

УДК 630*18:582.475: [630*524+630*56]: 630*421(470.13-924.82)

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЕСТЕСТВЕННО РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ И НАРУШЕННОГО ВЕТРОВАЛОМ СОСНЯКА ЛИШАЙНИКОВОГО (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

И. Н. Кутявин, А. В. Манов

*Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982, Республика Коми, ул. Коммунистическая, 28*

E-mail: kutjavin-ivan@rambler.ru, manov@ib.komisk.ru

Поступила в редакцию 12.12.2018 г.

Приводятся материалы, характеризующие изменения в структурной организации и продуктивности постветровального среднетаежного сосняка лишайникового, развивающегося в условиях Северного Приуралья. Показано, что древостой после ветровала переходит из относительно разновозрастного с демутационными фазами динамики типа возрастной структуры в условно разновозрастный. Сосновый подрост и на фоновом, и на нарушенном участке характеризуется как «здоровый». Установлено, что с увеличением высоты подроста количество особей угнетенных категорий снижается. Выявлено, что в естественно развивающихся лишайниковых сосняках такого же возраста морфометрические показатели деревьев (диаметр, высота), запасы органического вещества фитоценозов выше, чем в постветровальном. Дан сравнительный анализ аккумуляции депонирования растительного органического вещества естественно развивающегося и постветровального сосняков. В сосняке лишайниковом через 10 лет после ветровала концентрируется $91.8 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ фитомассы, что в 1.4 раза меньше, чем в фоновом сосняке. Через десять лет после ветровала основная масса органического вещества концентрируется в крупных древесных остатках (КДО), тогда как в естественно развивающемся ценозе в растущих деревьях годовичная продукция фитомассы нарушенного ветровалом сосняка в 1.9 раза меньше, чем в фоновом, и составляет $1019 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. В накоплении продукции фитомассы в постветровальном сосняке лишайниковом роль древесных растений и растений напочвенного покрова равноценна, тогда как в фоновом сосняке основную роль выполняют древесные растения. Выявлено, что после ветровала в формировании напочвенного покрова происходит снижение участия лишайников и увеличение участия кустарничков и мхов. Ежегодно константы разложения крупных древесных остатков на ветровале составили $0.02 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$.

Ключевые слова: *постветровальные среднетаежные сосняки, фитомасса, продукция, Северное Приуралье.*

DOI: 10.15372/SJFS20190205

ВВЕДЕНИЕ

Сосновые леса на территории Республики Коми приурочены преимущественно к борovým террасам крупных речных бассейнов Печоры, Вычегды, Мезени, где они занимают порядка 7.1 млн га (Государственный доклад..., 2011). На их формирование влияют как внутренние процессы, так и внешние катастрофические явления – пожары и ветровалы. Вспышки размножения насекомых-вредителей в сосняках на территории республики не носят массового характера (Савельева, Долгин, 2008). В послед-

нее время резко увеличилась частота катастрофических явлений, связанных с глобальным изменением климата (Frank et al., 2015). Наиболее ярким примером этого стали крупные пожары и ветровалы, прошедшие на европейской части России в 2009–2010 гг. и уничтожившие миллионы гектаров леса (Крылов и др., 2012).

Ветровал приводит к частичному или полному разрушению лесной экосистемы, доминантом которой является ее структурный элемент древостой, определяющий стабильность всего фитоценоза (Последствия..., 2000). Следует отметить, что данный экзогенный фактор наряду с

лесными пожарами весьма характерен и играет существенную роль в развитии таежных лесов (Groot et al., 2013). При воздействии ветровала на лесной биогеоценоз сукцессионные процессы в нем могут затягиваться на 150 лет и более (Ulanova, 2000). Отмечено, что при ветровалах происходят кардинальные изменения, такие как агрегированность видового биоразнообразия и минерального питания, улучшение условий для воспроизводства растений. Начальный этап формирования постветровальных сообществ – это основа для прогнозирования лесообразования бореальных экосистем. Воздействие ветровалов на строение древостоев и радиальный рост деревьев в лесных экосистемах таежной зоны России рассмотрено в работах В. Г. Суховольского с соавт. (2011), Ю. М. Алесенкова с соавт. (2012), Н. Г. Улановой, О. В. Чередниченко (2012), Т. М. Овчинниковой с соавт. (2013), Т. М. Ovchinnikova et al. (2013). На территории Республики Коми А. В. Мановым с соавт. (2015) проведен анализ накопления органического вещества в еловом и сосновом постветровальных сообществах, показано изменение радиального прироста и роста в высоту деревьев подроста до и после ветровала. Сведения по изменению биологической продуктивности в постветровальных сосновых сообществах рассматриваемого региона отсутствуют.

Цель работы – определить биологическую продуктивность естественно развивающегося и нарушенного ветровалом фитоценоза сосняков лишайниковых.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования продуктивности сосняков лишайниковых проведены в 2014–2015 гг. в Западно-Уральском таежном районе Республики Коми на территории Комсомольского лесничества, Якшинского участкового лесничества. Географические координаты района исследования – 61°46'49.67" с. ш., 57°2'10.31" в. д. Объекты исследования расположены на предпойменной боровой террасе р. Печоры.

Для оценки динамики изменения продуктивности сосняков после ветровала послужили данные двух постоянных пробных площадей (ППП), заложенных в одном насаждении сосняка лишайникового. ППП 11 располагается в фоновом (не нарушенном ветровалом) лесном массиве, ППП 16 – на ветровальной территории с 10-летней давностью нарушения. На ППП проведены лесоводственно-таксационные изме-

рения согласно ОСТ 59-69-83 (1983), «Общесоюзным нормативам...» (Загребев и др., 1992). В исследуемых сосняках проведено детальное исследование возобновительного процесса согласно А. В. Побединскому (1966). К подросту отнесены деревья более 10-летнего возраста. Его распределяли по категориям крупности: мелкий (до 0.5 м), средний (0.6–1.5 м) и крупный (1.6 м и выше) и состоянию (здоровый, сомнительный, усыхающий, сухой). Характеристика возрастной структуры древостоев исследованных лишайниковых сосняков дана ранее (Кутявин, 2018) по классификации Г. Е. Комина, И. В. Семечкина (1970) и С. А. Дыренкова (1984).

Массу и прирост органического вещества (ОВ) древесных растений определяли по методу модельных деревьев (Уткин, 1975; Усольцев, Залесов, 2005; Repola, 2006). В исследуемом насаждении сосняка на ППП 11 из древостоя отобрано 5 модельных деревьев сосны разных ступеней толщины и 8 моделей подроста. На ППП 16 отобрано 8 деревьев соснового подроста, развивающегося после ветровала. Данное количество деревьев обеспечивает достоверное определение запасов и продукции органического вещества древостоя (Уткин, 1975; Усольцев, Залесов, 2005). Стволы срубленных модельных деревьев разделяли на двухметровые, стволики подроста – на полуметровые секции. В каждой секции отбирали четырехсантиметровые спилы древесины с целью определения соотношения сырой – сухой массы древесины, ее продукции, а также соотношения кора – древесина. В кроновой части каждой секции ствола проводили обрубку ветвей с делением их на фракции (охвоенные, неохвоенные, сухие). Каждую фракцию взвешивали отдельно. Из каждой секции кронового пространства отбирали навеску охвоенных ветвей по 300–400 г, которую в дальнейшем разбирали на побеги и хвою с учетом их возраста. Ствол дерева взвешивали по секциям. Продукция стволовой древесины определена по среднему объемному приросту у модельных деревьев за последние 5 лет. Ширину годичного прироста определяли по спилам древесины с каждой секции ствола на установке LINTAB с использованием компьютерной программы TsapWin. Массу корней деревьев определяли путем взвешивания. Корни деревьев отбирали на свежих вывалах модельных деревьев на ППП 11. Массу корней подроста оценивали путем их выкапывания с сопредельных территорий ППП 11 и 16. Запас тонких корней сосны находили путем отбора почвенных монолитов. Прирост корней

определяли согласно методическому указанию (Методы..., 2002).

Массу растений травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов фитоценоза оценивали методом укусов на площадках размером 25×25 см в 24-кратной повторности (Методы..., 2002). Продукцию кустарничков определяли путем отделения побегов текущего года у 100 растений. Оценку прироста мхов и лишайников проводили расчетным путем по Н. И. Казмирову с соавт. (1977): для лишайников – 5 %, для зеленых мхов – 21 % от их массы. Все отобранные образцы в лабораторных условиях сушили до абсолютно сухой массы и повторно взвешивали.

Оценочные коэффициенты регрессионных уравнений связи фитомассы отдельных фракций дерева с его высотой получены при помощи программ Curve Expert и MS Excel. Для оценки этих связей использовали регрессионные уравнения: $y = a \cdot D^b$, $y = a \cdot H^b$, где y – масса искомой фракции фитомассы, кг; D – диаметр ствола на высоте 1.3 м, см; H – высота ствола, м; a и b – коэффициенты уравнения. Выбор функции осуществляли по наименьшему значению стандартной ошибки уравнения (SE) и индексу детерминации (R^2). Запас и прирост органического вещества на ветровальном участке сосняка лишайникового (ППП 16) найдены по регрессионным уравнениям с использованием ряда распределения деревьев по ступеням высоты. Уравнения этих зависимостей для ненарушенного сосняка (ППП 11) приведены ранее (Кутявин, Бобкова, 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фоновый сосняк лишайниковый (ППП 11) представлен чистым по составу древостоем с единичной примесью березы. Запас древеси-

ны растущих деревьев составляет 163, сухих – $10.5 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ (табл. 1). Подрост в количестве 21.5 тыс. экз. $\cdot \text{га}^{-1}$ имеет состав 10С ед. Е, Б. Средняя высота подроста 0.57 м.

Сосняк лишайниковый (ППП 16) пройден ветровалом в 2004 г. По характеру, степени интенсивности и разрушительного воздействия ветровал носил локальный характер, продвигаясь узкой полосой (не более 100 м) в северо-восточном направлении. Обычно скорость ветра таких ветровалов достигает $20\text{--}24 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, и они, как правило, способствуют формированию мозаичной структуры древостоев коренных сосняков (Последствия..., 2000). Древесный ярус исследованного сосняка состоит из небольшого количества (40 экз. га^{-1}) выживших после ветровала деревьев сосны с запасом древесины $4 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ (см. табл. 1). Оставшиеся единичные материнские деревья сосны сильно ослаблены, на некоторых стволах встречаются плодовые тела трутовых грибов. Количество растущего подроста составляет 14.8 тыс. экз. $\cdot \text{га}^{-1}$. Отмечается полная гибель высоких деревьев подроста. В его составе преобладает сосна. Единично встречающийся подрост ели представлен категориями жизненного состояния усыхающий или сухой. Есть самосев (от 3 до 10 лет) кедра и лиственницы. Средняя высота подроста на ветровальном участке 0.78 м. Небольшая разница в средней высоте особей подроста сосны на ветровальном участке и под пологом фонового сосняка объясняется пополнением на ветровале большим его количеством категорий мелкий (до 0.5 м) и средний (от 0.51 до 1.5 м). По состоянию сосновый подрост и на фоновом, и на нарушенном участке представлен преимущественно деревьями категории здоровый. С увеличением высоты подроста его количество категорий сомнительный, усыхающий и сухой снижается (рис. 1).

Таблица 1. Краткая таксационная характеристика древостоев и подроста сосняков лишайниковых

№ ППП	Состав	Средние		Возраст (средний), лет	Густота, шт. $\cdot \text{га}^{-1}$		Запас, $\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$		Абсолютная полнота, $\text{м}^2 \cdot \text{га}^{-1}$	
		диаметр, см	высота, м		живого	сухого	живого	сухого		
<i>Древостой</i>										
11	10С ед. Б	26	13.8	44–220 (180)	411	63	163.0	10.5	22.5	
16	10С	21.3	12.8	185–206	40	–	4.2	–	1.5	
<i>Подрост</i>										
11	10С ед. Е, Б	–	0.57	10–48(25)	21.5*	0.9*	–	–	–	
16	10С ед. Б	2.9	0.78	11–31(20)	14.8*	0.8*	–	–	–	

Примечание. * Количество подроста – тыс. шт. $\cdot \text{га}^{-1}$, прочерк – данные отсутствуют.

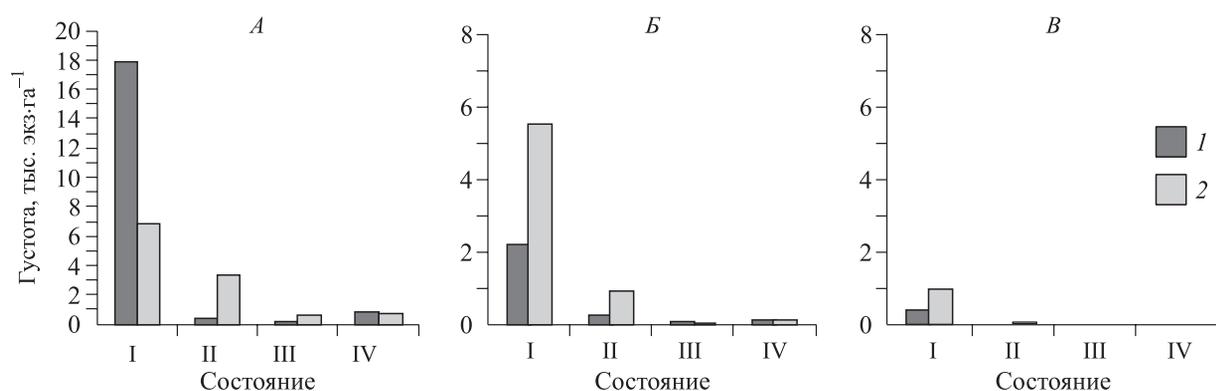


Рис. 1. Распределение подроста по категориям крупности: *A* – мелкий (≤ 0.5 м); *B* – средний (0.6–1.5 м); *V* – крупный (≥ 1.6 м) и состояния в сосняках лишайниковых: 1 – под пологом древостоя (ППП 11); 2 – на ветровале (ППП 16). По оси абсцисс указаны категории состояния: I – здоровый; II – ослабленный; III – усыхающий; IV – сухой.

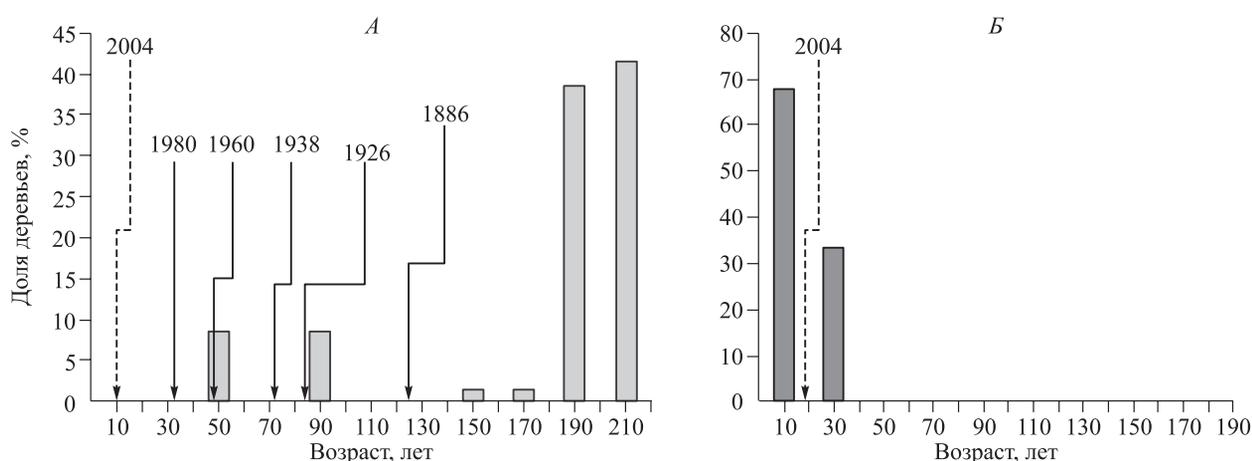


Рис. 2. Распределение деревьев сосны по возрасту в сосняках лишайниковых: *A* – фонового (ППП 11) и погибшей части древостоя (ППП 16); *B* – молодого поколения, сформировавшегося после ветровала (ППП 16). Вертикальными сплошными стрелками указаны даты пожаров, пунктирной – дата ветровала.

Обследование древесного яруса фонового и постветровального сосняков показало, что он образован сосной из трех поколений с разрывом между ними в 60 лет. Как видно из рис. 2, такие разрывы вызваны частыми низовыми пожарами, которые, вероятно, сдерживали массовое появление нового поколения сосны, вызывая демутацию в структуре древостоя. Эти древостои по возрастной структуре относятся к типу относительно разновозрастных с демутационными фазами динамики с преобладанием в нем деревьев старшего поколения (Кутявин, 2018). Возраст оставшихся деревьев сосны на ветровальном участке (ППП 16) представлен единичными особями старших поколений (185–206 лет), что свидетельствует о полном разрушении всех трех поколений. На ветровальном участке незатронутым остался только подрост, развившийся после беглого низового пожара 1980 г.

Таким образом, древостой сосняка на ППП 16 после ветровала перешел из относительно разновозрастного типа возрастной структуры с демутационными фазами динамики в условно разновозрастный с преобладанием деревьев одного поколения.

Аккумуляция органического вещества (ОВ). Анализ модельных деревьев сосны на ветровале показал тесную связь фитомассы отдельных фракций с высотой ствола, здесь R^2 изменяется от 0.90 до 0.99 (табл. 2).

Запасы фитомассы древостоя сосняка на фономом участке 114.9, а масса ОВ единично выживших деревьев в постветровальном сосняке – $6.9 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. Следовательно, в момент ветровала масса ОВ древостоя пополнила ($108 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$) пул фитодетрита. С учетом унаследованных от доветровального сообщества крупных древесных остатков (КДО) массой $3.2 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ общая масса

Таблица 2. Коэффициенты уравнений зависимости фитомассы ($\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$) деревьев сосны и их прироста ($\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$ в год) от высоты ствола (при $p \leq 0.05$) на ветровальном участке сосняка

Фракция	Коэффициенты уравнения		R^2	SE	Коэффициенты уравнения		R^2	SE
	a	b			a	b		
Хвоя	0.0274	2.323	0.979	0.052	0.0091	2.2992	0.984	0.013
Ветви	0.0152	2.9606	0.967	0.11	0.00098	3.952	0.992	0.026
Древесина стволовая	0.0276	2.861	0.996	0.09	0.0066	3.2118	0.911	0.039
Кора стволовая	0.0178	2.180	0.986	0.028	–	–	–	–
Корни	0.0105	2.777	0.995	0.033	–	–	–	–
Ветви сухие	0.0016	2.711	0.896	0.11	–	–	–	–

Таблица 3. Фитомасса подроста фонового и постветровального сосняков лишайниковых

№ ППП	Ствол		Крона		Надземная фитомасса	Корни	Итого
	Древесина	Кора	Хвоя (листья)	Ветви живые			
11	248 ± 4 44.6	60 ± 1 10.8	134 ± 1 24.1	79 ± 4 14.2	521 ± 6 93.7	36 ± 1 6.3	557 ± 6 100.0
16	460 ± 4 30.7	233 ± 4 15.5	374 ± 8 24.9	265 ± 7 17.6	1332 ± 12 88.7	169 ± 2 11.3	1501 ± 12 100.0

Примечание. В числителе – масса органического вещества ($\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$ абсолютно сухого вещества), в знаменателе – доля, %.

КДО после ветровала составила в сосняках порядка $112 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, что в 35 раз больше, чем в фоновом сосняке лишайниковом.

Подрост, расположенный под пологом лишайникового древостоя (ППП 11), формирует фитомассу $557 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$, значительная часть которой приходится на ствол (44.6 %) и хвою (24.1 %). Стволовая кора составляет 10.8 %, ветви – 14.2, корни – 6.3 % от общего запаса фитомассы древесного яруса (табл. 3).

Исследования прироста деревьев сосны по диаметру на ветровальном участке показали его угнетенный рост до ветровала, тогда как после ветровала (2004 г.) отмечается увеличение прироста как по диаметру, так и по высоте. Прирост в высоту большинства особей сосны составляет $0.3\text{--}0.5 \text{ м} \cdot \text{год}^{-1}$ (Кутявин, 2018). Из рис. 1 видно, что деревья молодого поколения сосны представлены в основном здоровыми по состоянию и средними по высоте экземплярами. Определение на ветровальном участке массы органического вещества, накопленного в растениях подроста, показало, что она равна $1501 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ (см. табл. 3), что в 2.7 раза больше, чем на фоновом. Основная часть органического вещества в растениях подроста как постветровального, так и фонового сосняка концентрируется в стволовой древесине (30.7 %) и хвое (24.9 %). В ветвях содержится 17.6, в стволовой коре – 15.5 %. Следует отметить, что со снижением корневой

конкуренции со стороны материнского полога доля участия корней в фитомассе подроста на ветровальном участке по сравнению с фоновым сосняком увеличивается в 5 раз. Максимальная длина горизонтальных корней подроста достигала 10 м. При этом корни значительного количества особей сосны занимали пространство в древесном детрите валежа сосны 4–5-й стадий разложения.

Сравнивая полученные нами данные с материалами других авторов, следует отметить, что в возрасте 18–35 лет в лишайниковых типах сообществ морфометрические показатели (диаметр, высота), значения массы органического вещества значительно выше, чем в исследованном постветровальном сосняке. По нашим данным, при среднем возрасте сосны 20 лет на ветровальном участке средний ее диаметр равен 2.9 см, высота – 0.78 м, фитомасса – $1.5 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ (см. табл. 1, 3). Согласно Г. А. Чибисову (1997), в 18–19-летних сосняках Архангельской обл., пройденных рубками ухода, при схожей густоте ($10.2\text{--}12.0 \text{ тыс. экз.} \cdot \text{га}^{-1}$) масса надземных частей составляет $7.2\text{--}43.9 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. По данным В. С. Серого, А. А. Листова (1984), в 35-летних сосняках лишайниковых Республики Коми средний диаметр деревьев сосны варьирует от 3.7 до 9.0 см, средняя высота – от 5.8 до 9.0 м, общая масса надземных органов составляет $37.6\text{--}59.0 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. В условиях Швеции

Таблица 4. Масса растений напочвенного покрова фонового и постветровального сообществ сосняков лишайниковых

Компонент напочвенного покрова	ППП 11			ППП 16		
	Масса, кг · га ⁻¹	Доля от общей массы, %	Ошибка среднего, кг	Масса, кг · га ⁻¹	Доля от общей массы, %	Ошибка среднего, кг
Лишайники	8082.4	97.2	61.0	5768.6	83.9	88.4
Зеленые мхи	44.9	0.5	3.2	253.9	3.7	21.7
Кустарнички	139.9	1.7	7.0	434.1	6.3	18.7
Плаун	50.2	0.6	3.3	422.8	6.1	25.4
Итого	8842.8	100.0	–	6879.5	100.0	–

в 14–26-летних сосняках лишайниковых естественного происхождения концентрируется от 30.8 до 116.2 т · га⁻¹ органического вещества (Albrekson, 1980).

Такие расхождения в росте деревьев по высоте и аккумуляции растительного ОВ можно объяснить длительным нахождением (20–30 лет) постветровального подростка на ППП 16 в угнетенном состоянии под пологом древостоя. Согласно А. А. Листову (1986), основным фактором, определяющим рост и развитие соснового подростка в лишайниковых борах, является корневая конкуренция за элементы минерального питания деревьев со стороны материнского полога. Автор отмечает, что крупные деревья в древостое лишайниковых сосняков приобретают по строению «тарелочную» форму корневой системы, располагающуюся в верхних слоях почвы и способную перехватывать минеральные элементы из верхних горизонтов, тем самым угнетая или полностью уничтожая подрост.

Надземные органы растений живого напочвенного покрова сосняка лишайникового на фоновом участке (ППП 11) формируют 8842 кг · га⁻¹ фитомассы, основным продуцентом которой являются лишайники (97.2 %). Остальные виды растений в этом сосняке занимают незначительную роль в аккумуляции ОВ фитоценоза. Так, на долю брусники приходится 1.7, плауна – 0.6, зеленых мхов – 0.5 % от общего запаса фитомассы растений напочвенного покрова. В постветровальном сосняке лишайниковом на 10-й год после ветровала масса растений живого напочвенного яруса составляет 6879 кг · га⁻¹. Обследование показало, что основной причиной снижения фитомассы этого яруса после ветровала является усыхание лишайникового покрова из-за гибели материнского полога, вследствие чего увеличивается поток солнечной радиации к подчиненным ярусам фитоценоза. Однако, несмотря на снижение массы

лишайников в постветровальном сообществе по сравнению с фоновым, отмечается значительное увеличение (в 8 раз) массы плауна сплюснутого и зеленых мхов (в 5 раз) (табл. 4).

В кустарничковом ярусе наряду с брусникой появляется черника с увеличением в ней массы ОВ от 140 до 434 кг · га⁻¹.

Общие запасы растительного ОВ фонового сосняка лишайникового составляют 127 т · га⁻¹. Ведущая роль в его аккумуляции принадлежит древостое – 90.6 %. Растения мохово-лишайникового яруса занимают 6.4 %, КДО – 2.5, подростка – 0.4, травяно-кустарничковый ярус – 0.1 % (рис. 3, А).

В постветровальном лишайниковом сосняке на 10-й год после ветровала запасы растительного органического вещества равны 91.8 т · га⁻¹ (рис. 3, Б), из них значительная часть (83.3 %) приходится на КДО, находящиеся на второй стадии разложения. Согласно В. Г. Стороженко (2007), на этой стадии развития сосняка погибшие деревья имеют неизменную форму ствола с частично или полностью отпавшей корой и сохранившимися ветвями 1–2-го порядков. Следует отметить, что сосняк лишайниковый расположен на сухих песчаных почвах, где скорость разложения органического вещества замедлена. В первый год после ветровала масса погибших деревьев составила 101.2 т · га⁻¹. На момент исследований в постветровальном сосняке масса КДО составила порядка 76.5 т · га⁻¹, с потерей за 10 лет от первоначальной массы 24.7 или 2.47 т · га⁻¹ в год. Следовательно, ежегодная константа разложения в среднетаежном сосняке лишайниковом составила порядка 0.02 год⁻¹. По данным J. Rock et al. (2008), константа скорости разложения древесных остатков сосны изменяется от 0.01 до 0.07 год⁻¹, со средним показателем 0.04 год⁻¹. Исследования Е. Shorohova и Е. Kapitsa (2014) показывают, что в европейской части таежной зоны скорость разложения КДО сосны составляет 0.014 год⁻¹.

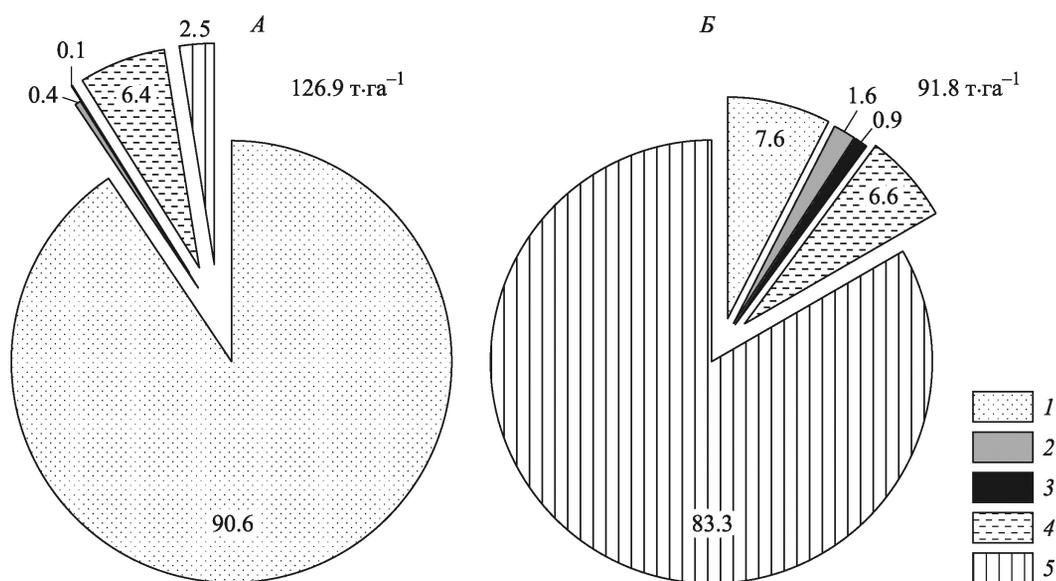


Рис. 3. Аккумуляция органического вещества в сосняках лишайниковых: *А* – фонового участка (ППП 11); *Б* – постветровального (ППП 16). Фитомасса: 1 – древостоя; 2 – подроста; 3 – кустарничков и трав; 4 – мхов и лишайников; 5 – КДО.

Единично выжившие деревья в постветровальном сообществе аккумулируют 7.6 % от общего запаса растительного ОВ, растения мхово-лишайникового покрова – 6.6 и травяно-кустарничкового яруса – 0.9 %. Несмотря на относительно хороший рост молодого поколения сосны, масса данного компонента лишайникового фитоценоза не превышает 1.6 % от общей массы ОВ (см. рис. 3, *Б*).

Продукция фитомассы. Большой интерес представляет изменение годичной продукции ОВ до и после ветровала такого компонента

фитоценоза, как подрост, способного заменить погибшую часть древостоя. Продукция ОВ подроста под пологом фонового древостоя сосняка составляет $54 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ в год (табл. 5). В накоплении ОВ растениями подроста наибольший вклад вносит хвоя – 63 %, на стволковую древесину приходится 12, на ветви – 14, на корни – 10, на кору – 1 %. В сообществе сосняка лишайникового годичная продукция подроста составляет $328 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$, что в 6 раз больше продукции древесных растений подроста, развивающегося под пологом древостоя фонового сосняка. Прирост

Таблица 5. Продукция органического вещества деревьев в сосняках фонового и постветровального сообществ сосняков лишайниковых

Компонент	Ствол		Крона		Надземная фитомасса	Корни	Итого
	Древесина	Кора	Хвоя (листья)	Ветви живые			
<i>ППП 11</i>							
Древостой	$\frac{749.0}{99.2}$	$\frac{63}{98.9}$	$\frac{344}{90.9}$	$\frac{75}{90.7}$	$\frac{1231}{96.2}$	$\frac{253}{97.9}$	$\frac{1484}{96.5}$
Подрост	$\frac{6.4}{0.8}$	$\frac{0.7}{1.1}$	$\frac{34.3}{9.1}$	$\frac{7.7}{9.3}$	$\frac{49.1}{3.8}$	$\frac{5.3}{2.1}$	$\frac{54.4}{3.5}$
Итого	$\frac{755.4}{49.1}$	$\frac{63.7}{4.1}$	$\frac{378.3}{24.6}$	$\frac{82.7}{5.4}$	$\frac{1280.1}{83.2}$	$\frac{258.3}{16.8}$	$\frac{1538.4}{100}$
<i>ППП 16</i>							
Древостой	$\frac{122.7}{48.8}$	$\frac{7.7}{74.8}$	$\frac{25.6}{17.2}$	$\frac{4.2}{12.9}$	$\frac{160.3}{36.1}$	$\frac{32.8}{42.3}$	$\frac{193.1}{37.0}$
Подрост	$\frac{129.0}{51.2}$	$\frac{2.6}{25.2}$	$\frac{123.4}{82.8}$	$\frac{28.5}{87.1}$	$\frac{283.5}{63.9}$	$\frac{44.7}{57.7}$	$\frac{328.2}{63.0}$
Итого	$\frac{251.7}{48.3}$	$\frac{10.3}{2.0}$	$\frac{149.0}{28.6}$	$\frac{32.7}{6.3}$	$\frac{443.8}{85.1}$	$\frac{77.5}{14.9}$	$\frac{521.3}{100.0}$

Примечание. В числителе – абсолютно сухое вещество, $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$ в год, в знаменателе – доля, %.

массы стволовой древесины составляет 39.3 %, хвой – 37.6, корней – 13.6, ветвей – 8.7, коры – 0.8 % от общей годичной продукции.

Годичная продукция ОВ древостоя и подроста фонового лишайникового сосняка составляет 1538.4 кг · га⁻¹ (см. табл. 5). Основную часть продукции фитомассы занимают стволовая древесина (49.1 %) и хвоя (24.6 %). Продукция фитомассы коры составляет 4.1, ветвей – 5.4 %.

Деревья, оставшиеся после ветровала, и подрост постветровального сосняка аккумулируют 521 кг · га⁻¹ в год ОВ, что в 3 раза меньше, чем в ненарушенном сосняке. Распределение продукции отдельных компонентов фитомассы в постветровальном фитоценозе схоже с фоновым сосновым сообществом. Следует отметить, что в продукции фитомассы на фоновом участке ее основным накопителем является древостой (96.5 %), тогда как на ветровальном участке – подрост (63 %). Оставшиеся единичные деревья на ветровале формируют 37 % ОВ от общей продукции нарушенного сосняка. Несмотря на усыхание лишайников и снижение их продуктивности, накопление ОВ живого напочвенного покрова нарушенного сосняка идет интенсивней, чем в фоновом фитоценозе (рис. 4).

Общая продукция ОВ растений живого напочвенного покрова в сосняках фонового сообщества составляет 446, нарушенного ветровалом – 498 кг · га⁻¹ в год, где основная масса продукции растений напочвенного компонента приходится на лишайники – 98 и 58 % соответственно.

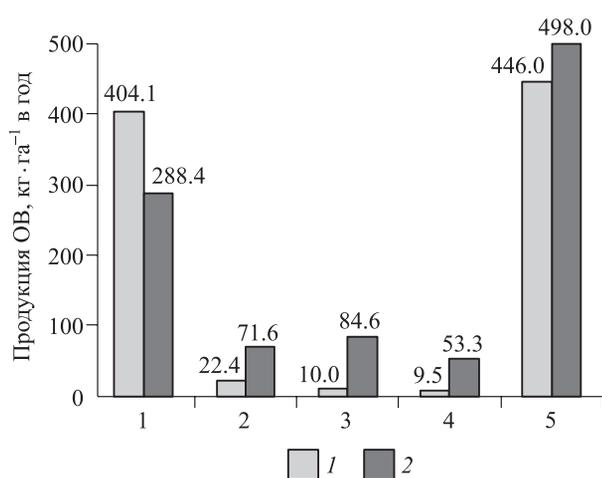


Рис. 4. Продукция ОВ растений напочвенного покрова в лишайниковых сосняках: 1 – фоновый древостой (ППП 11); 2 – поврежденный ветровалом (ППП 16). По оси абсцисс: 1 – лишайники; 2 – кустарнички; 3 – плаун; 4 – мхи; 5 – всего.

В постветровальном сосняке по сравнению с фоновым выше доля депонирования фитомассы кустарничков (14 %), травянистых растений (17 %) и мхов (11 %) от общей продукции растений напочвенного покрова.

Увеличение продукции фитомассы подроста и растений напочвенного покрова в ветровальных сосняках, видимо, объясняется улучшением условий минерального питания в почве в результате как изменения структуры в процессе вывала материнского древостоя, так и снижения конкуренции с его стороны. Следует также отметить, что на ветровальном участке отмечается улучшение микроклиматических условий для развития растений (Jonsson, Esseen, 1990; Ulanova, 2000). По данным А. А. Верховланцевой (1955, 1963), А. А. Листова (1986), Л. П. Рысина, Л. А. Савельевой (2008), в среднетаежных сосняках на сухих песчаных почвах температурные условия относительно благоприятные для роста и развития растений. Температура 8 °С и выше, когда возможна активная жизнедеятельность растений, достигает глубины 1.5 м и более. Негативное воздействие на развитие растений на таких почвах, как отмечают авторы, оказывают недостаток влаги в отдельные периоды вегетации и элементов минерального питания. Проведенный анализ условий минерального питания на основе листовой диагностики деревьев показал недостаток содержания азота, фосфора и калия (Листов, 1986).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ветровал деревьев в спелом среднетаежном сосняке приводит к существенным изменениям структурной организации и продуктивности фитоценоза. После ветровала древостой переходит от сложной возрастной структуры, состоящей из нескольких поколений деревьев, в условно разновозрастный, где структура представлена одним разновозрастным поколением. Постветровальные лишайниковые сосняки в условиях средней тайги характеризуются невысокими продукционными показателями. Фитоценоз спелого сосняка лишайникового аккумулирует 127, тогда как на 10-й год после ветровала такой сосняк концентрирует 92 т · га⁻¹ растительного ОВ. В естественно развивающемся сосняке основная часть фитомассы формируется в древостое (91 %), тогда как в фитоценозе ветровального сообщества – в КДО (83 %). Ежегодные константы разложения КДО составили 0.02 год⁻¹.

Годичная продукция растительного ОВ постветровального сосняка лишайникового составила $1019 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$, что в 1.9 раза меньше, чем в естественно развивающемся. В накоплении фитомассы в нарушенном ветровалом сосняке деревья сосны и растения напочвенного покрова играют почти равноценную роль (около 50 %), тогда как в ненарушенном фитоценозе сосняка в приросте фитомассы более значима роль древостоя (77 %). При этом в постветровальном сообществе в течение года разлагается $2.47 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ мертвого ОВ, ежегодная продукция его составляет $1.02 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. Таким образом, можно предположить, что среднетаежный сосняк лишайниковый на 10-й год после ветровала является источником поступления углерода в атмосферу.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН № АААА-А17-117122090014-8. Авторы выражают благодарность д-ру биол. наук, профессору К. С. Бобковой за ценные советы и замечания в ходе подготовки рукописи статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алесенков Ю. М., Андреев Г. В., Иванчиков С. В. Структура по диаметру ельника мелкотравно-зеленомошного Висимского заповедника после ветровала // Лесн. таксация и лесоустройство. 2012. № 2 (48). С. 16–20.
- Верхоланцева Л. А. Влияние почвенных условий на лесовозобновление вырубок сосняков-беломошников // Тр. Коми филиала АН СССР. 1955. № 3.
- Верхоланцева Л. А. Лесная подстилка сосняков лишайниковых и ее значение в лесовозобновлении // Тр. Коми филиала АН СССР. 1963. № 12.
- Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 2010 году». Сыктывкар: Мин-во природ. ресурсов и охраны окружающей среды Респ. Коми, 2011. 116 с.
- Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. 174 с.
- Зареев В. В., Сухих В. И., Швиденко А. З., Гусев Н. Н., Мошкалева А. Г. Общесоюзные нормативы для таксации лесов. М.: Колос, 1992. 495 с.
- Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С., Иванчиков А. А., Морозова Р. М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах европейского Севера. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 304 с.
- Комин Г. Е., Семечкин И. В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.
- Крылов А. М., Малахова Е. Г., Владимировна Н. А. Выявление и оценка площадей катастрофических ветровалов 2009–2010 гг. по данным космической съемки // Изв. СПб. лесотех. акад. 2012. № 200. С. 197–207.
- Кутявин И. Н., Бобкова К. С. Биологическая продуктивность сосновых фитоценозов Северного Приуралья (Республика Коми) // Лесоведение. 2017. № 1. С. 3–16.
- Кутявин И. Н. Сосновые леса Северного Приуралья: строение, рост, продуктивность. Сыктывкар: Ин-т биол. Коми науч. центра УрО РАН, 2018. 176 с.
- Листов А. А. Боры беломошники. М.: Агропромиздат, 1986. 181 с.
- Манов А. В., Кутявин И. Н., Ковалев М. Н., Осипов А. Ф. Запасы органического вещества древесных растений в постветровальных сообществах ельника зеленомошного и сосняка лишайникового // Сиб. лесн. журн. 2015. № 6. С. 43–53.
- Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.
- Овчинникова Т. М., Сотниченко Д. Л., Мочалов С. А., Суховольский В. Г. Сукцессии в лесных ценозах после ветровала: модели конкуренции древесных растений // Сиб. экол. журн. 2013. № 2. С. 214–222.
- ОСТ 56-69-83. Пробные площади лесоустойчивые. Метод закладки. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1983. 60 с.
- Побединский А. В. Изучение лесовосстановительных процессов (методические рекомендации). 2-е изд., доп. и перераб. М.: Наука, 1966. 64 с.
- Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем: сб. науч. тр. / Отв. ред. Ю. М. Алесенков. Екатеринбург: УрО РАН, 2000. 128 с.
- Рысин Л. П., Савельева Л. И. Сосновые леса России. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 289 с.
- Савельева Л. Ю., Долгин М. М. Структура населения жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) разновозрастных сосновых гарей подзоны средней тайги Республики Коми // Вестн. Поморск. ун-та. Сер. естеств. и точн. наук. 2008. № 1 (13). С. 40–44.
- Серый В. С., Листов А. А. Надземная фитомасса древостоев разной густоты и влияние удобрений на ее структуру в среднетаежных сосняках лишайниковых // Лесоводственные исследования на зонально-типологической основе. Архангельск: Ин-т леса и лесохимии, 1984. С. 78–87.
- Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Тула: Гриф и К, 2007. 192 с.
- Суховольский В. Г., Овчинникова Т. М., Сотниченко Д. Л., Мочалов С. А. Сукцессии в лесных ценозах: модели конкуренции за ресурс после ветровала // Хвойные бореальной зоны. 2011. Т. XXIX. № 3–4. С. 281–288.
- Уланова Н. Г., Чередищенко О. В. Механизмы сукцессий растительности сплошных ветровалов южнотаежных ельников // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14. № 1 (5). С. 1399–1402.
- Усольцев В. А., Залесов С. В. Методы определения биологической продуктивности насаждений. Екатеринбург: Уральск. гос. лесотехн. ун-т, 2005. 147 с.
- Уткин А. И. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты) // Итоги науки и техники. Сер. Лесоведение и лесоводство. М.: Наука, 1975. Т. 1. С. 9–190.

- Чибисов Г. А. Биологическая продуктивность сосняков, формируемых рубками ухода // ИВУЗ. Лесн. журн. 1997. № 5. С. 7–16.
- Albrektson A. Relations between tree biomass fractions and conventional silvicultural measurements // *Ecol. Bull.* 1980. N. 32. P. 315–327.
- Frank D., Reichstein M., Bahn M., Thonicke K., Frank D., Mahecha M. D., Smith P., Velde M. van der, Vicca S., Babst F., Beer C., Buchmann N., Canadell J. G., Ciais P., Cramer W., Ibrom A., Miglietta F., Poulter B., Rammig A., Seneviratne S. I., Walz A., Wattenbach M., Zavala M. A., Zscheischler J. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts // *Global Change Biol.* 2015. V. 21. Iss. 8. P. 2861–2880.
- Groot W. J. de, Cantin A. S., Flannigan M. D., Soja A. J., Gowman L. M., Newbery A. A comparison of Canadian and Russian boreal forest fire regimes // *For. Ecol. Manag.* 2013. V. 294. P. 23–34.
- Jonsson B. G., Esseen P.-A. Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest // *J. Ecol.* 1990. V. 78. N. 4. P. 924–936.
- Ovchinnikova T. M., Sotnichenko D. L., Mochalov S. A., Sukhovolskiy V. G. Successions in forest coenoses after windfall: Models of tree competition // *Contemp. Probl. Ecol.* 2013. V. 6. Iss. 2. P. 170–176 (Original Rus. Text © T. M. Ovchinnikova, D. L. Sotnichenko, S. A. Mochalov, V. G. Sukhovolskiy. 2013. Publ. in *Sibirskii Ekologicheskii Zhurnal.* 2013. N. 2. P. 217–225).
- Repola J. Models for vertical wood density of Scots pine, Norway spruce and birch stems, and their application to determine average wood density // *Silva Fennica.* 2006. V. 40. N. 4. P. 673–685.
- Rock J., Badeck F.-W., Harmon M. E. Estimating decomposition rate constants for European tree species from literature sources // *Europ. J. For. Res.* 2008. V. 127. Iss. 4. P. 301–313.
- Shorohova E., Kapitsa E. Influence of the substrate and ecosystem attributes on the decomposition rates of coarse woody debris in European boreal forests // *For. Ecol. Manag.* 2014. V. 315. P. 173–184.
- Ulanova N. G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // *For. Ecol. Manag.* 2000. V. 135. Iss. 1–3. P. 155–167.

BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF THE NATURALLY DEVELOPING AND DISTURBED BY WINDFALL LICHEN PINE FOREST (KOMI REPUBLIC)

I. N. Kutyavin, A. V. Manov

*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
Kommunisticheskaya str., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russian Federation*

E-mail: kutjavin-ivan@rambler.ru, manov@ib.komisk.ru

The evidence characterizing the changes in the structural organization and productivity of the post-windfall middle-taiga lichen pine forest growing in the Northern Ural region are presented. It is shown that the stand after the windfall changes from a relatively uneven age with demutative phases of the dynamics of the age structure type to a conditionally uneven age. Pine undergrowth in both the background and disturbed areas is characterized as «healthy». It has been established that with an increase in the height of undergrowth, the number of individuals of the oppressed categories decreases. It was revealed that in naturally developing lichen pine forests of the same age, the morphometric indicators of trees (diameter, height), the reserves of organic matter of phytocenoses are higher than in post-windfall pine stand. A comparative analysis is made of the accumulation of the deposition of plant organic matter of naturally developing and post-windfall pine forests. Ten years after the windfall in the lichen pine forest, 91.8 t ha⁻¹ of phytomass is concentrated, which is 1.4 times less than in the background pine forest. Ten years after the windfall, the bulk of organic matter is concentrated in large tree residues, whereas in naturally growing cenosis in growing trees, the annual production of phytomass of disturbed pine trees is 1.9 times less than in the background, makes up 1019 kg ha⁻¹. The accumulation of phytomass production in the post-windfall lichen pine forest is equivalent to the role of woody plants and plants of ground cover, whereas in the background pine forest the main role is played by woody plants. It was revealed that after windfall there was a decrease in the participation of lichens and an increase in the participation of shrubs and mosses in the formation of ground cover. Annually, the decomposition constants of large wood residues in the windfall were 0.02 year⁻¹.

Keywords: *after windfall middle taiga pine forests, phytomass, production, the Northern Cis-Ural.*

How to cite: *Kutyavin I. N., Manov A. V. Biological productivity of the naturally developing and disturbed by windfall lichen pine forest (Komi Republic) // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2019. N. 2: 53–63 (in Russian with English abstract).*

DOI: 10.15372/SJFS20190205

© Kutyavin I. N., Manov A. V., 2019