере приурочено к деревьям старшего поколения (Рис 3).

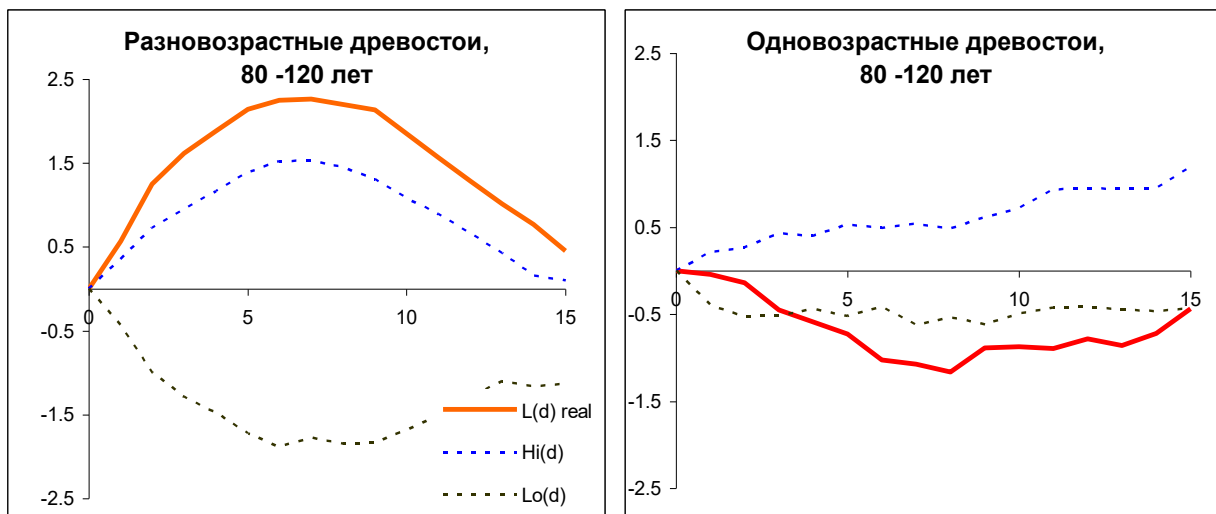


Рис. 2 Результаты анализа функции $\Delta L_{12}(d)$ - зависимости между распределениями взрослого древостоя (старшее поколение) и возобновления (подрост и 2 ярус) на ПП с разной возрастной структурой древостоя. По оси X- дистанция (d), для которой устанавливается характер распределения, по оси Y- $\Delta L_{12}(d)$. Пунктиром показана область принятия нулевой гипотезы о случайности точечного процесса.

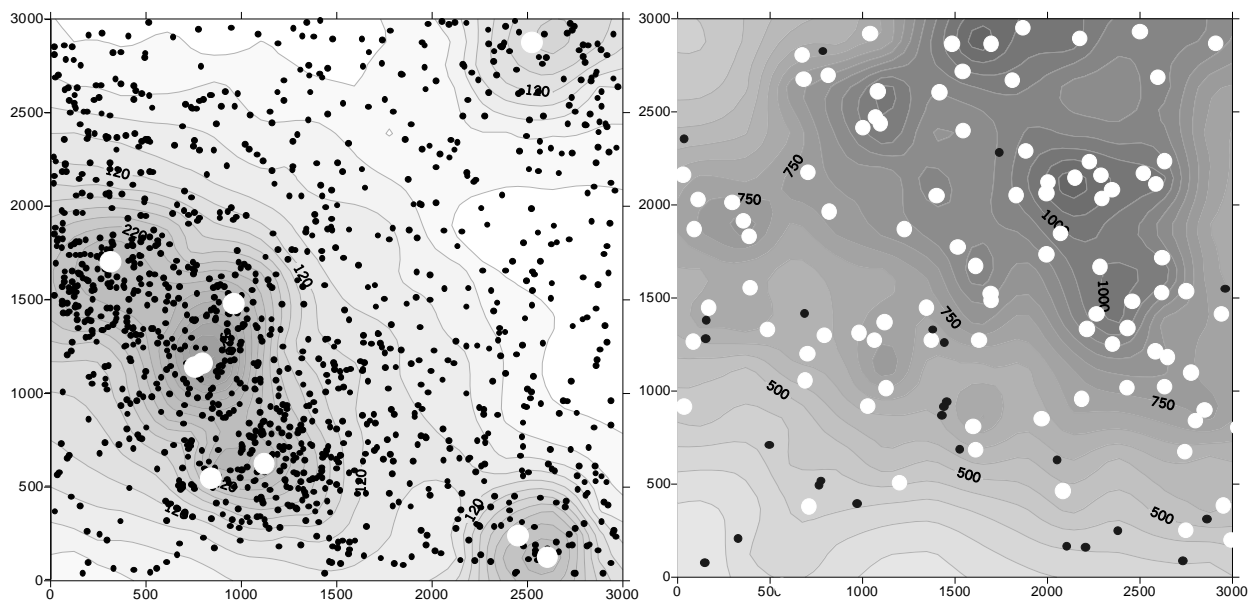


Рис. 3 Пространственное распределение возобновления в разновозрастном (слева) и в условно-одновозрастном сосняке с высоким запасом (справа). Заливкой показано затенение на уровне почвы (суммарная угловая проекция полога), создаваемая старшим поколением древостоя (возраст 80-120 л).

Молодой подрост в наибольшем количестве появляется при низких и средних значениях ЦН крон старшего поколения (рядом с краями крон). Требования подроста к освещенности по мере его роста увеличиваются, что находит отражение в неэкспоненциальной форме связи между скоростью роста особей и ЦН, создаваемой старшим поколением.

При анализе механизмов формирования скоплений возобновления было выдвинуто предположение о вероятном совместном действии нескольких факторов. Под крупными деревьями постоянно пополняется запас семян, что создает условия для появления новых особей. Под пологом крон под влиянием микронарушений формируется особый напочвенный покров с разреженным покрытием *Cladonia rangiferina*, на котором возможно поселение подростка, что может быть важным для возобновления на поздних стадиях сукцессии, когда в напочвенном покрове между крон начинают доминировать зеленые мхи. Разреженный древостой, возможно, способствует лучшему выживанию возобновления, т.к. снижает вероятность заселения майского хруща по сравнению с открытыми участками (Лесная энтомология, 2006). Условия для возобновления, таким образом, лучше в пространственно гетерогенных разновозрастных древостоях, чем под пологом сомкнутых условно-одновозрастных лесах с высоким запасом. Видимо, в этой связи разновозрастные старые сосняки, не выгоравшие в течение длительного времени могут самоподдерживаться путем формирования пятен возобновления (Steijlen & Zackrisson, 1986; Zackrisson et al., 1995).

Продукционные показатели древостоя Важнейшим показателем продукционного процесса является характер развития и функционирования активных фракций фитомассы (ФМ) кроны – ветвей и ассимиляционного аппарата. Таксационные сведения по основным типам пробных площадей представлены в табл.1. На основе данных, полученных на модельной выборке деревьев и подростка, построены аллометрические модели, связывающие морфометрические параметры (ДВН, высоту дерева, размеры крон) и показатели ФМ крон на уровне отдельных деревьев (Табл. 2). Эти модели были использованы для оценки суммарных показателей ФМ крон для древостоя и подростка, 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 подростка (до 2 м высотой) - до 1 т*га⁻¹. Нетто-продукция хвои составляет 100-400 кг*год⁻¹*га⁻¹.

Таблица 1. Таксационные сведения по пробным площадям (выборочно)

<i>N</i> пробной площади	Время после пожара	Возраст когорт	<i>N</i> подрост та, экз/га	Поко ление	<i>N</i> деревьев, экз/га	Средний диаметр , см	Средняя высота, м	Запас древесины, м ³ *га
3	80	55-80, 140-160	111	2/1	478/433	4/25	4.99/19.6	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	25.8/43
17	55	<=35-55, 80-120	6533	2/1	3300/311	4/16	4.25/11.6	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	18.3/93.1
27	26	90-120, 150-180	24078	2/1	133/111	4/26	4.31/13.7	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	4.5/11.3	59.8/28.6

Минимальные показатели ФМ веток и хвои характерны для недавно горевших древостоев 50-100 лет, 2 ярус и подрост в которых уничтожен пожаром, максимальные – для сомкнутых

условно-одновозрастных древостоев 70-100 лет и разновозрастных 140-250 летних древостоев). 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 (Рис. 4).

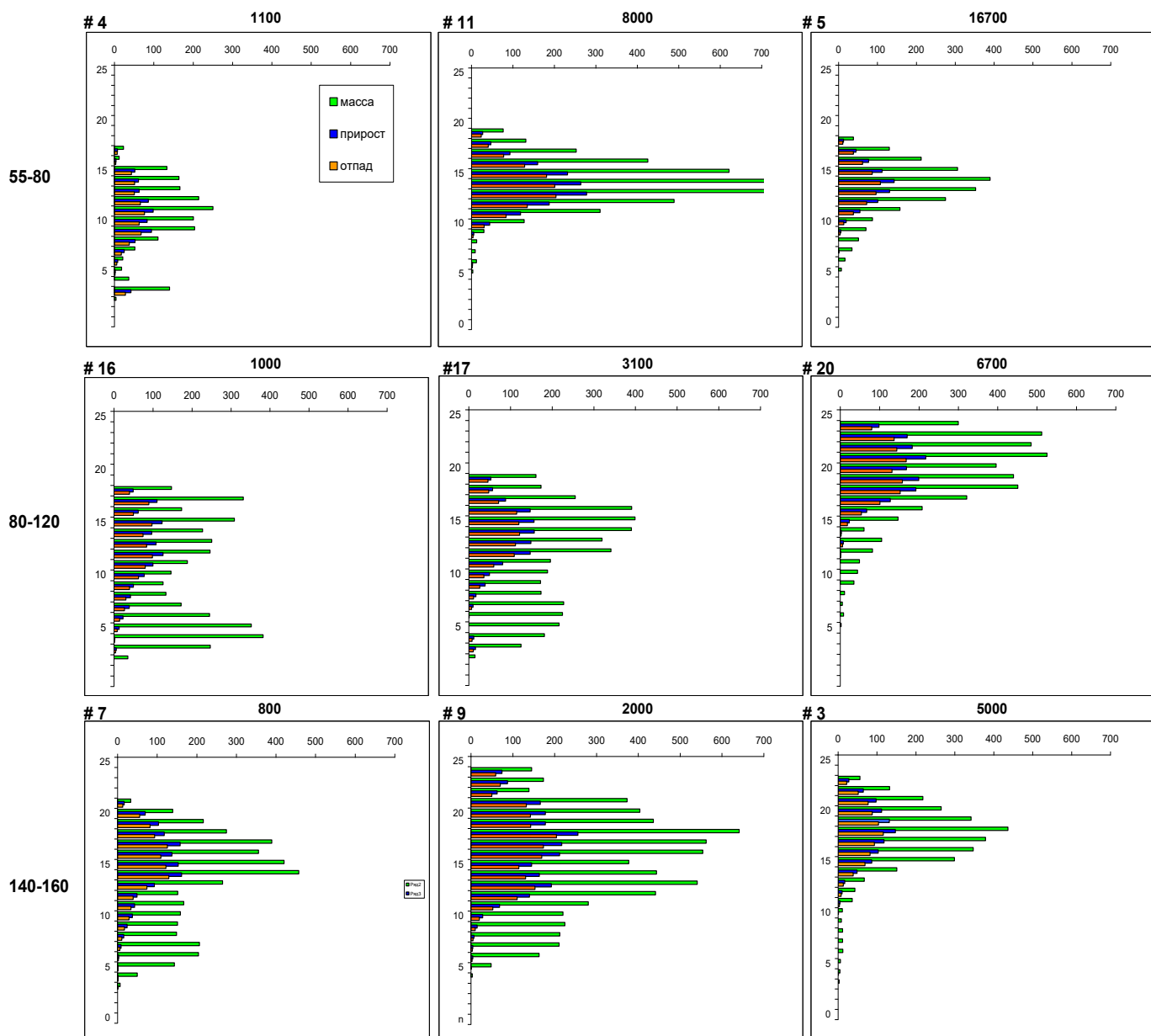


Рис. 4. Распределение по высоте (ось Y) сообщества воздушно-сухой суммарной массы хвои (кг) (зеленая заливка), ее прироста ($\text{кг}\cdot\text{год}^{-1}$) (синяя заливка) и отпада ($\text{кг}\cdot\text{год}^{-1}$) (по оси X). Над каждым графиком указан номер ПП (Табл. 1), плотность древостоя старшего поколения, $\text{экз}\cdot\text{га}^{-1}$, слева от графика – класс возраста. В правой колонке – сомкнутые одновозрастные древостои, слева и в центре – разреженные, со 2м ярусом (25-80 лет).

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 (Рис. 5) При исследовании соотношения фракций ФМ в древостоях разных классов возраста показано, что в молодняках доля крон составляют 60-70 % от общей надземной ФМ. 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 %. В разновозрастных многоярусных сообществах доля ФМ крон и хвои свыше 50-% сохраняется и после 50 лет.

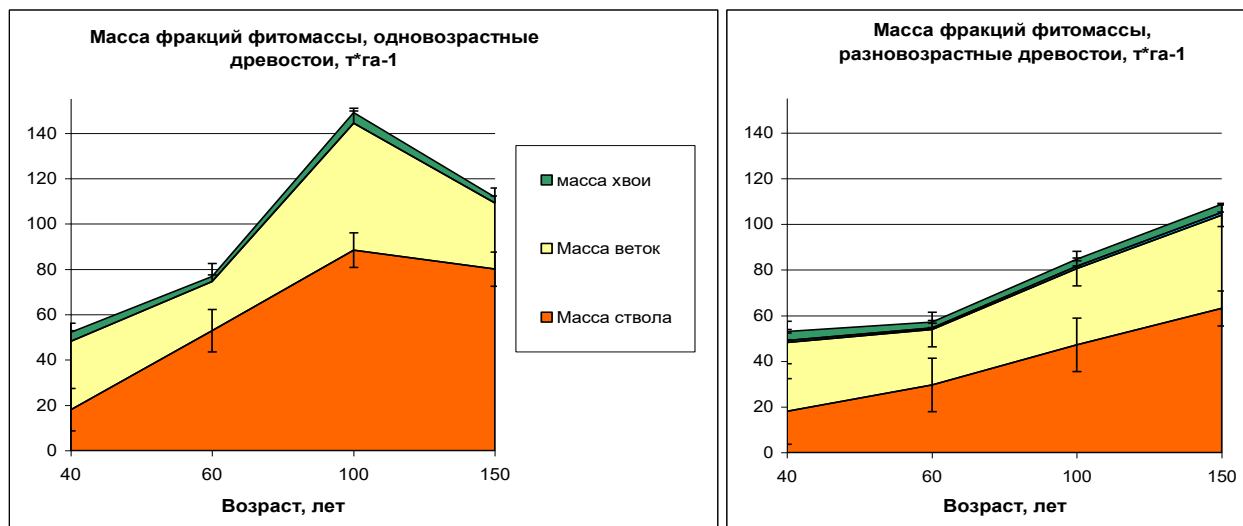


Рис. 5 Соотношение фракций фитомассы в одновозрастных и разновозрастных древостоях (для несомкнутых молодняков (40 л) указаны усредненные значения фитомассы). По оси X приводится медианный возраст старшего поколения древостоя.

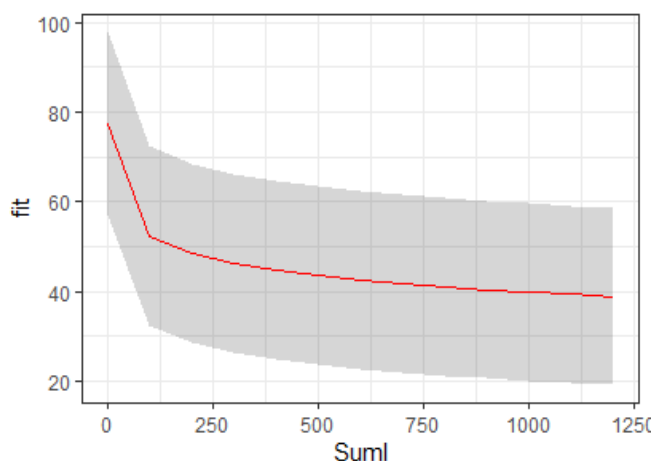
Наибольшая доля ФМ крон от общей надземной ФМ реализуется в молодняках и в разновозрастных древостоях старше 70 лет (Рис. 5). В разновозрастных древостоях старше 70 лет при длительном отсутствии пожаров ФМ крон распределяется по профилю сообщества более равномерно как за счет более обширных и протяженных по высоте крон, так и в результате формирования подчиненных ярусов древостоя и подроста. В ходе взаимодействий внутри полога пластичность роста ведет к формированию несимметричных крон (Vincent, Nagja, 2008), 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.

Таблица. 2. Характеристика аллометрических зависимостей для логарифмированных продукционных параметров подроста от высоты особи (показатели логарифмированы) и зависимостей продукционных показателей модельных деревьев (Y) от диаметра (по x), вида $\ln(Y) = b_0 + b_1 \cdot \ln(x) + e$.

Зависимый показатель $\ln(Y)$	b_0	b_1	R^2	Std. Error
Подрост				
Масса хвои, г	2.81	1.68	0.923	0.823
Масса прироста хвои, г	1.977	1.466	0.890	0.88
Масса отпада хвои, г	1.625	1.543	0.902	0.869
Деревья				
Общая масса хвои, кг	-4.488	0.640	0.962	1.097
Прирост хвои, кг	-2.135	0.282	0.957	0.521
Отпад хвои, кг	-1.683	0.224	0.961	0.389
Масса скелета кроны, кг	-72.412	8.243	0.903	23.384
Прирост веток, кг	-1.624	0.297	0.901	0.854
Отпад веток, кг	-0.269	0.032	0.8	0.139

Влияние ценотической напряженности на древостой и подрост. Показано, что основные морфометрические признаки деревьев и подроста – объем кроны, диаметр ствола и средняя скорость роста сильно связаны с суммарной ценотической напряженностью, создаваемой пологом окружающего древостоя (Загидуллина, 1999). Для данных параметров построены модели, включающие в качестве предикторов возраст дерева и показатель затенения, которые позволяют количественно описать связь размерных характеристик деревьев с параметрами окружающего полога ($R^2 \sim 0.7$).

Анализ развития различных частей кроны потребовал использования 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 предикторов: DBH, возраста дерева, высоты прикрепления ветки и ценотической напряженности, оцененной относительно координат верхушки ветки, включающей угловые проекции как окружающего полога, так и собственной кроны. Эта связь для μ 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 интерцепт 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 ценотической напряженности (ЦН) и отклика мы использовали логарифмическую форму связи для данного предиктора (Рис. 4). Выбор оптимальной модели осуществлялся с помощью критерия Акаике (AIC). Улучшить качество модели позволила экспоненциальная связь дисперсии и ковариаты (VC): $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2 \times e^{2\delta \times VC_i})$, где $VC = DBH$.



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

Предиктор	β	Std.Er	DF	t-value	p
Intercept	28.013	5804	11862	4.826	0
DBH	5.542	0.292	1007	18.986	0
высота ветки	-0.066	0.002	11862	- 0.680	0
Лн(ЦН)	-5.511	0.308	11862	-17.892	0
возраст	1.064	0.132	1007	8.057	0

Рис. 6. Предсказанные значения длины ветки (fit) в зависимости от ЦН для фиксированных возраста и DBH. Серым показана стандартная ошибка.

Глава 4. Строение и продуктивность напочвенного покрова и возобновления

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* (*Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum* и др.), слоевища бокальчатых кладоний, далее появляются кустистые лишайники (*Cladonia uncialis*) которые, в свою очередь, сменяются синузиями зелёных мхов (*Pleurozium shreberi*, *Dicranum polysetum*) и кустистых лишайников (*Cladonia arbuscula*, *C. mitis*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*). 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. 7). В разновозрастных сосняках и под пологом древостоев с низким запасом древостоя ($<100 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$) 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.

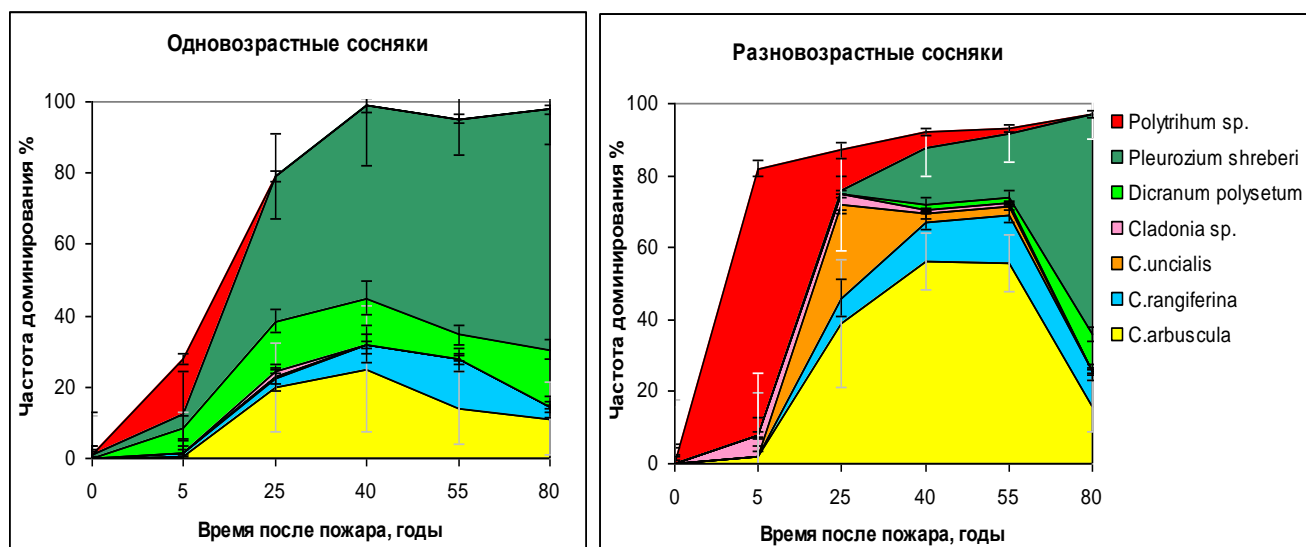
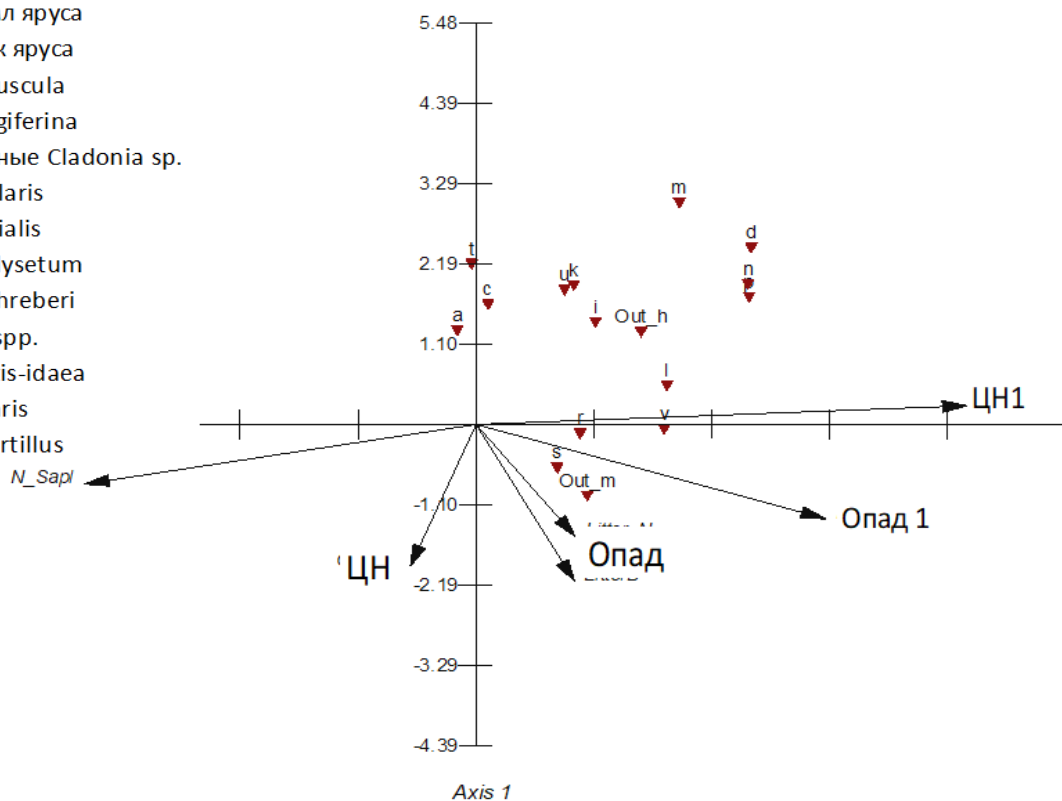


Рис. 7 Средние обилия (по оси Y) видов мохово-лишайникового яруса в ходе послепожарного восстановления (лет, по оси X).

Чтобы выявить причины формирования различий в ходе восстановления напочвенного покрова, был выполнен его многомерный анализ при фиксированном значении давности пожара (55 лет). На основании результатов DCCA были выделены наиболее важные из локальных факторов (Рис. 8). К ним относятся основные компоненты ценотической напряженности (ЦН): угловая проекция полога старших поколений древостоя, масса опада веток, корки и хвои, угловая проекция полога древостоя в целом. Вариация напочвенного покрова по первой оси DCCA (24 %) определяется, прежде всего, влиянием затенения господствующими ярусами древостоя (ЦН). Максимальные положительные нагрузки на эту ось имеют теневыносливые виды – *Pleurozium shreberi*, *Dicranum polysetum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Dicranum scoparium*. Отрицательные нагрузки имеют светолюбивые виды – *Calluna vulgaris*, *Cladonia arbuscula*, *Cladonia stellaris* а также виды, поселяющиеся на нарушениях (*Polytrichum* sp., *Cladonia uncialis* и др. виды *Cladonia* sp.).

Среднее обилие данных видов на градиенте угловой проекции полога древостоя показано на рис. 9. Вторая ось DCCA в большей степени отражает влияние древесного опада. Наиболее велик вклад опада веток и корки (как старшего поколения, так и общий), а также проекции кроны полога древостоя, с которой очевидно связана масса опада. С увеличением количества опада возрастают частоты “отсутствия мохово-лишайникового яруса”, *Cladonia rangiferina*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Cladonia stellaris*. Отрицательно реагируют на опад все пионерные виды, а также зеленые мхи. При давности пожара 55 лет влияние древостоя достоверно для всех доминантов напочвенного покрова (для угловой проекции полога $\eta^2 = 0.11 - 0.44$, для опада: $\eta^2 = 0.10 - 0.42$ при $p < 0.01$).

- Условные обозначения**
- out_m** Отсутствие мл яруса
 - out_h** Отсутствие тк яруса
 - A** *Cladonia arbuscula*
 - R** *Cladonia rangiferina*
 - T** Послепожарные *Cladonia* sp.
 - S** *Cladonia stellaris*
 - U** *Cladonia uncialis*
 - D** *Dicranum polysetum*
 - P** *Pleurozium shreberi*
 - K** *Polytrichum* spp.
 - V** *Vaccinium vitis-idaea*
 - C** *Calluna vulgaris*
 - M** *Vaccinium mirtillus*



Vector scaling: 9.59

Рис 8. Результаты DCCA для локальных частот видов напочвенного покрова (при давности последнего низового пожара 55 лет). Обозначения факторов: угловая проекция полога всех деревьев (ЦН), угловая проекция полога старшего поколения (ЦН1), масса опада корки и веток старшего поколения Опад 1), локальная плотность подроста (*N_Sapl*), масса опада хвои (опад), масса опада веток и корки.

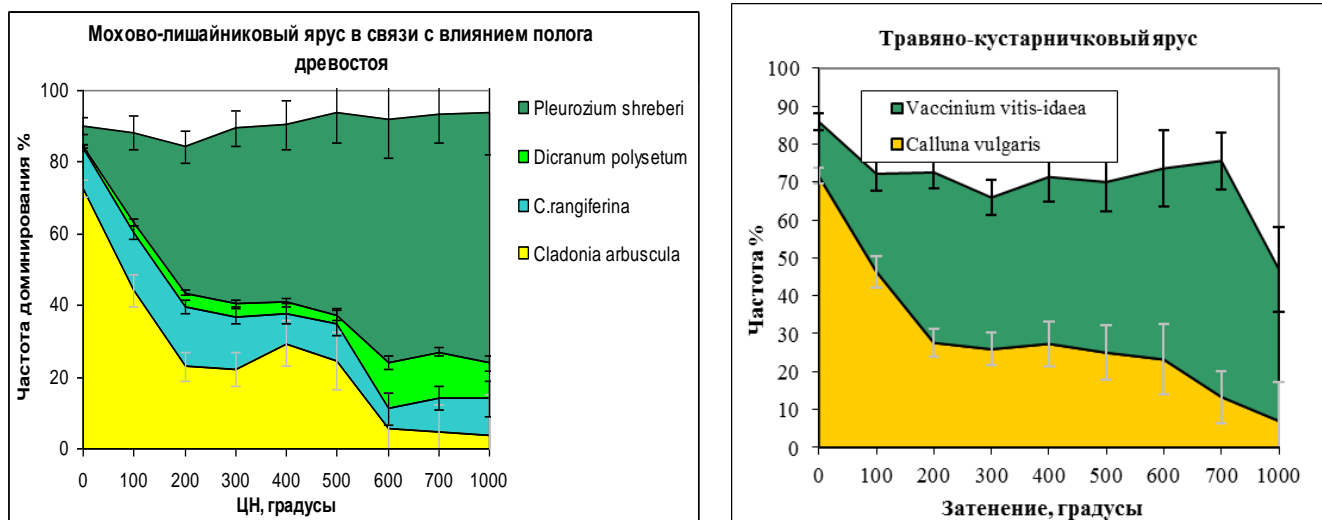


Рис. 9. Среднее обилие видов напочвенного покрова при давности низового пожара 55 лет на градиенте затенения древостоем старших поколений (в градусах, по оси X).

Воздушно-сухая фитомасса напочвенного покрова лишайниково-зеленомошных сосняков колеблется в пределах $7 - 12 \text{ т*га}^{-1}$ (без учета только что сгоревших сосняков, где напочвенный покров уничтожен пожаром). Основная доля фитомассы (около 90 %) напочвенного покрова формируется за счет мохово-лишайникового яруса, тогда как продукция травяно-кустарничкового яруса не столь значительна ($0.2-1.8 \text{ т*га}^{-1}$). Основную надземную фитомассу восстановленного после пожара напочвенного покрова образуют доминанты – *Pleurozium*

shreberi, *Cladonia arbuscula* и *Cladonia rangiferina*. Удельная продуктивность и содержание углерода в тканях основных доминантов мхов и лишайников сопоставимы (около 50 %), однако, в тканях зеленых мхов содержание азота (1 и 0.4 %) и фосфора (0.07 и 0.03 %) в 2 раза выше, чем у кустистых лишайников. Зеленые мхи содержат значительно больше калия и зольных элементов. Наибольшее содержание водорастворимых органических соединений характерно для позднесукцессионных *Pleurozium shreberi* и *C. stellarils*. Остатки мхов и кустистых лишайников (в особенности – *Pleurozium shreberi* и *Cladonia rangiferina*) содержат большое количество физиологически активных компонентов, ингибирующих развитие организмов-деструкторов, вследствие чего процессы разложения их отмершей части замедляются (Токарева, Прокушкин, 2012). В этой связи мхи и некоторые лишайники являются, с одной стороны, важным источником элементов минерального питания, с другой – способствуют формированию подстилки: наиболее мощная подстилка формируется под пологом сомкнутых древостоев с преобладанием *Pleurozium shreberi* (мощность до 8 см).

Факторы, определяющие численность и структуру возобновления Прохождение низового пожара инициирует вспышку возобновления. Спустя 30-40 лет в спелых условно-одновозрастных древостоях поселение новых особей прекращается, а численность подроста значительно снижается. В разновозрастных сосняках поселение подроста продолжается в течение довольно длительного времени после нарушения. Поэтому между сообществами с разным запасом древостоя и возрастной структурой обнаруживается существенное различие в количестве подроста младших классов возраста (Рис. 10).

Высокий запас древостоя ($>100\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$) и тип возрастной структуры древостоев старше 50 лет оказывают схожее влияние на численность молодого подроста. Совместное влияние предикторов “давность пожара” и “запас древостоя”, равно как “давность пожара” – “тип возрастной структуры” определяют значительную долю вариации плотности подроста ($\eta^2 = 0.60\text{--}0.80$).

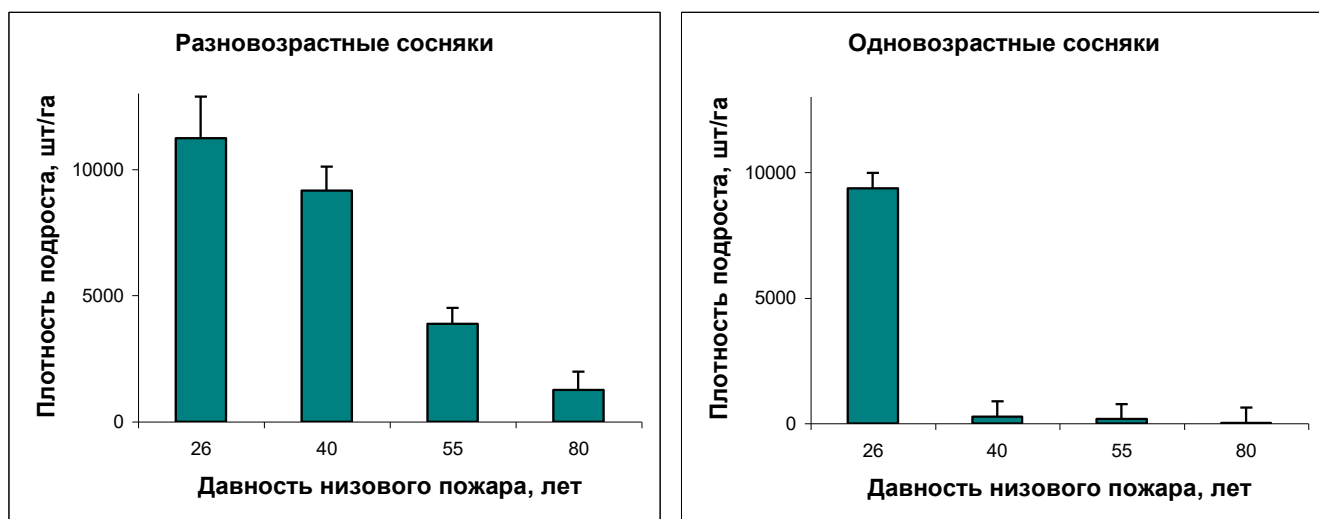
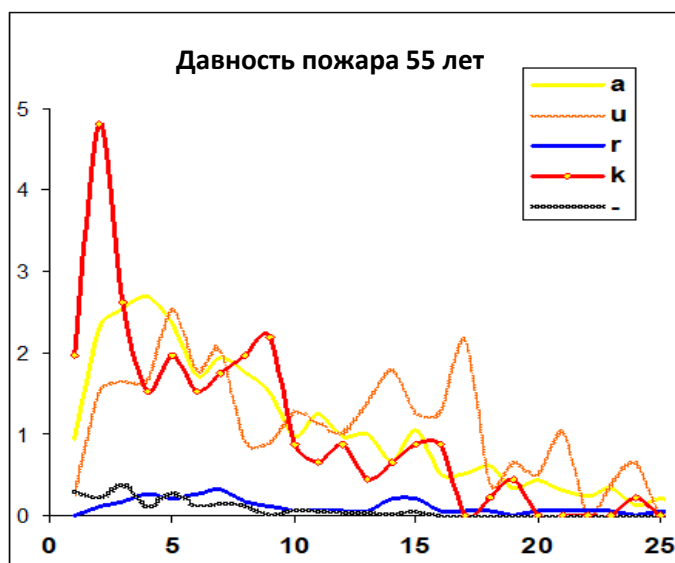


Рис. 10. Средняя численность подроста (по оси Y) в связи с давностью пожара (по оси X) в древостоях с разной возрастной структурой.

Различие хода возобновления в условно-одновозрастных и разновозрастных сосняках может быть обусловлено разницей в возможности поселения проростков. Нами (Zagidullina, Tikhodeeva, 2006) вслед за (Кощев, 1950; Бузыкин, 1965; Зворыкина, 1969; Санников, 1984; Ипатов, Голубицкая, 1987; Толпышева, Малышева, 1988) показано, что на локальном уровне субстрат и напочвенный покров оказывают на этот процесс решающее влияние. Получены количественные характеристики, отражающие интенсивность поселения проростков и молодого подроста на разных типах возраста напочвенного покрова (Рис. 11). Поскольку

напочвенный покров изменяется в ходе восстановительной сукцессии, то изменяются и условия поселения подроста. Установлено, что для приживаемости подроста оптимален напочвенный покров начальных стадий зарастания или микронарушений из *Polytrichum spp.*-частота приживаемости в возрасте 2-10 лет на нем– 0.8-6 шт*год*10 м⁻², и кустистые лишайники - 0.9 – 4.9 шт*год*10 м⁻². Мы связываем это с тем, что *Polytrichum sp.* по свойствам является пионерным видом, как быстро растущим, так и быстро отмирающим (и при этом продуцирующим дополнительное минеральное питание для подроста), но не создающим подстилки, препятствующей укоренению. Быстро отмирающие трубчатые и кустистые кладонии и “мертвопокровник” также достаточно благоприятны для поселения подроста. При давности пожара свыше 55 лет выживание подроста на “мертвопокровнике” и *Cladonia rangiferina*, ассоциированных с хвойным опадом, существенно снижается. Прорастание и выживание подроста ингибируется зелеными мхами (в т.ч. *Pleurozium shreberi*) за счет формирования плотных куртин, мощного плохо разлагаемого очеса (Nilsson & Wardle, 2005), а также иммобилизации значительной доли минерального питания, поступающей с осадками и опадом. В разновозрастных сосняках “благоприятные” типы напочвенного покрова (*Polytrichum sp.* и кустистые лишайники) доминируют в течение длительного времени после нарушения (более 40 лет), что способствует длительному поселению проростков, и, как результат – постепенному формированию обильного возобновления, тогда как в одновозрастных сомкнутых сосняках стадия кустистых лишайников практически выпадает, поскольку там быстро восстанавливаются зеленые мхи, препятствующие укоренению подроста. Таким образом, активный возобновительный процесс может продолжаться только до тех пор, пока не сформируется сплошной зеленомошный покров и мощная подстилка, которая также препятствует укоренению проростков.



- a *Cladonia arbuscula*
- u *Cladonia rangiferina*
- r *Cladonia uncialis*
- k *Polytrichum sp.*
- отсутствие мохово-лишайникового яруса

Рис. 11. Выживаемость подроста на разных типах напочвенного покрова при давности пожара 55 лет. По оси Y – плотность особей i-возраста (шт*10 м²*год⁻¹). По оси X – возраст подроста.

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

Формирование лишайниково-зеленомошных сосняков на бедных песчаных почвах происходит под воздействием фоновых нарушений. Сухие сосняки являются самовосстанавливающимися экологическими системами, возобновляющимися без смены древесных пород, но низовые пожары и сплошные рубки накладывают существенный отпечаток на крупномасштабную мозаику сосновых лесов, инициируя сукцессии в напочвенном покрове и вспышки возобновления.

Геометрия полога древостоя и подроста определяет процессы, протекающие в насаждении – рост и отпад, преобразуя его пространственную и продукционную структуру. По мере роста подроста затенение, создаваемое окружающим пологом, оказывает все более значимое действие на рост возобновления, что находит отражение в неэкспоненциальной связи между размерами (скоростью роста) и затенением. Затенение во многом определяет рост веток и соотношение процессов отпада и прироста в кронах. По мере смыкания полога растет затенение, что приводит к формированию асимметрий, перераспределению центров масс крон, отпаду угнетенных деревьев, меняя пространственные распределения древостоя и возобновления, продукционную структуру древостоя. Древостой, в свою очередь, формирует условия для развития остальных компонентов сообщества.

На примере исследуемых сообществ было показано, что сукцессия напочвенного покрова идет по-разному под пологом условно-одновозрастных сомкнутых и относительно разновозрастных сосняков. В разновозрастных сосняках хорошо выражены стадии послепожарных видов (*Polytrichum sp.*, бокальчатые и шиловидные виды *Cladonia*), которые впоследствии замещаются кустистыми лишайниками: сначала *Cladonia uncialis*, а позднее – *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*. Впоследствии начинается поселение и развитие зеленых мхов, увеличивается обилие *Vaccinium vitis-idaea*. Траектория сукцессий в сомкнутых одновозрастных сосняках отличается от приведенной выше – на начальных этапах преобладает мертвопокровник, а уже через 20-30 лет происходит восстановление сплошного ковра из зеленых мхов и брусники. Выявлены факторы, определяющие основную долю вариации обилия доминантов напочвенного покрова и возобновления в ходе сукцессии, а также выдвинуты предположения об вероятных механизмах, действующих на локальном уровне.

Возобновительный процесс происходит под действием комплекса факторов: различие его хода, прежде всего, обусловлено разницей в возможности поселения проростков. Напочвенный покров в комплексе с подстилкой оказывает на этот процесс существенное влияние: максимальная приживаемость выявлена на покрытии из *Polytrichum sp.* и кустистых видах *Cladonia*, минимальная – на зеленых мхах.

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 ценогической 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 т*га⁻¹, из них масса хвои составляет 1-5.4 т*га⁻¹, в том числе хвои подроста - до 1 т*га⁻¹. Нетто-продукция хвои составляет 100-400 кг*год⁻¹*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 опадку 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 РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Журналы, включенные в Перечень ВАК РФ

1. Загидуллина А.Т. Ценотическая напряженность и ее оценка в растительных сообществах (на примере древостоя лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии)// Ботанический журнал. – 1999, № 5. С.106-118.
2. Загидуллина, А. Т. Тиходеева М. Ю. 1999 Строение древостоя лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии // Ботанический журнал. - 1999. - Т. 84, № 6. - С. 105 - 118.
3. Загидуллина, А. Т. 2001 Пространственная организация ценопопуляций *Pinus sylvestris* на вырубках разной давности [в Карелии] // Ботанический журнал - 2001. - Т. 86, № 4. - С. 86-96.
4. Тиходеева, М. Ю., Загидуллина, А. Т. 2001 Анализ строения крон при описании лесных фитоценозов. // ВЕСТНИК САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА. 2001 Сер. 3: БИОЛОГИЯ, (11), 79-82.
5. Kucherov I., Zagidullina A. 2001 Self-recovery of plant communities: examples, mechanisms, and approaches for description // Zh. Obshch. Biol. 2001. V.62. No 5. С.410–424. (*Scopus u Web of Science*)
6. Zagidullina A.T., Tikhodeyeva M.Ju. 2006 Spatial patterns of tree regeneration and ground cover in Scots dry pine forest in Russian Karelia // EcoScience. 2006. 13(2). Pp. 203-218. № 5. - С. 106-118. (*Scopus u Web of Science*)
7. Sabatini, F.M., Bluhm, H., .. Zagidullina A. et al. 2021 European primary forest database v2.0. Sci. Data 2021 8, 220. (*Scopus u Web of Science*)

Публикации в других научных изданиях

1. Загидуллина А. 1998 Структура древостоя лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии // Труды победителей конкурса грантов для студентов, аспирантов и молодых ученых С.-Петербурга (направление биология). Спб, 1998.
2. Zagidullina, A.T. 2000 Phytocoenotic intensity and stand organisation in *Pinus sylvestris* forest. Proceedings IAVS Symposium, IAVS Opulus Press Uppsala. pp. 348-351
3. Динкелакер Н. В., Загидуллина А. Т. 2016 Нормативно-правовые возможности и проблемы имитации естественной динамики и сохранения биологического разнообразия лесных территорий // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2016. № 4. С. 16-27.
4. Загидуллина А., Дробышев И., 2017 Сохранение и имитация естественного динамического разнообразия лесного покрова: обзор концепций и методических подходов // Устойчивое лесопользование, 2017 №2 (50), С. 20-31
5. Загидуллина А. Т., Орешкин, Д.Г., Купрюхина, М.Ю., Осипов Д.Н. 1998. Подходы к анализу структуры и функционирования лесных сообществ (на примере лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии) // Роль девственной наземной биоты в современных условиях глобальных изменений окружающей среды: биотическая регуляция окружающей среды: Докл. Междунар. Семинара, Петрозаводск, 12 - 16 окт. 1998 г - С. 120– 122.
6. Загидуллина А. Т., Тиходеева, М.Ю., Осипов, Д.Н., Кушневская, Е.В. 1999. Структура и функционирование некоторых лесных сообществ Карелии // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии: Тез. докл. Междунар. конф. (Петрозаводск, 6-10 сент. 1999 г.). - Петрозаводск, 1999. - С. 186-187.
7. Zagidullina A. 2000 Spatial patterns of recruitment in disturbed and virgin Scots pine forests (Russian Karelia). In: Third Workshop on Disturbance Dynamics in Boreal Forests, Restoration and management of biodiversity. Kuhmo, Finland, July 21 - 25, 2000
8. Osipov D. & Zagidullina A. 2000 Ground layer's regeneration after fire in lichen-feathermoss Scots pine forest. (Russian Karelia). In: Third Workshop on Disturbance Dynamics in Boreal Forests, Restoration and management of biodiversity. Kuhmo, Finland, July 21 - 25, 2000
9. Осипов Д. Н., Загидуллина А. Т. 2000 Структура и динамика напочвенного покрова в лишайниково-зеленомошных сосняках Карелии // Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии: Тез. докл. Междунар. конф. (Петрозаводск, 30 марта - 2 апр. 2000 г.).- Петрозаводск, 2000. - С. 75-76
10. Zagidullina A. 2004 Natural regeneration in dry Scots pine forest. // V International Conference on Disturbance Dynamics in Boreal Forests, Dubna, August 1-5, 2004, p. 39.
11. Загидуллина А. Т., Тиходеева М. Ю. 2019 Паттерн лишайниково-зеленомошных сосняков запада средней тайги: механизмы формирования и динамики // Экология и эволюция: новые горизонты: материалы международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С. С. Шварца. Екатеринбург, 1–5 апреля 2019 г. С. 526-529.