

ФГБОУ ВО «УРАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ЛЕСОТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи

Артемьева Ирина Николаевна

**ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ФИТОМАССА И
ГОДИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ НИЖНИХ ЯРУСОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В
СЕВЕРОТАЕЖНЫХ СОСНЯКАХ ЛИШАЙНИКОВЫХ ХМАО-ЮГРЫ**

06.03.02 – Лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата сельскохозяйственных наук

Научный руководитель:

кандидат сельскохозяйственных наук,

доцент Шевелина Ирина Владимировна

Екатеринбург – 2022

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РАЙОНА И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	9
1.1. География района исследований	9
1.2. Климат	11
1.3. Рельеф и почвы	13
1.4. Характеристика объектов исследований	14
2. СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА	23
2.1. Основные этапы исследования фитомассы насаждений	23
2.2. Исследования фитомассы нижних ярусов растительности	29
2.3. Исследования годичной продукции нижних ярусов растительности	38
2.4. Исследования пространственной структуры нижних ярусов растительности	43
3. ПРОГРАММА, МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБЪЕМ ВЫПОЛНЕННЫХ РАБОТ	50
3.1. Программа исследований	50
3.2. Основные положения методики исследований	51
3.3. Объем выполненных работ	63
4. ФИТОМАССА И ГОДИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ЖИВОГО НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА	67
4.1. Видовой состав ЖНП	67
4.2. Пространственное распределение ЖНП	73
4.3. Запасы фитомассы ЖНП	84
4.4. Годичная продукция фитомассы ЖНП	98
5. ФИТОМАССА И ГОДИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПОДРОСТА	107
5.1 Видовой состав и количественные характеристики подроста	108
5.2. Дифференциация и пространственное распределение подроста.	113
5.3. Запасы фитомассы подроста	123

5.4. Годичная продукция фитомассы растений лесовозобновления ..	135
6. СТЫКОВКА ДАННЫХ ПО ПРОДУКТИВНОСТИ НИЖНИХ ЯРУСОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ТАБЛИЦАМИ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ	
ДРЕВОСТОЕВ	147
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	157
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	165

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. На современном этапе важными критериями лесоправления признаются поддержание и улучшение климаторегулирующих свойств и биологического разнообразия лесных экосистем. Углерододепонирующая способность фитоценозов в условиях современных изменений климата становится важной экосистемной услугой по снижению их негативных последствий (Алексеев, 1994; Вараксин, 2008; Замолотчиков, 2008; и др.). Вклад лесов в компенсацию выбросов углекислого газа в атмосферу признана сегодня на международном уровне (Рамочная конвенция..., 1992; Киотский протокол..., 1997; Парижское соглашение..., 2015). Леса стали рассматриваться как биологическая преграда угрозам глобального изменения климата (Усольцев, 2001; Курбанов, 2002; Щепашенко, 2005). Планируется переход на климатически оптимизированное ведение лесохозяйственной деятельности (Леринк и др., 2020).

В специальной литературе отмечается, что для оценки и прогноза биосферной роли лесов, в частности, их углеродного бюджета, необходимы эмпирические данные о биологической продуктивности насаждений на локальном, региональном и глобальном уровнях. В этом отношении леса в России охвачены крайне неравномерно. Поэтому актуальными остаются региональные оценки фитомассы и годичной продукции насаждений, являющиеся эмпирической основой определения бюджета углерода в лесных экосистемах.

Результаты большинства исследований в этом направлении содержат необходимые сведения только о фитомассе древостоев. Однако в биопродукционном процессе активно участвуют и нижние яруса растительности – подрост, подлесок и живой напочвенный покров (ЖНП). Отсутствие информации о их фитомассе и годичной продукции не позволяют корректно оценить бюджет углерода в лесных насаждениях. Известно, что нижние яруса растительности, в частности ЖНП, в некоторых экосистемах вносит существенный вклад в продуцирование растительной массы (Кошурникова и др., 2008; Усольцев, 2010;

Загидуллина, 2021; и др.).

Исследования нижних ярусов растительности в лесах актуальны не только для определения бюджета углерода, но и во многих других аспектах: оценке биологического разнообразия, процессов обмена веществ и энергии, запасов лесных ягод и лекарственного сырья, кормовых ресурсов диких животных и т.д.

Для северотаежных лишайниковых сосняков ХМАО-Югры получены достаточно полные сведения о фитомассе и годичной продукции древостоев (Нагимов, 2011), а по нижним ярусам растительности подобной информации крайне недостаточно. Это обстоятельство определило актуальность и постановку цели настоящих исследований.

Исследования выполнены автором в 2008-2021 гг. в рамках научно-исследовательских работ кафедры лесной таксации и лесоустройства УГЛТУ.

Степень разработанности темы исследований.

Исследования фитомассы насаждений в нашей стране и за рубежом выполнены в большом объеме. Результаты многих из них вошли в специальные сводки (Уткин, 1970; Стаканов и др., 1994; Усольцев, 2001). Однако большинство этих исследований содержат сведения только о продуктивности древостоев. Вопросы, связанные с оценкой фитомассы и годичной продукции нижних ярусов растительности нуждаются в дальнейшем изучении и обобщении. Выполненное исследование является продолжением работ по изучению фитомассы насаждений, начатых ранее в северотаежных лишайниковых сосняках ХМАО-Югры (Артемьева и др., 2008, Нагимов, 2011; Нагимов и др. 2012).

Цель и задачи исследований.

Основная цель работы – оценка закономерностей формирования, запасов и годичной продукции фитомассы нижних ярусов растительности в северотаежных лишайниковых сосняках ХМАО-Югры.

Поставленная цель достигалась решением следующих задач:

1. Изучение видового состава и особенностей пространственного распределения характеристик ЖНП.

2. Оценка закономерностей формирования, запасов и годичной продукции фитомассы ЖНП.

3. Определение характеристик и особенностей распределения по площади растений лесовозобновления (всходов и подроста).

4. Оценка запасов и годичной продукции фитомассы растений лесовозобновления.

5. Стыковка данных по фитомассе нижних ярусов растительности с таблицами надземной фитомассы древостоев исследуемого типа леса.

6. Определение вклада отдельных ярусов растительности в формировании общей фитомассы и ее годичной продукции в лишайниковых сосняках.

7. Разработка нормативов для оценки запасов и годичной продукции фитомассы нижних ярусов растительности.

Научная новизна. Для северотаежных лишайниковых сосняков получены данные о пространственной структуре ЖНП и подроста, необходимые для совершенствования методик по оценке их количественных показателей и фитомассы. Выявлены факторы, оказывающие наибольшее влияние на формирование фитомассы и годичной продукции нижних ярусов растительности. Новыми и существенными результатами исследований являются полученные данные о запасах фитомассы и годичной продукции ЖНП и растений возобновления в зависимости от полноты и длительности периода беспожарного развития древостоев. Выявлена роль отдельных растительных компонентов насаждения в формировании общих запасов надземной фитомассы и годичной продукции в лишайниковых сосняках. Разработаны уравнения и таблицы для оценки фитомассы и годичной продукции нижних ярусов растительности. На основе совмещения полученных данных с таблицами надземной фитомассы древостоев составлена таблица биологической продуктивности лишайниковых сосняков.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Результаты настоящих исследований могут быть использованы в качестве

теоретической, методической и экспериментальной основы при оценке фитомассы и годичной продукции нижних ярусов растительности и составлении лесооценочных нормативов. Они применимы при определении углерододепонирующей функции и биологического разнообразия нижних ярусов растительности, осуществлении многоцелевого лесопользования, моделировании лесных пожаров в лишайниковых сосняках ХМАО-Югры. Результаты работы используются в учебном процессе и научной деятельности кафедры лесной таксации и лесоустройства УГЛТУ.

Методология и методы исследований. Методология основывается на комплексных, многоаспектных принципах оценки. Работы проводились на пробных площадях (ПП), которые закладывались с учетом положений ОСТ 56-69-83. В основу оценки нижних ярусов растительности положены типовые методики, применяемые в лесоводственно-таксационных работах. При обработке экспериментальных материалов широко использованы методы математической статистики.

Положения, выносимые на защиту.

1. Изменчивость высоты мохово-лишайникового яруса и фитомассы ЖНП соответствует повышенному уровню (по Мамаеву, 1970), а возраста и высоты подроста – высокому; при достаточно однородной высоте мохово-лишайникового покрова наблюдается значительная неоднородность распределения массы ЖНП по площади; распределение по территории всходов и подростов в большинстве случаев носит контагиозный характер с тенденцией повышения равномерности размещения растений с увеличением их возраста.

2. Наиболее значимыми факторами, определяющими запасы фитомассы и годичной продукции ЖНП и растений возобновления, являются полнота и длительность беспожарного периода в развитии древостоев; фитомасса и годичная продукция нижних ярусов растительности закономерно возрастают при одинаковых значениях полноты с увеличением беспожарного периода, а при одинаковой длительности беспожарного периода – с уменьшением полноты.

3. Характерной особенностью исследуемых сосняков является накопление высоких запасов фитомассы ЖНП (при средней полноте от 5,5 до 8,6 т/га) при незначительной фитомассе растений возобновления.

4. В биопродукционный процесс исследуемых сосняков нижние яруса растительности вносят существенный вклад; несмотря на сравнительно небольшой удельный вес по фитомассе, доля их годичной продукции в общей продукции насаждения сопоставима с приростом древостоя.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов исследования обеспечена и подтверждена достаточным объемом эмпирических данных, собранных с четким соблюдением положений использованных методик, применением корректных математико-статистических методов анализа и оценки достоверности полученных данных.

Апробация результатов. Основные результаты и положения исследований были представлены на международных (Екатеринбург, 2009, 2011, 2015, 2022; Йошкар-Ола, 2010) и всероссийских (Екатеринбург, 2007 – 2012) научных и научно-технических конференциях.

Личный вклад автора. При непосредственном участии автора сформулированы цель и задачи исследования, разработана программа и обоснована методика работ, организованы экспедиционные работы и собран экспериментальный материал. Автором выполнены статистическая обработка экспериментальных материалов, анализ, обобщение и интерпретация полученных результатов.

Публикации. По результатам исследований опубликованы 20 работ, в том числе 4 в изданиях из списка ВАК РФ.

Структура и объём диссертации. Диссертация включает в себя введение, 6 глав, заключение и список литературных источников из 228 наименований (в т.ч. 22 на иностранных языках). Текст изложен на 188 страницах, иллюстрирован 29 рисунками, сопровождается 27 таблицами.

1. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РАЙОНА И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1.1. География района исследований

При проведении лесоводственно-таксационных работ географическое положение объектов целесообразно описывать в тесной увязке с лесорастительным районированием территории. Для Тюменской области в границах которой находится ХМАО-Югра, оно было выполнено Е.П. Смолоноговым и А.М. Вегериным (1980). В соответствии с этим комплексным лесорастительным районированием район проведения исследовательских работ находится в подзоне северной тайги лесной зоны в границах Надымско-Пуровской и Тазовско-Енисейской лесорастительных провинций. Названия провинций авторами даны на основе главных геоморфологических признаков территории, отражающих историю образования, характерные особенности современного рельефа и поверхностных отложений на ней.

Полевые исследования проводились на территории Аганского лесничества ХМАО-Югры (рис.1.1). Оно расположено в северо-восточной части ХМАО-Югры в границах Нижневартовского района и граничит: на юге и востоке с Нижневартовским лесничеством, на юго-западе и западе – Мегионским и Сургутским лесничествами, на севере – Ямало-Ненецким автономным округом. Общая площадь лесничества составляет 3 138 924 га.

Значительная часть территории лесничества занята Сибирскими увалами – системой возвышенностей, которые тянутся с запада на восток (от Оби до Енисея) и являются водоразделом между правыми притоками Оби и началами рек Таз, Пур, Казым и Надым. Сибирские увалы на территории лесничества имеют в основном холмистый рельеф. Здесь преобладают сосновые, лиственничные и еловые леса.

В состав Аганского лесничества входят три участковых лесничества: Новоаганское (площадь 439376 га), Радужнинское (926043 га) и Колек-Еганское (1773505 га).

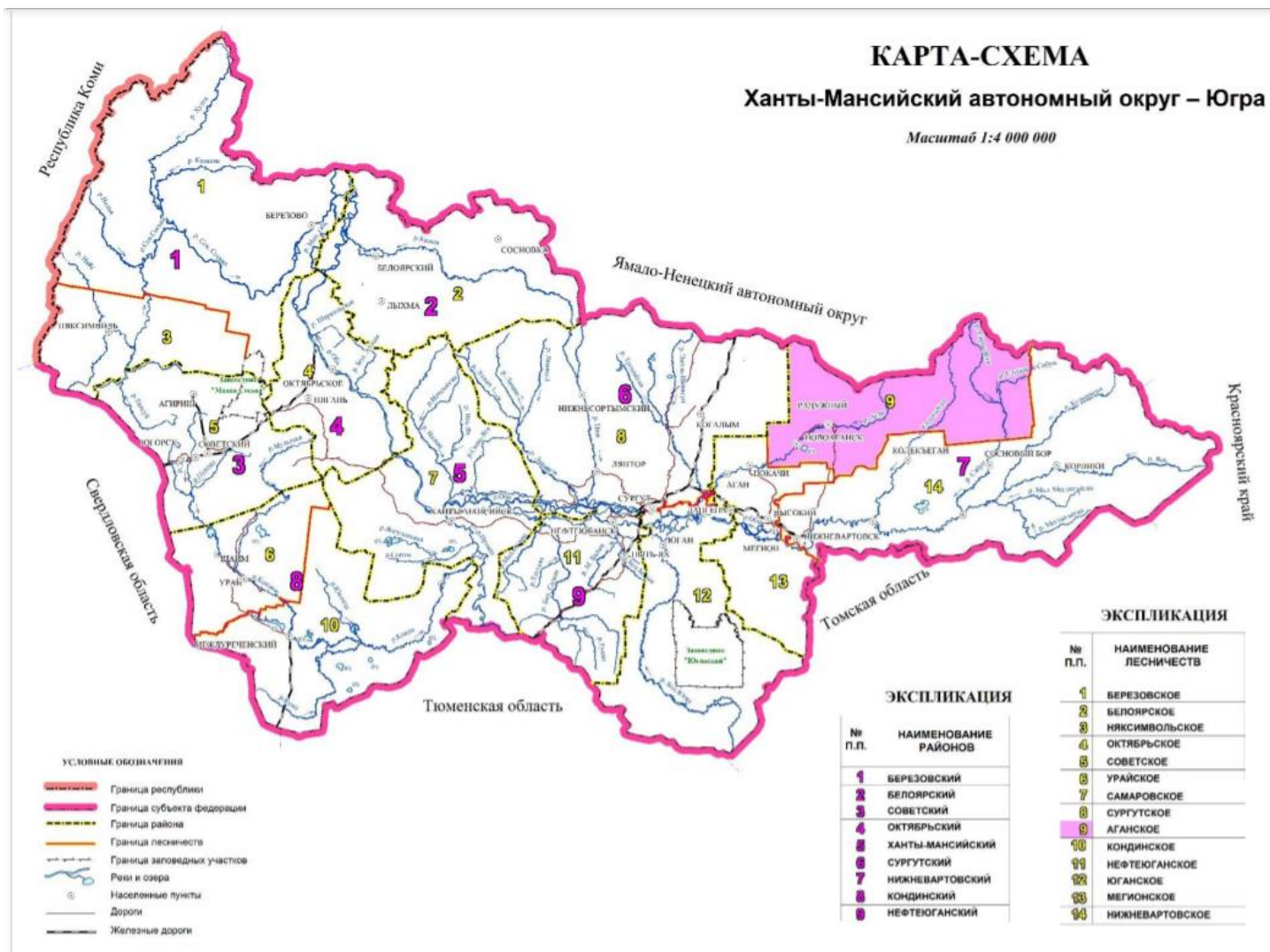


Рис. 1.1 – Расположение Аганского лесничества в Ханты-Мансийском автономном округе - Югра

Основной экспериментальный материал собран на территории Ново-аганского участкового лесничества и природно-заповедного парка «Сибирские Увалы», находящегося на территории Колек-Еганского участкового лесничества.

1.2. Климат

По климатическим характеристикам территория ХМАО-Югры относится к зоне резко континентального климата, отличительными особенностями которого являются продолжительная холодная зима и быстрая смена погодных условий (Энциклопедия ..., 2000). В его формировании активно участвуют арктические (выхолаженные) и атлантические (влагонесущие) атмосферные массы. В целом климат характеризуется как влажный (доминируют летние осадки) и холодный с острой нехваткой термических ресурсов.

Преобладание в районе равнинных территорий, отсутствие природных барьеров, направленных в долготном направлении, обуславливают активное межширотное взаимодействие воздушных масс и высокую изменчивость погоды. Причем, воздушные массы арктического происхождения отличаются очень низкими температурами и сравнительно сухие (Вавер, 2009).

Продолжительность зимы в районе исследований достигает 25-26 недель, температурный режим в этот период в целом суровый. В некоторые годы температура опускается до -60 градусов. Среднегодовые величины температуры воздуха в исследуемом районе отрицательные. В целом, на территории округа они варьируют от -0,1 градусов (в южной части) до -5,2 (в северной). Снежный покров приобретает устойчивый характер уже с конца октября и находится в этом состоянии 180-200 дней. В западных частях округа снежный покров имеет меньшую высоту (60-70 см), чем в восточных (около 80 см). В разные годы может выпасть разное количество снега (до 20 см и свыше 100 см) (Вавер, 2009).

До середины июня нередки заморозки. Летом температурный режим умеренный, с постепенным понижением температуры в северо-восточном

направлении. Июль в районе – наиболее теплый месяц. По годам средние значения температуры воздуха в этом месяце варьируют в пределах 15,9-17,8 градусов, абсолютный максимум составляет +35 °С (Энциклопедия ..., 2000).

В виду преобладающего в течение года западного и юго-западного направления ветра (Энциклопедия ..., 2000), Уральский хребет, протянувшийся в меридиональном направлении поперек движения воздушных масс, вносит существенный вклад в формирование климатического режима. Уральские горы способствуют трансформации воздушных масс, движущихся с Атлантики, перехватывая часть влаги и тем самым значительно снижая количество осадков, выпадающих на территории округа. Здесь чаще, чем в европейской части России, фиксируется безоблачная погода.

Несмотря на влияние (барьерное) Уральского хребта, именно атлантические воздушные массы приносят на территорию ХМАО-Югры основные осадки. Количество (жидких и твердых) осадков из года в год варьирует в сравнительно узких пределах 460-620 мм. Последний месяц зимы характеризуется самым малым количеством осадков.

Период вегетации (период с температурой почвы свыше 5 градусов и воздуха – 10 градусов) сравнительно короткий. Он продолжается всего 110-120 дней (Смолоногов, Вегерин, 1980; Седых, 2009). Несмотря на это, аборигенные древесные виды успевают завершить летний цикл роста (формирования прироста) и подготовиться к суровым зимним условиям.

Известно, что все процессы в лесу (возобновление, накопление фитомассы, возрастная динамика, структурные и функциональные особенности растительности и другие) неразрывно связаны с поступлением на территорию тепла и влаги, их балансом. В целом, климат можно охарактеризовать как повышено увлажненный с нехваткой термических ресурсов.

1.3. Рельеф и почвы

Район исследований характеризуется достаточно сложным рельефом – чередованием низин с низменными и выделенными возвышенными равнинами.

Возвышенные (с отметками до 180-200 м) равнины сосредоточены вдоль северной границы района и образуют систему, которую обозначают как Сибирские Увалы. На географической карте они практически в строго меридианальном направлении тянутся более чем на 900 км между реками Обь и Енисей. Увалы являются водоразделом рек, текущих в направлениях юг-юго-запад (Притоки Оби) и север (реки Таз, Надым и Пур). Сибирские Увалы характеризуются полого-увалистым рельефом с наличием большого числа заторфованных сравнительно крупных понижений, озер и котловин (Энциклопедия ..., 2000). На данной территории выделяют еще Аганский Увал, который представляет собой возвышенную равнину между реками Вах и Аган. Рельеф данной системы имеет большое сходство с рельефом Сибирских Увалов.

Пониженные элементы рельефа и долинные системы в исследуемом районе в основном заняты верховыми болотами. Отличительной особенностью болот является наличие среди них многочисленных грив (высотой от 2 до 8 м), по которым произрастает древесная и кустарниковая растительность. Большой удельный вес болот в районе связан с высокой обводненностью местности, существенным превышением объемов осадков над объемами испарения, сглаженным характером рельефа и преобладанием тяжелых по механическому составу суглинистых и глинистых почв. Причем, площади, занятые болотами, имеют устойчивую тенденцию к увеличению (Чижов, 1988).

Для рассматриваемой территории характерны замедленные процессы образования почв, деструкции и разложения подстилки. Наблюдается накопление грубых подстилок (Энциклопедия ..., 2000). В округе наибольшее рас-

пространение имеют различные типы болотных почв. Под насаждениями преобладают суглинистые и глинистые подзолистые оглеенные почвы. Они холодные и в большей части устойчиво влажные, низкой трофности.

В целом, географоклиматические факторы и характеристики почв в исследуемом районе далеки от оптимальных для успешного протекания биологических процессов в лесу. Поэтому на рассматриваемой территории преобладают лесные формации с низкой продуктивностью.

1.4. Характеристика объектов исследований

Рассматриваемая территория в основном занята верховыми сфагновыми болотами и различными лесными формациями. Как отмечает Б.Е. Чижов (1998) в последние десятилетия заболачивание местности увеличивается.

Имеющиеся на территории возвышенные дренированные участки, как правило, заняты лесными насаждениями, преимущественно – хвойными. Они могут располагаться по площади мозаично или быть вытянутыми вдоль представленных в районе рек. Площадь таких участков варьирует в значительных пределах: они могут быть компактными (до нескольких гектаров) и крупными, площадь которых может исчисляться десятками и даже сотнями гектаров. Такие участки в наибольшей степени представлены на территории Сибирских и Аганских увалов, то есть на возвышенных равнинах.

Настоящие исследования нами проводились в основном на территории Аганского лесничества. Поэтому целесообразно провести анализ особенностей, структуры и состояния лесного фонда данного лесничества.

В табл. 1.1 показано распределение лесного фонда лесничества по категориям земель. Важным показателем, характеризующим лесной фонд территории, является лесистость. Данный показатель по лесничеству составляет всего 46,5%.

Площадь категории земель, «Покрытые лесной растительностью», достигает 99,6% от площади категории «Лесные земли». Здесь необходимо отметить, что данная категория представлена в основном насаждениями естественного происхождения. Доля лесных культур мизерна – 0,2% от площади земель категории «Покрытые лесной растительностью». Незначительный объем по площади (0,4%) занимает категория земель «Непокрытые лесной растительностью». Земли данной категории представлены в основном гарями (2190 га или 42,2% от площади земель данной категории), вырубками (1994 га, 38,4%).

Таблица 1.1 – Категории земель в лесном фонде

№	Категория земель	Площадь	
		га	%
1	Лесные земли, итого	1458285,0	46,46
1.1	<i>Покрытые лесной растительностью земли, всего</i>	1453089,0	46,29
	в т.ч. искусственного происхождения	3407,0	0,11
1.2	<i>Не покрытые лесной растительностью земли, всего</i>	5196,0	0,17
	несомкнувшиеся культуры	158,0	0,01
	редины	735,0	0,02
	<i>Фонд лесовосстановления:</i>		
	погибшие насаждения и гары	2190,0	0,08
	вырубки	1994,0	0,06
	пустыри и прогалины	119,0	0,00
2	Нелесные земли, итого	1680639,0	53,54
2.1	выгоны (пастбища)	195,0	0,0
2.2	реки, озера	190086,0	6,06
2.3.	просеки и дороги	14171,0	0,45
2.4	усадыбы	1219,0	0,04
2.5	болота	1454270,0	46,33
2.6	пески	722,0	0,02
2.7	другие земли	19976,0	0,64
	Общая площадь лесного фонда	3138924,0	100,00

Огромную площадь занимают нелесные земли – 1680639 га или 53,5% от площади лесного фонда Аганского лесничества. В категории «Нелесные земли» доминируют болота: их площадь 1454270 га, что равняется 86,5% от площади категории «Нелесные земли». На рассматриваемой территории многочисленны реки и озера. Общая их площадь достигает 190086 га (11,3% от площади категории «Нелесные земли»).

Структура насаждений Аганского лесничества по породному составу приведена в табл.1.2.

Таблица 1.2 – Распределение площади земель категории «Покрытые лесной растительностью» по преобладающим породам и возрастным группам

Хозяйство/ породы	Возрастные группы					итого
	молод- няки	средне- возраст- ные	приспе- вающие	спелые и пере- стой- ные	в т.ч. пере- стой- ные	
хвойные						
<i>Pinus sylvestris L.</i>	102409,0	182089,0	107505,0	581691	60727	973694,0
<i>Picea obovata Ldb.</i>	11,0	175,0	784,0	12045,0	835,0	13015,0
<i>Larix sibirica Ledeb</i>	2,0	357,0	117,0	6743,0	5126,0	7219,0
<i>Pinus sibirica Mayr.</i>	3042,0	68188,0	129305,0	93428,0	41,0	293963,0
итого хвойных	105464,0	250809,0	237711,0	693907,0	66729,0	1287891,0
%	7,3	17,3	16,4	47,8	4,6	88,6
мягколиственные						
<i>Betula pendula Roth.</i>	27163,0	25992,0	14068,0	93280,0	62957,0	160503,0
<i>Populus tremula L.</i>	221,0	629,0	230,0	3563,0	3253,0	4643,0
<i>p. Salix</i> (ива древовидная)	0	0	0	7,0	7,0	7,0
итого мягколиственных	27384,0	26621,0	14298,0	96850,0	66217,0	165153,0
%	1,9	1,8	1,0	6,7	4,6	11,4
кустарники						
<i>p. Salix</i> (ива кустарниковая)	0	0	0	45,0	0	45,0
итого кустарников	0	0	0	45,0	0	45,0
%	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
всего по лесничеству	132848,0	277430,0	252009,0	790757,0	132946,0	1453044,0
%	9,1	19,1	17,3	54,4	9,1	100,0

В районе исследований преобладают хвойные леса, их площадь равняется 1287891 га или 88,6% от площади категории «Покрытые лесной растительностью». Преобладающим видом среди хвойных является сосна обыкновенная. Доля сосняков составляет 67,0%. На втором месте находится сосна

кедровая, площадь, занятая кедрочами, составляет 20,2%. Лиственный насаждения занимают всего 21,9% от площади земель категории «Покрытые лесной растительностью». В данной группе доминируют березняки (97,2% среди лиственных).

Доминирование сосняков в лесном фонде лесничеств, исследуемого региона, отмечено и другими авторами (Чижов, 1998; Нагимов, 2011).

Таким образом, природно-климатические условия на территории ХМАО-Югра благоприятны для произрастания деревьев сосны обыкновенной и данный вид является основной лесообразующей породой. Поэтому далее сконцентрируемся на анализе лесоводственно-таксационной структуры насаждений данного вида.

Возрастная структура сосняков Аганского лесничества представлена на рисунке 1.2, анализ которого показывает, что распределение по группам возраста не совсем удовлетворительное.

Сосняки в Аганском лесничестве отличаются чрезмерным накоплением в их составе перестойных и спелых древостоев. Удельный вес этих двух групп возраста достигает 59,7%. В тоже время доля молодняков (10,5%), объединяющих два первых классов возраста, и средневозрастных древостоев (18,7%) сосны крайне мала. Такое положение связано в первую очередь с особенностями заготовки леса в регионе: при прочих рубках (связанных с расширением нефтегазодобычи) вырубается почти столько же древесины, сколько и при главном пользовании (Чижов, 1998). На основе приведенных материалов можно сделать заключение о необходимости переориентации хозяйства на расширение рубок спелых и перестойных древостоев.



Рис. 1.2 – Возрастная структура насаждений сосны Аганского лесничества, %

Представление о производительности насаждений сосны в Аганском лесничестве можно получить по материалам, представленным на рис. 1.3.

Анализ рис.1.3 показал, что доминируют низко производительные сосняки: V (56,4%), Va (23,8%) и Vб (5,7%) классов бонитета. Обращают внимание на себя полное отсутствие в рассматриваемом лесном фонде насаждений сосны высшей производительности (I и выше классов бонитета) и чрезвычайно малая представленность насаждений II класса (всего 37,7 га). Доля сосняков III класса бонитета равняется всего 0,6%, IV класса бонитета – 13,5%. Средний класс бонитета данного вида составляет 5,4. В итоге можно отметить, что низкая производительность насаждений в районе исследований обусловлена суровыми лесорастительными условиями.

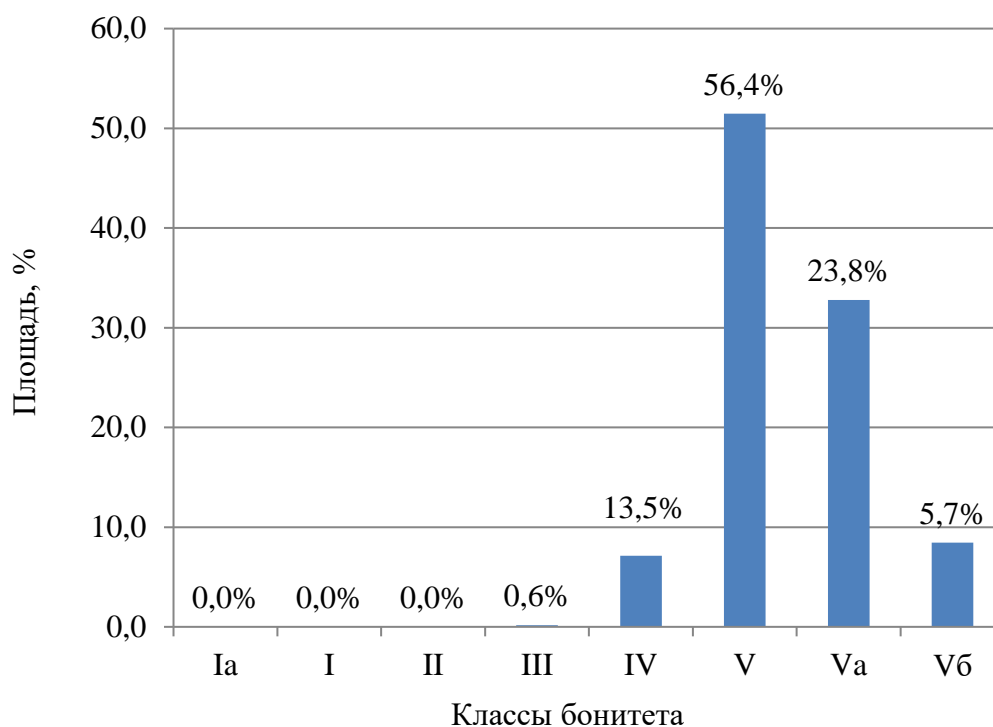


Рис. 1.3. – Бонитетная структура насаждений сосны Аганского лесничества, %

Среди сосняков Аганского лесничества преобладают среднеполнотные (0,5 – 0,7) насаждения (рис. 1.4). Они составляют 61,2% от их площади. Доля низкополнотных насаждений значительна (36,9%), а высокополнотных – низка (1,9%). Средняя полнота сосняков равняется 0,50.

Выделенные при лесоустройстве в лесном фонде Аганского лесничества типы леса объединены в десять групп (табл.1.3). Преобладающими являются бруснично-багульниково-моховая (23%), кустарничково-осоково-сфагновая (17,3%), лишайниковая (16,0%), долгомошно-хвощевая (14,6%), кустарничково-лишайниковая (12,2%) и зеленомошно-мелкотравно-ягодниковая (9,9%) группы типов леса. Незначительно распространены по территории брусничниковая (2,5%), приручьевая (2,4%), травяно-болотная (1,6%) и пойменная (0,4%) группы типов.

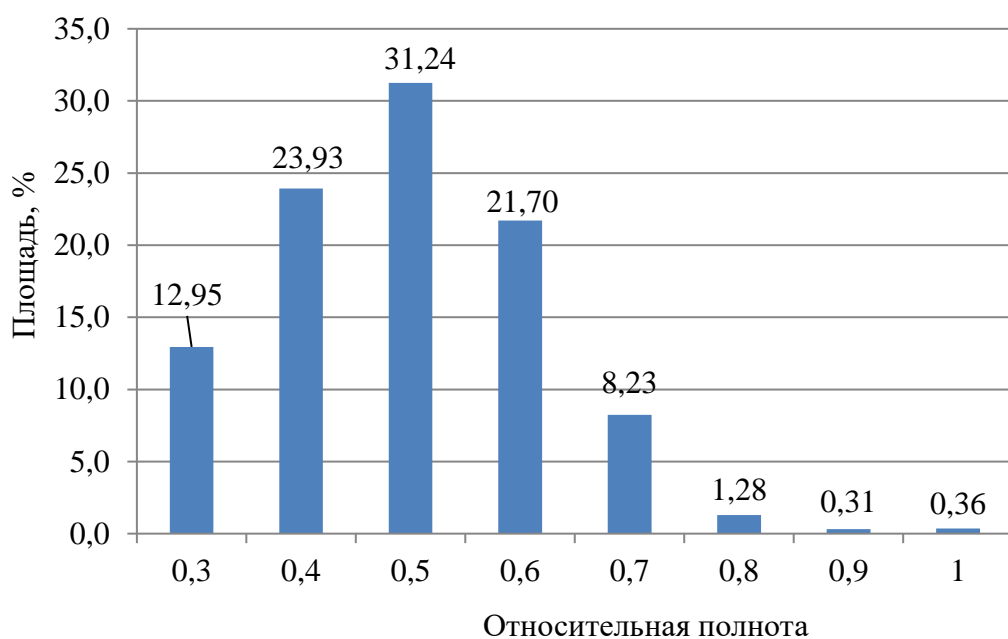


Рис. 1.4. – Полнотная структура насаждений сосны Аганского лесничества, %

Таблица 1.3 – Лесотипологическая структура лесного фонда Аганского лесничества

Группы типов леса	Площадь	
	га	%
Лишайниковая	233027,3	16,0
Кустарничково-лишайниковая	177808,3	12,2
Брусничниковая	36882,6	2,5
Бруснично-багульниково-моховая	333947,5	23,0
Долгомошно-хвощевая	212552,7	14,6
Зеленомошно-мелкотравно-ягоднико- вая	143634,4	9,9
Кустарничково-осоково-сфагновая	251396,2	17,3
Пойменная	5266,6	0,4
Приручьевая	34794,4	2,4
Травяно-болотная	23778,6	1,6
Итого:	1453088,6	100

Приведенные материалы свидетельствуют о высокой доле в лесном фонде лишайниковой и кустарничково-лишайниковой групп типов леса. Суммарная доля этих групп составляет 28,2%. Они в районе исследований имеют большое хозяйственное и экологическое значение.

Объектами настоящих исследований выбраны насаждения сосны обыкновенной лишайникового типа леса. Такой выбор обусловлен тем, что лишайниковые сосняки очень слабо изучены в лесоводственно-таксационном, биогеоценоотическом и экологическом отношениях как в исследуемом регионе, так и в масштабах Российской Федерации. Это несмотря на то, что они в лесном фонде представлены значительными площадями и представляют в северных широтах большую ценность и в хозяйственном и экологическом отношениях.

В формировании растительных ярусов в лишайниковом типе леса существенную роль играют часто повторяющиеся лесные (низовые) пожары. Лишайниковый тип леса в районе исследований заметно отличается от других как по экологическому, так и морфологическому облику. Он занимает возвышенные элементы рельефа со слабыми уклонами и глубоким залеганием грунтовых вод, сильно дренированные, внепойменные участки в основном атмосферного увлажнения.

Почвы под сосняками лишайниковыми легкого механического состава (песчаные или легкосуглинистые) сильно подзолистые. По режиму увлажнения они относятся к свежим, периодически сухим.

Насаждения чистые сосновые, иногда с небольшой примесью лиственницы и березы, низкостолбчатые (модальные полноты – 0,4 – 0,6). Производительность их низкая (V и Va классов бонитета). Возобновление успешное, подлесок, как правило, не выражен. В составе ЖНП преобладает мохово-лишайниковый ярус в основном из мха Шребера из лишайников рода *Cladonia*.

Выводы

1. В районе проведения исследований климат формируется под воздействием как атлантических (влагонесущих) воздушных масс, так и арктических (выхоженных). Он характеризуется нехваткой термоэнергетических ресурсов и повышенной увлажненностью. Соотношения тепла и влаги определяют специфику размещения, структурные и функциональные особенности растительности и характер лесовозобновительных процессов.

2. Рельеф в районе достаточно сложный, характеризуется чередованием низин, низменных и возвышенных равнин. Характер рельефа способствует протеканию процессов заболачивания и образования болот в пониженных элементах рельефа и на междуречных территориях.

3. Под насаждениями преобладают суглинистые и глинистые подзолистые оглеенные почвы. Они по трофности бедные, холодные и в большей части устойчиво влажные.

4. Географоклиматические факторы и характеристики почв в исследуемом районе далеки от оптимальных для успешного протекания биологических процессов в лесу. Поэтому на рассматриваемой территории преобладают лесные формации с низкой продуктивностью. Из древесных пород в наибольшей степени к ним адаптирована сосна обыкновенная.

5. Характеристики лесного фонда и произрастающих насаждений свидетельствуют о специфичности лесного покрова в районе. Это требует расширения научных исследований, направленных, прежде всего, на оценку экологической и биосферной роли лесов высокоширотных районов.

2. СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА

2.1. Основные этапы исследования фитомассы насаждений

На современном этапе важными критериями лесоправления признаются сохранение и поддержание основных параметров и функций лесных экосистем, их климаторегулирующих свойств и биологического разнообразия. Углерододепонирующая способность фитоценозов в условиях современных изменений климата становится важной экосистемной услугой по снижению их негативных последствий (Вараксин и др., 2008; Замолодчиков, 2008; Загидуллина, 2021). Роль лесов в компенсации выбросов углекислого газа в атмосферу признана сегодня на международном уровне (Рамочная конвенция..., 1992; Киотский протокол..., 1997). Планируется переход на климатически оптимизированное ведение лесохозяйственной деятельности с целью синхронизации мер по уменьшению последствий потепления климата с мероприятиями по адаптации к ним (Леринк и др., 2020).

Для определения и прогнозирования экологических функций и углерододепонирующей способности лесных насаждений необходимы обоснованные сведения об их биологической продуктивности. С этих позиций российские леса изучены очень неравномерно (Щепащенко, 2005). В этой связи чрезвычайно актуальны региональные исследования фитомассы и первичной продукции насаждений, результаты которых являются экспериментальной основой оценки бюджета углерода в лесных формациях (Поздняков, 1970; Уткин, 1970; Стаканов и др., 1994; Усольцев, 2001, 2002, 2010; и др.).

подавляющее большинство исследований, выполненных в русле обозначенной проблемы, были направлены только на оценку фитомассы древостоев – основного компонента насаждений. При изучении биологической продуктивности под фитомассой понимают совокупность тел растений, которые отличаются определенной поверхностью, массой, объемом, калорийностью и

химизмом (Программа..., 1974). Значение и участие отдельных частей растений в различных эколого-биологических процессах в лесу далеко не равноценны. Поэтому фитомассу их изучают и оценивают с разделением на отдельные фракции. Как правило, надземная фитомасса деревьев делится на следующие фракции: древесина ствола, кора ствола, древесина ветвей, кора ветвей, хвоя (листва) и генеративные органы (Усольцев, Нагимов, 1988а). Оценка массы подземной части ведется с вычленением скелетных и тонких (до 1 мм) корней. Некоторые исследователи предлагают более дифференцированное разделение корней по толщине (Аткин, 1984; Крепкий, 1987).

Начальный период в развитии научного направления по исследованию и оценке биологической продуктивности лесов характеризуется узкой направленностью – изучением фитомассы отдельных деревьев, древостоев и даже отдельных фракций фитомассы. Одним из первых целенаправленным изучением фитомассы отдельных деревьев и их совокупностей (древостоев) начал заниматься швейцарский ученый Х. Бургер (Burger, 1929; 1937, 1948). Им для главных лесообразующих видов Швейцарии получены сведения о фитомассе отдельных структурных частей деревьев, о соотношениях между разными фракциями, об их плотности и влажности. Он впервые выявил закономерную связь фитомассы крон (хвои, листвы, скелетной части) от диаметра стволов на высоте груди и применял ее в расчетах. Немного позднее исследованиями надземной фитомассы отдельных деревьев и древостоев стали заниматься отечественные ученые (Яблоков, 1934; Молчанов, 1949; и др.). Следует отметить, что в этот период оценка фитомассы деревьев и их отдельных органов являлась в основном составной частью различных специальных исследований (физиологических, лесоведческих и др.).

Заметно оживились работы по определению фитомассы деревьев и древостоев с середины 50-х годов прошлого столетия в связи с расширением биогеоценотических исследований. Эти исследования связаны с оценкой участия растительности в биологическом круговороте вещества, а, следовательно, с

определением количества, химического состава, прироста и отпада растительной массы. Поэтому они способствовали аккумулированию знаний и фактических данных, объясняющих особенности формирования фитомассы в лесных экосистемах (Ovington, 1956; Молчанов, 1961; Смирнов, 1961; Протопопов, Горбатенко, 1967; и др.)

Широкомасштабные исследования биологической продуктивности фитоценозов были проведены в 1964-1975 гг. в рамках реализации «Международной биологической программы» и международной программы «Человек и биосфера». После завершения программ они продолжались и в последующие годы. В этот период были получены новые данные о влиянии различных факторов эколого-ценотического характера на надземную (или общую) фитомассу и первичную продукцию отдельных деревьев и древостоев, об изменении прироста и структуры органической массы в процессе возрастного развития фитоценозов. Этим вопросам посвящены работы Л.К. Позднякова (1967), О.С. Ватковского (1969), Л.К. Позднякова и др. (1969), А.А. Молчанова (1971), В.В. Смирнова (1971), В.Н. Габеева (1976), М.Г. Семечкиной (1978), З.Я. Нагимова (1984), А.А. Онучина и А.Н. Борисова (1984), А.А. Онучина (1985); В.В. Усольцева (1985, 1988), Ю.А. Прохорова (1986), И.В. Мельниковой (1993); А.С. Аткина (1994), Н.А. Луганского, З.Я. Нагимова (1994) и др.

Многие из работ этого периода закончены составлением таблиц для поперечного и площадного учета тех или иных фракций надземной фитомассы древостоев. Практически во всех таблицах, составленных для отдельных деревьев, основным входным показателем является их диаметр на высоте груди. Вместе с диаметром ствола в качестве второго входного показателя используются высота деревьев или разряд высоты древостоя (Иванчиков, 1971; Алексеев, Уткин, 1982), возраст деревьев (Усольцев и др., 1993), возраст крон (Нагимов, 2000), линейные размеры крон (Горбатенко, Протопопов, 1971; Сальникова, 2005), полнота древостоев (Токмурзин, Байзаков, 1970; Шахнович, 1982; Гордина, 1985), класс бонитета (Капустинская, Русецкас, 1982; и

др.). З.Я. Нагимовым (2000) разработаны таблицы различных фракций фитомассы деревьев в зависимости от четырех факторов: диаметра, высоты, возраста деревьев и класса бонитета.

Таблицы возрастной динамики фитомассы древостоев (нормативы для площадной таксации) составлялись с учетом характеристик древостоев и насаждений. Так, таблицы А.А. Молчанова (1971), А.А. Иванчикова (1974), Н.П. Гординой (1985), Д.Н. Мамонова (1991) составлены с учетом типов леса, К.Н. Нурпеисова (1986), А.В. Прокудина (1986), Н.И. Казимирова (1995) – классов бонитета, Т.Х. Токмурзина, К.Н. Нурпеисова (1976), В.В. Усольцева (1985, 1988) – типов леса и полноты, М.П. Шахновича (1982) – типов леса и возрастной структуры, П.А. Соколова – классов бонитетов и полноты и З.Я. Нагимова (2000) – классов бонитета и густоты древостоев. В таблицах некоторых исследователей помимо запасов фитомассы представлены данные об их изменении (текущем и среднем). Ценность их при составлении таблиц биологической продуктивности намного выше. Многие материалы по фитомассе древостоев, полученные в этот период, вошли в сводки, составленные А.И. Уткиным (1970), В.Д. Стакановым и др., (1994) и В.А. Усольцевым (2001).

Оценкой массы деревьев и древостоев в этот период активно занимались и зарубежные исследователи (Baskerville, 1965; Satoo, 1965; Deppe, 1968; Kreutzer, 1979; Kramer, Krueger, 1981; Pellinen, 1984; и др.). Причем многие исследования фитомассы проводились с ресурсоведческих позиций. В таблицах фитомассы на уровне дерева, как и в нашей стране, в качестве входных показателей используются диаметр и высота стволов (Pellinen, 1984). Для повышения точности оценки двухвходовые таблицы (с диаметром и высотой деревьев) дифференцируются по классам возраста (Spank, 1982; Fiedler, Welke, 1986). За рубежом таблицы фитомассы на уровне древостоев составляются, как правило, в разрезе классов бонитета (Krapfenbauer, 1989; Spank, 1982;

Fiedler, Welke, 1986; Heinsdorf, Krauss, 1990; и др.). Причем во многих таблицах помимо фракционного распределения фитомассы приводятся сведения о содержании в них элементов питания.

Исследования фитомассы лесных экосистем вышли на принципиально новый уровень после 1992 года (конференции по окружающей среде и развитию, прошедшей под эгидой ООН). Леса планеты стали рассматриваться как биологическая преграда вызовам глобального изменения климата (Курбанов, 2002; Щепашенко, 2005). Немного позднее был принят Киотский протокол к конвенции ООН об изменении климата (Киотский протокол..., 1997). В соответствии с решениями этого протокола в планетарном масштабе началась реализация проектов и программ, связанных с консервацией углерода. В нашей стране эксплуатация лесного покрова в качестве резервуара для стока углерода возводится в ранг критериев устойчивого управления лесами (Курбанов, 2002). В специальной литературе отмечается, что углерододепонирующий потенциал лесных экосистем нашей страны, может принести ей большие выгоды экологического и экономического характера (Вараксин и др., 2008).

В настоящее время эффективной реализации положений Киотского протокола препятствует нехватка, а в некоторых регионах и отсутствие эмпирических данных и обоснованных сведений об объемах связывания углерода в фитомассе и годичном приросте лесных насаждений. В этой связи, как отмечалось выше, очень важны и актуальны оценки запасов депонированного углерода в лесах на региональном уровне. Как отмечается в работе В.З. Нагимова (2011) значительный интерес в этом отношении представляют бореальные леса высоких широт с замедленным биологическим круговоротом, в которых количество годичного опада преобладает над годичной нормой их разложения. Здесь депонирование углерода происходит не только в биомассе, но и в древесном детрите и гумусе.

Запасы углерода принято оценивать на основе абсолютно сухой фитомассы растений с использованием коэффициентов (Стаканов и др., 1994). Причем, большинство исследователей для определения содержания углерода в абсолютно сухой массе стволов корней и ветвей (без листьев, хвои) применяют коэффициент 0,5 (Курбанов, 2002). Для перехода от массы зеленых органов (листьев, хвои) к запасам углерода некоторые исследователи (Birdsey, 1992) также предлагают коэффициент 0,5, а другие (Кобак, 1988) – 0,45. Коэффициент, равный 0,5 применяют и при определении количества углерода в растениях напочвенного покрова (Стаканов и др., 1994). В то же время по данным некоторых исследователей содержание углерода в различных фракциях фитомассы составляет от 0,45 до 0,53 (Бобкова, Тужилкина, 2001; Кузнецов Бобкова, 2014), а в зеленой части мхов оно колеблется от 0,412 до 0,425 (Кошурникова и др., 2008).

Все вышеизложенное в последние годы стимулировало широкомасштабные исследования фитомассы, биологической продуктивности и бюджета углерода лесных насаждений (Ведрова и др., 2002; Казанкин, 2002; Бабич и др., 2004; Петров, 2004; Суставова, 2004; Ненашев, 2005; Вараксин и др., 2006; Курбанов, 2007; Бакаева, Замолдчиков, 2008; Косых, Махатков, 2008; Замолдчиков и др., 2008; Терехов, Усольцев, 2008; Биржов, 2009; Маленко, Усольцев, 2009; Маленко, 2012; Швиденко, Щепашенко, 2014; Макулов, 2016; Усольцев и др., 2018, 2020; 2021; Цепордей, 2019; Целитан, 2021; и др.).

Достаточно подробные исследования фитомассы древостоев в лишайниковых сосняках ХМАО-Югры проведены сотрудниками кафедры лесной таксации и лесоустройства (В.З. Нагимов и др., 2008, 2009, 2010; И.Н. Артемьева и др. 2010; З.Я. Нагимов и др., 2010, 2012; 2021; В.З. Нагимов, 2011).

2.2. Исследования фитомассы нижних ярусов растительности

При исследовании биологической продуктивности к нижним ярусам растительности относят живой напочвенный покров (ЖНП), подрост и подлесок (Стаканов и др., 1994; Усольцев, Залесов, 2005). ЖНП может изучаться с дифференциацией по группам растений: моховой покров, мохово-лишайниковый, травяной, травяно-кустарничковый (Луганский и др., 2010).

Как отмечают В.Д. Стаканов с соавторами (1994) в нашей стране специальная литература по фитомассе лесов включает несколько сотен статей, десятки монографий и обзоров. Однако результаты подавляющего большинства исследований биологической продуктивности насаждений содержат сведения только о фитомассе древостоев. В то же время известно, что в биопродукционном процессе активно участвуют и нижние яруса растительности: растения лесовозобновления (всходы + подрост), подлесок и ЖНП (Тужилкина, 2011). Отсутствие информации об их фитомассе и годичной продукции порождает серьезные неопределенности в оценках бюджета углерода (Усольцев, 2010; Luo et al., 2015; Metsaranta et al., 2018; Загидуллина, 2021). Известно, что в некоторых экосистемах нижние яруса растительности, в частности ЖНП, вносят существенный вклад в продуцирование растительной массы (Кошурникова и др., 2008; Абдульманова, Эктова, 2013; Загидуллина, 2021). Они являются важнейшей составляющей биологического круговорота в экосистемах. Опад трав существенно отличается от древесного опада по химическому составу (Аткин, Аткина, 1993). Он характеризуется большей зольностью и более высоким содержанием азота, фосфора и калия. Следует отметить, что лишайники, входящие в состав ЖНП, являются индикаторами стабильности экосистем из-за своей высокой чувствительности к изменениям окружающей среды (Магомедова, Морозова, 1997; Rai et al., 2011; и др.).

Имеющиеся в специальной литературе сведения свидетельствуют, что фитомасса нижних ярусов характеризуется высокой изменчивостью. Такая из-

менчивость связана с различиями в почвенно-климатических и фитоценологических условиях произрастания растений. В работе В.Д. Стаканова с соавторами (1994) приведена сводка по фитомассе нижних ярусов растительности. Анализируя приведенные в ней данные можно отметить следующее. В сосняках Западной и Средней Сибири масса подроста и подлеска (в абсолютно сухом состоянии) имеет положительную тенденцию с увеличением возраста древостоев. Например, в подзоне северной тайги этот показатель возрастает от 1,3 т/га в средневозрастных насаждениях до 1,4 т/га – в спелых и перестойных. Наблюдается увеличение массы подроста и подлеска при переходе от южной тайги к северной. В спелых и перестойных сосняках южно-таежной подзоны она составляет 0,8 т/га, а в северотаежных насаждениях этой же группы возраста – 1,4 т/га.

На фитомассу нижних ярусов растительности существенное влияние оказывают условия местопроизрастания. Так, по данным анализируемой сводки в лиственничных спелых и перестойных древостоях Якутии фитомасса подлеска может изменяться от 0,2 т/га (тип леса – лимнасово-брусничный) до 4,5 т/га (тип леса – ольховниково-брусничный), а фитомасса ЖНП – от 0,6 т/га (тип леса – лимнасово-брусничный) до 5,3 т/га (тип леса – багульниково-зеленомошный). В Европейской части России в сосняках северной тайги фитомасса ЖНП в воронично-черничном типе леса (10,4 т/га) почти в два раза больше, чем в черничном (6,3 т/га). В средней тайге наибольшим значением этого показателя характеризуются сосняки чернично-зеленомошные (17,0 т/га), а наименьшим – сосняки бруснично-лишайниковые (6,3 т/га). В еловых лесах северной тайги фитомасса ЖНП наибольшего развития достигает в чернично-зеленомошном типе леса (15,5 т/га), минимальные величины этого показателя характерны для ельников осоково-сфагновых (8,4 т/га).

В целом, резюмируя данные сводки, составленной В.Д. Стакановым с соавторами (1994) можно отметить, что на фитомассу растений нижних ярусов

в той или иной степени оказывают влияние вид древостоя (наивысшие величины фитомассы присущи лиственничникам), географическое положение (фитомасса закономерно уменьшается по направлению от северной тайги к южной), лесорастительные условия (тип леса). Этот показатель возрастает с увеличением возраста, которое, как известно, сопровождается изреживанием древесного полога. Выявляется, что фитомасса подлеска и подроста значительно ниже фитомассы мохово-лишайникового покрова и травяно-кустарничкового полога.

В указанную сводку попали результаты не всех фундаментальных работ того времени по биологической продуктивности насаждений. Одной из таких работ с данными по фитомассе нижних ярусов растительности является работа Н.П. Гординой (1985), выполненная в сосняках Нижнего Енисея. В монографии, опубликованной по результатам этой работы, приводятся различные уравнения, описывающие изменения фитомассы отдельных деревьев, их совокупностей и насаждений, данные о пространственном распределении фитомассы насаждений, табличные материалы, характеризующие изменения фитомассы на уровне деревьев, древостоев и насаждений в целом. Примечательно, что автором выполнены исследования и в сосняках лишайниковых. В этом типе леса по данным Н.П. Гординой абсолютно сухая фитомасса подроста, подлеска и ЖНП закономерно увеличивается с возрастом древостоев. По мере увеличения возраста с 30 до 290 лет масса подроста возрастает от 0,2 до 2,1 т/га, подлеска – от 0,2 до 0,5 и ЖНП – от 3,6 до 8,5 т/га. Существенное влияние на фитомассу нижних ярусов растительности оказывают лесорастительные условия. Так, сосняки зеленомошниковые по сравнению с сосняками лишайниковыми в этом же диапазоне возраста (от 30 до 290 лет) характеризуются меньшей фитомассой подроста (от 0,1 до 2,0 т/га) и большей фитомассой подлеска (от 0,4 до 1,3 т/га) и ЖНП (от 2,8 до 12,9 т/га).

Близкая по содержанию работа выполнена М.П. Шахновичем (1982) в сосняках лишайниковой группы бассейна реки Улогуй. В ней дана комплексная оценка фитомассы древостоя, ЖНП, подроста и лесной подстилки. Автором установлено, что на фитомассу компонентов насаждений существенное влияние оказывает возрастная структура древостоев. В разновозрастных сосняках с выраженными поколениями динамика фитомассы имеет циклический характер. В одновозрастных древостоях абсолютно сухая фитомасса нижних ярусов возрастает по мере увеличения их среднего возраста. Так, фитомасса подроста увеличивается с нескольких кг/га в молодняках до 12,1 т/га к возрасту 310 лет. За такой же возрастной период масса ЖНП прирастает с 1,7 до 11,7 т/га.

Биологическая продуктивность и круговорот макроэлементов в сосняках Среднего Приангарья детально исследованы М.А. Кулагиной (1978). Программа исследований включала и получение данных по фитомассе надземной части травяно-кустарничкового и мохового ярусов в четырех наиболее распространенных типах леса: рододендроново-брусничном, разнотравно-брусничном, бруснично-зеленомошном и багульниково-брусничном. Результаты исследований М.А. Кулагиной подтверждают существенное влияние на фитомассу ЖНП лесорастительных условий (типов леса) и возраста насаждений. Так, наибольшей фитомассой ЖНП характеризуются сосняки бруснично-зеленомошные (1,029-1,382 т/га), а наименьшей рододендроново-брусничные (0,365-0,948 т/га). Причем в первом типе леса в общей фитомассе наибольшая доля (54,2-58,7%) приходится на массу мхов и лишайников. Наблюдается увеличение фитомассы ЖНП с повышением возраста насаждений. Отмечается зависимость видового состава нижних ярусов растительности от типов леса.

Существенная зависимость фитомассы ЖНП от характеристик древостоя отмечается А.С. Аткиным (1994). По данным этого автора значение указанного показателя уменьшается с увеличением густоты и полноты древостоев

и увеличивается с повышением их возраста. Отмечается повышение массы ЖНП от темнохвойных насаждений к светлохвойным и мелколиственным.

Многолетние исследования структуры и запаса фитомассы ЖНП в различных лесных формациях на Урале и в Сибири проведены Л.И. Аткиной (2000). Отмечается, что ценотическая структура ЖНП в основном определяется не видом древостоя, а сформированными под его пологом микроэкологическими факторами. В разнотравной группе типов леса с увеличением возраста насаждений от 10 до 150 лет в темнохвойных и светлохвойных формациях фитомасса ЖНП возрастает в 2-3 раза, а в мелколиственных – в 4-5 раз. Диапазон колебания массы напочвенного покрова в светлохвойных насаждениях составляет от 0,2 до 3,0 т/га, в темнохвойных – от 0,2 до 1,5 и в мелколиственных – от 0,1 до 3,5 т/га.

В русле рассматриваемой проблемы, безусловно, заслуживают внимания исследования, проведенные Э.Ф. Ведровой, Ф.И. Плешиковым и В.Я. Каплуновым (2002) в северотаежных экосистемах Средней Сибири. На основе материалов, полученных на 7 постоянных пробных площадях, ими установлено, что пул углерода в экосистемах северной тайги в 2-3 раза меньше, чем в предтундровой (за счет меньших объемов органического вещества в почве), а количество углерода в фитомассе растений, наоборот, в 1,3 раза выше. По данным этих исследователей в лиственничниках лишайникового типа леса в 110-летнем возрасте запас фитомассы подроста составляет 2,99 т/га, подлеска – 0,04 т/га и ЖНП – 12,58 т/га (в том числе мохово-лишайникового покрова – 9,02 т/га). 380-летние лиственничники характеризуются меньшими значениями фитомассы подроста (1,40 т/га) и более высокими запасами фитомассы подлеска (0,63 т/га) и ЖНП (20,06 т/га). Причем, в фитомассу ЖНП наибольший вклад вносят мхи и лишайники (17,71 т/га или 88,3%).

Несколько другие результаты получены Н.А. Власовой (2007) при исследовании фитомассы ЖНП в сосняках зеленомошной группы Марийского Заволжья. Не выявлены положительные зависимости массы ЖНП от возраста

насаждений и качества условий местопроизрастания (классов бонитета), которая отмечается во многих работах. Умеренные и тесные отрицательные связи обнаружены между массой ЖНП и относительной полнотой древостоя. Установлено, что значение данного показателя значительно возрастает при увеличении доли участия березы в составе насаждения. Такое положение Н.А. Власова объясняет почвоулучшающими свойствами данной породы.

По данным Э.А. Курбанова (2002) в Волго-Вятском районе в нормальных сосняках первого класса бонитета при увеличении возраста насаждений от 20 до 140 лет фитомасса ЖНП увеличивается от 0,9 до 4,9 т/га, подроста – от 0,05 до 3,29 и подлеска – от 0,02 до 1,2. В насаждениях пятого класса бонитета фитомасса ЖНП изменяется от 1,5 до 5,6 т/га, подроста – от 0,01 до 1,83, и подлеска – от 0,02 до 0,82. Таким образом, с ухудшением лесорастительных условий наблюдается некоторое увеличение фитомассы ЖНП и уменьшение фитомассы подроста и подлеска.

Всесторонние исследования биологической продуктивности спелых и перестойных сосновых насаждений были проведены на Среднем Урале сотрудниками института леса и природопользования УГЛТУ (Трофимова и др., 2012, 2015; Трофимова, 2015). Помимо фитомассы деревьев и древостоев ими проведена оценка и нижних ярусов растительности. Установлено, что надземная масса подроста резко отличается по исследованным типам леса. Она составляет в сосняке брусничниковом 207,7, ягодниковом – 364,5, в разнотравном – 385,8, в осоково-сфагновом – 366,1 кг/га. В сосняках брусничниковом и ягодниковом в составе подроста преобладает сосна, в разнотравном – ель и береза, а в осоково-сфагновом – береза.

Типы леса отличаются по видовому составу и доминантам ЖНП. В сосняке разнотравном в ЖНП в среднем содержится 33 вида, в ягодниковом – 19, брусничниковом – 14 и осоково-сфагновом 13. Фитомасса ЖНП увеличивается при переходе от сухих и свежих типов леса к устойчиво сырým. В сосняке брусничниковом она составляет 0,216 т/га (в абсолютно сухом состоянии),

ягодниковом – 0,572, разнотравном – 0,646 и осоково-сфагновом – 1,123 т/га. В фитомассе ЖНП преобладают полукустарнички и кустарнички. Их удельный вес наибольшего значения достигает в ягодниковом типе леса (78,2%).

Сосняки разнотравные отличаются от ягодниковых и брусничниковых большим развитием подлеска. В осоково-сфагновом типе леса он отсутствует. Абсолютно сухая надземная фитомасса этого компонента насаждений в разнотравном типе леса составляет 0,269 т/га, в ягодниковом – 0,123 и брусничниковом – 0,055.

Близкие к описанным результаты изучения нижних ярусов растительности в различных лесных формациях можно встретить в работах других исследователей (Железников, 1982; Прокудин, 1986; Предеина, 2005; Бачурина, 2015; Целитан, 2021; и др.).

В нашей работе наибольший интерес представляют данные о запасах нижних ярусов растительности в исследуемом нами лишайниковом типе (или близких к лишайниковому типу) сосновых насаждений. Их в специальной литературе можно встретить в ограниченном количестве. По сводкам В.А. Усольцева (2002) этот показатель в лишайниковом типе леса в сомкнутых сосняках Архангельской области изменяется от 2,73 т/га (в 30-летнем возрасте) до 5,27 т/га (в 140-летнем), в нормальных сосняках Северной Карелии – от 6,61 т/га (в 40 лет) до 9,76 т/га (в 140 лет), в модальных сосняках притундровой тайги Европейского Севера России – от 6,60 т/га (50 лет) до 10,25 т/га (в 140 лет). Можно предположить, что различия приведенных значений запасов фитомассы нижних ярусов растительности в конкретном лишайниковом типе леса связаны с климатическими условиями, характеристиками насаждений и числом включенных в этот ярус типов растений. По данным Г.А. Ивановой, С.В. Жилы, В.А. Иванова, Н.М. Ковалевой, Е.А. Кукавской (2018) запас фитомассы ЖНП в южно-таежном кустарничково-лишайниковом сосняке Красноярского края составляет 12 т/га. В зеленомошно-лишайниковых сосняках Карелии он колеблется от 7 до 12 т/га (Загидуллина, 2021). Причем, основную

долю (около 90%) в фитомассе ЖНП занимает мохово-лишайниковый покров. Фитомасса кустистых лишайников на территории Западной Сибири и Полярного Урала достигает 1,22 - 5,73 т/га (Абдульманова, 2021).

Анализ опубликованных Э.А. Курбановым (2002) данных пробных площадей, заложенных в лишайниковых сосняках третьего-пятого классов бонитета Волго-Вятского района, свидетельствует, что фитомасса подроста изменяется в пределах от 0,04 до 2,56 т/га, подлеска – от 0,12 до 0,73 и ЖНП – от 0,9 до 5,1.

Детальные исследования фитомассы сосняков, в том числе подроста и ЖНП, проведены И.Н. Кутявиным (2018) в Северном Приуралье. По данным этого автора в разновозрастном (пределы варьирования возраста деревьев от 44 до 215 лет) сосняке лишайниковом надземная фитомасса подроста составляет 0,52 т/га, а ЖНП – 8,34. Причем в составе ЖНП доминируют лишайники, доля которых по массе составляет 97,2%.

Исследования запасов нижних ярусов растительности в лесных экосистемах актуальны не только для определения бюджета углерода, но и во многих других аспектах: оценке биологического разнообразия, процессов обмена веществ и энергии, запасов лесных ягод и лекарственного сырья, кормовых ресурсов диких животных, комплекса лесных горючих материалов и т.д. (Магомедова, 2002; Иванова, 2005; Коробкин, Передельский, 2005; Бобровский, 2008; Фуряев и др., 2010; Василевич, 2013; Абдульманова, 2015; Полосухина и др., 2020).

Сухие сосняки, к которым, безусловно, относятся и лишайниковые формируются и растут под действием регулярных лесных пожаров (Корчагин, 1954; Чижов, Санникова, 1978; Листов, 1986; Санников, 1992; и др.). Межпожарный интервал в зависимости от различных факторов (широта местности, изолированность экосистем, тип леса и т.д.) может составлять от 25 до 100 лет (Zakcrisson, 1977; Ваганов, Арбатская, 1996; Иванова, Иванов, 2015; и др.).

Лесные пожары разрушают взаимодействие между отдельными компонентами насаждений. Многие исследователи отмечают, что даже при низовом пожаре лишайниковый покров выгорает практически полностью. В то же время корни у кустарничков, трав и подроста могут пережить пожар (Кучеров, Зверев, 2012; Иванова и др., 2018; и др.). Сильной пирогенной трансформации подвергается подстилка и в меньшей степени физико-химические свойства почвы (Безкоровайная и др., 2005). Степень повреждения компонентов насаждения зависит от ряда факторов: климатических условий, вида и интенсивности пожара, структуры древостоя, характеристик нижних ярусов растительности (Reinhardt et al., 2001; Бобкова, 2006; Матвеев, 2006; Матвеева, 2007; Целитан, 2021; Загидуллина, 2021).

Значительное количество исследований проведено по оценке постпирогенного восстановления экосистем, в том числе восстановления нижних ярусов растительности. Отмечается, что при низовом пожаре выгорает напочвенный покров, быстрыми темпами происходит минерализация подстилки и опада, которая обогащает почву. Все это способствует интенсивному возобновлению сосны после пожара (Мелехов, 1948, 1980; Санников, 1992; Матвеев, 2006; Залесов, 2021). Послепожарное лесовосстановление характеризуется определенными стадиями (Фурьев, Киреев, 1979; Санников, 1983; и др.). Есть мнение, что как отдельные типы леса лишайниковые и лишайниково-зеленомошные сосняки, сформировались именно под влиянием пожаров (Санников, 1992).

Большое внимание в специальной литературе уделяется постпирогенной динамике ЖНП (Ипатов, Самойлов, 1995; Самойлов, Ипатов, 1995; Баккал и др., 2005; Горшков, Баккал, 2012; Кучеров, Зверев, 2012; Иванова и др., 2018; Загидуллина, 2021; и др.). Наиболее отчетливо стадии послепожарной сукцессии представлены в работе В.В. Горшкова и И.Ю. Баккал (2012). Они отмечают, что в сосняках лишайниковых Европейского севера интенсивное увеличение проективного покрытия мохово-лишайникового покрова после пожара

наблюдается в течение 30 лет. В последующем существенного изменения этого показателя не наблюдается. Причем они фиксируют три стадии послепожарной сукцессии (начальную, промежуточную и завершающую) с выделением доминирующих и содоминирующих видов ЖНП. По данным этих авторов на начальной стадии в период от 4 до 15 лет после пожара в составе данного компонента насаждения доминируют виды из рода кукушкин лен (*Polytrichum*), а виды рода кладония (*Cladonia*) имеют только первичные слоевища. На этой же стадии при давности пожара от 16 до 40 лет после пожара содоминируют кладонии бесформенная (*Cladonia deformis* (L.)), стройная (*Cladonia gracilis* (L.)), роговидная (*Cladonia cornuta* (L.)) и курчавая (*Cladonia crispata* (Ach.)). На промежуточной стадии в период от 41 до 70 лет после пожара доминирование в ЖНП переходит к кладонии мягкой (*Cladonia mitis* Sandst.), а содоминирует с ней кладония дюймовая (*Cladonia uncialis* (L.)). При давности пожара от 70 до 140 лет в составе ЖНП доминирующим видом является кладония оленья (*Cladonia rangiferina* (L.)), которая постепенно вытесняется кладонией звездчатой (*Cladonia stellaris* (Opiz.)). На завершающей стадии (более 140 лет после последнего пожара) доминирование в ЖНП полностью переходит к кладонии звездчатой. Большое влияние на характер стадий пирогенных сукцессий оказывает инсоляция ЖНП (Кучеров, Зверев, 2012), которая в первую очередь определяется сомкнутостью полога (полнотой древостоя).

Особенности постпирогенной динамики нижних ярусов растительности, безусловно, оказывают влияние на их прирост и накопление запасов фитомассы.

2.3. Исследования годичной продукции нижних ярусов растительности

В исследованиях биологической продуктивности насаждений наименее изученным остается годичная продукция нижних ярусов растительности.

Даже в работах, посвященных оценке продуктивности этих ярусов, вклад годичной продукции в большинстве случаев не учитывается. Между тем в специальной литературе подчеркивается, что при оценке биопродукционного процесса наиболее важным и информативным показателем является продукция экосистем (Дылис и др., 1974; Усольцев, 2010, 2014; Кудрявцев, 2013; и др.). Как показано в работе В.А. Усольцева и С.В. Залесова (2005) продукцию экосистем при оценке бюджета углерода подразделяют на четыре категории: чистую биомную, чистую экосистемную, чистую первичную и общую первичную. Наиболее часто в исследованиях оперируют чистой первичной продукцией. Причем ее, как правило, отождествляют с текущим приростом (Усольцев, Залесов, 2005).

Годичная продукция фитомассы в насаждениях зависит от множества факторов и изменяется в значительных пределах. Так, в сосняках Карелии этот показатель в различных типах леса составляет от 2,3 до 7,6 т/га (Казимиров и др., 1977). Отмечается уменьшение доли деревьев и увеличение доли нижних ярусов растительности в годичной продукции сосновых насаждений при продвижении в северном направлении. По данным И.Н. Кутявина (2018) продукция органического вещества древостоя и подроста также зависит от типов леса: в лишайниковых сосняках Северного Приуралья она составляет 1,54 т/га, а в чернично-сфагновых – 2,42.

Как отмечалось выше, исследований по оценке годичной продукции нижних ярусов растительности проведено в ограниченном количестве. Количественные показатели фитомассы и годичной продукции нижних ярусов растительности получены сотрудниками Лаборатории лесоведения АН СССР в период с 1974 по 1978 гг. при изучении биологической продуктивности лесов Поволжья: в березняках (Ильющенко, 1982), осинниках (Рождественский, 1982) и сероольшанниках (Уткин и др., 1982). Установлено, что в березняках разного возраста и разных типов леса доля годичной продукции нижних ярусов от продукции надземной части насаждений варьирует в пределах от 5,2 до

30,5%. Выявлено снижение годичной продукции с уменьшением освещенности под пологом древостоев и ее увеличение с ухудшением условий местопроизрастания. Четкой зависимости массы и годичной продукции от возраста древостоев не обнаружено.

По данным М.А. Кулагиной (1978) годичный прирост фитомассы напочвенного покрова зависит от условий местопроизрастания насаждений. В сосняке рододендрово-брусничном он достигает 2,0, разнотравно-брусничном – 4,4 и бруснично-зеленомошном – 5,1 ц/га. Доля его от общей годичной продукции насаждений составляет от 1,5 (в сосняке рододендрово-брусничном) до 2,8% (в сосняке бруснично-зеленомошном).

Зависимость общей годичной продукции фитомассы нижних ярусов растительности от условий местопроизрастания подтверждается в работе И.Л. Трофимовой (2015), проведенной в сосняках четырех типов леса (брусничниковом, ягодниковом, разнотравном и осоково-сфагновом) Среднего Урала. Причем, установлено, что с улучшением лесорастительных условий прирост фитомассы растений лесовозобновления и подлеска увеличивается. Четкой связи годичной продукции ЖНП от качества условий местопроизрастания не обнаружено. В целом величина продукции колеблется в следующих пределах: растений лесовозобновления от 64,1 (в брусничниковом типе леса) до 77,8 кг/га (в разнотравном), ЖНП – от 113,1 (в брусничниковом типе леса) до 629,7 (в осоково-сфагновом), подлеска – от 9,6 (в брусничниковом типе леса) до 37,3 (в разнотравном). Доля годичной продукции в общей надземной фитомассе исследованных компонентов насаждения передается следующими цифрами: растений лесовозобновления – от 17,1 до 27,5%, ЖНП – от 29,8 до 65,3% и подлеска – от 15,7 до 20,4%. Отмечено, что удельный вес годичной продукции в фитомассе нижних ярусов растительности значительно выше, чем в фитомассе древостоев.

По данным Н.П. Косых и И.Д. Махаткова (2008) в лесоболотных экосистемах средней тайги Западной Сибири годичная продукция нижних ярусов

растительности в основном определяется влажностью и насыщенностью кислородом корнеобитаемого слоя и условиями минерального питания. Доля продукции мхов от их общей фитомассы меняется от 0,48 (в олиготрофной мочажине) до 0,92 (в ряме). Этот показатель у трав и кустарничков значительно ниже и варьирует 0,17 в ряме до 0,32 в гряде.

Исследования годичной продукции мохового яруса в темнохвойных фитоценозах и производных березняках Кеть-Чулымского междуречья проведены Н.Н. Кошурниковой, А. В. Пановым и А.О. Гаек (2008). Выявлено, что продукция мхов зависит от сомкнутости полога древостоев, густоты подроста, подлеска, проективного покрытия и структуры ЖНП. Ее удельный вес независимо от типа восстановительной сукцессии и возраста насаждений составляет 35-36% от общей фотосинтезирующей фитомассы мхов. Величина годичной продукции варьировала от 1,2-8,6 г/см² в производных березовых насаждениях до 21,9 – в коренном темнохвойном древостое.

И.А. Гончарова (2008) отмечает, что величина годичного прироста зеленого мха изменяется год от года. Эта изменчивость в основном определяется условиями погоды и количеством моховых дерновинок. Величина продукции в лиственничниках подзоны тундровых редколесий в зависимости от типов леса изменяется в пределах от 110,4 до 171,9 г/м².

По данным И.Н. Кутявина (2018) в сосняках северного Приуралья годичная продукция ЖНП в различных типах леса составляет от 0,451 до 2,75 т/га. Лишайниковые сосняки по сравнению с сосняками других типов леса характеризуются относительно невысоким значением этого показателя (0,451 т/га). Причем участие лишайников в общей массе годичной продукции составляет 91%.

Детальные исследования прироста кустистых лишайников проведены С.Ю. Абдульмановой и С.Н. Эктовой (2013) и С.Ю. Абдульмановой (2015) на территории Западной Сибири и Полярного Урала. Ими предложен экспрес-

метод определения прироста фитомассы через прирост по высоте, позволяющий снизить при работах нарушения лишайникового покрова трудозатраты. На основе анализа литературных источников определены пределы изменения скорости прироста кустистых лишайников – 2-34%. Установлено, что основными факторами, определяющими величину прироста лишайников рода *Cladonia*, являются климатические (теплообеспеченность в сочетании с увлажнением) и орографические факторы, фитоценоотические характеристики территории и целостность (степень нарушенности) мохово-лишайникового яруса. Выявлено, что продукция основных видов лишайников варьирует в диапазоне от 67 до 614 кг/га. При таком ежегодном приросте запасы фитомассы лишайников в исследованном районе могут достигать от 1,22 до 5,73 т/га. С.Ю. Абдульмановой и С.Н. Эктовой установлено, что удельный вес годичной продукции в общей фитомассе основных видов лишайников в северных районах Западной Сибири составляет от 7 до 13%. Отмечается, что эти цифры согласуются с средним значением этого показателя (11%), полученным для Субарктики. Близкие результаты по доле годичной продукции в общей фитомассе лишайников были ранее получены в редкостойных лесах Восточно-европейского севера В.Н. Андреевым (Шамурин и др., 1975). По данным этого исследователя у кустистых лишайников при запасе 0,30 т/га годичная продукция составляет 0,03 т/га.

Несколько большие величины доли годичной продукции в общей фитомассе лишайников в сосняках зеленомошно-лишайниковых Карельского лесного района получены А.Т. Загидуллиной (2021). По ее данным этот показатель зависит от вида лишайника и изменяется от 0,13 (для кладонии оленьей) до 0,17 (для цетрарии исландской). Для кладонии дюймовой он составляет 0,14, а для кладонии лесной – 0,16. Более высокие значения доли годичной продукции в общей фитомассе лишайников по данным А.Т. Загидуллиной, на наш взгляд объясняются, значительно лучшими лесорастительными условиями сосняков зеленомошно-лишайниковых Карельского лесного района по

сравнению с условиями севера Западной Сибири и Полярного Урала, в которых проводила исследования С.Ю. Абдульманова.

А.Т. Загидуллиной (2021) также определена доля годичной продукции мхов в их надземной фитомассе. Для мха Дикранум она составила 0,21, а для мха Шребера – 0,23.

На наш взгляд, полученные соотношения годичной продукции лишайников и мхов с их фитомассой могут быть использованы при оценке биологической продуктивности насаждений, произрастающих в близких к исследованным лесорастительным и зонально-климатическим условиям. Такая возможность, в частности, отмечается в работе В.А. Усольцева (2014). Известно, что надземная фитомасса многолетних растений определяется значительно быстрее и точнее, чем их годичная продукция. Поэтому если известны общая фитомасса растений и указанное выше соотношение, то значительно упрощается процесс корректного определения годичной продукции. В специальной литературе отношение чистой первичной продукции к величине фитомассы называют удельной чистой продукцией (Усольцев, 2014).

2.4. Исследования пространственной структуры нижних ярусов растительности

В настоящих исследованиях несомненный интерес представляют данные о пространственной структуре нижних ярусов растительности – однородности или неоднородности распределения растений лесовозобновления, мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов по площади. Сведения об организованности растительных сообществ, позволяют оценить их устойчивость и потенциальные возможности роста и развития в конкретных экологических условиях, а также выявить общие закономерности формирования сообществ (Загидуллина, 2001; Власова, 2007; Фардеева, Рогова, 2012; Фардеева, 2014; Ковязин, Фам, 2018 и др.). Признается, что оценка простран-

ственного распределения – это новое и важное звено в исследованиях подполевой растительности лесных фитоценозов (Власова, 2007). В популяционных исследованиях растительность характеризуют как совокупность разномасштабных пространственных мозаик (Заугольнова, 1999), границы которых сложно выделяемы (Фардеева, 2014).

Под пространственной структурой популяций понимают распределение отдельных особей и их группировок в пространстве (Грейг-Смит, 1967). Различают вертикальную структуру (ярусность) и горизонтальную (мозаичность). При оценке горизонтальной структуры основное внимание уделяют на степень равномерности распределения растений по площади (Кузьмичев В.В., 2013). Характер распределения растений в пространстве в основном зависит от экологических условий и биологических особенностей вида. С ним связаны стабильность, устойчивость и продуктивность популяций. Пространственная структура складывается под действием экзогенных (внешних) и эндогенных (внутренних) факторов. К экзогенным относятся факторы, связанные с географическими и климатическими условиями местообитания, влиянием растительного сообщества других видов, зоогенными и антропогенными воздействиями. В частности, на горизонтальную структуру фитоценозов заметное влияние оказывают рекреационные нагрузки (Ковязин, Фам, 2018). Факторы, связанные с конкретным видом (особенности размножения, роста и развития особей и т.д.), являются эндогенными (Грейг-Смит, 1967; Заугольнова, 1976; Getzin et al., 2006; Грабарник, 2010; Луганский и др., 2010; Загидуллина, 2021; и др.).

Различают три основных типа размещения растений: случайное, равномерное и групповое (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Плотников, 1979; Шевелев, Кузьмичев, 2003; и др.). Отмечается (Крамаренко, 2004), что в относительно однородных условиях среды при отсутствии устойчивых положительных (или отрицательных) взаимодействий между растениями их распределение по площади (в пространстве) стремится к случайному. При наличии

антагонистических отношений между растениями (когда действуют отталкивающие силы) растения будут размещаться более или менее равномерно, а при положительных взаимодействиях – контагиозно (группами). Групповое размещение растений часто является следствием гетерогенности экзогенных факторов. Тип размещения растений связан с их плотностью (численностью). При повышении плотности выше определенного значения групповое или равномерное распределение растений по площади может поменяться на случайное (Крамаренко, 2004).

Многими исследователями установлено, что на начальных этапах освоения территории растениями наиболее часто встречается их контагиозное размещение. Такому размещению способствует разлет на ограниченное расстояние семян и плодов от материнского растения и особенности появления корневых отпрысков и поросли (Грейг-Смит, 1967; Загидуллина, 2021). Неравномерность распределения растений со временем снижается из-за отпада наиболее угнетенных растений и групповой тип размещения переходит в случайный (Каволюнене, 1985; Кузьмичев, 2013). Об изменении первоначального распределения подроста по площади под влиянием ценотических факторов отмечается Н.С. Санниковой (1992).

Многими исследователями признается, что случайное распределение свидетельствует об оптимальных условиях функционирования растений, а отклонения от случайного распределения – на наличие неблагоприятных факторов (Грейг-Смит, 1967; Миркин, 1985; Марков, 2012; и др.). В.В. Кузьмичев (2013) отмечает, что чем выше контагиозность размещения растений, тем сильнее отклонения от принципа симметрии в их морфогенезе. Установлено, что горизонтальная структура, сформировавшаяся на начальных этапах сукцессии, обуславливает последующую динамику экосистем (Кузьмичев, 2013). Е.Л. Маслаков (1981) отмечает, что образующиеся первичные ценотические структуры популяций подвержены влиянию различных неблагоприятных природных и техногенных факторов и нуждаются в хозяйственном улучшении.

Он считает, что чем равномернее размещены растения (лидеры), тем выше будет их продуктивность.

Для анализа пространственной структуры и оценки типов размещения растений по площади исследователями предложены различные методические подходы и методы (Грейг-Смит, 1967; Поздняков, 1967; Фрей, 1968; Василевич, 1969; Плотников, 1979; Одум, 1986; Власова, 2007; и др.). В.В. Кузьмичев (2013) их объединяет в две группы: основанные на измерении расстояний между растениями и на закладке небольших по размеру площадок с определением на них количества растений.

Для оценки пространственной структуры часто используется функция Рипли и парная корреляционная функция (PCF) с определением среднего количества растений, находящихся на определенном расстоянии, от случайно выбранного растения (Фардеева, 2014).

Детальный анализ методов, разработанных за рубежом, приводится в работе П. Грейг-Смита (1967). Из отечественных работ (советского времени), безусловно, заслуживает внимание метод, разработанный Т. Фрейем (1968). Для анализа характера распределения растений он предложил поле размещения, в котором координатами выступают относительная плотность и изменчивость. Типы размещения отличаются соотношениями относительной плотности и изменчивости. Тип размещения может также характеризоваться соотношением эксцесса и асимметрии рядов распределения количества учетных площадок по числу растений на них. В этом подходе открывается возможность совместной оценки количества и размещения растений в сообществах. Т. Фрей показал, что при очень высокой плотности сообщества определить тип размещения растений сложно.

П.Я. Грабарник (2010) отмечает, что статистические методы изучения пространственных (точечных) структур в рамках моделей случайности позволяют математически точно оценить характер размещения особей в экосистеме,

а предложенные методы анализа пространственной структуры стали доступными для применения с разработкой специальных компьютерных программ, в частности, программы Spatstat. В этой программе выполнен пространственный анализ ЖНП сосняков зеленомошных Марийского Заволжья Н.А. Власовой (2007). Ей установлено, что ЖНП в исследуемых сосняках отличается общностью накопления и распределения. Распределение микроассоциаций в пространстве имеет групповой характер.

Многие исследователи для определения типа распределения растений в пространстве используют метод, основанный на описании случайного распределения законом Пуассона, для которого среднее значение (X) равняется его дисперсии (S^2). Поэтому при $X=S^2$ распределение растений окажется случайным. Установлено, что при $X > S^2$ – оно регулярное, а при $X < S^2$ – контагиозное (Грейг-Смит, 1967). Тип распределения определяется, как правило, на основе коэффициента (индекса скученности), который представляет собой отношение дисперсии ряда распределения площадок с разным количеством растений на их среднее значение на одной площадке (Грейг-Смит, 1967). Особого внимания заслуживает оценка распределения растений в пространстве на основе индекса Одума (Одум, 1986; Крамаренко, 2004). Индекс Одума также определяется делением дисперсии на среднее значение признака. Однако предлагается очень простой вариант определения достоверности разницы между индексом Одума и единицей на основе сравнения вычисленного значения индекса с табличной величиной F-критерия Фишера-Снедекора.

Выводы:

1. На современном этапе важными критериями лесопользования признаются сохранение и поддержание основных параметров и функций лесных экосистем, их климаторегулирующих свойств и биологического разнообразия. Для определения и прогнозирования экологических функций и углерододепонирующей способности лесных насаждений необходимы обоснованные све-

дения об их биологической продуктивности. В этой связи чрезвычайно актуальны региональные исследования фитомассы и первичной продукции насаждений, результаты которых являются экспериментальной основой оценки бюджета углерода в лесных формациях.

2. Подавляющее большинство исследований, выполненных в русле обозначенной проблемы, были направлены только на оценку фитомассы древостоев – основного компонента насаждений. Результатами большинства из них являются нормативно-справочные таблицы для подеревной или площадной таксации различных фракций надземной фитомассы древостоев.

3. Исследования фитомассы лесных экосистем и их годичной продукции вышли на принципиально новый уровень после 1992 года (конференции по окружающей среде и развитию, прошедшей под эгидой ООН), и принятия Киотского протокола в 1997 году. Леса планеты стали рассматриваться как биологическая преграда вызовам глобального изменения климата.

4. В биопродукционном процессе активно участвуют и нижние ярусы растительности: растения лесовозобновления (всходы + подрост), подлесок и ЖНП. В некоторых экосистемах и лесорастительных районах, в частности в северных широтах, они вносят существенный вклад в продуцирование растительной массы. Отсутствие информации об их фитомассе и годичной продукции порождает серьезные неопределенности в оценках бюджета углерода.

5. Исследования нижних ярусов растительности в лесных экосистемах актуальны не только для определения бюджета углерода, но и во многих других аспектах: оценке биологического разнообразия, процессов обмена веществ и энергии, запасов лесных ягод и лекарственного сырья, кормовых ресурсов диких животных, комплекса лесных горючих материалов и т.д.

6. Сухие сосняки, к которым относятся и лишайниковые, формируются и растут под действием регулярных лесных пожаров. Особенности постпирогенной динамики нижних ярусов растительности, наряду с таксационными характеристиками древостоев, оказывают существенное влияние на их прирост

и накопление запасов фитомассы. Поэтому исследования нижних ярусов растительности следует проводить с учетом этого фактора (давности пожара).

7. В исследованиях биологической продуктивности насаждений наименее изученным остается годовая продукция нижних ярусов растительности. Даже в работах, посвященных оценке продуктивности этих ярусов, вклад годичной продукции в большинстве случаев не учитывается. Между тем при оценке биопродукционного процесса наиболее важным и информативным показателем является не фитомасса, а продукция экосистем.

8. Продуктивность нижних ярусов растительности неразрывно связана с их пространственной структурой. Пространственный рисунок является адаптивным признаком растительных сообществ к лесорастительным условиям и важным показателем их состояния и жизнеспособности. Сведения об организованности растительных сообществ, позволяют оценить их устойчивость и потенциальные возможности роста и развития в конкретных экологических условиях, а также выявить общие закономерности формирования сообществ.

В целом, анализ специальной литературы дает основание констатировать актуальность исследований фитомассы и годичной продукции нижних ярусов растительности в лишайниковых сосняках ХМАО-Югры. Результаты их в комплексе с ранее полученными данными по фитомассе древостоев, позволят составить корректные таблицы биологической продуктивности сосновых насаждений. Такие таблицы многофункциональной направленности необходимы для решения экологических и лесоводственно-таксационных задач и оценке биосферной роли лесов региона.

3. ПРОГРАММА, МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБЪЕМ ВЫПОЛНЕННЫХ РАБОТ

3.1. Программа исследований

Постановка цели исследования обусловлена необходимостью расширения эмпирических данных по биологической продуктивности северотаежных сосняков лишайниковых Ханты-Мансийского автономного округа – Югры для разработки экосистемных моделей, необходимых в первую очередь при определении бюджета углерода данной лесной формации. Для решения этой задачи имеющиеся данные по фитомассе и годичной продукции древостоев (В.З. Нагимов, 2011; З.Я. Нагимов и др., 2012), необходимо дополнить соответствующими материалами по нижним ярусам растительности.

В соответствии с целью исследований решались следующие программные вопросы:

1. Изучение и обобщение опыта исследований по вопросам формирования и накопления фитомассы нижних ярусов растительности (подроста, подлеска и ЖНП).

2. Определение видового состава ЖНП в лишайниковых сосняках с учетом продолжительности послепожарной восстановительной сукцессии.

3. Исследование изменчивости характеристик ЖНП и его пространственного распределения в исследуемых сосновых насаждениях.

4. Оценка фитомассы и годичной продукции ЖНП в увязке с таксационными показателями древостоя и продолжительностью послепожарной восстановительной сукцессии.

5. Исследование изменчивости таксационных показателей всходов и подроста и их пространственного распределения в исследуемых сосняках.

6. Оценка фитомассы и годичной продукции растений лесовозобновления в увязке с таксационными показателями древостоя, развитием ЖНП и давностью пожара.

7. Оценка структуры надземной фитомассы лишайниковых сосняков в районе исследований.

8. Разработка таблиц фитомассы нижних ярусов растительности для использования в научных и практических целях.

3.2. Основные положения методики исследований

В основу исследований положен комплексный подход и методы математико-статистического анализа. Настоящая работа является составной частью лесоводственно-таксационных исследований, проводимых кафедрой лесной таксации и лесоустройства ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет» в северотаежных лишайниковых сосняках ХМАО-Югры и направленных на разработку таблиц биологической продуктивности насаждений. Результаты оценки фитомассы и годичной продукции древостоев обобщены и представлены в наших предыдущих работах (Нагимов, Артемьева, 2008; Нагимов, Артемьева и др., 2009; Артемьева и др., 2012). Исследования нижних ярусов растительности проводились на тех же опытных объектах, на которых собирался экспериментальный материал по фитомассе древостоев.

Все работы по сбору необходимых эмпирических данных проводились в границах пробных площадей (ПП). При их закладке руководствовались положениями ОСТ 56-69-83 «Пробные площади лесоустроительные. Метод закладки» и соответствующими лесоводственно-таксационными требованиями. До начала полевых работ на основе анализа повыдельной базы лесоустроительных данных лесничества в типе леса сосняк лишайниковый подбирались чистые, одновозрастные (или условно одновозрастные) естественные сосновые насаждения. Затруднений при подборе таких насаждений, как правило, не возникает: подавляющее большинство лишайниковых сосняков в районе исследований имеет такие характеристики. В лишайниковом типе леса древостои характеризуются преимущественно низкой и средней полнотой. Чтобы оценить влияние этого показателя на накопление фитомассы древостоев и

нижних ярусов растительности стремились охватить ПП максимально широкий диапазон изменения полноты насаждений.

В лесотаксационных исследованиях размер ПП рекомендуется устанавливать исходя из коэффициента вариации диаметра стволов и желаемой точности определения его средней величины. Известно (Загреев и др. 1992), что для определения среднего диаметра с точностью не менее $\pm 5\%$ в древостоях необходимо измерить диаметры у следующего количества деревьев основного элемента леса: в древостоях 1 и 2 классов возраста (в молодняках) у 300-350, в средневозрастных и приспевающих древостоях – у 250-300, а в спелых и перестойных – у не менее чем 150. Этими рекомендациями мы руководствовались в своей работе.

На ПП после их отграничения проводился перечет деревьев отдельно по элементам леса (по породам), классам роста и развития по Крафту (на некоторых ПП – по категориям технической годности) и ступеням диаметра (толщины). Размер ступени выбирался в зависимости от среднего диаметра древостоя, который определялся предварительно по диаметрам нескольких средних по размерам деревьев. В древостоях со средним диаметром до 8 см размер ступени принимался равным 1 см, от 8,1 до 16 см – 2 см и более 16 см – 4 см. После перечета в пределах ПП у 20-30 деревьев сосны, отобранных механическим путем, измерялись диаметры с точностью 0,1 см, высоты (высотомером Суунто) и размеры (длина и диаметр) крон с точностью 0,1 м.

С учетом характера распределения деревьев сосны по ступеням толщины для определения традиционных таксационных показателей и надземной фитомассы древостоев осуществлялся отбор модельных деревьев по методу пропорционально-ступенчатого представительства, их рубка и соответствующая обработка.

Таксационные характеристики срубленных модельных деревьев и древостоев сосны устанавливались с использованием традиционных, общеприня-

тых в лесной науке методов, действующих нормативно-справочных материалов и лесоустроительной инструкции (Загреев и др., 1992; Лесоустроительная инструкция, 2018)

Исследования фитомассы деревьев и древостоев осуществлялись в соответствии с теоретическими разработками и методическими рекомендациями В.А. Усольцева и З.Я. Нагимова (1988а, 1988б) и З.Я. Нагимова и др. (2013). Оценочные работы проводились с подразделением общей надземной фитомассы на фракции: древесина ствола и ветвей, кора ствола и ветвей, отмершие ветви, хвоя и генеративные органы (шишки). Как отмечалось выше, результаты их опубликованы в наших предыдущих работах.

В таежных лесах периодически действующим и в тоже время существенным природным фактором, формирующим и определяющим видовой состав и структуру всех компонентов насаждений, являются лесные пожары (Мелехов, 1948; Санников, 1992; Горшков, Баккал, 2012; Кучеров, Зверев, 2012; Иванова и др., 2018; и др). Поэтому исследования особенностей формирования нижних ярусов растительности, оценку их фитомассы и годичной продукции целесообразно проводить с учетом этого фактора. В этой связи на ПП устанавливалась давность последнего пожара. Известно, что под воздействием пожара на некоторых (нижних) участках ствола происходит повреждение и отмирание камбиального слоя и, как следствие, прекращается продуцирование древесины, а на неповрежденных пожаром участках прирост продолжается. Это свойство послепожарного формирования древесины ствола положено в основу определения давности пожара (Мелехов, 1948; Горшков, 2002). Разница в числе годичных колец, сформировавшихся на поврежденном и неповрежденном пожаром участках ствола соответствуют давности повреждения камбиального слоя – давности пожара.

Для определения давности последнего пожара в процессе перече́та деревьев фиксировались повреждения в комлевой и прикорневой частях ствола.

На некоторых ПП учет (точковка) поврежденных деревьев производился в отдельной колонке пересчетной ведомости. На ПП с наличием поврежденных деревьев отбор модельных деревьев для рубки осуществлялся с таким расчетом, чтобы в их число вошли как минимум три дерева с характерными пожарными повреждениями (шрамами). У этих деревьев выпиливался образец древесины (поперечный спил) в зоне пожарного повреждения. Подсчет годичных колец на поперечных спилах производился в лабораторных условиях при помощи измерительной лупы с 9-кратным увеличением, а в сложных и сомнительных случаях – на измерительном комплексе LINTAB-6.0. Пожарное происхождение шрамов считалось установленным при совпадении давности их возникновения у данных деревьев.

В лесных насаждениях к нижним ярусам растительности относят подрост, подлесок и ЖНП. В пределах наших ПП подлесочных пород не обнаружено. Хотя по литературным данным в северотаежных лишайниковых сосняках под пологом древостоев можно встретить иву козью и шиповник.

Для изучения характеристик растений лесовозобновления (всходов и подростов) и ЖНП на каждом исследуемом объекте закладывались учетные площадки (УП) размером 1,0x1,0 м, которые размещались в регулярном порядке вдоль трансект, заданных преимущественно по диагоналям ПП. Следует отметить, что располагать такие трансекты по граничным линиям ПП (как это часто практикуется) в сосняках лишайниковых не целесообразно. Это связано с тем, что при отграничении ПП происходит существенное повреждение ЖНП (в лишайниковых сосняках в большинстве случаев он представляет собой сплошной ковер из лишайников и мхов), что снижает качество работ. Повреждение лишайниково-мохового яруса может произойти и при сплошном переците деревьев. Поэтому исследования нижних ярусов растительности на ПП в основном проводились до перечислительной таксации древостоя и рубки модельных деревьев.

Выбор размера УП 1,0x1,0 м был обусловлен высотной структурой подраста в исследуемых сосняках – абсолютным доминированием мелкого подраста. УП закладывались в количестве не менее 20 шт. на ПП. Их положение на трансекте фиксировалось при помощи специально изготовленного шаблона (рамки).

Оценка количественных и качественных показателей, надземной фитомассы и годичной продукции растений лесовозобновления.

На каждой УП для определения различных характеристик всходов и подраста производилось их сплошное извлечение. Следует отметить, что при сильном разрастании мохово-лишайникового покрова всходы и очень мелкий подрост могут находиться в его толще. Причем живые всходы часто висают в ЖНП, не достигая корнями почвы. Это обстоятельство требует очень внимательного подхода при определении количества, произрастающих в пределах УП растений.

После извлечения у всех экземпляров всходов и подраста определялись высота стволика с точностью 0,1 см, диаметр у основания с точностью до 0,1 мм (с использованием измерительной лупы), возраст (по мутовкам или годичным кольцам у шейки корня) и категория жизнеспособности. При определении категории жизнеспособности (жизнеспособный, сомнительный, нежизнеспособный) основными критериями считались стабилизированный прирост стволика по высоте, цвет, длина хвои и протяженность кроны (Санникова, 1992). Вся эта работа проводилась отдельно по каждой учетной площадке.

При анализе и интерпретации полученных данных растения лесовозобновления (всходы и подрост) подразделялись:

по высоте – на категории крупности: мелкий (высотой до 0,5 см), средний (высотой от 0,51 до 1,50 м) и крупный (высотой более 1,51 м);

по возрасту – на всходы (до 2 лет) и подрост (от 3 лет и более); подрост дополнительно дифференцировался на две группы: с возрастом от 3 до 5 лет (ранее относился к самосеву) и с возрастом от 6 лет и более;

по пространственному распределению на основе индекса Одума на равномерный и не равномерный;

по густоте на три категории: редкий (численностью до 2 тыс. экз./га), средний (от 2,1 до 8,0 тыс. шт./га) и густой (от 8,1 тыс. шт./га и более).

При пересчете мелкого и среднего подроста в крупный применялись следующие коэффициенты: для мелкого – 0,5, а для среднего – 0,8 (Об утверждении правил ..., 2022).

Следующий этап работы заключался в определении надземной фитомассы растений лесовозобновления. Для этого всходы и подрост на всех УП объединялись с распределением по указанным выше возрастным группам. В последующем все работы по оценке надземной фитомассы велись дифференцированно по этим группам. Растения каждой возрастной группы взвешивались на электронных весах с точностью 0,1 г. После этого хвоя на экземплярах всходов и подроста отделялась от стволика и веточек (скелетной части) и определялась масса этих фракций (хвои и скелетной части растений) также с точностью 0,1 г. Затем полученные на УП данные с учетом их общей площади переводились на 1 га. Для определения абсолютно сухой фитомассы из каждой фракции отбирались навески (в большинстве случаев равные общей массе), которые в лабораторных условиях высушивались до постоянного веса в термостатах при температуре 105⁰С.

Важнейшей характеристикой биопродукционного процесса лесных насаждений является первичная или годовая биологическая продукция. Под ней понимают общее количество вещества, которое создается на единице площади в течение года в процессе фотосинтеза. Ее также называют общей первичной продукцией (Усольцев, Залесов, 2005).

Годичная продукция растений лесовозобновления определялась с дифференциацией на годовую продукцию хвои и годовую продукцию скелетной части (древесной массы). Годовая продукция хвои принималась равной

массе хвои последнего года. При определении массы хвои растений лесовозобновления хвоя последнего (текущего года) учитывалась отдельно. Годичная продукция древесной массы подроста определялась отдельно по возрастным группам: от 3 до 5 лет и от 6 лет и старше. Для этого в начале устанавливался средний возраст подроста в каждой возрастной группе. Затем делением абсолютно сухой массы скелетной части экземпляров подроста каждой возрастной группы на их средний возраст определялась годичная продукция подроста соответствующей возрастной группы. Годичная продукция однолетних всходов принималась равной их общей надземной фитомассе, а двухлетних – половине общей массы. Суммированием полученных результатов по всем возрастным группам определялась годичная продукция хвои и древесной массы растений лесовозобновления на УП. С учетом общей площади УП суммарные данные переводились на 1 га. Описанный метод определения годичной продукции подроста не лишен недостатков. Однако, на наш взгляд, он более корректен, особенно при работе с мелким подростом, чем метод среднего растения (Ярмишко, 2002).

Годичная продукция крупного подроста (высотой более 1,5 м) устанавливалась по данным средних (по толщине) модельных экземпляров, отобранных на ПП в количестве 3-5 шт. На модельных экземплярах определялась масса хвои последнего года и средний прирост древесной массы делением массы растений (без хвои) на возраст. С использованием этих данных и данных о численности крупного подроста на УП устанавливалась его годичная продукция на 1 га.

Оценка количественных показателей, надземной фитомассы и годичной продукции ЖНП.

При исследовании ЖНП на ПП каждая нечетная (или четная) УП делилась на 4 равные части. Одна из этих частей, примыкающая к определенному (выбранному) углу УП, являлась учетной площадкой для оценки ЖНП. Таким

образом, эти площадки имели размеры 0,5x0,5 м и площадь – 0,25 м². Они закладывались при помощи шаблона (он накладывался сверху на основную рамку размером 1,0x1,0 м) в количестве не менее 10 шт. на ПП. Из вышеизложенного следует, что при расположении УП на трансектах нами реализован метод «вложенных площадок»: в пределах площадки большего размера фиксировалась площадка, имеющая меньшие размеры (Ставрова, 2002).

На каждой такой площадке вначале определялась высота мохово-лишайникового покрова в пяти пунктах (по углам и на середине). По 5 измерениям вычислялось среднее значение высоты покрова. Следует отметить, что высота мохово-лишайникового покрова в полевых условиях определяется на много точнее и объективнее, чем общая высота ЖНП с учетом полукустарничков. После этого производилось срезание всей растительности на уровне лесной подстилки и ее взвешивание на электронных весах с точностью до 0,1 г. Эти данные послужили материалом для фиксирования фитомассы ЖНП в свежесрезанном состоянии. Для определения видового состава ЖНП и ее абсолютно сухой фитомассы отбирался средний смешанный образец весом не менее 300 г статистическим методом из всех учетных площадок на пробной площади. В лабораторных условиях средний образец ЖНП разбирался по видам и высушивался до абсолютно сухого состояния. В исследуемых сосняках ЖНП в основном представлен лишайниками. Видовой состав лишайников и мхов устанавливался по справочнику-определителю (1978) с привлечением в качестве консультантов специалистов-геоботаников. Виды, удельный вес которых по массе в опытных образцах составляла более 15%, относились к доминантам.

Одновременно с оценкой общей надземной фитомассы ЖНП проводилось определение его годичной продукции. Известно, что при изучении этого показателя могут применяться различные методы, связанные с продолжительностью жизни растений, видовыми особенностями прироста и т.д. (Ярмишко и др., 2002). В частности, в составе ЖНП могут присутствовать однолетние и многолетние растения, для которых не может быть единой методики оценки

годовой продукции. Продукцию однолетних травянистых растений принимают равной их надземной фитомассе. При определении продукции кустарничков (брусники, водяники, багульника) у каждого растения выделялись однолетние и многолетние части. Начало побега текущего года устанавливалось по морфологическим признакам (Ярмишко и др., 2002б). В этом случае у этих растений фитомасса побегов с листьями последнего года считалась их годичной продукцией (Андреяшкина, Горчаковский, 1972). Для перевода ее в абсолютно сухое состояние использовались данные о влажности растений, полученные при оценке их общей надземной фитомассы.

Сложной и трудоемкой задачей является определение годичной продукции мохово-лишайникового покрова. Это связано с тем, что прирост мхов и лишайников визуально практически не выявляется. Методика определения этого показателя у мхов и особенно у лишайников разработана слабо (Ярмишко и др., 2002). Поэтому исследование годичной продукции мохово-лишайникового яруса в настоящее время следует считать важной самостоятельной задачей.

В наших исследованиях для определения годичного прироста мхов и лишайников выбран и использован достаточно объективный и корректный показатель – доля прироста от общей фитомассы этих растений. Из обнаруженных нами в литературе материалов наиболее близки к исследуемым объектам по условиям произрастания и видам растений соответствующие данные С.Ю. Абдульмановой и С.Н. Эктовой (2013) по лишайникам и А.Т. Загидуллиной (2021) – по мхам. На основе специальных исследований С.Ю. Абдульманова и С.Н. Эктова установили долю ежегодного прироста от общей фитомассы для основных лишайников северной части Западной Сибири. По их данным этот показатель составляет от 7 до 13 % и очень близок к его среднему значению (11%), полученному в масштабе Субарктики. В наших расчетах мы использовали среднее значение доли годичного прироста от общей фитомассы лишайников по материалам С.Ю. Абдульмановой и С.Н. Эктовой (2013), равное 10%.

При определении годичной продукции мхов в качестве переводного показателя использована доля годичного прироста мха Шребера в общей фитомассе (23%), рассчитанная А.Т. Загидуллиной в лишайниково-зеленомошных сосняках севера Европейской части России. Таким образом, данные по годичной продукции мохово-лишайникового покрова нами получены расчетным путем и их следует воспринимать с определенной долей условности.

Оценка пространственного распределения нижних ярусов растительности

Размещение УП на трансектах по регулярному принципу (через одинаковые расстояния друг от друга) не нарушает случайность выборки (Ставрова, 2002). Поэтому позволяет получить корректные данные не только о средних значениях показателей нижних ярусов растительности, но и о их изменчивости, а также о пространственном распределении исследуемых совокупностей. Не случайно многие исследователи считают этот метод наиболее приемлемым для получения объективных результатов, и он находит широкое применение в геоботанических, фитоценологических и лесоводственных исследованиях (Грейг-Смит, 1967; Столяров, Кузнецова, 1978; Миркин, Розенберг, 1979; Злобин, 1989; Чижов и др., 1999; и др.).

В настоящих исследованиях несомненный интерес представляют данные о пространственной структуре ЖНП – однородности или неоднородности распределения по площади растений лесовозобновления, мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов. Признается, что пространственный рисунок может служить корректным адаптивным признаком растительных сообществ к условиям природной среды, является важным показателем их состояния, жизнеспособности и продуктивности в конкретных условиях местопроизрастания (Фардеева, 2014).

На первом этапе данных исследований проводилась математико-статистическая обработка рядов распределения изучаемых показателей растений

лесовозобновления и ЖНП, составленных по данным всех УП на ПП. В результате для каждого исследуемого ряда в пределах ПП были получены следующие показатели: минимальное, максимальное и среднее значения показателя, ошибка среднего значения, дисперсия, коэффициент вариации и точность опыта.

На втором этапе исследований проводилась оценка распределения растений лесовозобновления по площади и пространственной структуре ЖНП по высоте и фитомассе. Многими исследователями признается, что при изучении пространственной структуры растительных сообществ количественные (специальные математико-статистические) методы более эффективны, чем визуальные и описательные (Грейг-Смит, 1967; Фрей, 1968; Плотников, 1979; Шевелев, Кузьмичев, 2003; Фардеева, 2014; и др.). Количественные методы обеспечивают более корректное определение и обоснование типов распределения исследуемых объектов, а также установление причин, определяющих характер их размещения в пространстве.

При оценке пространственной структуры исследуемых ярусов растительности нами использован метод разработанный для оценки типов распределения растений – отношение дисперсии к среднему значению признака. Причем в этом методе при изучении пространственной структуры ЖНП отдельные наблюдения в виде растений или их сообществ заменены значениями высоты ЖНП или ее массы на ученых площадках. Ограничений в математико-статистическом отношении для этой процедуры нет. Характер пространственного распределения растений лесовозобновления, высоты и массы ЖНП оценивался по индексу Одума (Одум, 1986; Крамаренко, 2004):

$$J = S^2 / X, \quad (3.1)$$

где J – индекс Одума;

X – среднее арифметическое значение признака;

S^2 – дисперсия (средний квадрат отклонений значений признака от его среднее арифметического значения).

Если статистически доказывается, что $J = 1$, то пространственное распределение признака признается случайным, если $J < 1$ – равномерным, если $J > 1$ – контагиозным. Значимость индекса Одума определяется на основе сравнения вычисленного значения J с табличной величиной F -критерия Фишера-Снедекора при числе степеней свободы $N - 1$. Здесь N – количество измерений. Если вычисленные значения J больше табличного, то оно статистически значимо на 95-процентном уровне.

В вариантах, когда среднее значение признака оказывается больше его дисперсии ($X > S^2$), алгоритмом метода предусмотрено вычисление обратной величины делением среднего значения на дисперсию (X / S^2). Она затем сравнивается с F -критерием Фишера-Снедекора, определенного по соответствующей таблице с учетом числа степеней свободы. Если при сравнении вычисленная величина оказывается больше табличной, то распределение признака считается равномерным (Крамаренко, 2004).

Математико-статистическая обработка результатов

При математико-статистической обработке экспериментальных данных, помимо определения выше перечисленных показателей рядов распределения, решались следующие задачи:

1. Получение средних значений показателей растений лесовозобновления и ЖНП, обобщающих их количественную оценку.

2. Оценка достоверности полученных результатов (средних значений, показателей рядов распределения, коэффициентов уравнений и т.д.) на основе t – критерия.

3. Определение характера и детерминированности взаимосвязей показателей растений лесовозобновления и ЖНП с различными факторами для оценки относительной роли последних в формировании фитомассы ЖНП и подроста.

4. Разработка регрессионных уравнений, в том числе многофакторных, корректно описывающих зависимости фитомассы и годичной продукции нижних ярусов растительности от различных факторов (показателей древостоя, давности пожара и т.д.).

Математико-статистическая обработка материалов выполнялась средствами статистико-графической системы STATISTICA 10.0 и Microsoft Excel. Для статистической оценки разрабатываемых уравнений программами предусмотрено вычисление различных показателей, в том числе стандартной ошибки (δ), коэффициента детерминации (R^2) и достоверности констант по t-критерию Стьюдента. Как отмечает В.А. Усольцев (1988), при многомерном анализе значения критерия Стьюдента, не только подтверждают уровень достоверности независимых переменных, но и дают представление о доле вклада каждой из них в объяснение варьирования зависимой переменной. Анализ указанных статистических показателей позволял нам с достаточной точностью оценить адекватность уравнений эмпирическим данным и выбрать наилучшие из них.

Некоторые методические принципы и подходы логично рассматривать по ходу изложения материала, поэтому они представлены в соответствующих главах диссертации.

3.3. Объем выполненных работ

При выполнении поставленной цели и решении намеченных задач нами в ходе исследований использованы материалы 28 ПП, заложенных нами для оценки биологической продуктивности северотаежных лишайниковых сосняков. На всех ПП в соответствии с разработанной программой выполнены работы по оценке общепринятых количественных и качественных показателей, надземной фитомассы и годичной продукции всходов и подроста. Соответствующие работы по ЖНП проведены на 22 ПП.

Древостои большинства ПП по составу абсолютно чистые. Только на 4 ПП из 28 в составе древостоя присутствуют другие породы (в основном береза). Но их доля в общем запасе яруса не превышает 4%. Как было отмечено выше, в подзоне северной тайги сосняки лишайниковые представлены чистыми или относительно чистыми древостоями. Таким образом, пробными площадями обеспечена выборка, достаточно репрезентирующая лишайниковые сосняки района.

Таксационная характеристика древостоев ПП представлена в табл. 3.1. Из ее данных видно, что сосновые древостои в лишайниковом типе леса растут по V и Va классам бонитета. Между этими классами бонитета ПП распределены примерно поровну. Следует заметить, что средние высоты древостоев ПП и V и Va классов бонитета на бонитетной шкале М.М. Орлова в основном располагаются вблизи граничной линии между этими классами. Это свидетельствует о том, что по производительности между исследованными сосняками различия не столь существенны.

Существенное значение в подобных исследованиях имеет распределение опытных объектов по возрасту и полноте насаждений. По мнению многих авторов именно эти два показателя являются «ведущими» факторами, определяющими формирование и развитие нижних ярусов растительности. Из данных табл. 3.1 видно, что исследованиями охвачены насаждения в возрасте от 26 до 137 лет (от молодняков до спелых и перестойных). Отсутствие ПП в первом классе возраста объясняется темпами роста сосновых древостоев в лишайниковом типе леса. В этом типе только к концу первого класса возраста (после 17-18 лет) в древостоях появляется возможность проводить пересчет деревьев по ступеням толщины на высоте груди. Распределение ПП по классам возраста достаточно равномерное: во 2 классе заложено 5 ПП, в третьем – 7, в четвертом – 3, в пятом – 2, в шестом – 5 и в седьмом – 6.

Исследования проведены в достаточно широком диапазоне относительной полноты насаждений – от 0,37 до 0,93. В низкополнотных насаждениях (с

Таблица 3.1 – Таксационная характеристика пробных площадей

№ ПП	Класс бонитета	Полнота		Запас, м ³	Средние		
		абс., м ²	отн.		возраст, лет	диаметр, см	высота, м
1	V	9,65	0,57	38,0	36	4,8	5,70
2	V	11,71	0,66	46,2	40	5,3	6,10
3	V	21,44	0,78	167,5	120	18,8	13,9
4	V	23,02	0,82	173,0	127	19,8	14,9
5	V	8,98	0,37	54,0	61	13,2	10,5
6	V	12,92	0,62	60,0	49	7,9	7,70
7	Va	6,37	0,63	19,9	33	2,4	2,87
8	V- Va	9,06	0,57	35,3	51	6,2	5,75
9	Va	14,03	0,55	97,9	123	18,1	12,00
10	V	10,68	0,55	42,9	50	7,7	7,15
11	Va	13,50	0,93	53,0	49	3,3	4,20
12	Va	17,70	0,54	135,6	131	20,0	13,25
13	Va	12,25	0,60	55,3	78	8,9	7,45
14	Va	19,33	0,79	121,8	132	15,9	10,75
15	V	11,78	0,78	40,9	26	3,2	4,57
16	V- Va	15,63	0,72	77,5	75	9,2	8,50
17	Va	14,29	0,86	50,6	52	4,5	5,30
18	Va	19,39	0,77	124,4	137	16,4	11,55
19	V	7,37	0,58	24,0	27	3,1	3,55
20	V- Va	11,59	0,67	44,2	51	5,7	5,71
21	V	24,05	0,92	157,2	92	14,8	12,50
22	Va	9,70	0,40	55,2	108	13,4	10,50
23	V	16,45	0,75	78,80	60	9,8	8,60
24	V	18,07	0,65	134,4	118	19,0	14,45
25	V	9,45	0,35	66,0	110	18,2	13,50
26	Va	10,70	0,45	59,6	95	12,0	10,00
27	V	10,72	0,40	76,5	120	19,5	14,00
28	Va	16,50	0,70	99,0	135	16,4	11,5

полнотой от 0,37 до 0,44) заложено 4 ПП, в среднеполнотных (от 0,45 до 0,74) – 15 ПП и в высокополнотных (0,75 и выше) – 9 ПП.

В целом распределение ПП по возрасту и полноте насаждений вполне удовлетворительное как по его характеру (равномерности), так и по охваченному диапазону этих показателей.

На ПП для получения таксационной характеристики древостоев и оценки количественных и качественных показателей нижних ярусов растительности выполнен следующий объем работ:

1. Выполнены перечеты деревьев на 28 ПП.

2. Произведены отбор и обмер более 550 растущих учетных деревьев (измерялись высота, диаметр и длина крон) для определения средней высоты и средних размеров крон деревьев.

3. Заложено более 560 УП для оценки количественных и качественных показателей, фитомассы и годичной продукции растений лесовозобновления, на которых извлечены и исследованы все растения (всходы и подрост).

4. Заложено более 220 УП для оценки видового состава, высоты, фитомассы и годичной продукции ЖНП; произведено более 1100 измерений высоты мохово-лишайникового покрова.

5. Разобрано по видам и высушено до абсолютно сухого состояния 22 смешанных образца ЖНП.

6. Отобраны, высушены и обработаны 84 образца хвои и 84 образца древесины (скелетной части подроста) для анализа влажности и соотношений фракций фитомассы растений лесовозобновления.

7. Произведены отбор, рубка и обработка 220 модельных деревьев сосны, данные которых использованы для получения таксационной характеристики древостоев ПП.

В целом, указанный выше экспериментальный материал при решении задач исследования оказался репрезентативным и достаточным. Он собирался в течение нескольких полевых сезонов при непосредственном участии автора.

4. ФИТОМАССА И ГОДИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ЖИВОГО НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА

В состав ЖНП фитоценозов входят мхи, лишайники, травянистые растения и кустарнички. Он участвует во многих биоценологических и сукцессионных процессах, процессах обмена веществ и энергии в лесу, оказывает существенное влияние на свойства лесных почв, микроклимат в лесу, лесовозобновление, развитие корневой системы древесных и кустарниковых пород, определяет условия для прорастания семян, роста и развития всходов и подроста, является кормовой базой для диких животных (Дылис, 1978; и др.). В некоторых лесных фитоценозах, особенно в высокоширотных районах, ЖНП с преобладанием мхов и лишайников играет существенную роль в продуцировании органического вещества (Гордина, 1985; Ведрова и др., 2002; Кнорре, Ваганов, 2005; Кошурникова и др., 2008; Абдульманова, Эктова, 2013; Абдульманова, 2015; Стороженко и др., 2020 и др.), Однако, как отмечалось выше, большинство работ, посвященных оценке продуктивности насаждений, выполнялось и выполняется без учета ЖНП. Это относится и к исследованиям, проведенным в сосняках лишайниковых. В этой связи в данном типе леса нами выполнены комплексные работы с целью оценки видового состава ЖНП, его пространственного распределения, наличного запаса и годичной продукции.

В настоящих исследованиях мы основывались на том, что в отдельно взятом типе леса главными факторами, определяющими формирование и развитие ЖНП, являются характеристики древостоя и давность разрушительных процессов в лесу (пожаров).

4.1. Видовой состав ЖНП

Формирование растительного покрова сосняков лишайниковых в районе исследований происходит под действием периодически повторяющихся низовых пожаров. Исследователи отмечают, что при низовом пожаре лишайнико-

вый и моховой покров выгорает полностью, а корни некоторых видов кустарничков и трав сохраняются. Видовой состав ЖНП в значительной мере определяется стадией восстановительной сукцессии (Чижов, Санникова, 1978; Петров, 1985; Перевозникова и др., 2005; Кучеров, Зверев, 2012; и др.).

Дефицит термоэнергетических ресурсов в районе, потенциально бедные по плодородию почвы и частые лесные пожары в сосняках лишайниковых обуславливают формирование ЖНП с весьма ограниченным количеством видов. На пробных площадях были обнаружены девять видов лишайников:

- кладония оленья (*Cladonia rangiferina* (L.) Web.),
- кладония лесная (*Cladonia sylvatica* (*Cladonia arbuscula*) (L.) Hoffm.),
- кладония звездчатая (*Cladonia stellaris* (Opiz.) Pouzar),
- кладония стройная (*Cladonia gracilis* (L.) Willd.),
- кладония бесформенная (*Cladonia deformis* (L.) Hoffm.),
- кладония дюймовая (*Cladonia uncialis* (L.) Web.),
- кладония роговидная (*Cladonia cornuta* (L.) Hoffm.),
- кладония мягкая (*Cladonia mitis* Sandst.),
- кладония курчавая (*Cladonia crispata* (Ach.)).

Моховой покров в исследуемых сосняках в основном представлен мхом Шребера (*Pleurozium Schreberi* (Willd. ex Brid)). Причем он в том или ином количестве встречается на всех пробных площадях. На некоторых ПП в небольшом количестве зарегистрирован гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.)).

Кроме мохово-лишайникового покрова в составе ЖНП пробных площадей встречаются три полукустарничка:

- брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* (L.));
- водяника черная или шикша (*Empetrum nigrum* (L.));
- багульник болотный (*Ledum palustre* (L.)).

Следует заметить, что *Ledum palustre* (L.) был обнаружен только на двух ПП и приурочен он был к небольшим микропонижениям.

Травянистых растений на учетных площадках не обнаружено. Следует отметить, что на некоторых ПП в малом количестве визуально были зарегистрированы толокнянка обыкновенная (*Arctostaphylos uva-ursi (L)*) и кошачья лапка (*Antennaria dioica (L)*). Однако в учетные площадки они не попали. Более подробная информация о видовом составе ЖНП и его доминантах на пробных площадях представлена в таблице 4.1. К доминантам в нашей работе отнесены виды, доля которых по массе в опытных образцах, составляла более 15%.

Из данных табл. 4.1 видно, что в ЖНП исследуемых сосняков представлены от 8 до 13 видов. Ограниченное количество видов и отсутствие травянистых видов в первую очередь связано с комплексом климатических и почвенно-гидрологических факторов, которые определяют лесорастительные условия сосняков лишайниковых в районе исследований. Количество видов ЖНП и их соотношения существенно различаются по ПП. Можно сделать предположение, что это связано с характеристиками насаждений и постпирогенными режимами в них. Многие исследователи (Перевозникова и др., 2005; Кучеров, Зверев, 2012; Иванова и др., 2018; и др.) указывают, что особенности послепожарного восстановления ЖНП зависит от зональных условий. В то же время отмечается, что в разных климатогеографических условиях в сосняках лишайниковых наблюдаются одни и те же этапы (стадии) послепожарной сукцессии мохово-лишайникового яруса: в ходе послепожарной трансформации ЖНП пионерные виды мхов сменяются раннесукциционными видами кладоний (*Cladonia deformis*, *Cladonia gracilis*, *Cladonia crispata*, *Cladonia cornuta*, *Cladonia coccifra* и др.), затем доминирование переходит к видам промежуточной стадии сукцессии (*Cladonia mitis*, *Cladonia uncialis*), на завершающей стадии в составе ЖНП доминируют позднесукциционные кустистые лишайники (*Cladonia rangiferina*, *Cladonia arbuscula* и *Cladonia stellaris*) и зеленые мхи.

Таблица 4.1 – Видовой состав ЖНП пробных площадей

№ ПП	Характеристики насаждения		Давность пожара, лет	Виды ЖНП	Доминанты
	возраст, лет	полнота, 0,01			
1	2	3	4	5	6
1	36	0,57	-	Кладонии: бесформенная, дюймовая, стройная, роговидная, оленья, лесная; мох Шребера; брусника, водяника	Кладонии: бесформенная, дюймовая
2	40	0,66	-	Кладонии: мягкая, дюймовая, стройная, роговидная, курчавая, бесформенная, оленья; мох Шребера; брусника, водяника	Кладонии: мягкая, роговидная, стройная
3	120	0,78	75	Кладонии: оленья, лесная, звездчатая, мягкая, дюймовая, стройная, роговидная, курчавая; мох Шребера, гилокомиум блестящий; брусника; багульник	Кладонии: оленья, лесная
4	127	0,82	82	Кладонии: оленья, лесная, звездчатая, мягкая, дюймовая, стройная, роговидная, курчавая; мох Шребера, гилокомиум блестящий; брусника; водяника; багульник	Кладонии: оленья, лесная
5	61	0,37	-	Кладонии: оленья, лесная, мягкая, дюймовая; стройная, роговидная, курчавая, бесформенная; мох Шребера, гилокомиум блестящий; брусника	Кладонии оленья, мягкая, лесная
6	49	0,62	12	Кладонии: бесформенная, стройная, курчавая, дюймовая, лесная; мох Шребера, гилокомиум блестящий; брусника; водяника	Кладонии: бесформенная, стройная, дюймовая
7	33	0,63		Кладонии: роговидная, стройная, бесформенная, мягкая, дюймовая, лесная; мох Шребера; брусника	Кладонии: роговидная, стройная
8	51	0,57	25	Кладонии: бесформенная, мягкая, стройная, роговидная, курчавая, дюймовая, лесная; мох Шребера; брусника	Кладонии: бесформенная, мягкая, стройная
9	123	0,55	30	Кладонии: стройная, бесформенная, роговидная, мягкая, оленья, дюймовая, курчавая; мох Шребера; брусника	Кладонии: стройная, бесформенная
10	50	0,53	25	Кладонии: стройная, мягкая, роговидная, курчавая, бесформенная, дюймовая, лесная; мох Шребера; брусника.	Кладонии: стройная, мягкая
11	49	0,93	-	Кладонии: мягкая, оленья, дюймовая, стройная, бесформенная, роговидная, курчавая, лесная; мох Шребера, гилокомиум блестящий; брусника	Кладонии: мягкая, оленья

Окончание табл. 4.1

1	2	3	4	5	6
12	131	0,66	74	Кладонии: оленья, лесная, звездчатая, мягкая, дюймовая, стройная, роговидная, курчавая; мох Шребера; брусника	Кладонии: оленья, лесная звездчатая
13	78	0,60	25	Кладонии: стройная, роговидная, курчавая, мягкая, лесная, оленья; мох Шребера; брусника.	Кладонии: стройная, роговидная, мягкая; брусника
14	132	0,79	25	Кладонии: стройная, курчавая, роговидная, мягкая, лесная, оленья; мох Шребера; брусника	Кладонии: стройная, курчавая; брусника
15	26	0,78	-	Кладонии: стройная, роговидная, курчавая, мягкая, дюймовая, лесная; мох Шребера; брусника	Кладонии: стройная, роговидная
16	75	0,72	54	Кладонии: оленья, лесная, мягкая, дюймовая, стройная, роговидная, курчавая; мох Шребера; брусника	Кладонии: оленья, лесная; брусника
17	52	0,86	47	Кладонии: дюймовая, мягкая, оленья, лесная, бесформенная, роговидная, курчавая; мох Шребера, брусника	Кладонии: дюймовая, мягкая, оленья
18	137	0,77	82	Кладонии: оленья, лесная, звездчатая, дюймовая, мягкая, стройная, роговидная, курчавая, бесформенная; мох Шребера; брусника	Кладонии оленья, лесная, звездчатая; брусника
19	27	0,58	-	Кладонии: бесформенная, роговидная, стройная, курчавая, мягкая, дюймовая; мох Шребера; брусника; водяника	Кладонии: бесформенная, роговидная, стройная
20	51	0,67	-	Кладонии: мягкая, дюймовая, оленья, стройная, бесформенная, роговидная, курчавая, лесная; мох Шребера, брусника	Кладонии мягкая, дюймовая, оленья
21	92	0,92	15	Кладонии: стройная, роговидная, бесформенная, мягкая, дюймовая, курчавая, мох Шребера; брусника,	Кладонии: стройная, роговидная, бесформенная,
22	108	0,40	-	Кладонии: оленья, лесная, звездчатая, мягкая, дюймовая, стройная, роговидная, курчавая; мох Шребера, гилокомиум блестящий; брусника; водяника	Кладонии оленья, лесная, звездчатая

Причем большинство видов начальной и промежуточной стадий в небольших объемах сохраняются и участвуют в завершающей стадии сукцессии (Кучеров, Зверев, 2012; Иванова и др., 2018; Загидуллина, 2021).

В настоящих исследованиях за продолжительность восстановительной сукцессии ЖНП в насаждениях, пройденных пожаром, принят период беспо-

жарного развития, а в насаждениях без следов пожарных повреждений – возраст древостоя. Обоснованность такого подхода обусловлено, во-первых, большой продолжительностью (более 100 лет) жизни лишайников, доминирующих по массе в составе ЖНП, во-вторых, практически полным их выгоранием в результате пожаров.

Наш экспериментальный материал не позволяет однозначно фиксировать стадии постпирогенной трансформации ЖНП в исследуемых сосняках. Такая работа и не входила в задачу исследований. Тем не менее, на основе анализа материалов табл. 4.1. можно отметить, что кардинальных различий между результатами наших исследований и данными, представленными в специальной литературе, нет.

Количество видов ЖНП в насаждениях, не пройденных пожаром, возрастает с увеличением возраста древостоев. Анализ данных с учетом пирогенного фактора позволяет констатировать повышение видового разнообразия при увеличении послепожарного периода. Участие конкретных видов ЖНП (мхов, лишайников и кустарничков) и их обилие при отсутствии разрушительного фактора существенным образом зависят от возраста насаждений, а в насаждениях, пройденных пожаром – от его давности. На ранних этапах сукцессии (при возрасте древостоев и давности последнего пожара до 40 лет) в большинстве насаждений доминантами ЖНП выступают лишайники *Cladonia gracilis* (L.), *Cladonia cornuta* (L.), *Cladonia crispata* (Ach.) и в некоторых случаях – *Vaccinium vitis-idaea* (L.). Присутствие других видов лишайников (*Cladonia mitis*, *Cladonia uncialis*, *Cladonia deformis*, *Cladonia rangiferina*, *Cladonia arbuscula*) и *Pleurozium Schreberi* – не столь значительно. С увеличением возраста насаждений и послепожарного периода (примерно до 80 лет) доминирование в составе ЖНП переходит к лишайникам *Cladonia mitis*, *Cladonia uncialis* и *Cladonia arbuscula*. В насаждениях более старшего возраста ЖНП в основном образован лишайниками *Cladonia rangiferina*, *Cladonia*

arbuscula и *Cladonia stellaris*, участие других лишайников в этот период значительно меньше.

Из мохообразных на ПП был зафиксированы мох Шребера (*Pleurozium Schreberi*) и гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*). Мох Шребера представлен на всех объектах, но доминантом не является, а гилокомиум блестящий – только на нескольких ПП. О малом участии мхов в составе ЖНП в лишайниковых сосняках отмечается и другими исследователями. Так, в подзоне средней тайги Средней Сибири на долю мхов приходится только 1,5% от общей фитомассы ЖНП (Полосухина и др., 2020).

Из кустарничков в исследуемых сосняках представлены три вида: брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea*), водяника черная или шикша (*Empetrum nigrum*) и багульник болотный (*Ledum palustre*). Брусника обыкновенная в том или ином количестве встречается на всех ПП. Причем на 4 из них он выступает как один из доминантов. Другие виды кустарничков встречаются реже: водяника черная – на шести ПП, а багульник болотный – только на двух. Багульник болотный зарегистрирован на ПП, заложенных в выделах сосняка лишайникового, примыкающих к заболоченным участкам, и, как правило, произрастает по имеющимся на них небольшим микропонижениям.

4.2. Пространственное распределение ЖНП

В настоящих исследованиях несомненный интерес представляют данные о пространственной структуре ЖНП – однородности или неоднородности распределения мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов по площади. Отклонения от экологически обусловленной (характерной) пространственной структуры ЖНП могут служить диагностическим показателем негативных изменений как в этом компоненте, так и в насаждении в целом. Поэтому сведения о пространственном распределении ЖНП в различных фитоценозах чрезвычайно важны. Следует также отметить, что данные о пространственной структуре ЖНП могут быть полезны для совершенствования

методики сбора эмпирического материала в полевых условиях при изучении травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

В сосняках лишайниковых района исследований при визуальном наблюдении ЖНП выглядит как сплошной однородный ковер, состоящий в основном из лишайников. Принимая во внимание, что на характер пространственного распределения ЖНП, безусловно, оказывают влияние множество внутренних (связанных с биологическими особенностями видов) и внешних (обусловленных средой) факторов, представляется важным оценить степень однородности (неоднородности) этого компонента насаждения.

Как отмечалось выше, в нашей стране и за рубежом предложены разные методические решения для оценки характера распределения растений в горизонтальном пространстве. Ряд исследователей для этой цели закладывают на исследуемых объектах серию небольших площадок (круговых или квадратных) и получают ряды распределения количества учетных площадок по густоте. На основе этих рядов они определяют среднюю густоту, варьирование этого показателя, а также тип размещения растений по площади. При этом выделяют три типа пространственного распределения растений на территории: случайное, равномерное (регулярное), неравномерное (групповое, контагиозное).

Этот подход положен и в основу наших исследований. О характере пространственного распределения ЖНП достаточно объективно можно судить по изменению высоты и массы этого компонента на учетных площадках фиксированного размера, заложенных по определенной системе на исследуемой площади. Поэтому нами по образцу рядов распределения числа учетных площадок по густоте были составлены ряды распределения высоты и фитомассы мохово-лишайникового покрова.

Как отмечалось выше, характеристики ЖНП (высота и масса) на каждой ПП определялись на не менее чем 10 учетных площадках размером 0,5x0,5 м.

Причем высота мохово-лишайникового покрова на каждой площадке замерялась в пяти пунктах: по углам и на середине. Из пяти замеров выводилось среднее значение. На восемнадцати ПП эта процедура была выполнена в полевых условиях в ходе сбора экспериментального материала. Поэтому на них высота мохово-лишайникового покрова представлена десятью значениями, а на остальных четырех (ПП 1, 3, 5 и 19) ряды распределения данного показателя включали по пятьдесят эмпирических данных.

На наш взгляд объемы исследуемых выборочных совокупностей (высоты и массы ЖНП) вполне достаточны для объективной оценки характера пространственного распределения указанных характеристик ЖНП на ПП. В специальной литературе имеются сведения, что при изучении горизонтальной структуры био групп и социальных групп в фитоценозах, различия малых выборочных совокупностей от больших становятся не существенными уже при семи статистических данных (Вайс, 2014).

Результаты математико-статистической обработки рядов распределения высоты мохово-лишайникового покрова по ПП представлены в табл. 4.2.

На основе анализа ее данных можно отметить, что выборочная совокупность (объем экспериментального материала) обеспечивает достаточно устойчивые результаты. Точность исследований соответствует требованиям, предъявляемым для лесоводственно-таксационных работ. По отдельным ПП этот показатель изменяется от 2,3 до 13,8%. Только на четырех ПП из двадцати двух, ошибки среднего значения превышают 10%. На большинстве ПП точность исследований варьирует в пределах от 5 до 10 %.

Средняя высота ЖНП на исследуемых ПП изменяется в достаточно широком диапазоне: от 1,7 до 7,5 см. Во всех случаях значения этого показателя достоверны на 5%-ном уровне ($t_{\text{факт.}} > t_{0,05}$). При доказательстве достоверности средних высот с учетом определенного числа степеней свободы по соответствующей таблице Стьюдента устанавливалась величина критерия $t_{0,05}$ (Рокицкий, 1973).

В табл. 4.2 в разрезе ПП представлены также минимальные и максимальные значения высоты ЖНП по учетным площадкам. Эти показатели, как и средняя высота ЖНП, существенно отличаются по ПП.

Таблица 4.2 – Статистические параметры распределения высоты мохово-лишайникового покрова на ПП

№ ПП	Миним. значение, см	Максим. значение, см	Среднее значение, см	Ошибка среднего, см	Дисперсия, см ²	Коэффициент вариации, %	Точность опыта, %
1	3,6	6,1	4,9	0,14	0,989	20,4	2,9
2	3,1	5,2	4,2	0,22	0,503	16,9	5,2
3	2,5	4,2	3,3	0,10	0,460	20,6	3,6
4	1,8	2,8	2,3	0,10	0,109	14,3	4,3
5	5,5	9,2	7,5	0,19	1,726	17,5	2,5
6	2,4	5,3	3,4	0,25	0,757	25,5	7,4
7	2,1	6,1	3,9	0,23	1,053	26,5	5,9
8	1,2	6,2	3,7	0,51	2,564	43,5	13,8
9	2,8	6,7	4,7	0,43	1,833	28,7	9,1
10	2,6	4,3	3,5	0,19	0,349	16,9	5,4
11	3,5	8,6	6,0	0,51	2,647	27,1	8,5
12	5,0	9,5	7,1	0,48	2,277	21,3	6,8
13	1,2	2,9	2,1	0,19	0,362	29,1	9,0
14	1,0	2,8	1,7	0,21	0,442	39,6	12,4
15	1,8	4,4	2,8	0,30	0,868	33,5	10,7
16	1,6	4,0	2,9	0,28	0,770	30,2	9,7
17	2,3	4,2	3,4	0,18	0,320	16,8	5,3
18	4,7	5,8	5,3	0,12	0,132	6,9	2,3
19	3,4	5,6	4,6	0,12	0,667	17,8	2,6
20	2,4	6,6	4,1	0,44	1,951	34,2	10,7
21	1,4	2,2	1,8	0,08	0,069	14,6	4,4
22	5,9	10,0	7,4	0,46	2,102	19,6	6,2

Данное обстоятельство объясняется высокой зависимостью развития мохово-лишайникового и кустарничкового ярусов от таксационных показателей насаждений (возраста, класса бонитета и полноты) и давности пожара.

Коэффициент вариации высоты мохово-лишайникового покрова также заметно различается по ПП. Его значения изменяются в диапазоне от 6,9 (ПП 18) до 43,5% (ПП 8). В лесоводственно-таксационных исследованиях для оценки изменчивости изучаемых показателей исследователи пользуются или эмпирической шкалой уровней изменчивости количественных признаков растений С.А. Мамаева (1970), или рекомендациями М.Л. Дворецкого (1971). При сопоставлении значений коэффициента вариации с данными шкалы С.А. Мамаева получены следующие результаты: изменчивость высоты мохово-лишайникового яруса на одной ПП соответствует очень низкому уровню (меньше 7% по шкале), на восьми – среднему (от 13 до 20%), на девяти – повышенному (от 21 до 30%), на трех – высокому (от 31 до 40%) и на одной – очень высокому (более 40%). По всем двадцати двум ПП среднее значение указанного показателя оказалось равным 23,7%. При такой величине коэффициента вариации изменчивость признаков считается повышенной.

При статистических методах исследований важнейшей задачей является определение минимального числа измерений для обеспечения с определенной достоверностью заданной точности результатов. Приведенные в табл. 4.2 данные, позволяют достаточно объективно выполнить эту процедуру. Необходимое число измерений (наблюдений) при случайной выборке устанавливается по известной формуле:

$$n = (V * t / P_0)^2, \quad (4.1)$$

где n – необходимое число измерений;

V – коэффициент вариации исследуемого признака, %;

t – критерий (принимается с округлением равным 1, 2 или 3, соответственно при вероятностях 0,67, 0,95 и 0,99);

P_0 – заданная точность результата, %.

Формула (4.1) может применяться при стратифицированной и систематических выборках (Загреев и др., 1992).

По результатам наших исследований для определения средней высоты мохово-лишайникового покрова с точностью 10% при вероятности 0,95 необходимо провести не менее 23 измерений:

$$n = (23,7 * 2 / 10)^2 = 22,5.$$

Такая же точность с вероятностью 0,67 (принятой в лесотаксационной практике) обеспечивается при 6 измерениях. Чтобы определить среднюю высоту с точностью 5 % при вероятности 0,67 необходимо также произвести не менее 23 измерений. Таким образом выборка из 23 измеренных высот при определении среднего значения этого показателя обеспечивает устойчивые результаты. В такой выборке проявляются все основные особенности генеральной совокупности.

В табл. 4.3 в разрезе ПП приведены результаты математико-статистической обработки рядов распределения фитомассы на учетных площадках в свежесрезанном состоянии. Анализ статистических параметров, приведенных в табл. 4.3, позволяет констатировать их высокую сопряженность с соответствующими статистиками рядов распределения высоты ЖНП (табл. 4.2). Этот факт вполне логичен и объясняется тесной зависимостью массы ЖНП на учетных площадках от ее высоты.

Точность данных исследований по отдельным ПП варьирует от 4,1 до 14,9%. Она несколько ниже, чем в случае с высотой ЖНП, но вполне удовлетворяет таксационным требованиям. На шестнадцати ПП из двадцати двух ошибки среднего значения не превышают 10%.

Фитомасса ЖНП в свежесрезанном состоянии на учетных площадках исследуемых ПП изменяется в диапазоне от 33 до 835 г. Средние значения фитомассы на площадке размером 0,25 м² составляют от 81 г (ПП 14) до 604 (ПП 12), а на 1 м² – от 324 до 2416 г. Достоверность средних значений во всех случаях доказывается на 5%-ном уровне ($t_{\text{факт.}} > t_{0,05}$).

Таблица 4.3 – Статистические параметры распределения фитомассы ЖНП на исследуемых ПП

№ ПП	Миним. значение, г	Максим. значение, г	Среднее значение, г	Ошибка среднего, г	Дисперсия, г ²	Коэффициент вариации, %	Точность опыта, %
1	295	460	380	21,2	4504	17,7	7,2
2	209	401	299	19,6	3833	20,6	6,6
3	151	296	221	15,3	2334	21,9	6,9
4	130	215	173	7,4	545	13,5	4,3
5	459	740	566	27,7	7679	15,5	4,9
6	150	331	227	15,4	2364	21,4	6,8
7	209	470	364	30,9	9556	26,9	8,5
8	99	466	233	33,4	11142	45,4	14,3
9	182	444	305	31,2	9738	32,3	10,2
10	159	290	228	14,4	2073	20,0	6,3
11	155	784	432	64,3	41365	47,1	14,9
12	341	835	604	53,7	28840	28,1	8,9
13	77	236	137	15,3	2333	35,2	11,1
14	33	109	81	6,2	255	19,6	7,7
15	101	386	209	27,3	7448	41,2	13,1
16	92	294	202	24,2	5842	37,9	12,0
17	72	296	240	21,8	4744	28,7	9,1
18	292	420	353	16,7	2794	15,0	4,7
19	235	405	326	19,3	3727	18,7	5,9
20	210	530	321	30,2	9127	29,8	9,4
21	85	130	110	4,5	200	12,9	4,1
22	405	650	509	26,5	7043	16,5	5,2

Изменчивость фитомассы ЖНП несколько выше, чем высоты. Значения коэффициента вариации массы ЖНП учетных площадок по ПП изменяются в диапазоне от 12,9 (ПП 14) до 47,1% (ПП 11). По шкале С.А Мамаева изменчивость фитомассы ЖНП на восьми ПП соответствует среднему уровню, на восьми – повышенному, на трех – высокому и на трех – очень высокому. По

всем двадцати двум ПП среднее значение указанного показателя оказалось равным 26,4%. Таким образом, изменчивость массы ЖНП, как и изменчивость высоты мохово-лишайникового покрова, соответствует повышенному уровню.

По результатам данных исследований при определении средней фитомассы на учетной площадке для достижения 10-процентной точности с вероятностью 0,95 и 5-процентной точности с вероятностью 0,67 необходимо заложить не менее 28 площадок. 10-процентная точность с вероятностью 0,67 обеспечивается уже при 7 измерениях.

В специальной литературе имеются разные мнения об использовании коэффициента вариации для оценки однородности исследуемой совокупности. Некоторые исследователи считают, что при величине коэффициента вариации до 33% совокупность следует признать однородной. Другие отмечают, что этот показатель в принципе не может быть критерием однородности выборки (Рокицкий, 1973).

В этой связи актуальным представляется проведение специальных исследований, позволяющих получить статистически доказанные данные об пространственной однородности или не однородности ЖНП по высоте и фитомассе. В настоящее время общепризнанных методов по оценке характера распределения по площади указанных характеристик ЖНП нет. В этом плане перспективным представляется использование в этих целях методов, разработанных для оценки типов распределения растений. При этом отдельные наблюдения в виде растений или их сообществ в этих методах, можно заменить значениями высоты ЖНП или ее массы на ученых площадках.

Для определения типа распределения растений исследователями предложены различные количественные методы, а также критерии отклонения распределения растений от случайного. Большинство признанных методов основаны на описании случайного распределения законом Пуассона, для которого

среднее значение (X) равняется его дисперсии (S^2). Поэтому при $X = S^2$ распределение растений окажется случайным, при $X > S^2$ – регулярным, а при $X < S^2$ – контагиозным. П. Грейг-Смит (1967) описывает два способа оценки достоверности разницы между коэффициентом дисперсии и единицей: первый основан на сравнении этой разницы с ее стандартным отклонением при помощи критерия Стьюдента; второй заключается в определении индекса рассеивания ($I = S^2 / X^* (n-1)$, где n – количество измерений) и определение достоверности по таблице χ^2 . Оба способа достаточно трудоемки, поэтому в нашей работе предпочтение отдано более простому методу оценки характера пространственного размещения объектов, основанного на применении индекса Ю. Одума (3.1).

Результаты оценки характера распределений значений высоты мохово-лишайникового покрова и фитомассы на ПП представлены в табл. 4.4. В распределениях высоты среднее значение во всех случаях оказалось больше дисперсии (табл. 4.2), поэтому оценка произведена по обратной величине индекса (X / S^2). Значения F-критерия Фишера-Снедекора установлены по соответствующей таблице при числе степеней свободы $df = 10-1 = 9$. При оценке распределения высоты на ПП с числом наблюдений пятьдесят $df = 50-1 = 49$.

Приведенные в табл. 4.4 материалы свидетельствуют, что характер распределения показателей (высоты и фитомассы) ЖНП по площади исследуемых сосняков существенно различается. Не равномерность распределения высоты мохово-лишайникового покрова по площади статистически доказывается только на пяти ПП из двадцати двух, а фитомассы – на девятнадцати. Равномерный характер распределения высоты мохово-лишайникового покрова, на наш взгляд, связан исключительным доминированием лишайников в ЖНП, сравнительно однородными лесорастительными условиями в сосняках лишайниковых (в пределах ПП), низкой полнотой насаждений, а также достаточно большим послепожарным периодом на большинстве ПП.

Таблица 4.4 – Оценка характера распределения высоты мохово-лишайникового покрова и фитомассы ЖНП на ПП

№ ПП	Высота мохово-лишайникового покрова			Фитомасса ЖНП		
	индекс Одума	F-критерий Фишера-Снедекора	тип распределения	индекс Одума	F-критерий Фишера-Снедекора	тип распределения
1	4,95	1,60	равномерный	11,85	3,18	контагиозный
2	8,35	3,18	равномерный	12,77	3,18	контагиозный
3	7,17	1,60	равномерный	10,56	3,18	контагиозный
4	21,10	3,18	равномерный	3,15	3,18	случайный
5	4,35	1,60	равномерный	13,56	3,18	контагиозный
6	4,49	3,18	равномерный	10,41	3,18	контагиозный
7	3,70	3,18	равномерный	26,27	3,18	контагиозный
8	1,44	3,18	случайный	47,88	3,18	контагиозный
9	2,56	3,18	случайный	31,92	3,18	контагиозный
10	10,03	3,18	равномерный	9,09	3,18	контагиозный
11	2,27	3,18	случайный	95,75	3,18	контагиозный
12	3,12	3,18	случайный	47,76	3,18	контагиозный
13	5,80	3,18	равномерный	17,02	3,18	контагиозный
14	3,85	3,18	равномерный	3,14	3,18	случайный
15	3,22	3,18	равномерный	35,56	3,18	контагиозный
16	3,77	3,18	равномерный	28,95	3,18	контагиозный
17	10,63	3,18	равномерный	19,78	3,18	контагиозный
18	40,2	3,18	равномерный	7,91	3,18	контагиозный
19	6,90	1,60	равномерный	11,43	3,18	контагиозный
20	2,10	3,18	случайный	28,44	3,18	контагиозный
21	26,09	3,18	равномерный	1,82	3,18	случайный
22	3,52	3,18	равномерный	13,83	3,18	контагиозный

Следует также отметить, что на результаты распределения высоты могло повлиять и оперирование средними (из пяти измерений) значениями этого показателя на учетных площадках. Неоднородность распределения массы ЖНП при достаточно однородном распределении высоты мохово-лишайникового

покрова можно объяснить зависимостью этого показателя от других (дополнительных) факторов: видового состава, участия полукустарничков, плотности и влажности ЖНП.

В целом, визуально наблюдаемая пространственная однородность ЖНП на большинстве ПП не подтверждается статистическими методами в отношении распределения массы данного компонента на учетных площадках по площади.

Характер пространственного распределения ЖНП в сосняках лишайниковых должен служить основой при обосновании и совершенствовании методик изучения и оценки данного компонента насаждений. Сопряженность параметров распределений высоты и массы ЖНП может служить основанием для исследований зависимостей между этими характеристиками ЖНП. Зависимость фитомассы ЖНП ($F_{\text{ЖНП}}$) в свежесрезанном состоянии на учетных площадках от средней (из пяти измерений) высоты мохово-лишайникового покрова ($H_{\text{мл}}$) представлена на рис. 4.1.

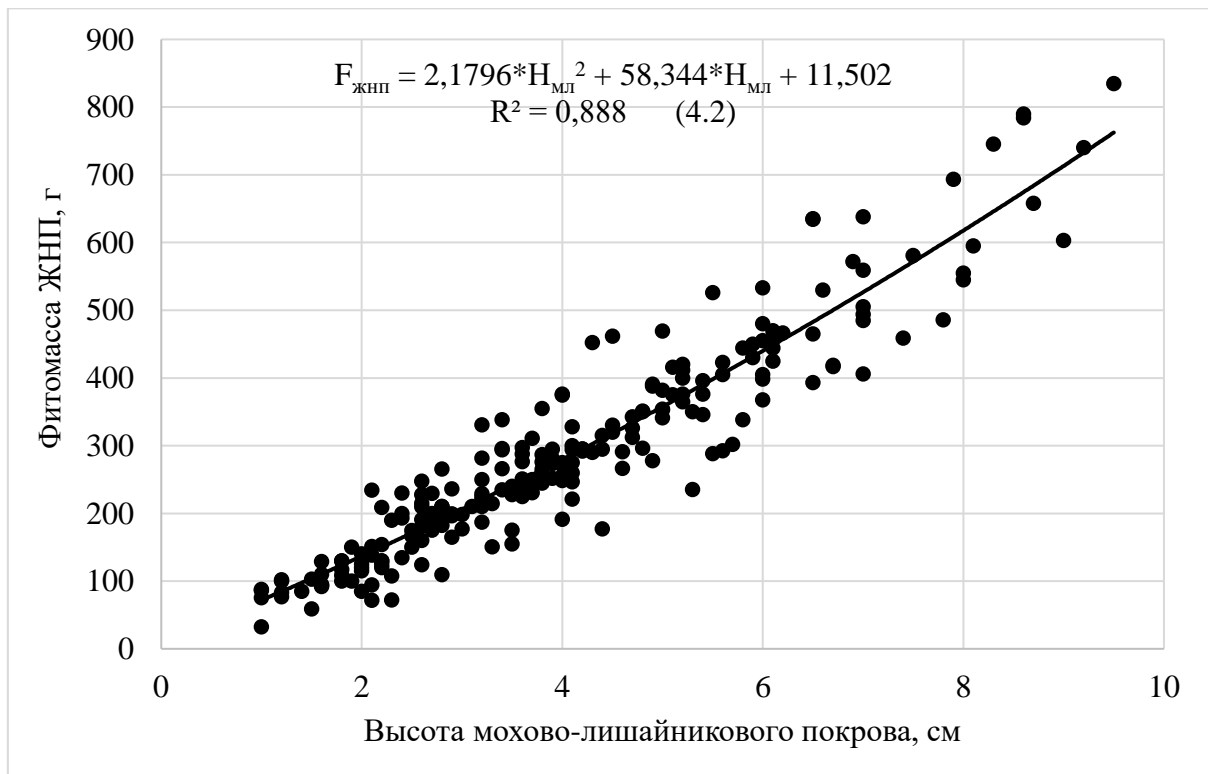


Рисунок 4.1 – Зависимость фитомассы ЖНП от высоты мохово-лишайникового покрова по данным учетных площадок

Исследуемая зависимость наиболее удачно описывается уравнением полинома второго порядка. Достаточно хорошие результаты при аппроксимации эмпирических данных обеспечивает также широко используемая в таксационных исследованиях степенная функция ($y = 61,728 X^{1,0894}$), однако в этом случае коэффициент детерминации оказался несколько ниже ($R^2 = 0,878$). Расположение эмпирических данных на рисунке 4.1 и значение коэффициента детерминации свидетельствуют о тесной связи фитомассы ЖНП от высоты мхово-лишайникового покрова (Свалов, 1977). Отсутствие прямолинейной связи между данными показателями, на наш взгляд, связано с повышением влажности ЖНП с увеличением его высоты (толщи). В целом приведенные материалы дают основание констатировать о возможности корректной оценки массы ЖНП на основе его высоты.

4.3. Запасы фитомассы ЖНП

Важнейшим звеном современных исследований углеродного баланса лесных экосистем является оценка фитомассы как насаждений в целом, так и их составных компонентов. Это объясняется тем, что в фитомассе результируется основная биогеоэкологическая деятельность насаждения, в частности, количество аккумулированного углерода (Дылис и др., 1974).

Запасы фитомассы ЖНП в исследуемых сосняках в свежесрезанном и абсолютно сухом состояниях на 1 га, рассчитанные по данным учетных площадок, приведены в табл. 4.5 и 4.6.

Как видно из данных табл. 4.5 и 4.6, запасы фитомассы ЖНП в исследуемых сосняках колеблются в значительных пределах. По отдельным ПП общая масса ЖНП (лишайников, мхов и кустарничков) в свежесрезанном состоянии варьирует от 3235 до 24156 кг/га, а в абсолютно сухом – от 1958 до 8302 кг/га.

В формировании фитомассы ЖНП основную роль играют лишайники. Их доля в общей фитомассе по ПП изменяется в пределах от 61,9 до 98,5% в свежесрезанном состоянии и от 64,2 до 98,2% – в абсолютно сухом. Второе

Таблица 4.5 – Запасы фитомассы ЖНП в исследуемых сосняках в свежесрезанном состоянии

№ П П	Показатели насаждения			Фитомасса ЖНП, кг/га						Высота ЖНП, см	Давность пожара, лет
	возраст, лет	полнота	класс бонитета	лишайников	мхов	кустарничков			общая		
						брусники	водяники	багульника			
1	36	0,57	5	13606	409	1052	133	-	15200	4,9	-
2	40	0,66	5	10830	282	825	23	-	11960	4,2	-
3	120	0,78	5	7794	265	613	-	168	8840	3,3	75
4	127	0,82	5	5943	207	534	38	198	6920	2,3	82
5	61	0,37	5	21990	555	95	-	-	22640	7,5	-
6	49	0,62	5	7498	528	1017	27	-	9070	3,4	12
7	33	0,63	5а	13387	616	542	-	-	14545	3,9	-
8	51	0,57	5-5а	7929	105	1273	-	-	9307	3,7	25
9	123	0,55	5а	12002	4	197	-	-	12203	4,7	30
10	50	0,55	5	7733	107	1280	-	-	9120	3,5	25
11	49	0,93	5а	15410	721	1159	-	-	17290	6,0	-
12	131	0,54	5а-5	23604	136	416	-	-	24156	7,1	74
13	78	0,60	5а	4546	134	806	-	-	5486	2,1	25
14	132	0,79	5а	2002	208	1025	-	-	3235	1,7	25
15	26	0,78	4-5	7118	220	1040	-	-	8378	2,8	-
16	75	0,72	5а-5	6567	18	1487	-	-	8072	2,9	54
17	52	0,86	5а	9395	11	190	-	-	9596	3,4	47
18	137	0,77	5а	11528	148	2447	-	-	14123	5,3	82
19	27	0,58	5	12311	78	605	47	-	13040	4,6	-
20	51	0,67	5а-5	12640	7	190	-	-	12837	4,1	-
21	92	0,92	5	4028	132	240	-	-	4400	1,8	15
22	108	0,4	5	19705	570	50	35	-	20360	7,4	-

Таблица 4.6 – Запасы фитомассы ЖНП в исследуемых сосняках в абсолютно сухом состоянии

№ П П	Показатели насаждения			Фитомасса ЖНП, кг/га						Высота ЖНП, см	Давность пожара, лет
	возраст, лет	полнота	класс бонитета	лишайников	мхов	кустарничков			общая		
						брусники	водяники	багульника			
1	36	0,57	5	5360	145	484	60	-	6049	4,9	-
2	40	0,66	5	4730	115	393	10	-	5248	4,2	-
3	120	0,78	5	3727	119	319	-	84	4249	3,3	75
4	127	0,82	5	3423	114	288	20	105	3950	2,3	82
5	61	0,37	5	8024	182	45	-	-	8251	7,5	-
6	49	0,62	5	3483	203	512	15	-	4213	3,4	12
7	33	0,63	5а	5211	139	278	-	-	5628	3,9	-
8	51	0,57	5-5а	4195	51	678	-	-	4924	3,7	25
9	123	0,55	5а	5773	2	113	-	-	5888	4,7	30
10	50	0,55	5	3441	45	614	-	-	4100	3,5	25
11	49	0,93	5а	5810	155	607	-	-	6572	6,0	-
12	131	0,54	5а-5	8032	62	208	-	-	8302	7,1	74
13	78	0,60	5а	2473	92	435	-	-	3000	2,1	25
14	132	0,79	5а	1256	155	547	-	-	1958	1,7	25
15	26	0,78	4-5	3495	120	527	-	-	4142	2,8	-
16	75	0,72	5а-5	4389	11	950	-	-	5350	2,9	54
17	52	0,86	5а	4236	7	103	-	-	4346	3,4	47
18	137	0,77	5а	5444	57	1234	-	-	6735	5,3	82
19	27	0,58	5	5221	31	278	21	-	5551	4,6	-
20	51	0,67	5а-5	5021	2	91	-	-	5114	4,1	-
21	92	0,92	5	2301	75	125	-	-	2501	1,8	15
22	108	0,40	5	7787	218	26	18	-	8049	7,4	-

место по запасам занимают кустарнички, у которых удельный вес свежесрезанной фитомассы колеблется от 0,4 до 31,7%, а абсолютно сухой – от 0,5 до 27,9%. Мхи в общем запасе фитомассы ЖНП представлены в значительно

меньшем объеме. Их доля варьирует от 0,03 до 6,4% в свежесрезанном состоянии и от 0,03 до 7,9% – в абсолютно сухом.

В среднем по всем исследованным насаждениям участие лишайников, мхов и кустарничков в общем запасе фитомассы ЖНП передается следующими цифрами: доля лишайников составляет 90,1 и 89,8% в свежем и абсолютно сухом состояниях, соответственно, мхов 2,1 и 1,9% и кустарничков 7,8 и 8,3%. При выведении средних значений не учтены данные ПП 14, на которой соотношение лишайников, мхов и кустарничков существенно выделяется от общего фона.

В табл. 4.5 и 4.6 обращает на себя внимания высокая изменчивость запасов фитомассы ЖНП по ПП. Можно сделать предположение, что это связано с таксационными характеристиками древостоя и продолжительностью сукцессионного периода. На основе графических построений было установлено, что в рамках исследуемого типа леса влияние класса бонитета на запасы ЖНП не обнаруживается. Поэтому настоящие исследования проведены без группировки экспериментальных материалов по классам бонитета.

Одним из основных факторов, определяющих запасы ЖНП в момент проведения оценочных работ может оказаться давность пожара. Как отмечалось выше, при низовых пожарах мохово-лишайниковый покров в большинстве случаев может выгореть полностью. Поэтому дата пожара с большой вероятностью может считаться и датой начала накопления фитомассы ЖНП. Эта предпосылка в определенной мере подтверждается данными рис. 4.2, на котором приведена зависимость запасов абсолютно сухой фитомассы ЖНП ($M_{\text{жнп}}$) от возраста древостоев (A). Информация для построения данного графика и других, приведенных ниже, взята из табл. 4.6.

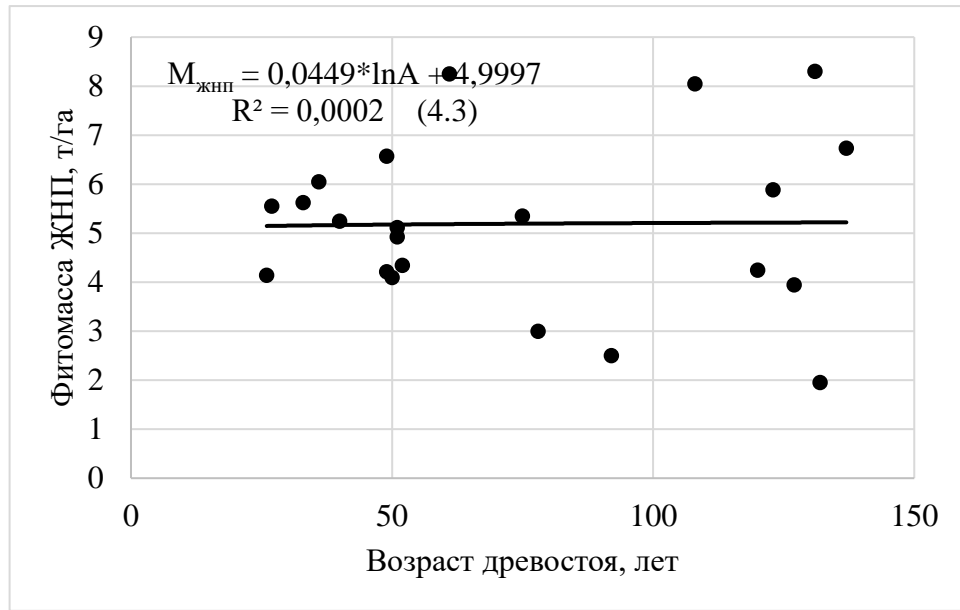


Рисунок 4.2 – Зависимость запасов абсолютно сухой фитомассы ЖНП от возраста древостоев

Данные рис. 4.2 свидетельствуют об отсутствии значимой связи между возрастом древостоев и наличным запасом фитомассы ЖНП. На наш взгляд, это вполне объяснимо. Во-первых, в древостоях любого возраста после низового пожара ЖНП восстанавливается практически заново. По данным некоторых исследователей относительно восстановление проективного покрытия мохово-лишайникового покрова наблюдается только через 30 после пожара. В последующем этот показатель остается достаточно стабильным, его изменения не выходят за пределы 5-7% (Горшков, Баккал, 2012). Здесь следует также заметить, что исследования проведены в сомкнутых сосняках возрастом от 26 лет и более. Ими не охвачен период (до 30 лет) наиболее интенсивного развития (восстановления) ЖНП. Данное обстоятельство также не может не повлиять на характер исследуемой зависимости. Во-вторых, в древостоях одного возраста формирование нижних ярусов растительности при прочих равных условиях в значительной степени определяются другими их характеристиками, в частности, густотой и полнотой.

На рис. 4.3 показана зависимость запасов фитомассы ЖНП от полноты древостоев (P) по данным всех ПП.

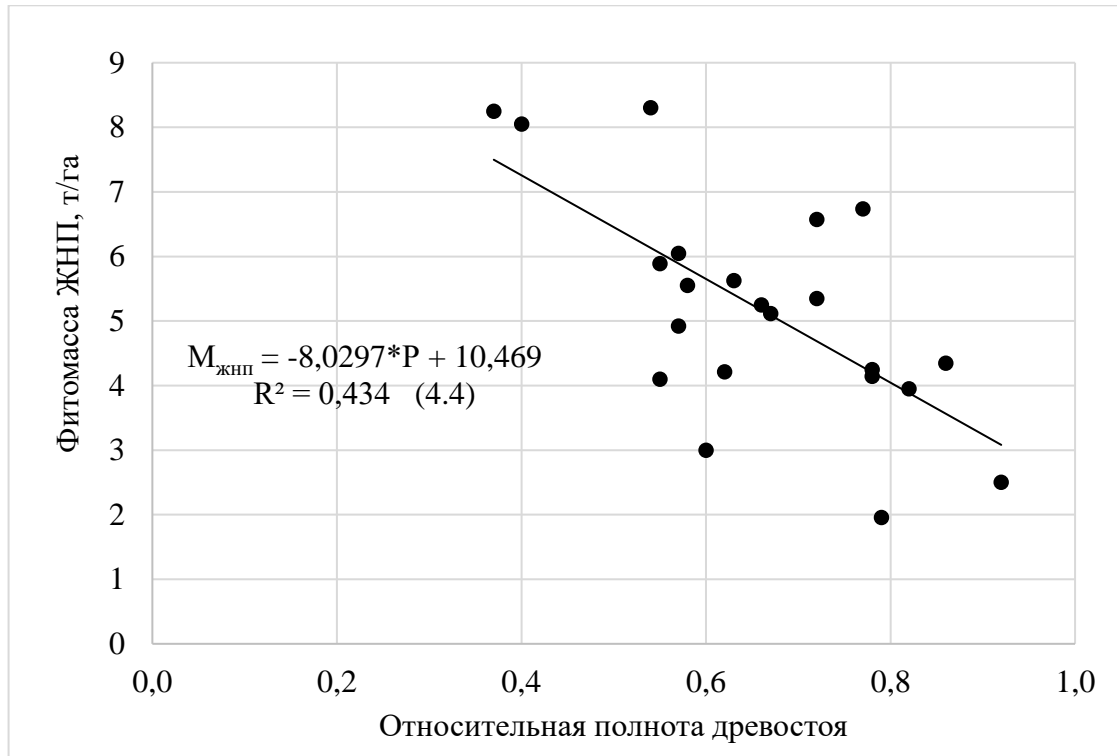


Рисунок 4.3 – Зависимость запасов абсолютно сухой фитомассы ЖНП от полноты древостоев

Представленные на рис 4.3 графические данные позволяют отметить наличие достаточно устойчивой связи между коррелируемыми показателями. Связь эта обратная, средней тесноты. С увеличением полноты запасы ЖНП устойчиво снижаются. Исследуемая зависимость наиболее удачно описывается уравнением прямой линии. Невысокое значение коэффициента детерминации свидетельствуют о том, что накопленные запасы ЖНП наряду с полнотой определяются еще другими факторами. Одним из них, безусловно, является продолжительность восстановительной сукцессии.

Зависимость запасов фитомассы ЖНП от продолжительности восстановительной сукцессии (A_c) представлена на рис. 4.4.

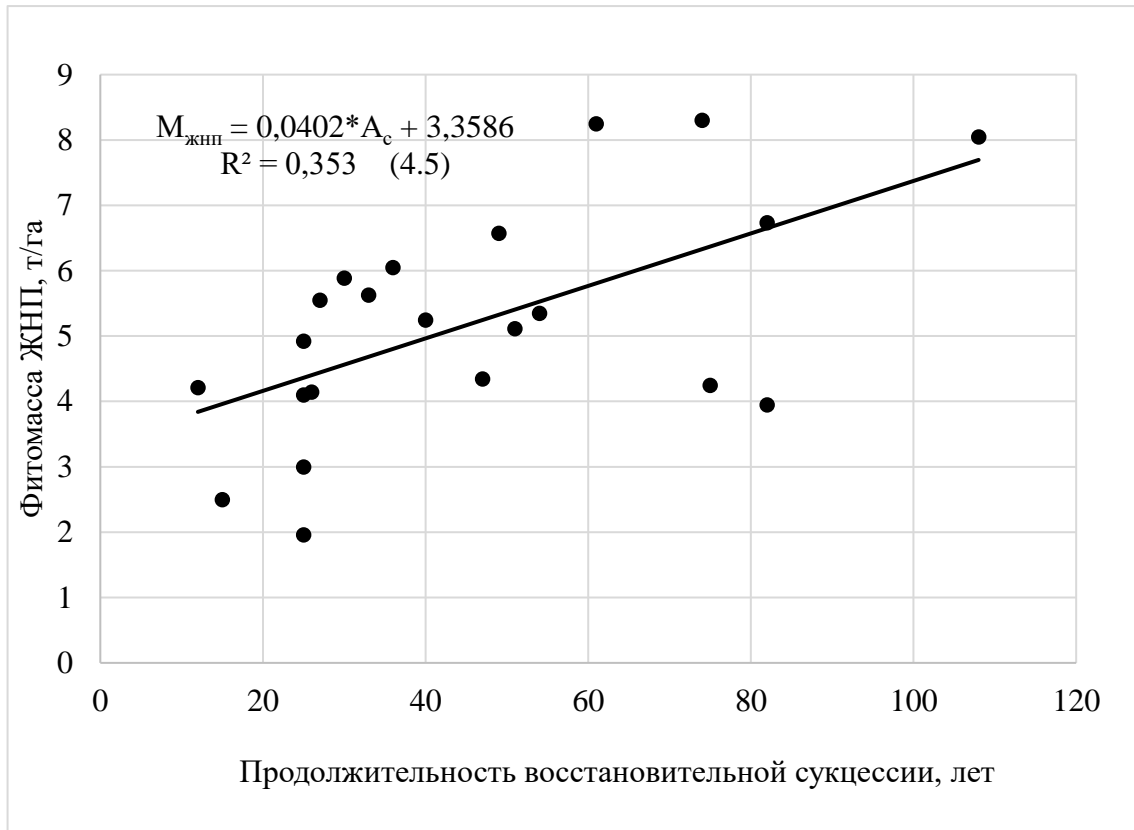


Рисунок 4.4 – Зависимость запасов абсолютно сухой фитомассы ЖНП от продолжительности восстановительной сукцессии

Приступая к анализу данных рис. 4.4 отметим, что из двадцати двух ПП на девяти в ходе полевых работ пожарных повреждений (шрамов) обнаружено не было. В этой связи при изучении указанной зависимости продолжительность восстановительной сукцессии на этих девяти ПП принималась равной возрасту древостоев, допуская синхронность формирования ЖНП и древостоя во времени. Эмпирические данные на графике располагаются вдоль прямой линии. Связь между коррелируемыми показателями прямая, средней тесноты. С увеличением продолжительности восстановительной сукцессии запас ЖНП закономерно увеличивается. Это увеличение, как отмечалось выше, сопровождается изменениями видового состава и доминантов мохово-лишайникового покрова.

В исследовании влияния других характеристик древостоя (запаса, диаметра и высоты) на запасы ЖНП большой необходимости нет. Во-первых, они

все являются функцией возраста, с которым связь фитомассы в исследуемых сосняках не обнаруживается. Во-вторых, многочисленными исследованиями доказано, что они при оценке нижних ярусов растительности они менее информативны по сравнению с полнотой.

В целом приведенные выше материалы показывают, что формирование ЖНП зависит от ряда факторов, подверженных пространственно-временным изменениям. Это свидетельствует в пользу применения многомерного регрессионного анализа при оценке запасов фитомассы ЖНП. При этом главными определяющими факторами в уравнениях множественной регрессии будут служить полнота древостоев и продолжительность восстановительной сукцессии, в наибольшей степени определяющие изменчивость массы ЖНП в исследуемых сосняках. Разработанное двухфакторное уравнение имеет следующее конкретное выражение:

$$M_{\text{ЖНП}} = 8,949 + 0,044 * A_c - 8,643 * P, \quad R^2 = 0,692 \quad (4.6)$$

$$t = 8,51 \quad t = 4,42 \quad t = -5,82$$

где $M_{\text{ЖНП}}$ – запас общей абсолютно сухой фитомассы, т/га;

A_c – продолжительность восстановительной сукцессии, лет;

P – относительная полнота древостоя (яруса);

t – критерий Стьюдента.

Коэффициент детерминации уравнения (4.6) показывает, что полнота древостоя и продолжительность сукцессионного периода вместе объясняют 69,2% варьирования запаса фитомассы ЖНП. Оба определяющих фактора достоверны на 5%-ном уровне ($t_{\text{факт.}} > t_{0,05}$). Вклад полноты в объяснении изменчивости фитомассы ЖНП несколько выше ($t = -5,82$), чем длительности беспожарного периода ($t = 4,42$). Коэффициент со знаком минус у полноты, свидетельствует, что при одинаковой продолжительности восстановительного периода запас фитомассы ЖНП закономерно уменьшается с увеличением пол-

ноты. Этот факт не требует особых разъяснений и связан в основном с снижением освещенности под пологом древостоев при повышении относительной полноты.

Более наглядно зависимость запаса фитомассы ЖНП от полноты древостоев и продолжительности сукцессионного периода представлена в трехмерном пространстве на рис. 4.5.

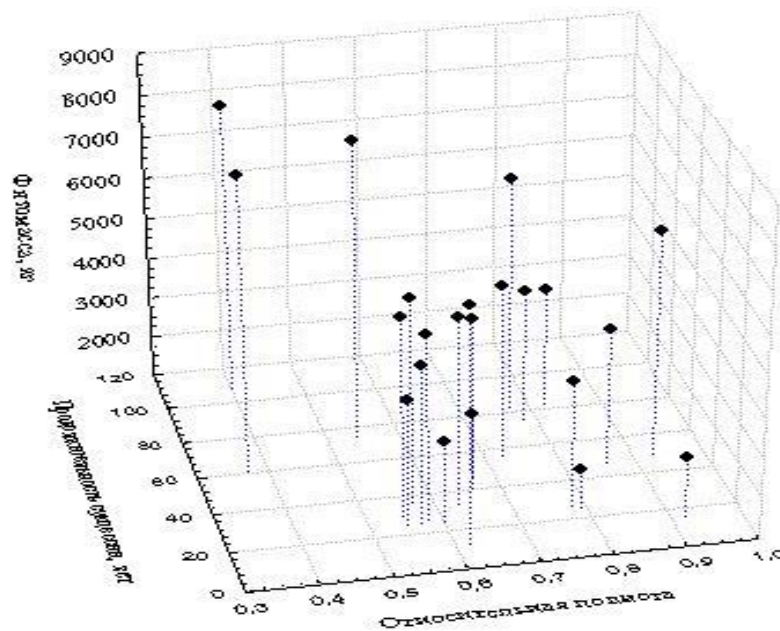


Рисунок 4.5 – Зависимость запасов абсолютно сухой фитомассы ЖНП от полноты древостоев и продолжительности восстановительной сукцессии

С использованием уравнения (4.6) составлена двухвходовая таблица, показывающая изменение запаса абсолютной сухой фитомассы ЖНП в зависимости от двух факторов: полноты древостоев и продолжительности восстановительной сукцессии (табл. 4.7).

Данные табл.4.7 свидетельствуют, что в исследуемых сосняках при полноте древостоев от 0,3 до 1,0 и продолжительности восстановительной сукцессии от 10 до 120 лет запас фитомассы ЖНП может варьировать от 0,746 до 11,636 т/га. Этот показатель закономерно возрастает при одинаковых значениях полноты с увеличением продолжительности сукцессионного периода, а

при одинаковой продолжительности сукцессии– с уменьшением полноты. С биоэкологических позиций это вполне объяснимо.

Таблица 4.7 – Запасы абсолютно сухой фитомассы ЖНП в зависимости от полноты древостоя и продолжительности восстановительной сукцессии

Продолжительность сукцессии, лет	Относительная полнота древостоя							
	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
10	6,796	5,932	5,067	4,322	3,339	2,475	1,610	0,746
20	7,236	6,372	5,507	4,643	3,779	2,915	2,050	1,186
30	7,676	6,812	5,947	5,083	4,219	3,355	2,490	1,626
40	8,116	7,252	6,387	5,523	4,659	3,795	2,930	2,066
50	8,556	7,692	6,827	5,963	5,099	4,235	3,370	2,506
60	8,996	8,132	7,267	6,403	5,539	4,675	3,810	2,946
70	9,436	8,572	7,707	6,843	5,979	5,115	4,250	3,386
80	9,876	9,012	8,147	7,283	6,419	5,555	4,690	3,826
90	10,316	9,452	8,587	7,723	6,859	5,995	5,130	4,266
100	10,756	9,892	9,027	8,163	7,299	6,435	5,570	4,706
110	11,196	10,322	9,467	8,603	7,739	6,875	6,010	5,146
120	11,636	10,842	9,907	9,043	8,179	7,385	6,450	5,586

Несомненный интерес представляет сравнение полученных нами данных по запасам фитомассы ЖНП с имеющимися в специальной литературе материалами по соснякам лишайникового типа леса. Как отмечалось выше таких материалов не много. По данным Н.П. Гординой (1985) запасы фитомассы ЖНП в модальных сосняках лишайниковых Нижнего Енисея варьирует от 3,6 т/га (в 30 лет) до 7,4 т/га (в 150 лет). Этот показатель в южно-таежных кустарничково-лишайниковых сосняках Красноярского края составляет 12 т/га (Иванова и др., 2018), а в зеленомошно-лишайниковых сосняках Карелии – от 7 до 12 т/га (Загидуллина, 2021). Отмечается, что основную долю (около 90%) в фитомассе ЖНП занимает мохово-лишайниковый покров (Загидуллина, 2021).

По данным Э.Ф. Ведровой и др. (2002) в северотаежных кустарничково-лишайниковых лиственничниках Туруханского округа фитомасса ЖНП достигает 20,06 т/га, в том числе мхов и лишайников – 17,71 т/га.

На основе анализа имеющейся в литературе информации, можно отметить, что наши данные о запасах ЖНП не противоречат соответствующим материалам других исследователей, полученным в лишайниковом (или близком к лишайниковому) типе леса.

В целом, приведенные выше уравнения и табличные материалы представляют интерес не только для понимания характера накопления запасов фитомассы ЖНП, но и как оценочные нормативы при таксации нижних ярусов растительности, определении средообразующих функций и роли лишайниковых сосняков в углеродном цикле атмосферы.

Определение запасов фитомассы ЖНП очень трудоемкий процесс. Поэтому актуальной задачей является составление простых в применении и в тоже время корректных оценочных нормативов. Как отмечалось выше, фитомасса свежесрезанного ЖНП на учетных площадках, тесно связана с высотой данного компонента насаждения. Это открывает возможность оценки фитомассы ЖНП на единице площади (на 1 га), по его средней высоте. В наших исследованиях мы оперируем высотой мохово-лишайникового покрова (без учета кустарничков), которая в полевых условиях определяется более объективно и значительно точнее, чем высота ЖНП (с учетом кустарничков). В этой связи, нами исследованы зависимости запасов свежесрезанной ($M_{\text{мл.св}}$) и абсолютно сухой ($M_{\text{мл.аб.сух}}$) фитомассы мохово-лишайникового покрова от его средней высоты (рис. 4.6 и 4.7).

Представленные на рис 4.6 и 4.7 графические данные позволяют отметить наличие устойчивых связей между запасами фитомассы мохово-лишайникового покрова в свежем и абсолютно сухом состояниях с одной стороны и его высотой, с другой. Эти связи прямые, очень высокой тесноты.

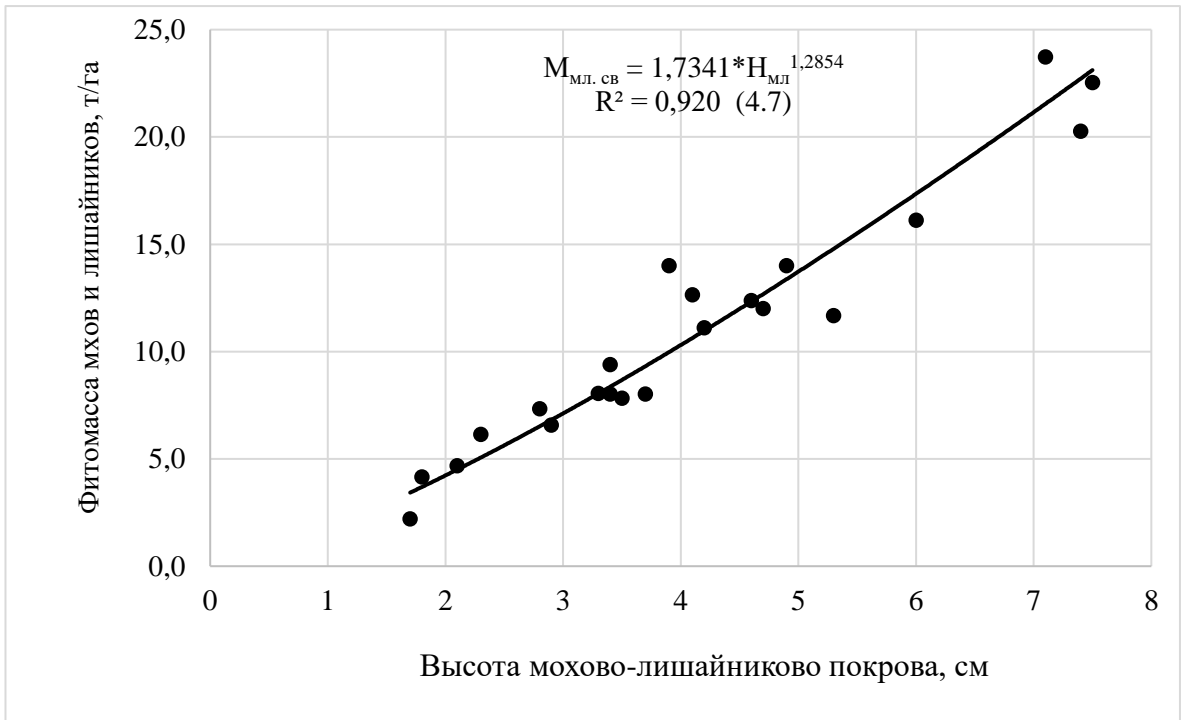


Рисунок 4.6 – Зависимость запасов фитомассы мохово-лишайникового покрова в свежесрезанном состоянии от его средней высоты

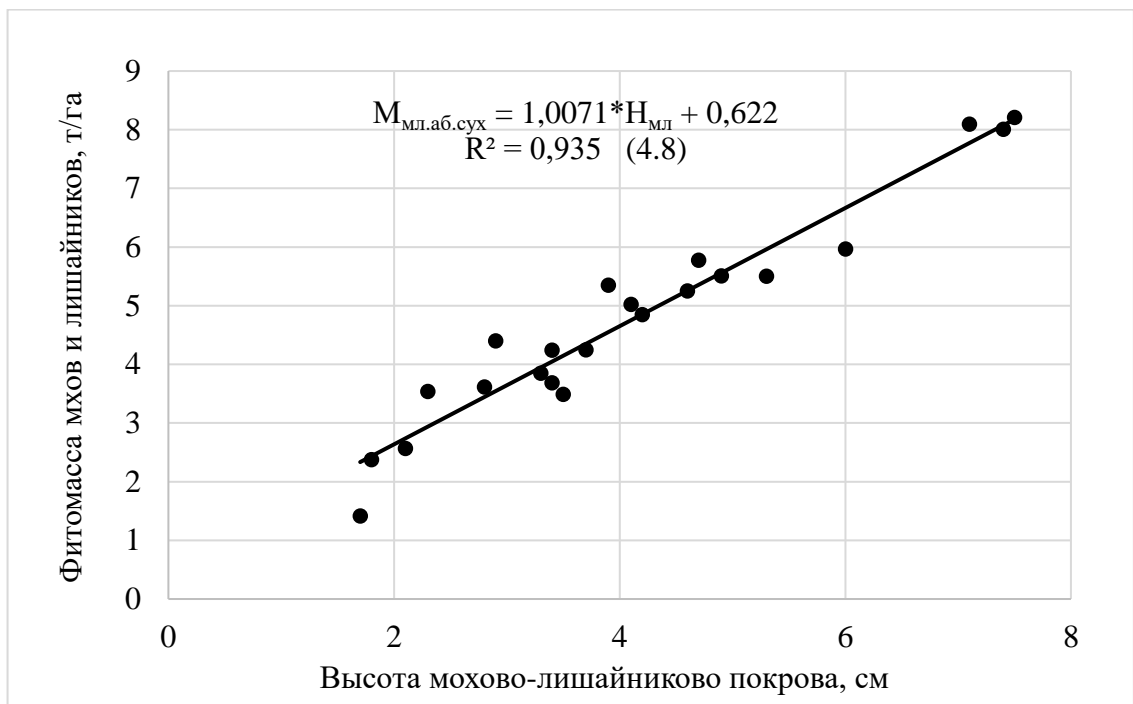


Рисунок 4.7 – Зависимость запасов фитомассы мохово-лишайникового покрова в абсолютно сухом состоянии от его средней высоты

Выявляется, что наиболее удачно зависимость запаса свежесрезанной фитомассы описывается степенной функцией, а в абсолютно сухой – уравнением прямой. Об этом свидетельствуют как расположение экспериментальных данных (точек) на графиках, так и статистические показатели уравнений (4.7) и (4.8). Более высокие темпы возрастания свежей фитомассы по мере увеличения высоты покрова, на наш взгляд, связаны с повышением влажности ЖНП с увеличением его высоты (толщи).

Как отмечалось выше, основной вклад в формирование ЖНП вносит мохово-лишайниковый покров, который характеризуется очень высоким удельным весом (в среднем около 90%) в общей фитомассе исследуемого компонента насаждения. Поэтому с определенной долей условности его высота может стать определяющим фактором и при оценке общей фитомассы ЖНП. В этой связи, нами дополнительно изучены зависимости запасов свежесрезанной ($M_{\text{ЖНП.св.}}$) и абсолютно сухой фитомассы ЖНП от средней высоты мохово-лишайникового покрова (рис. 4.8 и 4.9).

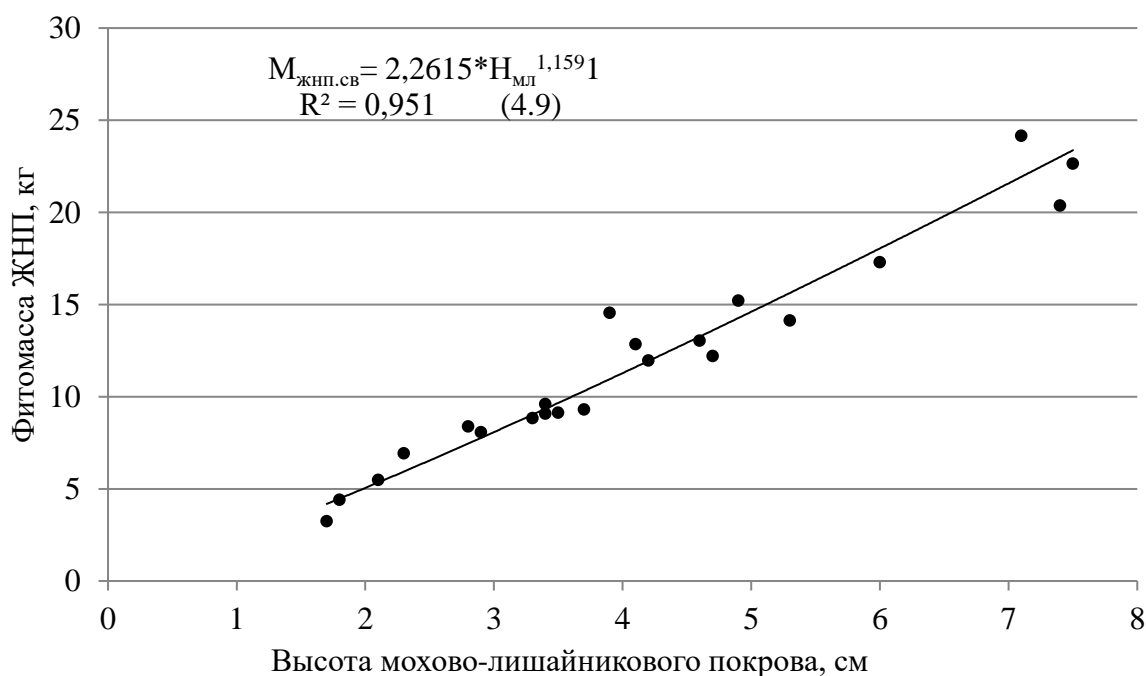


Рисунок 4.8 – Зависимость запасов фитомассы ЖНП в свежесрезанном состоянии от средней высоты мохово-лишайникового покрова

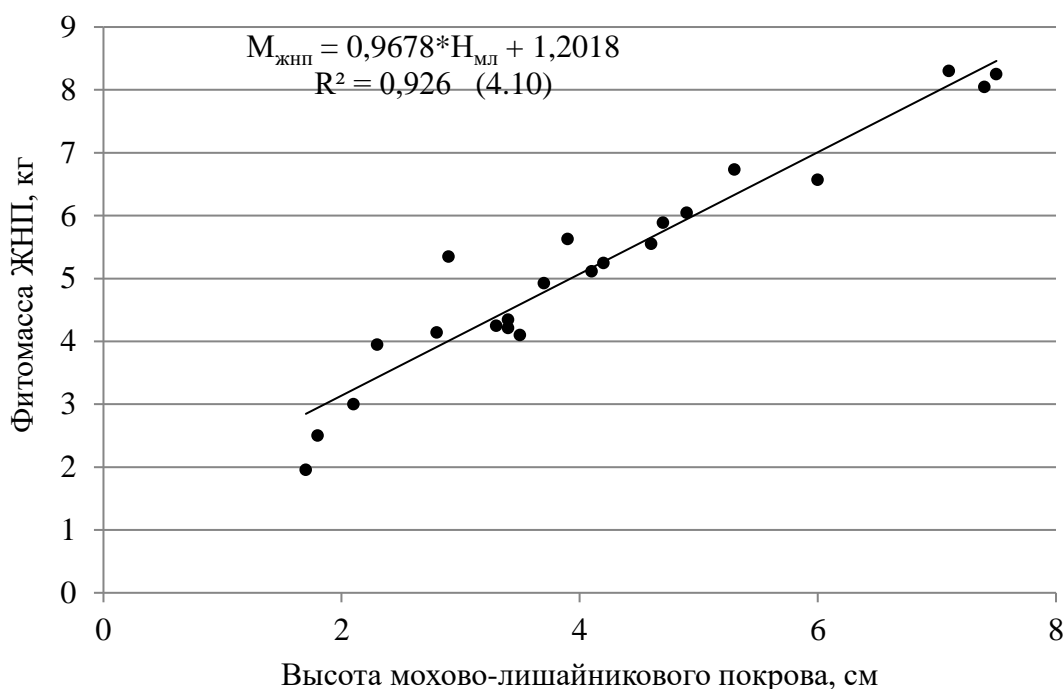


Рисунок 4.9 – Зависимость запасов фитомассы ЖНП в абсолютно сухом состоянии от средней высоты мохово-лишайникового покрова

На основе содержательного анализа экспериментальных материалов было выявлено, что зависимость от средней высоты фитомассы ЖНП в свежесрезанном состоянии более точно описывается степенной функцией, а в абсолютно сухом состоянии – уравнением прямой. Объяснение этому факту было приведено выше. В целом статистические показатели уравнений (4.9) и (4.10) свидетельствуют, что они адекватны экспериментальным материалам и корректно отражают характер изучаемых зависимостей. По значению коэффициента детерминации уравнения (4.10) и (4.11) не многим отличаются от уравнений (4.8) и (4.9).

На основе уравнений (4.9) и (4.11) разработана оценочная таблица, позволяющая с использованием высоты мохово-лишайникового покрова определить его запас, а также общий запас ЖНП в абсолютно сухом состоянии (табл. 4.8). Данные табл. 4.8 свидетельствуют, что с увеличением высоты мохово-

Таблица 4.8 – Фитомасса мхов и лишайников и общая фитомасса ЖНП в абсолютно сухом состоянии при различной высоте мохово-лишайникового покрова, т/га

Высота мохово-лишайникового покрова, см	Фитомасса мхов и лишайников	Общая фитомасса ЖНП
1	1,629	2,170
2	2,636	3,137
3	3,643	4,105
4	4,650	5,073
5	5,658	6,039
6	6,665	7,009
7	7,672	7,977
8	8,679	8,944
9	9,686	9,912
10	10,693	10,880
11	11,850	11,699

-лишайникового покрова его удельный вес в общей фитомассе ЖНП закономерно увеличивается с 84 до 98,7%. Этот факт следует учитывать при оценочных работах.

4.4. Годичная продукция фитомассы ЖНП

Большинство исследований годичной продукции фитомассы насаждений выполнялись и выполняются в настоящее время без учета продукции нижних ярусов растительности, в частности, ЖНП. Это не позволяет получить полное представление об объемах и темпах продукционного процесса в лесных экосистемах. Результаты многих исследований свидетельствуют о достаточно существенном вкладе ЖНП, особенно с преобладанием лишайников и мхов, в продуцирование растительной массы в лесных фитоценозах. (Гончарова, 2008; Кошурникова и др., 2008; Косых, Махатков, 2008; Абдульманова, Эктова, 2013; Трофимова, 2015; Загидуллина, 2021; и др.).

Результаты наших исследований по оценке годичной продукции фитомассы ЖНП в исследуемых сосняках представлены в табл. 4.9.

Таблица 4.9 – Годичная продукция фитомассы ЖНП в исследуемых сосняках в абсолютно сухом состоянии

№ ПП	Показатели насаждения			Годичная продукция фитомассы ЖНП, кг/га					Высота, см	Давность пожара, лет	
	возраст, лет	полнота	класс бонитета	лишайников	мхов	кустарничков					общая
						брусники	водяники	багульника			
1	36	0,57	V	536,0	33,0	15,5	1,8	-	586,3	4,9	-
2	40	0,66	V	473,0	26,4	11,0	0,2	-	510,6	4,2	-
3	120	0,78	V	372,7	27,4	3,8	-	1,2	405,1	3,3	75
4	127	0,82	V	342,3	26,2	3,0	0,2	1,4	373,1	2,3	82
5	61	0,37	V	802,4	41,9	0,8	-	-	845,1	7,5	-
6	49	0,62	V	348,3	46,7	52	1,3	-	448,3	3,4	12
7	33	0,63	Va	521,1	39,6	10,0	-	-	570,7	3,9	-
8	51	0,57	V- Va	419,5	11,7	32,5	-	-	463,7	3,7	25
9	123	0,55	Va	577,3	0,5	4,4	-	-	588,8	4,7	30
10	50	0,55	V	344,1	10,4	29,0	-	-	383,5	3,5	25
11	49	0,93	Va	581,0	35,7	11,5	-	-	628,2	6,0	-
12	131	0,54	Va	803,2	14,3	2,5	-	-	820,0	7,1	74
13	78	0,60	Va	247,3	21,2	21,5	-	-	290,0	2,1	25
14	132	0,79	Va	125,6	35,7	25,5	-	-	186,8	1,7	25
15	26	0,78	V	349,5	27,6	24,2	-	-	401,3	2,8	-
16	75	0,72	V- Va	438,9	2,5	16,5	-	-	457,9	2,9	54
17	52	0,86	Va	423,6	1,6	2,3	-	-	427,5	3,4	47
18	137	0,77	Va	544,4	13,1	12,5	-	-	570,0	5,3	82
19	27	0,58	V	522,1	7,1	12,2	0,9	-	542,3	4,6	-
20	51	0,67	V- Va	502,1	0,5	1,6	-	-	504,2	4,1	-
21	92	0,92	V	230,1	17,3	10,1	-	-	257,5	1,8	15
22	108	0,40	Va	778,7	50,1	0,3	0,1	-	829,2	7,4	-

В этой таблице данные по кустарничкам определены по материалам полевого эксперимента, а мхов и лишайников – расчетным путем по изложенной

выше методике. Из данных табл. 4.9 видно, что годовая продукция фитомассы ЖНП по ПП характеризуется высокой изменчивостью. Можно сделать предположение, что это связано, как и в случае с общей фитомассой ЖНП, с полнотой насаждений и продолжительностью сукцессионного периода. В этой связи нами с использованием данных табл. 4.9 изучены зависимости годичной продукции ЖНП от этих двух факторов.

На рис. 4.10 показана зависимость запасов фитомассы ЖНП от полноты древостоев.

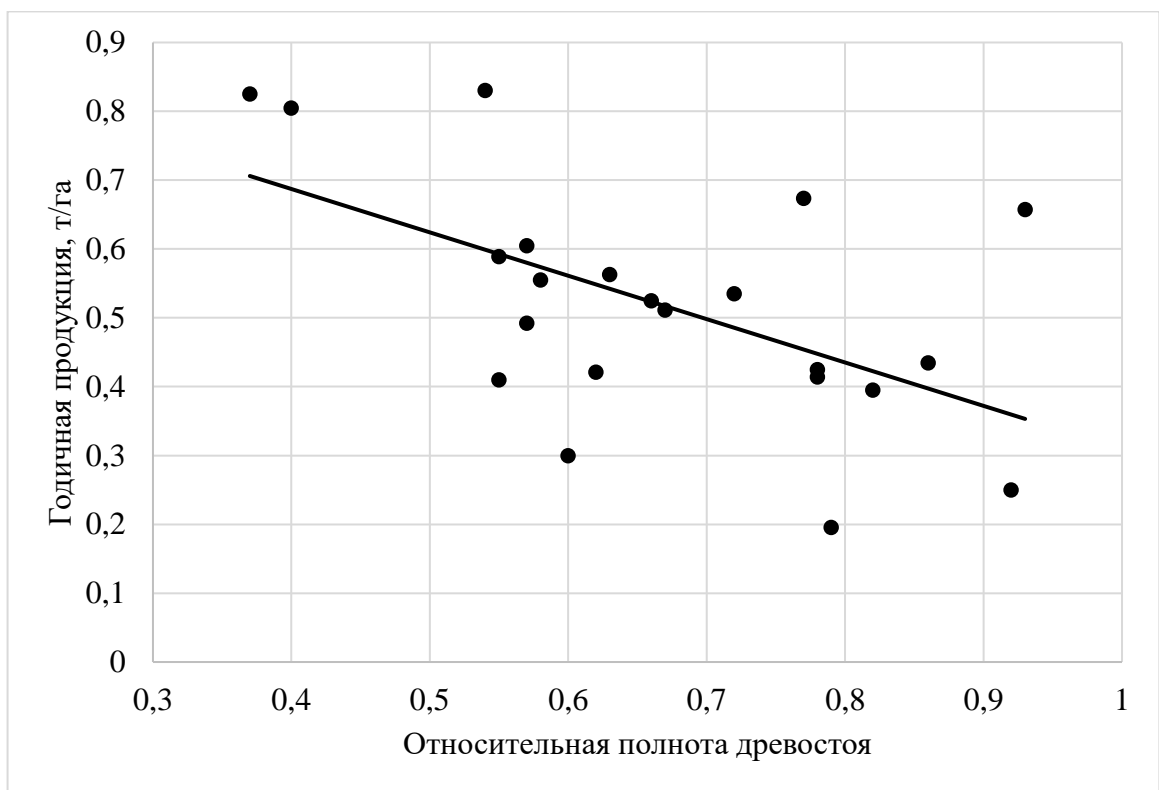


Рисунок 4.10 – Зависимость годичной продукции фитомассы ЖНП в абсолютно сухом состоянии от полноты древостоев

Представленные на рис. 4.10 графические данные позволяют отметить наличие достаточно устойчивой связи между коррелируемыми показателями. Связь эта обратная, средней тесноты. С увеличением полноты годовая продукция ЖНП устойчиво снижается. Исследуемая зависимость корректно описывается уравнением прямой:

$$Z_{\text{ЖНП}} = 0,9392 - 0,6302 * P \quad R^2 = 0,311 \quad (4.11)$$

$$t = 6,55 \quad t = 3,00$$

где $Z_{\text{ЖНП}}$ – годичный прирост абсолютно сухой фитомассы ЖНП, т/га;

P – относительная полнота древостоя.

Невысокое значение коэффициента детерминации ($R^2 = 0,311$) свидетельствуют о том, что годичная продукция ЖНП наряду с полнотой определяются еще другими факторами. Одним из них, как отмечалось выше, является продолжительность восстановительного периода. Зависимость годичной продукции фитомассы ЖНП от длительности восстановительной сукцессии представлена на рис. 4.11.

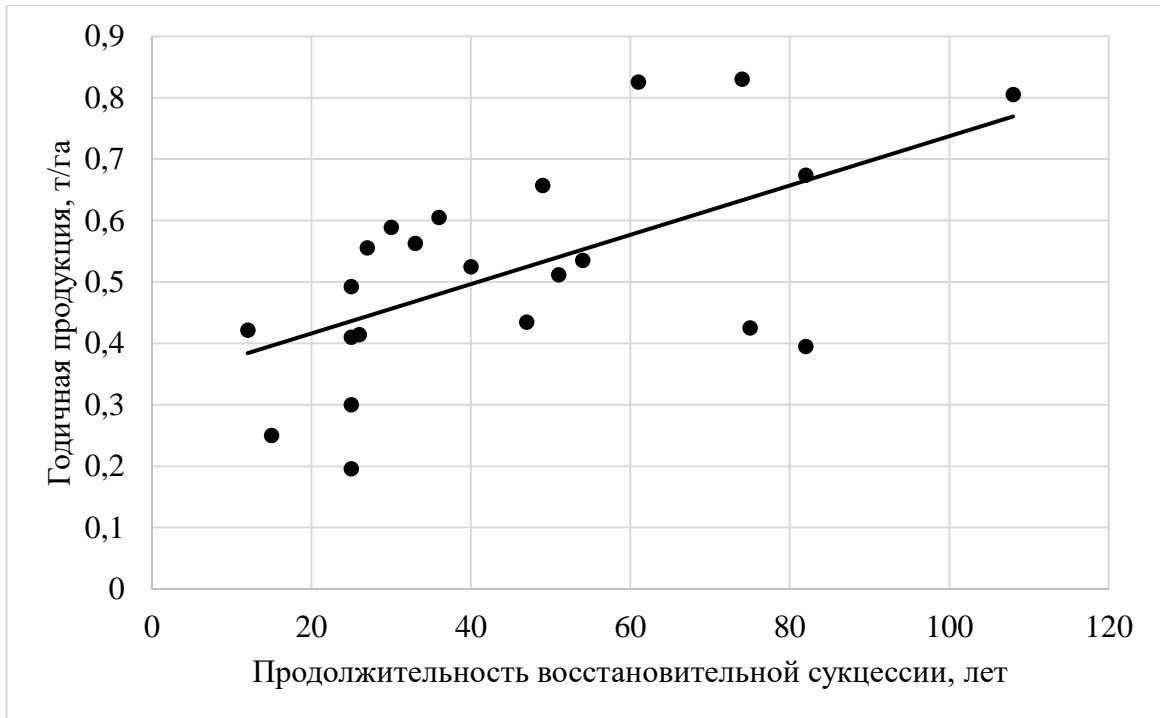


Рисунок 4.11 – Зависимость годичной продукции фитомассы ЖНП в абсолютно сухом состоянии от продолжительности сукцессионного периода

Данные на рис. 4.11 позволяют отметить наличие достаточно устойчивой связи между коррелируемыми показателями. Связь эта прямая, средней тесноты. С увеличением беспожарного периода годичная продукция ЖНП устойчиво повышается. Исследуемая зависимость корректно описывается уравнением прямой:

$$Z_{\text{ЖНП}} = 0,3359 + 0,0040 * A_c, \quad R^2 = 0,353 \quad (4.12)$$

$$t = 5,33 \quad t = 3,30$$

где $Z_{\text{ЖНП}}$ – годовая продукция абсолютно сухой фитомассы ЖНП, т/га;

A_c – продолжительность восстановительной сукцессии, лет.

В целом, представленные выше материалы свидетельствуют, что основными факторами, определяющими годичный прирост фитомассы ЖНП в исследуемых сосняках, как и в случае с запасами, являются полнота насаждений и продолжительность сукцессионного периода. В этой связи нами разработано двухфакторное уравнение с этими двумя определяющими факторами:

$$Z_{\text{ЖНП}} = 0,7861 + 0,0036 * A_c - 0,6765 * P, \quad R^2 = 0,675 \quad (4.13)$$

$$t = 7,07 \quad t = 4,19 \quad t = -4,52$$

где $Z_{\text{ЖНП}}$ – годовая продукция абсолютно сухой фитомассы ЖНП, т/га;

A_c – продолжительность сукцессионного периода, лет;

P – полнота древостоя;

Коэффициент детерминации уравнения (4.13) показывает, что полнота древостоя и продолжительность сукцессионного периода вместе объясняют 67,5% варьирования годичного прироста запаса фитомассы ЖНП. Оба определяющих фактора достоверны на 5%-ном уровне ($t_{\text{факт.}} > t_{0,05}$). Вклад полноты в объяснении изменчивости фитомассы ЖНП несколько выше ($t = -4,52$), чем продолжительности сукцессионного периода ($t = 4,19$). Коэффициент со знаком минус у полноты, свидетельствует, что при одинаковой продолжительности восстановительного периода прирост запаса фитомассы ЖНП закономерно уменьшается с увеличением полноты. Этот факт не требует особых разъяснений и связан в основном со снижением освещенности под пологом древостоев при повышении полноты.

С использованием уравнения (4.13) составлена двухходовая таблица, показывающая изменение прироста абсолютной сухой фитомассы ЖНП в зависимости от двух факторов: полноты древостоев и продолжительности сукцессионного периода (табл. 4.10).

Таблица 4.10 – Годичная продукция абсолютно сухой фитомассы ЖНП в зависимости от полноты древостоя и продолжительности сукцессионного периода, т/га

Продолжительность сукцессии. лет	Полнота древостоя							
	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
10	0,619	0,552	0,484	0,416	0,349	0,281	0,213	0,146
20	0,655	0,588	0,520	0,452	0,385	0,317	0,249	0,182
30	0,691	0,624	0,556	0,488	0,421	0,353	0,285	0,218
40	0,727	0,660	0,592	0,524	0,457	0,389	0,321	0,254
50	0,763	0,696	0,628	0,560	0,493	0,425	0,357	0,290
60	0,799	0,732	0,664	0,596	0,529	0,461	0,393	0,326
70	0,835	0,768	0,700	0,632	0,565	0,497	0,429	0,362
80	0,871	0,804	0,736	0,668	0,601	0,533	0,465	0,398
90	0,907	0,840	0,772	0,704	0,637	0,569	0,501	0,434
100	0,943	0,876	0,808	0,740	0,673	0,605	0,537	0,470
110	0,979	0,912	0,844	0,776	0,709	0,641	0,573	0,506
120	1,015	0,948	0,880	0,812	0,745	0,677	0,609	0,542

Как видно из данных табл. 4.10. в исследуемых сосняках при полноте древостоев от 0,3 до 1,0 и продолжительности сукцессионного периода от 10 до 120 лет прирост фитомассы ЖНП может варьировать от 0,146 до 1,015 т/га. Этот показатель закономерно возрастает при одинаковых значениях полноты с увеличением продолжительности сукцессионного периода, а при одинаковой продолжительности сукцессионного периода – с уменьшением полноты. С биоэкологических позиций это вполне объяснимо. Доля годичной продукции фитомассы ЖНП в общей фитомассе данного компонента насаждения в зависимости от полноты древостоев и длительности восстановительной сукцессии варьирует от 8,7 до 19,5%. Она закономерно возрастает при одинако-

вой длительности восстановительной сукцессии с повышением полноты древостоев, а при одинаковой полноте – с уменьшением длительности восстановительного периода.

Выводы:

1. Недостаточность термоэнергетических ресурсов в районе, потенциально бедные по трофности почвы и частые лесные пожары в сосняках лишайниковых обуславливают формирование ЖНП с весьма ограниченным количеством видов. В исследуемых насаждениях обнаружено девять видов лишайников, два вида мха и три полукустарничков.

2. Количество видов ЖНП и их соотношения в конкретных насаждениях в значительной мере определяются стадией восстановительной сукцессии. Характер изменений обилия конкретных видов с увеличением продолжительности сукцессионного периода в целом не противоречит результатам специальных исследований, проведенных другими авторами. На ранних этапах сукцессии (при возрасте древостоев и давности последнего пожара до 40-50 лет) в большинстве насаждений доминантами ЖНП выступают лишайники *Cladonia gracilis* (L.), *Cladonia cornuta* (L.), *Cladonia crispata* (Ach.). С увеличением продолжительности сукцессионного периода (примерно до 80 лет) в составе ЖНП возрастает доля других лишайников: *Cladonia mitis*, *Cladonia uncialis* и *Cladonia arbuscula*. В насаждениях с большей продолжительностью сукцессионного периода ЖНП в основном образован лишайниками *Cladonia rangiferina*, *Cladonia arbuscula* и *Cladonia stellaris*, участие других лишайников в этот период значительно меньше.

3. Высота мохово-лишайникового покрова в исследуемых насаждениях характеризуется повышенной изменчивостью (среднее значение коэффициента вариации составляет 23,7%). Ее среднее значение изменяется в достаточно широком диапазоне (от 1,7 до 7,5 см) и зависит от таксационных пока-

зателей насаждений (возраста и полноты) и давности пожара. Устойчивые результаты при определении средней высоты мохово-лишайникового покрова обеспечивает случайная выборка из 23 измеренных высот.

4. Изменчивость фитомассы ЖНП несколько выше, чем высоты (среднее значение коэффициента вариации составляет 26,4%), но также соответствует повышенному уровню. Среднее значение свежесрезанной фитомассы на 1 м² изменяется от 324 до 2416 г. При оценке фитомассы для достижения 10-процентной точности с вероятностью 0,95 и 5-процентной точности с вероятностью 0,67 необходимо на исследуемой площади заложить не менее 28 учетных площадок.

5. В исследуемых сосняках наблюдается значительная неоднородность распределения массы ЖНП по площади при достаточно однородном распределении высоты мохово-лишайникового покрова. Это объясняется зависимостью массы ЖНП от большего числа факторов: видового состава, участия полукустарничков, плотности и влажности ЖНП.

6. Запасы фитомассы ЖНП в исследуемых сосняках колеблются в значительных пределах: от 3235 до 24156 кг/га в свежесрезанном состоянии и от 1958 до 8300 кг/га – в абсолютно сухом – от 1958 до 8300 кг/га. В формировании фитомассы ЖНП основную роль играют лишайники. Их доля в абсолютно сухом состоянии в среднем составляет 89,8%. Второе место по запасам занимают кустарнички (8,3%), третье – мхи (1,9%).

7. Высокая изменчивость запасов фитомассы ЖНП связана с таксационными характеристиками насаждения и давностью пожара. Значимая связь между запасом ЖНП и возрастом древостоев не обнаруживается. Наиболее существенными факторами, определяющими накопление фитомассы ЖНП являются полнота древостоев ($R^2 = 0,434$) и продолжительность сукцессионного периода ($R^2 = 0,353$). Эти показатели корректно включаются в уравнение множественной регрессии и вместе объясняют 69,2% варьирования запаса фитомассы ЖНП.

8. В исследуемых сосняках при полноте древостоев от 0,3 до 1,0 и продолжительности сукцессионного периода от 10 до 120 лет запас фитомассы ЖНП может варьировать от 0,746 до 11,636 т/га. Этот показатель закономерно возрастает при одинаковых значениях полноты с увеличением сукцессионного периода, а при одинаковой длительности сукцессионного периода – с уменьшением полноты.

9. Запасы фитомассы мохово-лишайникового покрова и ЖНП в целом очень тесно связаны со средней высотой мохово-лишайникового покрова ($R^2 = 0,920-0,951$). Это позволяет разработать нормативы, с помощью которых можно с использованием высоты мохово-лишайникового покрова корректно определить его запас, а также общий запас ЖНП как в свежесрезанном, так и абсолютно сухом состояниях.

10. Величина годичной продукции фитомассы ЖНП в значительной мере определяется двумя факторами: полнотой насаждений и продолжительностью сукцессионного периода. Они вместе объясняют 67,5% варьирования годичной продукции ЖНП. В исследуемых сосняках при полноте древостоев от 0,3 до 1,0 и продолжительности сукцессионного периода от 10 до 120 лет прирост фитомассы ЖНП может варьировать от 0,146 до 1,015 т/га. Этот показатель закономерно возрастает при одинаковых значениях полноты с увеличением продолжительности сукцессионного периода, а при одинаковом сукцессионном периоде – с уменьшением полноты.

11. Доля годичной продукции фитомассы ЖНП в общей фитомассе данного компонента насаждения в зависимости от полноты древостоев и длительности восстановительной сукцессии варьирует от 8,7 до 19,5%. Она закономерно возрастает при одинаковой длительности восстановительной сукцессии с повышением полноты древостоев, а при одинаковой полноте – с уменьшением длительности восстановительного периода.

5. ФИТОМАССА И ГОДИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПОДРОСТА

Растения лесовозобновления (всходы+подрост) в различных лесорастительных условиях и лесных насаждениях характеризуются разной фитомассой и годичной продукцией. Даже в одном и том же типе леса, и однородных условиях местопроизрастания масса подроста в зависимости от характеристик насаждений может различаться в десятки раз. Так, по данным Н.П. Гординой (1985) в модальных сосняках лишайниковых Нижнего Енисея этот показатель варьирует от 0,2 т/га в 30-летнем возрасте до 2,1 т/га – в 290-летних. Многие исследователи отмечают, что в конкретных лесорастительных условиях основными показателями древостоев, влияющими на рост, развитие и продуктивность подроста, являются их полнота (сомкнутость) и возраст (Поздняков и др., 1969; Мелехов, 1980; Белов, 1983; Прокудин, 1986; Луганский и др. 2010; Исаков, 2012; Чермных, 2013; Фетисова, 2013; Черных, 2016; Целитан, 2021; и др.). Безусловно, на характер лесовозобновления оказывают влияние периодически повторяющиеся лесные пожары. Отмечается, что послепожарное формирование подроста характеризуется зонально-географическими и экологическими особенностями (Фуряев и др., 2004). При воздействии огня сильной и даже средней интенсивности подрост предварительной генерации погибает почти полностью (Матвеев, 2006; Лыткина, 2010; Иванова и др., 2018). После воздействия огня слабой интенсивности часть подроста сохраняется, но остается в угнетенном состоянии. Как правило, после пожара лесовозобновление протекает успешно. Этому в первую очередь способствует сгорание лесной подстилки и ЖНП (Санников, 1992). Мощность ЖНП выступает существенным фактором, определяющим интенсивность возобновления леса. При слабом развитии он может способствовать этому процессу, а при большом – препятствовать ему, проявляя конкуренцию за свет, влагу и минеральное питание. Следует отметить, что при сильном разрастании мохово-лишайникового покрова семена древесных растений и даже появившиеся всходы могут зависеть

в его толстом слое и погибнуть.

Несмотря на значительное количество работ, посвященных естественному лесовозобновлению, данных о фитомассе и годичной продукции растений возобновления (всходов и подроста) в литературе мало. Между тем они, безусловно, вносят определенный вклад в общую фитомассу и годичную продукцию насаждения. Поэтому оценка суммарной фитомассы всходов и подроста, на наш взгляд, представляет и научный и практический интерес.

В этой связи методической предпосылкой при проведении данных исследований послужила оценка фитомассы и годичной продукции подроста в увязке с таксационными показателями древостоя, развитием ЖНП и давностью пожара. Экспериментальным материалом послужили данные 28 ПП. Из них на 22 ПП подрост изучался одновременно с ЖНП. На 6 ПП (ПП 23-28), заложенных на территории природно-заповедного парка «Сибирские Увалы», исследования подроста проводились без оценки фитомассы ЖНП.

5.1 Видовой состав и количественные характеристики подроста

При оценке успешности лесовозобновительных процессов большое значение имеет состав подроста. На всех ПП, за исключением ПП № 7, растения лесовозобновления (всходы и подрост) представлены исключительно сосной. На ПП № 7 на 20 учетных площадках были зарегистрированы 10 экземпляров ели, резко отличающихся по возрасту (более 20 лет) и размерам (высотой от 99 до 140 см) от соснового подроста. В этой связи на данной ПП подрост ели оценивался отдельно.

Фитомасса и годичная продукция растений лесовозобновления напрямую связаны с их количественными и размерными показателями. Поэтому необходимым этапом исследований запасов фитомассы подроста является оценка его численности и размеров. В табл. 5.1. представлена информация о количестве растений возобновления в разрезе возрастных групп.

Таблица 5.1 – Таксационная характеристика насаждений и количество растений лесовозобновления по ПП

№ ПП	Показатели насаждения		Показатели ЖНП		Количество растений лесовозобновления (шт./га) при возрасте, лет			
	возраст, лет	полнота	высота, см	масса, кг	до 2	3-5	6 и более	всего
1	36	0,57	4,9	15200	23000	14000	13000	50000
2	40	0,66	4,2	11960	2000	7000	1000	10000
3	120	0,78	3,3	8840	1000	1500	1500	4000
4	127	0,82	2,3	6920	500	1500	1500	3500
5	61	0,37	7,5	22640	24000	20500	10500	55000
6	49	0,62	3,4	9070	3000	7500	500	11000
7	33	0,63	3,9	14545	500	8500	6000	15000
8	51	0,57	3,7	9307	1000	2500	1000	4500
9	123	0,55	4,7	12203	2000	7000	-	9000
10	50	0,55	3,5	9120	1000	2000	2000	5000
11	49	0,93	6,0	17290	1500	1500	2000	5000
12	131	0,54	7,1	24156	24000	4000	10500	38500
13	78	0,60	2,1	5486	37000	19000	2000	58000
14	132	0,79	1,7	3235	55000	15500	-	70500
15	26	0,78	2,8	8378	11000	7500	1000	19500
16	75	0,72	2,9	8072	20500	3500	500	24500
17	52	0,86	3,4	9596	17000	1000	-	18000
18	137	0,77	5,3	14123	19000	7000	3000	29000
19	27	0,58	4,6	13040	12000	10000	8000	30000
20	51	0,67	4,1	12837	23000	-	500	23500
21	92	0,92	1,8	4400	7500	5000	4500	17000
22	108	0,40	7,4	20360	23500	17000	7000	47500
23	60	0,75	9,0	-	500	2500	2000	5000
24	118	0,65	3,1		5000	5500	4500	15000
25	110	0,35	4,9		48000	20500	9000	77500
26	95	0,45	5,0		25000	18500	7500	51000
27	120	0,40	4,1		32000	20000	8000	60000
28	135	0,70	8,9		12000	6000	2000	20000

Анализ ее данных позволяет отметить следующее. Количество растений по ПП варьирует в очень широких пределах: от 3,5 до 77,5 тыс. экз./ га. Это связано, как отмечалось выше, с влиянием большого числа факторов на возобновление леса под пологом древостоев. Наибольшим количеством растений характеризуются всходы (возрастом 1-2 года). Их доля в общем количестве растений по всем ПП составляет 55,6%. Растений во второй возрастной группе (от 3 до 5 лет включительно) значительно меньше (30,4%). По ранее применяемой терминологии эти растения относились к самосеву. Растений третьей возрастной группы (от 6 лет и более) еще меньше. Их удельный вес в общем количестве растений в среднем составляет всего 14,0%. Доля подроста старше 6 лет по ПП варьирует в пределах от 0 до 42,9%. В целом, анализ возрастной структуры лесовозобновления свидетельствует, что в исследуемых сосняках наблюдается значительный отпад растений лесовозобновления из-за неблагоприятных факторов. Основными лимитирующими факторами лесовозобновительного процесса в сосняках лишайниковых являются бедность и сухость почв (Чермных, 2013) и обусловленная ими корневая конкуренция с древостоем и ЖНП.

С указанными факторами, безусловно, связаны предельный возраст и размерные характеристики растений лесовозобновления. В табл. 5.2 в разрезе ПП представлены данные о пределах изменения возраста и линейных показателей растений лесовозобновления. Выявляется, что на 17 ПП из 28 возраст подроста не превышает 10 лет. Причем предельные значения возраста подроста практически не зависят от возраста древостоев и давности последнего пожара. Например, на ПП № 3 возраст древостоя составляет 120 лет, продолжительность беспожарного периода – 75 лет, а максимальный возраст подроста – всего 8 лет. На ПП № 22 в 108-летнем сосняке предельный возраст подроста равняется 10 годам. На ПП № 17 максимальный возраст растений лесовозоб-

новления составляет всего 4 года. На 11 ПП встречается подрост более высокого возраста, но в очень малом количестве. Подавляющее количество растений на них также имеет возраст до 10 лет.

Таблица 5.2 – Возраст и линейные размеры растений лесовозобновления по ПП

№ ПП	Значения показателей растений возобновления					
	возраст, лет		диаметр, мм		высота, см	
	мини-мальное	макси-мальное	мини-мальное	макси-мальное	мини-мальное	максимальное
1	1	12	< 0,5	3,8	0,8	16,5
2	1	11	< 0,5	3,6	0,9	15,0
3	2	8	< 0,5	2,0	3,1	11,1
4	1	9	< 0,5	2,1	0,9	12,5
5	1	12	< 0,5	2,2	0,8	14,0
6	1	9	< 0,5	2,8	1,2	11,2
7	2	9	1,2	3,4	3,9	13,2
8	2	8	0,5	2,0	3,8	13,0
9	2	4	< 0,5	0,9	3,6	7,0
10	1	10	< 0,5	1,6	0,9	9,5
11	1	13	< 0,5	2,9	1,8	8,8
12	1	13	< 0,5	3,0	1,2	12,7
13	1	14	< 0,5	2,1	0,9	10,2
14	1	5	< 0,5	1,0	0,9	5,0
15	1	7	< 0,5	1,2	1,7	5,3
16	1	10	< 0,5	3,1	1,3	11,6
17	1	4	< 0,5	0,8	1,0	3,7
18	1	15	< 0,5	3,8	0,7	15,5
19	1	10	< 0,5	3,0	1,1	12,0
20	1	6	< 0,5	3,5	1,0	5,9
21	1	11	< 0,5	2,9	1,2	14,0
22	1	10	< 0,5	3,0	1,1	12,0
23	2	11	< 0,5	2,1	3,0	12,1
24	1	10	< 0,5	3,0	1,0	10,2
25	1	11	< 0,5	5,2	0,9	20,0
26	1	10	< 0,5	3,4	0,8	15,7
27	1	9	< 0,5	4,5	0,9	19,8
28	1	10	< 0,5	3,0	1,2	13,4

Темпы роста подроста по диаметру и высоте в лишайниковых сосняках очень низкие. На всех пробных площадях подрост по высоте относится к категории «мелкий». Максимальная его высота в исследуемых сосняках составляет всего 35,9 см (ПП № 20), что значительно меньше 0,51 см (нижнего значения высоты среднего подроста). Результаты анализа экспериментального материала свидетельствуют, что на ПП подрост высотой более 20 см встречается в очень малом количестве. Следует отметить, что в пределах ПП изменчивость высоты растений лесовозобновления достаточно высокая. В большинстве случаев максимальные значения высоты более чем в 10 раз превышают минимальные. В первую очередь это связано с тем, что в табл. 5.2 приведены общие данные по всем растениям лесовозобновления без подразделения их на всходы и подрост.

Максимальные значения диаметра подроста по ПП изменяются от 0,8 мм (ПП № 17) до 5,2 (ПП № 25). Минимальные значения диаметра всходов на большинстве ПП составляют меньше 0,5 мм.

В целом, представленные в табл. 5.2 материалы свидетельствуют, что сосняки лишайниковые в районе исследований представлены мелким подростом, характеризующимся очень слабым приростом по диаметру и высоте, указывающим на его высокую угнетенность. Причем, такое положение наблюдается на всех исследуемых объектах. Это позволяет сделать заключение, что угнетенность подроста является характерной чертой лишайниковых сосняков. Это обстоятельство, безусловно, является существенным фактором, определяющим фитомассу и годовую продукцию растений лесовозобновления.

Важным фактором, определяющим количественные и качественные характеристики подроста, степень его дифференциации по размерам и успешность лесовозобновления в целом является характер распределения растений по площади. Как отмечалось выше, пространственная структура является корректным адаптивным признаком растительных сообществ к условиям природной среды, является важным показателем их состояния, жизнеспособности и

продуктивности. Поэтому нами с применением математико-статистических методов изучены дифференциация подроста по таксационным признакам и особенности его пространственного распределения.

5.2. Дифференциация и пространственное распределение подроста

Определение на учетных площадках количественных и качественных характеристик у всех растений лесовозобновления позволяет корректно применить статистические методы для объективной оценки их дифференциации. Следует отметить, что такой подход при изучении естественного возобновления леса применяется крайне редко. Как правило, характеристики подроста определяются по данным, полученным на модельных растениях.

Ниже представлены результаты математико-статистической обработки рядов распределения возраста всех растений (всходов и подроста) лесовозобновления (табл. 5.3) и отдельно подроста (табл. 5.4).

На основе анализа приведенных в табл. 5.3 и 5.4 данных, можно отметить, что выборочная совокупность (объем экспериментального материала) обеспечивает достаточно устойчивые результаты. Точность исследований при оценке возрастной структуры всех растений возобновления заметно ниже, чем при изучении этого показателя отдельно для подроста. По отдельным ПП ошибка среднего значения по всей совокупности растений изменяется от 4,3 до 21,1%. На 14 ПП этот показатель варьирует в пределах от 4,3 до 10%, на 7 – от 10,1 до 15% и на 7 – превышают 15,1%.

Точность исследований возрастной структуры подроста (без всходов) колеблется от 2,3 до 21,1%. На 16 ПП этот показатель изменяется в пределах от 2,3 до 10%, на 7 – от 10,1 до 15% и на 4 – превышает 15,1%. На ПП № 20 объем экспериментального материала после исключения всходов оказался не

Таблица. 5.3 – Статистические параметры распределения возраста растений лесовозобновления на ПП

№ ПП	Миним. значение, см	Максим. значение, см	Среднее значение, см	Ошибка среднего, см	Дисперсия, см ²	Коэффициент вариации, %	Точность опыта, %
1	1	12	3,6	0,27	7,31	74,7	7,5
2	1	11	4,2	0,56	6,24	60,2	13,5
3	2	8	4,3	0,67	3,64	44,9	15,9
4	1	9	4,7	0,99	6,90	55,7	21,1
5	1	12	3,7	0,26	7,17	71,9	6,9
6	1	9	3,5	0,35	2,74	47,3	10,1
7	2	9	5,0	0,31	2,86	34,1	6,2
8	2	8	4,2	0,70	4,44	49,9	16,6
9	2	4	2,8	0,12	0,26	18,2	4,3
10	1	10	4,8	0,83	6,84	54,5	17,2
11	1	13	6,3	1,17	13,79	58,9	18,6
12	1	13	3,5	0,38	11,41	97,4	11,1
13	1	14	2,9	0,26	7,59	95,1	8,8
14	1	5	1,7	0,09	1,06	62,6	5,3
15	1	7	2,5	0,26	2,73	66,4	10,6
16	1	10	1,8	0,21	2,14	79,6	11,4
17	1	4	1,3	0,11	0,46	50,7	8,5
18	1	15	3,2	0,50	14,59	141,0	15,9
19	1	10	4,1	0,36	7,60	67,5	8,7
20	1	6	1,2	0,11	0,61	64,2	9,4
21	1	11	4,0	0,49	8,00	70,7	12,1
22	1	10	3,4	0,25	6,14	72,9	7,5
23	2	11	6,5	1,00	10,06	48,8	15,4
24	1	10	4,6	0,55	9,01	65,2	11,9
25	1	11	3,2	0,21	6,59	81,6	6,6
26	1	10	3,5	0,25	6,45	72,4	7,2
27	1	9	3,4	0,21	5,40	68,8	6,3
28	1	10	3,1	0,37	5,51	76,3	12,1

Таблица. 5.4 – Статистические параметры распределения возраста подростка на ПП

№ ПП	Миним. значение, год	Максим. значение, год	Среднее значение, год	Ошибка среднего, год	Дисперсия, год ²	Коэффициент вариации, %	Точность опыта, %
1	3	12	5,4	0,34	6,21	45,9	6,3
2	3	11	4,8	0,59	5,50	48,7	12,2
3	4	8	5,0	0,63	2,40	31,0	12,7
4	3	9	5,3	0,92	5,07	42,2	17,2
5	3	12	5,4	0,31	5,82	44,4	5,6
6	3	9	4,1	0,38	2,25	36,4	9,1
7	3	9	5,1	0,30	2,64	32,0	6,0
8	3	8	4,9	0,74	3,81	40,2	15,2
9	3	4	3,1	0,07	0,07	8,7	2,3
10	4	10	5,6	0,78	4,84	39,1	13,8
11	6	13	8,3	0,87	5,24	27,6	10,4
12	3	13	7,2	0,52	7,90	38,8	7,2
13	3	14	6,0	0,38	6,05	41,3	6,4
14	3	5	3,4	0,10	0,32	16,5	3,0
15	3	7	4,1	0,30	1,56	30,8	7,5
16	3	10	4,1	0,88	6,13	60,0	21,1
17	3	4	3,5	0,50	0,50	20,2	14,3
18	3	15	7,0	1,15	26,47	74,0	16,6
19	3	10	5,7	0,41	5,99	43,0	7,2
20	-	-	-	-	-	-	-
21	3	11	5,9	0,56	5,88	41,1	9,4
22	3	10	5,3	0,32	4,80	41,6	6,0
23	4	11	7,0	0,97	8,50	41,7	13,9
24	3	10	6,1	0,57	6,52	41,9	9,4
25	3	11	5,6	0,35	7,03	47,1	6,1
26	3	10	5,4	0,33	5,52	44,0	6,1
27	3	9	5,3	0,27	4,05	37,7	5,0
28	3	10	5,3	0,59	5,53	44,8	11,2

достаточным для корректного статистического анализа. Поэтому данные по этой ПП в табл. 5.4 отсутствуют. Средний возраст всех растений лесовозоб-

новления на исследуемых ПП изменяется в диапазоне от 1,2 до 6,5 лет, а отдельно подроста – от 3,1 до 8,3 лет. Во всех случаях значения этого показателя достоверны на 5%-ном уровне ($t_{\text{факт.}} > t_{0,05}$).

В табл. 5.3 и 5.4 в разрезе ПП представлены также минимальные и максимальные значения возраста. Эти показатели, как и средний возраст растений, существенно отличаются по ПП. Данное обстоятельство объясняется высокой зависимостью процессов лесовозобновления от таксационных показателей насаждений (возраста, класса бонитета и полноты).

Возраст растений лесовозобновления характеризуется высокой изменчивостью. Коэффициент вариации этого показателя также заметно различается по ПП. Его значения по всем растениям изменяются в диапазоне от 18,2 (ПП № 9) до 141,0% (ПП № 18). Изменчивость возраста подроста заметно ниже, что вполне объяснимо. В этом случае коэффициент вариации колеблется в интервале от 8,7 (ПП № 9) до 74,0% (ПП № 18).

При сопоставлении значений коэффициента вариации с данными шкалы уровней изменчивости количественных признаков растений С.А. Мамаева (1970) получены следующие результаты:

по всем растениям лесовозобновления изменчивость возраста на одной ПП соответствует среднему уровню (от 13 до 20%), еще на одной - высокому (от 31 до 40%), а на остальных 26 ПП – очень высокому (более 40%);

по подросту изменчивость возраста на одной ПП соответствует низкому уровню (от 8 до 12%), на двух - среднему, на одной - повышенному (от 21 до 30%), на 7 – высокому (от 31 до 40%) и 16 - очень высокому.

По всем ПП среднее значение коэффициента вариации возраста по всем растениям оказалось равным 66,1% (после исключения ПП № 18, резко отличающейся по данному показателю от остальных – 63,4%), а по подросту – 39,3%.

Представленные материалы свидетельствуют о существенной дифференциации растений возобновления по возрасту. Этот результат не противоречит имеющимся в специальной литературе данным. Так, по сведениям Д.П. Столярова и В.Г. Кузнецовой (1978) в ельниках коэффициент вариации возраста мелкого подроста составляет 25-58%, а крупномерного – 5-37%.

Результаты данных исследований позволяют установить с определенной степенью достоверности минимальное число измерений для определения среднего возраста растений при заданной точности. Для подроста расчеты с использованием уравнения (4.1) показали, что для достижения 10-процентной точности с вероятностью 0,95 и 5-процентной точности с вероятностью 0,67 необходимо на ПП измерить возраст не менее чем у 62 случайно отобранных растений. 10-процентная точность с вероятностью 0,67 обеспечивается уже при 16 измерениях.

Результаты математико-статистической обработки рядов распределения высоты растений лесовозобновления представлены в табл. 5.5 и 5.6).

Анализ статистических параметров, приведенных в табл. 5.5 и 5.6, позволяет констатировать их достаточно высокую сопряженность с соответствующими статистиками рядов распределения возраста растений (табл. 5.3 и 5.4). Этот факт вполне логичен и объясняется тесной зависимостью размеров растений на учетных площадках от их возраста. Тем не менее следует отметить, что при одинаковом объеме экспериментального материала высотная структура растений лесовозобновления оценивается точнее, чем возрастная. Причем, точность исследований при оценке высотной структуры всех растений возобновления и отдельно подроста находится примерно на одном уровне. По отдельным ПП ошибка среднего значения по всей совокупности растений изменяется от 4,0 до 20,4%. На 17 ПП этот показатель варьирует в пределах от 4, до 10%, на 9 – от 10,1 до 15% и на 2 – превышают 15,1%. Ошибка среднего

значения высоты подроста колеблется от 4,1 до 24,2%. На 18 ПП этот показатель изменяется в пределах от 4,1 до 10%, на 7 – от 10,1 до 15% и на 2 – превышает 15,1%.

Таблица. 5.5. – Статистические параметры распределения высоты растений лесовозобновления на ПП

№ ПП	Миним. значение, см	Максим. значение, см	Среднее значение, см	Ошибка среднего, см	Дисперсия, см ²	Коэффициент вариации, %	Точность опыта, %
1	0,8	16,5	4,85	0,34	11,31	69,3	6,9
2	0,9	15,0	5,47	0,71	10,22	58,5	13,1
3	3,1	11,1	6,20	0,9	6,55	41,3	14,6
4	0,9	12,5	6,67	1,36	13,02	54,1	20,4
5	0,8	14,0	5,00	0,30	10,05	64,1	6,1
6	1,2	11,2	4,57	0,57	7,25	58,9	12,6
7	3,9	13,2	8,22	0,38	4,27	25,2	4,6
8	3,8	13,0	7,03	1,19	12,85	51,0	17,0
9	3,6	7,0	4,52	0,21	0,83	20,1	4,7
10	0,9	9,5	6,14	0,82	6,66	42,0	13,3
11	1,8	8,8	4,79	0,68	4,62	44,9	14,2
12	1,2	12,7	3,49	0,26	5,05	64,4	7,3
13	0,9	10,2	2,46	0,12	1,77	54,0	5,0
14	0,9	5,0	1,97	0,08	0,86	46,9	4,0
15	1,7	5,3	2,85	0,14	0,76	30,5	4,9
16	1,3	11,6	2,44	0,22	2,47	64,5	9,2
17	1,0	3,7	2,02	0,10	0,39	30,8	5,1
18	0,7	15,5	4,13	0,45	11,73	82,9	10,9
19	1,1	12,0	5,32	0,39	9,33	57,4	7,4
20	1,0	5,9	2,18	0,11	0,53	35,5	4,9
21	1,2	14,0	5,29	0,57	11,06	62,9	10,8
22	1,1	12,0	4,63	0,31	9,3	65,9	6,8
23	3,0	12,1	8,18	0,97	9,33	37,3	11,8
24	1,0	10,2	5,67	0,54	8,64	51,8	9,5
25	0,9	20,0	4,64	0,34	17,76	90,8	7,3
26	0,8	15,7	4,93	0,36	13,47	74,4	7,4
27	0,9	19,8	4,96	0,36	15,95	80,5	7,4
28	1,2	13,4	4,53	0,53	11,35	74,4	11,8

Таблица. 5.6 – Статистические параметры распределения высоты подроста на ПП

№ ПП	Миним. значение, см	Максим. значение, см	Среднее значение, см	Ошибка среднего, см	Дисперсия, см ²	Коэффициент вариации, %	Точность опыта, %
1	3,4	16,5	7,19	0,40	8,73	41,1	5,6
2	3,8	15,0	6,35	0,74	8,66	46,3	11,6
3	5,7	11,1	7,23	0,82	4,05	27,8	11,4
4	4,7	12,5	7,63	1,14	7,85	36,7	15,0
5	3,4	14,0	7,13	0,33	6,66	36,2	4,6
6	2,7	11,2	5,59	0,60	5,69	42,7	10,7
7	3,9	13,2	8,23	0,39	4,42	25,6	4,8
8	3,8	13,0	7,77	1,43	14,23	48,5	18,4
9	3,6	7,0	4,69	0,26	0,93	20,6	5,5
10	5,7	9,5	7,19	0,50	1,97	19,5	6,9
11	4,1	8,8	5,79	0,65	2,94	29,7	11,2
12	1,5	12,7	5,11	0,55	8,72	57,8	10,7
13	1,1	10,2	3,51	0,26	2,73	47,0	7,3
14	2,1	5,0	3,31	0,14	0,58	23,0	4,1
15	2,4	5,3	3,62	0,18	0,52	20,0	4,8
16	2,1	11,6	4,50	1,09	9,46	68,4	24,2
17	3,1	3,7	3,40	0,30	0,18	12,5	8,8
18	3,4	15,5	7,30	0,96	18,44	58,8	13,2
19	3,3	12,0	7,16	0,44	6,83	36,5	6,1
20	-	-	-	-	-	-	-
21	3,4	14,0	7,64	0,59	6,72	33,9	7,8
22	3,4	12,0	7,04	0,36	6,23	35,4	5,1
23	5,7	12,1	8,76	0,87	6,77	29,7	9,9
24	3,8	10,2	7,29	0,49	4,75	29,9	6,7
25	3,5	20,0	8,46	0,62	22,38	55,9	7,3
26	3,8	15,7	7,49	0,49	12,56	47,3	6,6
27	3,8	19,8	7,97	0,55	16,63	51,2	6,8
28	4,2	13,4	7,46	0,90	12,96	48,3	12,1

Средняя высота всех растений лесовозобновления на исследуемых ПП изменяется в диапазоне от 1,97 (ПП № 14) до 8,22 см (ПП № 7), а отдельно подроста – от 3,31 (ПП № 14) до 8,76 см (ПП № 23). Во всех случаях значения этого показателя достоверны на 5%-ном уровне ($t_{\text{факт.}} > t_{0,05}$). Минимальные и

максимальные значения высоты, как и средняя высота растений, существенно отличаются по ПП. В первую очередь это связано различиями ПП по возрастной структуре подроста.

Изменчивость высоты растений лесовозобновления также высокая и существенно различается по ПП. Значения коэффициента вариации этого показателя по всем растениям изменяются в диапазоне от 20,1 (ПП № 9) до 90,8% (ПП № 25). Изменчивость высоты подроста заметно ниже. В случае с подростом коэффициент вариации колеблется в интервале от 12,5 (ПП № 17) до 68,4% (ПП № 16). На основе сопоставления значений коэффициента вариации с данными шкалы уровней изменчивости количественных признаков растений С.А. Мамаева (1970) установлено:

по всем растениям лесовозобновления изменчивость высоты на одной ПП соответствует среднему уровню (от 13 до 20%), на одной – повышенному (от 21 до 30%), на четырех - высокому (от 31 до 40%), а на остальных 22 ПП – очень высокому (более 40%);

по подросту изменчивость высоты на трех ПП соответствует среднему уровню, на семи – повышенному, на 5 – высокому и на 12 – очень высокому. По всем ПП среднее значение коэффициента вариации высоты по всем растениям оказалось равным 54,8%, а по подросту – 38,1%.

При таком уровне изменчивости при определении средней высоты подроста для достижения 10-процентной точности с вероятностью 0,95 и 5-процентной точности с вероятностью 0,67 необходимо на ПП измерить высоты не менее чем у 58 случайно отобранных растений. 10-процентная точность с вероятностью 0,67 обеспечивается при 15 измерениях.

Результаты оценки характера распределений всех растений лесовозобновления и отдельно подроста, полученные с расчетом индекса Одума, представлены в табл. 5.7.

В этих распределениях во всех случаях дисперсия оказалась больше средней и индекс Одума определен по формуле (3.1).

Таблица 5.7 – Оценка характера распределения всех растений
лесовозобновления и подроста на ПП

№ ПП	Все растения лесовозобновления			Подрост		
	индекс Одума	F-критерий Фишера-Снедекора	тип распределения	индекс Одума	F-критерий Фишера-Снедекора	тип распределения
1	4,07	2,17	контагиозный	4,11	2,17	контагиозный
2	2,11	2,17	случайный	2,08	2,17	случайный
3	2,27	2,17	контагиозный	-	-	-
4	2,32	2,17	контагиозный	-	-	-
5	3,01	2,17	контагиозный	3,81	2,17	контагиозный
6	2,57	2,17	контагиозный	2,57	2,17	контагиозный
7	3,84	2,17	контагиозный	1,66	2,17	случайный
8	1,51	2,17	случайный	-	-	-
9	3,50	2,17	контагиозный	1,60	2,17	случайный
10	3,82	2,17	контагиозный	3,62	2,17	контагиозный
11	3,11	3,18	случайный	2,56	3,18	случайный
12	2,99	2,17	контагиозный	7,92	2,17	контагиозный
13	3,41	2,17	контагиозный	4,02	2,17	контагиозный
14	3,02	2,17	контагиозный	2,41	2,17	контагиозный
15	1,43	2,17	случайный	2,65	2,17	контагиозный
16	2,77	2,17	контагиозный	-	-	-
17	2,32	2,17	контагиозный	-	-	-
18	2,06	2,17	случайный	1,11	2,17	случайный
19	2,24	2,17	контагиозный	3,05	2,17	контагиозный
20	1,31	2,17	случайный	-	-	-
21	1,38	2,17	случайный	1,21	2,17	случайный
22	3,23	2,17	контагиозный	3,50	2,17	контагиозный
23	1,58	2,17	случайный	-	-	-
24	2,28	2,17	контагиозный	2,04	2,17	случайный
25	2,57	2,17	контагиозный	3,37	2,17	контагиозный
26	3,93	2,17	контагиозный	4,11	2,17	контагиозный
27	3,56	2,17	контагиозный	3,95	2,17	контагиозный
28	3,84	2,17	контагиозный	4,07	2,17	контагиозный

Приведенные в табл. 5.7 материалы свидетельствуют, что распределение по территории всех растений лесовозобновления (всходы+подрост), а также подроста на большинстве ПП носит контагиозный (групповой) характер. Неравномерность распределения количества всех растений по площади статистически доказывается на двадцати ПП из двадцати восьми (71,4%), а подроста – на четырнадцати из двадцати одной (66,7%).

Таким образом, проявляется тенденция повышения равномерности размещения растений с повышением их возраста. Можно предположить, что это происходит из-за выпадения отставших в росте экземпляров, которые наиболее интенсивно накапливаются в местах сгущения растений. О значительном сокращении количества растений при повышении их возраста свидетельствуют данные табл. 5.1.

В специальной литературе отмечается, что под пологом естественных древостоев, не подвергавшихся пожарам и хозяйственным мероприятиям, как правило, возобновление происходит неравномерно, группами, носит куртинный характер (Мелехов, 1980; Луганский и др., 2010; Лыткина, 2010; Трофимова, 2015; и др.). Начальные этапы возобновления в исследуемых сосняках характеризуются достаточно большой долей случайного распределения растений по территории (более 30%). Видимо, это связано достаточно однородными условиями (характеристики древостоя ЖНП, отсутствие подлеска, режимы аэрации, света, тепла, влаги и др.) для прорастания семян, роста всходов и подроста в лишайниковом типе леса. И.С. Мелехов (1980) указывает, что на повышение равномерности возобновления оказывают также периодически повторяющиеся низовые пожары. Как отмечалось выше, формирование растительного покрова сосняков лишайниковых в районе исследований происходит под их действием.

Характер пространственного распределения растений лесовозобновления в исследуемых сосняках является важным фактором, влияющим на их рост

и развитие и должен служить основой при обосновании и совершенствовании методик изучения и оценки данного компонента насаждений.

5.3. Запасы фитомассы подроста

В отечественной и зарубежной литературе накоплен значительный объем данных о густоте, видовом составе и состоянии подроста в различных экосистемах. Эти данные получены в основном для оценки успешности лесовозобновления под пологом леса, на вырубках и гарях. Между тем подрост играет определенную роль и в общем продукционном процессе насаждений, депонировании углерода, формировании комплекса лесных горючих материалов. Эта роль подроста объективно может быть оценена только при исследовании формирования его фитомассы.

В настоящих исследованиях фитомасса и годовая продукция растений возобновления оценивались с разделением на две фракции: скелетная часть и хвоя. В скелетную часть включены ствол и неохвоенные побеги (веточки). Такой подход обусловлен тем, что коэффициенты для перевода растительной массы в углерод для древесных и зеленых частей не одинаковы. Как правило, этот коэффициент для древесных частей в среднем принимается равным 0,5, а для листьев (хвои) – 0,45.

Запасы надземной фитомассы растений лесовозобновления (всходов и подроста) в исследуемых сосняках в свежесрезанном и абсолютно сухом состояниях на 1 га, рассчитанные по данным учетных площадок, приведены в табл. 5.8. Анализ представленных в этой таблице материалов показывает, что общая надземная фитомасса всходов и подроста в исследуемых сосняках колеблется в значительных пределах. По отдельным ПП этот показатель в свежесрезанном состоянии варьирует от 2,5 до 85,15 кг/га, а в абсолютно сухом – от 1,0 до 39,17 кг/га. Сравнение данных табл. 5.3 с данными табл. 4.5 и 4.6 свидетельствует, что запасы фитомассы растений лесовозобновления существенно (на два порядка) меньше запасов ЖНП. О значительно большей массе

Таблица 5.8 – Запасы надземной фитомассы растений лесовозобновления
(всходов и подроста) в исследуемых сосняках

№ ПП	Показатели древостоя		Фитомасса, кг/га				Давность пожара, лет
	возраст, лет	полнота, 0,01	всего свеже- срезанная	абсолютно сухая			
				всего	том числе		
			скелетная часть		хвоя		
1	36	0,57	46,42	23,05	14,05	9,00	-
2	40	0,66	22,50	11,55	7,22	4,33	-
3	120	0,78	16,10	8,05	4,91	3,14	75
4	127	0,82	20,65	11,10	7,34	3,76	82
5	61	0,37	60,05	28,82	17,15	11,67	-
6	49	0,62	17,00	8,50	5,05	3,45	12
7	33	0,63	71,50	31,5	19,53	11,97	-
8	51	0,57	6,00	3,50	1,95	1,55	25
9	123	0,55	3,00	1,50	0,97	0,53	30
10	50	0,55	27,20	14,00	8,96	5,04	25
11	49	0,93	19,10	10,05	6,83	3,22	-
12	131	0,54	55,00	26,30	17,10	9,20	74
13	78	0,60	15,50	6,75	3,50	3,25	25
14	132	0,79	10,07	4,05	2,03	2,02	25
15	26	0,78	5,50	2,50	1,45	1,05	-
16	75	0,72	10,50	4,50	2,50	2,00	54
17	52	0,86	2,50	1,00	0,50	0,50	47
18	137	0,77	34,50	17,50	10,98	6,52	82
19	27	0,58	39,60	20,00	12,39	7,61	-
20	51	0,67	25,50	13,50	6,07	7,43	-
21	92	0,92	20,04	10,42	6,67	3,75	15
22	108	0,40	58,95	27,70	16,48	11,22	-
23	60	0,75	12,54	7,27	5,20	2,07	-
24	118	0,65	40,10	21,45	13,94	7,51	35
25	130	0,35	85,15	39,17	22,52	16,65	-
26	95	0,45	65,00	31,85	18,95	12,90	-
27	120	0,40	75,10	37,55	22,72	14,83	-
28	135	0,70	24,97	10,61	6,41	4,20	40

ЖНП по сравнению с массой подроста в лишайниковых сосняках отмечает также Н.П. Гордина (1985). Однако, по данным этого исследователя различия

между данными показателями выражены в меньшей степени, чем у нас. По материалам Н.П. Гординой максимальная разница между фитомассой ЖНП и фитомассой подроста наблюдается в 70-летних древостоях, в которых значение первого показателя в 26 раз больше, чем второго. В целом, можно сделать предположение, что существенное превышение фитомассы ЖНП над фитомассой подроста в сосняках лишайниковых является их еще одной характерной особенностью.

Следует отметить, что исследования Н.П. Гординой проведены в средней тайге, где условия для роста и развития подроста более благоприятны, чем в наших северотаежных сосняках. Поэтому фитомасса подроста по данным этого автора характеризуется более высокими значениями, чем в исследуемых насаждениях.

Доля фитомассы хвои в общей надземной фитомассе растений лесовозобновления варьирует по ПП в диапазоне от 28,5 до 55,0%. Она закономерно уменьшается с увеличением возраста растений. Так, наибольшее значение этого показателя наблюдается на ПП № 20 с минимальным возрастом растений (1,2 года), а наименьшее – на ПП № 23 с максимальным возрастом (6,5 лет).

В соответствии с методической установкой для объяснения высокой изменчивости запасов надземной фитомассы всходов и подроста по ПП, были проведены исследования зависимости данного показателя от характеристик древостоя, ЖНП и продолжительности беспожарного развития насаждений. Они выполнены, как и в случае с ЖНП, без группировки экспериментальных материалов по классам бонитета, так как связь между фитомассой растений возобновления и классом бонитета не обнаруживается. Показатели связей, заслуживающих анализа, представлены в табл. 5.9.

Таблица 5.9 – Коэффициенты детерминации связей фитомассы растений возобновления с характеристиками насаждений и ЖНП

Показатели	Единица измерения показателя	Диапазон изменения показателя	Коэффициент детерминации
Полнота древостоя	0,01	0,37 – 0,92	0,644
Продолжительность беспожарного периода	год	12 – 137	0,486
Высота ЖНП	см	1,7 – 9,1	0,450
Фитомасса ЖНП	т/га	3,235 – 24,156	0,561

Они свидетельствуют, что на надземную фитомассу растений лесовозобновления наибольшее влияние оказывает относительная полнота древостоев, с которой тесно связана сомкнутость полога, а, следовательно, и режим освещенности под пологом. Связь между фитомассой растений и полнотой тесная (индекс корреляции или теоретическое корреляционное отношение составляет 0,802), а по направленности – обратная. С увеличением полноты запасы фитомассы устойчиво снижаются. Прямая, средней тесноты связь обнаруживаются между надземной фитомассой подроста и всходов и продолжительностью беспожарного периода. С увеличением беспожарного периода фитомасса растений лесовозобновления закономерно возрастает.

Некоторые исследователи (Фетисова, 2013) отмечают наличие достоверной связи между густотой подроста и средней высотой древостоев. В исследуемых сосняках устойчивой зависимости развития подроста от данного показателя нами не обнаружено. Устойчивая связь не обнаруживается и между фитомассой растений возобновления и возрастом древостоев. Видимо, это связано с коротким периодом жизни подроста под пологом лишайниковых сосняков (табл. 5.2.).

В исследуемых сосняках на фитомассу подроста определенное влияние оказывает развитие ЖНП. Связь общей фитомассы всходов и подроста с высотой ЖНП средней тесноты и носит криволинейный характер. Более тесно фитомасса растений возобновления связана с фитомассой ЖНП.

В связи с вышеизложенным, представляется целесообразным более подробно рассмотреть связи общей надземной фитомассы растений лесовозобновления с наиболее значимыми и информативными факторами. На рис. 5.1 показана зависимость этого показателя от относительной полноты древостоев по данным 26 ПП. При подборе линии регрессии 2 ПП были отсеяны, так как их данные не совсем вписывались в общий тренд.

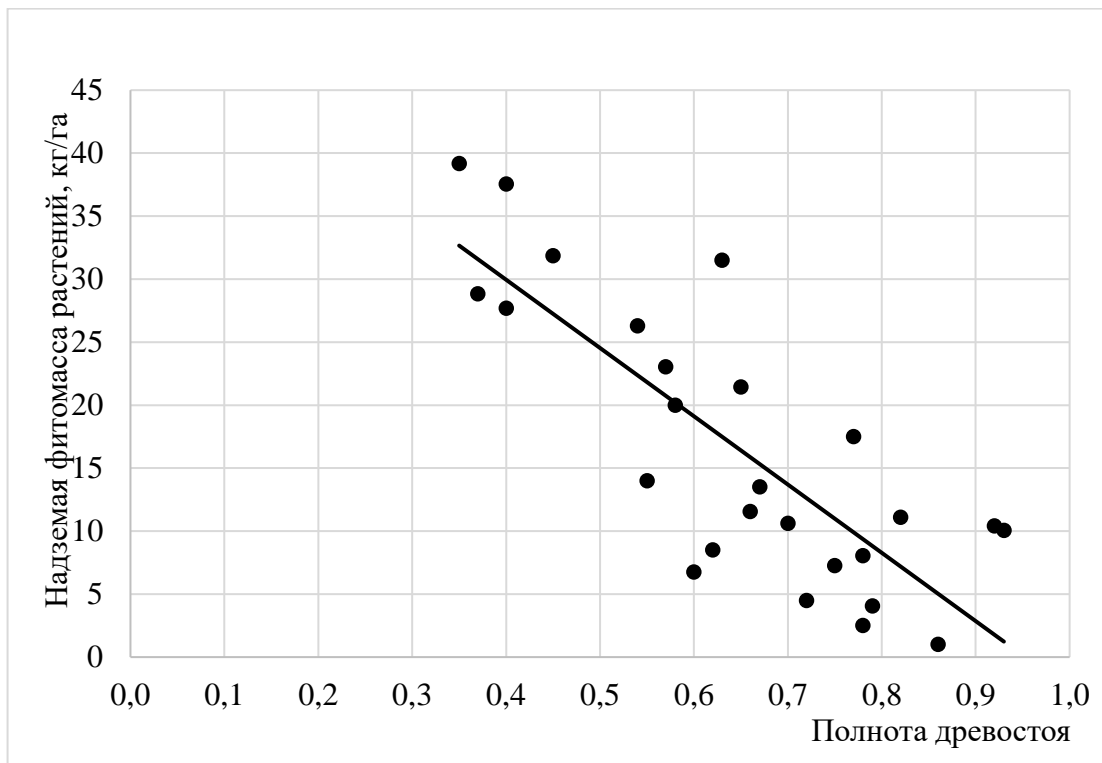


Рисунок 5.1 – Зависимость запасов абсолютно сухой надземной фитомассы растений лесовозобновления от полноты древостоев

Представленные на рис 5.1 графические данные позволяют отметить наличие устойчивой связи между коррелируемыми показателями. Связь эта, как отмечалось выше, тесная, а по направленности обратная. Исследуемая зависимость наиболее удачно описывается уравнением прямой линии:

$$M_{р.в} = 51,634 - 54,195 * P, \quad R^2 = 0,644 \quad (5.1)$$

где $M_{р.в}$ – запас общей абсолютно сухой фитомассы растений лесовозобновления, кг/га;

P – полнота древостоя (яруса);

Значение коэффициента детерминации ($R^2 = 0,644$) уравнения (5.1) свидетельствует, что оно адекватно и корректно описывает эмпирические данные. Полнота древостоя в исследуемых сосняках объясняет более 64% изменчивости абсолютно сухой фитомассы растений лесовозобновления.

На рис. 5.2 показана зависимость фитомассы хвой растений возобновления от относительной полноты древостоев.

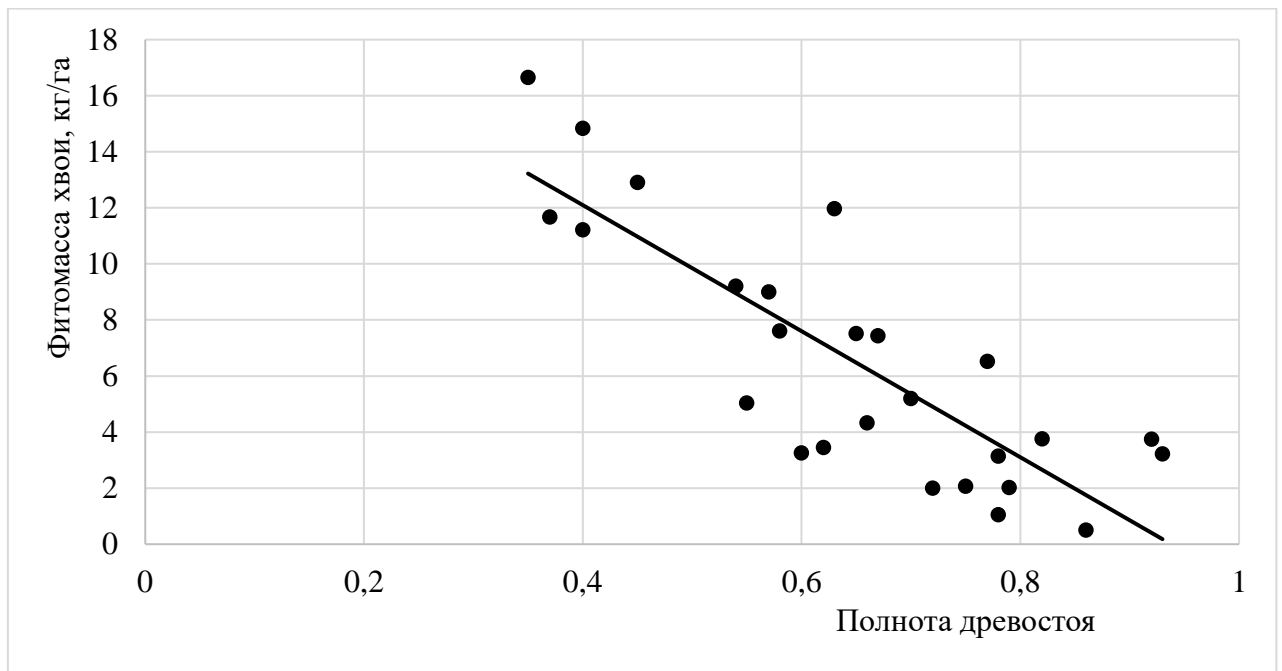


Рисунок 5.2 – Зависимость запасов абсолютно сухой фитомассы хвой растений лесовозобновления от полноты древостоев

Расположение эмпирических данных на рис 5.2 свидетельствует о наличии закономерной связи между коррелируемыми показателями. Исследуемая связь тесная, по направленности, как и в случае с общей фитомассой, обратная. Такие результаты вполне объяснимы: фитомасса хвой в общей фитомассе всходов и подроста составляет весьма значительную долю. Зависимость между фитомассой хвой растений возобновления и полнотой древостоя корректно описывается уравнением прямой:

$$M_{\text{х.р.в}} = 21,092 - 22,485 * P, \quad R^2 = 0,688 \quad (5.2)$$

где $M_{\text{х.р.в}}$ – запас абсолютно сухой фитомассы хвой растений лесовозобновления, кг/га.

Значение коэффициента детерминации ($R^2 = 0,688$) уравнения (5.2) свидетельствует, что оно адекватно и корректно описывает эмпирические данные. Полнота древостоя в исследуемых сосняках объясняет около 69% изменчивости абсолютно сухой фитомассы хвои растений возобновления.

Накопленные запасы фитомассы наряду с полнотой определяются еще другими факторами. Одним из них, безусловно, является продолжительность беспожарного периода в развитии насаждений. Этот показатель по степени корреляции с фитомассой растений в табл. 5.9 находится на втором месте после полноты. Наглядно зависимость между запасами надземной фитомассы растений возобновления и продолжительностью беспожарного периода показана на графике (рис. 5.3.).

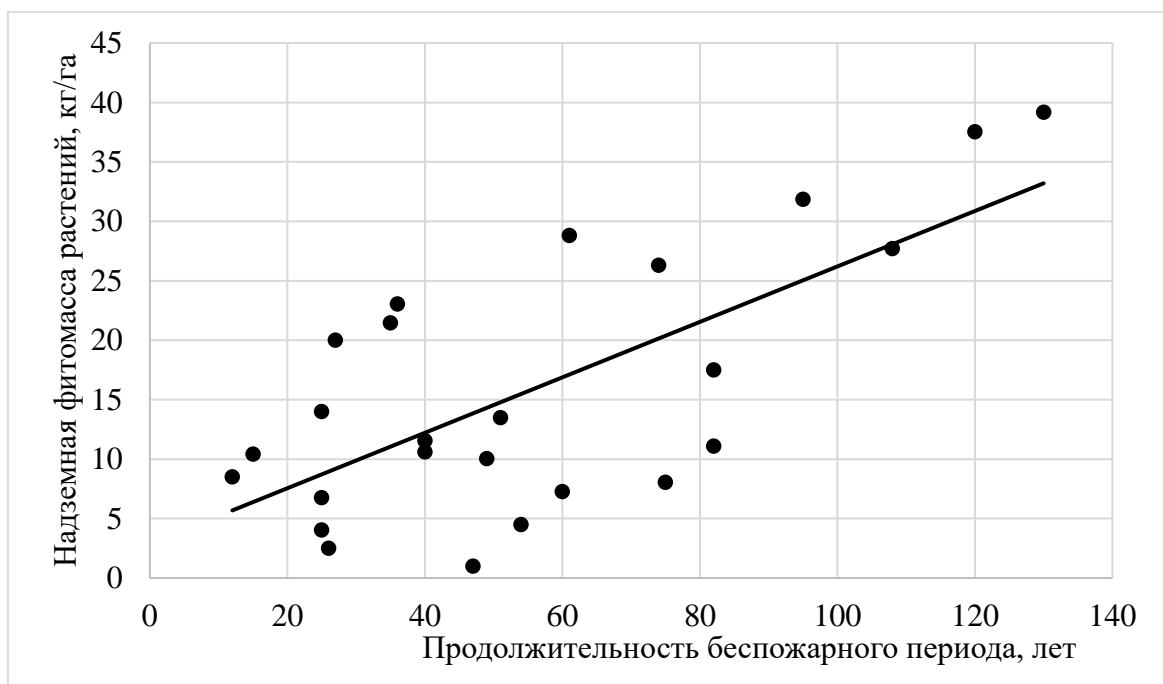


Рисунок 5.3 – Зависимость запасов абсолютно сухой фитомассы растений возобновления от продолжительности беспожарного периода

Расположение эмпирических данных на рис. 5.3 подтверждает наличие устойчивой связи между коррелируемыми показателями. Она наиболее удачно описывается уравнением прямой:

$$M_{p.v} = 2,8868 + 0,2332 * A_{бп.}, \quad R^2 = 0,486 \quad (5.3)$$

где $A_{\text{бп}}$ – продолжительность беспожарного периода (восстановительной сукцессии), лет;

Значение коэффициента детерминации ($R^2 = 0,486$) уравнения (5.3) свидетельствует, что оно вполне адекватно и корректно описывает эмпирические данные. Продолжительность беспожарного периода в исследуемых сосняках объясняет более 48% изменчивости абсолютно сухой фитомассы растений лесовозобновления.

Близкие результаты (по детерминированности и направленности) получены при исследовании связи между фитомассой хвои и продолжительностью беспожарного периода. Графическое представление этой связи представлено ниже (рис. 5.4).

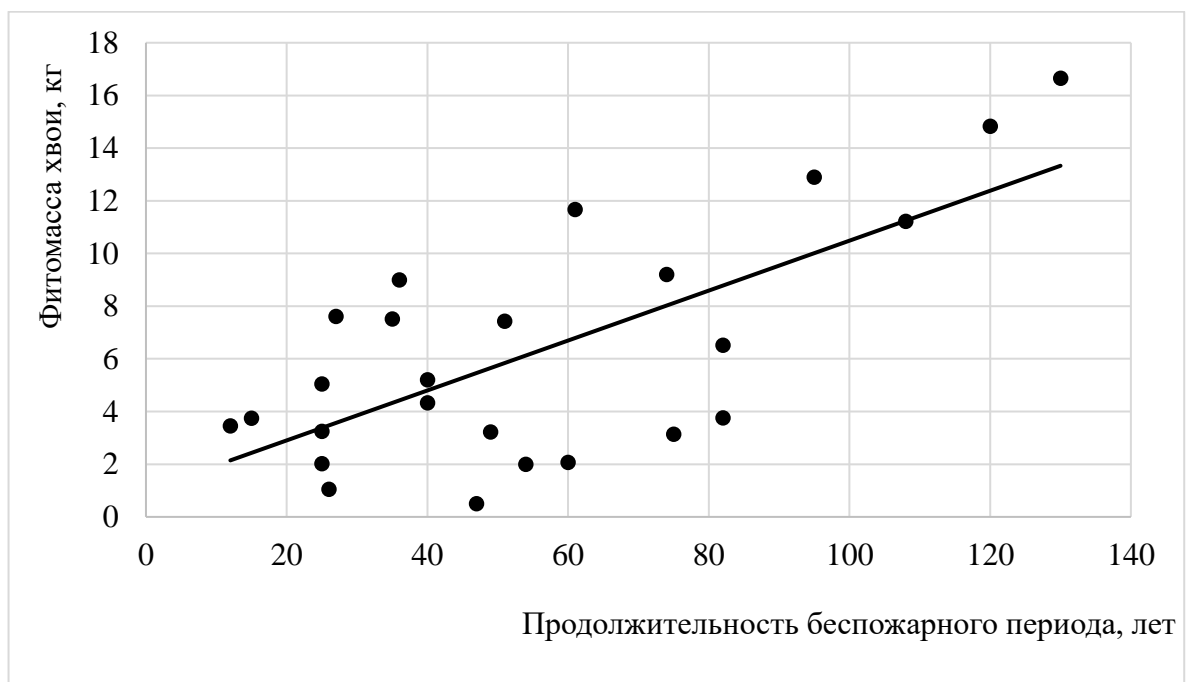


Рисунок. 5.4 – Зависимость запасов абсолютно сухой фитомассы хвои растений возобновления от продолжительности беспожарного периода

Исследуемая зависимость описывается уравнением:

$$M_{\text{х.р.в.}} = 1.0077 + 0,0948 A_{\text{бп}}, \quad R^2 = 0,491 \quad (5.4)$$

Значение коэффициента детерминации уравнения (5.4) показывает, что продолжительность беспожарного периода в исследуемых сосняках объясняет

более 49% изменчивости абсолютно сухой фитомассы хвои растений.

В целом, приведенные выше материалы показывают, что точность оценки фитомассы растений возобновления может быть повышена при совместном учете полноты древостоев и продолжительности беспожарного периода, то есть на основе многофакторных уравнений. Эти показатели в наибольшей степени влияют на изменчивость фитомассы растений возобновления, не коррелированы между собой и поэтому корректно включаются в математические модели. Разработанные двухфакторные уравнения для оценки общей надземной фитомассы растений возобновления и фитомассы их хвои имеют следующие конкретные выражения:

$$M_{p.v} = 35,8803 - 41,5223 \cdot P + 0,1250 \cdot A_{\text{бп}}, \quad R^2 = 0,790; \quad \delta = \pm 5,237 \quad (5.5)$$

$$t = 5,78 \quad t = -5,64 \quad t = 3,30$$

$$M_{x.p.v} = 14,9248 - 17,5189 \cdot P + 0,0492 \cdot A_{\text{бп}}, \quad R^2 = 0,822. \quad \delta = \pm 1,948 \quad (5.6)$$

$$t = 6,46 \quad t = -6,40 \quad t = 3,49$$

В уравнениях (5.5) и (5.6) значения всех коэффициентов достоверны ($t_{\text{факт.}} > t_{0,05}$). Причем по величине t-критерия Стьюдента можно отметить, что вклад полноты в объяснении изменчивости общей надземной фитомассы растений и фитомассы их хвои несколько выше, чем продолжительности беспожарного периода. Два фактора (полнота и продолжительность беспожарного периода) вместе объясняют 79% изменчивости общей фитомассы растений и 82,2% – изменчивости массы хвои. Коэффициент со знаком минус у полноты свидетельствует, что с увеличением этого показателя при одинаковой продолжительности беспожарного периода запасы фитомассы закономерно уменьшаются. Как было отмечено выше, это связано со снижением освещенности под пологом древостоев при повышении их полноты. Уравнения характеризуются сравнительно низкими ошибками.

В целом, статистические показатели уравнений (5.5) и (5.6) свидетельствуют, что на их основе можно производить корректную оценку запасов растений возобновления в исследуемых сосняках. Для практического применения

с их помощью разработаны двухвходовые таблицы для общей надземной фитомассы растений (табл. 5.10) и фитомассы их хвои (табл. 5.11).

Таблица 5.10 – Запасы общей фитомассы растений возобновления в зависимости от полноты древостоя и продолжительности беспожарного периода, кг/га

Беспожарный период, лет	Полнота древостоя							
	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
10	24,67	20,52	16,37	12,22	8,06	3,91	-	-
20	25,92	21,77	17,62	13,47	9,31	5,16	-	-
30	27,17	23,02	18,87	14,72	10,56	6,41	2,26	-
40	28,42	24,27	20,12	15,97	11,81	7,66	3,51	-
50	29,67	25,52	21,37	17,22	13,06	8,91	4,76	-
60	30,92	26,77	22,62	18,47	14,31	10,16	6,01	-
70	32,17	28,02	23,87	19,72	15,56	11,41	7,26	3,11
80	33,42	29,27	25,12	20,97	16,81	12,66	8,51	4,36
90	34,67	30,52	26,37	22,22	18,06	13,91	9,76	5,61
100	35,92	31,77	27,62	23,47	19,31	15,16	11,01	6,86
110	37,17	33,02	28,87	24,72	20,56	16,41	12,26	8,11
120	38,42	34,27	30,12	25,97	21,81	17,66	13,51	9,36
130	39,67	35,52	33,34	27,22	23,07	18,91	14,76	10,61

Таблицы 5.10 и 5.11 составлены с учетом области применения разработанных уравнений, поэтому в них имеются не заполненные графы. Их данные свидетельствуют, что в исследуемых сосняках при относительной полноте древостоев от 0,3 до 1,0 и беспожарном периоде от 10 до 130 лет запасы общей надземной фитомассы растений возобновления могут варьировать от 2,26 до 39,67 кг/га, а фитомассы хвои (в том числе) – от 0,63 до 16,07. И общая фитомасса и фитомасса хвои закономерно возрастают при одинаковых значениях полноты с увеличением продолжительности беспожарного периода, а при одинаковой продолжительности беспожарного периода – с уменьшением полноты. С биоэкологических позиций это вполне объяснимо.

Таблица 5.11 – Запасы фитомассы хвой растений возобновления в зависимости от полноты древостоя и продолжительности беспожарного периода, кг/га

Беспожар- ный период, лет	Полнота древостоя							
	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
10	10,16	8,41	6,66	4,91	3,15	1,40	-	-
20	10,65	8,90	7,15	5,40	3,65	1,89	-	-
30	11,15	9,39	7,64	5,89	4,14	2,39	0,63	-
40	11,64	9,89	8,13	6,38	4,63	2,88	1,13	-
50	12,13	10,38	8,63	6,87	5,12	3,37	1,62	-
60	12,62	10,87	9,12	7,37	5,61	3,86	2,11	-
70	13,11	11,36	9,61	7,86	6,11	4,35	2,60	0,85
80	13,61	11,85	10,10	8,35	6,60	4,85	3,09	1,34
90	14,10	12,35	10,59	8,84	7,09	5,34	3,59	1,83
100	14,59	12,84	11,09	9,33	7,58	5,83	4,08	2,33
110	15,08	13,33	11,58	9,83	8,07	6,32	4,57	2,82
120	15,57	13,82	12,07	10,32	8,57	6,81	5,06	3,31
130	16,07	14,31	12,56	10,81	9,06	7,31	5,55	3,80

Четких закономерностей в изменении удельного веса фитомассы хвой в общей надземной фитомассе в зависимости от продолжительности беспожарного периода не выявлено. Однако, наблюдается тенденция его уменьшения с повышением относительной полноты древостоев. В среднем при различных сочетаниях полноты и продолжительности беспожарного периода доля фитомассы хвой в общей надземной фитомассе растений возобновления колеблется в диапазоне от 30 до 40%. Этот показатель для модельных экземпляров подроста, взятых на зарастающей пашне, по данным Г.П. Сафроновой (2004) колеблется от 37,5 до 61,5%. Других сведений по этому показателю нам в специальной литературе обнаружить не удалось.

Несомненный интерес представляет сравнение полученных нами данных по запасам фитомассы растений возобновления с имеющимися в специ-

альной литературе материалами. Следует отметить, что несмотря на проводимые в последнее время исследования в данном направлении, сведения о фитомассе подроста в лишайниковых сосняках весьма ограничены.

Наиболее подходящими для сравнения являются данные М.П. Шахновича (1982), полученные в лишайниковых сосняках бассейна р. Елогуй. Этот район по широтной зональности и климатическим условиям очень близок к району наших исследований. По материалам М.П. Шахновича фитомасса подроста в сосняках лишайниковых в возрастном интервале от 10 до 130 лет не достигает 100 кг на 1 га. Таким образом, результаты наших исследований не противоречат данным, полученным в аналогичных лесорастительных условиях. В среднетаежных сосняках лишайниковых фитомасса подроста уже несколько выше и колеблется от 200 кг на 1 га в возрасте 30 лет до 400 – в 130-летнем (Гордина, 1985).

Одним из факторов, определяющих рост и развитие подроста признается состояние ЖНП (Мелехов, 1980; Санникова, 1992; Бобкова, 2006; Луганский и др., 2010; Трофимова, 2015; и др.). В разных лесных формациях влияние ЖНП на естественное возобновление проявляется по-разному. Большинство исследователей сходится во мнении, что при слабом развитии ЖНП может способствовать возобновлению леса, а при сильном – препятствует ему, создавая конкуренцию за ресурсы. Отмечается, что в сухих местообитаниях связь интенсивности роста подроста с развитием ЖНП слабая, но положительная (Санникова, 1992; Луганский и др., 2010).

Наши материалы позволяют на количественном уровне оценить влияние характеристик ЖНП на запасы фитомассы растений возобновления. При совместном анализе данных табл. 4.6 и 5.8 выявляется, что оно не однозначно. Так, при высоте мохово-лишайникового покрова до 3 см максимальные значения фитомассы растений достигают только 10 кг на 1 га, от 3,1 до 5 см – 40 кг, а свыше 5 см – 30 кг. Таким образом при минимальных и максимальных значениях высоты ЖНП фитомасса меньше, чем при средних.

5.4. Годичная продукция фитомассы растений лесовозобновления

Сведения о годичной продукции всходов и подроста в специальной литературе весьма ограничены. Это не позволяет получить полное представление об объемах и темпах продукционного процесса в лесных экосистемах. Результаты наших исследований по оценке годичной продукции фитомассы растений возобновления в исследуемых сосняках представлены в табл. 5.12.

Таблица 5.12 – Годичная продукция фитомассы ЖНП в исследуемых сосняках в абсолютно сухом состоянии

№ ПП	Показатели насаждения		Годичная продукция, кг/га			Давность пожара, лет
	возраст, лет	полнота	всего	в том числе		
				скелетная часть	хвоя	
1	2	3	4	5	6	7
1	36	0,57	6,532	2,274	4,258	
2	40	0,66	3,548	1,267	2,281	
3	120	0,78	2,655	0,920	1,735	75
4	127	0,82	3,320	1,165	2,155	82
5	61	0,37	8,212	2,947	5,265	
6	49	0,62	2,735	1,030	1,705	12
7	33	0,63	8,249	3,111	5,138	
8	51	0,57	1,031	0,386	0,645	25
9	123	0,55	0,586	0,236	0,350	30
10	50	0,55	4,095	1,420	2,675	25
11	49	0,93	2,081	0,791	1,290	
12	131	0,54	4,98	1,843	3,137	74
13	78	0,60	1,756	0,631	1,125	25
14	132	0,79	1,326	0,458	0,868	25
15	26	0,78	0,762	0,292	0,470	
16	75	0,72	1,411	0,570	0,841	54
17	52	0,86	0,495	0,225	0,270	47
18	137	0,77	4,740	1,700	3,040	82
19	27	0,58	5,474	2,089	3,385	
20	51	0,67	2,542	1,202	1,340	
21	92	0,92	2,505	0,990	1,515	15
22	108	0,40	7,415	3,105	4,310	
23	60	0,75	1,905	0,735	1,170	
24	118	0,65	5,740	2,130	3,610	35
25	110	0,35	10,902	4,052	6,850	

Окончание табл. 5.12

1	2	3	4	5	6	7
26	95	0,45	8,890	3,390	5,500	
27	120	0,40	10,533	4,338	6,195	
28	135	0,70	3,460	1,250	2,210	40

Приведенные в этой таблице данные определены по материалам полевого эксперимента по изложенной выше методике. Выявляется, что годовая продукция фитомассы растений возобновления в исследуемых сосняках характеризуется высокой изменчивостью. По отдельным ПП этот показатель в абсолютно сухом состоянии варьирует от 0,586 (ПП № 9) до 85,15 (ПП № 25) кг/га. Существенный вклад в величину показателя вносит годовая продукция хвои. Ее доля по отдельным ПП колеблется от 52,7 (ПП № 20) до 65,5% (ПП № 14). Можно сделать предположение, что высокая изменчивость годичной продукции, как и в случае с общей фитомассой, связана с полнотой насаждений и продолжительностью беспожарного периода. В этой связи нами с использованием данных табл. 5.12 изучены зависимости между этими показателями.

На рис. 5.5 показана зависимость абсолютно сухой годичной продукции фитомассы всех растений возобновления от полноты древостоев.

Представленные на рис. 5.5 графические данные позволяют отметить наличие достаточно устойчивой связи между коррелируемыми показателями. Связь эта обратная, достаточно высокой тесноты. С увеличением полноты годовая продукция ЖНП устойчиво снижается. Исследуемая зависимость корректно описывается уравнением прямой:

$$Z_{p.v} = 14,171 - 14,9580 * P, \quad R^2 = 0,669 \quad (5.7)$$

где $Z_{p.v}$ – годовая продукция абсолютно сухой фитомассы растений лесовозобновления, кг/га;

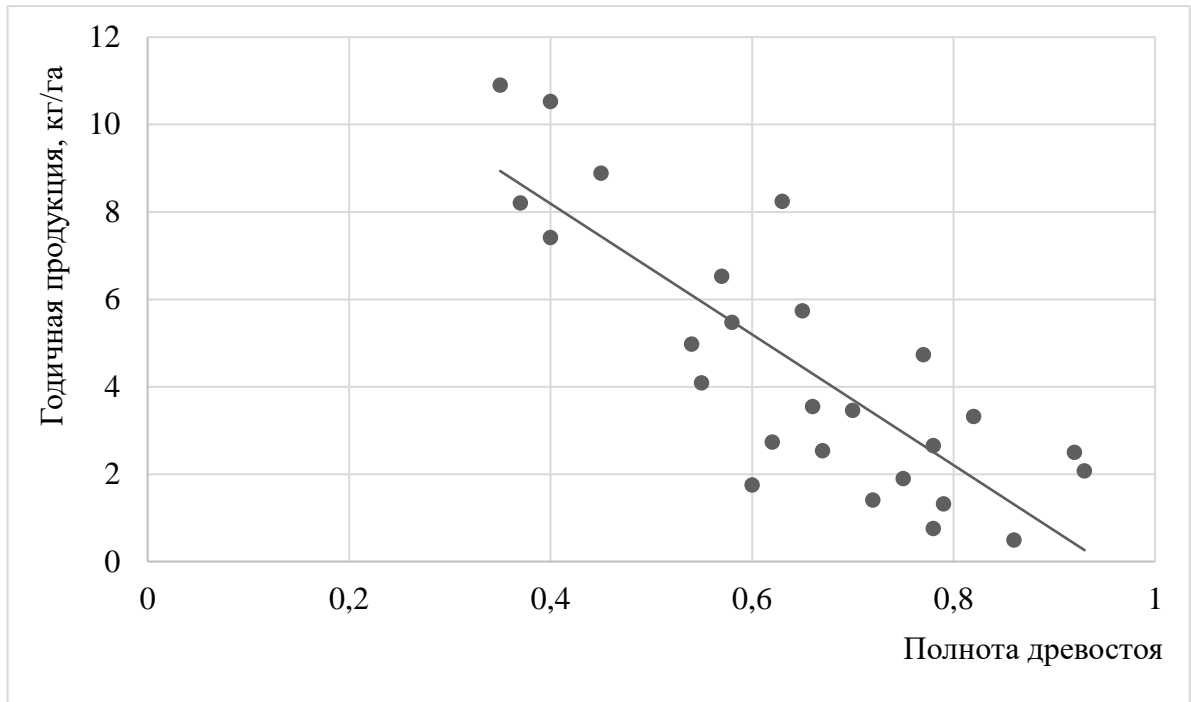


Рисунок 5.5 – Зависимость годичной продукции фитомассы растений возобновления от полноты древостоев

Значение коэффициента детерминации ($R^2 = 0,669$) уравнения (5.7) свидетельствует, что оно адекватно и корректно описывает эмпирические данные. Полнота древостоя в исследуемых сосняках объясняет около 70% изменчивости годичной продукции растений лесовозобновления.

Зависимость годичной продукции хвои растений возобновления в абсолютно сухом состоянии от относительной полноты древостоев показана на рис. 5.6. Исследуемая зависимость по характеру очень близка к рассмотренной выше. Это связано с тем, что в общей годичной продукции продукция хвои, как было показано выше, составляет более 50%. Зависимость между годичной продукцией хвои растений возобновления и полнотой древостоя также описывается уравнением прямой:

$$Z_{x.p.v} = 8,7302 - 9,1725 * P, \quad R^2 = 0,661 \quad (5.8)$$

где $Z_{x.p.v}$ – годичная продукция хвои растений лесовозобновления в абсолютно сухом состоянии, кг/га.

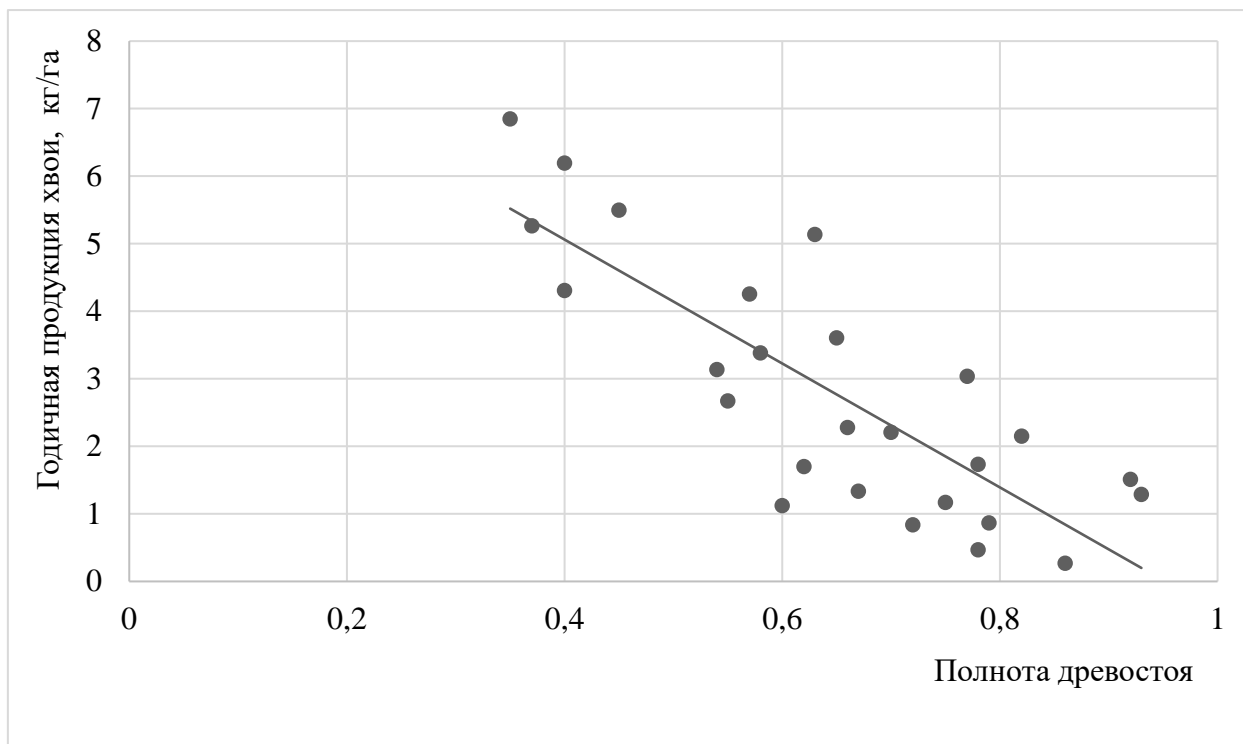


Рисунок 5.6 – Зависимость годичной продукции хвой растений возобновления от полноты древостоев

Значение коэффициента детерминации ($R^2 = 0,661$) уравнения (5.8) свидетельствует, что оно адекватно и корректно описывает эмпирические данные. Полнота древостоя в исследуемых сосняках объясняет более 66% изменчивости годичной продукции хвой.

В целом, приведенные материалы свидетельствуют, что полнота древостоев является очень важным фактором, определяющим темпы роста и развития всходов и подроста в исследуемых сосняках.

Связь годичной продукции фитомассы растений лесовозобновления с продолжительностью беспожарного периода прямая по направленности и значительно слабее, чем с полнотой древостоев (рис. 5.7).



Рисунок 5.7 – Зависимость годичной продукции фитомассы растений возобновления от продолжительности беспожарного периода

Представленная на рис. 5.7 зависимость наилучшим образом передается уравнением прямой линии:

$$Z_{p.v} = 1,3843 + 0,0567 * A_{б.п.}, \quad R^2 = 0,369 \quad (5.9)$$

Значение коэффициента детерминации уравнения (5.9) свидетельствует, что продолжительность беспожарного периода объясняет около 37% изменчивости годичной продукции растений лесовозобновления.

Близкая по характеру, к приведенной на рис. 5.7 связь, обнаруживается между годичной продукцией хвой растений и продолжительностью беспожарного периода (рис. 5.8).

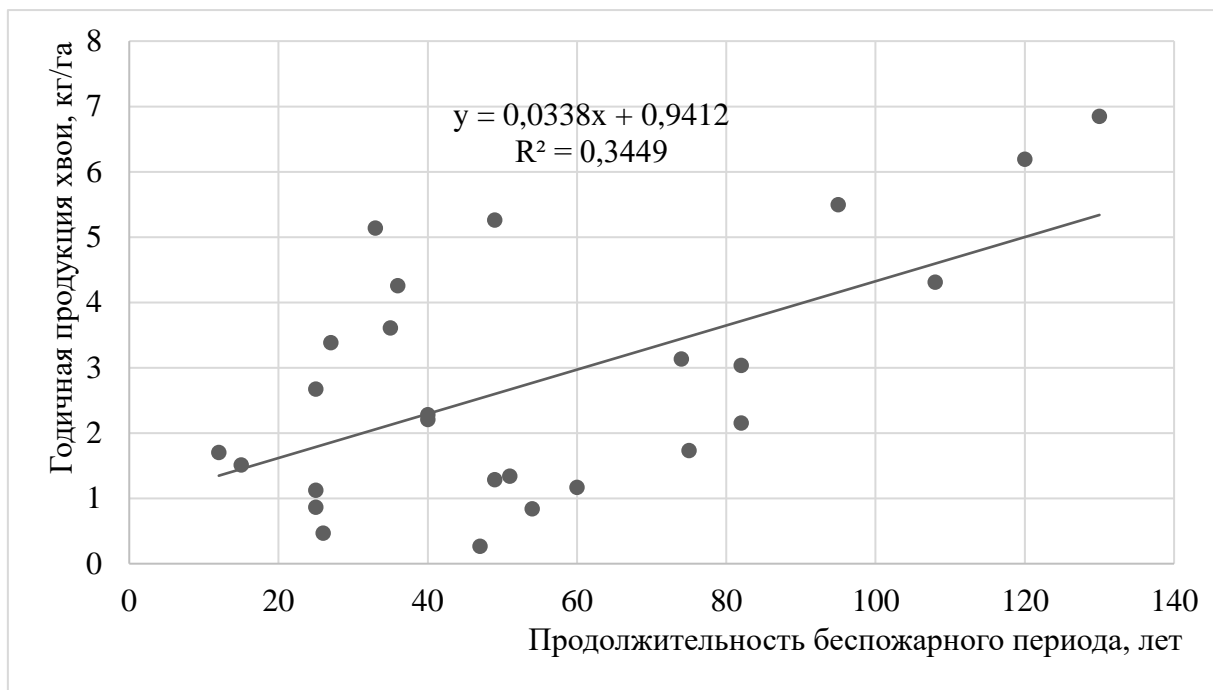


Рисунок 5.8 – Зависимость годичной продукции фитомассы хвой растений возобновления от продолжительности беспожарного периода

Уравнение, описывающее представленную на рис. 5.8 связь, имеет следующее выражение:

$$Z_{x.p.v.} = 0,9412 + 0,0338 * A_{б.п.}, \quad R^2 = 0,345 \quad (5.10)$$

Уравнение (5.10) адекватно и корректно описывает эмпирические данные. Продолжительность беспожарного периода в исследуемых сосняках объясняет более 34% изменчивости годичной продукции хвой.

Для повышения точности оценки годичной продукции фитомассы растений возобновления разработаны двухфакторные уравнения, в которые в качестве определяющих факторов, как и в случае с запасами фитомассы, включены полноты древостоев и продолжительности беспожарного периода:

$$Z_{p.v.} = 11,1279 - 12,4968 * P + 0,0266 * A_{б.п.}, \quad R^2 = 0,732; \quad \delta = \pm 1,63 \quad (5.11)$$

$$t = 6,0 \quad t = -5,6 \quad t = 2,3$$

$$Z_{x.p.v.} = 7,0054 - 7,7777 * P + 0,0151 * A_{б.п.}, \quad R^2 = 0,714. \quad \delta = \pm 1,04 \quad (5.12)$$

$$t = 5,9 \quad t = -5,5 \quad t = 2,1$$

Значения всех коэффициентов в уравнениях (5.11) и (5.12) достоверны

на 5%-ном уровне ($t_{\text{факт.}} > t_{0,05}$). Значения t-критерия Стьюдента свидетельствуют, что вклад полноты древостоев в объяснении изменчивости годичной продукции растений возобновления значительно больше, чем продолжительности беспожарного периода. Детерминированность двухфакторных уравнений заметно выше, чем уравнений (5.7) – (5.10) с одним определяющим фактором. Два фактора (полнота и продолжительность беспожарного периода) вместе объясняют более 73% изменчивости общей годичной продукции фитомассы растений и более 71% - изменчивости продукции хвои. Обращают на себя внимание низкие ошибки уравнений (5.11) и (5.12).

Для наглядной иллюстрации изменений годичной продукции фитомассы растений возобновления и практического использования полученных результатов с помощью разработанных уравнений составлены двухходовые таблицы для общей годичной продукции растений (табл. 5.13) и годичной продукции их хвои (табл. 5.14).

Таблица 5.13 – Годичная продукция общей фитомассы растений

возобновления, кг/га

Беспожарный период, лет	Полнота древостоя							
	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
10	7,645	6,395	5,146	3,896	2,646	1,396	-	-
20	7,911	6,661	5,412	4,162	2,912	1,662	-	-
30	8,177	6,927	5,678	4,428	3,178	1,928	0,679	-
40	8,443	7,193	5,944	4,694	3,444	2,194	0,945	-
50	8,709	7,459	6,210	4,960	3,710	2,460	1,211	-
60	8,975	7,725	6,476	5,226	3,976	2,726	1,477	-
70	9,241	7,991	6,742	5,492	4,242	2,992	1,743	0,493
80	9,507	8,257	7,008	5,758	4,508	3,258	2,009	0,759
90	9,773	8,523	7,274	6,024	4,774	3,524	2,275	1,025
100	10,039	8,789	7,540	6,290	5,040	3,790	2,541	1,291
110	10,305	9,055	7,806	6,556	5,306	4,056	2,807	1,557
120	10,571	9,321	8,072	6,822	5,572	4,322	3,073	1,823
130	10,837	9,587	8,338	7,088	5,838	4,588	3,339	2,089

Таблица 5.14 – Годичная продукция фитомассы хвой растений возобновления, кг/га

Беспожарный период, лет	Полнота древостоя							
	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
10	4,823	4,045	3,268	2,490	1,712	0,934	-	-
20	4,974	4,196	3,419	2,641	1,863	1,085	-	-
30	5,125	4,347	3,570	2,792	2,014	1,236	0,458	-
40	5,276	4,498	3,721	2,943	2,165	1,387	0,609	-
50	5,427	4,649	3,872	3,094	2,316	1,538	0,760	-
60	5,578	4,800	4,023	3,245	2,467	1,689	0,911	-
70	5,729	4,951	4,174	3,396	2,618	1,840	1,062	0,285
80	5,880	5,102	4,325	3,547	2,769	1,991	1,213	0,436
90	6,031	5,253	4,476	3,698	2,920	2,142	1,364	0,587
100	6,182	5,404	4,627	3,849	3,071	2,293	1,515	0,738
110	6,333	5,555	4,778	4,000	3,222	2,444	1,666	0,889
120	6,484	5,706	4,929	4,151	3,373	2,595	1,817	1,040
130	6,635	5,857	5,080	4,302	3,524	2,746	1,968	1,191

Данные табл. 5.13 и 5.14 свидетельствуют, что в исследуемых сосняках при относительной полноте древостоев от 0,3 до 1,0 и продолжительности беспожарного периода от 10 до 130 лет общая годичная продукция фитомассы растений возобновления варьирует в пределах от 0,493 до 10,837 кг/га, а продукции хвой (в том числе) – 0,285 до 6,635. Характер изменений этих показателей в зависимости от указанных факторов аналогичен изменениям запасов фитомассы. И общая годичная продукция, и продукция хвой, закономерно возрастают при одинаковых значениях полноты с увеличением продолжительности беспожарного периода, а при одинаковой продолжительности беспожарного периода – с уменьшением полноты.

В среднем при различных сочетаниях полноты древостоев и продолжительности беспожарного периода удельный вес годичной продукции хвой в общей годичной продукции растений возобновления варьирует в диапазоне от

55 до 65%. Наблюдается некоторое увеличение этого показателя с уменьшением полноты древостоев и продолжительности беспожарного периода.

Анализ полученных результатов (табл. 5.8 и 5.12) позволяет получить корректные данные о удельном весе годичной продукции в общей фитомассе растений. Такие сведения могут быть использованы при соответствующих оценках и составлении таблиц биологической продуктивности насаждений с целью сокращения экспериментальных работ, проводимых в лишайниковых сосняках. Выявляется, что доля годичной продукции в общей надземной фитомассе растений возобновления варьирует по ПП в достаточно узком диапазоне от 18,8 до 33,0% и в среднем составляет 27,7%. Высоким удельным весом характеризуется годичная продукция хвои в общей фитомассе данной фракции. По отдельным ПП этот показатель изменяется в пределах от 34,1 до 55,3% и в среднем составляет 43,8%. По данным З.Я. Нагимова (2000) доля однолетней хвои в массе хвои всех возрастов в сосняках Среднего Урала колеблется от 24,5 до 43,2%. Высокая доля годичной продукции (однолетней) хвои у растений возобновления в исследуемых сосняках, на наш взгляд, связана с их чрезвычайной угнетенностью и меньшей продолжительностью жизни хвои.

Выводы

1. В исследуемых сосняках общее количество всходов и подроста варьирует в очень широких пределах (от 3,5 до 77,5 тыс. экз./ га), что связано с влиянием большого числа факторов на возобновление леса под пологом древостоев (характеристик древостоя и ЖНП, давности пожара и т.д.). На всех ПП, за исключением одной, лесовозобновление представлено исключительно сосной. В среднем удельный вес всходов сосны составляет 55,6%, растений в возрасте от 3 до 5 лет – 30,4, а в возрасте от 6 лет и старше – всего 14%. Подавляющее количество растений имеет возраст до 10 лет.

2. Темпы роста подроста по диаметру и высоте очень низкие и указывают на его высокую угнетенность. На всех объектах исследования подрост по вы-

соте относится к категории «мелкий». Максимальная его высота в исследуемых сосняках составляет всего 35,9 см, причем подрост высотой более 20 см встречается в очень малом количестве. Результаты исследований позволяют сделать заключение, что угнетенность подроста является характерной чертой лишайниковых сосняков.

3. Средний возраст всех растений возобновления в исследуемых сосняках изменяется в диапазоне от 1,2 до 6,5 лет, а отдельно подроста – от 3,1 до 8,3 лет. На большинстве объектов изменчивость возраста по всем растениям возобновления и отдельно по подросту (по Мамаеву, 1970) соответствует очень высокому уровню. Среднее значение коэффициента вариации возраста всех растений составляет 66,1%, а подроста – 39,3%. Достижение 10-процентной точности с вероятностью 0,95 и 5-процентной с вероятностью 0,67 при определении среднего возраста подроста обеспечивает случайная выборка из 62 случайно отобранных растений.

4. Средняя высота всех растений возобновления на исследуемых объектах изменяется в диапазоне от 1,97 до 8,22 см, а отдельно подроста – от 3,31 до 8,76 см. Изменчивость высоты растений ниже, чем возраста, хотя также соответствует высокому уровню. Среднее значение коэффициента вариации высоты всех растений составляет 54,8%, а подроста – 38,1%. Устойчивые результаты при определении средней высоты подроста обеспечивает случайная выборка из 58 измеренных высот на исследуемой территории.

5. Распределение по территории всех растений лесовозобновления (всходы+подрост), а также подроста на большинстве ПП носит контагиозный (групповой) характер. Неравномерность распределения количества всех растений по площади статистически доказывается на двадцати ПП из двадцати восьми (71,4%), а подроста – на четырнадцати из двадцати одной (66,7%). Таким образом, проявляется тенденция повышения равномерности размещения

растений с повышением их возраста. Можно предположить, что это происходит из-за выпадения отставших в росте экземпляров, которые наиболее интенсивно накапливаются в местах сгущения растений.

6. Превалирование в исследуемых сосняках чрезвычайно угнетенного и мелкого подроста обуславливает их низкие запасы. Фитомасса растений возобновления существенно (на два порядка) меньше запасов ЖНП. Существенное превышение фитомассы ЖНП над фитомассой подроста в сосняках лишайниковых является их еще одной характерной особенностью.

В то же время наблюдается высокое варьирование общей надземной фитомассы всходов и подроста по ПП: от 2,5 до 85,15 кг/га в свежесрезанном состоянии и от 1,0 до 39,17 кг/га – а в абсолютно сухом. Доля фитомассы хвои в общей надземной фитомассе растений возобновления варьирует по объектам исследований в диапазоне от 28,5 до 55,0%. Она закономерно уменьшается с увеличением возраста растений.

7. Высокая изменчивость запасов фитомассы растений возобновления связана с таксационными характеристиками насаждения и давностью пожара. Наиболее существенными факторами, определяющими накопление общей фитомассы растений и фитомассы их хвои являются полнота древостоев ($R^2 = 0,644-0,688$) и продолжительность беспожарного периода ($R^2 = 0,486-0,491$). Причем связь фитомассы по направленности с первым показателем обратная, а со вторым – прямая. Эти два показателя не коррелированы между собой, корректно включаются в уравнение множественной регрессии и вместе объясняют 79,0 % варьирования общей фитомассы растений и 82,2% – фитомассы их хвои.

8. В исследуемых сосняках при полноте древостоев от 0,3 до 1,0 и продолжительности беспожарного периода от 10 до 130 лет запасы общей абсолютно сухой надземной фитомассы растений возобновления могут варьировать от 2,26 до 39,67 кг/га, а фитомассы хвои (в том числе) – от 0,63 до 16,07. Эти показатели закономерно возрастают при одинаковых значениях полноты

с увеличением беспожарного периода, а при одинаковой длительности беспожарного периода – с уменьшением полноты. Наблюдается зависимость фитомассы растений возобновления от высоты ЖНП. При минимальных и максимальных значениях высоты фитомасса меньше, чем при средних.

9. Полнота древостоев и длительность беспожарного периода являются также основными факторами, определяющими величину годичной продукции фитомассы растений возобновления. Связи этих показателей с годичной продукцией по направленности и тесноте очень близки к связям с фитомассой растений. В двухфакторных уравнениях полнота древостоев и длительность беспожарного периода вместе объясняют 73,2% варьирования общей годичной продукции растений и 71,4% – продукции их хвои.

10. В исследуемых сосняках при полноте древостоев от 0,3 до 1,0 и продолжительности беспожарного периода от 10 до 130 лет общая годичная продукция фитомассы растений возобновления варьирует в пределах от 0,493 до 10,837 кг/га, а продукции хвои – 0,285 до 6,635. Характер изменений этих показателей в зависимости от указанных факторов аналогичен изменениям запасов фитомассы. И общая годичная продукция, и продукция хвои, закономерно возрастают при одинаковых значениях полноты с увеличением продолжительности беспожарного периода, а при одинаковой продолжительности беспожарного периода – с уменьшением полноты.

11. Доля годичной продукции в общей надземной фитомассе растений возобновления варьирует по ПП в достаточно узком диапазоне от 18,8 до 33,0% и в среднем составляет 27,7%. Высоким удельным весом характеризуется годичная продукция хвои в общей фитомассе данной фракции. По отдельным ПП этот показатель изменяется в пределах от 34,1 до 55,3% и в среднем составляет 43,8%. Высокая доля годичной продукции (однолетней) хвои у растений возобновления в исследуемых сосняках связана с их чрезвычайной угнетенностью и короткой продолжительностью жизни хвои (3-4 года).

6. СТЫКОВКА ДАННЫХ ПО ПРОДУКТИВНОСТИ НИЖНИХ ЯРУСОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ С ТАБЛИЦАМИ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ДРЕВОСТОЕВ

В настоящее время признается целесообразной разработка моделей биологической продуктивности лесных экосистем, совмещенных с действующими нормативно-справочными материалами (Усольцев, 1988; Швиденко и др., 2004). Это позволяет использовать при выполнении этой работы имеющиеся знания и информацию о продуктивности и росте древостоев. Структура моделей биопродуктивности, как правило, принимается аналогичной структуре таблиц хода роста древостоев. Для исследуемых сосняков таблицы хода роста древостоев с данными по фитомассе стволов и крон были составлены ранее В.З. Нагимовым при нашем участии (Нагимов и др., 2008, 2009; Нагимов, 2011). Таблицы разработаны с дифференциацией по классам бонитета (для V и Va классов). Как отмечалось выше, основной экспериментальный материал по нижним ярусам растительности собран на тех же ПП, на которых выполнялась оценка фитомассы древостоев. В этой связи, важной и вполне осуществимой и обоснованной задачей является стыковка полученных нами данных по фитомассе ЖНП и подроста с таблицами В.З. Нагимова (2011). Для стыковки нам выбрана таблица пятого класса бонитета. В указанной таблице возрастная динамика традиционных таксационных показателей и фитомассы древостоев представлена для одного (модального) варианта полноты. Причем, полнота в относительном выражении не остается постоянной, а меняется с возрастом: с 0,50 в 20-летнем возрасте до 0,65 – в 120-летнем. С учетом этого обстоятельства на основе уравнений (4.6) и (5.5) нами произведено совмещение опубликованных данных по фитомассе древостоев с данными по фитомассе ЖНП и растений возобновления (всходы + подрост). Результаты расчетных работ представлены в табл. 6.1. Данные по фитомассе заимствованы из таблицы В.З. Нагимова (2011).

Анализируя данные, приведенные в табл. 6.1, можно отметить следующее. Лишайниковые сосняки в исследуемом районе характеризуются низкой продуктивностью. Общая надземная фитомасса насаждений в абсолютно сухом состоянии изменяется от 15,642 т/га в 20-летнем возрасте до 74,931 – в

Таблица 6.1. – Возрастная динамика надземной фитомассы модальных лишайниковых сосняков

Возраст, лет	Запасы фитомассы, т/га			
	древостоя	ЖНП	подроста	насаждения
20	10,118	5,507	0,017	15,642
30	14,798	5,689	0,018	20,505
40	20,676	5,869	0,018	26,563
50	26,626	6,137	0,018	32,781
60	32,764	6,403	0,019	39,186
70	38,975	6,671	0,019	45,665
80	45,116	7,024	0,020	52,160
90	51,054	7,378	0,021	58,453
100	56,648	7,818	0,022	64,488
110	61,776	8,172	0,023	69,971
120	66,295	8,612	0,024	74,931

120-летнем. В специальной литературе очень мало сведений по биологической продуктивности сосняков лишайниковых. Как отмечалось выше, наиболее корректными для сравнения наших результатов являются данные М.П. Шахновича (1982), полученные в лишайниковых сосняках бассейна р. Елогуй. Этот район по широтной зональности и климатическим условиям очень близок к району наших исследований. По материалам М.П. Шахновича общая фитомасса насаждений в исследуемом типе леса изменяется от 12,2 т/га в возрасте 10 лет до 92 – в 120-летнем. Эти данные несколько выше наших и в основном за счет фитомассы деревьев.

В исследуемых сосняках на протяжении всего исследованного возрастного интервала наибольшими запасами фитомассы характеризуется древостой (от 10,118 до 66,295 т/га). По данным М.П. Шахновича фитомасса деревьев в этом возрастном интервале заметно выше (от 17 до 87,2 т/га). Значительные

запасы фитомассы накапливаются в ЖНП (от 5,507 до 8,612 т/га). Близкие значения данного показателя (от 3,6 до 6,9 т/га) приведены в таблице возрастной динамики фитомассы лишайниковых сосняков, составленные Н.П. Гординой (1985). Наименьшими значениями запаса фитомассы в исследуемых сосняках характеризуются растения возобновления (от 0,017 до 0,024 т/га). Примерно к таким же выводам приходят и другие исследователи лишайниковых сосняков. В целом, результаты наших исследований не противоречат данным, полученным в аналогичных лесорастительных условиях. Более высокие значения фитомассы ЖНП и низкие фитомассы древостоя в исследуемых сосняках по сравнению с данными М.П. Шахновича (1982) и Н.П. Гординой (1985), по-видимому, объясняются различиями в полноте насаждений. Как отмечалось выше, данные в табл. 6.1 получены для меняющейся с возрастом (от 0,5 до 0,65) относительной полноты. Исследования вышеназванных авторов проведены в модальных сосняках, к сожалению, без указания конкретной полноты.

Обобщенные данные надземной фитомассы насаждений (древостоя, подроста и ЖНП) дают возможность оценить вклад отдельных растительных компонентов в продукционный процесс, биологический круговорот веществ, консервирование углерода и т.д. В табл. 6.2 приведены данные об относительном участии отдельных растительных компонентов в общей надземной фитомассе исследуемых насаждений.

Из ее данных видно, что возрастное изменение структуры фитомассы исследуемых насаждений характеризуется закономерным увеличением удельного веса фитомассы древостоя (от 64,7 до 88,5%) при снижении этого показателя ЖНП (от 35,2 до 11,5%). Видимо это объясняется особенностями восстановительной динамики ЖНП с преобладанием мохово-лишайникового покрова. Исследователями замечено, что характеристики этого яруса после практически полного восстановления в течение 30 лет, в последующем меняются не значительно. В частности, варьирование проективного покрытия яруса на протяжении многих лет не превышает 5-7% (Горшков, Баккал, 2012).

Таблица 6.2. – Удельный вес растительных компонентов насаждения в общей надземной фитомассе

Возраст, лет	Удельный вес, %			Насаждение
	древостоя	ЖНП	подроста	
20	64,7	35,2	0,1	100
30	72,2	27,7	0,1	100
40	77,8	22,1	0,1	100
50	81,2	18,7	0,1	100
60	83,6	16,3	0,1	100
70	85,3	14,6	0,1	100
80	86,5	13,4	0,1	100
90	87,3	12,6	0,1	100
100	87,8	12,1	0,1	100
110	88,3	11,7	-	100
120	88,5	11,5	-	100

Увеличение доли фитомассы древостоя в общей надземной фитомассе насаждения (от 68 до 94,5%) выявлено также в работе М.П. Шахновича (1982). По данным табл. 6.2 удельный вес фитомассы растений возобновления очень мал и находится практически на одном уровне.

Изложенный выше подход применен нами и для стыковки годичной продукции фитомассы ЖНП и растений возобновления с таблицами надземной фитомассы древостоев В.З. Нагимова (2011). На основе разработанных уравнений (4.13) и (5.11), с учетом характера изменения полноты в таблицах В.З. Нагимова по десятилетиям возраста определены значения годичной продукции ЖНП и растений возобновления. Результаты соответствующих расчетов приведены в табл. 6.3.

Ее данные свидетельствуют, что максимальный вклад в годичную продукцию нижних ярусов растительности вносит ЖНП. Продукция данного компонента насаждения с увеличением возраста закономерно возрастает от 0,520 до 0,779 т/га.

Таблица 6.3 – Запасы годичной продукции нижних ярусов растительности в исследуемых сосняках

Возраст, лет	Годичная продукция, т/га		
	ЖНП	подроста	общая
20	0,520	0,005	0,525
30	0,536	0,05	0,541
40	0,552	0,005	0,557
50	0,574	0,005	0,579
60	0,596	0,005	0,601
70	0,619	0,005	0,624
80	0,648	0,005	0,653
90	0,678	0,005	0,683
100	0,714	0,006	0,720
110	0,743	0,006	0,749
120	0,779	0,006	0,785

Годичная продукция растений возобновления на два порядка ниже продукции ЖНП и практически не изменяется с увеличением возраста древостоев. Причины такого положения изложены выше.

В табл. 6.4 представлены данные о доле годичной продукции в общей надземной фитомассе нижних ярусов растительности.

Таблица 6.4 – Удельный вес годичной продукции в общей фитомассе нижних ярусов растительности

Возраст, лет	Общая фитомасса, т/га	Годичная продукция фитомассы	
		т/га	%
20	5,524	0,525	9,5
30	5,707	0,541	9,5
40	5,887	0,557	9,5
50	6,155	0,579	9,4
60	6,422	0,601	9,4
70	6,690	0,624	9,3
80	7,044	0,653	9,3
90	7,399	0,683	9,2
100	7,840	0,720	9,2
110	8,195	0,749	9,1
120	8,636	0,785	9,1

Выявляется, что этот показатель в исследуемых сосняках достаточно стабилен и изменяется в пределах от 9,1 до 9,5%. Наблюдается его некоторое снижение с увеличением возраста древостоев. Сравнение данных табл. 6.4 с соответствующими материалами, полученными в других лесных формациях, свидетельствует о том, что удельный вес годичной продукции нижних ярусов растительности в сосняках лишайниковых характеризуется сравнительно невысокими значениями. Так, по данным И.Л. Трофимовой в сосняках Среднего Урала этот показатель в зависимости от типов леса составляет от 25,5 до 46,75. Невысокие значения удельного веса годичной продукции в общей фитомассе нижних ярусов растительности в лишайниковых сосняках объясняется видовым составом ЖНП, преобладанием в нем многолетних растений (лишайников, мхов и полкустарничков) и полным отсутствием травянистых (однолетних) растений.

При оценке и прогнозе биосферной роли лесов, в частности, их углеродного бюджета, несомненный интерес представляют данные об удельном весе годичной продукции всех растительных компонентов (древостоя, подроста, подлеска и ЖНП) в общей надземной фитомассе насаждений. К сожалению, в таблицах В.З. Нагимова (2011) нет сведений о годичной продукции древостоев. В этой связи нами для получения целостной картины возрастной динамики годичной продукции фитомассы насаждений, по материалам этого автора были рассчитаны средние периодические приросты фитомассы древостоев. Этот показатель представляет собой изменение запаса фитомассы и не в полной мере соответствует понятию «годичная продукция». Тем не менее он с определенной долей условности позволяет получить целостное представление о годичной продукции фитомассы всего насаждения. Результаты данных исследований представлены в табл. 6.5.

Данные табл. 6.5 свидетельствуют, что годичная продукция фитомассы растительных компонентов насаждения в исследуемых сосняках изменяется в пределах от 0,853 до 1,279 т/га.

Таблица 6.5 – Запасы фитомассы и годичной продукции всех растительных компонентов насаждения в исследуемых сосняках

Возраст, лет	Общая фитомасса, т/га	Годичная продукция фитомассы	
		т/га	%
20	15,642	0,853	5,5
30	20,505	1,009	4,9
40	26,563	1,145	4,3
50	32,781	1,174	3,6
60	39,186	1,215	3,1
70	45,665	1,245	2,7
80	52,160	1,267	2,4
90	58,453	1,277	2,2
100	64,488	1,279	2,0
110	69,971	1,262	1,8
120	74,931	1,237	1,7

Основной вклад в величину данного показателя вносят древостой и ЖНП. Причем в возрасте от 40 до 70 лет продукция древостоя выше, чем нижних ярусов растительности, а в насаждениях до 40-летнего возраста и свыше 70-летнего, она, наоборот, ниже. С увеличением возраста древостоев годичная продукция фитомассы насаждения неуклонно возрастает, достигает максимума в возрасте 90-100 лет, а затем постепенно снижается. Таким образом, возрастная динамика данного показателя передается колоколообразной кривой, точка перегиба которой приходится на указанный выше возраст.

В исследуемом интервале возраста удельный вес годичной продукции всех растительных компонентов (древостоя, подроста и ЖНП) в общей надземной фитомассе насаждения варьирует в диапазоне от 1,7 до 5,5%. Этот показатель в сосняках зеленомошной и разнотравной групп типов леса Среднего Урала в пределах от 1,5 до 1,8% (Трофимова, 2015). Таким образом, удельный вес годичной продукции фитомассы в исследуемых сосняках даже несколько выше, чем в более производительных сосняках Среднего Урала. В первую очередь это объясняется высоким развитием ЖНП на фоне низкой

полноты в лишайниковом типе леса.

В целом, по результатам проведенных исследований составлена таблица биологической продуктивности для лишайниковых сосняков пятого класса бонитета (табл. 6.6).

С учетом методических подходов, использованных при определении годичной продукции фитомассы, данные по этому показателю в табл. 6.6 следует воспринимать и использовать с определенной долей условности.

Таблица 6.6 – Биологическая продуктивность сосняков лишайниковых пятого класса бонитета

Возраст, лет	Фитомасса, т/га				Годичная продукция, т/га			
	древостоя	ЖНП	всходов и подроста	общая	древостоя	ЖНП	всходов и подроста	общая
20	10,118	5,507	0,017	15,642	0,328	0,520	0,005	0,853
30	14,798	5,689	0,018	20,505	0,468	0,536	0,05	1,009
40	20,676	5,869	0,018	26,563	0,588	0,552	0,005	1,145
50	26,626	6,137	0,018	32,781	0,595	0,574	0,005	1,174
60	32,764	6,403	0,019	39,186	0,614	0,596	0,005	1,215
70	38,975	6,671	0,019	45,665	0,621	0,619	0,005	1,245
80	45,116	7,024	0,020	52,160	0,614	0,648	0,005	1,267
90	51,054	7,378	0,021	58,453	0,594	0,678	0,005	1,277
100	56,648	7,818	0,022	64,488	0,559	0,714	0,006	1,279
110	61,776	8,172	0,023	69,971	0,513	0,743	0,006	1,262
120	66,295	8,612	0,024	74,931	0,452	0,779	0,006	1,237

Выводы:

1. Исследуемые сосняки при модальной полноте характеризуются низкой продуктивностью. Общая надземная фитомасса насаждений в абсолютно сухом состоянии изменяется от 15,642 т/га в 20-летнем возрасте до 74,931 – в 120-летнем. Наибольшими запасами фитомассы характеризуется древостой (от 10,118 до 66,295 т/га), а наименьшими растения возобновления (от 0,017 до 0,024 т/га). Фитомасса ЖНП занимает промежуточное положение и имеет в районе исследований сравнительно высокие значения (от 5,507 до 8,612 т/га).

2. Возрастное изменение структуры фитомассы исследуемых насаждений характеризуется закономерным увеличением удельного веса фитомассы древостоя (от 64,7 до 88,5%) при снижении этого показателя ЖНП (от 35,2 до 11,5%). Это связано с особенностями восстановительной динамики ЖНП с преобладанием мохово-лишайникового покрова – относительной стабильностью показателей ЖНП после его восстановления.

3. Максимальный вклад в годовичную продукцию фитомассы нижних ярусов растительности вносит ЖНП. Продукция данного компонента насаждения с увеличением возраста закономерно возрастает от 0,520 до 0,779 т/га. Годичная продукция растений возобновления на два порядка ниже продукции ЖНП и практически не изменяется с увеличением возраста древостоев.

4. Удельный вес годичной продукции в общей надземной фитомассе нижних ярусов растительности достаточно стабилен и изменяется в пределах от 9,1 до 9,5%. Наблюдается его некоторое снижение с увеличением возраста древостоев. Сравнительно невысокие значения этого показателя объясняются видовым составом ЖНП, преобладанием в нем многолетних растений (лишайников, мхов и полукустарничков) и полным отсутствием травянистых (однолетних) растений.

5. Годичная продукция фитомассы растительных компонентов насаждения в исследуемых сосняках изменяется в пределах от 0,853 до 1,279 т/га. Основной вклад в величину данного показателя вносят древостой и ЖНП. Причем в возрасте от 40 до 70 лет продукция древостоя выше, чем нижних ярусов растительности, а в насаждениях до 40-летнего возраста и свыше 70-летнего, она, наоборот, ниже. Возрастная динамика данного показателя передается колоколообразной кривой, точка перегиба которой приходится на возраст 90-100 лет.

6. Удельный вес годичной продукции всех растительных компонентов (древостой, подрост и ЖНП) в общей надземной фитомассе насаждения варьирует в диапазоне от 1,7 до 5,5%. В лишайниковых сосняках значения этого

показателя даже несколько выше, чем в более производительных сосняках. В первую очередь это объясняется высоким развитием ЖНП на фоне низкой полноты в лишайниковом типе леса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В рамках современных критериев лесоправления, направленных на поддержание и улучшение биосферных, социальных и сырьевых функций леса, выполнены разноплановые исследования по оценке пространственной структуры, фитомассы и годичной продукции нижних ярусов растительности в сосняках лишайниковых ХМАО-Югры. Теоретические аспекты работы связаны с изучением особенностей распределения подроста и ЖНП по площади и закономерностей формирования и накопления массы этих растительных компонентов насаждения. Прикладное направление исследований заключается в использовании полученных сведений при составлении нормативов и справочных таблиц для оценки биологической продуктивности лишайниковых сосняков в регионе.

Результаты исследований позволяют сделать следующие обоснованные выводы и обобщения.

Климатогеографические условия район, низкотрофные почвы и частые лесные пожары в сосняках лишайниковых обуславливают формирование ЖНП с весьма ограниченным количеством видов. В исследуемых насаждениях обнаружено девять видов лишайников, два мха и три полукустарничков.

Видовой состав и доминирование видов в конкретных насаждениях в значительной мере определяются стадией восстановительной сукцессии. На ранних этапах сукцессии (при возрасте древостоев и давности последнего пожара до 40-50 лет) в большинстве насаждений доминантами ЖНП выступают лишайники *Cladonia gracilis* (L.), *Cladonia cornuta* (L.), *Cladonia crispata* (Ach.). С увеличением продолжительности сукцессионного периода (примерно до 80 лет) в составе ЖНП возрастает доля других лишайников: *Cladonia mitis*, *Cladonia uncialis* и *Cladonia arbuscula*. В насаждениях с большей продолжи-

тельностью сукцессионного периода ЖНП в основном образован лишайниками *Cladonia rangiferina*, *Cladonia arbuscula* и *Cladonia stellaris*, участие других лишайников в этот период значительно меньше.

Изменчивость высоты мохово-лишайникового яруса (среднее значение коэффициента вариации – 23,7%) и фитомассы ЖНП (26,4%) соответствует повышенному уровню (по Мамаеву, 1970). Средняя высота яруса изменяется в достаточно широком диапазоне (от 1,7 до 7,5 см) и зависит в основном от полноты насаждений и продолжительности восстановительной сукцессии. Среднее значение свежесрезанной фитомассы на 1 м² в зависимости от этих показателей изменяется от 324 до 2416 г. Достижение 10-процентной точности с вероятностью 0,95 и 5-процентной точности с вероятностью 0,67 при определении средней высоты мохово-лишайникового покрова обеспечивается случайной выборкой из 23 измеренных высот, а при определении фитомассы ЖНП – закладкой 28 учетных площадок. Наблюдается значительная неоднородность распределения массы ЖНП по площади при достаточно однородном распределении высоты мохово-лишайникового покрова. Это объясняется зависимостью массы ЖНП от большего числа факторов: видового состава, участия полукустарничков, плотности и влажности ЖНП.

Запасы фитомассы ЖНП в исследуемых сосняках колеблются в значительных пределах: от 3235 до 24156 кг/га в свежесрезанном состоянии и от 1958 до 8300 кг/га – в абсолютно сухом. В формировании фитомассы ЖНП основную роль играют лишайники. Их доля в абсолютно сухом состоянии в среднем составляет 89,8%. Второе место по запасам занимают кустарнички (8,3%), третье – мхи (1,9%). Высокая изменчивость запасов фитомассы ЖНП связана с таксационными характеристиками насаждения и давностью пожара. Наиболее существенными факторами, определяющими накопление фитомассы ЖНП являются полнота древостоев ($R^2 = 0,384$) и продолжительность сукцессионного периода ($R^2 = 0,353$). Эти показатели не коррелированы между собой, корректно включаются в уравнение множественной регрессии и вместе

объясняют 69,2% варьирования запаса фитомассы ЖНП. Полнота древостоев и продолжительность сукцессионного периода являются ведущими факторами и при оценке годичной продукции фитомассы ЖНП. Они вместе объясняют 67,5% варьирования прироста. В исследуемых сосняках при полноте древостоев от 0,3 до 1,0 и продолжительности сукцессионного периода от 10 до 120 лет запас фитомассы ЖНП может варьировать от 0,746 до 11,636 т/га, а годичной продукции – 0,146 до 1,015 т/га. Оба этих показателя закономерно возрастают при одинаковых значениях полноты с увеличением продолжительности сукцессионного периода, а при одинаковой продолжительности сукцессионного периода - с уменьшением полноты.

Запасы фитомассы мохово-лишайникового покрова и ЖНП в целом очень тесно связаны со средней высотой мохово-лишайникового покрова ($R^2 = 0,920-0,951$). Это позволяет разработать нормативы, с помощью которых можно с использованием высоты мохово-лишайникового покрова корректно определить его запас, а также общий запас ЖНП как в свежесрезанном, так и абсолютно сухом состояниях.

В исследуемых сосняках общее количество всходов и подроста варьирует в очень широких пределах (от 3,5 до 77,5 тыс. экз./ га), что связано с влиянием большого числа факторов на возобновление леса под пологом древостоев (характеристик древостоя и ЖНП, давности пожара и т.д.). На всех ПП, за исключением одной, лесовозобновление представлено исключительно сосной. В среднем удельный вес всходов сосны составляет 55,6%, растений в возрасте от 3 до 5 лет – 30,4, а в возрасте от 6 лет и старше – всего 14%. Подавляющее количество растений имеет возраст до 10 лет.

Темпы роста подроста по диаметру и высоте очень низкие и указывают на его высокую угнетенность. На всех объектах исследования подрост по высоте относится к категории «мелкий». Максимальная его высота в исследуемых сосняках составляет всего 35,9 см, причем подрост высотой более 20 см встречается в очень малом количестве. Результаты исследований позволяют

сделать заключение, что угнетенность подростка является характерной чертой лишайниковых сосняков.

Средний возраст всех растений возобновления в исследуемых сосняках изменяется в диапазоне от 1,2 до 6,5 лет, а отдельно подростка – от 3,1 до 8,3 лет. На большинстве объектов изменчивость возраста по всем растениям возобновления и отдельно по подросту соответствует очень высокому уровню. Среднее значение коэффициента вариации возраста всех растений составляет 66,1%, а подростка – 39,3%. Средняя высота всех растений возобновления на исследуемых объектах изменяется в диапазоне от 1,97 до 8,22 см, а отдельно подростка – от 3,31 до 8,76 см. Изменчивость высоты растений ниже, чем возраста, и в большинстве случаев соответствует высокому уровню. Среднее значение коэффициента вариации высоты всех растений составляет 54,8%, а подростка – 38,1%. Достижение 10-процентной точности с вероятностью 0,95 и 5-процентной с вероятностью 0,67 при определении среднего возраста подростка обеспечивает случайная выборка из 62 случайно отобранных растений, а при установлении средней высоты – из 58 растений.

Распределение по территории всех растений возобновления (всходы+подрост), а также подростка на большинстве ПП носит контагиозный (групповой) характер. Проявляется тенденция повышения равномерности размещения растений с повышением их возраста. Можно предположить, что это происходит из-за выпадения отставших в росте экземпляров, которые наиболее интенсивно накапливаются в местах сгущения растений.

Превалирование в исследуемых сосняках чрезвычайно угнетенного и мелкого подростка обуславливает их низкие запасы. Фитомасса растений возобновления существенно (на два порядка) меньше запасов ЖНП. Существенное превышение фитомассы ЖНП над фитомассой подростка в сосняках лишайниковых является их еще одной характерной особенностью.

В то же время наблюдается высокое варьирование общей надземной фитомассы всходов и подростка по ПП: от 2,5 до 85,15 кг/га в свежесрезанном

состоянии и от 1,0 до 39,17 кг/га – а в абсолютно сухом. Доля фитомассы хвои в общей надземной фитомассе растений возобновления варьирует по объектам исследований в диапазоне от 28,5 до 55,0%. Она закономерно уменьшается с увеличением возраста растений.

Высокая изменчивость запасов фитомассы растений возобновления связана с таксационными характеристиками насаждения и давностью пожара. Наиболее существенными факторами, определяющими накопление и общей фитомассы растений и фитомассы их хвои, как и в случае с ЖНП, являются полнота древостоев ($R^2 = 0,644-0,688$) и продолжительность беспожарного периода ($R^2 = 0,486-0,491$). Причем связь фитомассы по направленности с первым показателем обратная, а со вторым – прямая. Эти два показателя в уравнении множественной регрессии вместе объясняют 79,0% варьирования общей фитомассы растений и 82,2% – фитомассы их хвои.

Полнота древостоев и длительность беспожарного периода являются также основными факторами, определяющими величину годичной продукции фитомассы растений возобновления. Связи этих показателей с годичной продукцией по направленности и тесноте очень близки к связям с фитомассой растений. В двухфакторных уравнениях полнота древостоев и длительность беспожарного периода вместе объясняют 73,2% варьирования общей годичной продукции растений и 71,4% – продукции их хвои.

8. В исследуемых сосняках при полноте древостоев от 0,3 до 1,0 и продолжительности беспожарного периода от 10 до 130 лет запасы общей абсолютно сухой надземной фитомассы растений возобновления могут варьировать от 2,26 до 39,67 кг/га, а годичной продукции – в пределах от 0,493 до 10,837 кг/га. Оба этих показателя закономерно возрастают при одинаковых значениях полноты с увеличением беспожарного периода, а при одинаковой длительности беспожарного периода - с уменьшением полноты.

Наблюдается зависимость фитомассы растений возобновления от высоты ЖНП. При минимальных и максимальных значениях высоты фитомасса меньше, чем при средних.

После стыковки наших данных по нижним ярусам растительности с опубликованными данными по фитомассе древостоев получены следующие результаты.

Исследуемые сосняки при модальной полноте характеризуются низкой продуктивностью. Общая надземная фитомасса насаждений в абсолютно сухом состоянии изменяется от 15,642 т/га в 20-летнем возрасте до 74,931 – в 120-летнем. Наибольшими запасами фитомассы характеризуется древостой (от 10,118 до 66,295 т/га), а наименьшими растения возобновления (от 0,017 до 0,024 т/га). Фитомасса ЖНП занимает промежуточное положение и имеет в районе исследований сравнительно высокие значения (от 5,507 до 8,612 т/га).

Возрастное изменение структуры фитомассы исследуемых насаждений характеризуется закономерным увеличением удельного веса фитомассы древостоя (от 64,7 до 88,5%) при снижении этого показателя ЖНП (от 35,2 до 11,5%). Это связано с особенностями восстановительной динамики ЖНП с преобладанием мохово-лишайникового покрова – относительной стабильностью показателей ЖНП после его восстановления.

Максимальный вклад в годовую продукцию фитомассы нижних ярусов растительности вносит ЖНП. Продукция данного компонента насаждения с увеличением возраста закономерно возрастает от 0,520 до 0,779 т/га. Годичная продукция растений возобновления на два порядка ниже продукции ЖНП и практически не изменяется с увеличением возраста древостоев.

Удельный вес годичной продукции в общей надземной фитомассе нижних ярусов растительности достаточно стабилен и изменяется в пределах от 9,1 до 9,5%. Наблюдается его некоторое снижение с увеличением возраста древостоев. Сравнительно невысокие значения этого показателя объясняются ви-

довым составом ЖНП, преобладанием в нем многолетних растений (лишайников, мхов и полукустарничков) и полным отсутствием травянистых (однолетних) растений.

Годичная продукция фитомассы всех растительных компонентов насаждения в исследуемых сосняках изменяется в пределах от 0,853 до 1,279 т/га. Основной вклад в величину данного показателя вносят древостой и ЖНП. Причем в возрасте от 40 до 70 лет продукция древостоя выше, чем нижних ярусов растительности, а в насаждениях до 40-летнего возраста и свыше 70-летнего, она, наоборот, ниже. Возрастная динамика данного показателя передается колоколообразной кривой, точка перегиба которой приходится на возраст 90-100 лет. В целом, несмотря на то, что по удельному весу фитомассы нижние яруса растительности значительно уступают древостою, они вносят существенный вклад в общую годовую продукцию насаждения. В формировании этого показателя участие нижних ярусов растительности и древостоя находится примерно на одном уровне.

Удельный вес годичной продукции всех растительных компонентов (древостоя, подроста и ЖНП) в общей надземной фитомассе насаждения варьирует в диапазоне от 1,7 до 5,5%. В лишайниковых сосняках значения этого показателя даже несколько выше, чем в более производительных сосняках. В первую очередь это объясняется высоким развитием ЖНП на фоне низкой полноты в лишайниковом типе леса.

На основе проведенных исследований подготовлены и рекомендуются к использованию при оценочных работах следующие нормативно- справочные материалы:

-уравнение и таблица для оценки абсолютно сухой фитомассы ЖНП в зависимости от полноты древостоев и продолжительности восстановительной сукцессии;

-уравнение и таблица для оценки годичной продукции фитомассы ЖНП в зависимости от полноты древостоев и продолжительности восстановительной сукцессии;

-уравнение и таблица для оценки абсолютно сухой фитомассы растений возобновления в зависимости от полноты древостоев и продолжительности беспожарного периода;

-уравнение и таблица для оценки абсолютно сухой фитомассы хвой растений возобновления в зависимости от полноты древостоев и продолжительности беспожарного периода;

-уравнение и таблица для оценки годичной продукции фитомассы растений возобновления в зависимости от полноты древостоев и беспожарного периода;

-уравнение и таблица для оценки годичной продукции фитомассы хвой растений возобновления в зависимости от полноты древостоев и беспожарного периода;

-уравнения и таблицы для оценки абсолютно сухой фитомассы ЖНП на основе средней высоты мохово-лишайникового покрова;

-данные по объемам выборки, обеспечивающих корректные результаты при оценке характеристик ЖНП и растений возобновления;

-таблицы биологической продуктивности сосняков лишайниковых при модальных значениях полноты.

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Абдульманова, С.Ю. Закономерности прироста кустистых лишайников в градиентах среды: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Абдульманова Светлана Юрисовна. – Екатеринбург, 2015. – 21 с.

Абдульманова, С.Ю. Соотношение прироста по высоте и по биомассе у кустистых лишайников / С.Ю. Абдульманова, С.Н. Эктова // Известия Самарского научного центра АН. Биологические ресурсы: флора. т. 15. – 2013. – №3-2. – С. 688-691.

Алексеев, В.И. Таблицы массы фракций деревьев главных лесообразующих пород: сосны, ели, березы и осины / В.И. Алексеев, А.И. Уткин // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. – М.: Наука, 1982. – С. 237-240.

Андреяшкина, Н.И. Продуктивность кустарниковых, кустарничковых и травяных сообществ лесотундры: методика ее оценки / Н.И. Андреяшкина, П.Л. Горчаковский // Экология. – 1972. – №3. – С. 5-12.

Артемьева, И.Н. Влажность фракций надземной фитомассы деревьев сосны / И.Н. Артемьева, В.З. Нагимов, З.Я. Нагимов // Научное творчество молодежи – лесному комплексу России: матер. 4 Всерос. науч.-техн. конф. – Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2010. – Ч.1. – С. 8-11.

Аткин, А.С. Фитомасса и обмен веществ в сосновых лесах / А.С. Аткин. – Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1984. – 135 с.

Аткин, А. С. Состав и продуктивность сосновых лесов Приангарья / А.С. Аткин, Л.И. Аткина // Структура и рост древостоев Сибири. – 1993. – С. 27-55.

Аткин, А.С. Закономерности формирования органической массы в лесных сообществах: автореф. дис. ... д-ра. с.-х. наук: 06.03.03 / Аткин Александр Семенович. – Екатеринбург, 1994. – 40 с.

Аткина, Л.И. Географо-лесотипологические закономерности структуры и запаса почвенного покрова таежных лесов: автореф. дис. ... д-ра. с.-х. наук: 06.03.03 / Аткина Людмила Ивановна. – Екатеринбург, 2000. – 37 с.

Бабич, Н.А. Фитомасса культур сосны и ели в Европейской части России / Н.А. Бабич, М.Д. Мерзленко, И.В. Евдокимов. – Архангельск: 2004. – 112 с.

Бакаева, З.М. Оценка бюджета углерода лесов Ингушетии по данным актуализации учета лесного фонда / З.М. Бакаева, Д.Г. Замолодчиков // Лесоведение. – 2008. – №3. – С. 66- 70.

Баккал, И.Ю. Динамика восстановления основных компонентов бореальных сосновых лесов после пожара / И.Ю. Баккал, В.В. Горшков, Н.И. Ставрова // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. – 2005. – С. 271-281.

Бачурина, С.В. Влияние рубок обновления в сосняках на видовой состав и надземную фитомассу живого напочвенного покрова / С.В. Бачурина, С.В. Залесов, Е.П. Платонов // Аграрный вестник Урала. – 2015. – №(1)143. – С. 54-58.

Безкорвайная, И.Н. Пирогенная трансформация почв сосняков средней тайги Красноярского края / И.Н. Безкорвайная, Г.Н. Иванова, Н.А. Тарасов, Н.Д. Сорокин, А.В. Богородская, В.А. Иванов, С.Г. Коначард, Д.Д. Макрае // Сибирский лесной журнал. – 2005. – №1. – С. 143-152.

Белов, С.В. Лесоводство: учеб. пособие для ВУЗов / С.В. Белов. – М.: Лесн. пром-ть, 1983. – 352 с.

Биржов, А.В. Формирование надземной фитомассы культур сосны в суборевых лесорастительных условиях района хвойно-широколиственных (смешанных) лесов (на примере Брянского лесного массива): автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01 / Биржов Андрей Владимирович. – Брянск, 2009. – 20 с.

Бобкова, К.С. Содержание углерода и калорийность органического вещества в лесных экосистемах Севера / К.С. Бобкова, В.В. Тужилкина // Экология. – 2001. – №1. – С. 69-71.

Бобкова, К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока / К.С. Бобкова. – Ленинград: Наука, 1987. – 156 с.

Бобкова, Л.В. Влияние низовых пожаров на состояние и возобновление сосны обыкновенной в Приобском левобережном районе Алтая: автореф. дис.

... канд. с.-х. наук: 06.03.03 / Бобкова Людмила Викторовна. – Красноярск, 2006. – 18 с.

Бобровский, М.В. Влияние традиционного природопользования на разнообразии лесных экосистем европейской России / М.В. Бобровский // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы III Всероссийской научн. конф. – Йошкар-Ола; Пущино: Мар. гос. ун-т, 2008. – С. 16-17.

Вавер, О.Ю. Анализ ресурсного потенциала формирования региональной территориальной рекреационной системы Ханты-Мансийского автономного округа - Югры / О.Ю. Вавер // Вестник Нижневартковского государственного университета. – 2009. – №4. – С. 23-40.

Ваганов, Е.А. История климата и частота пожаров центральной части Красноярского края. Климатические условия сезона роста и распределение пожаров сезоне / Е.А. Ваганов, М.К. Арбатская // Сибирский экологический журнал. – 1996. – Т 3. – №1. – С. 9-18.

Ватковский, О.С. Фитомасса солонцовых дубрав / О.С. Ватковский // Лесоведение. – 1969. – №1. – С. 90-95.

Вайс, А.А. Научные основы оценки горизонтальной структуры древостоев для повышения их устойчивости и продуктивности (на примере насаждений Западной и Восточной Сибири): автореф. дис. ... д-ра. с.-х. наук: 06.03.02 / Вайс Андрей Андреевич. – Красноярск, 2014. – 34 с.

Вараксин, Г.С. Биологическая продуктивность еловых культур в Средней Сибири / Г.С. Вараксин, В.И. Поляков, М.А. Люминарская // Лесная таксация и лесоустройство. – 2006. – №1(36). – С. 24 - 28.

Вараксин, Г.С. Биологическая продуктивность сосны обыкновенной в Средней Сибири / Г.С. Вараксин, В.И. Поляков, М.А. Люминарская // Лесоведение. – 2008. – №3. – С. 14 -19.

Василевич, В.И. Современная фитоценология / В.И. Василевич // Геоботаника. XIII Съезд Русского ботанического общества (Тольятти, 16-22 сентября 2013). – Тольятти, 2013. – С. 174-176.

Ведрова, Э.Ф. Структура органического вещества северотаежных экосистем Средней Сибири / Э.Ф.Ведрова, Ф.И. Плешиков, В.Я. Каплунов // Лесоведение. – 2002. – №6. – С. 3-12.

Власова, Н.А. Фитомасса и пространственное распределение живого напочвенного покрова сосняков зеленомошной группы типов леса Марийского Заволжья: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Власова Наталия Александровна. – Йошкар-Ола, 2007. – 26 с.

Габеев В.Н. Биологическая продуктивность лесов Приобья / В.Н. Габеев. – Новосибирск: Наука, 1976. – 171 с.

Гордина, Н.П. Пространственная структура и продуктивность сосняков Нижнего Енисея // Н.П. Гордина. – Красноярск: из-во Красноярского ун-та, 1985. – 128 с.

Гончарова, И.А. Изменчивость годичного прироста и чистой продукции зеленого мха в тундровых редколесьях Западного Таймыра / И.А. Гончарова // Лесоведение. – 2008. – №3. – С. 76-78.

Горбатенко, В.И. К вопросу о составлении таблиц веса кроны и хвои / В.И. Горбатенко, В.В. Протопопов // Лесной журнал. – 1971. – №3. – С. 25-27.

Горшков, В.В. Принципы и методы анализа давности и периодичности пожаров / В.В. Горшков // Методы изучения лесных сообществ. – СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. – С. 201-213.

Горшков, В.В. Особенности послепожарной восстановительной динамики сообществ с доминированием лишайников / В.В. Горшков, И.Ю. Баккал // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т.14. – № 1(5). – С. 1223-1227.

Грабарник, П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход / П.Я. Грабарник // Лесоведение. – 2010. – №2. – С. 77-85.

Грейг-Смит, П. Количественная экология растений / П. Грейг-Смит. – Москва: Мир, 1967. – 359 с.

Дворецкий, М.Л. Пособие по вариационной статистике (для лесохозяйственников) // М.Л. Дворецкий. – Москва: Лесн. Промышленность, 1971. – 104 с.

Дылис, Н.В. Изучение высшей растительности как компонента биогеоценоза / Н.В. Дылис, В.Г. Карпов, Ю.Л. Цельникер // Программа и методика биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1974. – С. 68-109.

Дылис, Н.В. Основы биогеоценологии: учеб. пособие для географ. специальностей ун-тов / Н.В. Дылис. – Москва: изд-во МГУ, 1978. – 152 с.

Железников, Ю.Ф. Формирование продуктивности фитомассы в дубняках Южного Приморья в различных фитоценологических условиях: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03 / Железников Юрий Федорович. – Екатеринбург, 1982. – 22 с.

Загидуллина, А.Т. Пространственная организация ценопопуляций *Pinus sylvestris* на вырубках разной давности / А.Т. Загидуллина // Ботанический журнал. – 2001. – №4. – С. 86-96.

Загидуллина, А.Т. Пространственная структура, динамика и продуктивность лишайнико-зеленомошных сосняков (Карельский лесной район): автореф. дис. ... канд. биолог. наук: 1.5.15 / Загидуллина Асия Тагировна. – Санкт-Петербург, 2021. – 21 с.

Загреев, В.В. Общесоюзные нормативы для таксации лесов / В.В. Загреев, В.И. Сухих, А.З. Швиденко, Н.Н. Гусев, А.Г. Мошкалев. – Москва: Колос, 1992. – 495 с.

Залесов, С.В. Лесная пирология: учебник. / С.В. Залесов. – 4-е изд. перераб. и доп. – Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2021. – 396 с.

Замолодчиков, Д.Г. Оценка и прогноз углеродного бюджета лесов Вологодской области по канадской модели СВМ-CFS / Д.Г. Замолодчиков, В.И. Грабовский, Г.Н. Коровин, В.А. Курц // Лесоведение. – 2008. – №6. – С. 3 -14.

Заугольнова, Л.Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве / Л.Б. Заугольнова // Ботанический журнал. – 1976. – Т. 61, №2. – С. 187-196.

Заугольнова, Л.Б. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-Террасового заповедника) / Л.Б. Заугольнова // Ботанический журнал. – 1999. – Т.84, №8. – С.42-56.

Злобин, Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю.А. Злобин. – Казань, 1989. – 146 с.

Иванова, Г.А. Пожары в сосновых лесах Средней Сибири / Г.А. Иванова, А.В. Иванов. – Новосибирск: Наука, 2015. – 240 с.

Иванова, Г.А. Постпирогенная трансформация основных компонентов сосняков Средней Сибири / Г.А. Иванова, С.В. Жила, В.А. Иванов, Н.М. Ковалева, Е.А. Кукавская // Сибирский лесной журнал. – 2018. – №3. – С. 30-40.

Иванова, Н.С. Оценка динамики участия семейств в общей продуктивности травяно-кустарничкового яруса в процессе восстановительно-возрастных смен древостоев западных низкогорий Южного Урала / Н.С. Иванова // Лесная таксация и лесоустройство. – 2005. – №2(35). – С. 64-68.

Иванчиков, А.А. Биологическая и хозяйственная продуктивность сосняков Карелии / А.А. Иванчиков // Лесные растительные ресурсы Южной Карелии. – Петрозаводск, 1971. – С. 78-85.

Иванчиков, А.А. Фитомасса сосняков Карелии и ее изменение с возрастом древостоев / А.А. Иванчиков // Лесные растительные ресурсы Карелии. – Петрозаводск, КФ АН СССР, 1974. – С. 37-51.

Ильюшенко, А.Ф. Первичная продукция березняков Рыбинского района Ярославской области / А.Ф. Ильюшенко // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. – М.: Наука, 1982. – С. 73-98.

Исаков, А.Т. Процесс естественного возобновления ели Шренка в Прииссюккулье: автореф. дис. ... канд. биолог. наук: 06.03.02 / Исаков Азамат Турганбекович. – Красноярск, 2012. – 19 с.

Каволюнене, Д.К. Типы размещения деревьев на свете закономерностей роста древостоев / Д.К. Каволюнене // Закономерности роста и производительности древостоев. Тезисы докладов научной конференции. – 1985. – С. 40- 42.

Казанкин, А.А. Фитомасса и органический углерод культур сосны Республики Марий Эл: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Казанкин Андрей Александрович. – Йошкар-Ола, 2002. – 18 с.

Казимиров, Н.И. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах европейского Севера // Н.И. Казимиров, А.Д. Волков, С.С. Зябченко, А.А. Иванчиков, Р.М. Морозова. – Ленинград: Наука, 1977. – 304 с.

Казимиров, Н.И. Экологическая продуктивность сосновых лесов (математическая модель) / Н.И. Казимиров. – Петрозаводск, 1995. – 132 с.

Каипатов, В.С. Пирогенные сукцессии почвенного покрова сухих сосняков на песках / В.С. Каипатов, Ю.И. Самойлов // Вестник СПбГУ. – 1995. – Вып. 4(№ 24). – С. 58-67.

Капустинскаяйте, Т.К. Таблицы для определения листовой поверхности и веса различных частей дерева в лесных фитоценозах: методические рекомендации / Т.К. Капустинскаяйте, Ю.Ю. Русецкас. – Каунас: Лит НИИЛХ, 1982. – 11 с.

Киотский протокол к рамочной конвенции Организации объединенных наций об изменении климата. – ООН, 1997. – 27 с.

Кнорре, А.А., Особенности роста и годовичная продукция *Hylacomium splendens* (Hylacomiaceae) в северных экосистемах / А.А. Кнорре, Е.А. Ваганов // Раст. ресурсы. – 2005. – Вып. 4. – С. 12-21.

Кобак, К.И. Биотические компоненты углеродного цикла / К.И. Кобак. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1988. – 248 с.

Ковязин, В.Ф. Горизонтальная структура фитоценозов курортного лесопарка Санкт-Петербурга в условиях интенсивной рекреационной нагрузки / В.Ф. Ковязин, Т.Х.Л. Фам // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической Академии. – 2018. – С.127-139.

Коробкин, В.И. Экология: учебник для ВУЗов / В.И. Коробкин, Л.В. Передельский. – Ростов-на-Дону: Феникс, 2005. – 575 с.

Корчагин, А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожаров на Европейском Севере / А.А. Корчагин // Труды БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. – 1954. – Вып. 9. – С. 76-149.

Косых, Н.П. Структура растительного вещества в лесо-болотных экосистемах Средней тайги Западной Сибири / Н.П. Косых, И.Д. Махатков // Вестник ТГПУ. – 2008. – Вып. 4(78). – С. 77-80.

Кошурникова, Н.Н. Продукция мохового яруса в темно-хвойных лесах Кеть-Чулымского междуречья / Н.Н. Кошурникова, А.В. Панов, А.О. Гаек // Лесоведение. – 2008. – №3. – С. 70-75.

Крамаренко, С.С. Методы оценки абсолютной плотности и пространственной структуры популяции: Практикум по математическим методам в экологии / С.С. Крамаренко // Электронный журнал Jahrbuch für EcoAnalytic und EcoPatologic. – 2004. – Вып. 1.

Крепкий, И.С. Корневые системы сосны в лесных культурах бора Аман-Карагай Кустанайской области / И.С. Крепкий // Лесные экосистемы в условиях континентального климата. – Красноярск: Из-во Красноярского ун-та, 1987. – С. 105-110.

Кудрявцев, В.А. Количественная динамика углеродных пулов в еловой экосистеме / В.А. Кудрявцев // Лесное хозяйство. – 2013. – №1. – С. 30-31.

Кузнецов, М.А. Потоки органического углерода в системе почва-фитоценоз ельника чернично-сфагнового средней тайги республики Коми / М.А. Кузнецов, К.С. Бобкова // Экология. – 2014. – №5. – С. 338-345.

Кузьмичев, В.В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели // В.В. Кузьмичев. – Новосибирск: Наука, 2013. – 208 с.

Кулагина, М.А. Биологическая продуктивность сосняков и круговорот макроэлементов / М.А. Кулагина // Продуктивность сосновых лесов. – М.: Наука, 1978. – С. 90-178.

Курбанов, Э.А. Бюджет углерода сосновых экосистем Волго-Вятского района / Э.А. Курбанов. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2002. – 254 с.

Курбанов, Э.А. Углерододепонирующие насаждения Киотского протокола // Э.А. Курбанов. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007 – 184 с.

Кутявин, И.Н. Структура, рост и продуктивность древостоев коренных сосновых лесов бассейна верхней Печоры: автореф. дис. канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Кутявин Иван Николаевич. – Сыктывкар, 2013. – 24 с.

Кутявин, И.Н. Биологическая продуктивность сосновых фитоценозов Северного Приуралья (Республика Коми) / И.Н. Кутявин, К.С. Бобкова // Лесоведение. – 2017. – № 1. – С. 3-16.

Кутявин, И.Н. Сосновые леса Северного Приуралья: строение, рост, продуктивность / И.Н. Кутявин. – Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2018. – 176 с.

Кучеров, И.Б. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги европейской России / И.Б. Кучеров, А.А. Зверев // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2012. – №3(19). – С. 46-80.

Леринк, Б. Климатически оптимизированное ведение лесного хозяйства в России и потенциальные выгоды от смягчения последствий изменения климата / Б. Леринк, М. Хассегава, А. Крышень, А. Ковалев, Э. Курбанов, Г-Я. Набуурс, С. Мошников, П-Й. Веркерк // Что нам может сказать наука. Леса России и изменение климата. – 2020. – Вып. 11. – С. 73-106.

Лесоустроительная инструкция: утверждена приказом Минприроды России от 29 марта 2018 года № 122: зарегистрирована в Министерстве юстиции Российской Федерации 20 апреля 2018 года, регистрационный № 50859. – URL: <http://docs.cntd.ru/document/542621790>.

Листов, А.А. Боры беломошники / А.А. Листов. – Москва: Агропромиздат, 1986. – 181 с.

Луганский, Н.А. Лесоведение: учебное пособие / Н.А. Луганский, С.В. Залесов, В.Н. Луганский. – Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2010. – 432 с.

Луганский, Н.А. Структура и динамика сосновых древостоев на Среднем Урале // Н.А. Луганский, З.Я. Нагимов. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1994. – 140 с.

Лыткина, Л.П. Лесовосстановление на гарях Лено-Амгинского междуречья: Центральная Якутия // Л.П. Лыткина. – Новосибирск: Наука, 2010. – 118 с.

Магомедова, М.А. Напочвенные лишайники Полярного Урала и их кормовое значение для северного оленя / М.А. Магомедова // Научный вестник. Биологические ресурсы Полярного Урала. – 2002. – Вып. 10. – С. 90 - 96.

Магомедова, М.А. Растительность / М.А. Магомедова, Л.М. Морозова // Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа. – Екатеринбург: Аэрокосмозкология, 1997. – С. 11-99.

Макулов, Ф.Т. Ход роста и биопродукционные показатели лесных культур сосны обыкновенной в условиях Предуралья автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Макулов Фидан Тимергалиевич. – Уфа, 2016. – 19 с.

Маленко, А.А. Рост и продуктивность искусственных насаждений в ленточных борах Западной Сибири: автореф. дис. ... д-ра. с.-х. наук: 06.03.02 / Маленко Александр Анатольевич. – Екатеринбург, 2012. – 40 с.

Маленко, А.А. Разногустотные культуры сосны в ленточных борах Алтайского края: фитомасса и ошибки ее определения / А.А. Маленко, В.А. Усольцев // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2009. – №8. – С. 48-54.

Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев. – Москва: Наука, 1973. – 284 с.

Мамонов, Д.Н. Структура и динамика фитомассы сосняков Иркутской области: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 03.00.16; 06.03.03 / Мамонов Дмитрий Николаевич. – Воронеж, 1991. – 24 с.

Марков, М.В. Популяционная биология растений: учебное пособие / М.В. Марков. – Москва, 2012. – 388 с.

Маслаков, Е.Л. Эколого-ценотические факторы возобновления и формирования (организации) насаждений сосны: автореф. дис. ... д-ра. биолог. наук: 03.00.16 / Маслаков Евгений Лукич. – Свердловск, 1981. – 51 с.

Матвеев, П.М. Последствия пожаров в лиственничных биогеоценозах на многолетней мерзлоте / П.М. Матвеев. – Красноярск: СибГТУ, 2006. – 268 с.

Матвеева, Т.А. Роль пожаров в возобновлении светлохвойных лесов северо-западной части Восточного Саяна: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03 / Матвеева Татьяна Алексеевна. – Красноярск, 2007. – 19 с.

Мелехов, И.С. Влияние пожаров на лес / И.С. Мелехов. – Москва; Ленинград: Гослесбумиздат, 1948. – 126 с.

Мелехов, И.С. Лесоведение: учебник для ВУЗов / И.С. Мелехов. – Москва: Лесн. пром-ть, 1980. – 408 с.

Мельникова, И.В. Элементы биологической продуктивности сосняков Среднего Урала: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03 / Мельникова Ирина Владимировна. – Екатеринбург, 1993. – 22 с.

Миркин, Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии / Б.М. Миркин. – Москва: Наука, 1985. – 136 с.

Миркин, Б.М. Фитоценология. Принципы и методы / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг. – Москва, 1979. – 212 с.

Молчанов, А.А. Запасы хвой в древостоях различного возраста / А.А. Молчанов // Докл. АН СССР. – 1949. – Т.67, №5. – С. 909-912.

Молчанов, А.А. Круговорот органического вещества в процессе роста сосняка черничника / А.А. Молчанов // Сообщения лабор. лесовед. – 1961. – №5. – С. 3-13.

Молчанов, А.А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон / А.А. Молчанов. – Москва: Наука, 1971. – 276 с.

Нагимов, В.З. Рост и надземная фитомасса древостоев сосняка лишайникового в подзоне северной тайги Тюменской области: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Нагимов Валерий Зуфарович. – Екатеринбург, 2011. – 23 с.

Нагимов, В.З. Структура надземной фитомассы сосновых древостоев в лишайниковом типе леса / В.З. Нагимов, И.Н. Артемьева // Научное творчество молодежи - лесному комплексу России: материалы 1V Всерос. науч.-техн. конф. – Екатеринбург, 2008. – Ч.2. – С. 244-247.

Нагимов, В.З. Особенности формирования надземной фитомассы сосновых насаждений лишайникового типа леса / В.З. Нагимов, И.Н. Артемьева, Н.А. Луганский, З.Я. Нагимов // Леса России и хозяйство в них, – 2009. – Вып. 2(32). – С. 3-9.

Нагимов, В.З. Зависимость запасов фракций надземной фитомассы сосновых древостоев от таксационных показателей / В.З. Нагимов, И.Н. Артемьева // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность, мониторинг и адаптационные технологии: материалы м/н. конф. – Йошкар-Ола, МарГТУ, 2010. – С. 218-222.

Нагимов, З.Я. Закономерности строения и роста сосновых древостоев и особенности рубок ухода в них на Среднем Урале: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: спец.: 06.03.03 / Нагимов Зуфар Ягфарович. – Свердловск, 1984. – 20 с.

Нагимов, З.Я. Закономерности роста и формирования надземной фитомассы сосновых древостоев: автореф. дис. ... д-ра. с.-х. наук: 06.03.03 / Нагимов Зуфар Ягфарович. – Екатеринбург, 2000. – 40 с.

Нагимов, З.Я. Структура и динамика фитомассы сосновых древостоев лишайникового типа леса / З.Я. Нагимов, И.Н. Артемьева, В.З. Нагимов // Лесной журнал. – 2012. – №5. – С. 60-66.

Нагимов, З.Я. Оценка рангового положения деревьев в древостое при исследовании их фитомассы / З.Я. Нагимов, И.Н. Артемьева, И.В. Шевелина, В.З. Нагимов // Научный журнал Успехи современного естествознания. – 2021. – №7. – С. 20-25. DOI: 10.17513 / use. 37657.

Нагимов, З.Я. Ход роста сосновых древостоев в лишайниковом типе леса / З.Я. Нагимов, В.З. Нагимов, И.Н. Артемьева // Лесной журнал. – 2010. – №5. – С. 7-12.

Нагимов, З.Я. Таксация леса: учебное пособие / З.Я. Нагимов, И.Ф. Коростелев, И.В. Шевелина. – Екатеринбург: РИС Урал. гос. лесотехн. ун-та, 2013. – 300 с.

Ненашев Н.С. Структура фитомассы и ее годичный прирост в культурах сосны (на примере омской лесостепи и тургайской степи): автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02; 06.03.03 / Ненашев Николай Сергеевич. – Екатеринбург, 2005. – 22 с.

Нурпеисов, Х.Н. Закономерности накопления фитомассы в сосновых насаждениях Прииртышья и методы ее учета по элементам: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03 / Нурпеисов Хаиржан Науанович. – Алма-Ата, 1986. – 21 с.

Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. – Москва: Мир, 1986. – Т 2. – 376 с.

Онучин, А.А. Фитомасса крон и хвои кедровых и пихтовых древостоев Хамар-Дабана / А.А. Онучин // Строение, рост и инвентаризация лесонасаждений. – Красноярск: ИЛиД, 1985. – С. 78-86.

Онучин А.А., Борисов А.Н. Опыт таксации фитомассы сосновых древостоев / А.А. Онучин, А.Н. Борисов // Лесоведение. – 1984. – №6. – С. 66-71.

Перевозникова, В.Д. Видовой состав и структура живого напочвенного покрова в сосняках после контролируемых выжиганий / В.Д. Перевозникова, Г.А. Иванова, В.А. Иванов, Н.М. Ковалева, С.Г. Колнард // Сибирский экологический журнал. – 2005. – №1. – С. 135-141.

Петров, А.А. Надземная фитомасса древостоев ели Прикамья Удмуртской Республики: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Петров, Александр Александрович. – Йошкар-Ола, 2004. – 21 с.

Петров, В.В. Жизнь леса и человек // В.В. Петров. – Москва: Наука, 1985. – 132 с.

Платонов, Е.П. Состояние естественного возобновления в сосновых лесах Тюменского Севера и система мероприятий по активизации демулационных процессов): автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03 / Платонов Евгений Петрович. – Екатеринбург, 2004. – 22 с.

Плотников, В.В. Эволюция структуры растительных сообществ / В.В. Плотников. – Москва: Наука, 1979. – 276 с.

Поздняков, Л.К. Элементы биологической продуктивности светло-хвойных лесов Якутии / Л.К. Поздняков // Лесоведение. – 1967. – №6. – С. 36-42.

Поздняков, Л.К. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии / Л.К. Поздняков, В.В. Протопопов, В.М. Горбатенко. – Красноярск, 1969. – 156 с.

Поздняков, Л.К. Изучение продуктивности лесных растительных сообществ / Л.К. Поздняков // Вопросы лесоведения. – 1970. Т.1. – С. 92-100.

Полосухина, Д.А. Биоразнообразие растений нижних ярусов сосновых лесов Средней Сибири / Д.А. Полосухина, А.С. Прокушкин, О.В. Масыгина // Российская Арктика. – 2020. – Спец. Выпуск № 2S.– С. 44-49.

Предеина, И.В. Динамика нижних ярусов растительности в кедровниках средней подзоны тайги Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03 / Предеина Ирина Владимировна. – Екатеринбург, 2005. – 24 с.

Об утверждении правил лесовосстановления: утвержден приказом Минприроды России от 29 декабря 2021 года № 1024: зарегистрирован в Министерстве юстиции Российской Федерации 11 февраля 2022 года, регистрационный № 67240. – URL.: <https://docs.cntd.ru/document/728111110> (дата обращения: 10.02.2022).

Прокудин, А.В. Продуктивность надземной фитомассы березняков Чулымо-Енисейской впадины: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Прокудин Александр Владимирович. – Красноярск, 1986. – 21 с.

Протопопов, В.В. Биологическая продуктивность и биологические показатели некоторых типов сосновых древостоев Средней Сибири / В.В. Протопопов, В.М. Горбатенко // Географические аспекты горного лесоведения и лесоводства. – Чита, 1967. – С. 42-47.

Прохоров, Ю.А. Продуктивность и элементы биологического круговорота в естественных и культурных фитоценозах островных боров степной зоны Казахстана: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03 / Прохоров Юрий Александрович. – Свердловск, 1986. – 23 с.

Рамочная конвенция ООН об изменении климата. Официальный русский перевод. ООН, 1992. – 30 с.

Рождественский, С.Г. Масса и годовая продукция надземной части осиновых фитоценозов Большесельского района Ярославской области / С.Г. Рождественский // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. – М.: Наука, 1982. – С. 99-109.

Рокицкий, П.Ф. Биологическая статистика. Изд. 3-е, испр. / П.Ф. Рокицкий. – Минск: Вышэйш. шк. – 1973. – 320 с.

Сальникова, И.С. Структура и динамика фитомассы древесного полога в сосняках Среднего Урала: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Сальникова Ирина Сергеевна. – Екатеринбург, 2005. – 23 с.

Самойлов, Ю.И. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках / Ю.И. Самойлов, В.С. Ипатов // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. – 1995. – Вып. 4, № 24. – С. 58-66.

Санников, С.Н. Циклически эрозионно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной / С.Н. Санников // Экология. – 1983. – № 1. – С. 10-20.

Санников, С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной / С.Н. Санников. – Москва: Наука, 1992. – 264 с.

Санникова, Н.С. Микросистемный анализ ценопопуляций древесных растений // Н.С. Санникова. – Екатеринбург: Наука, 1992. – 65 с.

Сафронова, Г.П. Структура надземной фитомассы подроста сосны обыкновенной / Г.П. Сафронова // Лесоведение. – 2004. – №6. – С. 63 - 66.

Свалов, Н.Н. Вариационная статистика: учебное пособие для вузов // Н.Н. Свалов. – Москва: Лесн. пром-ть, 1977. – 176 с.

Седых, В.Н. Лесообразовательный процесс / В.Н. Седых. – Новосибирск: Наука, 2009. – 164 с.

Семечкина, М.Г. Структура фитомассы сосняков / М.Г. Семечкина. – Новосибирск: Наука, 1978. – 165 с.

Смирнов, В.В. Изменение сырораствующей органической массы в еловых и елово-лиственничных древостоях Средней тайги в связи с их возрастом / В.В. Смирнов // Лесохозяйственные мероприятия в связи с типами леса в северной части Вологодской области. – М., 1961. – Ч. 2. – С. 110-123.

Смирнов, В.В. Органическая масса в некоторых фитоценозах европейской части СССР / В.В. Смирнов. – Москва: Наука, 1971. – 362 с.

Смоленцев, Б.А. Экологические особенности формирования почвенного покрова ЗПП «Сибирские Увалы» / Б.А. Смоленцев, Л.Ю. Дитц // Экологические исследования восточной части Сибирских Увалов: сб. науч. тр. ЗПП «Сибирские Увалы». – Нижневартовск: «Приобье», 2002. – С. 24-36.

Смолоногов, Е.П. Комплексное районирование лесов Тюменской области / Е.П. Смолоногов, А.М. Вегерин. – Свердловск, 1980. – 88 с.

Соколов, П.А. Состояние и теоретические основы формирования липняков / П.А. Соколов. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1978. – 208 с.

Справочники-определители географа и путешественника. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР / Отв. ред. М.В. Горленко. – Москва: Мысль, 1978. – 368 с.

Ставрова, Н.И. Принципы и методы анализа давности и периодичности пожаров / Н.И. Ставрова // Методы изучения лесных сообществ. – СПб: НИИХимии СПбГУ, 2002. – С. 37-42.

Стаканов, В.Д. Методика определения запасов фитомассы и углерода лесных сообществ / В.Д. Стаканов, В.А. Алексеев, И.А. Коротков, Б.Л. Климушин // Углерод в экосистемах лесов и болот. – Красноярск, 1994. – С. 48 – 69.

Столяров, Д.П. Учет естественного возобновления в различных категориях разновозрастных ельников: методические рекомендации // Д.П. Столяров, В.Г. Кузнецова. – Ленинград: ЛенНИИЛХ, 1978. – 38 с.

Стороженко, Ю.В. Первые данные о лишайниках Монгун-Тайгинского кластера заповедника Убсунурская котловина: напочвенные макролишайники / Ю.В. Стороженко, Е.А. Давыдов, С.З. Яковченко // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2020. – Т. 19, № 1. – С. 174-178.

Суставова, О.В. Структура и динамика сосновых древостоев искусственного происхождения в условиях степного Зауралья: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Суставова Оксана Валерьевна. – Екатеринбург, 2004. – 22 с.

Терехов, Г.Г. Формирование, рост и биопродуктивность опытных культур ели сибирской на Урале. Исследование системы связей и закономерностей / Г.Г. Терехов, В.А. Усольцев. – Екатеринбург: УрО РАН, 2008. – 214 с.

Ткаченко, М.Е. Общее лесоводство / М.Е. Ткаченко. – Москва: Гослестехиздат, 1955. – 453 с.

Токмурзин, Т.Х. Рекомендации по таксации надземной массы и освоению древесной зелени сосновых и еловых лесов Казахстана / Т.Х. Токмурзин, С.Б. Байзаков. – Алма-Ата, 1970. – 63 с.

Токмурзин, Т.Х. Таблицы хода роста древостоев сосны Прииртышья / Т.Х. Токмурзин, К.Н. Нурпеисов // Актуальные вопросы лесного хозяйства Казахстана: науч. тр. КазСХИ. – Алма-Ата, 1976. – Вып.3. – С. 127-136.

Трофимова, И.Л. Надземная фитомасса сосновых насаждений в различных типах леса в условиях Среднего Урала / И.Л. Трофимова, У.П. Кощеева, З.Я. Нагимов // Аграрный вестник Урала. – 2012. – №8(100). – С. 55-58.

Трофимова, И.Л. Фитомасса живого напочвенного покрова и его характеристика на основе эколого-ценотических шкал в сосновых насаждениях Уральского учебно-опытного лесхоза / И.Л. Трофимова, У.П. Кощеева, З.Я. Нагимов, Е.А. Зотеева // Аграрный вестник Урала. – 2015. – Вып. 5(135). – С. 55-60.

Трофимова, И.Л. Надземная фитомасса и ее годовая продукция в спелых сосняках Среднего Урала: автореф. дис. ... канд. с.-х.: 06.03.02 / Трофимова Ия Леонидовна. – Екатеринбург, 2015. – 24 с.

Тужилкина, В.В. Надземная фитомасса и углерод нижних ярусов растительности еловых фитоценозов / В.В. Тужилкина // Вестник института биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2011. – С. 4-7.

Усольцев, В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев / В.А. Усольцев. – Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 1985. – 192 с.

Усольцев, В.А. Рост и структура фитомассы древостоев / В.А. Усольцев. – Новосибирск: Наука, 1988. – 253 с.

Усольцев, В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география / В.А. Усольцев. – Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2001. – 708 с.

Усольцев, В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии. Нормативы и элементы географии / В.А. Усольцев. – Екатеринбург: УрО РАН, 2002. – 759 с.

Усольцев, В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии / В.А. Усольцев. – Екатеринбург: УрО РАН, 2010. – 570 с.

Усольцев, В.А. География удельной первичной продукции фитомассы лесов и неопределенности ее оценки и интерпретации / В.А. Усольцев // Экопотенциал. – 2014. – №1(5). – С. 139-163.

Усольцев, В.А. Методы определения биологической продуктивности насаждений / В.А. Усольцев, С.В. Залесов. – Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2005. – 147 с.

Усольцев, В.А. Методы таксации фитомассы деревьев: методические указания для студентов-дипломников очного и заочного обучения специальности 1512 «Лесное хозяйство» / В.А. Усольцев, З.Я. Нагимов. – Свердловск, РИО УЛТИ, 1988а. – 43 с.

Усольцев, В.А. Методы таксации фитомассы древостоев: методические указания для студентов-дипломников специальности 1512 «Лесное хозяйство» / В.А. Усольцев, З.Я. Нагимов. – Свердловск, РИО УЛТИ, 1988б. – 46 с.

Усольцев, В.А. Методы и таблицы оценки надземной фитомассы деревьев / В.А. Усольцев, З.Я. Нагимов, В.В. Деменев, И.В. Мельникова // Леса Урала и хозяйство в них. – Екатеринбург, 1993. – Вып. 16. – С. 90-110.

Усольцев, В.А. Моделирование аддитивной структуры биомассы древостоев *Pinus L.* в климатических градиентах Евразии / В.А. Усольцев, И.С. Цепордей, А.А. Осмирко, В.Ф. Ковязин, В.П. Часовских, В.А. Азаренок, М.В. Азаренок, Н.И. Кузьмин // Известие Санкт-Петербургской лесотехнической Академии. – 2018. – № 225. – С.127-139.

Усольцев, В.А. Биомасса ассимиляционного аппарата лесов Евразии: коррекция методов эмпирического моделирования / В.А. Усольцев, В.Ф. Ковязин, И.С. Цепордей, В.П. Часовских, В.А. Азаренок // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической Академии. – 2020. – № 232. – С.50-78.

Усольцев, В.А. Текущее накопление углерода в лесах двух экорегионов России / В.А. Усольцев, В.Ф. Ковязин, И.С. Цепордей // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической Академии. – 2021. – № 237. – С.75-96

Уткин, А.И. Исследования по первичной биологической продуктивности лесов в СССР / А.И. Уткин // Лесоведение. – 1982. – №3. – С. 58-89.

Уткин, А.И. Сероольшаники Большесельского района Ярославской области и их первичная биологическая продуктивность / А.И. Уткин, М.Г. Ифанова, Л.С. Ермолова // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. – М.: Наука, 1982. – С. 110 - 142.

Фардеева, М.Б. Эколого-биоморфологические закономерности пространственно-онтогенетической структуры популяций растений, динамика и мониторинг: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.01, 03.02.08 / Фардеева Марина Борисовна. – Казань, 2014. – 48 с.

Фардеева, М.Б. Методы изучения пространственно-возрастной структуры популяций растений / М.Б. Фардеева, Т.В. Рогова // Растительные ресурсы. – 2012. – Т. 48, Вып. 4. – С. 597-613.

Фетисова, А.А. Многофакторный анализ успешности естественного возобновления *Pinus selvestris* L. в условиях Ленинградской области: автореф. дис. ... канд. биолог. наук: 06.03.02. / Фетисова Анна Александровна. – Санкт-Петербург, 2013. – 20 с.

Фрей, Т.Э. Некоторые математико-фитоценологические аспекты характера размещения в фитоценозе / Т.Э. Фрей // Труды по ботанике Гартуского гос. ун-та. – 1968. – С. 72-84.

Фуряев, В.В. Изучение послепожарной динамики лесов на ландшафтной основе / В.В. Фуряев, Д.М. Киреев. – Новосибирск: Наука, 1979. – 160 с.

Фуряев, В.В. Трансформация структуры и экологических функций лесов Средней Сибири / В.В. Фуряев, Ф.И. Плешиков, Л.П. Злобина, Е.А. Фуряев // Лесоведение. – 2004. – №6. – С. 50 - 57.

Целитан, И.А. Таксационно-экономическая оценка послепожарного формирования сосновых и лиственничных древостоев Красноярского края: автореф. дис. ... канд. биолог. наук: 06.03.02 / Целитан Ирина Анатольевна. – Красноярск, 2021. – 24 с.

Цепордей, И.С. Биологическая продуктивность двухвойных сосен Евразии: аддитивные модели и биогеография: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Цепордей Иван Степанович. – Екатеринбург, 2019. – 20 с.

Чермных, А.И. Обеспеченность подростом предварительной генерации насаждений различных формаций подзоны средней тайги Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Чермных Артем Игоревич. – Екатеринбург, 2013. – 19 с.

Черных, Л.В. Методика обоснования способа лесовосстановления на лесном участке (на примере хвойно-широколиственных лесов Среднего Поволжья): автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Черных Леонид Валерьевич. – Йошкар-Ола, 2016. – 19 с.

Чижов, Б.Е. Лес и нефть Ханты-Мансийского автономного округа / Б.Е. Чижов. – Тюмень: Изд-во Ю. Мандрики, 1998. – 144 с.

Чижов, Б.Е. Пожароустойчивость растений травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов Зауралья // Б.Е. Чижов, Н.С. Санникова // Лесоведение. – 1978. – №5. – С. 67-76.

Чижов, Б.Е. Рекомендации по содействию естественному возобновлению хвойных пород в равнинных лесах Тюменской области / Б.Е. Чижов, С.Н. Санников, Н.С. Санникова, Г.А. Гаркунов, А.С. Мавровасилий, В.А. Подшивалов, В.И. Желдак, А.И. Захаров, И.В. Петрова. – Тюмень: из-во ТГУ, 1999. – 64 с.

Шамурин, В.Ф. Продуктивность тундровых сообществ / В.Ф. Шамурин, В.Д. Александрова, Б.А. Тихомиров // Ресурсы биосферы. – Ленинград: Наука, 1975. – Вып. 1. – С. 12- 24.

Шахнович, М.П. Продуктивность надземной фитомассы сосновых лесов бассейна р.Елогуй: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Шахнович Михаил Петрович. – Красноярск, 1982. – 26 с.

Швиденко, А.З. Система моделей роста и динамики продуктивности лесов России. Таблицы и модели биопродуктивности / А.З. Швиденко, Д.Г. Щепаченко, С. Нильссон, Ю.И. Булуй // Лесное хозяйство. – 2004. – №2. – С. 40-44.

Швиденко, А.З. Углеродный бюджет лесов России / А.З. Швиденко, Д.Г. Щепаченко // Сибирский лесной журнал. – 2014. – №1. – С. 69- 92.

Шевелев, С.Л. Таксация леса: курс лекций для студентов специальностей 260400, 260100, 320800 всех форм обучения / С.Л. Шевелев, В.В. Кузьмичев. – Красноярск, 2003. – 248 с.

Щепаченко, Д.Г. Биологическая продуктивность и бюджет углерода лиственных лесов северо-востока России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16 / Щепаченко Дмитрий Геннадьевич. – Москва, 2005. – 47 с.

Энциклопедия Ханты-Мансийского автономного округа: справ. изд. Югория. – Т. 1, 2, 3. – Ханты-Мансийск, 2000. – 1216 с.

Энциклопедия лесного хозяйства: в 2-х томах. Москва: ВНИЛМ, 2006. – 840 с.

Ярмишко, В.Т. Методы изучения биологической продуктивности древесного яруса, полога подроста и подлеска / В.Т. Ярмишко // Методы изучения лесных сообществ. – Санкт-Петербург: НИИХимии СПбГУ, 2002. – С. 76-88.

Ярмишко, В.Т. Методы изучения биологической продуктивности нижних ярусов лесных сообществ / В.Т. Ярмишко, Е.Н. Андреева, Е.А. Мазная, М.А. Ярмишко // Методы изучения лесных сообществ. – Санкт-Петербург: НИИХимии СПбГУ, 2002. – С. 89 -95.

Яблоков, А.С. Культура лиственницы и уход за насаждениями / А.С. Яблоков. – Москва: Гослестехиздат, 1934. – 128 с.

Baskerville, G. Dry matter production in immature balsam fir stands / G. Baskerville. – Frest Sci, 1965. – №9. – 42 p.

Birdsey, R.A. Carbon Storage and Accumulation in United States Forest Ecosystems // USDA Forest Service. General Technical Report / R.A. Birdsey. 1992. – Wo. 59. – 51 p.

Burger, H. Holz, Blattmende und Zuwachs. I Mitteilung. Die Weymouthsfoehre / H. Burger. – Zurich, 1929. – S. 10-27.

Burger, H. Holz, Blattmende und Zuwachs. III Mitteilung. Nedelmenge und Zuwachs bei Foehren und Fichfen vershidener Herkunft. / H. Burger. – Zurich, 1937. – S. 101-114.

Burger, H. Holz, Blattmende und Zuwachs. IX Mitteilung. Die Foehre / H. Burger. – Zurich, 1948. – S. 435-493.

Deppe, H.-J. Zur Nutzung forstlicher Biomasse in der Holzwerkstoffherzeugung / H.-J. Deppe. // Forstwesen. – 1968. – Bd.17. – H.4. – S. 195-201.

Getzin, S. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island / S. Getzin, C. Dean, F. He, J.A. Trofymov, K. Wiegand, T. Wiegand // Ecography. – 2006. – V.29. – P. 671-682.

Fiedler, F. Vorlaeufige Schaetztabelle zur Dendromassebestimmung in jungen Fichtenbestaenden / F. Fiedler, L. Welke. // Sozial. Forstwirtschaft. – 1986. – №86, – S. 55-56.

Heinsdorf, D. Schaetztabelle fuer Trockenmasse und Naehrstoffspeicherung von Kiefernbestaenden / D. Heinsdorf, H. Krauss. // IFE-Berichte aus Forschung und Entwicklung. – 1990. – 18, – 77 s.

Krapfenbauer, A. Biomassenproduktion und – nutzung fuer die Energiegewinnung / A. Krapfenbauer. // Cbl. f. d. Forstwesen. – 1989. – 106 Jg., – H. 2. – S. 89-108.

Kramer H. Vorrat und Nutzungsmoeglichkeit forstlicher Biomasse in der Bundesrepublik Deutschland / H. Kramer, H. Krueger. // Der Forst-und Holzwirt. – 1981. – 36 Jg. – H. 2. – S. 33-37.

Kreutzer, K. Oekologische Fragen zur Vollbaumernte / K. Kreutzer. // Forst-Wissenschaftliches Centralblatt. – 1979. – 98 Jg. – H1. – S. 298-308.

Luo, Y. Predictability of the terrestrial carbon cycle/ Y Luo, T. F. Keenan, M. Smith // *Global Change Biology*. – 2015. – V. 21. – Is. 5. – P. 1737-1751.

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 / J.M. Metsaranta, J.A. Trofymow, T.A. Black, R.S. Jassal // *Forest Ecology and Management*. – 2018. – Vol. 429. – P. 57-68.

Ovington, J. The form, weights and productivity of tree species grown in close stands / J. Ovington // *New Phytol.* – 1956. – № 3. – P. 53-68.

Pellinen, P. Notwendigkeit und Probleme der Biomassenermittlung / P. Pellinen. – *Allg. Forst-u. J. – Ztg.* – 1984. – 155, Jg. 6. – S. 141-143.

Reinhardt, E. D. Modeling fire effects / E.D Reinhardt, R.E Keane, J.K Brown // *Int. J. Wildland Fire*. – 2001. – V. 10. – №.3-4. – P. 373–380.

Satoo, T. Further notes on the method of estimation of the amount of leaves of forest stand / T. Satoo. // *Japan Forest Soc.* – 1965. – №5. – P. 185-189.

Rai, H. Diversity and distribution of terrestrial lichens as indicator of habitat heterogeneity and grazing induced trampling in a temperate-alpine shrub and meadow / H. Rai, D.K. Upreti, R.K. Gupta // *Biodiversity and Conservation*. – 2011. – Vol. 21. – №1. – P. 97-113.

Spank, G. Zur Schätzung der Kronen und Nadelmasse in Reinbeständen der Baumart Kiefer / G Beiträge // *f. d Forstwirtschaft*. – 1982. – 3. – S. 129-139.

Strand, L. A measure of the distribution of individuals over a certain area / L Strand // *Medd. Norske skogsforsøksvesen*. – 1952. – Vol. 12 – P. 191-208.

Zackrisson, O. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest / O. Zackrisson. – *Oikos*, 1977, 29. – P. 22-32.