



И.Н. Кутявин

**СОСНОВЫЕ ЛЕСА
СЕВЕРНОГО ПРИУРАЛЬЯ:
СТРОЕНИЕ, РОСТ,
ПРОДУКТИВНОСТЬ**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук

И.Н. Кутявин

**СОСНОВЫЕ ЛЕСА
СЕВЕРНОГО ПРИУРАЛЬЯ:
СТРОЕНИЕ, РОСТ, ПРОДУКТИВНОСТЬ**

Сыктывкар
ИБ Коми НЦ УрО РАН
2018

УДК 630*187:582.475:630*22 (470.1)
ББК 43.4 (235.55)
К95

Сосновые леса Северного Приуралья: строение, рост, продуктивность [Электронный ресурс] / И. Н. Кутявин ; отв. ред. К. С. Бобкова. – Сыктывкар : ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2018. – 176 с. – DOI: 10.31140/book-2018-02.

Приведена типологическая структура сосняков Северного Приуралья. Рассмотрены вопросы строения древостоев в сосняках разных условий произрастания. Дана оценка возрастной структуры древостоев. Показана роль лесных пожаров и ветровала в структурной организации и состоянии древесного яруса. Проведен анализ состояния основных древостоев в фоновых условиях произрастания. Проанализирован возобновительный процесс под пологом сосняков, дана количественная и качественная характеристика подроста. Проведен сравнительный анализ динамики роста основных древостоев в разных типах леса. Определена биологическая продуктивность фитоценозов основных типов коренных сосняков.

Книга представляет интерес для экологов, специалистов, работающих в области лесного хозяйства, и студентов, обучающихся в университетах лесного профиля.

Табл. 18. Илл. 51. Прил. 2

Pine forests of the Northern Cis-Urals: structure, growth, productivity / I. N. Kutyavin ; Chief Editor K. S. Bobkova. – Sytyvkar: Institute of Biology, Komi Scientific Centre, 2018. – 176 p.

The typological structure is given for pine forests of the Northern Urals. The questions of the stand's structure in pine forests of different growth conditions are considered. The age structure of stands has been assessed. The role of forest fires and fallen trees for the structural organization and health condition of tree-storey is discussed. The health status of pine stands in background growth conditions has been analyzed. Young pine trees growing under adult pine trees have been assessed. Quantitative and qualitative characteristics of tree undergrowth have been given. Comparative analysis of growth dynamics has been carried out for pine stands differing by forest type. Old-grown pine forests have been evaluated for biological productivity.

The book is of interest for ecologists, specialists working in the field of forestry and forestry students.

Ответственный редактор
д.б.н., профессор К. С. Бобкова

Рецензенты
д.с.-х.н., профессор В. В. Пахучий
(Сыктывкарский лесной институт)
к.с.-х.н., доцент А. А. Григорьев
(Институт экологии растений и животных УрО РАН)

ISBN 978-5-6040622-0-3

© ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
ГЛАВА 1. К истории изучения сосняков на Севере	8
ГЛАВА 2. Природно-климатические условия района исследований	28
ГЛАВА 3. Объекты и методы исследования	34
ГЛАВА 4. Возрастная структура древостоев	55
ГЛАВА 5. Строение сосновых древостоев различных типов	77
ГЛАВА 6. Состояние сосновых древостоев	97
ГЛАВА 7. Возобновительный процесс в сосняках	101
ГЛАВА 8. Динамика роста сосны в различных лесорастительных условиях	114
ГЛАВА 9. Продуктивность сосновых фитоценозов	127
Заключение	147
Литература	150
Приложения	171

ПОСВЯЩЕНИЕ

*Данный труд посвящается моему отцу **Николаю Васильевичу Кутявину**, привившему мне любовь к лесу, – инженеру-таксатору, верному спутнику большинства экспедиций, оказавшему неоценимую помощь в закладке постоянных пробных площадей и в сборе полевого материала.*

ВВЕДЕНИЕ

Бореальные леса, распространенные в умеренном поясе Северного полушария, характеризуются небогатым видовым составом древесных жизненных форм растений. Таежная зона по климатическим условиям подразделяется на крайнесеверную, северную, среднюю и южную подзоны с преобладанием в них светлохвойных и темнохвойных видов древесных растений. Для фитоценозов характерна простота ярусного сложения, где древесный ярус образован в основном видами четырех родов (ель, сосна, пихта, лиственница), которые в зависимости от палеоэкологических и современных географических условий сменяют друг друга в направлении с запада на восток (Лесная энциклопедия, 1986).

Для познания природы лесов Севера необходимы исследования закономерностей структурно-функциональной организации фитоценозов. Важна оценка изменения их продуктивности. Все это требует анализа продукционного процесса энергомассообмена, биогенного круговорота веществ в лесных экосистемах (Родин, Базилевич, 1965; Казимиров и др., 1977; Никонов, Лукина, 1994; Лукина, Никонов, 1996), а также определения биосферной функции лесных сообществ (Исаев и др., 1996; Лесные экосистемы..., 2002; Усольцев, Залесов, 2005а; Пулы и потоки..., 2007; Усольцев и др., 2012).

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является одной из основных лесообразующих пород на территории европейского севера России (Правдин, 1964). Сосновые леса, произрастающие на этой территории, занимают порядка 22.2 млн. га, что составляет примерно 32% лесопокрытой площади региона (Зябченко, 1984; Лесной фонд..., 1999). В Республике Коми лесные площади с доминированием в составе древостоев сосны составляют 7.1 млн. га (Государственный доклад..., 2011), занимая второе место по площади после ельников. В процессе эволюции лесов европейского Севера на территории Республики Коми сформировались устойчивые сосновые фитоценозы. Сосняки на территории республики распространены во всех таежных зонах. В составе покрытой лесом площади они занимают в крайнесеверной подзоне тайги 11.2%, северной – 25.7, средней – 31.1 и южной – 26.8%. Во всех подзонах большая часть площади сосняков относится к зеленомошной

(34–91%) и сфагновой (26–39%). Лишайниковые и долгомошные сосняки занимают от 7 до 20% (Лесное хозяйство..., 2000; Углерод..., 2014). Основные массивы коренных сосновых лесов произрастают вдоль рек Печора, Вычегда, Мезень и в предгорных лесах Северного Урала, Тиманского кряжа (Леса Республики..., 1999). В связи с интенсивными промышленными рубками, проводимыми на территории Республики Коми в последние 50 лет, и глобальным изменением климата снижается биоразнообразие, происходит нарушение строения, процесса развития сосновых фитоценозов. В настоящее время в сосновых насаждениях молодняки занимают 27%, средневозрастные – 27,3, приспевающие – 5,3, спелые и перестойные – 40,3%. Разработка и планирование проведения эффективных мероприятий по долгосрочной охране, мониторингу и рациональному использованию древесных ресурсов, сохранению биологического разнообразия и генофонда сосновых фитоценозов должны строиться с учетом их структуры и функционирования. Печоро-Ильчский природный биосферный государственный заповедник – один из таких объектов на территории республики. Целью его создания является сохранение и изучение естественного хода природных процессов и явлений, генофонда растений и животных, типичных и уникальных экосистем лесной зоны Северного Приуралья. Заповедник входит в международную систему биосферных резерватов, осуществляющих глобальный экологический мониторинг.

Следует отметить, что исследования строения древостоев лесных насаждений бассейна верхней Печоры проведены в темнохвойных лесах В.В. Пахучим (1999), К.С. Бобковой с соавт. (2006), А.А. Алейниковым (2011). В работах приведены данные о породном составе, строении этих древостоев, дан анализ их пространственного размещения. Флористическая и геоботаническая оценка основных типов сосняков рассматриваемого региона приведены в работах (Самбук, 1932; Корчагин, 1940; Юдин, 1954; Дегтева, 1992; Флора и растительность..., 1997; Леса Республики..., 1999; Торлопова, Ильчуков, 2007 и др.). Следовательно, изучение структурной организации, динамики роста и биологической продуктивности сосновых лесов в условиях естественного произрастания представляет большой научный интерес. В настоящее время на территории предгорных ландшафтов Урала (в пределах верховьев бассейна Печоры) структурно-функциональная организация древостоев сосновых сообществ изучена слабо.

В монографии рассматриваются закономерности строения, возрастной структуры, роста древостоев и продуктивности сосновых насаждений в предгорьях Урала бассейна верхней и средней Печоры (в границах Печоро-Ильчского природного государственного био-

сферного заповедника и его буферной зоны Комсомольского лесничества). Исследованиями охвачены массивы сосновых лесов, в которых ни разу не осуществлялась эксплуатация промышленными рубками и не отмечено влияния преобразований ландшафта, связанных с разработкой природных ресурсов, строительством и промышленным загрязнением.

Выражаю искреннюю благодарность доктору биологических наук, профессору К.С. Бобковой за всестороннюю помощь в проведении данной работы. Выражаю признательность сотрудникам отдела лесобиологических проблем Севера Института биологии за ценные консультации при обработке материала, помощь в сборе материалов по фитомассе и замечания в процессе подготовки рукописи монографии, а также сотрудникам Печоро-Ильчского заповедника А.Б. Якушеву, А.Н. Воронину за участие в организации и проведении полевых работ.

Исследования выполнены при финансовой поддержке государственной темы НИР № 115012860034 «Биогеоценотические основы продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского Северо-Востока» (2015–2017); № АААА-А17-117122090014-8 «Пространственно-временная динамика структуры и продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем на европейском северо-востоке России» (2018–2020) и при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта (№ 18-34-00563).

Глава 1. К ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ СОСНЯКОВ НА СЕВЕРЕ

1.1. Строение древостоев и возрастная структура сосняков

Знание закономерностей строения древостоев в том или ином регионе позволяет разрабатывать основные нормативы и правила ведения хозяйства в них. Под строением лесных насаждений в широком смысле этого термина понимается совокупность и закономерность соотношения их количественных и качественных показателей, в узком значении – это форма насаждений, состав, соотношение их компонентов и распределение древесных пород по ярусам, толщине, высоте, форме, соотношение возрастных поколений или возрастная структура деревьев (Третьяков, 1927; Тюрин, 1931; Воропанов, 1961; Левин, 1966 и др.). Эти показатели позволяют оценивать развитие и жизненное состояние древостоев в различных условиях произрастания, а также их устойчивость к экологическим факторам (Высоцкий, 1962; Цветков, Цветков, 2003).

Исследованию строения и возрастной структуры древостоев сосновых экосистем таежной зоны посвящено большое количество работ (Воропанов, 1961; Комин, 1963; Шанин, 1965; Левин, 1966; Комин, Семечкин, 1970; Соколов, 1970; Верхунов, 1976, 1979; Agren et al., 1983; Зябченко, 1984; Нагимов, 1984; Цветков, Семенов, 1985; Steijlen, Zackrisson, 1987; Agren, Zacrisson, 1990; Лыганский, Нагимов, 1994; Lähde et al., 1994; Семенов и др., 1998; Пахучий, 1999; Цветков, 2002; Wallenius, 2002; Kuuluvainen et al., 2002; Lilja, Kuuluvainen, 2005; Bebbet et al., 2005 и др.).

С середины XIX в. в связи с увеличением запросов на крупномерную древесину возникла потребность в накоплении знаний о строении древостоев северных лесов европейской части России. основоположниками изучения строения и роста насаждений таежных лесов явились лесоустроители. Так, к концу XIX в. при обследовании лесов Праводвинской дачи Сольвычегодского уезда Вологодской губернии И.И. Гуторовичем была впервые предложена классификация лесов по типам насаждений, росту и каче-

ству древесины. П.П. Серебренниковым (1912) была дана характеристика роста и сбega сосны, ели и березы разных типов насаждений, выявлены виды фауны. В 1910 г. аналогичное таксационное исследование древостоев в зависимости от условий местопроизрастания было проведено под руководством А.Н. Битриха в Помоздинском лесничестве Коми края (Левин, 1966; История Архангельского..., 2000).

На рубеже XIX и XX столетий бытовало мнение, что все северные леса в силу их нетронутости хозяйственной деятельностью представлены одновозрастными насаждениями. А.С. Рожков (1912) утверждал, что северные леса представлены старыми фаунами насаждениями, состоящими из деревьев разной толщины, но одинакового возраста. При этом он полагал, что одновозрастные не только девственные леса, но и насаждения, пройденные выборочными рубками. При первых лесоустройствах северных лесов выводы А.С. Рожкова подтверждались тем, что в сосновых древостоях деревья разной толщины имеют одинаковый возраст, а иногда в одном и том же сосновом древостое отдельные тонкие деревья были старше крупномерных. Это объясняется тем, что в лесах Севера наряду с одновозрастными встречаются и разновозрастные сосновые древостои. М.Е. Ткаченко (1939) по проведенным исследованиям на 14 пробных площадях отметил, что при различных условиях местопроизрастания сосновые и лиственничные древостои являются или одновозрастными, или состоят из нескольких поколений. Основной причиной возникновения девственных одновозрастных сосновых и лиственничных насаждений являются лесные пожары. Такие же выводы для лесов Дальнего Востока сделаны Б.А. Ивашкевичем (1929) и значительно позднее для лесов Средней Сибири и Забайкалья А.В. Побединским (1965).

А.В. Тюриным (1931) было установлено, что строение древостоев по диаметру находится во взаимосвязи с возрастом и интенсивностью рубок ухода и не зависит от полноты, бонитета и породного состава. А.И. Тарашкевич (1924) указывал на то, что распределение стволов по диаметру не зависит от вышеперечисленных показателей и определяется только средним диаметром древостоя.

Н.В. Третьяковым (1927) был сформулирован закон единства строения древостоев, согласно которому распределение деревьев в них по диаметру зависит от среднего диаметра и не зависит от бонитета, полноты, состава и формы древостоя. В дальнейшем данный стандарт он стал рассматривать только в зависимости от среднего диаметра (Третьяков и др., 1952).

М.М. Орлов (1927) указывал, что между одновозрастными и разновозрастными насаждениями существует множество перехо-

дов, придающих лесам смешанный характер. А.А. Корчагин (1954) считал, что разновозрастность характерна самой природе леса, хотя под влиянием ураганов, пожаров и других факторов на площадях, где одновременно уничтожен весь древостой, возникают разновозрастные насаждения, которые через несколько поколений переходят в разновозрастные.

В дальнейшем было доказано, что место среднего дерева является непостоянным и изменчивость редуционных чисел распределения деревьев зависит от статистических показателей: коэффициент вариации, асимметрия, эксцесс (Поздняков, 1955). Согласно С.А. Дыренкову (1973), Н.Н. Свалову с соавт. (1973), асимметрия рядов распределения деревьев по диаметру находится в тесной зависимости от возраста древостоев, а также от среднего диаметра и густоты древостоя.

Согласно В.М. Соловьеву (2008), для оценки связи распределения деревьев в древостоях по диаметру в различных условиях происхождения и местопроизрастания необходимо проведение наблюдений на разных этапах их развития. Такой мониторинг следует проводить на постоянных пробных площадях и путем анализа хода роста модельных деревьев.

Н.Н. Свалов (1961) отмечал, что из 240 пробных площадей, заложённых в Коми АССР, в Архангельской и Вологодской областях, только на 15 из них разница в возрасте модельных деревьев не выходила за пределы 10 лет, а в большинстве случаев (примерно половина пробных площадей) эта разница превышала 60 лет. Исследования заболоченных сосняков Архангельской области (Бахтин, Соколов, 2015) показали, что анализ парных связей указывает на стабильные зависимости между варьированием возраста и вариацией диаметра и высоты.

Следует учесть, что формирование возрастной структуры древостоев сосняков в естественных условиях произрастания зависит от множества факторов, а главным являются низовые пожары (Мелехов, 1948; Колин, 1963, 1967; Бузыкин, 1965; Побединский, 1965; Левин, 1966; Zackrisson, 1977; Верхунов, 1979; Зябченко, 1984; Цветков, Семенов, 1985; Ермоленко, 1987; Steijlen, Zacrisson, 1987; Engelmark et al., 1994; Kuuluvainen et al., 2002; Garet et al., 2012; Drobyshev et al., 2016 и др.).

Изучая возрастную структуру сосняков Сибири и Дальнего Востока, С.С. Шанин (1963) выделил три типа возрастного строения древостоев: разновозрастные древостои, древостои, образованные несколькими неясно выраженными поколениями, и древостои, состоящие из двух поколений. Разновозрастность лесов Сибири и Европейской части, как отмечает А.В. Побединский (1965),

зависит главным образом от пожаров, при которых гибнет часть древостоя, после чего под изреженным материнским пологом создаются условия для появления и развития подроста. При неоднократном повторении пожаров формируются разновозрастные древостои. Автор показывает, что сосняки Забайкалья представлены в основном разновозрастными древостоями с выделением в них от трех до пяти возрастных поколений с групповым расположением деревьев. Обычно такие древостои в данном регионе произрастают в остепненных, брусничных и бруснично-разнотравных типах леса.

Согласно В.И. Левину (1966), на европейском Севере встречаются разновозрастные и одновозрастные сосновые древостои. Одновозрастные древостои встречаются в сосняках как естественного, так и искусственного происхождения. Последние, как правило, произрастают на сравнительно небольших площадях. Одновозрастные сосняки естественного возобновления в основном состоят из деревьев, возраст которых различается иногда в пределах целого класса (5, 10 и 20 лет). Кроме того, они могут состоять из деревьев одного или двух хорошо выраженных возрастных поколений, а иногда с незначительной, также хорошо выраженной примесью отдельных деревьев других возрастных поколений при самых разнообразных сочетаниях этих двух или трех поколений по числу деревьев и среднему их диаметру. Такие древостои при инвентаризации должны таксироваться по возрастным поколениям (элементам леса). Чаще всего эти древостои можно встретить в таежных сосняках послепожарного происхождения. Разновозрастные древостои встречаются также при любом сочетании деревьев разных возрастных поколений, что характерно для заболоченных сосняков.

По данным исследований А.А. Макаренко (1967), в сосняках Казахского мелкосопочника изменение коэффициентов варьирования, асимметрии и эксцесса диаметра и высоты длится до 30–50-летнего возраста, далее величина показателей снижается.

Г.Е. Комин и И.В. Семечкин (1970) в зависимости от пространственного размещения деревьев разного возраста и структуры популяций исследуемой породы выделяют следующие типы возрастной структуры: абсолютно-одновозрастные, одновозрастные, условно-разновозрастные, ступенчато-разновозрастные, циклично-разновозрастные и абсолютно-разновозрастные. В работе предлагается методика изучения возрастной структуры, которая должна строиться на поиске, выделении и подробном описании поколений.

В основу классификации возрастной структуры сосновых древостоев С.С. Зябченко (1984) положены коэффициенты изменчивости возраста и диаметра деревьев и выделены следующие категории: условно-однообразные, относительно-разнообразные, разнообразные с выраженными поколениями. Автор отмечает, что относительно-разнообразные и условно-однообразные сосняки Карелии хотя и различаются по возрастной структуре, но сохраняют сходные закономерности строения древостоя элемента леса. Разнообразные же сосняки представлены, как правило, двумя поколениями, каждое из которых надо рассматривать как древостой элемента леса. Характерной особенностью девственных лесов является разнообразно-равномерное или разнообразно-групповое расположение деревьев в древостоях (Дылис, 1977).

На основе коэффициента изменчивости возраста и варьирования диаметра П.М. Верхунов (1976, 1979) дает описание четырех типов возрастного строения древостоев сосны. Однообразные древостои с быстрым завершением периода формирования поколений; условно-однообразные, характеризующиеся растянутым формированием поколений; условно-разнообразные, в которых период формирования поколений значителен по времени; и разнообразные, состоящие из нескольких четко выраженных или невыраженных поколений деревьев. При этом в первых трех типах возрастного строения сосняков древостои представлены одним поколением леса, но с различными периодами формирования.

В притундровых сосняках европейской части России Б.А. Семеновым с соавт. (1999) выделено три типа возрастной структуры: условно-однообразные – представленные послепожарными молодняками и сформированные из густого самосева; условно-разнообразные – с течением времени трансформированные из условно-однообразных сосняков и разнообразные – состоящие из двух-трех поколений сосны. Авторами также рассматриваются закономерности размерного строения в зависимости от возрастной структуры. Показано, что с увеличением числа поколений значительно возрастают статистические показатели, повышается амплитуда колебания диаметра и высоты.

Исследования, проведенные Н.В. Торлоповой и С.В. Ильчуковым (2007) в среднетаежных сосняках Республики Коми, показывают, что часто формируются как однообразные древостои при наличии в их составе единичных старых сосен, так и древостои с двумя и тремя поколениями.

1.2. Возобновление в сосновых лесах

Под возобновлением леса (лесовозобновлением) следует понимать процесс восстановления основного компонента леса – древесной растительности – под пологом древостоя, на вырубках, гарях и других площадях (Лесная энциклопедия, 1985). Появление древостоя способствует образованию лесной среды, других компонентов лесного сообщества, характерных для него: подлеска, напочвенного покрова в виде мхов, лишайников, лесных травянистых растений, кустарничков и подстилки, появляются лесные ягоды, грибы, лесная дичь. Согласно И.С. Мелехову (1999), понятие «возобновление леса» можно рассматривать в широком биогеоэкологическом или экосистемном смысле, т.е. как возобновление лесного сообщества, лесного биогеоценоза или лесной экосистемы.

И.В. Семечкин (1970) отмечает, что подрост не может являться молодым поколением леса. Автор относит его к части лесовозобновительного фонда, такому как запас семян, придаточные и спящие почки и которому необходимы определенно сложившиеся экологические условия. То есть подрост следует отнести к потенциальному, еще не сформированному поколению.

Исследование естественного возобновления под пологом сосновых древостоев посвящено достаточно большое количество работ. Данный процесс на территории европейского севера России охарактеризован в работах (Мелехов, 1948; Корчагин, 1954; Левин, 1966; Цветков, 1968, 2002, 2008; Львов и др., 1980; Зябченко, 1984; Цветков, Семенов, 1985; Семенов и др., 1998; Горшков, 2001; Ярмишко и др., 2009; Беляев, 2011 и др.), в условиях Скандинавии (Engelmark, 1993; Kuuluvainen, 1994; Linder et al., 1997; Angelstam, 1998; Kuuluvainen, Rouvinen, 2000 и др.), в западных и южных районах Республики Коми (Лазарев, 1955, 1957; Листов, 1971, 1982, 1986), на Урале и в Сибири (Бузыкин, 1965а, б; Ермоленко, 1965, 1987; Санников, 1973, 1992; Побединский, 1965, 1973; Бойченко, 1972 и др.).

Согласно С.С. Зябченко (1984), В.Ф. Цветкову, Б.А. Семенову (1985), в сосновых лесах протекает постоянное естественное возобновление. Интенсивность этого процесса определяется комплексом климатических, биологических и абиотических факторов. Обилие семян не всегда обеспечивает успех возобновления. Прорастанию семян препятствует не только мощная лесная подстилка, сильно развитая в лесных сообществах таежной зоны, но и сомкнутый полог, под которым появившиеся всходы не могут развиваться и погибают. Такое явление может повторяться многократно, пока не образуется рыхлый полог и не уменьшится густо-

та материнского древостоя. Лишь при этих обстоятельствах обеспечиваются необходимые условия для роста подрастающего молодого поколения. Особенность восстановления леса в условиях Севера при образовании нового поколения проявляется в медленном приросте молодых деревьев в высоту, что является следствием недостатка тепла как одного из основных лимитирующих факторов (Цветков, Семенов, 1985).

Известно, что большую роль в возобновлении сосны, да и леса в целом, играют лесные пожары различной интенсивности. Впервые цикличность лесовозобновительных процессов в связи с пожарами в сосняках Севера проанализирована И.С. Мелеховым (1948, 1949). Позднее этому вопросу были посвящены работы А.А. Молчанова (1971); С.С. Зябченко (1984); В.Ф. Цветкова, Б.А. Семенова (1985); С.Н. Санникова (1992); О. Engelmark (1993); Р. Angelstam (1998); Т. Kuuluvainen, S. Rouvinen (2000); В.В. Горшкова (2001) и других исследователей.

А.А. Листов (1971а, б) отмечает, что при длительном отсутствии пожаров в северотаежных лишайниковых борах бассейна р. Мезень (Республика Коми) наблюдается медленный рост подроста сосны. Эту же особенность медленного роста деревьев при образовании нового поколения леса в северных лесах отмечает В.Ф. Цветков и Б.А. Семенов (1985). Авторы указывают, что одним из основных лимитирующих факторов выступает недостаток тепла.

В условиях Кольского п-ова зависимость возобновления сосны от давности огневого воздействия проанализирована В.В. Репневским (1959, 1961), а позднее В.Ф. Цветковым (1968, 2002). Авторы указывают, что первоначально вследствие улучшения условий для восприятия почвой семян, снижения корневой конкуренции, улучшения обеспеченности растений элементами питания и условий освещения имеют место «вспышки» возобновления. Постепенно, с увеличением давности пожара, по мере восстановления мохово-лишайникового и кустарничкового ярусов растительности, образования мощной лесной подстилки, условия для поселения сосны ухудшаются. Одновременно с увеличением давности пожара под пологом насаждений возрастает диспропорция между возрастающими потребностями молодого поколения в свете, влаге и элементах минерального питания с одной стороны и ухудшающимися условиями освещения и возрастанием корневой конкуренции – с другой. С определенного момента, исчерпав доступное световое довольствие под пологом и ресурсы минерального питания ризосферы, старый подрост сосны начинает отмирать, а пополнение его новыми молодыми растениями все более затрудняется. После нового пожара цикл лесовозобновления повторяется.

В результате обследования сосновых лесов южных районов Кольского п-ова В.Ф. Цветков (1968) проанализировал послепожарные циклы, в пределах которых автором выделено четыре этапа:

- относительно слабого возобновления;
- интенсивного возобновления;
- стабилизации численности подроста и самосева;
- спада возобновления.

В условиях крайнесеверной тайги (Цветков, 2002) и других районов таежной зоны (Мелехов, 1948; Беляев, 2011 и др.) задержка лесовозобновления после пожара в сосняках может быть связана прежде всего с неурожаем семян. Сопряженный анализ материалов по возобновлению (возрастной структуры самосева при разной давности огневого воздействия) за 10 лет с учетом погодных условий свидетельствует о существовании отдельных периодов, когда успех возобновления в первые годы после пожаров определялся количеством осадков за июнь-июль. Тесная связь появления всходов сосны с условиями атмосферного увлажнения была выявлена на Урале и в Сибири (Ермоленко, 1965, 1987; Санников, 1973; Верхунов, 1979). По данным И.П. Щербакова с соавт. (1979), естественное лесовозобновление послепожарного подроста сосны на гарях идет медленно вследствие ухудшения гидрологических условий. Рядом авторов (Верхоланцева, 1963; Побединский, 1973; Цветков, 2002 и др.) отмечается, что при сильном воздействии огня происходит образование плотной напочвенной сухой корки, которая препятствует прорастанию семян. Такое явление может продолжаться до 12 лет.

С.Н. Санников (1992) обращает внимание, что в северной тайге большая часть всходов сосны появляется в течение 5–7 лет после пожара. Особи, появляющиеся позднее пятого года после пожара, нежизнеспособны и погибают к концу 3–5 года жизни. Автор отмечает зависимость послепожарного возобновления от урожая семян. Наиболее обильные всходы в период послепожарных сукцессий (первые 5–7 лет) появлялись в годы повышенного плодоношения сосны. Последнее может быть связано с огневыми повреждениями деревьев, уменьшением конкуренции и обогащением почвы зольными элементами.

По наблюдениям в сосняках Западной Сибири И.Д. Махатков (2007) выделяет два направления восстановления древостоя на гарях. Первое связано с действием низового пожара высокой интенсивности, приводящее к сильному повреждению древостоя, медленному, но обильному появлению подроста и формированию со временем одновозрастного древостоя. Второе обусловлено действи-

ем повторяющихся низовых пожаров низкой интенсивности, слабо повреждающих древостой, что наряду с обильным возобновлением в итоге приводит к формированию ступенчато-разновозрастного древостоя.

Полнота материнского древостоя в определенной мере влияет на состав хвойного подроста. Во всех типах леса среди низкополнотных древостоев (0.3–0.4) преобладает доля сосняков с господством подроста сосны. С увеличением полноты древостоя представленность таких сосняков уменьшается. В высокополнотных древостоях (0.7–0.8) среднетаежной подзоны более половины площади сосняков (брусничные, черничные и даже лишайниковые) имеют под пологом еловый подрост. В северотаежной подзоне Карелии при такой же полноте древостоя процесс заселения ели наиболее выражен в сосняках черничных, в которых на 80% площади господствует еловый подрост. При хозяйственной оценке успешности естественного возобновления под пологом леса существенное значение имеют высота, возраст и состояние подроста, количество и равномерность его размещения по площади. Самая высокая густота подроста отмечена в сосняках лишайниковых – от 13 до 150 тыс. экз. га⁻¹, в брусничных его значительно меньше – 1–5, а в черничных – от 0.5 до 1.5 тыс. экз. га⁻¹ (Зябченко, 1984).

Исследования, проведенные в сосняках Республики Коми (Ларин, Паутов, 1980; Торлопова, Ильчуков, 2007), показывают, что число хвойного подроста зависит как от возраста древостоя, так и от типа леса, что наиболее выражено в лишайниковых типах сообществ, где количество подроста колеблется от 0.05 до 3.00 тыс. экз. га⁻¹. Авторы объясняют, что в этих типах сосняков наиболее часты беглые низовые пожары, которые уничтожают сосновый подрост и создают условия для обсеменения и появления нового поколения.

1.3. Рост сосновых древостоев

Ростовые процессы деревьев в древостоях во многом отражают особенности формирования, развития лесных фитоценозов и позволяют оценить их устойчивость к неблагоприятным условиям произрастания. Прирост деревьев – это ежегодное отложение древесины поверх слоев прошедших лет, в результате чего происходит увеличение размеров ствола, площади камбиального слоя, объема корней и ветвей растущего дерева. Ходом роста древостоя или его динамикой называется изменение с возрастом всех его таксационных признаков: средней высоты, среднего диаметра, суммы площадей сечений на высоте 1.3 м, запаса и прироста древесины,

количества деревьев на единице площади и других показателей (Воропанов, 1961, 1966; Дворецкий, 1964; Левин, 1966; Антанайтис, Загреев, 1969; Верхунов, 1979; Кузьмичев, 1977, 2013 и др.).

Родоначальником создания местных таблиц хода роста, составленных в первой половине XX в. для **сосновых и еловых насаждений**, лесоводы считают А. Варгас де Бадемара (Левин, 1966; Воропанов, 1966). Полученные им таблицы хорошо отражают рост и развитие насаждений, относящихся к определенной территории, а также связывают закономерности таксационных признаков как между насаждениями, так и средой.

В начале XX в. была дана характеристика роста и сбег сосны, ели, березы разных типов насаждений (Серебренников, 1912). Изучая ход роста высокобонитетных северных сосняков Архангельской губернии, А.В. Тюрин (1931) выявил особенности роста сосняков по высоте и диаметру. Выявлено, что увеличение средней высоты древостоя с возрастом идет до 200 лет за счет роста всех деревьев и что средние высоты продолжают увеличиваться до глубокой старости за счет отмирания тонкомерных и вместе с тем низких по высоте стволов, вследствие чего средние высоты постепенно приближаются к более высоким. Первая работа по определению строения и роста древостоев разных типов леса таежной зоны среднего Урала была проведена Д.А. Миловановичем (1927). В ней приводятся составленные таксатором Н.П. Олоничевым таблицы хода роста нормальных сосновых насаждений для трех наиболее продуктивных типов леса: *Pinetum tiliosum*, *P. tilioso-myrtillosum* и *P. cytisio-vacciniosum*.

Во второй половине 1940-х гг. исследования строения и роста насаждений в связи с условиями местопроизрастания были продолжены. Так, В.И. Левиным (1966) были составлены опытные таблицы хода роста сосны по типам леса и классам бонитета для нормальных сосняков, О.А. Неволным в 1963-1965 гг. – для смешанных сосново-березовых, Н.Н. Соколовым в 1963-1965 гг. – для «модальных» сосняков.

Основным из показателей продуктивности лесных насаждений является текущий прирост древесины, который дает представление о состоянии древостоя, изменении условий внешней среды в фитоценозе. Определению текущего прироста древесины посвящены работы П.В. Воропанова (1961), М.Л. Дворецкого (1964), П.М. Верхунова (1974), А.А. Вайс (2009) и др.

В работе В.В. Антанайтиса и В.В. Загреева (1969) были обобщены сведения о закономерностях формирования текущего прироста стволовой древесины в зависимости от различных природных и хозяйственных факторов. Авторами проанализированы ме-

тоды определения текущего прироста как отдельного дерева, так и совокупности деревьев в древостоях различной производительности и возраста.

Известно, что в годичных слоях прироста древесины аккумулируется информация о явлениях, протекающих в окружающей среде, и прежде всего климатических условиях (Комин, 1973; Fritts, 1976; Шиятов, Комин, 1986; Ваганов, 1977; Schweingruber et al., 1991; Качева, 1992; Briffa, 1999; Esper, 2003; Шиятов, 2000; Вахнина, 2011 и др.). Отмечено, что при неблагоприятных условиях произрастания годичный прирост деревьев определяется одним лимитирующим фактором, в благоприятных – рядом факторов, значение которых меняется во времени и пространстве. Следует подчеркнуть, что в исследованиях дендрохронологов, работающих в бореальных лесах, уделяется внимание изучению цикличности колебаний в приросте деревьев. Показано, что в каждом дендрохронологическом ряду содержится несколько циклов различной длительности и амплитуды. Выделено значительное количество циклов, в основном внутривековых, которые проявляются в ходе изменения физико-географических процессов в природе. У наиболее длительных рядов выявлены вековые и сверхвековые циклы. На европейском северо-востоке России дендрохронологическими исследованиями сосняки охвачены слабо.

В северной подзоне тайги (Мурманская и Архангельская области, Карельская и Коми АССР) Г.Б. Гортинским с соавт. (1986) изучена динамика прироста ранней, поздней древесины и годичного слоя в целом у сосны и ели. В древостоях сосняков 8–16% деревьев проявляют асинхронность прироста с остальными деревьями. По мере продвижения с запада на восток в северотаежных насаждениях наблюдается сходство в многолетней динамике прироста как годичного слоя, так и ранней и поздней древесины отдельно взятой древесной породы. Поздняя древесина является наиболее варьируемой составляющей годичного слоя. Прирост поздней древесины меньше по сравнению с ранней и согласуется с годичным приростом в целом. Отмечается цикличность радиального прироста. У сосны выявлены циклы с периодом 11, 33 и 75–79 лет.

Исследования динамики роста сосны в разных типах леса, проведенные А.И. Бузыкиным с соавт. (1986), показали, что внешняя регуляция изменения прироста в зеленомошных типах леса выражена сильнее, чем внутриценотическая, а в багульниковом в значительной степени проявляется ценотическая. Установлена довольно тесная связь ($R^2 = 0.5-0.7$) прироста древесины с возрастом деревьев. Согласно П.М. Верхунову (1979), природа сосновых ле-

сов различной возрастной структуры до настоящего времени выявлена не в полной мере. Слабо исследованы в лесных биогеоценозах такие важнейшие показатели производительности, как текущий прирост, запас древостоев, таксационные признаки и закономерности их динамики. Отсутствуют математические модели формирования прироста древесины в разновозрастных древостоях, использование которых позволит управлять данным процессом с помощью лесохозяйственных мер. Недостаточно вскрыты особенности онтогенетического развития этих сложных объектов природы. Недостаточно разработаны методы учета прироста запаса разновозрастного древостоя.

1.4. Биологическая продуктивность сосняков

Биологическая продуктивность – это образование биомассы, выражаемое потоками органического вещества и его потенциальной химической энергии за единицу времени на единицу площади. Биологическую продуктивность оценивают по годичной продукции сухого органического вещества в $t\text{ га}^{-1}$ в год, или энергии Дж м^{-2} в год. В практике лесного хозяйства биологическая продуктивность выражается запасами биомассы на единицу площади. Различают первичную и вторичную биологическую продуктивность. Первичная характеризуется образованием фитомассы в процессе фотосинтеза зелеными растениями. Изучение биологической продуктивности лесных насаждений включает следующие показатели: фитомасса надземных частей деревьев, масса подземных органов, прирост фитомассы стволов, хвои, ветвей, корней, фитомасса и прирост растений напочвенного покрова (Лесная энциклопедия, 1986).

На Севере европейской части таежной зоны биологическая продуктивность сосняков освещена в работах (Молчанов, 1971; Габеев, 1976; Казимиров и др., 1977; Albrektson, 1980; Никонов, Цветков, 1984; Бобкова, 1987; Vanninen et al., 1996; Лукина, Никонов, 1996; Helmisaari et al., 2002; Бабич и др., 2004; Wang et al., 2004; Zianis et al., 2005; Repola, 2008; Феклистов и др., 2015; Кутявин, Бобкова, 2017 и др.).

Все функции лесов, в частности, биосферные и ресурсные, тесно связаны с интенсивностью продукционного процесса. Поддержание продукционной способности лесов является одним из основных способов оценки эффективности управления лесным хозяйством. Известно, что при изменении условий местопроизрастания лесных фитоценозов в широтном направлении с севера на юг, с возрастанием или снижением абсолютной высоты местности про-

являются закономерности изменения состава, ярусов растительности, упрощения их строения, снижения биологической продуктивности (Уткин, 1975; Усольцев, 1988, 2010; Бузыкин и др., 2002).

Первые данные о закономерностях формирования в насаждениях стволовой массы и фитомассы крон появились в конце XIX–начале XX в. в работах немецких ученых Гартинга и Флари (Harting, 1886; Flury, 1907). Разрабатываемые ими нормативы были направлены в первую очередь на их ресурсную оценку. Запасы стволовой части деревьев, их объемов (кору и сучьев) рассчитывались в процентах от общего объема стволов (Третьяков и др., 1952). Целенаправленные исследования продуктивности деревьев и древостоев начали проводиться в основном с середины 1930-х гг. в культурах лиственницы А.С. Яблоковым (1934), в сосняках – М.Д. Даниловым (1948) и А.И. Ахромейко (1950).

Наибольший интерес к изучению продуктивности хвойных (в том числе и сосновых) насаждений был в 1967–1975 гг., связанный с реализацией Международной биологической программы (МБП). Именно в этот период были разработаны методы по определению фитомассы лесных ценозов и проведена оценка продуктивности лесных фитоценозов. Продуктивность сосняков приведена в работах (Молчанов, Смирнов, 1967; Молчанов, 1971; Зябченко, Гришин, 1974; Медведева, 1974; Уткин, 1975; Казимиров и др., 1977; Семечкина, 1978 и др.). Изучение параметров продукционного процесса северных лесов имеет большое значение в оценке углеродного бюджета в связи с климатическими изменениями (Усольцев, Залесов, 2005а; Усольцев, 2010). Дана оценка влияния экологических факторов на годовую продукцию и фитомассу деревьев и древостоев, изменение соотношений между компонентами фитомассы в процессе развития древостоев, охарактеризована биологическая продуктивность сосновых фитоценозов (Иванчиков, 1971; Семечкина, 1978; Бобкова, 1987, 2005; Усольцев, 1988б, 2001; Аткин, Аткина, 1999; Нагимов, 2000; Бузыкин и др., 2002; Осипов, 2011 и др.).

Н.И. Казимиров с соавт. (1977) показал зональную, возрастную и экологическую изменчивость продуктивности и обмена веществ в сосновых насаждениях Карелии. По данным Т.В. Белоголовой (1974), в сосняках этого же региона установлена продуктивность растений напочвенного покрова сосняков зеленомошной группы типов леса. Автор указывает, что снижение фитомассы растений нижних ярусов связано с увеличением возраста древостоя.

Выявлено, что 50-летние сосняки Крайнего Севера обладают относительно высокими запасами фитомассы (от 50 до 130 т га⁻¹)

с изменением годичной продукции от 3.4 до 6.6 т га⁻¹ в год (Никонов, Цветков, 1984). Согласно исследованиям Н.В. Лукиной, В.В. Никонова (1996), в сосняках Северной Фенноскандии запасы органического вещества не превышают 100 т га⁻¹, что связано с техногенной нагрузкой, которая вызывает деградацию фитоценозов и снижение запасов живой органической фитомассы растений.

По данным исследований Н.А. Бабич с соавт. (2004), в 30–50-летних культурах сосны запас органической массы древостоя достигает 106–164 т га⁻¹. Авторы указывают, что культуры сосны, выращенные из семян северотажной зоны, в последующем формируют значительно больше органической массы, чем выращенные из семян среднетаежных климатипов. Отмечено, что искусственные сосняки по сравнению с естественными накапливают примерно в два раза больше фитомассы.

По данным работ, проведенных в Скандинавских странах, в вересковых среднетаежных сосняках Финляндии с возрастом аккумулируется от 20 до 140, в черничных – от 12 до 251 т га⁻¹ органического вещества (Vanninen et al., 1996). Фитомасса брусничных сосняков разного возраста варьирует в пределах 7–156 т га⁻¹ (Helmisaary et al., 2002; Kollari et al., 2004). В средневозрастных сосняках лишайниковых этого же региона масса органического вещества составляет около 82 т га⁻¹ (Wang et al., 2004). В приспевающих сосновых фитоценозах Швеции отмечена концентрация органического вещества до 200 т га⁻¹ (Persson et al., 2000).

В.А. Усольцевым (2001–2003, 2007) создана база данных по биологической продуктивности лесных фитоценозов Северной Евразии. Показана география продуктивности главных лесообразующих пород с учетом зонального и провинциального градиентов. Полученные материалы указывают, что фитомасса сосновых древостоев средней тайги Восточной Сибири и Среднеевропейской провинции изменяется от 10 т га⁻¹ в 10-летнем возрасте до 270 т га⁻¹ в 160-летних насаждениях (Усольцев, 2001). В.А. Усольцев (2002) на основе моделей динамики фитомассы и таблиц хода роста нормальных и модальных древостоев составил 590 таблиц биопродуктивности насаждений. Автором выявлены условия, обеспечивающие более высокую продуктивность насаждений, предложены зависимости предельных показателей фитомассы от индекса континентальности климата и суммы эффективных температур (Усольцев, 2003). Им же разработаны методы определения основных компонентов фитомассы и ее первичной продукции, на основе чего определены запасы органического вещества лесных насаждений территории Уральского региона. Показано, что существуют методические недочеты и неопределенности в количественных

оценках биологической продуктивности лесных экосистем. Отмечено, что с целью корректной оценки глобальной ресурсной и биосферной роли лесов все больше возрастает научная ценность точных данных о биопродуктивности лесов, особенно первичной продукции (NPP), для каждой лесообразующей породы в разных лесорастительных условиях и климатических зонах (Усольцев, Залесов, 2005; Усольцев, 2007).

В Республике Коми В.Д. Надуткиным и А.Н. Модяновым (1972) дана оценка надземной фитомассы древесных растений зеленомошных типов сосняков северной тайги. Г.В. Рusanовой и А.В. Слобода (1974) определены запасы (96 т га^{-1}) и продукция (3 т га^{-1}) органического вещества в спелом лишайниковом сосняке. К.С. Бобковой (1987) установлены закономерности накопления органической массы в северо- и среднетаежных сосновых фитоценозах. Показано, что в средней тайге Республики Коми более продуктивными являются двухъярусные сосново-еловые древостои. Достаточно большое внимание автор уделяет оценке запасов корней. К.С. Бобковой (Эколого-физиологические..., 1993) определена продукция органической массы в среднетаежных сосновых насаждениях. С увеличением влажности почв в продукции фитомассы возрастает доля участия растений живого напочвенного покрова. В более поздних исследованиях (Биопродукционный процесс..., 2001) ею приведены регрессионные уравнения зависимости фитомассы растений от диаметра ствола. А.Ф. Осиповым (2011) на примере чернично-сфагновых сосняков средней тайги было установлено изменение запасов фитомассы по мере их развития. Так, по мере увеличения возраста от 45 до 118 лет запасы органического вещества в этих типах леса увеличиваются от 89 до 126 т га^{-1} .

В условиях средней тайги темп формирования фитомассы у хвойных в 1.5–2.0 раза выше, чем в северной, и в 1.5 раза меньше, чем в южной (Леса Республики..., 1999; Курбанов, 2002). Анализируя исследования продуктивности сосновых лесов таежной зоны европейского севера России, можно отметить, что запасы органического вещества насаждений примерно одного возраста в пределах одной или близких групп типов леса увеличиваются от северной тайги к южной, что связано с различием в климатических условиях (Молчанов, 1971; Казимиров и др., 1977; Бобкова, 1987 и др.). Данными авторами была установлена биологическая продуктивность различных типов сосновых лесов. Так, годовая продукция фитомассы в зависимости от типа леса в сосновых лесах северной тайги изменяется от 5.3 до 7.1, средней – от 4.9 до 8.6 т га^{-1} . Среди комплекса экологических факторов, определяющих биологическую продуктивность лесных фитоценозов в зональном аспекте, главными являются тепло и атмосферное увлажнение.

1.5. Жизненное состояние древостоев

Основной информацией состояния древостоев служат такие признаки, как дефолиация и дехромация кроны, количество сухих ветвей в кроне, размеры и возраст хвои, состояние верхушки. Немаловажную роль при оценке состояния деревьев играет химический состав ассимиляционных органов древесных растений (Лукина и др., 1994; Ярмишко, 1997; Manual..., 2010).

Экологическая структура популяции разделяется на пространственные группы отдельных особей, которые в свою очередь взаимосвязаны между собой и находятся под воздействием различных факторов среды (Яблоков, 1987). Отсюда следует вывод о необходимости рассмотрения жизненного состояния леса не только на уровне целого древостоя, но и по поколениям.

Не менее важным условием, определяющим развитие и состояние таежных лесов, являются лесные пожары (Мелехов, 1948; Ермоленко, 1967; Верхунов, 1979; Санников, 1992; Горшков, Ставрова, 2002; Цветков, 2002; Drobyshev et al., 2015 и др.). Как естественное и неотъемлемое условие формирования лесных экосистем пожар выполняет существенную роль в эволюционном и лесообразовательном процессах (Бузыкин, 1965а, б; Побединский, 1965; Санников, 1973, 1992; Санников, Санникова, 1973; Семенов и др., 1998 и др.). При накоплении отрицательных воздействий пожаров снижается устойчивость лесов, теряются их экосистемные функции (Рожков, 2003). Значительную роль в жизненном состоянии играют фитопатогенные организмы (Рожков, 2014).

И.С. Мелеховым (1948) отмечено, что наибольшей устойчивостью по отношению к огню характеризуются спелые насаждения. С возрастом сопротивляемость огневому воздействию увеличивается, однако наиболее сильные повреждения наблюдаются у молодых древостоев. Автором впервые было разработано одно из направлений современной лесной пирологии – пожарная травматология леса. Огневые повреждения древесных пород подразделяются на три вида: ожоги ствола, ожоги и перегорание корней, ожоги кроны.

Динамика восстановления состояния сосняков при повреждении низовым пожаром во многом зависит от структуры древостоев. Известно, что полное восстановление исходных форм насаждений, подвергшихся воздействию огня, не происходит, т.е. наблюдается тенденция к изменению лесной растительности. Отличие допожарного насаждения от послепожарного зависит от вида и силы пожара (Корчагин, 1954; Луганский и др., 1996). Так, слабые низовые пожары оказывают незначительное влияние на лесной

биогеоценоз, восстанавливающийся тип леса мало отличается от допожарного. Пожары высокой интенсивности вносят значительные изменения в возрастную структуру и состояние насаждений (Кутявин, Торлопова, 2016).

Э.Н. Валендик с соавторами (1979), И.В. Косов (2006), рассматривая устойчивость хвойных пород к воздействию огня, отмечают, что повреждение крон хвойных деревьев до полного отмирания может наблюдаться не только при верховых, но и при сильных низовых пожарах, когда за счет воздействия конвекционных потоков повреждаются и отмирают почки древесных растений. При огневых повреждениях ствола, несовместимых с жизнью дерева, усыхание кроны происходит в течение нескольких лет. Быстрое пожелтение хвои связано с ее ожогом восходящими конвекционными потоками высокой температуры, возникающими при низовых пожарах. Такое пожелтение хвои может наблюдаться спустя 5–6 дней после пожара.

Следует отметить также и влияние пожаров на древостой в зависимости от условий местообитания (Балбышев, 1963; Санникова, 1985). Одна и та же древесная порода в различных местообитаниях по разному реагирует на воздействие огня.

1.6. Изученность лесов

Печоро-Илычского государственного биосферного заповедника

Первые сведения о растительности региона были опубликованы в 1856 г. академиком Рупрехтом на основе экспедиции Гоффмана в 1847–1848 гг. на Северный Урал. Небольшие гербарии собраны участниками экспедиции Брандтом и Брашныч в бассейне р. Илыча. В 1907 г. после большого перерыва ботанические исследования были возобновлены. Р. Поле описал растительность бассейна р. Илыч. В 1910 г. в экспедиции по Илычу и Печоре И.М. Шемигоновым продолжены исследования флоры заповедника (Земля девственных..., 2000). С.Г. Натом (1915) отмечено, что в послепожарных сукцессиях лесных фитоценозов существует определенный цикл, этапы которого находятся в тесной взаимосвязи с характером лесного пожара и комплексом физических, почвенных и биологических условий и выделено три основных этапа в истории послепожарного восстановления леса: 1 – реставрация почвы (появление живого напочвенного покрова), 2 – реставрация насаждения (заселение лесной растительностью), 3 – реставрация типа (процесс борьбы за обладание почвой между отдельными группами лесорастительных заселений).

В 1917 г. профессор А.Л. Шенников на припечорском Урале и по р. Илычу проводил работы по обследованию флоры. Началом планомерного изучения флоры заповедника следует считать экспедиции ботаника В.С. Говорухина в 1925 и 1926 гг., в которых были проведены обследования бассейна р. Илыча и вершин прилычского Урала. Все эти исследования были выполнены еще задолго до организации Печоро-Илычского заповедника (Леса Республики..., 1999; Земля девственных..., 2000).

После организации заповедника в 1930–1935 гг. начинаются работы по обследованию и инвентаризации флоры уже непосредственно на его территории. В 1934 г. состоялись экспедиции геоботаников А.А. Корчагина и Л.В. Бахтина, в 1935 г. – геоботаника А.М. Леонтьева и сотрудника заповедника Л.Б. Ланиной, в 1936 г. – геоботаника Р.А. Дыдина. В 1937 г. Л.Б. Ланиной выполняется планомерное обследование и инвентаризация флоры Печоро-Илычского заповедника в различных его частях. Выявлено около 120 растительных ассоциаций, дана общая структура растительного покрова резервата, исследованы отдельные типы растительности и растительных формаций (Заповедник..., 1963; Земля девственных..., 2000).

Значительный вклад в изучение заповедной территории внесли сотрудники Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук А.М. Леонтьев (1963), Н.И. Непомилуева (1974). Исследования, проводимые на территории резервата, были направлены на изучение структуры растительного покрова, а также посвящены изучению отдельных типов растительности и растительных формаций сосновых, еловых и кедровых лесов (Ланина, 1963; Леонтьев, 1963). В конце XX–начале XXI в. исследования по видовому и ценоотическому разнообразию растительного мира заповедника, его предгорной и горных частей в пределах верхнего и среднего течения рек Печора и Илыч были продолжены (Дёгтева, 1992; Флора и растительность..., 1997; Дубровский, 2009; Дёгтева, Дубровский, 2014 и др.). Отмечено, что наибольшим флористическим разнообразием характеризуются еловые леса. Установлены закономерности изменения состава древостоев нижних ярусов лиственных насаждений на горях. Показана последующая смена лиственных темнохвойными насаждениями. Выявлено, что восстановление травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов на горях идет более интенсивно, чем на вырубках. В большинстве случаев в приведенных работах даются геоботаническая и флористическая характеристики лесных сообществ.

Лесоводственно-таксационные исследования темнохвойных лесов бассейна р. Унья отражены в работе В.В. Пахучего (1999). Автором приведены данные о породном составе, строении и структуре ельников, проведен анализ их пространственной структуры. В работе К.С. Бобковой с соавт. (2006) показаны строение и структура древостоев коренных еловых фитоценозов верхней Печоры. В результате выполненных работ авторами выявлено, что темнохвойные фитоценозы бассейна рек Печора и Унья представлены в основном смешанными по составу, сложными по форме (до трех ярусов) и разновозрастными древостоями.

Н.В. Торлоповой и С.В. Ильчуковым (2007) приведены результаты исследований сосновых древостоев. Особое внимание в работе уделяется характеристике жизненного состояния сосняков резервата. Показано, что с увеличением возраста древостоев происходит ухудшение их состояния, снижение устойчивости к фитои энтомовам вредителям. Авторами показано, что древостои сосняков заповедника можно использовать как «эталон» для сравнения при проведении мониторинга лесов, подвергшихся антропогенному воздействию. Результаты исследования растительного покрова, почвенных экосистем и катенных комплексов, микросайтной организации экосистем, а также состава и строения еловых ценозов верхней Печоры приведены в работах А.А. Алейникова (2011); О.В. Смирновой, А.А. Алейникова с соавт. (2011). В данных работах показан видовой состав, строение, дана характеристика структуры по возрасту и стадиям развития древостоев темнохвойных формаций Северного Урала. Выявлено, что темнохвойные экосистемы района верхней Печоры сформированы после крупных пожаров.

Таким образом, проведенный анализ литературы позволяет сделать следующие выводы. На Севере таежной зоны сосняки представлены в основном молодняками, средневозрастными и приспевающими насаждениями. К настоящему времени коренные сосняки на европейском Севере сохранились в основном на заповедных территориях.

В сосняках разных природных зон формируются как разновозрастные, так и разновозрастные древостои. Возрастное строение древостоев зависит в основном от вида и интенсивности прохождения лесных пожаров.

В сосняках европейского севера России протекает постоянный лесовозобновительный процесс, который обуславливается рядом климатических, биологических и абиотических факторов. Количественные и качественные показатели характеристики подроста в сосняках определяются типом леса, структурой сообществ и гео-

графическим положением объектов. Главную роль в возобновлении сосны играют пожары различной степени интенсивности, которые определяют условия для роста молодого поколения сосновых лесов.

Типологическая структура, таксационное строение древостоев сосняков, динамика их формирования на западном склоне Приуралья остается практически не исследованной. Слабо изучена дифференциация сосновых древостоев по элементам леса и ярусам, недостаточно сведений о количественной и качественной оценке естественного возобновления. Отсутствуют данные о динамике роста древостоев и биологической продуктивности фитоценозов естественных сосняков. Все это придает исследованиям структурного функционирования сосняков Приуралья весомую актуальность. Эти сведения необходимы для организации и ведения лесного хозяйства в регионе и представляют интерес при оценке природоохранных функций сосновых лесов, в частности, углероддепонирующей роли.

Глава 2. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Геология, рельеф, почвы

Западный склон северного Урала представлен обширным разнообразием геологической структуры. В его строении принимают участие протерозойские, докембрийские, палеозойские и кайнозойские отложения, самыми древними из которых являются верхнепротерозойские породы. На современном этапе развития рельефа территория заповедника сформирована последним оледенением Урала (Атлас, 1964).

По данным В.А. Дедеева с соавт. (1982), Экология... (2004), район исследований по тектоническому районированию делится на две надпорядковые (крупнейшие) структуры: Уральский кряж и Предуральский краевой прогиб (Верхнепечорский прогиб). Территория равнинной части Печоро-Ильчского заповедника находится на границе двух структур Верхнепечорского прогиба и Ижма-Печорской впадины, последняя входит в крупнейшую структуру Печорской синеклизы.

Рельеф исследуемой территории образует три крупных геоморфологических района (Атлас..., 1964).

Равнинный участок (до 175 м над ур.м.), представленный обширной территорией равнины, подошва которой сложена пермскими породами, покрытыми ледниковыми отложениями, включающими в себя флювиогляциальные пески и моренные суглинки.

Предгорный холмистый район занимает западную часть Уральского участка до подножия Главного Уральского хребта. В пределах этого района выделяются области развития известняковых гряд и речных долин и две крупные гряды возвышенностей, сложенные кварцитами и кварцевыми песчаниками. Западная возвышенность – Большая (Высокая) Парма – в пределах заповедника поднимается до 437 м над ур.м. На востоке увалистой полосы находится более приподнятая гряда, которую слагают массивы воз-

вышенностей Ляга-Чугра, Шежимиз, Тумбик и Манзские Болваны. Отдельные вершины этой гряды представлены безлесными каменистыми плато с колебаниями высот от 245 до 875 м над ур.м.

Горный район включает четыре системы меридиональных хребтов Северного Урала. Восточный хребет, называемый Коренным Поясовым Камнем, вытянут вдоль восточной границы заповедника. Он сложен из кварцитов и сланцев и охватывает хребты, расположенные между истоками Печоры и Ыджид-Ляги. Западнее этой системы находится Илычский Поясовый Камень. Это довольно низкогорная гряда, которая состоит из сланцев. Абсолютные отметки этого района достигают 1195 м над ур.м.

В почвах равнинной и предгорной территорий района исследований выделяют песчаные иллювиально-гумусово-железистые подзолы, торфянисто-подзолисто-глееватые и торфянисто-подзолисто-глеевые иллювиально-гумусовые почвы, на которых преимущественно развиты сосновые леса. С продвижением на восток их постепенно сменяют средне- и тяжелосуглинистые, а также развитые на кислых и кристаллических породах торфянисто-подзолисто-глееватые и торфянисто-подзолисто-глеевые почвы (Забоева, 1975; Атлас почв..., 2010). Согласно Почвы..., (2013), на территории заповедника выделено 94 подтипа почв, которые относятся к 34 типам и 10 отделам.

2.2. Климат

Печоро-Илычский государственный заповедник и сопредельные лесничества относятся к двум климатическим районам: Печоро-Вычегодский, в который входят равнинная и часть предгорной территории, и Южноуральский, охватывающий горную и предгорные территории (Атлас..., 1997; Бобрецов и др., 2001). В целом климат района заповедника умеренно континентальный со сложным годовым ходом метеорологических явлений. Здесь соприкасаются арктическая и умеренная климатические зоны. Относительная близость Северного и Атлантического океанов во многом определяет формирование климата территории (Земля девственных..., 2000).

По данным метеостанции Якша, среднемесячные положительные температуры воздуха держатся в течение шести месяцев, однако средняя продолжительность безморозного периода составляет 80–83 дня. В отдельные годы, когда отмечаются поздние весенние и ранние осенние заморозки, безморозный период сокращается до 50 дней. Начало вегетационного периода наступает при среднесуточной температуре +5 °С, при +10 °С ростовые процес-

сы переходят в активную стадию и длятся 80–85 дней на равнине и 47–80 дней в предгорьях и в горах. Среднегодовая температура воздуха в районе Якши -0.8°C , на севере горного района -4°C . Средняя многолетняя температура самого холодного месяца (января) -17.8°C , самого теплого (июля) $+16.3^{\circ}\text{C}$. Абсолютный минимум составляет -55.5°C , абсолютный максимум $+35.7^{\circ}\text{C}$ (Справочник..., 1965, 1968).

Для климатической характеристики района исследований использованы данные многолетних наблюдений трех метеостанций – Якша, Усть-Унья и Верхний Щугор (табл. 1). Метеостанция Якша характеризует климат равнинной территории заповедника, Усть-Унья – предгорной части. Данные метеостанции Верхний Щугор, расположенной в 70 км северней границы заповедника, характеризуют климат горной его части. Приведенные данные указывают на незначительные различия показателей климата метеостанций Якша и Усть-Унья. Это объясняется их одинаковым по широте географическим расположением. Заметную разницу имеют данные метеостанции Верхний Щугор, расположенной на 260 км севернее двух названных выше метеостанций и на значительно большей абсолютной высоте.

За последние десятилетия анализ среднегодовых температур показывает некоторое потепление (Бобрецов и др., 2001; Оценочный доклад..., 2008). Показано, что среднегодовая температура равнинного участка за период с 1936 по 2001 г. увеличилась на 1°C , причем за последние 30 лет этот показатель вырос на 1.2°C .

Анализируя данные метеостанции Троицко-Печорск, А.А. Григорьев с соавт. (2012) показывает, что за период 1888–2000 гг. среднегодовая температура в районе увеличилась на 0.6°C , при этом значительное увеличение ее на 1.3°C произошло в зимний период, тогда как в летний период этот показатель не изменился. Авторами отмечено, что существенное изменение температуры произошло за счет потепления в марте и декабре (2.3 и 2.0°C соответственно), тогда как температуры августа и сентября понизились. Такая же тенденция в изменении средней температуры наблюдается для Якшинской метеостанции.

Общая годовая сумма осадков составляет в равнинном районе 500–800 мм, в горном до 1000 мм. Основная часть осадков выпадает в теплый период года (апрель-октябрь). В виде снега выпадает до 40% годового количества осадков. Средняя продолжительность залегания снежного покрова на равнине 197 дней, в горах до 220. Средняя дата образования устойчивого снежного покрова в районе Якши – 21 октября, таяние снежного покрова – 7 мая. В горах снег выпадает в конце сентября и тает весьма неравно-

Таблица 1
Климатическая характеристика района расположения заповедника (Справочник..., 1965, 1968)

Месяцы	Температура, °С												Количество осадков, мм			
	Средняя многолетняя						Абсолютные									
	Якша	Усть-Унья	Верхний Щугор	Якша	Усть-Унья	Верхний Щугор	Максимум	Верхний Щугор	Якша	Усть-Унья	Верхний Щугор	Минимум	Верхний Щугор	Якша	Усть-Унья	Верхний Щугор
1	-18.8	-18.5	-21.1	4.6	4.6	1.4	4.6	4.6	4.6	1.4	-52.7	-50.3	-51.8	38	40	53
2	-16.9	-16.2	-18.8	4.9	4.4	1.1	4.9	4.4	1.1	-50.9	-47.6	-48.4	29	30	47	
3	-9.4	-9.1	-11.6	12.0	10.9	8.8	12.0	10.9	8.8	-45.0	-43.1	-45.6	33	39	63	
4	0.3	0.4	-3.4	23.5	24.3	20.9	23.5	24.3	20.9	-33.2	-31.7	-33.8	37	42	69	
5	6.6	6.5	2.3	30.7	30.7	28.2	30.7	30.7	28.2	-18.2	-19.4	-23.0	53	58	65	
6	13.1	13	10.1	35.2	34.8	34.8	35.2	34.8	34.8	-5.9	-5.3	-6.5	59	68	71	
7	16.6	16.6	14.7	34.2	35.7	35.7	34.2	35.7	35.7	-1.0	-0.8	-1.7	76	81	89	
8	13.1	13	11.0	33.5	33.6	33.6	33.5	33.6	33.6	-4.4	-2.8	-4.8	73	82	102	
9	6.9	6.6	3.9	28.2	28.4	24.8	28.2	28.4	24.8	-10.1	-10.0	-12.1	61	78	117	
10	-1.1	-1.4	-4.5	20.3	20.1	20.1	20.3	20.1	20.1	-33.7	-29.3	-33.5	59	77	122	
11	-8.7	-9.0	-13.0	7.8	6.9	6.9	7.8	6.9	6.9	-46.5	-42.1	-43.3	54	62	86	
12	-14.7	-14.8	-17.1	2.7	2.5	2.5	2.7	2.5	2.5	-51.9	-49.8	-51.4	44	47	68	
За год	-1.1	-1.1	-4.0	35.5	35.7	35.7	35.5	35.7	35.7	-52.7	-50.3	-51.8	626	704	952	

мерно, задерживаясь иногда до июля. Максимальная среднедекадная высота снега в борах около 90 см, в темнохвойной тайге – 90–120 см. В горах в зависимости от условий рельефа и экспозиции склона эта величина варьирует от 20 до 200 см и более (Справочник..., 1965, 1968).

2.3. Гидрография

Основной тип водоемов заповедника – реки, имеющие горный, полугорный и в меньшей степени равнинный характер. Густота речной сети – 0.4 км км⁻². Для рек характерно чередование широтных и меридиональных участков. Меридионально текущие реки имеют обычно сравнительно спокойное течение, широкие заболоченные долины. Широтные участки рек более быстры и порожисты. Главные реки заповедника – Печора и Илыч, каждая из них имеет протяженность вдоль границ заповедника около 200 км. В долинах главных рек и их крупных притоков хорошо выражены террасы. Кроме современной пойменной террасы выделяются еще 4–5 надпойменных. Придаточные водоемы в заповеднике очень немногочисленны и представлены небольшими пойменными озерами и речными курьями. По характеру питания реки заповедника принадлежат к смешанному типу. Основное значение имеет снеговое питание, доля которого составляет 55%. На дождевое питание приходится 30%, грунтовое – 15%. В зимнее время грунтовые воды являются единственным источником питания рек. Гидрологический режим рек Верхнепечорского бассейна очень непостоянен и отличается ярко выраженной сезонностью. Максимальный подъем воды наблюдается во время весеннего паводка в мае–начале июня. Низкий период уровней продолжается до сентября. В летнее время уровень рек всецело зависит от дождей. В дождливые годы горизонты значительно превышают обычную летнюю норму. Осенью обычно также имеет место высокий подъем уровня рек. Ледостав происходит в конце октября–начале ноября. Наибольшая толщина льда (84–99 см) – в марте–апреле. Некоторые участки верховьев Печоры и Илыча с наиболее быстрым течением не замерзают в течение всей зимы (Атлас..., 1997; Земля девственных..., 2000).

2.4. Растительность

На территории заповедника сохраняются практически не нарушенные природные комплексы трех крупных ландшафтных зон: равнинной, предгорной и горной (Леса Республики..., 1999).

А.М. Леонтьев (1963) подразделил территорию резервата на три геоботанических района:

I. Район сосновых лесов и сфагновых болот Печорской низменности.

II. Район темнохвойных лесов увалистой предгорной полосы с подрайоном заболоченных темнохвойных лесов и сфагновых болот Верхнеилычской низменности.

III. Район горных темнохвойных лесов, субальпийских криволесий и лугов, горных тундр и гольцов Северного Урала.

Отличительной особенностью растительного покрова заповедника является господство темнохвойных лесов с древостоями из сибирских видов – ели, пихты, кедра. Покрытая лесом площадь составляет 86% территории заповедника. Сосновые леса распространены преимущественно на песчаных почвах Якшинского участка. Они неоднократно горели, поэтому возраст их различен. По мере продвижения к горам сосна уступает место пихтово-еловым насаждениям. В верховьях Илычских притоков Ыджид Ляга и Укью встречаются уникальные участки с преобладанием в древостое кедра, который находится здесь на западной границе своего ареала (Непомилуева, 1974).

На территории Уральского участка заповедника проходит граница между подзонами средней и северной тайги. Проведение этого рубежа основывалось на специфике растительности. В средне-таежных лесах заметную роль играет пихта. Северотаежные леса характеризуются более низкой продуктивностью, большей заболоченностью и увеличением доли кедра в составе насаждений. На месте старых гарей здесь формируются березняки и осинники. В горном районе заповедника хорошо выражены три вертикальных пояса растительности: горнолесной, подгольцовый, горнотундровый. Для горнолесного пояса характерна темнохвойная тайга северотаежного облика. Верхняя граница этого пояса достигает отметок 440–590 м над ур.м. (Юдин, 1954; Карпенко, 1980).

Глава 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Объекты исследований

Объектом исследования явились сосновые насаждения, произрастающие на территории Печоро-Ильчского государственного биосферного природного заповедника и его буферной зоны, расположенные в бассейне верхнего и среднего течения р. Печора и её притоков Ильч и Унья (рис. 1). Данный резерват согласно Ю.П. Юдину (1954) располагается в Печоро-Уральской подпровинции с делением на два округа – Печорский сосновый и Ильчский елово-пихтовый. По данным геоботанического районирования европейской части России (Растительность..., 1980), район исследования относится к Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции (Евразийская таежная хвойно-лесная область – Евросибирская темнохвойно-таежная подобласть – Урало-Западносибирская провинция).

Исследования проводились в типичных для данного региона средневозрастных, приспевающих, спелых и перестойных сосняках с закладкой в них постоянных пробных площадей (ППП) с целью ведения длительного мониторинга изменения строения, структуры, продуктивности и состояния фитоценозов. Лесоводственно-таксационная характеристика исследуемых сосняков приведена в табл. 2. Рассматриваемые сосняки в основной части представлены ненарушенными человеческой деятельностью сообществами. Незначительное воздействие было выявлено только на равнинном участке территории. Основными из ведущих экологических факторов, трансформирующих сосновые фитоценозы, являются пожары и ветровалы.

Исследуемые сосновые фитоценозы равнинной и предгорной частей Предуралья формируют как чистые, так и смешанные по составу древостои. При господстве в древесном ярусе *Pinus sylvestris* L. присутствуют *Pinus sibirica* Du Roi, *Picea obovata* Ledeb., *Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula* Roth., редко – *Larix sibirica* Ledeb., *Populus tremula* L. Древостои III-VБ классов бонитета с от-

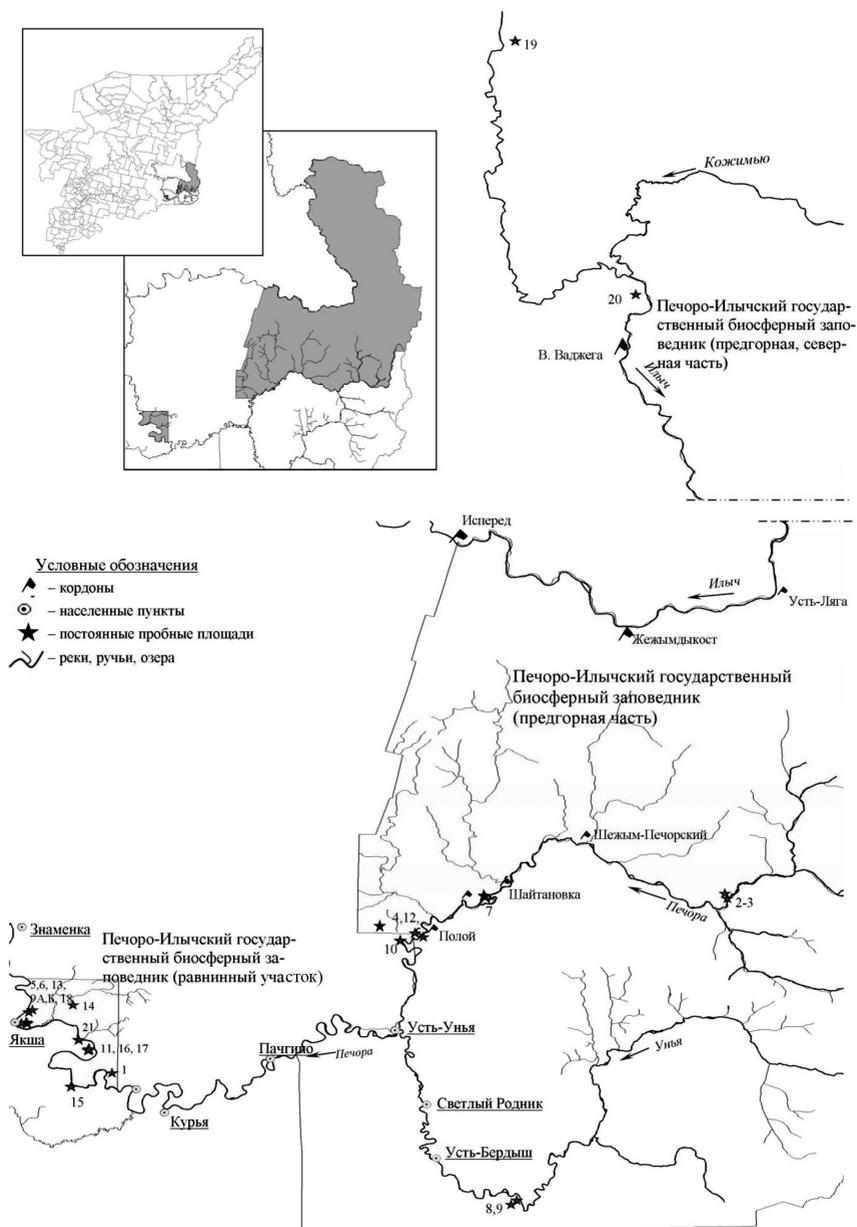


Рис. 1. Карта-схема расположения объектов исследования.

Таблица 2

Лесоводственно-таксационная характеристика сосняков Северного Приуралья

№ ППП	Ярус	Состав древесного яруса	Высота, м	Абсолютная полнота, м ² га ⁻¹	Относительная полнота	Запас, м ³ га ⁻¹	Элемент леса	Диаметр, см	Высота, м	Возраст, лет	Густота, шт.га ⁻¹		Запас стволной древесины, м ³ га ⁻¹		Преобладающая порода	Класс возраста	Класс бонитета	Тип сосняка
											Живой	Сухой	Живой	Сухой				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
11	I	10С ед.Б	13.8	22.5	0.8	163	С	26	13.8	44-215	408	63	162.9	10.5	С	XI	Va	Лишайниковый
							Б	12	7	51	3	—	0.1	—	С			Тот же
16	I	10С	12.8	1.5	0.05	4.2	С	21.3	12.8	185-206	40	4.2	0.54		С			
							С	10.7	10.7	45-75	995	5	71.2	0.54				
17	I	8С2Б ед.Лц	10.8	13.1	0.5	86.3	Б	10.6	11.4	51	235	15	13.2	1.36	С	III	IV	*
							Лц	25.2	14.5	75	5	0	1.95	0				
5	I	10С	16.2	24.5	0.8	202.6	С	27.6	16.2	180-220	383	68	202.6	20.6	С	X	V	Бруснично-лишайниковый
9А	I	10С	14	21.6	0.8	177.1	С	14.3	14	56-370	908	56	177.1	28.5	С	XVIII	V	*
9Б	I	10С	12.3	22	0.8	165.6	С	13.3	12.3	82-330	1092	104	165.6	29.2	С	XVIII	Va	*
14	I	10С	19.6	8.5	0.3	78	С	29.2	19.6	126-155	96	71	78	67.8	С	VIII	IV	*
15	I	10С +Б	16	18.3	0.6	153.9	Б	17.8	16.3	54-135	630	5	153.5	7.8	С	V	IV	*
							Б	11	6.2	Не отр.	10	0	0.4	0	С	V	IV	*
18	I	10С	18.1	27.7	0.8	242.2	С	18.1	18.4	57-83	980	64	242.2	9	С	IV	III	*
							С	27.8	17.7	60-240	104	20	69.9	8.1				
2	I	6С20с2К	16.9	12.8	0.5	108.5	Ос	21.2	15.2	Не отр.	76	32	20.7	6.8		XII	V	Зеленомошно-лишайниковый каменный
							К	25.6	17.7	100-130	36	—	17.9	—	С			
							Б	15.9	10.3	40-80	88	24	10.9	10.9				
	II	6Б4Е	11.6	3.1	0.1	19.1	Е	17.5	12.9	80-120	48	4	8.2	0.9				
		Итого:		15.9	0.6						352	80	127.6	26.7				
	I	6С4К	12.2	8.5	0.3	65.4	С	23.8	11.8	80-380	88	8	41.4	2.6				
							К	23.3	12.6	80-120	64	8	24	0.54				
3		5Б3Е 2Ос	6.6	6.2	0.2	26.9	Б	14.8	6.4	Не отр.	192	20	12.7	1.8	С	VI	V	Лишайниковый каменный
	II						Е	15.3	7.8	60-100	92	4	9.5	0.4				
		Итого:		14.7	0.5		Ос	20.2	5.5	Не отр.	48	16	4.7	1.9				
											484	56	92.3	7.24				
7	I	10С ед.Е,Б	20.7	23.2	0.8	211.8	С	29.6	20.7	82-125	310	30	208.8	9.5				
							Б	10.6	6	Не отр.	85	2	3	—	С	VI	IV	Зеленомошно-лишайниковый
							Е	9	7.3	48-98	5	—	0.03	—				
		Итого:		23.2	0.8						400	32	211.8	9.5				

Продолжение табл. 2

№ ППП	Ярус	Состав древесного яруса	Высота, м	Абсолютная полнота, м ² га ⁻¹	Относительная полнота	Запас, м ³ га ⁻¹	Элемент леса	Диаметр, см	Высота, м	Возраст, лет	Густота, шт. га ⁻¹		Запас стволовой древесины, м ³ га ⁻¹		Преобладающий порода	Класс возраста	Класс бонитета	Тип сосняка				
											Живой	Сухой	Живой	Сухой								
13	I	10С ед.Е,К	18.2	26.0	0.77	234.0	С	17.8	18.2	104-356	890	133	232.4	39.9	С	VIII	V	*				
																			14	0.8	—	—
1	I	Итого:	20.8	26.0	0.8	210	С	15.6	16	110-125	5	0.8	—	—	С	XV	IV	Брусничный				
																			909	133	234.0	39.9
12	I	9С1Е +К,Б	18.31	24.9	0.8	216.2	С	26.6	18.3	72-165	317	67	177.6	11.4	С	VIII	IV	*				
																			253	10	26.3	1
																			63	—	7	—
																			30	—	5.3	—
21	Итого:	10С +1Лц ед.Б	18.2	23.2	0.7	220.2	С	30	18.2	69-425	288	84	214.6	32.2	С	XIV	V	*				
																			24	4	5.5	0.1
4	II	Итого:	23.4	8.3	0.2	73.3	Лц	14.7	13.8	72-308	24	4	5.5	0.1	С	XVII	IV	Черничный свежий				
																			8	16	0.1	0.6
10	I	Итого:	21.6	32.9	0.9	294	С ₃₀₀	50	23.4	250-400	120	284	21.1	38.6	С	XVII	IV	*				
																			85	28	21.1	—
6	I	Итого:	10.1	24.7	0.6	262.2	С ₂₀₀	18	17.5	80-178	85	21.1	38.6	—	С	XVII	IV	*				
																			198	—	40.2	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	Б	17.9	16.4	Не опр.	53	12	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3	0.2	—	—	С	VI	Va	Моршкovo- сфрагвый				
																			74	4	1.6	0.02
6	I	Итого:	21.5	18.2	0.6	137.5	С	21.5	14	160-200	458	165	136.4	31.5	С	X	V	Багульниковый				
																			15	—	0.9	—
8	I	Итого:	8.5	16.6	0.8	117.4	К	12	9	50-60	3											

Окончание табл. 2

№ ППП	Ярус	Состав древесного яруса	Высота, м	Абсолютная полнота, м ² га ⁻¹	Относительная полнота	Запас, м ³ га ⁻¹	Элемент леса	Диаметр, см	Высота, м	Возраст, лет	Плотность, шт. га ⁻¹		Запас стволной древесины, м ³ га ⁻¹	Преобладающая порода	Класс возраста	Класс бонитета	Тип сосняка	
											Живой	Сухой						Живой
9	I	8С1Е1Б+К	10.73	18.7	0.8	109.3	С	16	11.5	60-210	594	129	85.6	16.6	С	V	Va	Чернично-сфагновый
							Е	10	8.7	70-80	263	20	12.6	0.5				
							Б	11	8.6	Не опр.	137	—	6.7	—				
							К	15	14.1	60-200	26	—	4.4	—				
Итого:				18.7	0.8					1020	149	109.3	17.1					
19	I	9С1Еед.К	5.8	3.2	0.2	12.7	С	14.5	5.8	65-178	124	4	10.9	0.2	С	V	Vб	Кустарничково-сфагновый
							Е	11.2	5.5	71-184	38	60	1.8	2.5				
							К	8.3	4.5	Не опр.	1	—	0.1	—				
Итого:											163	64	12.8	2.7				
20	I	8С1К1Б+Е	6.7	14.1	0.8	70.9	С	16.1	7.7	38-387	430	45	57.8	12.6	С	VI	Vб	Вахтово-сфагновый
							К	15.6	7.6	87-130	42	—	5.1	—				
							Б	6.9	6.4	Не опр.	411	8	6	0.2				
							Е	8.4	5	73-160	91	15	2	0.18				
Итого:											974	68	70.9	12.98				

носителем полнотой 0.5–0.9. Некоторые сосняки представлены нарушенными или низкобонитетными древостоями с относительной полнотой 0.1–0.3. Древостои разновозрастны, представлены несколькими поколениями деревьев. Максимальный возраст сосны достигает 450 лет. Запасы стволовой древесины изменяются от 92 до 367 м³ га⁻¹. Объем стволовой древесины сухостойных деревьев в некоторых типах сосняков достигает 40% от общего запаса древесины, что свидетельствует о довольно интенсивном отпаде деревьев в древостоях некоторых типов леса.

Сосняк лишайниковый *Pinetum cladinosum* (ППП 11) (61°46' 52" с.ш., 57°02'22" в.д.) произрастает на предпойменной террасе р. Печора. Древостой составом 10С ед.Б, Va класса бонитета, полнотой 0.8, с запасом древесины 163 м³ га⁻¹. Возраст деревьев колеблется от 40 до 220 лет. Сухостой представлен сосной, объем его стволовой древесины составляет 6% от запаса живых деревьев. Подлесок отсутствует. В подросте доминирует сосна в количестве 22.4 тыс. экз. га⁻¹, в основном здоровый.

Травяно-кустарничковый ярус с общим проективным покрытием (ОПП) 10–20% представлен брусничкой и плауном сплюснутым. Мохово-лишайниковый покров с ОПП 80–90% состоит из кустистых лишайников *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, *C. rangiferina* (L.) Web., *C. arbuscula* (Wallr.) Hale et W. L. Gulb., *Cetraria islandica* (L.) Ach., редко *Cladonia coccifera* (L.) Willd., *C. uncialis* (L.) Weber ex F.H. Wigg. и др. Небольшими пятнами встречаются зеленые мхи. Почва – подзол иллювиально-железистый.

Сосняк лишайниковый *P. cladinosum* (ППП 16) (61°46'49" с.ш., 57°02'08" в.д.) расположен недалеко от ППП 11 на ветровале, прошедшем девять лет назад. Древесный ярус представлен сосной густотой 40 экз. га⁻¹ и запасом древесины 4 м³ га⁻¹. Оставшиеся единичные материнские деревья сосны сильно ослаблены, на стволах встречаются плодовые тела трутовых грибов. Для них характерно интенсивное плодоношение. Количество живого самосева и подроста (18.3 тыс. экз. га⁻¹) свидетельствует о хорошем возобновительном процессе сосны как предварительной, так и последующей генерации (рис. 18, см. вклейку). Подрост и самосев сосны преимущественно здоровые.

В напочвенном покрове преобладают лишайники рода *Cladonia* и *Cladina*, небольшими пятнами встречаются зеленые мхи *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Sw., брусника *Vaccinium vitis-idaea* L., плаун сплюснутый *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub., толокнянка *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. Отмечено усыхание растений напочвенного покрова.

Сосняк лишайниковый *P. cladinosum* (ППП 17) (61°46'51" с.ш., 57°02'13" в.д.) находится на одной боровой террасе с ППП 11 и 16. В составе древесного яруса сосняка присутствуют до двух единиц березы и единичной лиственницы (8С2Бед.Ллц). Древостой IV класса бонитета, состоит из одного поколения сосны в возрасте 45–75 лет. Запас растущих деревьев составляет 86.4, сухих – 1.9 м³ га⁻¹. Количество живого подроста 11.1 тыс. экз. га⁻¹ с преобладанием в составе сосны. Ель, кедр, лиственница и осина представлены единичными особями.

Живой напочвенный покров с ОПП 90%. Травяно-кустарничковый ярус представлен единичными экземплярами брусники, черники и плауна сплюснутого. Мохово-лишайниковый покров состоит преимущественно из кустистых лишайников с примесью цетрарий. Зеленые мхи приурочены к подкроновым пространствам березы.

Сосняк бруснично-лишайниковый *P. vaccinioso-cladinosum* (ППП 5) (61°50'17" с.ш., 56°52'19" в.д.) произрастает на относительно ровном участке вблизи правого берега р. Печора (рис. 2, см. вклейку). Состав древесного яруса 10С, возраст деревьев 180–220 лет. Древостой V класса бонитета, полнотой 0.8 с запасом древесины 203 м³ га⁻¹. Сухие деревья 68 экз. га⁻¹ с объемом древесины 20.6 м³ га⁻¹. Подлесок отсутствует. Подрост в количестве 2.5 тыс. экз. га⁻¹ имеет состав 9С1К, здоровый.

Травяно-кустарничковый ярус с проективным покрытием 70–80% состоит из брусники, редко встречается *Lycopodium clavatum* L. В мохово-лишайниковом покрове с ОПП до 90% доминируют *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetraria islandica*. Встречаются пятна мхов *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* Hedw. Почва – подзол иллювиально-гумусово-железистый.

Сосняк бруснично-лишайниковый *P. vaccinioso-cladinosum* (ППП 9А) (61°49'20" с.ш., 56°52'39" в.д.). Исследуемый объект располагается в 1.5 км от пос. Якша. Древостой составом 10С, V класса бонитета, полнотой 0.8, с запасом древесины 177 м³ га⁻¹. Возраст деревьев колеблется в пределах 56–370 лет. В древесном ярусе присутствует четыре поколения сосны, из которых господствующее место занимают деревья старшего и двух младших поколений (рис. 3, см. вклейку). Сухостой представлен в основном крупномерными деревьями сосны, его количество составляет 56 экз. га⁻¹ с запасом 28.5 м³ га⁻¹. Подрост в количестве 2.9 тыс. экз. га⁻¹, здоровый, имеет состав 10С+Кед.Е.

Травяно-кустарничковый ярус с ОПП 30–40% представлен в основном брусникой и черникой. В мохово-лишайниковом ярусе с ОПП 80–95% встречаются *Cladina stellaris*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina* с примесью *Pleurozium schreberi*.

Сосняк бруснично-лишайниковый *P. vaccinioso-cladinosum* (ППП 9Б). Данная пробная площадь была заложена на второй год после низового пожара, прошедшего в непосредственной близости от ППП 9А. Сравнивая послепожарный сосняк с фоновым, можно отметить незначительное снижение запаса древесины живых деревьев с 177 до 166 м³ га⁻¹, увеличение сухих деревьев с 56 до 104 экз. га⁻¹. Однако, изменение запасов сухостойных деревьев как фонового, так и послепожарного сосняков практически схожее, что связано с большим отпадом старых сухостойных деревьев во время пожара и увеличением числа свежих погибших тонкомерных деревьев. Из-за гибели части деревьев молодого поколения увеличивается минимальный возраст древостоя с 56 до 82 лет. Количество растущего подроста составляет 0.9 тыс. экз. га⁻¹, представлен крупными особями категории сомнительный.

Прогорание напочвенного покрова до минерального горизонта носит фрагментарный характер. На второй год после пожара отмечается активный рост кустарничкового яруса – растения брусники и черники, возобновляющихся от поросли. Единично встречается плаун сплюснутый. Мохово-лишайниковый покров поврежден огнем почти на всей площади, однако на некоторых участках отмечается восстановление лишайников.

Сосняк бруснично-лишайниковый *P. vaccinioso-cladinosum* (ППП 14) (61°50'25" с.ш., 56°58'58" в.д.). Данный сосняк пройден устойчивым низовым пожаром высокой интенсивности (рис. 17, см. вклейку), высота нагара на некоторых деревьях достигает 6 м. Сосняк представлен низкополотным (0.3) древостоем IV класса бонитета, который состоит из деревьев выжившего старшего (126–155 лет) поколения. Запасы стволовой древесины растущих деревьев (78 м³ га⁻¹) практически равны запасам древесины погибших деревьев (67.8 м³ га⁻¹). Сосновый самосев в возрасте до 9 лет достигает количества 67.9 тыс. экз. га⁻¹, отличается хорошим приростом в высоту. Несмотря на полное выгорание живого напочвенного покрова до минерального горизонта, на девятый год после пожара отмечается довольно обильное возобновление травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

Сосняк бруснично-лишайниковый *P. vaccinioso-cladinosum* (ППП 15) (61°43'28" с.ш., 56°59'31" в.д.) находится на боровой террасе левого берега р. Печора. Сосняк пройден пожаром средней интенсивности 19 лет назад. Древесный ярус состоит из сосны с примесью березы (10С+Б). Относительная полнота его 0.6, IV класса бонитета, возраст деревьев изменяется от 54 до 135 лет. Объем стволовой древесины составляет 153.5 м³ га⁻¹. Количество сухостойных деревьев невелико (5 шт. га⁻¹) с запасом стволовой

древесины $7.8 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. Подрост состоит из сосны, березы и осины (7С2Ос1В). Сосна развивается группами преимущественно в окнах. Березовая поросль развивается на старых пнях погибших во время пожара особей той же породы. Осина на площади располагается случайно, семенного происхождения, угнетена.

Подлесок состоит из кустов рябины и ивы. Травяно-кустарничковый ярус сложен крупными пятнами, состоящими из брусники, черники, иван-чая, плауна приплюснутого, травянистых растений злаковых и других видов. Мохово-лишайниковый покров состоит преимущественно из кустистых лишайников и небольших пятен зеленых мхов. Общее покрытие почвы составляет 70–80%.

Сосняк бруснично-лишайниковый *P. vaccinioso-cladinosum* (ППП 18) ($61^{\circ}49'14''$ с.ш., $56^{\circ}51'14''$ в.д.) расположен на относительно ровном участке вблизи пос. Якша. Древостой представлен деревьями III–V классов возраста (рис. 4, см. вклейку). Он чистый по составу (10С), с запасом древесины $242 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. Сухостой с запасом древесины $9 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ представлен тонкомерными деревьями сосны. Подрост 10.9 тыс. экз. га^{-1} , при доминировании в его составе сосны встречаются угнетенные особи ели и кедра. Травяно-кустарничковый ярус и мохово-лишайниковый покров фитоценоза схожи по проективному покрытию и видовому составу с сосняками на ППП 5 и 9А.

Сосняки каменистые на территории заповедника представлены фрагментарными участками. Сосновые фитоценозы Северного Приуралья в отличие от каменистых сосняков Карелии и Сибири менее распространены и подвержены смене другими породами, тем самым носят реликтовый характер. Небольшие массивы каменистых сосняков расположены в среднем течении р. Илыч. Согласно Л.Ф. Правдину (1964), С.Н. Санникову (1992), островное распространение сосны в темнохвойной тайге связано с последним оледенением, после которого сосна как пионер заселяла обнаженные участки равнинных и горных территорий. В последующем с поселением под пологом сосняков темнохвойных пород сосна все больше и больше вытеснялась, приурочиваясь к болотным и скальным участкам. Данные сосняки развиты на каменистых россыпях с выходом коренных кристаллических пород. Почвы маломощные скелетные с фрагментарным развитием (Цветков, Семенов, 1985; Рысин, Савельева, 2000).

Сосняк зеленомошно-лишайниково-каменистый *P. hylacomiosocladinosum rupestris* (ППП 2) ($62^{\circ}00'20''$ с.ш., $58^{\circ}47'50''$ в.д.) произрастает на восточном склоне горы Кузь-Чугра на высоте 350 м над ур.м. (рис. 5, см. вклейку). Древостой смешанный по составу

ву (5С2Ос1К1Е1Б), V класса бонитета, разновозрастный, встречаются деревья от 60 до 240 лет. Запас древесины растущих деревьев $128 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. Сухостой 80 экз. га^{-1} с запасом древесины $27 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ представлен в основном деревьями сосны, ели и осины. Подрост в количестве $1.5 \text{ тыс. экз. га}^{-1}$ имеет состав 4Ос3Е2Б1К+С (рис. 6, см. вклейку). Подлесок представлен *Sorbus aucuparia* L., *Juniperus communis* L. В травяно-кустарничковом ярусе с ОПП 30–40% присутствуют черника и брусника. Мохово-лишайниковый покров с ОПП 40–80% сложен *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*, лишайниками *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*. На деревьях встречаются лишайники (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm).

Сосняк лишайниковый каменистый *P. cladinusum rupestris* (ППП 3) ($62^{\circ}00'20''$ с.ш., $58^{\circ}47'50''$ в.д.) произрастает на высоте 400 м над ур.м. и граничит с гольцовой зоной горы Кузь-Чугра (рис. 7, см. вклейку). Древостой V класса бонитета, смешанный по составу (6С2К1Б1Е+Ос), с запасом стволовой древесины $92 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, возраст деревьев колеблется от 80 до 380 лет. Сухостой 56 экз. га^{-1} с запасом древесины $7.2 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. Подлесок редкий, состоит из рябины. Подрост в количестве $1.1 \text{ тыс. экз. га}^{-1}$ имеет состав 4Б2Е2С2К ед.Ос, представлен в основном деревьями мелкой категории (высотой до 0.5 м). Большая часть подроста находится в угнетенном состоянии.

Травяно-кустарничковый ярус с ОПП 10–20% состоит из кустарничков черники и брусники. Мохово-лишайниковый покров с ОПП 80–90% образован *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris* и *C. mitis*, встречаются *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*. Поверхность камней затянута накипными лишайниками (рис. 8, см. вклейку).

Сосняк зеленомошно-лишайниковый *P. hylocomioso-cladinusum* (ППП 7) ($61^{\circ}59'57''$ с.ш., $58^{\circ}03'33''$ в.д.) располагается на правом берегу р. Печора с небольшим уклоном к реке, выходящим на скальный обрыв берега (рис. 9, см. вклейку). Древостой сформирован после пожара, прошедшего около 130 лет назад. В древесном ярусе доминирует сосна с примесью ели и березы. Запас растущих деревьев $212 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, сухих – 9.5. Подлесок малочисленен, состоит из рябины и ивы. Подрост 520 экз. га^{-1} состоит из ели, березы, сосны с небольшой примесью кедра.

Травяно-кустарничковый ярус с ОПП около 40–50% образован черникой, брусникой, небольшими пятнами встречается водяника, редко хвощ лесной, плаун булавовидный. Мохово-лишайниковый покров состоит на 60% из лишайников *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *C. mitis*, *Lobaria pulmonaria* и др. и на

40% из зеленых мхов, представленных *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*, небольшими пятнами встречаются и мхи из рода *Polytrichum* sp.

Сосняк зеленомошно-лишайниковый *P. hylacomiosio-cladinosum* (ППП 13) (61°49'25" с.ш., 56°51'57" в.д.). Исследуемый объект располагается на относительно ровном участке. Древостой разновозрастный (от 104 до 356 лет), состоит из двух поколений сосны с небольшой примесью кедра и ели, с запасом древесины 234 м³ га⁻¹. Сухостой представлен тонкомером сосны 133 экз. га⁻¹ с запасом древесины 40 м³ га⁻¹. Подлесок отсутствует. Подрост редкий 500 экз. га⁻¹ из сосны, ели, кедра и березы.

ОПП травяно-кустарничкового яруса около 30% образовано брусникой и черникой, небольшими участками встречается водяника. В мохово-лишайниковом покрове с ОПП 85–90% лишайники – *Cladina stellaris*, *C. rangifelina*, *C. islandica*, *C. coccifera* и др. и мхи – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Polytrichum* sp.

Сосняк брусничный *P. vaccinosum* (ППП 1) (61°44'30" с.ш., 57°06'22" в.д.) располагается вблизи устья р. Стариковка. Древостой чистый по составу (10С), разновозрастный, возраст деревьев 160–340 лет, IV класса бонитета, полнотой 0.6, имеет запас древесины 210 м³ га⁻¹. Довольно много (60 экз. га⁻¹) сухих деревьев. Подлесок отсутствует. Подрост сосняка брусничного в количестве 7 тыс. экз. га⁻¹ имеет состав 8С2Е+Б,Ос. Встречается плодоносящий сосновый подрост высотой более 1.5 м (рис. 10, см. вклейку). Травяно-кустарничковый ярус имеет ОПП 84–90%, представлен в основном брусникой. Мохово-лишайниковый покров с ОПП 70–80% сложен видами рода *Cladina* в равном обилии с зелеными мхами *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*.

Сосняк брусничный *P. vaccinosum* (ППП 12) (61°51'45" с.ш., 57°55'17" в.д.) произрастает на небольшом флювиогляциальном всхолмлении вдоль верхового болота (рис. 11, см. вклейку). Древостой имеет состав 9С1Е+К,Б с запасом древесины 216 м³ га⁻¹. Сухостой (47 экз. га⁻¹) представлен преимущественно сосной. Подлесок отсутствует. Плотность подроста составляет 1.2 тыс. экз. га⁻¹ и в отличие от сосняка брусничного (ППП 1) в его составе преобладают кедр и ель.

Травяно-кустарничковый ярус имеет ОПП 60–70% с преобладанием брусники. Присутствуют также такие виды, как плаун булавовидный, хвощ лесной, майник. В мохово-лишайниковом ярусе доминируют зеленые мхи (75–80%). Небольшими включениями в окнах древостоя присутствуют лишайники рода *Cladina* и др. Почва – подзол иллювиально-железистый.

Сосняк брусничный *P. vacciniosum* (ППП 21) (61°47'53" с.ш., 57°00'35" в.д.) расположен на крутом берегу надпойменной боровой террасы р. Печора. Старовозрастный сосняк неоднократно подвергался низовым пожарам, последний из них был в 2010 г. Древесный ярус сосняка составом 10С+Лц, ед.Б, с запасом древесины растущих деревьев 220.2 м³ га⁻¹. Возраст господствующего по древесному запасу поколения деревьев сосны составляет 300–320 лет, максимальный ее возраст 425 лет. Относительная полнота древостоя 0.7, бонитет V. Лесные пожары и высокий возраст древостоя привели к накоплению большого числа сухостойных деревьев и валежа – 104 и 84 экз. га⁻¹ соответственно. При пожаре отмечена полная гибель подроста. Количество сухого погибшего при пожаре подроста под пологом древостоя порядка 5.2 тыс. экз. га⁻¹. Всходы и самосев сосны густотой 6.2 тыс. экз. га⁻¹ образуют «щетку» в микропонижениях от сгоревшего валежа. В подлеске единично встречаются *Sorbus aucuparia* L. и *Salix* sp. В травяно-кустарничковом послепожарном ярусе отмечается преобладание *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub. Мохово-лишайниковый покров полностью уничтожен и представлен небольшими пятнами восстанавливающихся зеленых мхов.

Сосняк черничный свежий *P. myrtillosum* (ППП 4) (61°57'06" с.ш., 57°57'18" в.д.) находится на левом берегу р. Печора (рис. 12, см. вклейку), рельеф с небольшим уклоном к реке. Древостой IV класса бонитета, полнотой 0.8, представлен двумя ярусами. Состав первого яруса 10С, имеет запас древесины 294 м³ га⁻¹. Второй ярус составом 5ЕЗС2Б с запасом древесины 73.3 м³ га⁻¹. Возраст деревьев сосны в древостое варьирует от 80 до 400 лет. Сухостой представлен деревьями в количестве 28 экз. га⁻¹ с запасом древесины 38.6 м³ га⁻¹. Подлесок редкий из рябины и можжевельника. Подрост сосняка черничного в количестве 1.02 тыс. экз. га⁻¹ имеет состав 5Е2Б2К1С. Травяно-кустарничковый ярус с ОПП 50–60% представлен черникой, редко встречаются брусника и водяника. В мохово-лишайниковом покрове с ОПП около 80% доминируют *Pleurozium schreberii*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*.

Сосняк черничный свежий *Pinetum myrtillosum* (ППП 10) (61°56'23" с.ш., 57°53'52" в.д.) находится на правом берегу р. Печора на боровой террасе между старым руслом реки оз. Пряничное и ручьем. Древостой данного фитоценоза IV класса бонитета, разновозрастный (100–320 лет), полнотой 0.7, с запасом древесины 286 м³ га⁻¹. Он состоит из двух ярусов, первый ярус 10С, второй 7ЕЗС+Б. Довольно много (120 экз. га⁻¹) свежего сухостоя с запасом стволовой древесины 114 м³ га⁻¹ (рис. 13, см. вклейку). Подрост 2.5 тыс. экз. га⁻¹ имеет состав 9Е1К+С,Б, в основном здоро-

вый. Подлесок отсутствует. Травяно-кустарничковый ярус с проективным покрытием 50–60% представлен главным образом черникой, редко встречается брусника. Мохово-лишайниковый покров с ОПП 80–90% состоит из зеленых мхов, на открытых участках встречаются небольшие пятна лишайников. Почва – подзол иллювиально-гумусово-железистый.

Сосняк багульниковый (*P. ledosum*) (ППП 6) (61°50'32" с.ш., 56°52'57" в.д.) произрастает на правом берегу р. Печора (рис. 14, см. вклейку). Древорост данного фитоценоза V класса бонитета, полнотой 0.6, с запасом древесины 137.5 м³ га⁻¹, имеет состав 10С+Кед.Б. Возраст деревьев колеблется в пределах 160–200 лет. В древоросте довольно много сухих (165 экз. га⁻¹) деревьев с запасом древесины 31.5 м³ га⁻¹. Подрост – 1.7 тыс. экз. га⁻¹, состав его 5СЗК2Б+Е. Подлесок редкий, представлен следующими видами: ива козья, береза карликовая, можжевельник обыкновенный. Травяно-кустарничковый ярус с ОПП 50-60% образован багульником с примесью голубики, подбела узколистного. Мохово-лишайниковый покров почти сплошной, состоит из видов рода сфагнум, с небольшим обилием *Hylocomium splendens* и *Dicranum polysetum*. Почва – торфянисто-подзолисто-глеевая супесчаная, подстилаемая суглинками.

Сосняк морошково-сфагновый (*Pinetum chamaemosi-rubosofagnosum*) (ППП 8) (61°32'26" с.ш., 58°12'27" в.д.) располагается на пониженном участке водораздела левого берега р. Унья. Древоростом составом 7СЗЕед.Б,К, Va класса бонитета, полнотой 0.8, с запасом древесины 117 м³ га⁻¹. Возраст деревьев варьирует от 60 до 370 лет. Сухостойные деревья 186 экз. га⁻¹ образуют запас древесины в 20.5 м³ га⁻¹. Подрост плотностью 4.6 тыс. экз. га⁻¹ имеет состав 5Б2С2К1Е, представлен в основном деревьями средней категории крупности (рис. 15, см. вклейку). Подлесок состоит из березы карликовой. Травяно-кустарничковый ярус с ОПП 30–40% образован морошкой, осокой, на микроповышениях встречаются черника, брусника, голубика. Моховой покров с ОПП 80–90% сложен в основном видами *Sphagnum* sp., с незначительным участием *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*. Почва – торфяно-подзолисто-глеевая иллювиально-гумусовая.

Сосняк чернично-сфагновый (*Pinetum myrtilloso-sphagnosum*) (ППП 9) (61°32'26" с.ш., 58°12'37" в.д.) располагается в замкнутом непроточном понижении речной террасы р. Унья. Древорост разновозрастный (60–210 лет), Va класса бонитета, полнотой 0.8, смешанный по составу (8С1Е1Б+К). Запас древесины в нем составляет 109 м³ га⁻¹ (рис. 16, см. вклейку). Сухие деревья 149 экз. га⁻¹ с

запасом древесины 17.1 м³ га⁻¹. Подрост жизнеспособный 3.6 тыс. экз. га⁻¹, составлен елью и березой. Подлесок отсутствует. Травяно-кустарничковый ярус имеет ОПП 60–70%, состоит в основном из черники, реже встречается брусника, голубика, морошка и осока. Моховой покров с ОПП 80–90% образован в основном *Sphagnum* sp. с небольшой примесью *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*. Почва – торфянисто-подзолисто-глееватая иллювиально-железистая.

Сосняк кустарничково-сфагновый (*Pinetum fruticoso-sphagnosum*) (ППП 19) располагается на грядово-мочежинном болотном комплексе «Большой Илыч-Нюр» (63°27'42.8" с.ш., 58°10'48.9" в.д.), высота 278 м над ур.м. Данный сосняк V6 класса бонитета, полнотой 0.2. Древесный ярус состоит преимущественно из сосны с небольшой примесью ели и единичного кедра. Подрост разновозрастный, составом 52С37Е8К3Б. Количество жизнеспособного подростка в данном фитоценозе составляет 0.45 тыс. экз. га⁻¹. В подлеске доминирует карликовая берёза. ОПП травяно-кустарничкового яруса 30–40%, преобладающего вида нет, однако наибольшая ценотическая роль принадлежит *Andromeda polyfolia* с небольшой примесью *Rubus chamaemorus*, *Eleocharis palustris*, *Ledum palustre*. Мохово-лишайниковый ярус образует сплошной покров из сфагновых мхов. Доминирует *Sphagnum fuscum* (Schimp.) H. Klinggr. Отмечены также *Sphagnum warnstorffii* и *S. capillifolium* (описание напочвенного покрова составлено Ю.А. Дубровским).

Сосняк вахтово-сфагновый (*Pinetum menyanthoso-sphagnosum*) (ППП 20) расположен на предпойменной террасе р. Илыч (63°04'17.45" с.ш., 58°36'04.17" в.д.), высота 202 м над ур.м. Состав древесного яруса 8С1К1Б+Е, V6 класса бонитета, с запасом стволовой древесины растущих деревьев 71 м³ га⁻¹. Подлесок выраженный с преобладанием карликовой берёзы, можжевельника обыкновенного и единичной ивы лапландской.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 50%, доминант – вахта трехлистная. Значительно обилие *Equisetum palustre*, *Carex rostrata*, *C. diandra*, *Bistorta major*, *Calamagrostis purpurea*, *Comarum palustre*, *Oxycoccus palustris*. Мохово-лишайниковый ярус с ОПП 70%. 30% поверхности почвы занято мочажинами, заполненными водой. В моховом покрове основные доминанты рода *Sphagnum* с небольшой примесью мхов рода *Bryum*, *Calliergon* (описание напочвенного покрова составлено Ю.А. Дубровским).

3.2. Методы исследований

Исследования были выполнены по общепринятым лесоводственно-таксационным методам. Анализ полученных таксационных материалов обработан с использованием нормативов Н.В. Третьякова с соавт., (1952); Лесотаксационный справочник..., (1986) и Лесотаксационный справочник..., (2012). При обработке результатов наблюдений использовались методы математической статистики (Митропольский, 1969; Дворецкий, 1971; Гусев, 2002). Определение типов леса проводилось по В.Н. Сукачеву, С.В. Зонну (1961) и Л.П. Рысину, Л.И. Савельевой (2008). Общепринятую лесоводственную терминологию использовали согласно ОСТ 56-108-98 и «Лесная энциклопедия» (1985, 1986).

Оценка возрастной структуры древостоя дана по Г.Е. Кому, И.В. Семечкину (1970) и С.А. Дыренкову (1984). Согласно методике данных авторов, для оценки возрастной структуры древостоев был проанализирован возрастной состав популяций сосняков на ППП, вскрыты поколения, охарактеризована их структура и дана характеристика возрастной структуры в целом.

3.2.1. Закладка постоянных объектов мониторинга (ППП)

Подбор объектов мониторинга проводился по таксационным описаниям выделов с использованием планов лесонасаждений и космических снимков. После рекогносцировочных обследований выделов проводился маршрутный обход намеченных насаждений с выбором наиболее типичного.

На подобранных участках выделов закладывались ППП согласно общим нормативным требованиям (ОСТ 56-69-83). При помощи буссоли БГ-1 объект мониторинга ограничивали на местности визирами и закрепляли угловыми столбами внутренней ситуации с указанием на щеке столба номера ППП, площади и года закладки (рис. 19, см. вклейку). Размер пробной площади составлял от 0.1 до 0.5 га и зависел от числа стволов доминирующего вида деревьев: не менее 300 экз. в молодняках, 250 – в средневозрастных, 150–200 – спелых, 120–150 экз. – перестойных насаждениях (Общесоюзные..., 1992). Географическую привязку пробных площадей проводили с помощью навигационного прибора GPS Garmin в системе координат WGS 1984.

На заложенной ППП проводился сплошной пересчет деревьев по видам, а в пределах доминирующей породы – по возрастным поколениям (элементам леса), выделяемым глазомерно. В обязательном порядке учитывали сухостойные и поваленные деревья, определяли стадии их разложения. Жизненное состояние древо-

ствоев сосновых фитоценозов оценивали согласно руководству, используемому в международной программе-методике ICP-Forest (Manual..., 2010). На ППП у всех растущих деревьев при перечете с помощью бинокля оценивали степень дехромации (изменение цвета хвои и листьев) и дефолиации (потеря хвои, листьев в кроне), поврежденность вершины (здоровая, усыхающая, сухая, поврежденная, отсутствует) и долю сухих сучьев в кроне. Кроме этого, учитывали такие показатели, как поврежденность фитопатогенными грибами и энтомофагами. При учете вышеизложенных параметров каждому дереву присваивали следующий класс повреждения: 0 – здоровое дерево (внешние признаки повреждения кроны и ствола отсутствуют, любые повреждения хвои <10% по отношению ко всей массе ассимиляционного аппарата и не влияют на состояние дерева); I – слабо поврежденное дерево (повреждение составляет 11-25% по одному или сумме всех признаков); II – среднеповрежденное (повреждение составляет 26-60%); III – сильно поврежденное (усыхающее) дерево (61-99% повреждений); IV – погибшее дерево (100% повреждений). Старый сухостой в целом почти не влияет на поврежденность древостоя и при расчетах снижает его жизненное состояние (Алексеев, 1989), поэтому отмершие деревья мы разделили на два класса: IVa – свежий сухостой и IVб – старый сухостой.

Оценку жизненного состояния древостоев проводили при помощи индекса средневзвешенного класса повреждения деревьев, составляющих древостой по формуле (1), предложенной А.С. Алексеевым (1997). Для более точного результата за основу расчета брали объем стволовой древесины, а не количество деревьев каждого класса повреждения.

$$I = (\sum_{i=0}^4 i \cdot v_i) / V, \quad (1)$$

где I – индекс поврежденности древостоя, балл; i – номера классов повреждения деревьев, балл от 0 до 4; v_i – объем стволов деревьев i -го класса повреждения, м³; V – общий объем стволовой древесины, м³. Полученный индекс поврежденности древостоя подразделяется на следующие категории: 0–0.5 – здоровый древостой, 0.6–1.5 – ослабленный древостой, 1.6–2.5 – сильно ослабленный древостой, 2.6–3.5 – отмирающий, >3.6 – сухостой (Алексеев, 1997).

В рассматриваемых сосняках проводили исследования возобновительного процесса. На пробных площадях закладывали по пять учетных площадок размером 10×10 или 15×15 м. На ППП 9А проведен сплошной пересчет самосева и подроста. Учитывалось количество молодых особей, высота, возраст, состояние (здоровый, сомнительный, усыхающий, сухой). К подросту отнесены деревья в возрасте более 10 лет. Проведено распределение подроста по ка-

тегориям крупности: мелкий (до 0.5 м), средний (0.51–1.5 м) и крупный (1.51 м и выше) и состояния: здоровый, сомнительный, усыхающий, сухой (Побединский, 1966; Общесоюзные..., 1992). Числовые значения показателей жизненного состояния находили по формуле (2) (Цветков, 2004):

$$C = (100n_1 + 70n_2 + 30n_3) / N, \quad (2)$$

где C – показатель жизненного состояния подроста в момент наблюдения; n_1 , n_2 , n_3 – число здоровых, ослабленных (сомнительных) и усыхающих особей подроста на 1 га; N – общая численность подроста, включая сухие особи. При $C = 100$ –80% ценопопуляции подроста считаются здоровыми, при 79–50 – ослабленными, при 49–20 – сильно ослабленными и ниже 20% – разрушенными.

3.2.2. Определение возраста деревьев и подроста

На каждой ППП для определения возраста и средней высоты древостоя у 30–120 деревьев доминирующей породы и у 15–30 деревьев сопутствующих древесных растений разных ступеней толщины при помощи возрастного бурава отбирались керны с одновременным измерением диаметра дерева и его высоты. Керны отбирались в основном на высоте 0.2–1.3 м таким образом, чтобы избежать влияния колебания ширины годичных колец корневых лап (Комин, 1970; Шиятов, 1973). Для датирования пожаров выбирались деревья с наиболее выраженными пожарными подсушинами, керны брались с четырех сторон, в том числе и с мертвой части ствола (подсушины). Каждый керн помещался в специальный бумажный контейнер и подписывался с указанием номера ППП, высоты отбора керна, его номера, диаметра и высоты дерева.

В лабораторных условиях каждый керн переносился на специально заготовленные рейки с углублениями для образца и фиксировался при помощи клея. Образец крепился таким образом, чтобы его волокна были расположены перпендикулярно рейке. Приклеенный керн со всех сторон обжимался иглами с целью избегания деформации образца. Все данные также переписывались рядом с керном. После высыхания клея образец обильно смачивался водой или обрабатывался горячим паром при помощи бытового отпаривателя. Последний способ наиболее эффективен, так как горячий водяной пар обладает наиболее высоким КПД и позволяет более быстро размягчать древесину, а также вытапливает застывшую смолу из древесины. Далее образец зачищался опасным лезвием. Для улучшения видимости границ между годичными кольцами ранней и поздней древесины зачищенный керн на-

тирался зубным порошком. Ширину годовичных колец на подготовленных кернях измеряли согласно методике (Шиятов и др., 2000) на полуавтоматическом приборе LINTAB V с использованием программы Tsap-Win Professional 0.55 (Rinn, 1996).

Возраст подроста определяли у 25–50 деревьев с измерением его общей высоты. У крупного подроста отбирались керны или спилы, возраст мелкого и среднего подроста определялся по мутовкам. В лабораторных условиях в районе корневой шейки брался срез, после чего под бинокляром подсчитывалось число годовичных слоев на образце. Полученные результаты послужили для определения более точного возраста (1–2 года) взрослых особей деревьев с построением регрессии зависимости между возрастом и высотой подроста. Согласно полученной регрессии можно вычислить длительность роста каждого пробуренного образца взрослой особи до высоты взятия керна (Моисеев и др., 2010).

Развивающийся под пологом сосняков подрост характеризуется замедленным ростом, в связи с чем возникали трудности в определении возраста деревьев, так как древостой в некоторых случаях формировался на месте пожарищ, деревья отличались более быстрым темпом роста в высоту и по диаметру в отличие от подроста, развитого под пологом (рис. 20, см. вклейку). При попадании буровом в сердцевину дерева или получении спила у комлевой части несложно определить темп его роста. При быстром росте дерева годовичные кольца хорошо видны невооруженным глазом, при замедленном они еле различимы. Поэтому для более точного определения возраста отбирался хорошо развитый подрост, растущий преимущественно отдельно от взрослых особей в окнах.

3.2.3. Анализ модельных деревьев. Определение фитомассы

После сплошного перечета деревьев и измерения высот в полевых условиях определялись средний диаметр древостоя и средняя высота. Затем брали от трех до восьми модельных деревьев и по три модельных дерева у сопутствующих в составе пород. Деревья для определения роста дерева распиливались на секции на высоты 0, 1, 1.3, 3, 5 м и далее через двухметровые секции (рис. 21, см. вклейку). У срубленного дерева определялись общая высота, высота до первой сухой и живой ветвей, протяженность кроны. Замерялись диаметры ствола по двухметровым секциям с целью определения объема стволовой древесины (Молчанов, Смирнов, 1967).

Подготовку образцов и измерение ширины годовичных колец проводили так же, как при подсчете радиальных кернов. Измерения снимались по двум-четырем радиусам (сторонам света) каждого древесного спила (Феклистов, 1978). Для описания динамики

ки роста деревьев были использованы **S-образные кривые с параблами** третьего и четвертого порядков ($y = ax^3 + bx^2 + cx$, $y = ax^4 + bx^3 + cx^2 + dx$). Данные кривые были предложены еще в конце XIX в. Саксом (Sachs, 1873). Кривые позволяют описать этапы начального замедленного, затем усиливающегося и затухающего (стационарного) роста деревьев, а также дают обобщенность процессов роста в разных условиях внешней среды и влияние деревьев друг на друга в древостое (Кузьмичев, 1977, 2013).

Кривые выбирались методом наименьших квадратов с использованием уравнения прямой, параболы, логарифмической кривой, показательной и степенной функций, при которых линии регрессии характеризуют зависимости одного признака от другого и имеют наименьшую из возможных сумм квадратов всех опытных точек (Гусев, 2002). Для этого в программе MS Excel использовали уравнения различных линий регрессии, характеризующих зависимость двух признаков с наименьшей из возможных сумм квадратов всех рассматриваемых точек. При анализе динамики роста сосняков кривые хода роста среднего и текущего прироста были усреднены с объединением деревьев в один тип леса с целью получения стандартных обобщенных кривых.

Изучение структуры фитомассы, продукции отдельных деревьев и древостоев было проведено в четырех характерных для Северного Приуралья типах растительных сообществ – сосняках лишайниковом (ППП 11), бруснично-лишайниковом (ППП 9А), черничном (ППП 10) и чернично-сфагновом (ППП 9). Фитомасса надземных органов древесных растений определялась рубкой на каждой ППП 8–10 модельных деревьев из разных ступеней толщины (Уткин, 1975; Усольцев, 2007; Repola, 2006, 2008). Такая численность деревьев обеспечивает достоверное определение запасов и продукции органического вещества древостоев. Срубленные деревья разделялись на двухметровые, а деревья подроста – на полуметровые секции. В каждой секции обрубались ветви с разделением их на три фракции: сухие (отмершие), неохвоенные и охвоенные части живых ветвей (рис. 21, см. вклейку). Каждая фракция взвешивалась по отдельности на весах с точностью 0.01 г. Во всех секциях из охвоенной части отбирали навеску 300–400 г, которая в дальнейшем разбиралась на побеги и хвою с учетом их возраста и взвешивалась отдельно с целью определения соотношения хвои и побегов. Масса ствола взвешивалась на месте по секциям. Для оценки продукции ствольной древесины и соотношения кора–древесина по секциям на разной высоте выпиливались образцы, которые разбирались по фракциям и взвешивались в сыром виде. Разделение модельных деревьев по секциям позволило дать оценку

вертикально-фракционного распределения фитомассы древостоя. В лабораторных условиях все отобранные фракционные компоненты высушивались в течение суток в сушильном шкафу «Binder» при температуре 105 °С до абсолютно сухой массы и повторно взвешивались.

Листовой индекс рассчитан на основе запасов хвои и коэффициентов, которые представляют поверхность 1 г хвои. Так, поверхность 1 г сосновой хвои в свежем состоянии имеет 56.97 см², в абсолютно сухом – 135.6 (Бобкова, 1987). Оценочные коэффициенты регрессионных уравнений получены при помощи программ Curve Expert 1.4 и MS Excel. Выбор функции осуществлялся по наименьшему значению стандартной ошибки уравнения (*SEE*) и достоверности аппроксимации тренда (*r*²). По полученным регрессионным уравнениям связи между фитомассой отдельных органов дерева с его диаметром использовался ряд распределения деревьев по ступеням толщины и высоты для определения запаса и прироста органического вещества древостоя в сосняках.

Масса корней определена в сосняке лишайниковом (ППП 11) по корневым системам пяти деревьев, взятых на свежих вываленных деревьях (ветровал), и пяти-шести деревьев подроста. Корневая система дерева очищалась от остатков земли, взвешивалась целиком, далее разбиралась на комлевою часть, стержневую, главные боковые корни и все взвешивалось. Запас мелких корней сосны определяли путем отбора почвенных монолитов. Для оценки запасов корней остальных типов исследованных сосняков использовали уравнения по опубликованным материалам (Биопродукционный процесс..., 2001).

Продукция подроста ели и березы вычислялась по уравнениям, приведенным ранее для среднетаежных сосняков (Осипов, 2013). Прирост корней определялся согласно методике (Методы..., 2002).

$$П_{кр} = n_c \cdot k / c, \quad (3)$$

где $П_{кр}$ – прирост корней (единицы массы); n_c – прирост стволов и ветвей (единицы массы); k – доля корней от суммарной массы ствола, ветвей и корней, %; c – доля ствола и ветвей от суммарной массы ствола, ветвей и корней, %.

Массу растений напочвенного покрова на каждой ППП определяли при помощи укусов на площади 20×20 или 25×25 см в 16–24-кратной повторности (Методы..., 2002). Определение прироста растений напочвенного покрова производилось на основе данных, полученных Н.И. Казимировым с соавт. (1977): для лишайников – 5%, зеленых мхов – 21, сфагновых мхов – 15, брусники – 16, черники – 17, багульника – 10, разнотравья – 33% от их

продукции. Продукция кустарничков определена в сосняке бруснично-лишайниковом (ППП 9А) путем отделения побегов текущего года у 100 растений.

Древесный опад собирался с помощью 15 опадоуловителей, расположенных по двум сторонам ППП 9А через каждые 5 м. Конструкция опадоуловителей рекомендована в методике европейской программы мониторинга лесов ICP-Forests (Manual..., 2010). Опад собирали два раза в год в течение трех лет. В лабораторных условиях собранный опад разбирался по фракциям. Масса каждой фракции опада рассчитывалась на единицу площади (г м^{-2}), долю в общей массе опада (%). Опад кустарничков был вычислен с использованием соотношения прироста к общей массе: для брусники – 30%, черники – 58 (Казимиров и др., 1977).

Таким образом, за период 2007–2014 гг. на территории резервата было заложено 23 ППП в лишайниковых, лишайниковых каменистых, брусничных, зеленомошных и сфагновых типах сосняков. Из них 10 объектов мониторинга располагаются в предгорной и 13 – в равнинной частях заповедника и его сопредельных территорий. Срублено и обмерено 35 модельных деревьев и 200 деревьев подроста. Отобрано около 2000 образцов древесных кернов. Определена фитомасса в четырех типах сосняков: лишайниковом, бруснично-лишайниковом, черничном свежем и чернично-сфагновом. Математико-статистическая обработка полученных данных проводилась при помощи программ MS Excel 2007, Curve expert, Statistica 10. Полученные результаты камеральных обработок приводятся в соответствующих главах и приложениях данной работы.

Глава 4. ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ

Возрастная структура древостоев позволяет оценить рост, историю развития насаждений, их устойчивость, жизненное состояние, лесовозобновительный процесс. Она необходима для точного определения биологической и товарной продукции древостоев, а также ведения хозяйства в лесных сообществах (Комин, Семечкин, 1970; Wallenius, 2002; Стороженко, 2007). Изучению возрастной структуры древостоев сосняков различных регионов России и стран Скандинавии посвящено значительное количество работ (Комин, 1963; Бузыкин, 1965б; Побединский, 1965; Шанин, 1965; Левин, 1966; Комин, Семечкин, 1970; Соколов, 1970; Верхунов, 1979; Зябченко, 1984; Цветков, Семенов, 1985; Ермоленко, 1987; Agren, Zacrisson, 1990; Цветков, 2002; Lilja, Kuuluvainen, 2005; Стороженко, 2007; Кутявин, 2013 и др.). Отмечено, что возраст древесного яруса сосняков во многом определяется частотой и интенсивностью проходящих по территории лесных пожаров (Мелехов, 1948; Комин, 1967; Листов, 1986; Engelmark, 1998 и др.).

Строение и возрастная структура сосняков Северного Приуралья частично освещены в работах 2013 г. (Кутявин, 2013а, б). Исследуемые нами сосняки, согласно классификации Г.Е. Комина, И.В. Семечкина (1970), отнесены к ступенчато-, условно-, абсолютно-разновозрастным типам возрастной структуры. По классификации С.А. Дыренкова (1984) был выделен относительно-разновозрастный тип структуры с демулационными фазами динамики (табл. 3).

Приведены кривые распределения деревьев и запасов стволовой древесины в сосняках зеленомошно-лишайниковом каменистом (ППП 2), лишайниковом каменистом (ППП 3), черничном (ППП 4), бруснично-лишайниковом (ППП 9а, 9б), брусничном (ППП 21) и сфагновых (ППП 19, 20) (рис. 22–24). Согласно приведенным данным, в исследуемых сообществах можно выделить несколько поколений сосны. По Г.Е. Кому, И.В. Семечкину (1970) рассматриваемые древостои характеризуются как ступенчато-раз-

Таблица 3

Возрастная структура древостоев

Состав древостоя	Порода	Покорение	Число деревьев, %	Средний возраст, лет	Основное отклонение от среднего возраста	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний возраста в поколениях, лет
Ступенчато-разновозрастные									
Зеленомошно-лишайниковый каменный (ППП 2)									
6С2Ос1К1Б+Е	С	I-II		133	71	45.7	-0.12	-1.83	65-249
		I	50	230	18	16.3	-0.39	-1.3	202-249
		II	50	99	27	25.1	-0.12	-1.8	65-136
		К	-	130	-	-	-	-	100-130
	Е	-	-	100	-	-	-	80-120	
Лишайниковый каменный (ППП 3)									
5С3К1Е1Б+Ос	С	I-III		153	86	56.4	1.50	1.5	82-362
		I	8	362	-	-	-	-	-
		II	26	239	-	-	-	-	217-254
		III	68	102	14	13.2	-0.50	-1.3	82-132
		К	-	100	-	-	-	-	80-120
	Е	-	-	80	-	-	-	60-100	
Черничный свежий (ППП 4)									
9С1Е+Б	С	I-V		214	98	45.8	0.21	-1.32	84-400
		I	5	400	-	-	-	-	400
		II	16	331	19	5.7	-	-	287-350
		III	16	250	-	-	-	-	-
		IV	5	178	12	7.1	-	-	175-180
	Е	V	53	110	18	11.9	-	-	84-154
	Е	-	-	120	-	-	-	-	100-130
Бруснично-лишайниковый (ППП 9А)									
10С	С	I-IV		186	108	58	0.57	-1.45	56-370
		I	32	336	16	4.6	-0.20	-0.02	302-370
		II	7	214	21	9.9	-0.20	-1.3	182-240
		III	41	119	12	10.2	0.86	0.99	100-154
	IV	20	76	9	11.9	-0.04	0.5	56-94	

Продолжение табл. 3

Состав дровостоя	Порода	Поколение	Число деревьев, %	Средний возраст, лет	Основное отклонение от среднего возраста	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний возраста в поколениях, лет	
8С1К1Б+E	Вахтово-сфагновый (ППП 20)									
	С	I-VI		124	86	69.4	2.4	1.8	38-387	
		I	2	387	-	-	-	-	-	
		II	8	324	13	4.0	1.2	-	313-352	
		III	4	-	-	-	-	-	257-273	
		IV*	9	149	15	10.0	1.85	3.5	143-177	
		V*	25	114	9	8.3	0.8	0.7	101-135	
		VI*	52	68	15	21.7	-0.8	-0.3	38-95	
		K	I-II	105	21	19.6	0.5	-2.8	87-130	
		E	I-III	112	31	27.3	0.5	2	73-160	
Условно разновозрастные										
Брусничный (ППП 1)										
10С	С	I-II		264	35	13.3	0.4	0.47	344-181	
		I*	33	303	24	8.1	0.83	-1.2	281-344	
		II*	67	245	21	8.5	-1.17	2.48	181-276	
10С	Бруснично-лишайниковый (ППП 5)									
	С	I		196	17	8.7	0.14	-0.97	167-224	
10С+Кед.Б	Багульниковый (ППП 6)									
	С	I		185	18	9.5	-0.54	-0.91	155-208	
	К	I		65	-	-	-	-	51-76	
10Сед.Е,Б	Зеленошно-лишайниковый (ППП 7)									
	С	I		117	6	5.4	-2.62	9.6	82-125	
	Е	I		64	18	27.8	-	-	52-94	
10С	Бруснично-лишайниковый (ППП 14)									
	С	I	100	141	8	5.4	-0.77	0.02	126-152	

Продолжение табл. 3

Состав древостоя	Порода	Покорение	Число деревьев, %	Средний возраст, лет	Основное отклонение от среднего возраста	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний возраста в поколениях, лет
8С2Бед,Лц	С	I		52	8	15.3	2.35	4.17	45-75
	Лц	I		75	-	-	-	-	75
10С	Бруснично-лишайниковый (ППП 18)								
	С			78	5	6.6	-1.32	3.47	57-83
Абсолютно разновозрастные									
Морошково-сфагновый (ППП 8)									
7С3Еед,Б,К	С	I-IV		140	65	45.9	1.75	2.66	91-367
		I*	3	330	31	9.5	-0.11	-1.77	287-367
		II*	3	248	11	4.4	0.02	1.13	231-264
		III*	15	205	13	6.5	-0.32	-1.07	185-223
		IV*	79	167	22	19.6	0.75	0.74	65-179
		I-III		167	54	32.4	0.35	-0.34	91-277
		I	14	277	-	-	-	-	-
8С1Е1Б+К		II	29	213	4	1.9	1.09	0.3	210-218
		III	57	131	32	24.2	0.01	-1.34	91-176
	Чернично-сфагновый (ППП 9)								
9С1Е+Б	С	I-II		113	33	28.7	1.12	0.87	65-209
		I*	9	191	13	6.4	0.21	-0.23	159-209
		II*	91	106	23	21.3	0.5	-0.4	65-146
	Е	I-II		145	52	35.7	0.33	-1.27	76-190
Относительно разновозрастные с демутационными фазами динамики									
Черничный свежий (ППП 10)									
9С1Е+Б	С	I-IV		137	30	22.1	3.9	20.2	79-312
		I	2	312	-	-	-	-	-
		II	1	210	-	-	-	-	-
		III	11	164	4	2.7	1.3	0.6	161-173
Е		IV	86	129	12	9.1	-0.3	0.4	101-159
				98	11	10.7	-2.1	-4.6	79-104

Окончание табл. 3

Состав древостоя	Порода	Поколение	Число деревьев, %	Средний возраст, лет	Основное отклонение от среднего возраста	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний возраста в поколениях, лет
Лишайниковый (ППП 11)									
10Сед.Б	С	I-III		174	53	30.6	-1.7	1.2	44-215
		I	83	197	11	5.4	-2.1	8.4	146-215
		II	9	74	3	3.4	0.3	-1.8	71-77
		III	9	47	2	4.0	0	-1.2	44-49
Брусничный (ППП 12)									
	С	I-II		152	23	15.3	-2.5	4.8	96-165
9С1Е+К,Б		I	87	159	6	3.7	-1.7	1.9	143-165
		II	13	87	10	11.9	-0.13	0.03	72-104
	Е			136	19	13.9	-0.9	1.4	96-145
Зеленомошно-лишайниковый (ППП 13)									
10Сед.Е.Б	С	I-II		139	40	28.6	4.91	25.2	104-356
		I	3	356	-	-	-	-	350-356
		II	97	137	12	9.0	1.13	3.85	104-175
Бруснично-лишайниковый (ППП 15)									
10Сед.Е.Б	С	I-II		73	15	20.9	1.86	5.01	54-135
		I	2	135	-	-	-	-	135
		II	98	71	12	16.8	0.82	-0.49	54-95

* Поколения в древостоях выделены условно.

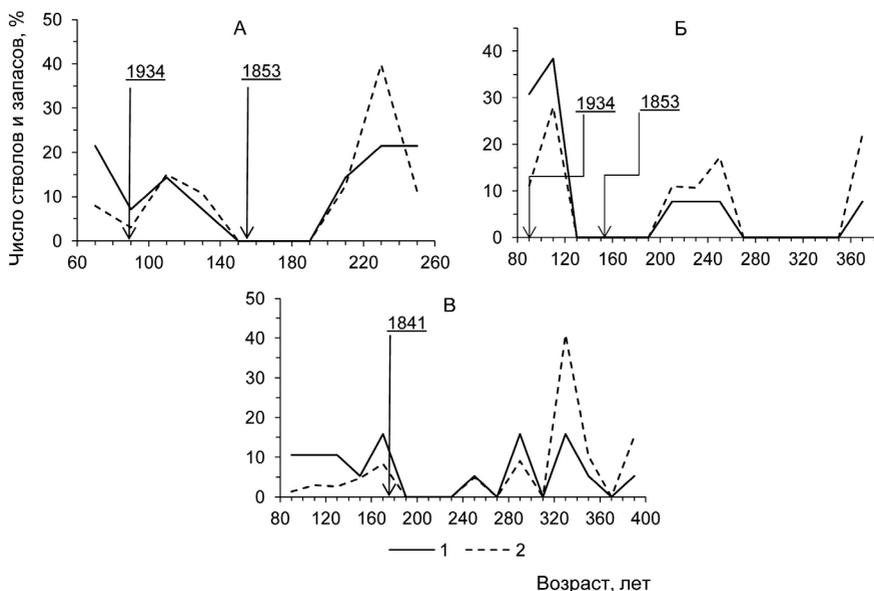


Рис. 22. Распределение деревьев сосны и запасов стволовой древесины по классам возраста в ступенчато-разновозрастных древостоях сосняков: А – зеленомошно-лишайниковый каменистый (ППП 2); Б – лишайниковый каменистый (ППП 3); В – черничный свежий (ППП 4). Сплошная кривая – число деревьев; пунктирная кривая – запас стволовой древесины. Вертикальными стрелками указывается дата пожаров. 1 – количество деревьев; 2 – запасы стволовой древесины.

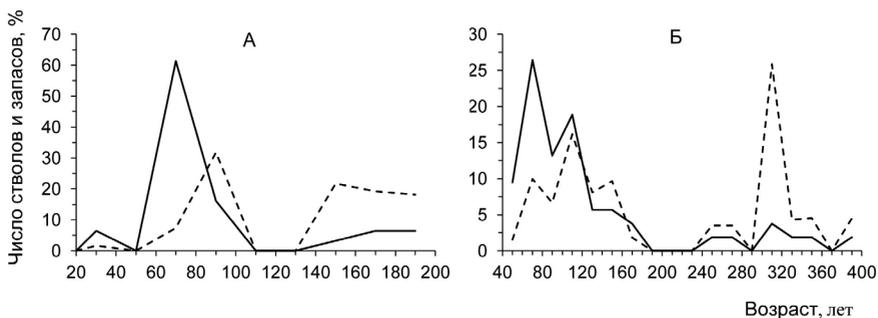


Рис. 23. Распределение деревьев сосны и запасов стволовой древесины по классам возраста в ступенчато-разновозрастных древостоях сосняков: А – кустарничково-сфагновый (ППП 19); Б – вахтово-сфагновый (ППП 20).

Условные обозначения те же, что на рис. 22.

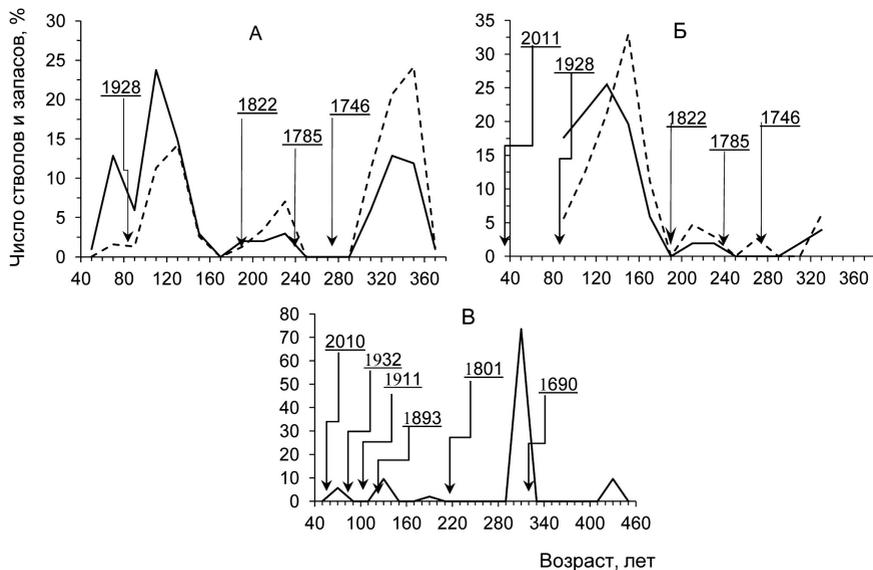


Рис. 24. Распределение деревьев сосны и запасов стволовой древесины по классам возраста в ступенчато-разновозрастных древостоях сосняков: А, Б – бруснично-лишайниковых (ППП 9А, 9Б); В – черничном свежем (ППП 21). Условные обозначения те же, что на рис. 22.

новозрастные. Одной из основных причин образовавшихся разрывов в распределении деревьев сосны и их запасов являются низовые пожары различной интенсивности. Пожары уничтожают подрост ели, березы и сосны, происходит частичное изреживание верхнего полога с параллельной минерализацией почвы, в результате создаются условия для возникновения нового поколения сосны (Мелехов, 1948; Калинин, 1963; Побединский, 1965; Валяев, 1968).

Так, в сосняках каменистых (ППП 2, 3), располагающихся в непосредственной близости друг от друга, по пожарным подсушинам было выявлено два пожара (1853 и 1934 гг.), которые способствовали образованию поколений сосны (табл. 3, рис. 22А, Б). Пожар 1853 г. сформировал второе поколение сосны (65–136 лет) в сосняке зеленомошно-лишайниковом каменистом (ППП 2) и способствовал формированию третьего поколения (82–132 года) в лишайниковом каменистом сосняке (ППП 3). Второй пожар в 1934 г. в сосняке зеленомошно-лишайниковом каменистом (ППП 2) вызвал резкий скачок возобновления сосны и не образовал разрыва во втором поколении.

В сосняке лишайниковом каменистом (ППП 3) первое поколение сосны представлено единичными 360-летними деревьями сосны. Причины образовавшегося разрыва между первым и вторым поколениями нами не установлены. Данный разрыв, возможно, возник вследствие двух последних пожаров, которые привели к ослаблению, а также к естественной закономерности старения и распада старых материнских деревьев сосны. При этом возраст особой сопутствующих в составе древостоев пород – ели, кедра, березы – на 10–50 лет меньше, чем у сосны, что характеризует достаточно интенсивное возобновление сосны после пожаров.

В сосняке черничном (ППП 4) выделяется до пяти поколений (рис. 22В). Установлено, что данный древостой подвергался всего лишь одному пожару. Образование такой возрастной структуры возможно объяснить двумя причинами. Первая – цикличность первых четырех поколений, возраст которых составляет от 175 до 400 лет, связан как с внутривидовой, так и межвидовой конкуренцией (Ермоленко, 1987). Сосняки зеленомошные формируют второй ярус ели, который препятствует возобновлению сосны, выпавшие материнские деревья образовывали окна, в которых заселялась сосна, формируя новое поколение. Вторая – это беглые низовые пожары малой интенсивности, которые уничтожали всходы и мелкий подрост.

Пирогенный фактор не всегда приводит к образованию такого распределения деревьев по возрасту. В сосняках сфагновых на двух ППП нами выявлена аналогичная возрастная структура (рис. 23). Хотя древостой развиты без пирогенного воздействия, такое распределение деревьев в этих сосняках объясняется длительным отсутствием или периодическим возобновления сосны, т.е. развивающимися последовательными поколениями одно за другим через определенные промежутки времени (Комин, 1963).

Анализируя рис. 23, можно отметить, что в сосняке кустарничково-сфагновом четко выделяются три поколения сосны, где преобладающим является второе поколение (77%), крайнее старшее (первое) и третье (последнее) поколения, формирующие 16 и 7% соответственно от общего количества деревьев. Такое распределение указывает, вероятней всего, на спонтанное (неоднородное) развитие древесных растений, проходящее в данном фитоценозе, и неравномерность амплитуды колебания возраста в поколениях от двух до 42 лет. Такой процесс формирования, по-видимому, связан с особенностями рельефного строения болотного комплекса и суровыми климатическими условиями Приуралья, что способствует гибели молодого поколения и нарушению репродукционного цикла деревьев.

В вахтово-сфагновом сосняке нами выявлено шесть поколений сосны, из них три поколения выделены условно, внешне они схожи по своему строению с абсолютно-разновозрастным типом возрастной структуры. Данный тип характеризуется непрерывным процессом появления новых и отмиранием старых деревьев без образования разрывов в поколениях. Преобладающее количество (52%) молодых особей сосны сосредоточено в шестом поколении. Пятое и четвертое поколения формируют соответственно 25 и 9% деревьев. Старшие первое-третье поколения деревьев сосны образуют разрывы как между собой, так и с младшими условно выделенными поколениями. Со временем с распадом первых трех поколений сосняк может приобрести черты абсолютно- или циклично-разновозрастного древостоя, характерного для сосняков, произрастающих на полугидроморфных почвах и незатронутых пожарами насаждениях темнохвойных лесов. Разрывы между поколениями в рассматриваемом сосняке вызваны характерным для данного ценоза рельефом с наличием заполненных водой мочажин. Возобновление молодого поколения деревьев отмечено только по микроповышениям.

В сосняке бруснично-лишайниковом (ППП 9А) было выявлено четыре низовых пожара, которые привели к образованию разрывов в распределении деревьев по возрасту и формированию четырех поколений сосны (рис. 24А). В исследованных сосняках сосредоточено от 20 до 45% запаса стволовой древесины у деревьев старшего поколения. На ППП 9Б проведены исследования через два года после устойчивого низового пожара (рис. 24Б). Древостой расположен в непосредственной близости от незатронутого пожаром участка сосняка бруснично-лишайникового (ППП 9А) с давностью последнего низового пожара 82 года. Исследование показало, что при пожаре погибло все последнее поколение, представленное тонкомерными деревьями сосны в возрасте от 40 до 80 лет.

В сосняке брусничном (ППП 21) нами выявлено до шести пожаров. Древостой в данном фитоценозе представлен пятью поколениями сосны, господствующее положение из которых занимает второе поколение 301–320 лет (рис. 24В). Пожар 1690 г. вызвал гибель части деревьев материнского древостоя, тем самым способствовал развитию поколения 300-летнего возраста. В дальнейшем длительное 110-летнее отсутствие пожаров позволило закрепить этому поколению в древостое. Пожар 1801 г. и предшествующие пожары уничтожали большую часть последующих молодых поколений сосны, тем самым оставляя их единично в составе фитоценоза. Доказательством такого развития стал устойчивый низовой пожар 2010 г., который вызвал очередной разрыв в поколе-

ниях сосны, уничтожив при этом весь подрост и тонкомер деревьев сосны и ели.

Статистические показатели рядов распределения по возрастным поколениям показывают (табл. 3), что средний возраст в ступенчато-разновозрастных сосняках изменяется от 82 лет до 301 года, основное отклонение от среднего возраста варьирует в пределах 37–108 лет. Данный показатель возрастает с увеличением числа поколений в древостое. Амплитуда колебаний возраста в поколениях изменяется от 5 до 70 лет. Коэффициент вариации составляет 30–69%, что свидетельствует о его высокой изменчивости. В пределах отдельных поколений сосны коэффициент вариации возраста значительно меньше и не превышает 25%. Высокие коэффициенты вариации (70% и выше) были отмечены ранее в сосняках Крайнего Севера Б.А. Семеновым с соавт. (1998). Асимметрия в большинстве случаев близка к нулю или положительная (–0.12...–2.5). Отрицательная большая асимметрия (–1.23) отмечена в сосняке брусничном (ППП 21), что указывает на преобладание в нем старовозрастного 300-летнего поколения. Экссесс представлен как положительными, так и отрицательными показателями (–1.72...–5.68). Положительные показатели эксцесса указывают на преобладание одного из поколений сосны, отрицательные свидетельствуют о сильной растянутости возраста в древостоях или наличии двух крайних поколений.

В сосняках на восьми ППП нами был установлен условно-разновозрастный тип возрастной структуры. Данный тип возрастной структуры древостоев сосняков может сформироваться в нескольких случаях. В первом случае такое формирование происходит в сосняках, подвергшихся неоднократному воздействию беглых низовых пожаров, не образующая разрывов между поколениями как в ступенчато-разновозрастных сосняках. Как видно из рис. 25А, в сосняке брусничном (ППП 1), горевшем за последние 360 лет три раза, в ряду распределения числа стволов и запасов древесины по классам возраста выделяются два максимума, разница в возрастах которых составляет около 40 лет, что определяется, по-видимому, быстрым возобновлением сосны после пожара и ее пириогенной устойчивостью. «Волны возобновления» чередуются со «спадами» (Комин, 1963; Санников, 1973, 1992; Зябченко, 1984). Данный древостой нами отнесен к типу условно-разновозрастного, так как здесь не наблюдается четкого деления на поколения, как, например, в циклично-разновозрастных сосняках (поколения выделены условно). Основной запас древесины в сосняке брусничном (ППП 1) формируют деревья диаметром от 32 до 40 см.

Во втором случае, когда сосняки формируются на месте пожарищ, которые уничтожили полностью или большую часть дере-

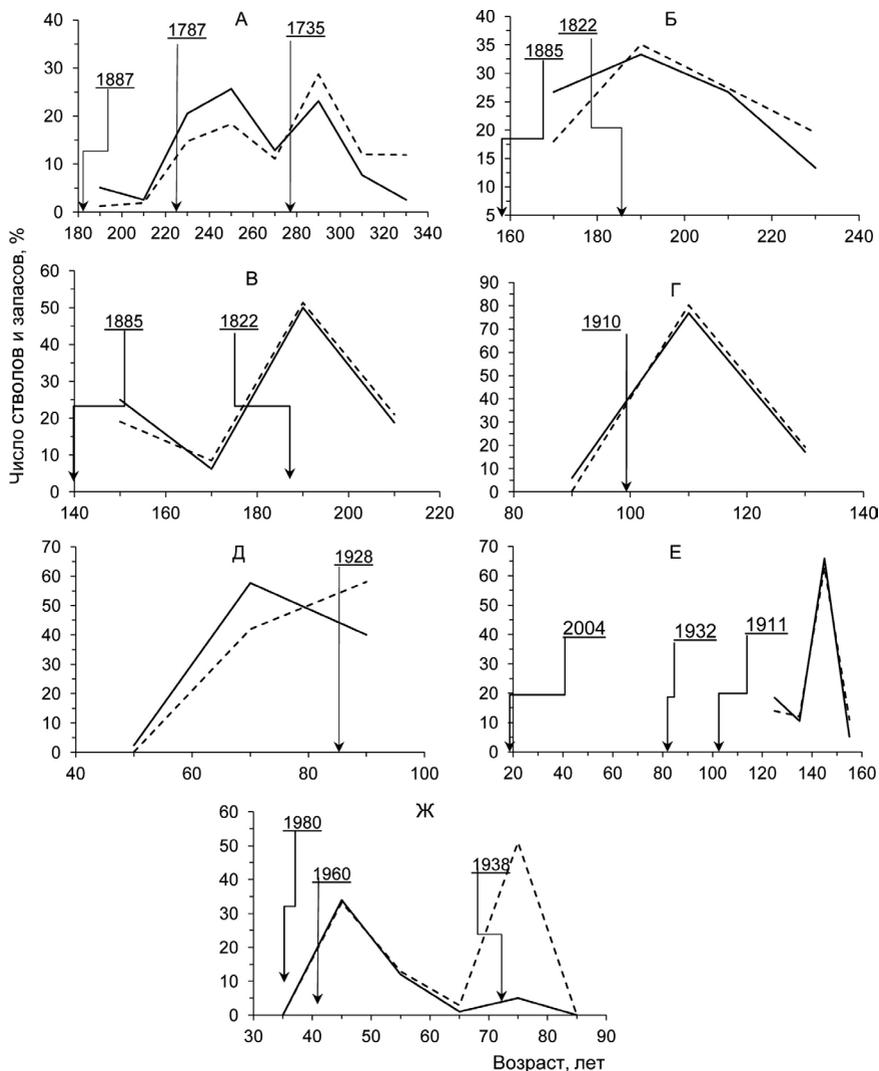


Рис. 25. Распределение деревьев сосны и запасов ствольной древесины по классам возраста в условно-разновозрастных сосняках: А – брусничный (ППП 1); Б – бруснично-лишайниковый (ППП 5); В – багульниковый (ППП 6); Г – зеленомошно-лишайниковый (ППП 7); Д, Е – бруснично-лишайниковый (ППП 18, 14); Ж – лишайниковый (ППП 17). Условные обозначения те же, что на рис. 22.

вьев материнского полога, в течение 40–60 лет происходит обильное заселение территории сосной одного поколения. Согласно рис. 25Б–Д, Ж, сосняки на ППП 5–7, 17 и 18 сформировались после интенсивных пожаров. По данным В.Н. Валяева (1968), С.С. Зябченко (1984), древостои такой возрастной структуры возникают в двух случаях: при растянутом во времени на 60–80 лет заселении сосной открытых участков, образовавшихся на гарях, и при формировании древостоев после выборочных рубок. Также следует учесть, что до 1988 г. на территории заповедника вблизи пос. Якша разрешали проводить выборочные (санитарные) рубки для местных хозяйственных нужд. На ППП 5, 6, 18 нами не было обнаружено старых материнских и сухостойных деревьев. Сосняк зеленомошно-лишайниковый (ППП 7), по-видимому, также сформирован на месте старого пожарища с заселением сосны в течение 43 лет. Пожар 1910 г. в данном сосняке оставил практически на всех деревьях пожарные подсушины, но не вызвал полную гибель сосны. В сосняке багульниковом (ППП 6) древостой представлен деревьями четырех классов возраста с колебанием возраста от 155 до 208 лет при преобладании деревьев толщиной от 16 до 24 см. В сосняке бруснично-лишайниковом (ППП 5), так же, как и зеленомошно-лишайниковом (ППП 7), основной запас стволовой древесины образуют деревья средних рангов по толщине (24–38 см). Бруснично-лишайниковый сосняк (ППП 18) представлен средневозрастными и приспевающими деревьями с колебанием их возраста от 57 до 83 лет, что свидетельствует о его заселении сосной в течение 26 лет. В данном древостое преобладают деревья толщиной 16–24 см. По Г.Е. Комину, И.В. Семечкину (1970), древостои с таким распределением деревьев по возрасту можно объединить в тип условно-разновозрастных насаждений. В дальнейшем данные древостои под воздействием пожаров начинают приобретать черты циклично- или ступенчато-разновозрастных (Комин, 1963; Семенов и др., 1998).

В третьем случае при пожарах высокой интенсивности гибнет все молодое поколение сосны, в выживших остается наиболее развитое и устойчивое материнское поколение. Так, обследованный нами бруснично-лишайниковый сосняк (рис. 25Е) пройден устойчивым низовым пожаром высокой интенсивности в 2004 г. При пожаре произошло полное выгорание напочвенного покрова до минерального горизонта, полностью выгорел подрост и все молодые поколения, частично пострадало старшее поколение деревьев сосны. Тем самым древостой перешел из ступенчато-разновозрастного типа, состоящего из нескольких поколений, в условно-разновозрастный тип возрастной структуры с одним поколением, состоящим из деревьев в возрасте 126–152 лет.

В четвертом случае, когда материнский полог гибнет в результате ветровала, в последующем формируется новое разновозрастное поколение подроста, накопленного ранее под пологом погибшего древостоя. Данный древостой (ППП 16) подробно будет рассмотрен в разделе, посвященном анализу естественного возобновления.

Для условно-разновозрастных древостоев сосняков характерно близкое к нормальному распределение деревьев по возрасту (табл. 3). Амплитуда колебания возраста в поколении составляет 26–95 лет. Коэффициент вариации данной возрастной структуры, в отличие от ступенчато-разновозрастных сосняков, представлен малой изменчивостью – 5.4–15.3%. Асимметрия изменяется от –2.6 до 2.4, в большинстве случаев она близка к 0. Эксцесс колеблется от –0.97 до 9.6.

Древостои сосняков черничного (ППП 10), лишайникового (ППП 11) брусничного (ППП 12), зеленомошно-лишайникового (ППП 13) и бруснично-лишайникового (ППП 15) представлены двумя-тремя поколениями сосны (рис. 26). При этом во всех древостоях выделяется одно четко выраженное поколение, в котором сосредотачивается от 50 до 70% деревьев и запасов стволовой древесины. На ППП 10, так же, как и на ППП 13, первые 300-летние поколения деревьев представлены крупномерной сосной с диаметром стволов 36–56 см, которые не образуют яркой выраженности поколений и составляют около 1% от общего количества стволов. В сосняке черничном (ППП 10) при общем запасе стволовой древесины $270 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ нами выявлено большое количество недавно усохших деревьев. Запас сухостойных стволов составляет $114 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, большая часть которых сосредотачивается в деревьях крупных ступеней толщины – от 32 до 56 см. Второе поколение сосняка зеленомошно-лишайникового (ППП 13) сформировано после трех низовых пожаров. В отличие от сосняка черничного (ППП 10), большая часть сухостойных и выпавших деревьев сконцентрирована в ступенях толщины от 6 до 16 см, что говорит об естественном изреживании во втором поколении сосны. Таким образом, можно отметить, что в данных насаждениях идет интенсивный распад деревьев сосны старших поколений, что ведет к перестроению структуры насаждения. Согласно Н.В. Торлоповой, С.В. Ильчукову (2007), в среднетаежных сосняках Республики Коми формируются разновозрастные сосняки, которые образуют древостои с двумя и тремя поколениями при наличии в составе единичных старых сосен. В сосняках северо-западной России отмечается наличие единичных старовозрастных деревьев сосны, которые могут образовывать несколько поколений, не выраженных в древостое (Kuuluvainen et al., 2002).

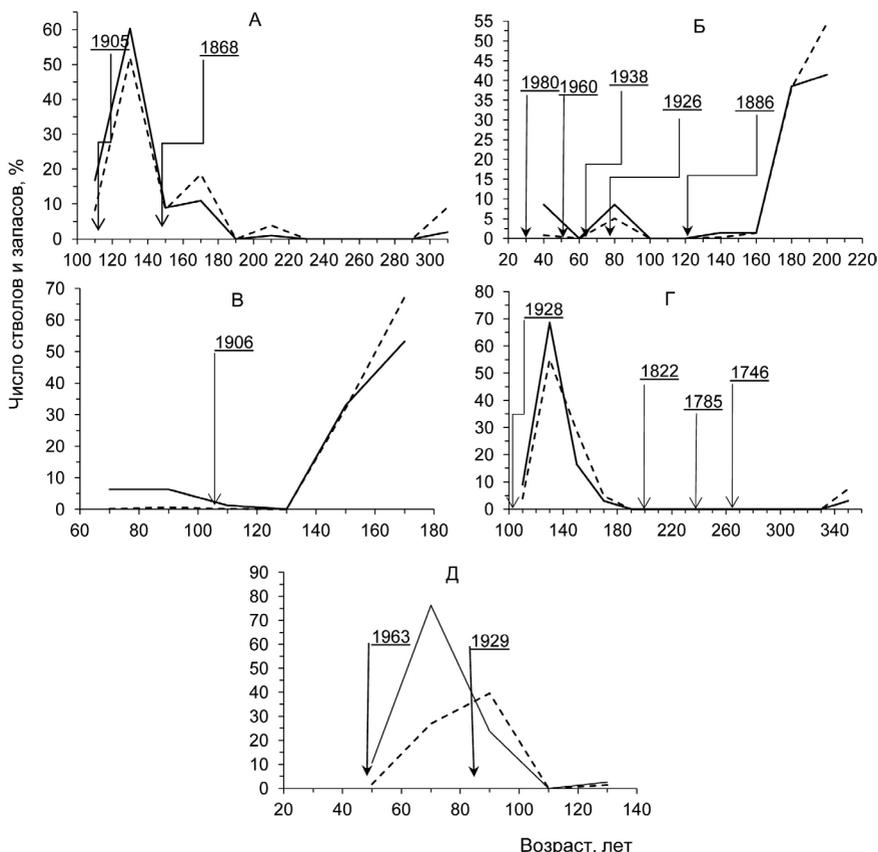


Рис. 26. Распределение деревьев и их запасов стволовой древесины по классам возраста в относительно-разновозрастных сосняках демутационных фаз динамики: А – черничный свежий (ППП 10), Г – зеленомошно-лишайниковый (ППП 13), Д – бруснично-лишайниковый (ППП 15) (с поколением восходящего ряда); Б – лишайниковый (ППП 11) и В – брусничный (ППП 12) (с поколением нисходящего ряда).

Условные обозначения те же, что на рис. 22.

Сосняк лишайниковый (ППП 11) состоит из двух поколений деревьев с разрывом между ними в 60 лет. Образование такового разрыва вызвано действием низовых пожаров, способствующих гибели подроста сосны. Первое поколение представлено четырьмя классами возраста. Наибольшее количество деревьев приходится на 11 класс возраста. Второе поколение состоит из деревьев 3 и 4 классов возраста, которые, по-видимому, не пострадали во время

последних пожаров 1960 и 1980 гг. Сосняк брусничный (ППП 12) также состоит из двух поколений с разрывом между поколениями почти 40 лет. Пожар 1906 г., вероятно, вызвал частичную гибель сосны и ели и тем самым способствовал возобновлению сосны нового второго поколения. Анализ данных табл. 3 показывает, что с увеличением разрывов между поколениями увеличивается варьирование возраста от 15 до 30%. В сосняках черничном (ППП 10), зеленомошно-лишайниковом (ППП 13) и бруснично-лишайниковом (ППП 15) с положительной асимметрией (3.9, 4.9 и 1.86 соответственно) преобладает молодое поколение деревьев сосны. В сосняках лишайникового (ППП 11) и брусничного (ППП 12) типов с преобладанием деревьев старших поколений асимметрия представлена выраженными отрицательными показателями (-1.6 и -1.9). Во всех рассматриваемых типах сосняков показатели эксцесса представлены положительными значениями (от 1.2 до 25.2), что говорит о высоковершинности кривых распределения возраста или преобладании одного из поколений.

Проанализированные выше сосняки по классификации Г.Е. Комина, И.В. Семечкина (1970) нельзя отнести ни к абсолютно-разновозрастным в связи с тем, что между поколениями имеются разрывы, ни к ступенчато-разновозрастным типам возрастной структуры, так как здесь не наблюдается яркой выраженности одного из поколений. Такая структура древостоев определяется активным распадом старого поколения насаждения и пожарами, которые вызывают демутиацию древостоев сосняков. Древостои с таким строением выделены в ельниках (Дыренков, 1984). Автор относит их к типу относительно-разновозрастных с демутиационными фазами развития динамики с преобладаниями одного из поколений. Следовательно, древостои этих сосняков можно отнести к данному типу возрастной структуры с преобладанием поколений или восходящего (с преобладанием младших поколений), или нисходящего (с господством старого поколения) рядов. В дальнейшем данные древостои при распаде старого или накопления деревьев новых поколений могут перейти из относительно-разновозрастных с демутиационными фазами динамики в условно- или ступенчато-разновозрастные типы возрастной структуры.

Сосняки морошково-сфагновый (ППП 8) и чернично-сфагновый (ППП 9) сформировались без воздействия пирогенного фактора, что отражает постоянную (непрерывную) передвижку деревьев по возрастам (рис. 27). Согласно А.В. Побединскому (1973), в таких древостоях при естественном развитии идет постоянный процесс отмирания старых и появления новых деревьев. При этом таксационные показатели древостоев с течением времени изменя-

ются незначительно. Циклы возобновления менее 20 лет, и при выделении коротких циклов поколения можно установить только условно (Комин, 1963). Такие насаждения формируют абсолютно-разновозрастные древостои. Данный тип возрастной структуры довольно широко распространен в темнохвойных лесах (Шавнин, 1962; Гусев, 1975; Дыренков, 1984; Бобкова и др., 2006 и др.), а также в сосняках, произрастающих на полугидроморфных почвах и не затронутых пожарами насаждениях (Комин, 1963; Зябченко, 1984 и др.).

Согласно табл. 3, в абсолютно-разновозрастных сосняках нами условно выделено два (ППП 9) и четыре (ППП 8) поколения. Средний возраст древостоев данных сосняков составляет 154 и 124 года. Варьирование возраста представлено средней изменчивостью в сосняке чернично-сфагновом (ППП 9) – 26.3%, с увеличением числа условных поколений в сосняке морошково-сфагновом (ППП 8) этот показатель растет и достигает 38.5%. Асимметрия и эксцесс представлены положительными значениями, что говорит о большом количестве деревьев молодого поколения в древостоях. Также нами были отобраны и проанализированы керны ели, которая достигает в составе древостоев до 30%. Возраст ее приблизительно близок возрасту сосны. Еловый элемент леса представлен ступенчато-разновозрастной структурой, что свидетельствует, по-видимому, о «скачкообразном» возобновлении ели под пологом сосняка.

Согласно исследованиям (Иванова, 2005; Иванов, Иванова, 2010), в сосняках Средней Сибири с продвижением в широтном направлении средний межпожарный интервал для северной и юж-

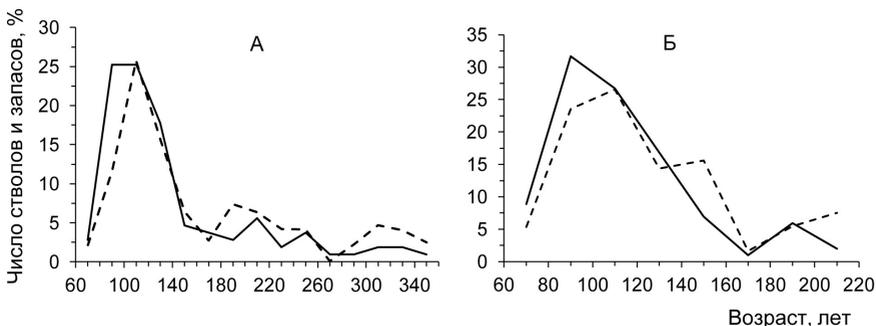


Рис. 27. Распределение деревьев сосны и их запасов стволовой древесины по классам возраста в абсолютно-разновозрастных сосняках: А – морошково-сфагновый (ППП 8); Б – чернично-сфагновый (ППП 9).

Условные обозначения те же, что на рис. 22.

ной лесорастительных зон составляет 16–39 лет, для подтаежной и лесостепных зон – 8–10 лет. Г.Е. Комин (1963) указывал, что северотаежные заболоченные сосняки восточной части Урала за последние 100 лет могут гореть до 10 раз с периодичностью от трех до 30 лет. По данным В.В. Горшкова (2001), для сосняков европейского Севера средняя периодичность пожаров составляет 100 лет, по исследованиям А.А. Листова (1986) в лишайниковых сосняках этот показатель составляет 20–50 лет. По нашим данным периодичность пожаров за последние 200–350 лет для равнинной части заповедника и его сопредельной территории изменяется от 12 до 106 лет (в среднем 55). Для предгорной части нами выявлено на ППП по одному-два пожара, где периодичность пожаров значительно реже и составляет в среднем 79 лет. Полученные И. Дробышевым с соавт. (Drobyshev et al., 2004) данные о выявленных пожарах за последние 600 лет вблизи наших объектов (равнинная часть, Комсомольское лесничество) говорят о том, что датированные авторами пожары повторяются с периодичностью от двух до 340 лет, в среднем этот показатель составляет 58 лет.

Нами был установлен минимальный возраст сосны, начиная с которого она может переносить воздействие низового пожара. По модельным спилам и кернам был вычислен возраст с четкими следами пожарного воздействия (рис. 28). Однако, следует учитывать силу и интенсивность пожаров, воздействующих на молодое поколение сосны. Как указывалось ранее, при устойчивом низовом пожаре высокой и средней интенсивности погибает не только подрост, но и часть молодого поколения сосны. Выявленные пожары были невысокой интенсивности и происходили в основном в весенний период. Например, в перестойном сосняке лишайниковом при отборе и анализе кернов на ППП 11 пожар 1980 г. не был установлен. При закладке в непосредственной близости в 52-летнем сосняке этого же типа ППП 17 практически на всех кернах и спилах были обнаружены пожарные подсушины, указывающие на пожар 1980 г., т.е. данный сосняк был пройден пожаром на стадии молодняка в 18–20-летнем возрасте. При запросе в местное участковое лесничество, где в «Книге учета лесных пожаров» говорилось о ликвидации данного пожара в мае 1980 г., данные сведения подтвердились. Таким образом, в старовозрастных сосняках из-за большой толщины сосновой коры довольно сложно установить беглые низовые пожары, которые обычно возникают в конце весны–начале лета.

Так, минимальный возраст сосны при первом воздействии пожара составил 13–30 лет с диаметрами без коры у основания ствола от 4 до 9 см. По исследованиям И.С. Мелехова (1948), этот воз-

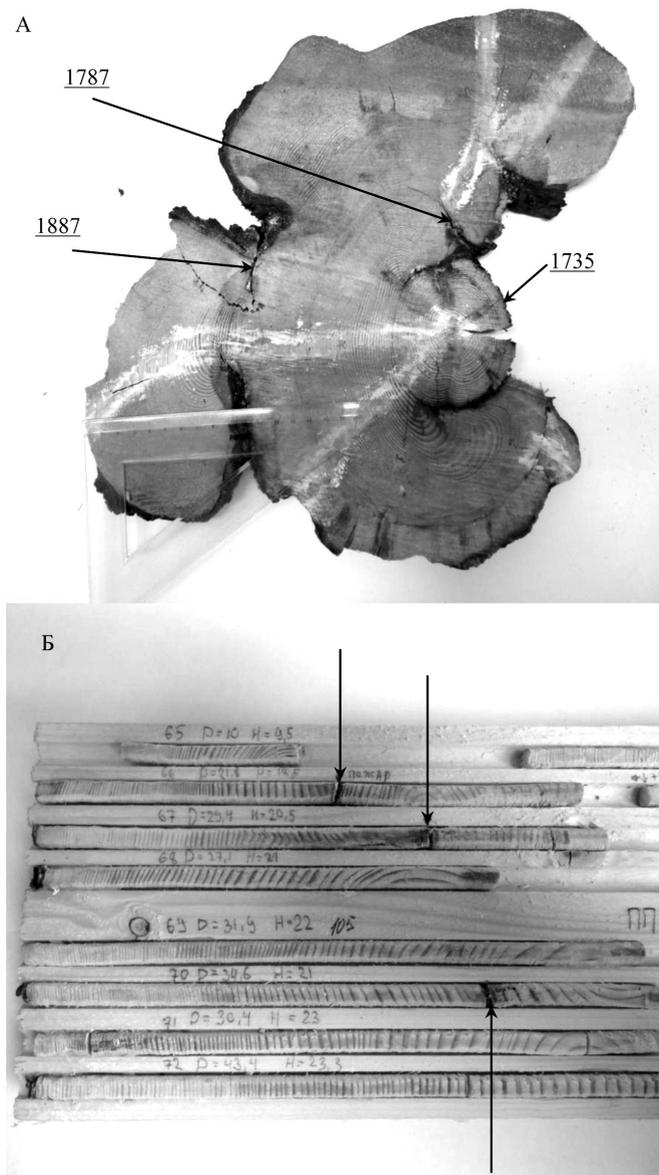


Рис. 28. А – поперечный спил у основания ствола сосны, пострадавшей от трех пожаров; Б – керны деревьев сосны с подсушинами, перенесшими пожар (1910 г.) в 13–20-летнем возрасте, стрелками указаны пожарные подсушины.

раст составляет 20–50 лет, по А.В. Тюрина (1925) – 16–20 лет, по П.М. Ермоленко (1987) – 20–30 лет. Согласно данным В.В. Горшкова (2001), минимальные диаметры ствола сосны, при которых она погибает во время пожара, составляют 3 см у основания дерева и 2 см на высоте 1.3 м.

Для оценки возрастной структуры древостоев проанализирована взаимосвязь между возрастом, диаметром и высотой деревьев, которая описывается логарифмическими кривыми ($y = a \times \ln(x) - b$), где y – возраст древостоя, x – диаметр на высоте 1.3 м и высота, a и b – коэффициенты (табл. 4).

Из табл. 4 видно, что довольно высокая связь между диаметром на высоте 1.3 м и возрастом деревьев отмечается в ступенчато-разновозрастных древостоях сосняков, в которых коэффициент корреляции изменяется в пределах 0.47–0.92. В условно-разновозрастных древостоях корреляция отсутствует (ППП 5) или изменяется от слабой до значительной ($r = 0.17$ –0.69). В абсолютно-разновозрастных древостоях сосняков теснота связи между диаметром и возрастом характеризуется умеренными величинами ($r = 0.35$ –0.47), что указывает на сильную вариабельность возраста разных поколений в пределах одной ступени толщины. В относительно-разновозрастных сосняках с преобладанием в древостое молодого поколения корреляция представлена умеренными величинами ($r = 0.34$ –0.58), тогда как в древостоях с преобладанием старшего поколения эта связь высока ($r = 0.66$ –0.75). Согласно И.В. Семечкину (1963), с ростом связи между толщиной ствола и возрастом увеличивается разновозрастность древостоя, тогда как в одновозрастном она отсутствует. Это же самое подтверждают данные рис. 29, из которых видно, что коэффициент варьирования возраста в данных сосняках изменяется от 30 до 65%, диаметра – от 33 до 75%, что указывает на сильную растянутость возраста и диаметра. В ступенчато-разновозрастных сосняках коэффициент вариации как возрастного ряда, так и ряда по диаметру выше, чем в остальных типах возрастной структуры. Малой и средней изменчивостью варьирования возраста характеризуются условно-разновозрастные сосняки, где рассматриваемый показатель изменяется от 5 до 15%. Однако варьирование диаметра в этих древостоях колеблется от средних (17–29%) до высоких (33–45%) значений, что указывает на накопление деревьев разных диаметров. Древостои абсолютно- и относительно-разновозрастные с демулационными фазами в сосновых фитоценозах характеризуются средней и большой изменчивостью как возраста, так и диаметра деревьев. Такие же данные характерны для ельников европейского Северо-Востока (Гусев, 1975) и сосняков Сибири (Шанин, 1965; Ермоленко, 1987).

Таблица 4

**Зависимость возраста деревьев
от диаметра на высоте 1.3 м и высоты ствола (при $p \leq 0.05$)**

Тип леса (№ ППП)	Коэффициенты диаметра		r	SEE	Коэффициенты высоты		r	SEE
	a	b			a	b		
Ступенчато-разновозрастные								
Лишайниково-зеленомошный каменистый (2)	-388.250	160.560	0.596	61	551.570	-137.670	0.388	70
Лишайниковый каменистый (3)	-273.290	127.700	0.676	62	-	-	-	-
Чернично-зеленомошный свежий (4)	-453.340	194.050	0.916	47	-1093.20	422.870	0.879	56
Бруснично-лишайниковый (9а)	-316.214	165.557	0.697	78	-300.558	185.512	0.475	96
Бруснично-лишайниковый (9б)	-29.252	56.426	0.474	48	-102.734	90.671	0.364	51
Кустарничково-сфагновый (19)	-88.142	65.474	0.711	29	-7.563	54.812	0.371	38
Вахтово-сфагновый (20)	-203.476	125.115	0.728	60	-195.850	163.925	0.564	72
Брусничный (21)	-58.355	15.592	0.709	7	-369.715	228.55	0.708	64
Условно-разновозрастные								
Брусничный (1)	100.570	49.051	0.464	32	-141.85	139.013	0.439	32
Бруснично-лишайниковый (5)	-	-	-	-	178.350	6.243	0.045	18
Багульниковый (6)	150.214	10.565	0.171	18	144.474	14.715	0.172	18
Зеленомошно-лишайниковый (7)	70.108	14.124	0.610	5	47.782	23.159	0.627	5
Бруснично-лишайниковый (14)	100.754	11.710	0.333	7	166.424	-8.573	0.120	8
Лишайниковый (17)	24.866	11.505	0.701	6	5.859	19.521	0.686	6
Бруснично-лишайниковый (18)	59.386	6.743	0.640	3	56.503	7.952	0.643	4
Абсолютно-разновозрастные								
Морошково-сфагновый (8)	-89.469	82.041	0.468	57	28.479	47.964	0.190	64
Чернично-сфагновый (9)	15.347	34.940	0.351	31.00	139.976	-10.837	0.074	33
Относительно-разновозрастные демулационных фаз динамики (с поколением восходящего ряда)								
Черничный (10)	15.686	40.687	0.552	25	42.487	32.54	0.323	29
Зеленомошно-лишайниковый (13)	51.778	30.456	0.341	38	80.851	20.62	0.157	40
Бруснично-лишайниковый (15)	20.232	17.984	0.580	13	-9.229	29.46	0.420	14

Окончание табл. 4

Тип леса (№ ППП)	Коэффициенты диаметра		r	SEE	Коэффициенты высоты		r	SEE
	a	b			a	b		
Относительно-разновозрастные демутационных фаз динамики (с поколением нисходящего ряда)								
Лишайниковый (11)	-101.888	87.908	0.656	41	–	–	–	–
Брусничный (12)	24.229	39.893	0.751	15	-28.399	63.261	0.000	16

Примечание. SEE – стандартная ошибка регрессии; a и b – коэффициенты уравнений.

Связь возраста и высоты практически во всех типах леса изменяется от слабой до значительной (табл. 4), за исключением сосняков черничного свежего (ППП 4) и брусничного (ППП 21), где данные показатели составляют 0.88 и 0.71 соответственно. На основании полученных данных можно утверждать, что с увеличением вариации связи между возрастом и высотой ствола возрастает разновысотность древостоя и наличие в нем молодых деревьев. Связь возраста и высоты у деревьев сосны не зависит от типа возрастной структуры древостоя.

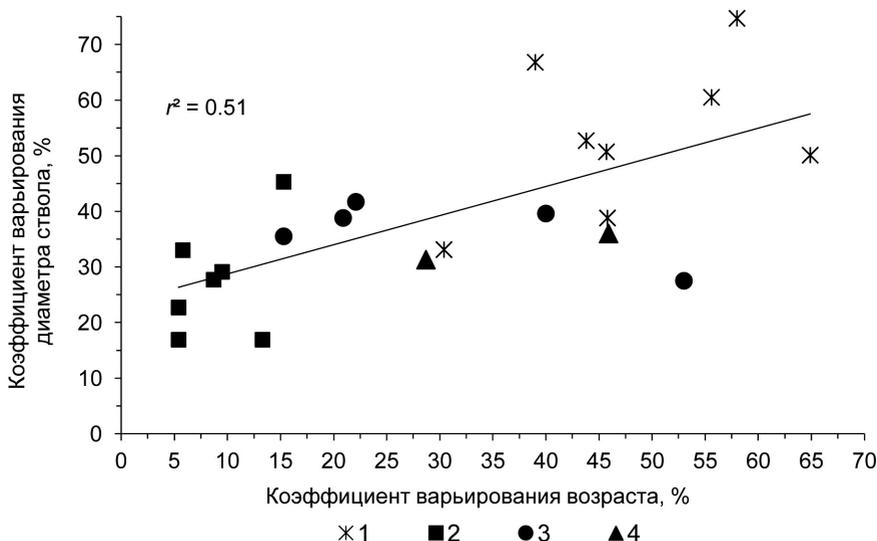


Рис. 29. Связь коэффициента варьирования возрастного ряда с рядом распределения по диаметру в сосняках: 1 – ступенчато-разновозрастных; 2 – условно-разновозрастных; 3 – относительно-разновозрастных с демутационными фазами динамики; 4 – абсолютно-разновозрастных.

Глава 5. СТРОЕНИЕ СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ

Знания закономерностей структурной организации фитоценозов важны для оценки продукционного процесса и биогенного круговорота веществ, протекающих в лесных экосистемах (Казимиров и др., 1977; Никонов, Лукина, 1994). Строение древостоев прежде всего дает распределение числа деревьев по ступеням толщины, высоте, возрастам. Знание данных закономерностей позволяет вносить дополнения в положения и правила ведения хозяйства в лесных сообществах, особенно в малоизученных природных зонах. По данным И.И. Гусева, С.В. Ярославцева (1983), большое значение в строении древостоев играет географическая позиция их расположения. Сосновые фитоценозы Северного Приуралья охарактеризованы в основном геоботаническими описаниями. К настоящему времени практически не изучено строение сосновых древостоев этого региона по диаметру и высоте в зависимости от типа возрастной структуры.

5.1. Строение сосновых древостоев по диаметру

Данные табл. 5 показывают, что средние диаметры деревьев сосны в ступенчато-разновозрастных сосняках варьируют от 13.1 до 42.4 см, основное отклонение от среднего диаметра изменяется в пределах 9.4–16.5 см. Коэффициенты вариации диаметра представлены большой изменчивостью (33.8–74.7%), что говорит о большой растянутости кривой распределения диаметров и наличии большого числа поколений. По данным других исследований (Семенов и др., 1998), в условиях Крайнего Севера в разновозрастных сосняках с наличием трех и более поколений показатель варьирования диаметра достигает 104.3%. Высокая амплитуда колебания диаметров определяется присутствием толстомерных деревьев, хотя их количество и невелико. Авторами отмечено, что высокий показатель варьирования возраста объясняется различиями в среднем возрасте и путях формирования насаждений, которые, в свою очередь, определяют строение древостоев по диаметру, вы-

Таблица 5
Показатели строения древостоев по диаметру в различных типах возрастной структуры

Состав древостоя	Порода	Покло-нение	Количе-ство деревьев, %	Средний возраст, лет	Средний диаметр, см	Основное отклонение от среднего диаметра	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний диаметра в поколениях, см
Ступенчато-разновозрастные										
Зеленомошно-лишайниковый каменистый (ППП 2)										
6С2Ос1К1Б+Е	С	I-II		133	27.8	14.1	50.7	0.70	-0.8	12.0-56.0
		I	50	230	37.2	9.2	24.9	0.90	0.5	27.5-56.0
		II	50	99	27.8	6.2	22.2	0.50	-2.0	12.1-36.6
		К	-	130	25.6	9.1	35.6	0.03	-0.9	12.0-38.0
	Е	-	100	17.5	4.4	25.4	-0.30	-1.9	12.0-22.0	
Лишайниковый каменистый (ППП 3)										
5С3К1Е1Б+Ос	С	I-III		153	23.8	14.4	60.5	0.99	-0.05	13.8-49.0
		I	8	362	49	-	-	-	-	-
		II	26	239	37.6	-	-	-	-	35.0-46.8
		III	68	102	22.8	8.2	36.2	1.32	2.67	13.8-41.1
		К	-	100	24.1	9.1	37.8	0.2	-1.3	12.0-38.0
		Е	-	80	15.3	3.9	25.7	1.4	1.7	12.0-26.0
Черничный свежий (ППП 4)										
9С1Е+Б	С	I-V		214	42.4	16.5	38.8	-0.04	-1.39	20.0-72.0
	Е	-	-	120	16.5	4.1	24.9	0.5	-0.89	12.0-24.0
Бруснично-лишайниковый (ППП 9а)										
10С	С	I-IV		186	13.1	9.8	74.7	1.74	1.92	6.0-50.3
		I	32	336	30.7	6.6	21.5	0.88	1.46	17.1-50.3
		II	7	214	30.1	8.2	27.2	0.89	2.07	19.2-45.5
		III	41	119	21	5.2	24.9	0.89	0.67	12.6-34.1
	IV	20	76	11	3.6	32.6	0.23	-0.26	6.0-18.2	

Продолжение табл. 5

Состав древостоя	Порода	Покло-нение	Колоче-ство деревьев, %	Средний возраст, лет	Средний диаметр, см	Основное отклонение от среднего диаметра	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний диаметра в поколении, см
10С	С	I-IV	6	138	14	9.4	67.1	1.67	1.78	7.0-51.0
				330	27	-	-	-	-	19.0-51.0
				208	28	-	-	-	-	23.0-35.0
				122	20.4	8.8	42.9	0.52	-0.3	7.0-40.5
10С+Лцед.Б	С	I-IV	9	Бруснично-лишайниковый (ППП 9б)						
				301	28.8	9.8	33.8	-0.5	-0.1	6.8-47.1
				425	41	4.1	10.1	0.6	0.1	36.5-47.1
				311	30.3	7.4	24.4	-0.4	0.8	9.0-47.0
				190	22	-	-	-	-	22.0
				121	19.3	5.3	27.7	-0.1	-1.8	12.5-25.4
				76	7.2	-	-	-	-	6.8-8.4
				120	14.8	8.9	60.2	0.8	-1.9	6.7-26.6
				308	25.7	-	-	-	-	25.7
				72	8.2	-	-	-	-	6.7-9.8
9С1Еед.К	С	I-III	16	Брусничный (ППП 21)						
				82	14.5	1.4	52.7	1.9	4.3	6.1-41.1
Е	Е	I-III	7	Кустарничково-сфагновый (ППП 19)						
				173	32.7	5.9	36	-0.3	-3.9	19.1-43.6
				74	13.5	0.8	28.7	0.71	-0.01	7.6-21.8
Е	Е	I-III	7	32	-	-	-	-	-	6.1-12.7
				102	13.6	10.4	76	2.3	5.4	6.7-36.3

Продолжение табл. 5

Состав дровостоя	Порода	Покорение	Количество деревьев, %	Средний возраст, лет	Средний диаметр, см	Основное отклонение от среднего диаметра	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний диаметра в поколении, см		
8С1К1Б+E	С	I-VI		Вахтово-сфагновый (ППП 20)								
				124	15.2	7.6	50.1	1.1	1.7	5.7-41.4		
				387	25.3	-	-	-	-	25.3		
				324	31.8	7.9	24.8	0.2	-4.6	24.8-41.4		
				4	22.5	-	-	-	-	22.0-23.0		
				149	17.2	6.1	35.5	0.5	-1.4	10.5-25.5		
				114	17	4.8	28	-0.3	-0.7	8.6-24.7		
				68	10.9	4	36.9	0.3	-1	5.5-18.8		
				105	15.9	8.2	51.8	0.6	-0.8	6.7-30.9		
				112	8.4	2.7	32	1.7	2.7	5.7-16.7		
Условно-разновозрастные												
Брусничный (ППП 1)												
10С	С	I-II		264	39.1	6.6	16.9	-0.21	3.48	20.0-64.0		
				303	36.2	11.8	32.6	0.71	20.4	20.4-64.8		
				245	26.7	7.6	28.5	0.29	20	20.0-43.0		
Бруснично-лишайниковый (ППП 5)												
10С	С	I		196	27.6	7.6	27.7	-0.11	-0.51	12.0-48.0		
				Батульниковый (ППП 6)								
10С+Кед.Б	С	I	К	185	18.1	5.3	29.1	0.47	-0.58	12.0-32.0		
											65	12
Зеленомошно-лишайниковый (ППП 7)												
10Сед.Е.Б	С	I	Е	117	29.6	6.7	22.7	-0.54	1.13	8.0-44.0		
											64	9
Бруснично-лишайниковый (ППП 14)												
10С	С	I	100	141	33.2	5.6	16.9	-0.36	2.4	18.0-46.0		
											Лишайниковый (ППП 17)	
8С2Бед.Лц	С	I	Лц	52	10.7	4.9	45.3	1.94	4.96	5.7-34.3		
											75	25.2

Продолжение табл. 5

Состав древостоя	Поро- да	Покло- нение	Колоче- ство деревьев, %	Средний возраст, лет	Средний диаметр, см	Основное отклонение от среднего диаметра	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний диаметра в поколoении, см
10С	С			78	18.1	6	33	-0.17	-0.84	6.0–34.0
				Бруснично-лишайниковый (ППП 18)						
Абсолютно-разновозрастные										
Моршкoво-сфагновый (ППП 8)										
7С3Ед.Б,К	С	I–IV		140	16.1	6.2	36.0	0.7	-0.41	7.1–34.0
				330	25.8	2.4	9.5	-0.53	-0.56	22.0–28.5
				248	22.7	5.5	24.1	0.97	-1.17	18.0–31.0
				205	22.3	4.7	20.9	1.27	2.41	17.0–33.0
				167	16.2	5.9	36.6	0.79	-0.1	7.1–34.0
				167	10.8	3.2	29.7	1.3	1.8	6.0–24.0
				277	13	–	–	–	–	–
		II		213	15.3	3.8	24.8	0.36	0.26	11.0–24.0
				131	11.6	3.5	29.8	0.83	0.05	8.0–18.0
				Чернично-сфагновый (ППП 9)						
8С1Е1Б+К	С	I–II		113	16.8	5.3	31.3	0.35	0.35	6.0–36.0
				191	21.3	8.3	39	-1.74	-3.45	13.5–36.0
				106	17.2	5.3	30.7	0.33	-0.21	6.0–31.5
				145	10.3	3.3	32.6	0.74	-0.04	6.0–20.0
Относительно-разновозрастные с демотационными фазами динамики										
Черничный свежий (ППП 10)										
9С1Е+Б	С	I–IV		137	21.4	8.9	41.7	1.26	3.0	7.4–56.2
				312	55.1	–	–	–	–	53.9–56.2
				210	48.1	–	–	–	–	48.1
				164	28.1	6.5	23.1	-1.21	1.41	13.7–36.9
				129	19.5	6.6	34	0.26	-0.42	7.4–36.2
E				98	10.0	2.53	25.3	0.9	0.03	8.0–16.0

Окончание табл. 5

Состав дровяного	Порода	Поклоление	Количество деревьев, %	Средний возраст, лет	Средний диаметр, см	Основное отклонение от среднего диаметра	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний диаметра в поколении, см
Лишайниковый (ППП 11)										
10Сед.Б	С	I-II		174	25.5	7	27.5	0.31	0.4	6.0-42.4
		I	83	197	26.6	7	26.1	0.37	-0.02	12.7-42.4
		II	9	74	20.6	5.4	26.1	0.43	-2.22	15.0-27.0
		III	9	47	10.1	3.9	38.6	0.03	-2.6	6.0-14.4
Брусничный (ППП 12)										
9С1Е+К.Б	С	I-II		152	26.6	9.4	35.5	0.14	-0.49	6.0-45.9
		I	87	159	28.4	7.9	27.7	0.18	-0.64	14.0-45.9
		II	13	87	10.1	3.2	31.3	-0.3	-1.54	6.0-14.4
	Е			136	12.9	3.7	28.8	0.7	-0.2	8.0-22.0
Зеленомошно-лишайниковый (ППП 13)										
10Сед.Е.Б	С	I-II		139	18	7.1	39.6	0.32	-0.28	6.0-37.9
		I	3	356	-	-	-	-	-	26.5-36.5
		II	97	137	18.7	7.5	40.2	0.68	1.61	6.8-37.9
Бруснично-лишайниковый (ППП 15)										
10Сед.Е.Б	С	I-II		73	18.1	7	38.8	0.7	1.38	6.8-46.0
		I	2	135	23.9	-	-	-	-	26.5-36.5
		II	98	71	18.1	7	40.2	0.68	1.61	6.8-46.0

* Поколения в дровяных выделены условно.

соте, возрастной структуре и другим показателям. Согласно А.В. Тюрину (1961), деревья сосны в древостоях имеют большую изменчивость по толщине. Ранее выявлено, что на европейском Севере в разновозрастных, условно-одновозрастных и относительно-разновозрастных древостоях ряды распределения деревьев по диаметру также существенно различаются (Зябченко, 1984).

Амплитуда колебаний диаметра в поколениях неравномерна. Со снижением возраста отдельных поколений происходит накопление деревьев различной толщины. Наиболее заметно она проявляется в сосняках каменистых (ППП 2 и 3), где в младших поколениях V–VI класса **возраста амплитуда колебания диаметра** изменяется от 12 до 38 см. В третьем поколении сосняка бруснично-лишайникового (ППП 96) колебания диаметра растягиваются от 7 до 40 см. На это указывает и большая вариация диаметра в поколениях (43%).

На рис. 30 отображено распределение числа стволов по толщине в ступенчато-разновозрастных сосняках. Кривые распределения числа деревьев по ступеням толщины сильно растянуты, имеют выраженную «зубчатость» (отсутствие большинства диаметров в кривой). Асимметрия в большинстве ступенчато-разновозрастных сосняков положительная, что указывает на преобладание в них тонкомера. Мера крутости представлена как отрицательными значениями от -1.39 до -0.05 , так и положительными высоковершинными показателями от 1.78 до 4.3. В отдельных поколениях некоторых сосняков этот показатель достигает -2.0 и ниже, что говорит о распаде кривой на две отдельные кривые с образованием разрывов в ступенях толщины (табл. 5).

В условно-разновозрастных сосняках в древостоях с одним поколением средние диаметры изменяются от 10.7 до 39.1 см, где диаметр самого тонкого дерева составляет 11.7, самого толстого – 43.2 см. Вариация толщины деревьев различна и изменяется от средней (16.9%) до большой (45.3%). Высокие коэффициенты варьирования отмечаются в 52-летнем сосняке лишайниковом (ППП 17) – 45.3% и 78-летнем сосняке бруснично-лишайниковом (ППП 18) – 33%. При этом оба сосняка имеют схожесть в колебании толщины деревьев от 6 до 34 см. Менее узкие амплитуды колебания диаметров от 18 до 46 см выявлены в древостое послепожарного бруснично-лишайникового (ППП 14) сосняка. Из рис. 31Д видно, что при пожаре был полностью уничтожен тонкомер (6–15 см), особи толщиной от 18 до 28 см не превышают 5% от общего числа или отсутствуют в ступенях.

Заселенность в ступенях толщины сосны почти равномерна. Распределение деревьев по ступеням толщины характеризуется

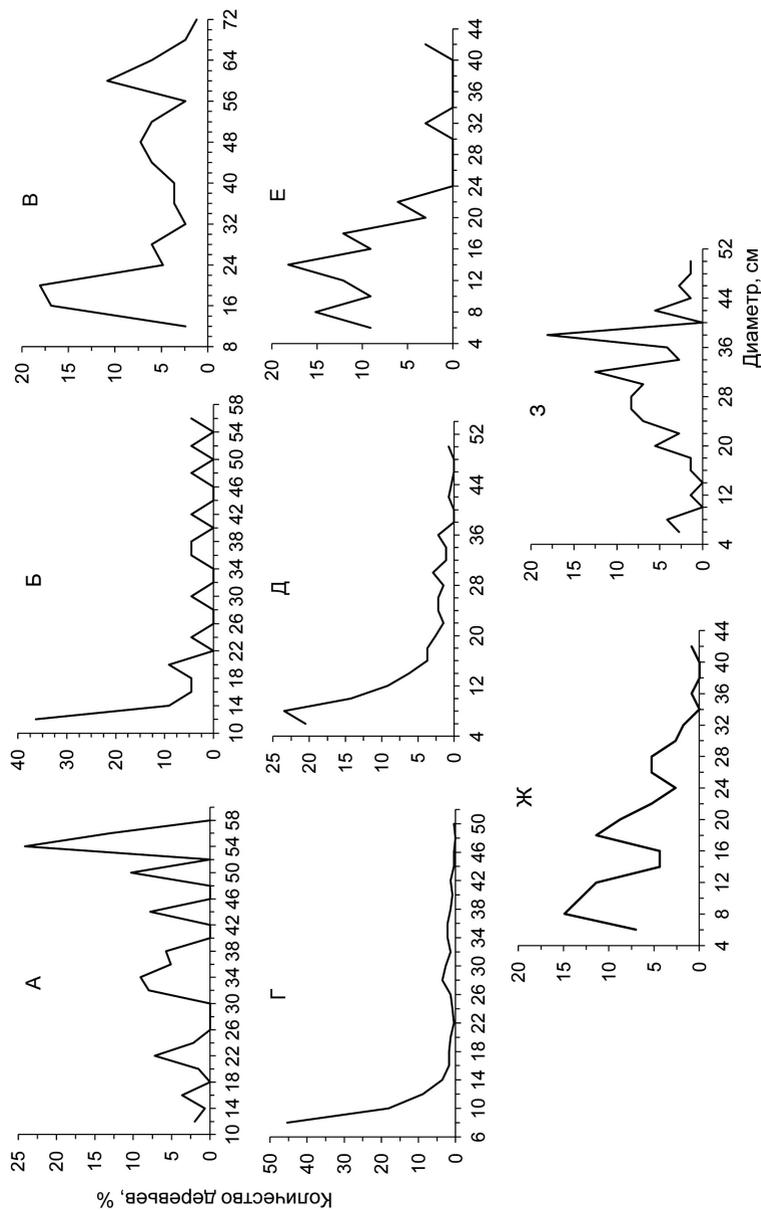


Рис. 30. Распределение числа деревьев сосны по ступеням толщины в ступенчато-разновозрастных сосняках: А – зеленомошно-лишайниковый каменистый (ППП 2); Б – лишайниковый каменистый (ППП 3); В – черничный свежий (ППП 4); Г и Д – бруснично-лишайниковый (ППП 9а, 9б), Е – кустарничково-сфагновый (ППП 19), Ж – вахтово-сфагновый (ППП 20), З – брусничный (ППП 21).

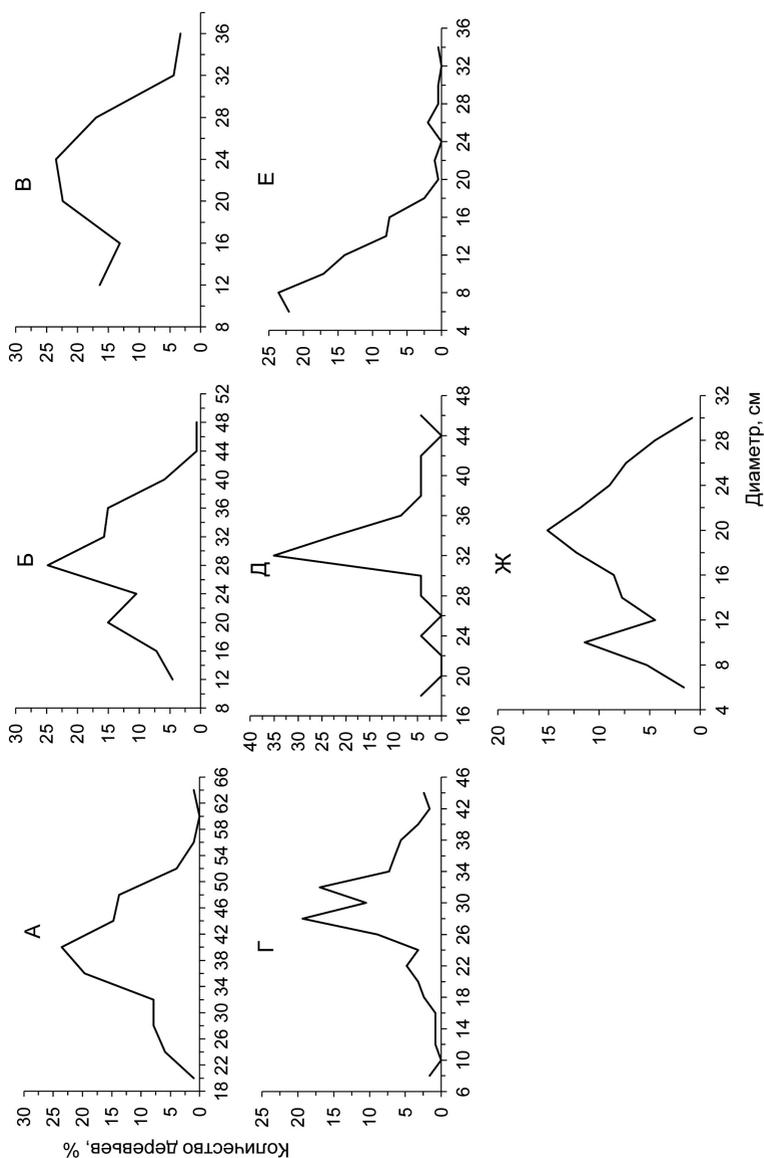


Рис. 31. Распределение числа деревьев сосны по ступеням толщины в условно-разновозрастных сосняках: А – брусничный (ППП 1); Б – бруснично-лишайниковый (ППП 5); В – багульниковый (ППП 6); Г – зеленомошно-лишайниковый (ППП 7); Д – бруснично-лишайниковый (ППП 14); Е – лишайниковый (ППП 17); Ж – бруснично-лишайниковый (ППП 18).

преимущественно одно-, реже двухвершинными кривыми с максимумами от 15 до 35% (рис. 31).

Асимметрия в большинстве сосняков представлена отрицательными и в небольшом количестве положительными, но близкими к нулевому значению кривыми от -0.54 до 0.47 , что говорит о близком к нормальному распределению деревьев по диаметру в поколении. Наиболее яркая положительная асимметрия (1.94) отмечается в 52-летнем лишайниковом сосняке (ППП 17), что говорит о преобладании в древостое деревьев мелких диаметров (6–16 см). Эксцесс при наличии одной выраженной вершины представлен положительными значениями (1.13 – 4.96), с наличием в кривой распределения двух вершин кривая растягивается, значение меры крутости становится отрицательным (-0.84 ... -0.51).

В абсолютно-разновозрастных сосняках сфагновых средние диаметры находятся в 16-сантиметровой ступени толщины, из них самые тонкие деревья представлены диаметрами 7-8, наиболее толстые – 34-36 см. Вариация диаметра в этих сосняках представлена большой изменчивостью (от 31.3 до 36.0%), в пределах поколений этот показатель изменяется от малых (9.5%) до больших (39.0%) значений.

Внешние кривые распределения числа деревьев по диаметру абсолютно-разновозрастных сосняков схожи с кривыми распределения деревьев по возрасту, где 10–15% деревьев находится в мелких ступенях толщины, с увеличением диаметра количество деревьев постепенно снижается, не превышая 2.5% (рис. 27, 32). На это указывает и положительная асимметрия диаметра (0.35 – 0.70). Однако, если рассматривать древостой по условно выделенным поколениям (табл. 5), в старших поколениях X–XVII класса возраста амплитуда минимальных диаметров составляет 13–22, максимальных – 28.5–36 см. Со снижением возраста поколений ам-

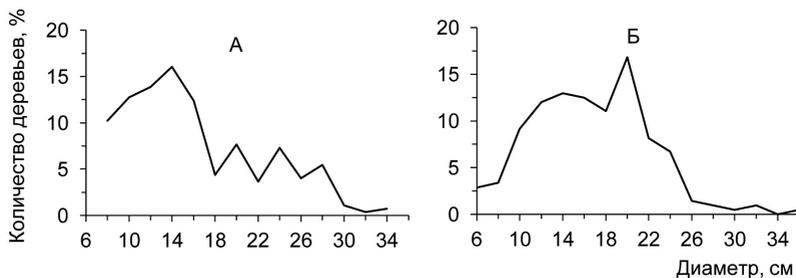


Рис. 32. Распределение числа деревьев сосны по ступеням толщины в абсолютно-разновозрастных сосняках: А – морошково-сфагновом (ППП 8); Б – чернично-сфагновом (ППП 9).

плитуда варьирования диаметров увеличивается с наличием в них как тонких (6 см), так и крупных по толщине деревьев (34–36 см).

Присутствующая в составе древостоев сосняков ель, как и сосна, характеризуется высокой вариацией диаметров, однако амплитуда колебания толщины деревьев несколько более сужена, чем у сосны. При одинаковом возрасте ель уступает сосне по максимальным диаметрам на 10–12 см. Таким образом, сосна обладает более высокими темпами роста накопления древесины по толщине в отличие от ели.

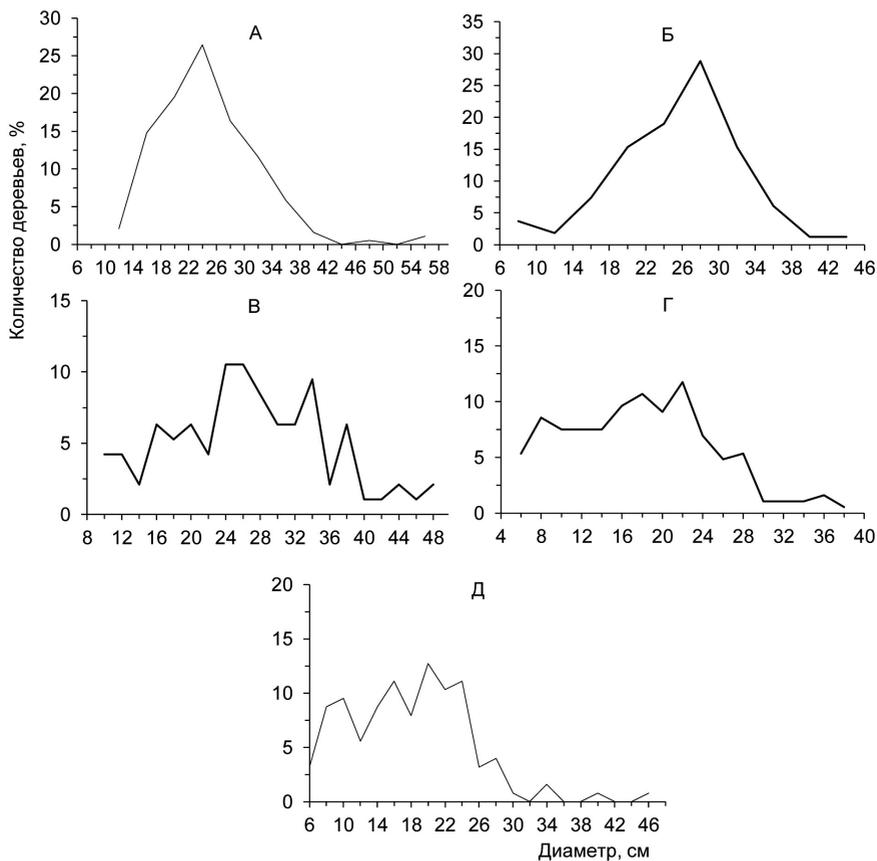


Рис. 33. Распределение числа деревьев сосны по ступеням толщины в относительно-разновозрастных сосняках с демутационными фазами динамики: А – черничный свежий (ППП 10); Б – лишайниковый (ППП 11); В – брусничный (ППП 12); Г – зеленомошно-лишайниковый (ППП13); Д – бруснично-лишайниковый (ППП 15).

В относительно-разновозрастных сосняках с демутиационными фазами динамики амплитуда колебания диаметров сильно растянута и изменяется от 6 до 56 см (рис. 33). Так, в древостоях с преобладанием деревьев сосны молодого поколения (ППП 10, 13, 15) деревья старшего поколения имеют небольшие колебания толщины (от 2 до 10 см), что объясняется их малым количеством (менее 2.5%) и интенсивным отпадом в древостое. Со снижением возраста поколений их преобладание увеличивается до 86–98% и возрастает показатель амплитуды колебания диаметра от 23 до 39 см (рис. 33А, Г, Д).

В древостоях сосняков лишайникового (ППП 11) и брусничного (ППП 12) с преобладанием старшего поколения прослеживается обратная тенденция распределения деревьев по диаметру. Здесь, в младших поколениях, амплитуда ступеней толщины более сужена и составляет 8.0–12.0 см, тогда как в старших поколениях она растягивается до 32 см. Максимум концентрации деревьев в распределении по диаметрам отмечается в первых поколениях (83–87%).

Варьирование диаметра в исследуемых сосняках представлено высокими показателями и изменяется от 27.5 до 41.7%. В пределах поколений вариация также представлена средними и высокими значениями (25.3–40.2%).

Распределение числа деревьев по диаметру представлено односторонними (правосторонними) кривыми с положительными значениями асимметрии (0.14–1.26). Максимум числа деревьев наблюдается в ступенях 20–30 см (рис. 33). Экссесс представлен как положительными высоковершинными (0.4–3.0), так и отрицательными близкими к нулю (–0.49...–0.28) значениями.

4.3. Строение сосняков по высоте

Коэффициент варьирования высоты в ступенчато-разновозрастных сосняках представлен средними показателями и изменяется от 17.8 до 29.9% (табл. 6). В пределах поколений он также представлен в основном средними показателями (13–29%), что свидетельствует о накоплении в них деревьев различной категории высот. В младших поколениях, так же как и по диаметру, увеличивается варьирование высот. Распределение стволов характеризуется асимметричными кривыми, представленными малыми (–0.35...–0.23) и средними (–0.8...0.8) значениями. Большой отрицательной асимметрией распределения деревьев по высоте (–1.25) характеризуется послепожарный сосняк брусничный (ППП 21), что говорит о хорошей очищенности от мелких деревьев младших поколений после пожара.

Таблица 6
Показатели строения дрeвостоев по высоте в различных типах возрастной структуры

Состав дрeвостоя (яруса)	Порода	Покoление	Количество дрeвьев, %	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Основное отклонение от средней высоты	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний высоты в поколении, м
Ступенчато-разновозрастные										
Зеленомошно-лишайниковый каменистый (ППП 2)										
6С2Ос1К1Б+Е	С	I-II		133*	16.5	2.9	17.8	-0.8	2.3	8.9-22.0
		I	50	230	15.6	3.3	21	-1.2	1.9	8.9-19.5
		II	50	99	17.5	2.4	13.7	0.7	0.7	14.5-22.0
Лишайниковый каменистый (ППП 3)										
5С3К1Е1Б+Ос	С	I-III		153	10.3	2.4	22.9	0.61	-1.1	5.0-14.5
		I	8	362	14.5	-	-	-	-	14.5
		II	26	239	-	-	-	-	-	11.5-14.0
		III	68	102	10.2	3	29.1	-0.3	-0.7	5.0-14.0
Черничный свежий (ППП 4)										
9С1Е+Б	С	I-V		214	23.1	5.1	22.2	0.65	0.00	14.6-35.0
	Е	-	-	120	16.7	3.4	20.5	0.18	-1.23	12.7-22.4
Бруснично-лишайниковый (ППП 9а)										
10С	С	I-IV		186	14.3	3.5	24.6	-0.23	-0.22	5.0-21.0
		I	32	336	16.3	2.9	17.8	-0.27	-1.15	10.5-20.5
		II	7	214	15.8	2.08	13.2	-0.3	-0.8	12.5-18.2
		III	41	119	14.4	3.04	21.2	-0.1	0.44	6.5-21.0
		IV	20	76	10.2	2.3	22.7	-1.1	0.31	5.0-13.5
Бруснично-лишайниковый (ППП 9б)										
10С	С	I-IV		138	14.6	2.9	19.8	-0.35	-0.04	7.3-20.6
		I	6	330	15	-	-	-	-	14.6-15.1
		II	4	208	17.9	-	-	-	-	15.6-20.6
		III	90	122	14.3	2.9	20.1	-0.39	-0.29	7.3-16.6

Продолжение табл. 6

Состав древостоя (яруса)	Порода	Покло-ление	Количество деревьев, %	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Основное отклонение от средней высоты	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний высоты в поколениях, м
Брусничный (ППП 21)										
10С+Лц, ед. Б	С	I-IV		301	18.2	4.6	25.4	-1.25	0.72	7.3-22.3
		I	9	425	19.3	1.1	6.3	0.1	1.9	17.8-20.8
		II	74	311	19.6	3	15.5	-2.3	5.4	8.4-22.3
		III	2	190	16.0	-	-	-	-	-
		IV	9	121	15.8	4.1	26.2	0.2	-2.9	-
	V	6	76	8.1	-	-	-	-	-	7.3-8.9
	I-II			120	13.8	7.4	53.7	0.74	-1.87	6.9-23.1
Кустарничково-сфагновый (ППП 19)										
9С1Еед.К	С	I-III		82	5.8	1.6	27.3	0.6	1.2	3.0-10.5
		I	16	173	7.1	2.3	31.6	2	4	6.0-10.5
		II	77	74	5.7	1.4	24.3	0.1	-1.1	3.5-8.25
		III	7	32	-	-	-	-	-	3.0-6.5
		I-III			102	6.8	2.8	41.8	1.4	2.6
Вахово-сфагновый (ППП 20)										
8С1К1Б+Е	С	I-VI		124	7.3	2.2	29.9	0.8	0.4	3.8-13.4
		I	2	387	10.1	-	-	-	-	10.1
		II	8	324	10.5	3.1	29.6	-0.7	-1.3	6.5-13.4
		III	4	-	7	-	-	-	-	5.9-7.7
		IV*	9	149	8.7	2.3	26	0.8	-1	6.5-12.0
		V*	25	114	8	1.7	21.5	0.2	-1.2	5.7-11.0
		VI*	52	68	6.2	1.5	24	0.3	-0.3	3.8-9.2
	I-II			105	9.8	1.5	15.7	-1.1	0.2	7.7-11.1
	I-III			112	5.9	1.3	22.5	1.5	1.6	5.0-8.1
Условно-разновозрастные										
Брусничный (ППП 1)										
10С	С	I-II		264	20.2	2.4	11.7	-0.06	-0.84	16.0-24.5
		I*	33	303	20.0	2	9.9	-0.07	-0.6	16.7-24.5
		II*	67	245	18.0	1.8	10.1	-0.36	-0.26	16.0-24.5

Продолжение табл. 6

Состав древостоя (яруса)	Порода	Покло- нение	Количество деревьев, %	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Основное отклонение от средней высоты	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний высоты в поколении, м
10С	С	I	Бруснично-лишайниковый (ППП 5)							
			196	16.0	1.8	11.4	-1.11	1.26	11.5-18.5	
10С+Кед.Б	С	I	Батульниковый (ППП 6)							
			185	15.8	2.7	17.4	-1.37	2.71	8.5-19.5	
10Сед.Е,Б	К	I	Зеленошно-лишайниковый (ППП 7)							
			65	-	-	-	-	-	-	
10Сед.Е,Б	С	I	Зеленошно-лишайниковый (ППП 7)							
			117	20.4	2.8	13.8	-1.8	5.57	7.5-25.0	
10С	Е	I	Бруснично-лишайниковый (ППП 14)							
			64	-	-	-	-	-	-	
10С	С	I	Бруснично-лишайниковый (ППП 14)							
			141	19.3	2	10.2	-0.12	-0.61	15.2-23.0	
8С2Бед.Лц	Лц	I	Лишайниковый (ППП 17)							
			52	11.0	3.3	29.6	1.01	0.64	6.0-20.0	
10С	Лц	I	Лишайниковый (ППП 17)							
			75	14.5	-	-	-	-	14.5	
10С	С	I	Бруснично-лишайниковый (ППП 18)							
			78	16.6	5	30.2	-1.3	0.54	3.6-22.0	
7С3Еед.Б,К	С*	I-IV	Абсолютно-разновозрастные							
			140	10.7	2.6	24	-0.02	-0.54	5.0-16.0	
7С3Еед.Б,К	I	I	Моршкovo-сфагновый (ППП 8)							
			330	12.8	1.4	10.9	-0.22	-1.86	11.0-14.5	
7С3Еед.Б,К	II	II	Моршкovo-сфагновый (ППП 8)							
			248	11.2	1.9	16.7	0.55	-0.81	9.0-14.0	
7С3Еед.Б,К	III	III	Моршкovo-сфагновый (ППП 8)							
			205	11.3	2.5	21.8	-1.04	-0.68	7.0-13.5	
7С3Еед.Б,К	IV	IV	Моршкovo-сфагновый (ППП 8)							
			167	10.4	2.6	25.1	0.18	0.39	5.0-16.0	
7С3Еед.Б,К	E	I-III	Моршкovo-сфагновый (ППП 8)							
			167	9.6	2.6	26.9	0.82	-0.19	7.0-15.0	
7С3Еед.Б,К	I	I	Моршкovo-сфагновый (ППП 8)							
			277	9.0	-	-	-	-	-	
7С3Еед.Б,К	II	II	Моршкovo-сфагновый (ППП 8)							
			213	10.6	2.7	25.6	0.77	1.22	7.0-13.5	
7С3Еед.Б,К	III	III	Моршкovo-сфагновый (ППП 8)							
			131	9.4	2.7	29.1	1.33	1.44	7.0-15.0	

Продолжение табл. 6

Состав древостоя (яруса)	Порода	Покло-ление	Количество деревьев, %	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Основное отклонение от средней высоты	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний высоты в поколениях, м
Чернично-сфагновый (ППП 9)										
8С1Е1Б+К	С*	I-II		113	11.7	2.4	20.5	-0.24	0.13	5.5-18.0
		I	9	191	10.5	3.1	29.4	-0.07	-0.29	5.5-15.0
		II	91	106	11.8	2.3	19.5	-0.18	0.17	6.0-18.0
	Е	I-II		145	8.7	2.4	26.9	1.5	2.91	6.0-14.0
Относительно-разновозрастные с демутационными фазами динамики										
Черничный свежий (ППП 10)										
9С1Е+Б	С	I-IV		137	19.0	4.8	25.1	-0.6	-0.18	5.0-26.5
	10С	I-IV		-	20.7	3.2	15.6	-0.07	-1.0	14.5-26.5
7ЕЗС+Б	С II ярус	III-IV		-	10.7	2.6	24.2	-1.04	0.1	5.0-13.5
		I	2	312	26	-	-	-	-	25.5-26.5
		II	1	210	25.5	-	-	-	-	25.5
		III	11	164	21.1	4.5	21.3	-1.2	0.7	11.5-25.5
	Е II ярус	IV	86	129	18.5	4.7	25.1	-0.6	-0.1	5.0-26.0
				98	7.8	-	-	-	-	6.0-11.5
Лишайниковый (ППП 11)										
10Сед.Б	С	I-III		174	13.2	2.9	22.3	-0.9	0.62	4.5-18.5
		I	83	197	13.8	2.2	16.04	-0.4	-0.5	8.5-18.5
		II	9	74	13.2	2.7	20.2	-0.7	-0.7	9.0-16.0
		III	9	47	6.9	2	29.4	0.55	-0.7	4.5-10.0
Брусничный (ППП 12)										
9С1Е+К,Б	С	I-II		152	17.8	4	22.5	-0.75	0.1	5.0-18.5
		I	87	159	17.7	3.1	16.8	-0.5	-0.4	10.5-18.5
		II	13	87	10.4	2.6	25.3	-0.2	-1.6	7.0-13.5
	Е			136	9.6	5	51.9	1.26	0.51	5.0-19.5

Окончание табл. 6

Состав древостоя (яруса)	Порода	Поколение	Количество деревьев, %	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Основное отклонение от средней высоты	CV, %	A	E	Амплитуда колебаний высоты в поколении, м
10Сед.Е,Б	С	I-II		139	17.2	4.3	24.7	-1	-0.17	6.5-23.5
		I	3	356	-	-	-	-	-	17.4-20.0
		II	97	137	17.2	4.3	25.1	-0.93	-0.27	6.5-23.5
10Сед.Е,Б	С	I-II		73	16.7	3.4	20.3	-0.23	-0.43	9.5-23.5
		I	2	135	16.0	-	-	-	-	-
		II	98	71	16.7	3.4	20.5	-0.24	-0.49	9.5-23.5

* Поколения в древостоях выделены условно.

Если сравнивать два бруснично-лишайниковых (ППП 9а и 9б) сосняка, то в послепожарном древостое (ППП 9б) отмечается снижение вариации высот с 24.6 до 19.8%, что указывает на смещение кривой в сторону преобладания более крупных по высоте деревьев. Однако средняя высота их после пожара осталась почти прежней.

В условно-разновозрастных типах возрастной структуры варьирование высоты деревьев представлено широкой высотной амплитудой. Так, в спелых и перестойных 117–264-летних сосняках коэффициент вариации высоты составляет 10.2–17.4%. В 52-летнем лишайниковом (ППП 17) и 78-летнем бруснично-лишайниковом (ППП 18) он достигает 29.6 и 30.2% соответственно. Средние высоты сдвинуты к максимальным высотам и на 2–3 м ниже самых высоких деревьев в древостое. Ранее отмечено, что с увеличением коэффициента вариации высоты в древостоях происходит снижение количества тонкомерных деревьев (Семечкина, 1978; Зябченко, 1984). По данным Б.А. Семенова с соавт. (1998), в условно-одновозрастных сосняках Крайнего Севера с увеличением возраста уменьшается варьирование высоты, при этом большое количество стволов концентрируется в центральной ступени высоты.

Асимметрия распределения деревьев по высоте в большинстве условно-разновозрастных сосняков отрицательная, что указывает на смещение пика кривой в сторону крупных (высоких) деревьев, за исключением средневозрастного (52 года) сосняка лишайникового (ППП 17), где этот показатель представлен средним значением (1.0) и указывает на преобладание мелких по высоте особей сосны. Эксцесс преимущественно представлен положительными высоковершинными кривыми. Отрицательные значения эксцесса наблюдаются в сосняках брусничном (ППП 1) и бруснично-лишайниковом (ППП 14), указывающие на низковершинность распределения деревьев в кривой и её растянутость.

Распределение деревьев по высоте в абсолютно-разновозрастных сосняках сфагновых характеризуется следующими показателями. В морошково-сфагновом сосняке (ППП 8) с четырьмя условно выделенными поколениями вариация высоты составляет 24%. В чернично-сфагновом сосняке (ППП 9) при наличии двух поколений этот показатель несколько ниже и составляет 20.5%. Средние высоты находятся в центральной части распределения кривых. При средней высоте 11–12 м амплитуда колебания высоты изменяется от 5 до 18 м. Об этом свидетельствует и асимметрия, которая находится около нулевого значения ($-0.02...-0.24$).

Амплитуда колебаний высоты деревьев во всех поколениях сосняков характеризуется накоплением деревьев как мелкой, так и крупной категорий – от 5 до 18 м. Однако, в двух исследуемых сосняках старшие поколения с максимальной высотой 14 и 15 м уступают по высоте младшим поколениям с максимальными высотами 16 и 18 м соответственно.

Ель, входящая в состав абсолютно-разновозрастных сосняков, образует один высотный ярус с сосной. Распределение высоты по возрастным поколениям носит смешанный характер, т.е. характеризуется наличием минимальных и максимальных высот в старших и младших поколениях. Варьирование высоты представлено средними значениями и составляет 27%. Кривые распределения высот асимметричны и указывают на преобладание деревьев ели ниже среднего по высоте. Следует отметить, что средний возраст елового элемента в сфагновых сосняках старше сосны на 30 лет, однако ель по средней высоте уступает сосне на 1–3 м, что говорит о ее более медленном росте в высоту в отличие от деревьев сосны.

В относительно-разновозрастных с демутационными фазами динамики сосняках вариация высоты деревьев изменяется от 20.3 до 25.1%. Более высокий показатель изменчивости высоты (25.1%) отмечен в **двухярусном древостое сосняка черничного (ППП 10)**. Первый ярус древостоя чистый по составу, состоит из деревьев сосны **I–IV поколений**. Амплитуда колебания высот данного яруса изменяется от 14.5 до 26.5 м со средней высотой 20.7 м, асимметрия близка к нулевому значению (–0.07). Варьирование высоты составляет 15.6%, что почти на 10% ниже высоты общего полога древостоя. Кривая распределения высот низкововершинная, на что указывает отрицательное значение эксцесса (–1.0). Во втором ярусе сосняка господствующее место занимает ель **V класса возраста**. Высота ели (7.8 м) меньше высоты входящей в состав второго яруса сосны (10.7 м), состоящей из двух младших поколений **V–IX классов возраста**. Колебания высоты деревьев сосны второго яруса изменяются от 5.0 до 13.5 м. Кривая распределения высоты асимметрична (–1.04) и смещена в сторону распределения крупных по высоте деревьев.

В пределах поколений вариация высот в младших поколениях составляет от 18.5 до 25.5%, что говорит о их вхождении как в первый, так и во второй ярусы. Старшие **I и II поколения** представлены крупными единичными деревьями с колебаниями высот в пределах 25.5–26.5 м. Таким образом, визуальное выделение поколений по ярусам будет затруднено из-за смешанности младших поколений, входящих в первый и второй ярусы.

В древостоях зеленомошно-лишайникового (ППП 13) и бруснично-лишайникового (ППП 15) сосняков преобладают более молодые поколения (97–98%), минимальные высоты составляют 6.5–9.5 м, максимальные – 23.5 м. Первое поколение, состоящее из единичных деревьев, уступает по высоте младшим поколениям на 3.5–7.5 м.

Сосняки лишайниковый (ППП 11) и брусничный (ППП 12) состоят из деревьев преобладающего старшего и незначительного количества младших поколений, также имеют смешанный высотный характер, где деревья младших поколений также превосходят по высоте старшие поколения.

Таким образом, сосняки Приуралья представлены как чистыми, так и смешанными по составу древостоями III–Va классов бонитета. В древесном ярусе сосны может присутствовать от одного до шести поколений сосны. С увеличением числа поколений, растянутости возрастов, происходит повышение варьирования возраста от 6.5 до 61% и диаметра от 13.6 до 70%. Выявлено четыре типа возрастной структуры сосняков: ступенчато-, условно-, абсолютно-разновозрастные и относительно-разновозрастные с демулационными фазами динамики (с поколениями нисходящего и восходящего рядов), последние со временем могут перейти в условно- или ступенчато-разновозрастного типа структуры. В сосняках не выявлено циклично-разновозрастной структуры. Получены тесные корреляционные отношения между возрастом и диаметром на высоте 1.3 м в ступенчато-разновозрастных сосняках ($r = 0.75–0.93$), в остальных типах возрастной структуры эта связь изменяется от слабой до значительной. Связь между диаметром и высотой во всех типах сосняков тесная. Одним из важных факторов формирования возрастной структуры девственных сосняков являются лесные пожары. Однако не следует исключать и эндогенные факторы, создающиеся внутри фитоценозов, которые наиболее характерно проявили себя в ступенчато-разновозрастных сосняках, формирующихся как под воздействием огня, так и без него. На исследуемой территории периодичность пожаров за последние 200–350 лет составляет в среднем 50 лет. Минимальные диаметры, при которых выживает сосна, после первого пожара изменяются от 4 до 9 см. Приведенные материалы не охватывают всех возможных вариантов возрастного строения естественных насаждений. Дальнейшее накопление фактического материала позволит уточнить классификацию строения старовозрастных сосняков Северного Приуралья.

Глава 6. СОСТОЯНИЕ СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ

Мониторинг состояния бореальных лесов является важной задачей при осуществлении охраны окружающей среды и управлении лесами (Исаев, Сухих, 1986; Сухих, 1995; Глобализация..., 2001). Для оценки состояния лесных экосистем необходимо изучение динамики таксационных показателей и распределение деревьев по классам повреждения (Алексеев, 1989; Алексеев, 1997). В промышленно развитых регионах европейского Севера России одним из основных факторов антропогенного воздействия на лесные сообщества является атмосферное загрязнение, которое в свою очередь приводит к частичному или полному их разрушению (Ярмишко, 1997; Цветков В.Ф., Цветков И.В., 2003; Торлопова, Ильчуков, 2007; Динамика..., 2009; Тарханов, 2010 и др.). Также из всего многообразия антропогенной нагрузки на лес выступает рекреационное воздействие (Бурова, Феклисов, 2007; Михайлова, Калугина, 2012; Шавнин и др., 2015 и др.). Особенно остро данный вопрос встает с развитием туризма в заповедниках и национальных парках. Систематические наблюдения за состоянием древесных растений малонарушенных сосняков в условиях их естественного произрастания представляют научный интерес. Таким образом, в данной главе приводится оценка состояния сосновых древостоев в зависимости от типа возрастной структуры.

Анализ жизненного состояния показал, что в среднетаежных сосняках Северного Приуралья отмечается довольно высокая изменчивость количества деревьев сосны категории здоровые (рис. 34). Так, в условно-разновозрастных средневозрастных и приспевающих сосняках лишайниковой группы типов (ППП 17, 18, 7) преобладают деревья здоровой категории, доля которых составляет 75–90% (рис. 34А). Древостои этих сообществ развиваются после низовых пожаров разной интенсивности и представлены одним поколением деревьев сосны. Сосняки лишайниковый (ППП 17) и зеленомошно-лишайниковый (ППП 7) испытали действие беглых низовых пожаров на стадии молодняка. Условно-разновозрастный древостой сосняка бруснично-лишайникового (ППП 14) пройден низовым пожаром высокой интенсивности девять лет назад, который

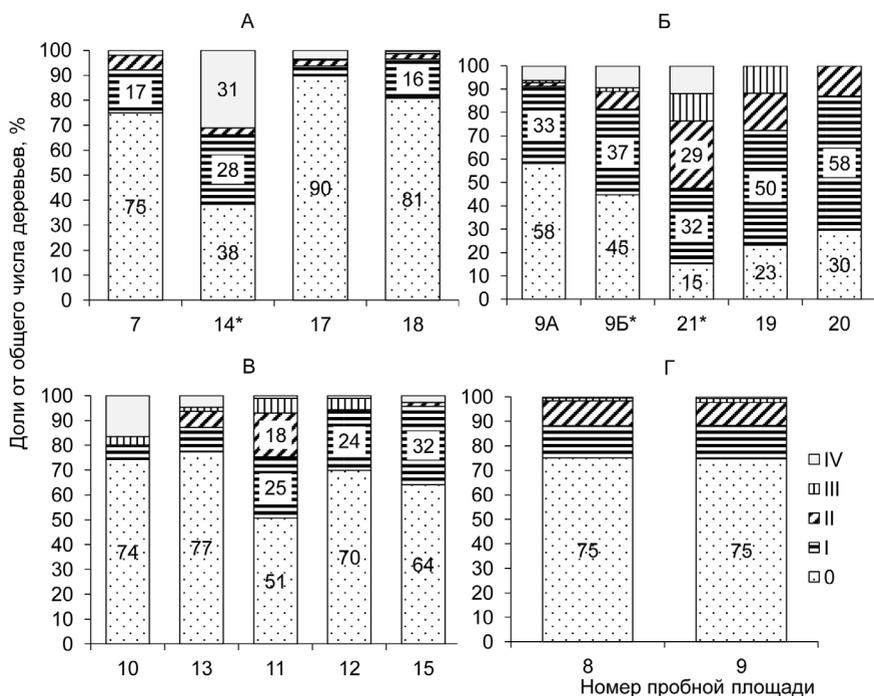


Рис. 34. Распределение деревьев сосны по классам повреждения (0 класс – здоровое дерево; I класс – слабо поврежденное; II класс – средне поврежденное (усыхающее); III класс – сильно поврежденное (усыхающее); IV класс – погибшее дерево) в сосняках: А – условно-разновозрастных, Б – ступенчато-разновозрастных, В – относительно-разновозрастных с демутационными фазами динамики, Г – абсолютно-разновозрастных; * свежие гари.

полностью уничтожил напочвенный покров, подрост и тонкомерные деревья сосны последнего поколения. В данном сосняке жизнеспособными остались только крупные деревья старшего поколения в возрасте 126–155 лет. Из общего числа деревьев на долю здоровых приходится 38%, слабо поврежденных – 28, сухостойных – 31%. Следует повторить, что данный древостой после пожара из ступенчато-разновозрастного перешел в условно-разновозрастный тип возрастной структуры.

В ступенчато-разновозрастных сосняках (ППП 9а, 9б, 19, 20, 21) на долю здоровых деревьев приходится от 15 до 58% (рис. 34Б). В сосняке бруснично-лишайниковом через два года после устойчивого низового пожара заложена проба (ППП 9Б). Обследование данного древостоя показало, что при пожаре полностью выгорел подрост мелкой и средней категории крупности, частично постра-

дали крупный подрост и тонкомерные деревья сосны. Фитоценоз непосредственно граничит с фоновым участком сосняка (ППП 9а) с давностью прохождения последнего низового пожара 82 года.

Сравнивая сосняки (ППП 9а, 9б), можно отметить, что в сосняке бруснично-лишайниковом устойчивый низовой пожар 2011 г. привел к снижению доли участия в древостое деревьев здоровой категории с 58 до 45% и некоторому увеличению доли участия в древесном ярусе свежего сухостоя – с 6 до 9%. Старовозрастный сосняк брусничный (ППП 21) преимущественно состоит из слабо (32%) и средне поврежденных (29%) деревьев сосны, большая часть из которых представлена старыми (400-летними) особями. Сосняки ППП 19 и 20 представлены сфагновыми типами сообществ с преобладанием в них слабо и средне поврежденных деревьев от 49 до 60%, на долю здоровых приходится от 23 до 30% соответственно. В кустарничково-сфагновом сосняке (ППП 19) наиболее распространенным повреждением деревьев сосны является дефолиация (потеря хвои) в кроне деревьев, вызванная объеданием глухарем. На ППП 20 гибель деревьев старших поколений наступает преимущественно в результате действия стволовой гнили и, как следствие, их последующим вывалом.

В относительно-разновозрастных сосняках демутационных фаз динамики (ППП 10, 13, 15), т.е. с преобладанием в древесном ярусе деревьев молодого поколения, количество здоровых деревьев изменяется от 64 до 77% (рис. 34В). В сосняке черничном (ППП 10) отмечается довольно большая доля (17%) свежего сухостоя сосны (категории IV) от общего количества деревьев. В остальных типах сосняков доля участия свежего сухостоя в древостое не превышает 9%. Сосняк бруснично-лишайниковый (ППП 15) был пройден низовым пожаром средней интенсивности 19 лет назад. В древостое данного сосняка из общего числа деревьев 32% представлены слабо поврежденными (I класс) деревьями сосны с незначительными ожогами стволов. Аналогичной возрастной структурой представлены древостой сосняков лишайникового (ППП 11) и брусничного (ППП 12), однако в древостоях этих сосняков преобладают деревья старого поколения и для них характерно накопление деревьев всех категорий состояния.

В абсолютно-разновозрастных сосняках сфагновых типов (ППП 8 и 9) на деревья категории здоровые приходится по 75% от общего количества (рис. 34Г). Данные древостои сформировались без воздействия пирогенного фактора, что отражает постоянную (непрерывную) передвижку деревьев по возрастам. В таких древостоях при естественном развитии идет постоянный процесс отмирания старых и появления новых более здоровых деревьев.

Анализ индексов поврежденности показал, что большая часть исследованных нами сосняков (ППП 17, 15, 18, 7, 13, 12, 8, 9) представлена здоровыми древостоями с индексом 0.2–0.5 (рис. 35). К ослабленным относятся в основном старовозрастные сосняки с индексом поврежденности от 0.6 до 1.2 (ППП 9А, 9Б, 10, 11, 19, 20). Сосняк бруснично-лишайниковый (ППП 14), пройденный низовым пожаром высокой интенсивности, представлен сильно поврежденным древостоем с индексом поврежденности 1.6. В послепожарном сосняке брусничном (ППП 21) индекс поврежденности составил 1.7, однако пожар, по-видимому, вызвал ослабление и последующую флуктуацию старовозрастных 425- и 300-летних поколений.

Таким образом, среднетаежные сосняки Северного Приуралья формируют как «здоровые», так и «ослабленные» по состоянию древостои. Жизненное состояние их определяется возрастной структурой древостоя, давностью и силой низовых лесных пожаров, проходящих в насаждениях. Так, в условно-разновозрастных сосняках при условии длительного отсутствия низовых пожаров древостои характеризуются как «здоровые». Относительно-разновозрастные сосняки с демулационными фазами динамики в зависимости от стадии развития относятся как к «здоровой», так и к «ослабленной» категории. Ступенчато-разновозрастные сосняки относятся к категории «ослабленный», что объясняется наличием поврежденных деревьев старших поколений и свежего сухостоя. Абсолютно-разновозрастные древостои сосняков соответствуют категории «здоровые».

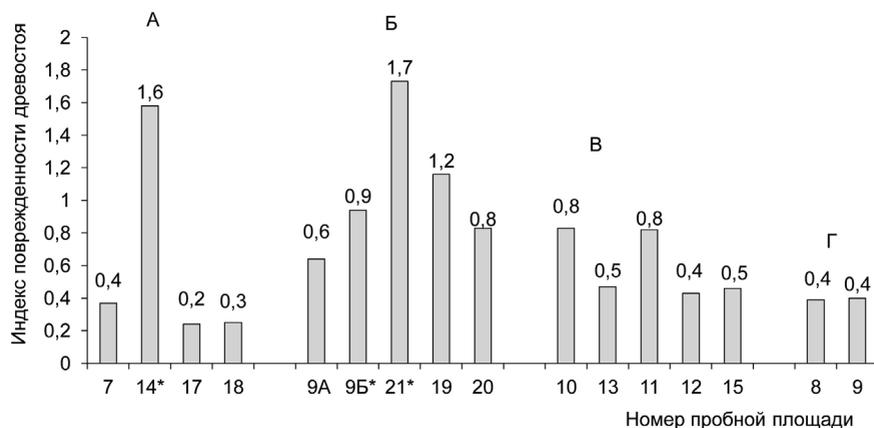


Рис. 35. Индексы поврежденности древостоев сосняков разных типов бассейна р. Печоры Северного Приуралья. Условные обозначения те же, что и на рис. 34.

Глава 7. ВОЗОБНОВИТЕЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС В СОСНЯКАХ

Известно, что в лесных сообществах важнейшей характеристикой динамики популяций является естественное возобновление, которое отражает продуктивную, адаптационную способность фитоценозов, а также определяет дальнейшие изменения их состава и строения. Количественные и качественные характеристики подростов в сосняках зависят от типа леса, структуры сообществ и географического положения объектов (Побединский, 1965; Листов, 1971а; Зябченко, 1984; Цветков, 2008). В сосняках фактором, определяющим процесс его возобновления и развития, являются низовые пожары различной интенсивности (Мелехов, 1948, 1949; Санников, Санникова, 1985; Листов, 1986; Санников, 1992; Angelstam, 1998; Kuuluvainen, Rouvinen, 2000; Цветков, 2002 и др.). Сосняки находятся в состоянии непрерывной естественной динамики развития и тем самым представляют собой резерват генофонда данной породы на европейском северо-востоке России. Следовательно, изучение лесовозобновительных процессов в них представляет большой теоретический интерес.

Согласно С.С. Зябченко (1984), С.Н. Санникову (1992), А.Д. Волкову (2008) и др., светолюбие сосны является фактором, определяющим динамику сосновых древостоев и процесса формирования коренных (климаксовых, наиболее выработавшихся) сосняков. Отмечено, что в отличие от теневыносливой ели, в сомкнутых сосняках появляющийся самосев сосны через два-три года превращается в так называемые «торчки» в результате отмирания верхушечного побега, и вскоре он усыхает. Жизнеспособный подрост сосны обычно появляется в «окнах» при распаде материнского древостоя (180–200 лет) и по мере его усыхания занимает освободившуюся территорию. Массовое появление нового поколения сосны при отсутствии пожаров обычно происходит тогда, когда относительная полнота материнского древостоя 0.5 и менее. Показано также, что в таежной зоне возобновительный процесс в сосняках зависит от условий места произрастания и экологических факторов, создающихся внутри фитоценоза.

Возобновительный процесс под пологом сосняков охарактеризован нами в ряде работ (Кутявин, 2012, 2013а; Кутявин, Торлопова, 2016). Анализ роста молодых особей в сосняках лишайниковых частично приводится в работе А.В. Манова с соавт. (2015). Характеристика лесовозобновления в разных типах сосняков Приуралья показала (табл. 7), что в сосняках возобновление происходит в основном теми же видами древесных растений, которыми сформирован материнский древостой. Сосна в составе подроста доминирует в относительно сухих типах условий местопроизрастания – в сосняках лишайниковых и брусничных (79–99%). В сосняках с увеличением влажности, плодородия почвы в составе подроста начинает преобладать ель (до 90%) и береза (до 50%), редко встречается осина. Практически во всех типах леса в подросте присутствует кедр (до 60%).

Сосняки лишайниковые, брусничные развиты на иллювиально-железистых подзолах и приурочены к древнеаллювиальным отложениям речной террасы р. Печора (Забоева, 1975; Почвы..., 2013). Согласно нашим исследованиям, число живого подроста в данных типах сосняков изменяется от 0.5 до 21.5, самосева – от 0.1 до 40.6 тыс. экз. га⁻¹, в основном с преобладанием сосны (79–99%). Следует учесть, что в сосняках брусничном (ППП 12) и зеленомошно-лишайниковом (ППП 7), расположенных в предгорной части Урала, в составе подроста преобладают ель и кедр – до 60%. В таких же типах леса (ППП 1 и 13), но расположенных на равнинной территории заповедника, в составе подроста доминирует сосна. Согласно исследованиям А.А. Листова (1971а, 1986), в лишайниковых борах подзоны северной и средней тайги бассейна р. Мезень под пологом древостоев при отсутствии пожаров в последние 30–40 лет число подроста может достигать 150 тыс. экз. га⁻¹. Автор отмечает, что накоплению большого количества подроста способствует хорошая обсеменяемость площади и достаточно благоприятная влажность подстилки. В рассматриваемых нами лишайниковых и брусничных типах сосняков в небольшом количестве в составе подроста присутствуют береза и осина. Средняя высота подроста сосны составляет 0.6–5.3 м. Коэффициент вариации представлен средними и высокими значениями (от 21 до 131%), что свидетельствует о неравномерности распределения их по высоте. Средние значения (21–27%) изменчивости высоты характерны только для бруснично-лишайниковых сосняков (ППП 9Б и 15) с давностью пожара 2 и 19 лет. Так, на ППП 9Б после пожара сохранились только крупные (100%) особи сосны, на ППП 15 преимущественно преобладает подрост категории мелкий – до 76% (рис. 36). Хвойный подрост в основном категории здоровый

Таблица 7

Характеристика хвойного подроста под пологом сосняков

Тип леса (№ ППП)	Густота, тыс. экз.га ⁻¹		Давность послед- него пожара	Состав подроста	Сосна			Ель			Кедр		Возраст, лет				
	Подрост				Mзлт _{нр} М	CV, %	C, %	Mзлт _{нр} М	CV, %	C, %	Mзлт _{нр} М	CV, %		C, %			
	Самосев Живой	Сухой													Живой	Сухой	Возраст, лет
Лишайниковый (11)	-	-	21.5	0.9	31	10С ед.Е,Б	69.8	94	10-48	0.45	-	-	-	-	-		
Тот же (16)	3.4	0.1	14.8	0.8	34	10Сед,К, Лиц,Б	64.9	87	1-31	-	-	-	-	-	-		
« (17)	2.1	-	13.2	1.3	34	10Сед,Е, Лиц,К,Ос	159.5	78	1-48	-	-	-	-	-	-		
Бруснично- лишайниковый (5)	-	-	2.4	-	124	9С,К	91.2	95	6-90	-	-	-	-	0.50 ±1.70	16-24		
« (9А)	0.07	-	2.9	0.3	82	9С,К ед,Е	2.86 ±0.08	64	6-85	0.45 ±0.07	50.6	73	85	0.38 ±0.03	37.1	94.9	13-30
« (9Б)	23.5*	0.4	0.9	0.9	2	10Сед,К	5.3 ±0.15	38	56-75	-	-	-	-	-	-	-	-
« (14)	21.3	-	-	-	9	10С	-	-	1-8	-	-	-	-	-	-	-	-
« (15)	40.6	-	4.1	0.2	19	7С2Ос 1Б	0.34 ±0.03	78	1-18	-	-	-	-	-	-	-	-
« (18)	10.9	0.1	0.9	0.06	84	10С, ед,Е,К	0.29 ±0.01	93	-	0.69 ±0.01	18.6	94	не опр.	0.2	-	100	не опр.
Зеленомошно- лишайниковый каменистый (2)	-	-	1.5	0.1	76	4Ос3Е 2Б1К+С	0.45 ±0.04	91	не опр.	0.52 ±0.02	114.3	86	не опр.	0.48 ±0.01	80.1	94	не опр.
Лишайниковый каменистый (3)	-	-	0.9	0.2	76	4Б2Е2С 2К+Ос	0.57 ±0.03	49	не опр.	1.38 ±0.02	45.0	67	не опр.	1.07 ±0.02	66	100	не опр.
Зеленомошно- лишайниковый (7)	-	-	0.59	0.06	102	4Е4К2С ед,Б	0.54 ±0.03	97	11-25	0.60 ±0.03	49.3	83	25-94	0.49 ±0.01	4.7	91.5	15-17
Зеленомошно- лишайниковый (13)	-	-	0.5	-	84	6С3К1Е +Б	0.67 ±0.03	94	10-62	1.75	-	48	10-62	0.66 ±0.02	35.1	100	15-28
Брусничный (1)	-	-	4.2	0.1	125	8С2Е +Ос,ед,Б	1.1 ±0.02	92	16-57	0.52 ±0.01	70.1	72	33	-	-	-	-

Окончание табл. 7

Тип леса (№ ППП)	Густота, тыс. экз.га ⁻¹				Давность послед- него пожара	Состав подроста	Сосна				Ель				Кедр		
	Самосев		Подрост				M±m _M м	CV, %	C, %	Возраст, лет	M±m _M м	CV, %	C, %	Возраст, лет	M±m _M м	CV, %	C, %
	Живой	Сухой	Живой	Сухой													
« (12)	0.2	-	1.1	0.2	106	6К2Е2С +Б	1.9 ±0.03	52.1	61	17-48	2.2 ±0.03	33.5	78	1.1 ±0.03	81.1	87.4	не опр.
« (21)	0.09	-	-	-	4	100с	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Черничный свежий (4)	-	-	0.9	0.1	168	5Е2Б2К 1С	0.57 ±0.02	124.7	100	14-18	1.51 ±0.01	35.2	65	0.41 ±0.02	153.5	92.5	11-97
Черничный свежий (10)	0.02	-	1.9	0.6	106	9Е1К+С едБ	0.38	-	100	5-21	1.56 ±0.02	62.2	60	0.54	-	85.5	10-40
Багульниковый (6)	-	-	1.7	0.02	224	5С3К2Б +Е	1.06 ±0.02	62.5	91	22-93	1.83 ±0.01	24.4	80	1.11 ±0.03	72.8	100	26-76
Морошково- сфагновый (8)	-	-	4.1	0.4	-	5Б2С2К 1Е	0.96 ±0.02	103.5	92	не опр.	0.66 ±0.02	60.9	80	0.67 ±0.02	115.2	96.5	не опр.
Чернично- сфагновый (9)	-	-	3.4	0.2	-	4Е4Б1С 1К	1.51 ±0.03	101.2	92	не опр.	1.52 ±0.02	91.2	94	0.82 ±0.02	76.5	89.5	не опр.
Кустарничково- сфагновый (19)	0.05	-	0.23	0.01	-	5С4Е1К едБ	0.52 ±0.07	112.7	94	15-37	0.93 ±0.09	82.8	50	0.43 ±0.09	87	88	Не опр.
Вахтово- сфагновый (20)	0.09	-	2.57	0.16	-	5С5Б+ Е,К	1.09 ±0.08	88.1	93	2-31	2.65 ±0.09	39.0	88	1.39 ±0.41	83.9	90	Не опр.

Примечание. M±m_M – среднеарифметическое значение высоты и его отклонение, CV – коэффициент вариации, С – коэффициент жизненного состояния (см. формулу (2)), прочерк – самосев или подрост отсутствует, * – всходы до 2 лет. Не опр. – не определялся.

(рис. 37), коэффициент жизненного состояния в данных типах леса изменяется у сосны в пределах 61÷97, у ели – 48÷94, у кедра – 89÷100 (табл. 7).

Проведенные исследования показали, что возраст особей сосны под пологом лишайниковых и брусничных древостоев может изменяться от 3 до 90 лет. Возраст сосен крупных категорий высотой от 1.5 до 6 м при отсутствии пожаров 50–106 лет колеблется в пределах 35÷90 лет (рис. 38). Такие деревья по А.А. Листо-

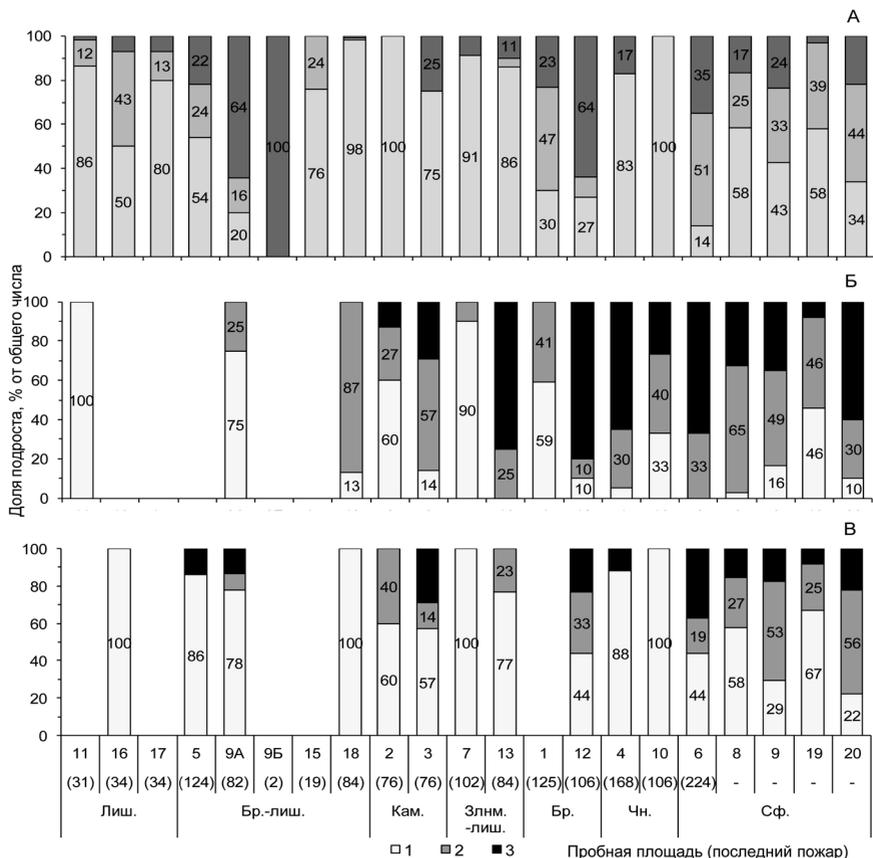


Рис. 36. Распределение хвойного подроста по высоте сосны (А), ели (Б), кедра (В) в сосняках: 1 – мелкий, 2 – средний, 3 – крупный. Пустые столбцы указывают на отсутствие подроста или невысокую его численность. Сокращения: Лиш. – лишайниковый; Бр.-лиш. – бруснично-лишайниковый; Кам. – каменистый; Злнм.-лиш. – зеленомошно-лишайниковый; Бр. – брусничный; Чн. – черничный; Сф. – сфагновые.

ву (1974, 1986) относятся к первой группе подроста с наибольшим приростом по высоте и расположением их в прогалинах. По данным автора, медленный рост соснового подроста в северотаежных лишайниковых борах обуславливается рядом факторов. Одним из главных является низкий уровень почвенного питания, о чем свидетельствуют данные содержания азота от абсолютно сухого вещества в разных органах подроста сосны (0.32–0.51%) и зольных элементов от чистой золы (0.41–1.28%) в ассимиляционных органах подроста, а также корневая конкуренция материнских деревьев. По нашим данным, подрост сосны мелкой и средней категорий крупности достигает 35-летнего возраста, при этом возраст самых мелких особей (10–15 см) составляет 15 лет. Дан-

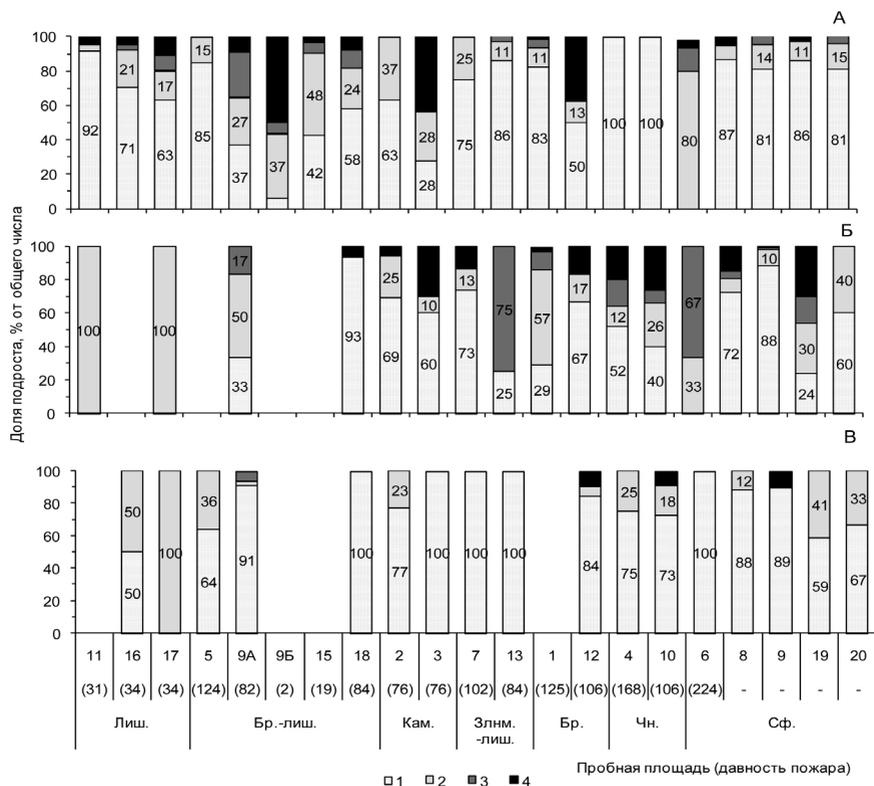


Рис. 37. Состояние хвойного подроста сосны (А), ели (Б), кедра (В) в снесях: 1 – здоровый, 2 – сомнительный, 3 – усыхающий, 4 – сухой. Условные обозначения те же, что на рис. 34.

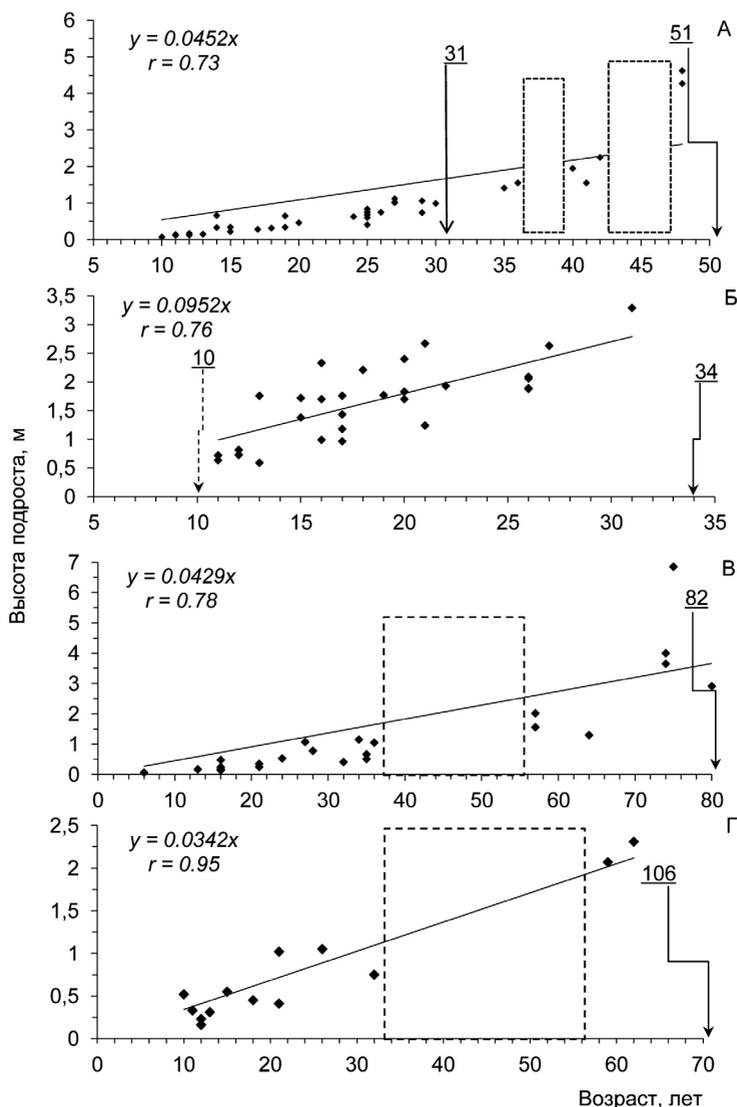


Рис. 38. Взаимосвязь высоты с возрастом у подроста сосны в сосняках бассейна р. Печора, Северное Приуралье: А, Б – лишайниковом (ППП 11, 16); В – бруснично-лишайниковом (ППП 9А); Г – зеленомошно-лишайниковом (ППП 13). Вертикальная сплошная стрелка указывает на давность последних пожаров, пунктирная стрелка – давность ветровала. Пунктирные блоки обозначают разрывы в поколении подроста.

ная категория подроста, согласно А.А. Листову (1986), относится ко второй группе с угнетенными признаками роста и другими особенностями, характеризующими задержку развития. Из рис. 38 хорошо видны разрывы между возрастными соснами, которые, по-видимому, связаны с неурожайными годами. С увеличением возраста особей до 30–40 лет численность их снижается, что связано с естественным отпадом и пожаром, прошедшим на ППП 11 31 год назад весной 1980 г.

Согласно А.А. Листову (1982), подрост второй группы, несмотря на его угнетенное состояние, может вполне заменить старый материнский древостой. Этот вывод подтверждают и наши наблюдения в сосняке лишайниковом (ППП 11), вблизи которого около 10 лет назад прошел ветровал. По данным рис. 38А, Б видно, что после ветровала экологические условия для роста подроста сосны изменились. Большая часть его перешла в категорию крупного по высоте, не наблюдается также здесь и отпада. Крупные сосенки высотой от 1.5 м отличаются хорошей энергией роста.

Сравнительный анализ роста в высоту у подроста в ненарушенном сосняке лишайниковом и на ветровале этого типа показал, что у подроста сосны, находящегося под пологом древостоя, рост в высоту протекает плавно, без резких скачков (рис. 39). Средний прирост в высоту у нее составил 14.0 ± 0.4 см год⁻¹. Интенсивность нарастания ствола подроста сосны в высоту на ветровале сопоставима с ненарушенным участком и составляет в среднем 16.1 ± 3.1 см год⁻¹. Однако, кривая роста в сосняке на ветровале кардинально отличается от кривой роста на ненарушенном участке. С 2008 по 2012 г. прирост ствола подроста сосны на ветровале превышал аналогичный показатель на ненарушенном участке в 1.2–2.1 раза. Следует отметить, что на момент ветровала в 2004 г. подрост сосны находился в угнетенном состоянии, тогда как во время проведения исследований (2013 г.) деревья сосны были представлены здоровыми крупными экземплярами с интенсивностью прироста в высоту до 40–45 см в год.

В разных сообществах сосняков лишайниковых преобладает подрост мелкой (до 98%) и крупной (до 60%) категорий высот. Деревья подроста сосны категории «крупный» часто страдают от снеголома. Ель, как и кедр, представлена мелкими и средними особями в лишайниковых, зеленомошно-лишайниковых и брусничных сосняках. Доля участия ели увеличивается с преобладанием как категории «мелкий», так и особей кедра категории «крупный» (рис. 36). Она в большинстве случаев угнетена, характеризуется незначительным приростом в высоту. Возраст некоторых особей ели достигает 94 лет. Подрост кедра здоровый, представлен

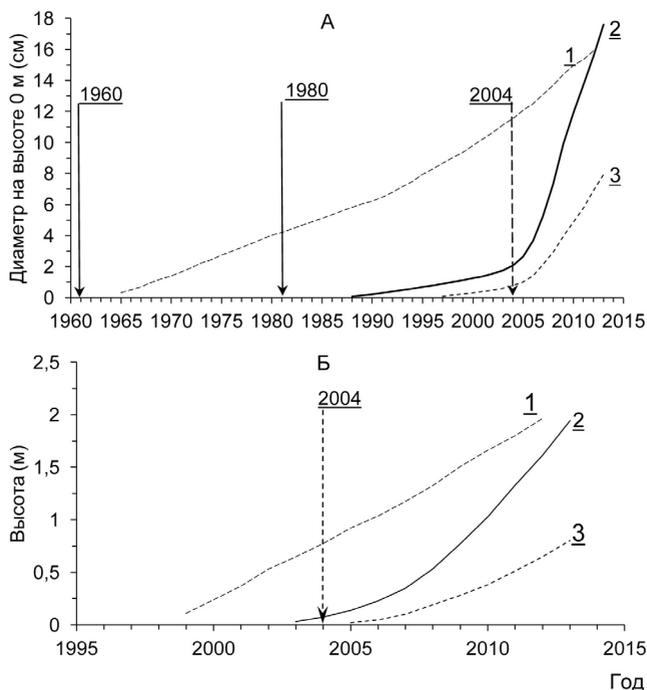


Рис. 39. Ход роста по диаметру (А) и в высоту (Б) модельных деревьев подроста сосны: 1 – деревьев категории «крупный», развитых под пологом древостоя на ППП 11, 2 – 30-летний подрост, развивающийся на месте ветровала (ППП 16) категорий «средний» и «крупный», 3 – 15–20-летний подрост, развитый на месте ветровала. Вертикальная сплошная стрелка указывает на давность последних пожаров, пунктирная стрелка – давность ветровала.

категорией «мелкий» в возрасте от 16 до 30 лет. С увеличением высоты и возраста возрастает количество угнетенных и погибших особей (рис. 37). Н.И. Непомилуева (1974) отмечает небольшое (от 0.2 до 0.6 тыс. экз. га⁻¹) накопление подроста кедра в сосняках лишайниковых. Автор отмечает, что угнетение и гибель кедра обусловлена двумя причинами: первая – недостаток водного и минерального питания, вторая – даже если некоторые особи доживают до семенной зрелости, они неминуемо гибнут в случае пожара.

Сосняки лишайниковые каменистые произрастают на каменистом склоне правого берега р. Печора. Данные типы леса развиты на кристаллических породах, выходящих на поверхность с очень маломощными почвами (Цветков, Семенов, 1985; Рысин, Савельева, 2008). Густота подроста в данных типах сосновых сообществ

составляет 0.9–1.5 тыс. экз. га⁻¹ (табл. 7). В лишайниково-зеленомошном каменистом типе сосняка в составе подроста преобладает осина (38%), в лишайниковом каменистом – береза (40%). Береза и осина в основном порослевого происхождения, которая развивается на старых валежинах и пнях погибших материнских деревьев. Средняя высота хвойного подроста изменяется от 0.45 до 1.38 м, он в основном категории «здоровый» (рис. 36). Коэффициент жизненного состояния (С) хвойного подроста для данных фитоценозов характеризует их как здоровые. Отмечено угнетение подроста сосны только в сосняке лишайниковом каменистом, где коэффициент жизненного состояния составляет 49% и характеризует его как сильно ослабленный. Коэффициент вариации высот подроста для сосны составляет 150–152%, что свидетельствует о его разновозрастной структуре и большой вариабельности по высоте.

Подрост сосны в каменистых типах в основном мелкой категории высот (75–100%), угнетен, практически половина (44%) особей сосны в лишайниковом каменистом (ППП 3) типе представлена категорией «сухой» (рис. 37). Подрост ели и кедра, в отличие от сосны, хорошо развит и представлен практически всеми категориями крупности (рис. 36), по состоянию преимущественно преобладают особи категории «здоровый» (рис. 37). По данным описаний В.Ф. Цветкова, Б.А., Семенова (1985), в каменистых сосняках Мурманской области, Республики Карелия численность особей подроста может достигать 3–3.5 тыс. экз. га⁻¹, при этом возобновление идет исключительно сосной. С продвижением на Урал (Рысин, Савельева, 2008) в составе подроста увеличивается доля ели, березы, лиственницы, кедра. В центральной части Сибири в сухих типах горно-таежных сосняков V класса бонитета возобновление под пологом леса протекает удовлетворительно и исключительно сосной (Побединский, 1973).

В сосняках черничных, развитых на иллювиально-гумусово-железистых подзолах (Забоева, 1975; Почвы..., 2013), густота самосева и подроста составляет от 0.9 до 1.9 тыс. экз. га⁻¹. Средняя высота хвойного подроста колеблется от 0.38 до 1.56 м, коэффициент вариации – от 34 до 153%. В его составе ель, кедр, береза, сосна при доминировании ели (табл. 7). Согласно В.И. Левину (1966), И.С. Мелехову (1970), С.С. Зябченко (1984), в условиях европейского северо-востока России в среднетаежных сосняках зеленомошной группы типов площади с преобладанием в подросте ели занимают около 60%. При длительном отсутствии пожаров ель начинает преобладать в составе подроста и в последующем способна сменить сосну в древостое. С продвижением на север в

сосняках данной группы типов площади с преобладанием в подросте ели уменьшаются и составляют в среднем 36% (Цветков, Семенов, 1985). Как видно из табл. 7, в исследуемых сосняках черничных показатель жизненного состояния подроста хвойных изменяется от 60 до 100%. Возраст подроста сосны в данных типах леса колеблется от 5 лет до 21 года, где преимущественно он представлен категорией высот «мелкий», и хотя количество его невелико, он жизнеспособный, приурочен к микроповышениям небольшими группами по три-пять особей. Возраст подроста ели может достигать 106 лет с преобладанием средних и крупных категорий высот (рис. 36). Отмечается значительное количество (до 36%) усыхающих и погибших особей (рис. 37). Кедр, как и в выше проанализированных типах сосняков, представлен мелкой категорией высот с колебанием возраста от 11 до 97 лет. Подрост кедра в сосняках черничных жизнеспособен, крупные его особи не испытывают угнетения в отличие от сосняков лишайниковых и брусничных.

Багульниковые и сфагновые сосняки развиты на полугидроморфных почвах (Забоева, 1975; Почвы..., 2013). Густота живого подроста в данных типах сосняков составляет от 1.7 до 4.1 тыс. экз. га⁻¹. Возраст подроста сосны в багульниковом типе составляет 22–93 года, кедра – 26–76 лет, в его составе преобладает сосна (51%), в сосняках сфагновых – береза и сосна (до 50%) и ель (42%). Хвойный подрост здесь представлен в основном деревьями категории высот мелкий и средний (рис. 36), в основном здоровый (в среднем 85%) (рис. 37). Средняя высота хвойного подроста изменяется от 0.52 до 2.65 м, коэффициент вариации высоты для сосны варьирует от 63 до 113, ели – от 24 до 91, кедра – от 73 до 115%. Коэффициент их жизненного состояния преимущественно 80–100% и характеризует их как «здоровый» (табл. 7).

Анализ возраста сосны в заболоченных сосняках показал следующее. В сосняке багульниковом возраст сосны изменяется от 22 до 93 лет, кустарничково-сфагновом – от 15 до 37. При этом возраст самых мелких особей (0.25 м) составил 15–20 лет, всходы и самосев на обследуемом участке обнаружены не были. Такой короткий цикл возобновления (22 года) еще раз подтверждает спонтанность возобновления на ППП 19, рассмотренном нами в предыдущих главах. В сосняке вахтово-сфагновом лесовозобновление более растянуто, возраст подроста сосны изменяется от 3 лет до 31 года (табл. 7), в древостое присутствуют как мелкие, так и крупные особи.

Несмотря на разновозрастность и значительное колебание высоты подроста, отмечается тесная связь между его возрастом и высотой. Коэффициент детерминации линейной связи изменяется от 0.56 до 0.97 (рис. 36).

Анализ данных показывает, что в разных типах старовозрастных сосняков Северного Приуралья густота растущего хвойного подроста изменяется от 0.9 до 21.5 тыс. экз. га⁻¹. Согласно Н.А. Лазареву (1955), В.В. Пахучему (1999), Биопродукционный... (2001), Н.В. Торлоповой, С.В. Ильчукову (2007), в средней тайге Республики Коми плотность подроста в сосняках составляет: в лишайниковых 0.5–50, черничных 1.5–30, сфагновых 0.2–10 тыс. экз. га⁻¹. В Архангельской области в сосняках лишайниковых встречаемость подроста составляет 2–6, брусничных и черничных до 3.5 и сфагновых до 3.5 тыс. экз. га⁻¹ (Левин, 1966). В условиях Зауралья и Западной Сибири (подзона средней тайги) густота подроста в спелых и перестойных сосняках лишайниковых колеблется в пределах 79–207, брусничных – 22–115, сфагновых – 1–22 тыс. экз. га⁻¹ (Санников, 1992). Согласно нашим данным, плотность подроста в сосняках лишайниковых составляет 0.5–21.5, брусничных 1.2–4.2, черничных 0.9–1.9, лишайниковых каменистых 0.9–1.5, сфагновых 1.7–4.1 тыс. экз. га⁻¹.

М.Е. Ткаченко (1939) отмечает, что для появления подроста важное значение имеют полнота и сомкнутость крон древостоя. Из данных табл. 7 можно отметить, что в сосняках Приуралья нет определенной связи между густотой подроста и условиями местопрорастания или типом леса. Не отмечается связи между густотой подроста и абсолютной полнотой древостоев ($r^2 = 0.07$), а также между густотой деревьев в древостое ($r^2 = 0.15$) (рис. 40). Такое явление А.В. Побединский (1965) объясняет частыми низовыми пожарами и особенностями условий произрастания в конкретном регионе.

Согласно В.Ф. Цветкову и Б.А. Семенову (1985), В.Ф. Цветкову (2002), в сосняках Крайнего Севера, произрастающих на дренированных почвах, состояние молодого поколения сосны тесно свя-

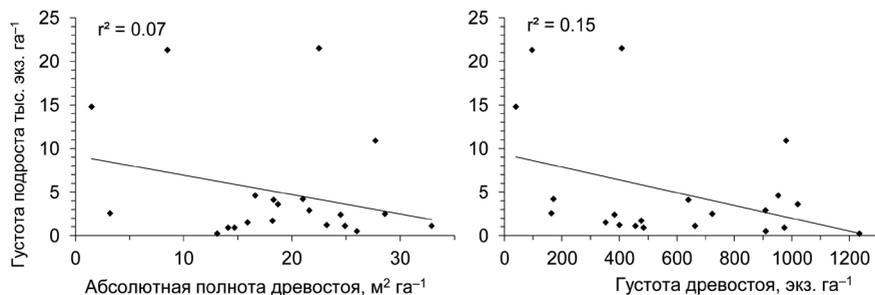


Рис. 40. Связь густоты живого хвойного подроста с абсолютной полнотой и густотой древостоя.

зано с этапом цикла послепожарного возобновления. Количество здорового подроста сосны снижается с увеличением давности огневого воздействия. В нашем случае данная зависимость отсутствует (рис. 37), минимальная давность пожара составляет два года. Однако в первые послепожарные 10 лет сложно судить о жизненном состоянии подроста, где особи категории «мелкий» и «средний» как правило гибнут полностью, а особи категории «крупный» в течение нескольких лет находятся в угнетенном состоянии (ППП 9Б). С увеличением давности пожара до 19 лет (ППП 15) доля подроста категории «здоровый» увеличивается незначительно (42%) (рис. 37), что объясняется преобладанием подроста категории «мелкий» (рис. 36), который в свою очередь состоит как из здоровых, так и угнетенных особей.

Таким образом, под пологом разновозрастных среднетаежных сосновых древостоев в зависимости от условий произрастания количество растущего подроста изменяется от 0.5 до 21.5 тыс. экз. га⁻¹, самосева – от 0.02 до 67.9 тыс. экз. га⁻¹. В сосняках, развитых на автоморфных почвах, в составе подроста преобладает сосна, с продвижением к Уралу и увеличением богатства и влажности почв в составе подроста доминируют ель, кедр и береза. В большинстве типов сосняков по индексу жизненного состояния подрост характеризуется как «здоровый». При длительном отсутствии пожаров происходит накопление разновозрастного подроста различных категорий крупности и состояния. В сосняках нет определенной связи между густотой подроста и типом леса, а также числом подроста и полнотой древостоя. Успешное естественное возобновление вида-эдификатора характеризует способность к длительному сохранению структуры и функций сосновых экосистем в условиях Северного Приуралья. Влияние ветровала на прирост подроста проявляется в увеличении роста ствола в толщину в 7.7 раза. Скорость роста подроста сосны в высоту на ветровале в 1.2–2.0 раза выше, чем под пологом древостоев.

Глава 8. ДИНАМИКА РОСТА СОСНЫ В РАЗЛИЧНЫХ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Рост растений – необратимое увеличение размеров и массы растений связано с новообразованием элементов их структуры, состоящее из роста клеток, тканей и органов, происходящее благодаря деятельности специальных тканей – меристем (Лесная энциклопедия, 1986). Отмечено (Кузьмичев, 1977, 2013), что изучение роста отдельных деревьев в ценозах главным образом связано с возможностью использования закономерностей, выявленных у отдельных особей, для дальнейшего описания их совокупности, т.е. древостоя в целом.

Прирост отдельных органов показывает динамику роста деревьев и фактическую величину роста за определенный период в конкретных условиях как по процессу образования древесины, так и по характеру ее отложения (Антанайтис, Загреев, 1969). Согласно Ф. Уоринг, И. Филлипс (1984), общий рост растений выражается в виде сигмовидной кривой, которая состоит из следующих фаз: начальной лаг-фазы, интенсивного роста, фазы замедления роста растений и стационарного состояния.

Известно, что рост деревьев, произрастающих в пределах большого региона, напрямую зависит от изменений внешних условий среды. Так, в благоприятные по метеорологическим условиям годы формируются более широкие, в неблагоприятные – узкие годовичные кольца. Следовательно, у большинства деревьев синхронно изменяется ширина годовичных колец во времени и в пространстве в пределах схожего в климатическом отношении района (Ваганов, Терсков, 1977; Феклистов и др., 1999). Однако, с ростом дерева не всегда коррелируют количество осадков и температура воздуха, следовательно, ширина годовичных колец нечетко реагирует на изменение климатических условий (Бирюков, 1968). Следует также учесть, что на прирост деревьев оказывают влияние такие факторы, как его возраст, ранговое положение в древостое, локальное окружение и микроэкологические условия. Немаловажным фактором роста древостоев являются пожары (Меловых, 1948; Комин, 1967, 1970, 1973; Верхунов, 1970; Молчанов,

1970). В заболоченных фитоценозах на прирост деревьев влияют уровень грунтовых вод, аэрированность почв, скорость разложения органики (Fritts, 1976; Пахучий, 1978; Глебов, 1988; Ваганов, Качева, 1992; Linderholm, 2001).

8.1. Ход роста деревьев сосны по диаметру, высоте и объему

По данным фенологических исследований, ростовые процессы деревьев сосны в подзоне средней тайги наступают при сумме положительных температур 150–400 °С. Так, по наблюдениям К.С. Бобковой (1987) (средняя тайга Республики Коми), рост побегов сосны начинается при сумме температур от 150 до 220 °С, интенсивный рост происходит в разное время и зависит главным образом от температуры воздуха. Отмечено, что в зависимости от лесорастительных условий и экологических факторов вегетационного сезона, период роста сосны в высоту в условиях северной тайги в разные годы составляет 40–45 дней, средней – 50–60. По И.Н. Кищенко (1978), в сосняках Карелии продолжительность ростовых процессов побегов сосны изменяется в пределах 50–71 дня. Рост сосны по диаметру в условиях северной тайги происходит в течение 30–50 дней, средней – 40–60. По данным А.И. Патова (1983, 1985), в сосняке черничном средней тайги для роста стволов сосны по диаметру необходимая сумма температур составляет от 300 до 350 °С при среднесуточной температуре 8–15 °С. Схожие данные роста сосны для средней тайги Республика Карелия приведены ранее (Кищенко, 1978). Отмечено (Бобкова, 1987), что для начала роста сосны и прохождения других фенофаз в условиях Севера требуется меньше тепла, чем в южных районах лесной зоны.

Е.М. Фильрозе (1967), Е.М. Фильрозе, Т.М. Шмелькова (1971) при помощи степенных и логарифмических функций у древесных растений выделяют этапы, различающиеся по динамике прироста. Кривые динамики хода роста сосны получены нами на основании усредненных показателей трех-семи стволов, отобранных из каждого возрастного поколения. Напомним, что для анализа использовались S-образные кривые с применением параболы третьего и четвертого порядков ($y = ax^3 + bx^2 + cx$, $y = ax^4 + bx^3 + cx^2 + dx$). Данные кривые позволяют описывать начало замедленного роста, далее переход к стадии усиленного роста, а затем плавный переход к затухающему стационарному росту (Sachs, 1873). Кривые подбирались с использованием наименьших квадратов с пересечением кривой на оси ординат в нулевой точке. При анализе динамики роста деревьев сосны кривые хода роста среднего и текущего приростов были усреднены для совокупности деревьев одного типа леса с целью получения обобщенных кривых (Приложение 2).

Согласно В.Ф. Цветкову (2002), в условиях северной тайги (Мурманская область) лучшим ростом характеризуются сосновые насаждения черничных типов леса, далее в порядке убывания его интенсивности – вороничный, брусничный, кустарничково-лишайниковый на скалах, лишайниковый и долгомошный. Самый плохой рост сосны отмечен автором в сосняках сфагновых и травяно-болотных.

Рост по диаметру. Средние диаметры деревьев сосны в древостоях черничных типов сосняков составляют 13–50 см, брусничных – 27–40, лишайниковых – 26–28, каменистых – 24–28 и сфагновых – 16–22 см (табл. 2).

Данные рис. 41 показывают, что в сосняках черничном, брусничном, лишайниковом кривые роста деревьев сосны по диаметру характеризуются только фазой интенсивного роста. В сосняке каменистом у деревьев в возрасте 120 лет отмечается переход в стадию стационарного роста, которая длится до 200 лет, после чего у них наблюдается усиление роста. Это подтверждает, что точка (возраст), характеризующая затухание роста и переход в стационарное состояние, находится за пределами отмеченного нами возраста. Лишь в сосняках сфагновых прослеживаются все стадии роста по диаметру. Так, этап интенсивного роста происходит в возрасте от 40 до 180 лет, затем идет плавный переход в стадию стационарного состояния. При анализе модельных деревьев сосны наиболее интенсивное накопление древесины на высоте 1.3 м начинается в сосняках черничном и брусничном с 5–20 лет, лишайниковом – 15–20, каменистом и сфагновом – 25–40 лет.

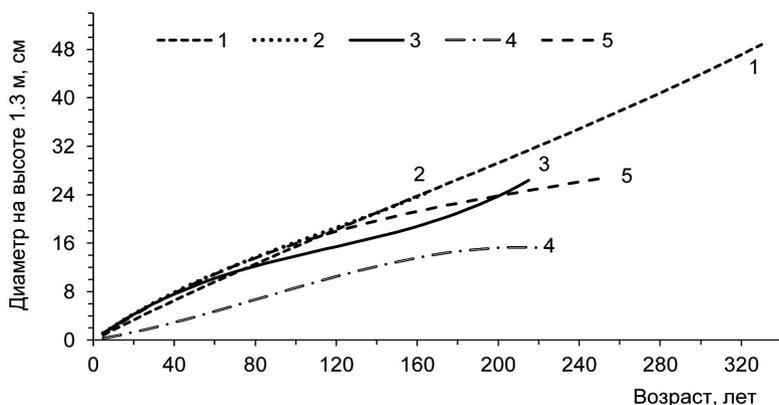


Рис. 41. Возрастная динамика роста деревьев сосны по диаметру в сосняках: 1 – черничном, 2 – брусничном, 3 – лишайниковом, 4 – сфагновом, 5 – лишайниковом каменистом.

Приведенный выше анализ показывает, что практически во всех типах сосняков, развитых на автоморфных песчаных и супесчаных почвах, идет относительно интенсивное накопление стволовой древесины по диаметру до 250 лет и более. В сосняках черничных рост деревьев в толщину отмечается в возрасте 330 лет. Наблюдается относительно низкий темп роста деревьев в сфагновых сосняках, развитых на полугидроморфных и гидроморфных почвах. Согласно В.И. Левину (1966), в условиях европейского Севера в старовозрастных сосняках таежной зоны относительно интенсивный рост сосны по диаметру продолжается в возрасте 200 лет и более.

Во всех рассматриваемых нами типах сосняков отмечается высокая связь роста сосны по диаметру с ее возрастом (табл. 8) ($\eta = 0.85-0.90$), наиболее высокая связь наблюдается в сосняках черничных ($\eta = 0.95$).

Изучение ростовых связей имеет теоретическое значение для выявления причинно-следственных связей, происходящих в древостоях (Феклистов, 1997). Данные, характеризующие взаимосвязи роста между диаметром и высотой, диаметром и объемом, приведены в табл. 8. Для выяснения связи между данными показателями использовали уравнения линейной, показательной и степенной функций, логарифмической кривой и парабол. На основе экспериментальных данных подбирались вышеизложенные уравнения по способу наименьших квадратов. Регрессионный анализ показал, что для характеристики этих взаимосвязей больше пригодны уравнения параболы третьего порядка $y = ax^3 + bx^2 + cx$.

Таблица 8

Связи роста сосны по диаметру с ростом по высоте и объему в сосняках Приуралья

Тип леса	Количество парных корреляций	Пределы колебаний и средние значения			
		Коэффициенты корреляций (r)		Корреляционное отношение (η)	
		По диаметру и высоте	По диаметру и объему	По диаметру и высоте	По диаметру и объему
Черничный	8	0.92–0.99 0.97	0.84–0.92 0.88	0.97–1.00 0.99	1.00
Брусничный	3	0.91–0.99 0.96	0.85–0.87 0.86	1.00	1.00
Лишайниковый	8	0.75–0.99 0.91	0.85–0.91 0.87	0.99–1.00 0.99	1.00
Лишайниковый каменистый	3	0.81–0.98 0.88	0.88–0.92 0.86	0.99–1.00 0.99	1.00
Сфагновый	11	0.89–0.98 0.95	0.87–0.94 0.90	0.98–1.00 0.99	1.00

Проведенный корреляционный анализ связи между ростом по толщине и ростом по высоте, а также между ростом по диаметру и ростом по объему у модельных деревьев сосны по типам условий местопроизрастания показал следующие результаты. В большинстве случаев теснота связи между этими показателями характеризуется как тесная или очень тесная (табл. 8). Связь между ростом по диаметру с ростом по высоте у деревьев сосны близка к линейной. В сосняках черничных, брусничных и сфагновых эта связь очень тесная ($r = 0.95-0.97$), в каменистых и лишайниковых сосняках она несколько слабее ($r = 0.88-0.91$). Коэффициент корреляции между ростом по диаметру и ростом по объему стволов сосны изменяется в среднем от 0.86 до 0.90. Корреляционное отношение (η) между ростом по диаметру и ростом по объему более высокое, чем между ростом по диаметру и ростом по высоте. Таким образом, теснота связи у сосны между ростом по диаметру и ростом по высоте характеризуется как очень тесная и составляет 0.98–1.00 (в среднем 0.99), ростом по диаметру с объемом ствола составляет 1.00.

Рост по высоте. Средние высоты сосны на опытных объектах составили в черничном типе – 22–24 м, брусничном – 18, лишайниковом – 14–16, сфагновом – 11–14, каменистом – 12–18 м (табл. 2). Как видно из данных рис. 42, в сосняках черничных и брусничных IV класса бонитета кривые хода роста деревьев по высоте имеют довольно близкие темпы нарастания. В данных типах леса в росте по диаметру не наблюдается снижения темпов роста, т.е. перехода их к стадии стационарного состояния. В сосняках V–Va классов бонитета более интенсивный рост сосны по высоте отме-

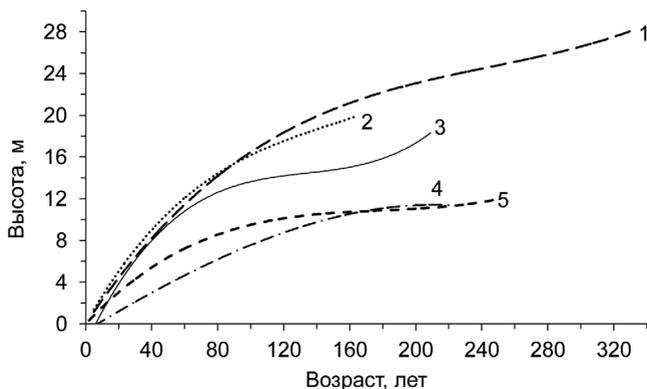


Рис. 42. Возрастная динамика роста деревьев сосны в высоту. Условные обозначения те же, что на рис. 41.

чается в лишайниковом типе – до 80 лет, далее наблюдается снижение прироста, которое длится до 160-летнего возраста, после чего наблюдается небольшое увеличение роста. Данное явление, по видимому, связано с частыми низовыми пожарами (3–4 на исследуемых объектах) в лишайниковых типах, которые повлияли на прирост ствола в высоту.

А. Углицких (1915) отмечал снижение прироста деревьев, пройденных пожарами сосняков, и, как следствие, падение бонитета основных насаждений на 1–2 класса в зависимости от силы и числа пожаров. Изучая зависимости прироста по высоте и диаметру деревьев сосны, в той или иной степени поврежденной огнем, А. Тарашкевич (1923) указывал на значительное повышение прироста по высоте в первое пятилетие, понижение его спустя 10 лет после пожара и повышение вновь через 15 лет. При этом последнее увеличение прироста достигало большей величины, чем за последние 5 лет до пожара. М.Д. Евдокименко (2008, 2011), исследуя влияние пирогенного фактора на сосняки Забайкалья, обращает внимание на падение текущего прироста насаждения, пройденного низовым пожаром, что в большей степени характерно для тонких и средних по диаметру деревьев. Автор связывает это с огневыми травмами деревьев в древостое, изменением экологических условий среды на гари, отмечая, что спустя 10 лет после нарушения прирост деревьев по диаметру нормализуется. А.А. Корчагин (1954) указывал, что влияние пожара на прирост деревьев изменяется в зависимости от типа леса, состояния древостоя до пожара, силы и вида пожара, степени влияния его на древостой.

Согласно А.А. Листову (1986), древостои лишайниковых сосняков отличаются более быстрым ростом в молодом и среднем возрасте в отличие от древостоев переувлажненных сосняков. В каменистых сосняках стадия интенсивного роста в высоту у сосны наблюдается до 90 лет, в сфагновом – до 120 лет, затем в данных типах отмечается плавный переход к стадии замедления и перехода сосны в стационарное состояние роста.

По данным В.Г. Русскова (2008), наиболее активный рост отдельных деревьев сосны по высоте у господствующих стволов отмечается в возрасте 15–20 лет, у отставших в росте деревьев этот показатель начинается с 20-летнего возраста и продолжается до 60 лет у всех деревьев.

В условиях крайнесеверной тайги (Семенов и др., 1998) рост сосны по высоте наиболее активно увеличивается до возраста 80–100 лет. Отмечено, что время наступления спада прироста определяется типом леса и структурой фитоценоза. Авторы также отмечают, что со снижением роста в высоту происходит увеличение

прироста по диаметру. Из корреляционного анализа (табл. 9) видно, что связь динамики роста сосны по высоте с ее возрастом тесная или очень тесная ($\eta = 0.88-0.98$).

Рост по объему. Рост стволовой древесины является одним из важных таксационных показателей, слагающихся из роста деревьев по диаметру, высоте и полндревесности ствола (Анучин, 1960). По данным рис. 43, в основных фитоценозах Приуралья более высоким приростом по объему обладает сосна в черничном и брусничном типах леса. Начало интенсивного роста в разных типах условий произрастания различно. Так, в сосняках зеленомошной, лишайниковой и каменистой групп типов леса фаза интенсивного роста по объему наступает в возрасте от 20 до 60 лет. Замедленный рост наблюдается в сфагновом типе сосняков, здесь фаза интенсивного роста по объему начинается в 80-летнем возрасте.

Связь динамики роста сосны по объему с возрастом дерева (табл. 9) характеризуется как тесная ($\eta = 0.78-0.98$).

Согласно исследованиям Г.Е. Комина (1967), в среднетаежных сосняках восточного склона Урала наилучший рост сосны по диа-

Таблица 9

Характеристика уравнения зависимости хода роста деревьев сосны с возрастом в сосняках средней тайги (при $r \leq 0.05$)

Тип леса	Коэффициенты				Корреляционное отношение (η)
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	
Рост по диаметру					
Черничный	0.0000004	-0.0002	0.1703	-	0.95
Брусничный	0.0000003	-0.001	0.2312	-	0.85
Лишайниковый	0.0000004	-0.0014	0.2389	-	0.88
Сфагновый	0.000000009	-0.000006	0.0012	0.0234	0.86
Лишайниковый каменистый	0.0000005	-0.0023	0.4185	-6.6704	0.90
Рост по высоте					
Черничный	0.0000001	-0.0008	0.2365	-	0.98
Брусничный	0.0000003	-0.0015	0.2811	-	0.96
Лишайниковый	0.0000004	-0.0016	0.2576	-	0.90
Сфагновый	-0.0000001	0.0002	0.0704	-	0.91
Лишайниковый каменистый	0.0000003	-0.0013	0.2228	-1.7641	0.89
Рост по объему					
Черничный	-0.00000002	0.00003	-0.0012	-	0.98
Брусничный	-0.00000005	0.00005	-0.00008	-	0.88
Лишайниковый	0.00000004	-0.000002	0.0011	-	0.86
Сфагновый	-0.00000002	0.00001	-0.0004	-	0.78
Лишайниковый каменистый	0.00000001	0.0000008	0.001	-	0.89

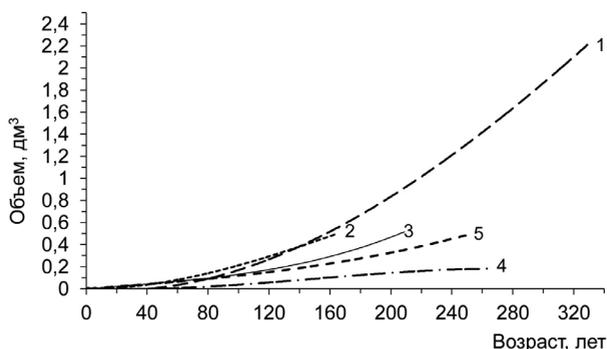


Рис. 43. Возрастная динамика роста деревьев сосны по объему стволовой древесины. Условные обозначения те же, что на рис. 41.

метру, высоте и объему наблюдается в пирогенных насаждениях, т.е. в фитоценозах, возникших после повальных пожаров, затем в естественных ценозах, подвергающихся незначительным экзогенным факторам. Медленным ростом характеризуются девственные леса, которые не испытывали действия значительных стихийных факторов.

Большинство рассматриваемых нами фитоценозов приурочены к автоморфным типам условий произрастания. Подверженные пирогенному воздействию сосняки лишайниковые характеризуются средними показателями прироста (рис. 43). Интенсивный рост отмечается в древостоях сосняков черничных и брусничных и замедленный рост присущ сосняку сфагновому, относящимся к лесам, развитым без пирогенного воздействия.

8.2. Текущий прирост деревьев сосны по диаметру, высоте и объему

Текущий прирост стволовой древесины является одним из важных показателей производительности лесов, их состояния и позволяет судить о динамике их развития. Данный признак представляет собой изменение одного из таксационных показателей (диаметра, площади сечения, высоты, видового числа) в определенный временной интервал жизни деревьев и древостоев в целом (Анучин, 1960; Дворецкий, 1964; Антанайтис, Загреб, 1969). В этом разделе работе мы рассмотрим текущий периодический прирост деревьев сосны – изменения учетных признаков за 5 лет.

Изменение прироста по диаметру. Согласно рис. 44А, интенсивный текущий прирост деревьев сосны по диаметру отмечается

в возрасте 10–50 лет и продолжается до 160–200 лет. В сосняках черничном, брусничном и лишайниковом интенсивный рост отмечается в молодом возрасте (10–30 лет) и достигает 3–3.5 мм в год⁻¹. В сфагновом сосновом сообществе наблюдается плавное увеличение прироста, который усиливается в 60 и заканчивается к 160 годам с максимальными значениями 1.7 мм в год⁻¹. Интенсивный прирост по диаметру в сосняке каменистом, в отличие от черничного, брусничного и лишайникового типов, начинается в 30 лет и длится до 90-летнего возраста, достигая 3.5 мм в год⁻¹.

Сопоставляя ширину годовичного слоя до пожара и прирост в толщину поврежденной огнем части дерева, И.С. Мелехов (1935, 1948) установил, что изменение прироста по толщине в первые годы после пожара в сосняках зависит от возраста древостоев и типа леса. Так, увеличение прироста деревьев по объему после пожара наблюдается в основном в зеленомошном типе сосняков. В лишайниковом он практически не увеличивается, что объясняется бедностью почвы и огневым повреждением корневой системы сосны. Таким образом, изменение ширины годовичных колец сосны после низовых пожаров для ряда типов сосняков может свидетельствовать и об общем увеличении прироста деревьев по толщине. При этом те деревья, которые первоначально реагировали на огневое повреждение снижением прироста и уменьшением ширины годовичных колец, образующихся в послепожарный период, в дальнейшем могут оправиться и усилить ростовые процессы по сравнению с допожарным периодом. По данным П.А. Феклистова с соавт. (1997), в северотаежных сосняках Архангельской области прирост деревьев по диаметру резко увеличивается к 25–30 годам, после чего начинает постепенно снижаться. Авторы также отмечают, что в послепожарный период у жизнеспособных деревьев происходит не снижение прироста по диаметру, а его увеличение.

Изменение прироста по высоте. Интенсивный прирост сосны по высоте в большинстве рассматриваемых нами типов сосняков начинается в 20–40 лет и длится до 60–90 лет (рис. 44Б). В сфагновом сосняке интенсивный прирост продолжается до 160 лет. Максимальное значение этих показателей в сосняках черничном, брусничном и лишайниковом составляет 0.32, в каменистом – 0.25 и сфагновом – 0.12 м год⁻¹. Согласно А.И. Бузыкину с соавт. (1986), в сосняках зеленомошных Среднего Приангарья период интенсивного роста древостоя по толщине связан с активизацией роста деревьев в высоту и длится до 70–90 лет. Авторы также отмечают, что данное явление в этом возрасте связано с активным отпадом отставших в росте деревьев, тем самым меняется экологическая обстановка для роста дерева и происходит интенсивное накопление древесины.

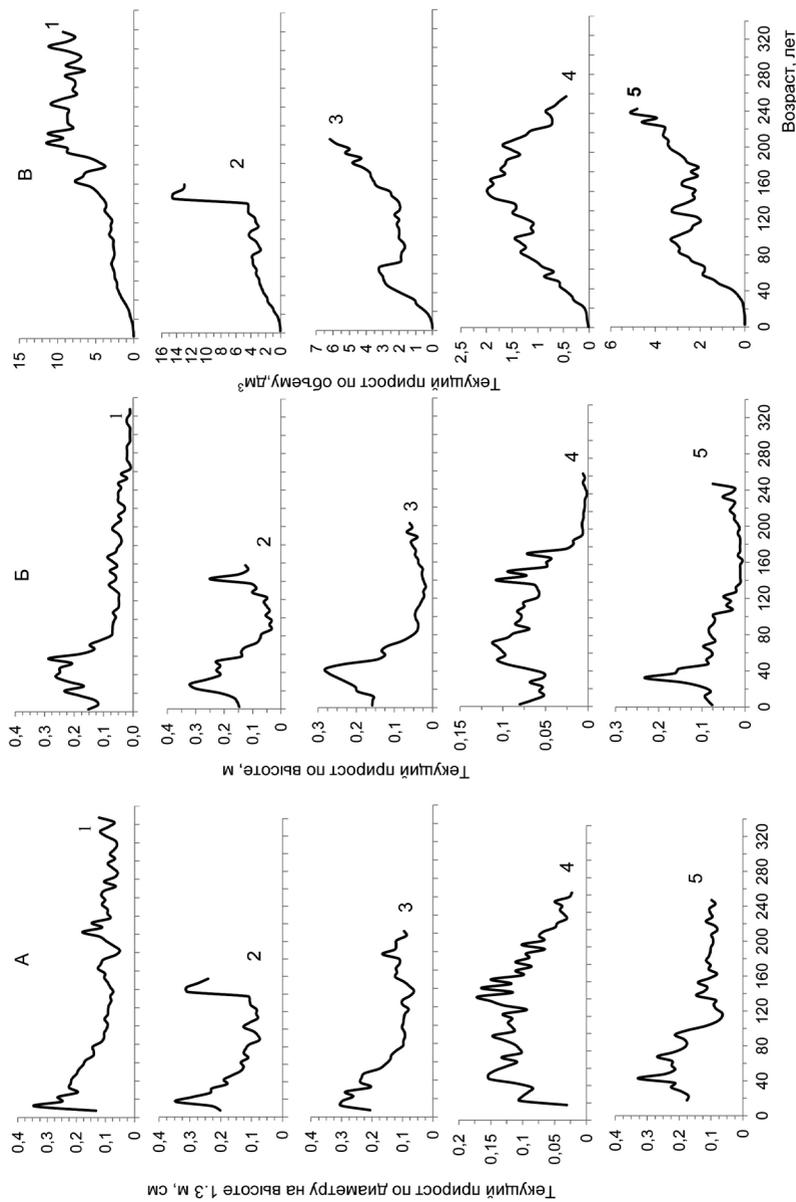


Рис. 44. Текущий прирост деревьев сосны по диаметру на высоте 1,3 м (А), высоте (Б) и объему (В) в сосняках: 1 – черничном, 2 – брусничном, 3 – лишайниковом, 4 – сфагновом, 5 – лишайниковом каменистом.

Таблица 10

Взаимосвязь среднепериодического текущего прироста деревьев сосны с возрастом в древостоях сосняков (при $p \leq 0.05$)

Тип леса	Коэффициент					Корреляционное отношение (η)
	a	b	c	d	e	
Прирост по диаметру						
Черничный	–	0.00001	–0.0029	0.2881	–	0.84
Брусничный	0.0000003	–0.00005	–0.0005	0.2731	–	0.85
Лишайниковый	–0.00000003	0.00002	–0.0043	0.3392	–	0.91
Сфагновый	0.00000001	–0.00001	0.0018	0.0476	–	0.85
Лишайниковый каменистый	–	0.0000008	–0.0001	0.0092	0.0548	0.88
Прирост по высоте						
Черничный	–	0.000003	–0.0014	0.2199	–	0.84
Брусничный	0.00000001	0.000004	–0.0005	0.0179	0.0619	0.92
Лишайниковый	–	0.000001	0.0002	0.0086	0.1177	0.95
Сфагновый	0.00000003	–0.00001	0.0016	0.00413	–	0.91
Лишайниковый каменистый	–	0.0000003	–0.00006	0.0033	0.0729	0.88
Прирост по объему						
Черничный	–0.0000009	0.0004	–0.0032	–0.0032	–	0.93
Брусничный	0.00002	–0.0036	0.231	0.231	–	0.92
Лишайниковый	–0.00000002	0.00001	–0.0023	–0.0023	–1.2068	0.96
Сфагновый	–	–0.000002	0.0003	0.0003	–0.0026	0.96
Лишайниковый каменистый	0.00000001	–0.000004	–0.000004	0.0003	–0.5579	0.95

Изменение прироста по объему. Анализ полученных данных по текущему приросту древесины сосны по объему (рис. 44В) показал, что интенсивное накопление древесины во всех рассматриваемых типах сосняков начинается в возрасте 20–30 лет. Самый высокий прирост по объему отмечен в сосняках брусничном – 15 дм³ и черничном, где он составил 11.5 дм³ год^{–1}. В лишайниковом и каменистом типах наибольших значений этот показатель достигает 5–6, а в сфагновом – 2 дм³ год^{–1}.

При сглаживании графиков текущего объемного прироста деревьев параболоми третьего и четвертого порядков отмечено, что в сосняках черничных отмечается замедление текущего прироста с возраста 240 лет, в сосняках брусничном – 160, лишайниковом – 200 и каменистом – 240 лет. Стадии замедления и снижения текущего прироста по объему в этих типах сосняков не выявлено, тогда как в сфагновом уже в возрасте 140 лет отмечается замедление и в 160-летнем снижении прироста, где он не превышает 0.75 дм³ в год.

Текущий прирост деревьев сосны по диаметру, высоте и объему, выровненный параболой третьего и четвертого порядков, показывает, что связь между этими показателями во всех типах сосняков характеризуется как высокая ($r = 0.84-0.96$) (табл. 10).

Таким образом, практически во всех типах леса идет постоянное увеличение прироста по объему, замедление роста отмечается только в 240-летнем возрасте сосняка черничного типа. С увеличением сухости и влажности почв происходит снижение текущего прироста древесины ствола.

8.3. Средний прирост по объему

Средним приростом называется величина, на которую в среднем за единицу времени (как правило, один год) на протяжении всей жизни дерева или древостоя происходит изменение изучаемого признака (Анучин, 1960; Дворецкий, 1964).

Из рис. 45 видно, что динамика среднего прироста сосны по объему практически во всех исследуемых нами лесорастительных условиях сосняков начинает увеличиваться с 5–20-летнего возраста, лишь в сфагновых сосняках этот процесс проявляется с 40 лет. Более высокими показателями среднего по объему прироста обладают деревья сосны черничных и брусничных типов, где они достигают 6.5 дм^3 . В сосняках лишайниковом и каменистом средний прирост по объему у сосны составляет 2 дм^3 , сфагновом – менее 0.5 . Согласно данным показателям, более интенсивный рост сосны происходит в возрасте 80–100 лет. Следует отметить, что в сосня-

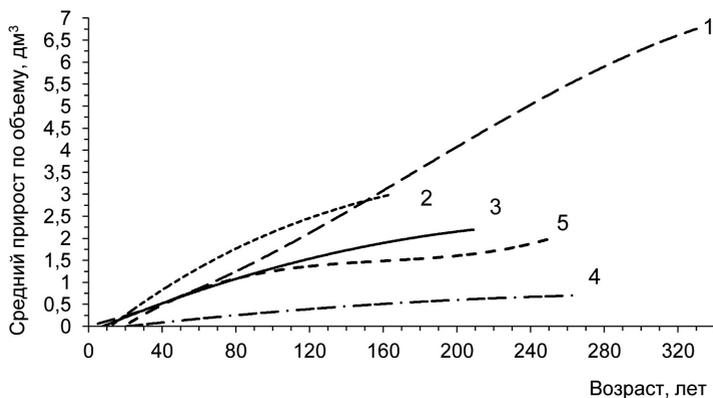


Рис. 45. Средний прирост деревьев сосны по объему ствола. Условные обозначения те же, что на рис. 41.

Таблица 11

**Связь среднего прироста сосняков по объему стволовой древесины
в различных типах леса**

Тип леса	Показатели связи	
	Коэффициент корреляции (r)	Корреляционное отношение (η)
Черничный и брусничный	0.98	0.98
Черничный и лишайниковый	0.96	0.97
Брусничный и лишайниковый	0.93	0.95
Лишайниковый и лишайниковый каменистый	0.87	0.89
Лишайниковый каменистый и сфагновый	0.76	0.79

ке черничном не наблюдается перехода в стадию стационарного состояния. В сосняках брусничном и лишайниковом данный переход в эту стадию роста наступает в 160 лет, лишайниковом каменистом – 100, сфагновом – 200 лет.

Анализ данных табл. 11 показывает, что связь среднего прироста по объему стволовой древесины сосны между зеленомошным, черничным и лишайниковым, а также между брусничным и лишайниковым типами сосняков является очень высокой и описывается линейными уравнениями ($r = 0.93\text{--}0.98$). Высокая связь данного показателя отмечена и в сосняках лишайникового и лишайникового каменистого типов ($r = 0.87$).

Сравнительный анализ прироста сосны в сосняках лишайниковой каменистой и сфагновой групп показал, что корреляционное отношение между этими показателями составило $\eta = 0.79$. Выявлены высокие связи при применении параболы третьего порядка, корреляционное отношение изменяется в пределах $\eta = 0.79\text{--}0.98$.

Рост сосны в условиях средней тайги Северного Приуралья определяется главным образом условиями местопроизрастания. Лучшим ростом характеризуются древостои черничного и брусничного типов, развитые на автоморфных подзолистых почвах, далее следуют лишайниковый и лишайниковый каменистый сосняки. Небольшие темпы роста характерны в сфагновом типе сосняка. Связь динамики роста сосны по диаметру, высоте и объему ствола в большинстве случаев характеризуется тесными и очень тесными корреляционными отношениями ($\eta = 0.78\text{--}0.98$). Установлено, что между приростами по диаметру и высоте, а также между диаметром и объемом существуют довольно тесные корреляционные связи.

Глава 9. ПРОДУКТИВНОСТЬ СОСНОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

В лесоведении биологическая продуктивность фитоценозов рассматривается как один из основных показателей, характеризующих функционирование лесных экосистем. Запасы и продукция органического вещества лесных насаждений является основой для проведения экологического мониторинга, ведения лесного хозяйства, моделирования динамики продуктивности лесов с учетом глобальных изменений климата и антропогенных воздействий. В последнее время биологическая продуктивность широко используется при оценке углерододепонирующей роли лесных экосистем (Mälkönen 1974; Исаев и др., 1995; Carbon Storage..., 1998; Лесные экосистемы..., 2002; Курбанов, 2002; Kolari et al., 2004; Muukkonen et al., 2006; Пулы и потоки..., 2007; Hunt et al., 2010). В настоящее время при оценке углерододепонирующей роли лесов используются методы математического моделирования (Пулы и потоки..., 2007; Stinson et al., 2011; Shanin et al., 2014). Однако для реализации этих моделей также необходима база исходных фактических данных о запасах и нетто-продукции фитомассы. Следовательно, накопление информации по биологической продуктивности лесных экосистем разных регионов остается актуальным. Продуктивность этих сосняков не изучена.

9.1. Фитомасса фитоценозов

Анализ модельных деревьев сосны показал тесную связь фитомассы отдельных фракций с диаметром и высотой ствола (табл. 12). Для оценки этой связи нами апробированы регрессионные уравнения различного вида: логарифмической кривой, параболы, линейного, показательного и степенной функций. Согласно полученным данным, лучшие результаты обеспечивает степенная функция $y = a \cdot D(H)^b$, где y – вес искомой фракции фитомассы, кг; D – диаметр ствола на высоте 1.3 м, см; H – высота ствола, м; a и b – коэффициенты уравнения. Наблюдаются тесные связи между массой отдельных органов как с диаметром ($r^2 = 0.79-0.99$), так и с высо-

Таблица 12

Коэффициенты уравнений зависимости фитомассы ($y = a \cdot D(H)^b$ при $p \leq 0.05$) деревьев от диаметра и высоты стволов сосновых фитоценозов (абсолютно сухое вещество, кг)

Вид	Фракция фитомассы	Коэффициенты диаметра (D), см		r ²	SEE	Коэффициенты высоты (H), м		r ²	SEE	
		a	b			a	b			
Сосняк лишайниковый (ППП 11)										
Сосна	Древесина стволовая	0.0467	2.4929	0.98	5.55	0.0006	4.3838	0.92	50.13	
	Кора стволовая	0.0281	1.8345	0.98	2.72	0.0012	3.2138	0.89	7.21	
	Ветви	0.0087	2.5252	0.98	4.63	0.00007	4.6079	0.96	7.21	
	Хвоя	0.044	1.6426	0.90	2.08	0.0012	3.1625	0.99	0.39	
Сосняк бруснично-лишайниковый (ППП 9А)										
Сосна	Древесина стволовая	0.2662	1.993	0.99	11.2	—	—	—	—	
	Кора стволовая	0.2664	1.292	0.92	3.41	—	—	—	—	
	Древесина ветви	0.008	2.467	0.98	3.04	—	—	—	—	
	Кора ветви	0.014	1.734	0.73	1.778	—	—	—	—	
	Хвоя	0.394	0.818	0.82	1.356	—	—	—	—	
Сосняк черничный (ППП 10)										
Сосна	Древесина стволовая	0.0102	3.0561	0.90	39.35	2E-07	6.8218	0.92	40.07	
	Кора стволовая	0.0011	3.0267	0.85	3.89	1E-08	7.0595	0.94	4.22	
	Ветви	0.0135	2.0783	0.90	1.49	0.0006	3.1582	0.42	4.22	
	Хвоя	0.0108	1.8929	0.79	0.92	0.0009	2.7551	0.35	1.91	
	Корни*	0.027	2.317	0.96	6.40	—	—	—	—	
	Древесина стволовая	0.039	2.61	0.96	10.48	—	—	—	—	
Ель	Кора стволовая	0.014	2.204	0.91	2.00	—	—	—	—	
	Ветви	0.096	1.682	0.95	1.73	—	—	—	—	
	Хвоя	0.111	1.637	0.92	2.45	—	—	—	—	
	Корни*	0.015	2.612	0.97	4.35	—	—	—	—	
	Древесина стволовая	0.051	2.486	0.90	14.86	—	—	—	—	
Береза	Кора стволовая	0.023	2.13	0.90	16.73	—	—	—	—	
	Ветви	0.006	2.552	0.96	0.45	—	—	—	—	
	Листья	0.001	2.325	0.88	0.53	—	—	—	—	
Сосняк чернично-сфагновый (ППП 9)										
Сосна	Древесина стволовая	0.0352	2.5206	0.98	5.31	0.0014	4.3233	0.96	6.29	
	Кора стволовая	0.0167	2.0662	0.98	0.42	0.0012	3.534	0.98	0.63	
	Ветви	0.0014	3.0048	0.84	3.78	0.00007	4.81	0.74	5.23	
	Хвоя	0.0064	2.2383	0.88	1.06	0.0007	3.5951	0.77	1.46	

Примечание. В табл. 12 и 13 SEE – стандартная ошибка регрессии; a и b – коэффициенты уравнений; прочерк – нет данных; * по К.С. Бобковой, 1987.

той ($r^2 = 0.35-0.99$) стволов (табл. 12). В сосняках лишайниково-м и бруснично-лишайниковом нами были выведены уравнения взаимосвязей фитомассы отдельных органов подроста от его высоты (табл. 13). Эта связь лучше всего описывается степенной кривой, коэффициент детерминации (r^2) изменяется в пределах 0.29–0.98. Следует также отметить, что при оценке массы органического вещества наиболее часто используются параболические (Уткин, 1975; Семечкина, 1978; Бузыкин и др., 2002) и степенные функции (Биопродукционный..., 2001).

Фитомасса древостоев. В сосняке лишайниковом (ППП 11) древостой перестойный, относится к относительно-разновозрастному типу возрастной структуры, древостой чистый по составу, Va класса бонитета, с запасом стволовой древесины $163 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ (табл. 2). Почва – подзол иллювиально-железистый. В растущих органах деревьев фитоценоз аккумулирует 114 т га^{-1} органического вещества,

Таблица 13

Коэффициенты уравнений зависимости фитомассы ($y = a \cdot H^b$ при $p \leq 0.05$) подроста от высоты стволика (абсолютно сухое вещество, кг)

Фракция фитомассы	Коэффициент, м		r^2	SEE
	a	b		
Сосна				
Древесина стволовая	0.0226	2.7435	0.98	0.020
Кора стволовая	0.0057	2.6945	0.98	0.005
Ветви	0.0097	2.3641	0.59	0.042
Хвоя	0.0131	2.6612	0.96	0.016
Корни	0.0059	1.8231	0.74	0.009
Кедр				
Древесина стволовая	0.0421	2.2312	0.89	0.004
Кора стволовая	0.0117	0.8531	0.29	0.004
Ветви	0.0323	2.633	0.72	0.009
Хвоя	0.04	1.9594	0.75	0.009
Корни	0.0395	2.9168	0.88	0.004
Ель				
Древесина стволовая	0.0475	2.5277	0.96	0.205
Кора стволовая	0.013	2.2495	0.94	1.019
Ветви	0.0297	2.5237	0.94	0.873
Хвоя	0.0445	2.2874	0.96	0.704
Корни	0.019	2.0861	0.92	0.008
Береза				
Древесина стволовая	0.0081	2.9546	0.94	1.127
Кора стволовая	0.0032	2.7502	0.92	0.528
Ветви	0.0004	4.21	0.85	0.078
Хвоя	0.0029	2.6607	0.96	0.038

Примечание. Обозначение см. табл. 12.

из них 61% концентрируется в стволовой древесине, 4% – в стволовой коре. Крона занимает 15.9% органического вещества древостоя, в том числе доля хвой 3.3, ветвей – 12.6% (табл. 14). На корни приходится 19.4% от общей фитомассы древостоя. Масса органического вещества (ОВ) древостоя коренного сосняка бруснично-лишайникового (ППП 9А) составляет 125.2 т га^{-1} , из них основным аккумулятором является надземная часть (99.3 т га^{-1}). Значительная доля ОВ древостоя принадлежит стволовой древесине (59.7%), примерно равные доли занимают кора и ветви – по 8.4%. На долю хвой приходится 2.8, корней – 20.7% (табл. 14).

Довольно близкие показатели массы для древостоев сосняков лишайниковых приведены ранее. Так, согласно Г.В. Русановой, А.В. Слободы (1974), в древостое среднетаежного 80-летнего сосняка лишайникового (Республика Коми) концентрируется 90.3 т га^{-1} фитомассы. По Н.И. Казимирову с соавт. (1977), в спелом сосняке лишайниковом в условиях Карелии запасы ОВ равны 119.3 т га^{-1} . В Швеции в 100-летнем сосняке этого же типа в древесном ярусе концентрируется 113 т га^{-1} живого органического вещества (Albrektson, 1980). В спелых лишайниковых сосняках северной тайги (Мурманская область) запасы фитомассы в древостоях несколько меньше, чем в среднетаежных сосняках этого типа, и составляют $65\text{--}95 \text{ т га}^{-1}$ (Лукина, Никонов, 1996).

Спелый сосняк черничный (ППП 10) представлен относительно-разновозрастным древостоем с демутиационными фазами. Он смешанный по составу, IV класса бонитета, с запасом древесины $286 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ (табл. 2). Сосняк развит на подзолисто-иллювиально-гумусовой железистой супесчаной почве. В спелом древостое аккумулируется 175 т га^{-1} фитомассы. Ель и береза, образующие второй ярус, занимают 8% от общей массы древостоя (табл. 14). Основная часть ОВ (70.5%) аккумулируется в стволовой древесине. Доля массы стволовой коры составляет 7%, ветвей и хвой (листьев) – 6.3, корней – 16% от общей фитомассы. По данным К.С. Бобковой (Биопродукционный..., 2001), в условиях Республики Коми среднетаежные сосняки черничные, развитые на автоморфных подзолистых почвах, характеризуются относительно высокой продуктивностью и к 70-летнему возрасту формируют $137\text{--}213 \text{ т га}^{-1}$ ОВ. В условиях Карелии спелые среднетаежные сосняки черничные II–III классов бонитета концентрируют $286\text{--}296 \text{ т га}^{-1}$ фитомассы (Казимиров и др., 1977).

Спелый сосняк чернично-сфагновый (ППП 9) развивается на торфянисто-подзолисто-глеватой иллювиально-железистой супесчаной почве. Он представлен древостоем абсолютно-разновозрастной структуры с запасом органического вещества 112.7 т га^{-1}

Таблица 14

Общие запасы живого органического вещества древостоев сосняков

Тип леса (№ ППП)	Вид	Ствол			Крона			Надземная фитомасса	Корни	Всего
		Древесина	Кора	Хвоя (листья)	Ветви	Ветви	Ветви			
Лишайниковый (ППП 11)	Сосна	69.67±3.7	4.63±0.58	3.82±1.23	14.47±3.02	12.6	92.59±8.49	22.31±4.46	114.90±12.0	
		60.6	4.0	3.3	12.6	19.4	80.6	19.4	100	
		59.7	7.1	2.8	9.8	20.7	79.3	20.7	100	
Бруснично-лишайниковый (ППП 9А)	Сосна	74.77±0.16	8.83±3.07	3.46±1.00	12.29±0.50	5.74±1.08	99.35±4.73	25.88±3.9	125.23±8.6	
		115.91±38.8	11.31±3.8	2.49±0.63	5.74±1.08	3.6	135.45±44.3	25.38±5.08	160.83±49.39	
		72.1	7.0	1.5	3.6	15.8	84.2	15.8	100	
Черничный (ППП 10)	Ель	6.85±0.72	0.82±0.12	1.40±0.34	1.37±0.32	10.5	10.43±1.50	2.65±2.9	13.08±4.40	
		52.3	6.2	10.7	10.5	20.2	79.8	20.2	100	
		0.55±0.19	0.09±0.02	0.01±0.00	0.08±0.01	0.19±0.02	0.73±0.22	0.19±0.02	0.92±0.24	
Итого	Береза	60.5	9.5	0.8	8.6	20.5	79.5	20.5	100	
		123.31±39.71	12.21±3.92	3.89±0.97	7.19±1.41	28.22±8.00	146.61±46.02	28.22±8.00	174.82±54.02	
		70.5	7.0	2.2	4.1	16.1	83.9	16.1	100	
Сосна	Сосна	30.16±3.54	3.70±0.28	2.36±0.66	5.17±2.22	9.2	41.39±6.70	14.79±2.96	56.18±9.66	
		53.7	6.6	4.2	9.2	26.3	73.7	26.3	100	
		5.50±0.60	0.71±0.11	1.39±0.33	1.34±0.31	2.12±0.23	8.94±1.35	2.12±0.23	11.06±1.58	
Ель	Ель	49.7	6.4	12.6	12.1	19.2	80.8	19.2	100	
		24.64±8.38	3.77±0.98	0.30±0.11	3.55±0.53	10.64±1.17	32.25±10.00	10.64±1.17	42.89±11.17	
		57.4	8.8	0.7	8.3	24.8	75.2	24.8	100	
Береза	Береза	1.36±0.26	0.16±0.04	0.10±0.03	0.25±0.06	0.65±0.13	1.87±0.39	0.65±0.13	2.52±0.52	
		53.9	6.2	4.0	10.1	25.8	74.2	25.8	100	
		61.65±12.78	8.33±1.41	4.15±1.13	10.31±3.12	28.21±4.49	84.44±18.44	28.21±4.49	112.65±22.93	
Итого	Кедр	54.7	7.4	3.7	9.2	25.0	75.0	25.0	100	
		54.7	7.4	3.7	9.2	25.0	75.0	25.0	100	

Примечание. В числителе – абсолютно сухого вещества, т га⁻¹, в знаменателе – %.

(табл. 14). В его составе присутствуют ель, береза, в небольшом количестве кедр, на долю которых приходится 50.1% от общей массы ОВ. Распределение фитомассы данного древостоя на фракции следующее: стволовая древесина занимает 54.7%, стволовая кора – 7.4, хвоя (листья) – 3.7, ветви – 9.2, корни – 25%. Материалы, характеризующие продуктивность древостоя рассматриваемого нами сосняка чернично-сфагнового, согласуются с полученными ранее данными фитомассы для заболоченных сосняков. В среднетаежных спелых заболоченных сосняках Карелии древостои V класса бонитета запасают 109–138 т га⁻¹ ОВ (Медведева, 1974). По данным К.С. Бобковой (1987) и А.Ф. Осипова (2013), в среднетаежных сосняках этого же типа аккумулируется 97–114 т га⁻¹ фитомассы.

Фитомасса подроста. В сосняке лишайниковом подрост представлен в основном сосной (21.5 тыс. экз. га⁻¹) мелкой категории высот и формирует органическое вещество в количестве 0.56 т га⁻¹ (табл. 15), из них значительная доля приходится на ствол (44.6%) и хвою (24.1%). Стволовая кора составляет 10.8%, ветви – 14.2, корни – 6.3%.

Запас фитомассы подроста сосняка бруснично-лишайникового составляет 2.8 т га⁻¹, большую часть (99.4%) которой формирует сосна, остальное (0.6%) приходится на кедр и ель. В общей фитомассе растений подроста доля стволовой древесины (54.3%) несколько меньше, чем в древостое. Участие доли коры подроста составляет 16.5%, что в два раза выше участия общей массы коры древостоя. Также значительное участие принимает хвоя (10.6%). Древесина ветвей занимает 5.9, корней – 12.8% от общей фитомассы растений подроста.

Масса растений подроста (1.9 тыс. экз. га⁻¹) в сосняке черничном составляет 2.78 т га⁻¹, большую часть которой (97.5%) занимает подрост ели, остальное (2.5%) приходится на подрост сосны и березы. Распределение ОВ, накопленного в подросте, в рассматриваемом сосняке следующее: доля стволовой древесины с корой и ветвями составляет по 26%, хвой – 22% (табл. 15).

Подрост (3.4 тыс. экз. га⁻¹) в сосняке чернично-сфагновом формирует 8.21 т га⁻¹ фитомассы, основная часть (56%) которой приходится на растения ели, имеющие довольно большой возраст (табл. 15). На долю подроста березы приходится 40.5%, сосны – 3, кедра – менее 1% от общей фитомассы растений подроста. Согласно А.Ф. Осипову (2013), в среднетаежном 118-летнем сосняке чернично-сфагновом Республики Коми масса ОВ, аккумулированная в подросте, равна 1.88 т га⁻¹. Основную долю формирует береза (71%), остальная часть примерно в одинаковых пропорциях приходится на ель и сосну. В.М. Медведевой (1974) показано,

Таблица 15

Фитомасса подростка сосновых фитоценозов

Вид	Ствол		Крона		Надземная фитомасса	Корни	Всего
	Древесина	Кора	Хвоя (листья)	Ветви			
Лишайниковый (ППП 11)							
Сосна	<u>0.25±0.04</u>	<u>0.06±0.01</u>	<u>0.13±0.01</u>	<u>0.08±0.04</u>	<u>0.52±0.10</u>	<u>0.04±0.01</u>	<u>0.56±0.011</u>
	44.6	10.8	24.1	14.2	93.7	6.3	100
Бруснично-лишайниковый (ППП 9А)							
Сосна*	<u>1.53±0.08</u>	<u>0.35±0.02</u>	<u>0.30±0.04</u>	<u>0.28±0.01</u>	<u>2.46±0.15</u>	<u>0.36±0.01</u>	<u>2.82±0.16</u>
	54.3	12.6	10.6	9.8	87.2	12.8	100
Черничный (ППП 10)							
Сосна	<u>0.00±0.00</u>	<u>0.00±0.00</u>	<u>0.00±0.00</u>	<u>0.00±0.00</u>	<u>0.00±0.00</u>	<u>0.00±0.00</u>	<u>0.00±0.00</u>
	25.0	12.5	12.5	25.0	75.0	25.0	100
Ель	<u>0.63±0.16</u>	<u>0.62±0.11</u>	<u>0.54±0.14</u>	<u>0.61±0.19</u>	<u>2.40±0.69</u>	<u>0.31±0.05</u>	<u>2.71±0.74</u>
	23.3	22.9	19.9	22.6	88.4	11.4	100
Береза	<u>0.01±0.00</u>	<u>0.02±0.00</u>	<u>0.03±0.00</u>	<u>0.02±0.01</u>	<u>0.07±0.01</u>	не опр.	<u>0.07±0.01</u>
	10.0	22.9	35.7	31.4	88.6	11.4	100
Итого	<u>0.64±0.16</u>	<u>0.64±0.11</u>	<u>0.56±0.14</u>	<u>0.63±0.20</u>	<u>2.47±0.70</u>	<u>0.31±0.05</u>	<u>2.78±0.75</u>
	22.9	22.9	20.2	22.8	88.9	11.1	100
Чернично-сфагновый (ППП 9)							
Сосна	<u>0.12±0.02</u>	<u>0.03±0.00</u>	<u>0.06±0.00</u>	<u>0.03±0.01</u>	<u>0.23±0.03</u>	<u>0.01±0.00</u>	<u>0.24±0.03</u>
	48.3	11.3	24.8	12.2	96.6	3.4	100
Ель	<u>1.52±0.39</u>	<u>0.89±0.15</u>	<u>0.89±0.23</u>	<u>0.89±0.28</u>	<u>4.19±1.20</u>	<u>0.40±0.06</u>	<u>4.59±1.26</u>
	33.1	19.5	19.3	19.4	91.3	8.7	100
Береза	<u>0.38±0.12</u>	<u>0.76±0.29</u>	<u>1.16±0.11</u>	<u>1.03±0.25</u>	<u>3.32±0.74</u>	не опр.	<u>3.32±0.74</u>
	11.4	22.9	34.8	31.0	91.3	8.7	100
Кедр	<u>0.03±0.00</u>	<u>0.01±0.00</u>	<u>0.02±0.00</u>	<u>0.01±0.00</u>	<u>0.06±0.01</u>	<u>0.00±0.00</u>	<u>0.06±0.01</u>
	45.0	11.7	25.0	13.3	95.0	5.0	100.0
Итого	<u>2.04±0.53</u>	<u>1.69±0.44</u>	<u>2.12±0.24</u>	<u>1.96±0.34</u>	<u>7.80±1.98</u>	<u>0.41±0.11</u>	<u>8.21±2.04</u>
	24.8	20.6	25.8	23.8	95.0	5.0	100

Примечание. В числителе – абсолютно сухое вещество, т га⁻¹, в знаменателе – %;
* включена масса подростка кедра и ели.

что в заболоченных сосняках Карелии масса растений подростка составляет 0.1–1.0 т га⁻¹.

Фитомасса растений напочвенного покрова. Согласно Н.И. Казимирову с соавт. (1977), запасы ОВ, накопленные в растениях напочвенного покрова сосняков в условиях Карелии, определяются полнотой древостоя, условиями произрастания и составляют от 3.4 до 9.2 т га⁻¹. Как видно из рис. 46, в исследуемом нами сосняке лишайниковом (ППП 11) фитомасса надземных органов растений напочвенного покрова составляет 8.34 т га⁻¹, основным продуцентом которой являются лишайники (97.2%). Остальные виды растений (брусника, плаун, зеленые мхи) выполняют незначительную роль в формировании ОВ в данном типе фитоценоза.

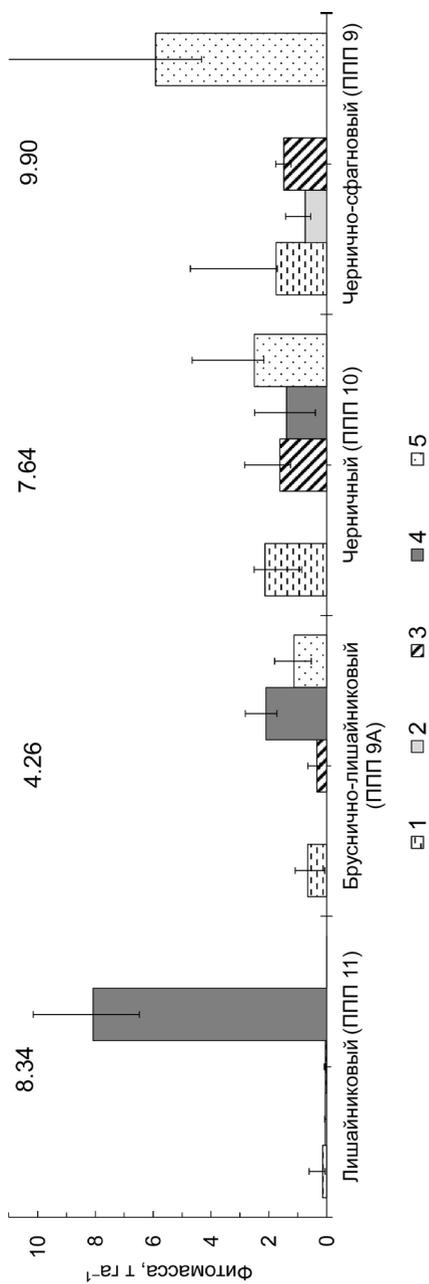


Рис. 46. Фитомасса живого напочвенного покрова в сосняках, т га⁻¹. 1 – кустарнички, 2 – травы, 3 – мхи, 4 – лишайники, 5 – корни кустарничков и трав. Для каждого типа сообществ указаны общие запасы живого напочвенного покрова, т га⁻¹.

Растения напочвенного покрова в сосняке бруснично-лишайниковом формируют 4.26 т га^{-1} фитомассы, из них 26.5% приходится на корни. В массе ОВ растений данного яруса большая роль принадлежит лишайникам (50.3%). Доля кустарничковой растительности составляет 15.4, зеленых мхов – 7.8% от общей массы растений напочвенного покрова. Так, в среднетаежных лишайниковых сосняках Карелии масса растений напочвенного покрова варьирует от 3.4 до 8.7 т га^{-1} (Казимиров и др., 1977). В Республике Коми в приспевающем сосняке лишайниковом растения напочвенного покрова концентрируют 7.1 т га^{-1} ОВ (Русанова, Слобода, 1974).

В сосняке черничном растения напочвенного покрова аккумулируют 7.64 т га^{-1} ОВ, из них в надземных органах – 5.14, остальную часть занимают корни. В данном типе сообщества в формировании фитомассы растений нижних ярусов большую роль играют черника и зеленые мхи, которые составляют 60.7% от общего запаса фитомассы растений напочвенного покрова.

Масса ОВ растений напочвенного покрова сосняка чернично-сфагнового – 9.90 т га^{-1} , из них 60% составляют корни. Надземные органы растений образуют массу 3.97 т га^{-1} , большая часть которой приходится на кустарнички (44%) и сфагновые мхи (27%). Травянистые растения занимают 18.5, зеленые и политриховые мхи – 10.5% от фитомассы надземных органов растений напочвенного покрова.

Так, для сравнения в условиях средней тайги Республики Коми в сосняках черничных растения травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов формируют от 3.0 до 8.5 т га^{-1} ОВ (Бобкова, 1987). По данным В.М. Медведевой (1974) и Н.И. Казимирова с соавт. (1977), в заболоченных среднетаежных сосняках Карелии масса растений напочвенного покрова колеблется в пределах 5.4– 10.5 т га^{-1} . В Республике Коми в спелом сосняке чернично-сфагновом растения напочвенного покрова образуют 10.0 т га^{-1} ОВ (Осипов, 2013).

Общие запасы фитомассы. Общие запасы фитомассы, характеризующие продуктивность четырех типов сосновых сообществ Северного Приуралья, приведены на рис. 47. Фитоценозы спелых и перестойных сосняков в зависимости от лесорастительных условий способны аккумулировать в растущих органах $127.0\text{--}214.7 \text{ т га}^{-1}$ ОВ, из них на древостой приходится 81–95%, подрост – 0.4–6.0, травяно-кустарничковый ярус – 0.1–6.6 и мохово-лишайниковый покров – 1.1–6.3%. В старовозрастных сосняках в сухих органах древесных растений концентрируется от 2.5 до 13.9% ОВ.

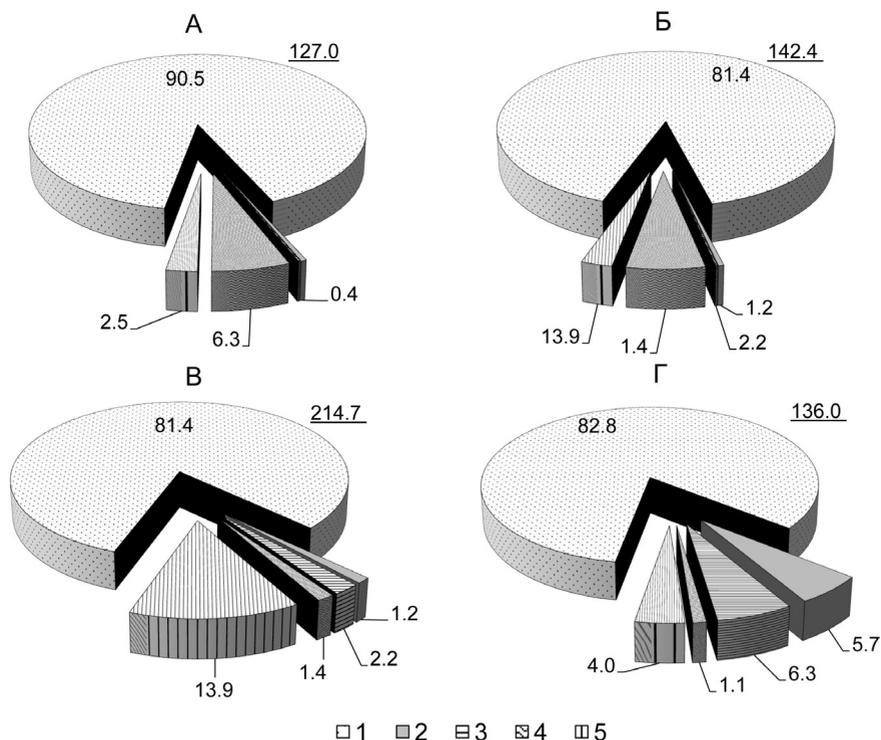


Рис. 47. Общие запасы ОВ (абсолютно сухого вещества, %) в сосняках: А – лишайниковом (ППП 11), Б – бруснично-лишайниковом (ППП 9А), В – черничном (ППП 10), Г – чернично-сфагновом (ППП 9); 1 – древесной, 2 – подрост, 3 – травы и кустарнички, 4 – мхи и лишайники, 5 – детрит. Для каждого типа сообществ указан общий запас ОВ, т га⁻¹.

Одним из показателей, характеризующих продуктивность лесов, является соотношение массы подземных органов к надземным. Отмечено, что в сосняках с увеличением влажности почв у преобладающей породы (сосны) происходит увеличение органической массы корней и хвои (листьев) и снижение массы стволовой древесины (Казимиров и др., 1977; Биопродукционный..., 2001). Так, в сосняке лишайниковом на долю корней приходится 18.1%, бруснично-лишайниковом – 20.7, чернично-сфагновом – 26.5, тогда как в черничном свежем – 16.7% от общей массы растений в фитоценозах. Следовательно, в общей массе ОВ с ухудшением влажности почвы наблюдается увеличение доли участия корней. В среднетаежных сосняках черничных Карелии доля корней дре-

весных растений составляет 13–17% (Казимиров и др., 1977), в этих же типах среднетаежных сосняков в условиях Республики Коми – 18–19% (Бобкова, 1987). Приведенные нами данные подтверждают мнение Н.И. Пьявченко (1960) о том, что как при ухудшении условий минерального питания, так и при нарушении аэрации почв происходит увеличение доли участия в фитомассе подземных органов древесных растений.

Вертикальная структура фитомассы сосняков. Вертикально-фракционное распределение массы различных органов растений в древостое позволяет находить решение в различных областях исследований, особенно при оценке средообразующих функций лесных сообществ (Вертикально-фракционное..., 1986). Так, проанализированный вертикальный профиль старовозрастного сосняка бруснично-лишайникового имеет протяженность 21 м (рис. 48). Максимальная масса стволовой древесины располагается в нижних секциях (на высоте 0–6 м), здесь же концентрируется и большая часть массы коры. Кроновое пространство сосняка характеризуется также относительно большой протяженностью – от 3 до 21 м, что указывает на участие в формировании древесного яруса деревьев разных поколений, имеющих неоднородность в высоте. Как было отмечено, древостой исследуемого сосняка формирует четыре поколения сосны. Основная масса ветвей древостоя располагается на высоте от 12 до 20 м с наибольшей концентрацией от 14 до 18 м.

При оценке вертикально-фракционной структуры древостоя большой интерес представляет биогоризонт, где располагаются ассимилирующие органы древесных растений (Биопродукционный процесс..., 2001). Известно, что в лесных сообществах фотосинтетическая активность хвои на разных высотах кронового пространства различна (Молчанов, 1983; Тужилкина, 1984). Авторами отмечено, что интенсивность фотосинтеза хвои верхних и средних частей выше, чем хвои нижних частей кроны. Так, преобладающая масса хвои в коренном сосняке бруснично-лишайниковом со-

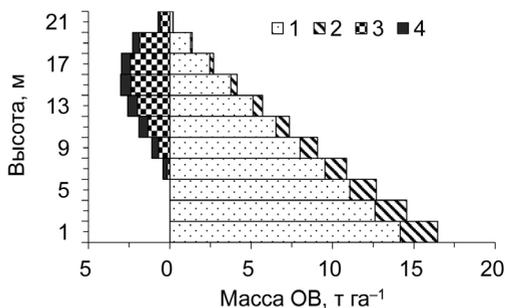


Рис. 48. Вертикально-фракционное распределение надземной фитомассы древостоя сосняка бруснично-лишайникового по фракциям, т га⁻¹. 1 – древесина стволовая, 2 – кора (ствол и ветви), 3 – древесина ветвей, 4 – хвоя.

Таблица 16

**Индексы листовой поверхности древостоя и подроста
в сосняках Северного Приуралья**

Тип леса (ППП)	Порода				Итого
	Сосна	Ель	Кедр	Береза	
Лишайниковый (ППП 11)	5.4	–	–	–	5.4
Бруснично-лишайниковый (ППП 9А)	5.1	–	–	–	5.1
Черничный свежий (ППП 10)	3.4	2.1	–	0.1	5.6
Чернично-сфагновый (ППП 9)	3.3	2.5	2.4	0.3	8.5

средоточена в слое от 12 до 18 м (рис. 48). Следовательно, этот биогоризонт в старовозрастном сосняке бруснично-лишайниковом выполняет основную функцию в накоплении органического вещества. Для сравнения, в 60-летнем сосняке черничном средней тайги кроны древостоя имеют протяженность от 4 до 18 м, основная масса хвои располагается в секциях от 10 до 14 м (Бобкова, 1987).

Листовой индекс. Листовой индекс – отношение поверхности листьев к единице площади – один из показателей, характеризующих продукционный процесс лесных фитоценозов. По расчетам, проведенным нами, листовой индекс древесных растений сосняка лишайникового (ППП 11) характеризуется величиной 5.4 га га⁻¹, бруснично-лишайникового (ППП 9А) – 5.1, черничного (ППП 10) – 5.6, чернично-сфагнового – 8.5 га га⁻¹ (табл. 16). Согласно данным, полученным ранее (Бобкова, 1987; Биопродукционный процесс..., 2001; Осипов, Бобкова, 2013), в среднетаежных сосняках черничных данный показатель изменяется от 5.4 до 10.3 га га⁻¹. В приспевающем чернично-сфагновом сосняке листовой индекс составил 7.8 га га⁻¹.

9.2. Запасы фитодетрита

Важную роль в функционировании экосистем лесных сообществ выполняет мертвое ОВ, или фитодетрит. Формирование данного компонента в них происходит за счет отпада деревьев и опада растительных остатков. Фитодетрит включает в себя следующие компоненты: сухостойные и поваленные деревья, отмершие ветви и корни растущих деревьев, лесную подстилку. Суммарный запас фитодетрита исследуемых нами лишайниковых и черничных сосновых насаждений изменяется от 27.6 до 89.5 т га⁻¹, из них лесная подстилка может составлять до 78.6% (ППП 9А) при ее мощности 4-5 см и состоять из слаборазложившихся растительных остатков. В сосняке черничном свежем выражен доволь-

но интенсивный отпад деревьев старшего поколения, следовательно, в этом сообществе в сухих органах сосредоточено 64.0 т га^{-1} , или 63% органического вещества (табл. 17).

На рис. 49 приводятся средние за три года данные массы годовичного растительного опада, поступающего на поверхность почвы сосняка бруснично-лишайникового (ППП 9А). Общая масса опада растений составляет 958 кг га^{-1} , значительная часть которой приходится на хвою сосны (47.4%). Кора занимает 10.3%, растительные остатки – 5.8, ветви – 5.4%. На растения напочвенного покрова приходится 23.0% от общей массы растительного опада, из них значительна роль лишайников (11.2%), кустарнички и мхи занимают соответственно 5.2 и 6.6%.

Сопоставляя показатели рис. 49 и 50, можно установить соотношение массы годовичного растительного опада к массе годич-

Таблица 17

Запасы фитодетрита в сосняках (абсолютно сухое вещество, т га^{-1})

Компоненты	Сухостой		Валож, пни и остолопы	Опад	Итого	Подстилка
	Стволовая древесина	Ветви*				
Лишайниковый (ППП 11)						
Древесина	5.20	1.15	5.43	–	11.78	–
Кустарничковая и моховая рас- тительность	–	–	–	0.53	0.53	–
Всего					12.31	15.28±2.20
Бруснично-лишайниковый (ППП 9А)						
Древесина	4.9	3.13	1.10	0.74	9.85	–
Кустарничковая и моховая рас- тительность	–	–	–	0.22	0.22	–
Всего	4.90	3.13	1.10	0.96	10.07	37.03±1.1
Черничный (ППП 10)						
Древесина	56.38	1.15	6.46	–	63.99	
Кустарничковая и моховая рас- тительность	–	–	–	0.70	0.53	
Всего					64.52	25.00±2.07
Чернично-сфагновый (ППП 9)						
Древесина	8.51	2.41	1.34	–	12.26	–
Кустарничковая и моховая рас- тительность	–	–	–	0.69	0.53	–
Всего					12.79	Не опр.

* Включена масса сухих ветвей с живых деревьев.

Рис. 49. Распределение массы (%) растительного опада в сосняке бруснично-лишайниковом по фракциям. 1 – растительные остатки, 2 – хвоя, 3 – кора, 4 – ветви, 5 – шишки, 6 – кустарнички, 7 – лишайники, 8 – мхи. В рамке общая масса опада, т га⁻¹.

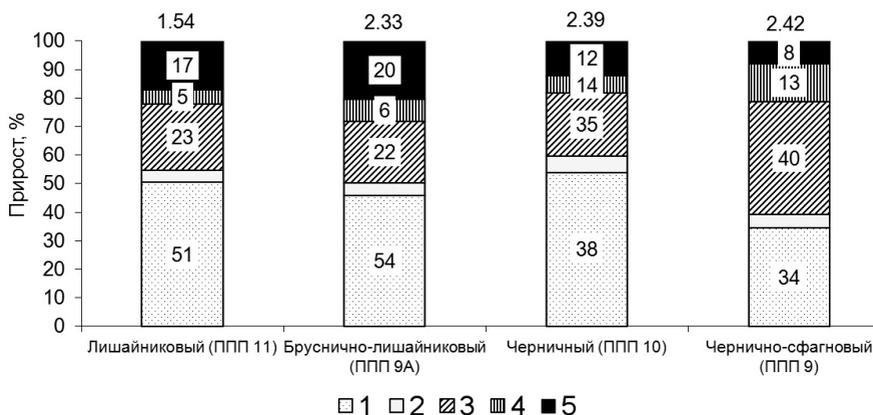
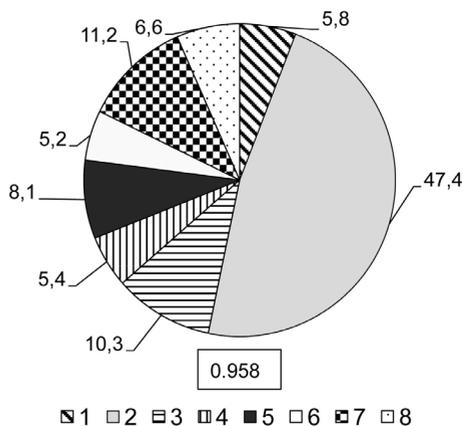


Рис. 50. Продукция органического вещества древостоев и подроста в сосняках, %; 1 – древесина стволовая, 2 – кора, 3 – хвоя (листья), 4 – ветви, 5 – корни. Для каждого типа сообществ указан общий прирост фитомассы, т га⁻¹ в год.

ной продукции фитомассы отдельных органов деревьев. Так, масса опада хвои составляет 95, ветвей – 30% от их продукции. В течение года древесный опад на поверхность почвы поступает неравномерно. Наибольшая часть (64%) приходится на летний и осенний периоды. Выраженный максимум опада, как правило, в осенний период наблюдается у хвои (70%), в летний – у коры (65%). В зимний период поступает 74% массы годовичного опада ветвей сосны.

9.3. Продукция фитомассы сосняков

Нетто-продукция ценоза характеризует интенсивность образования живого органического вещества за единицу времени на единице площади. Для оценки зависимости прироста органического вещества фитомассы отдельных органов деревьев от его диаметра и высоты была выявлена пригодность различных регрессионных уравнений. Связь продукции фитомассы отдельных органов от диаметра ствола наиболее тесно описывается уравнением степенной функции: $y = a \cdot D(H)^b$, где y – продукция фитомассы искомого органа дерева; $D(H)$ – диаметр, см или высота ствола, м; a и b – коэффициенты уравнения. Характеристика уравнений по значениям коэффициентов регрессий и детерминационным отношениям (r^2) для древостоев исследуемых сосняков приведена в табл. 18. Связь прироста фитомассы отдельных органов деревьев с диаметром ствола в сосняках черничном свежем, бруснично-лишайниковом и чернично-сфагновом характеризуется как тесная ($r^2 = 0.52$ – 0.88). В сосняке лишайниковом эта связь положительная и менее тесная ($r^2 = 0.14$ – 0.92). Связь продукции отдельных органов деревьев с высотой ствола в данном типе леса по всем фракциям фитомассы характеризуется как очень высокая ($r^2 = 0.98$), тогда как в черничном и чернично-сфагновом древостоях она варьирует от низкой ($r^2 = 0.12$) до высокой ($r^2 = 0.90$). Таким образом, для расчета продукции фитомассы в сосняке лишайниковом использовали уравнения связи прироста отдельных фракций с высотой, для сосняков черничного и чернично-сфагнового – уравнения связи продукции различных фракций с диаметром ствола. В сосняке лишайниковом были выявлены зависимости прироста фитомассы отдельных органов подроста сосны от его высоты (табл. 18). Связь между этими показателями описывается степенной функцией ($r^2 = 0.59$ – 0.98).

Продукция органического вещества древостоев и подроста в исследуемых лесных сообществах характеризуется следующими показателями: в сосняке лишайниковом – 1.54, бруснично-лишайниковом – 2.33, черничном свежем – 2.39 и чернично-сфагновом – 2.42 т га⁻¹ год⁻¹ (рис. 50). По данным исследований в Сибири, в сосняках лишайниковых за год накапливается 1.5–2.4 т га⁻¹ ОВ (Лесные..., 2002). Н.И. Казимиров с соавт. (1977) отмечает, что в условиях Карелии в сосновых древостоях в зависимости от типа леса годичный прирост фитомассы изменяется от 2.3 до 7.6 т га⁻¹. В Республике Коми в сосняках северной тайги продукция фитомассы древесных растений составляет 1.9–4.5, средней – 2.8–7.5 т га⁻¹ (Биопродукционный процесс..., 2001; Осипов, 2013).

Таблица 18

Коэффициенты прироста фитомассы деревьев сосны от диаметра и высоты ствола ($y = a \cdot D(H)^b$ при $p \leq 0.05$) и подроста сосны от его высоты ($y = a \cdot H^b$ при $p \leq 0.05$) в сосновых фитоценозах (абсолютно сухое вещество, кг га⁻¹ год⁻¹)

Фракция фитомассы	Коэффициент диаметра, см		r^2	SEE	Коэффициент высоты, м		r^2	SEE
	a	b			a	b		
Сосняк лишайниковый (ППП 11)								
Деревья сосны:								
древесина стволовая	0.0368	1.448	0.92	0.616	0.0016	2.6979	0.98	0.242
ветви	27.693	-1.183	0.14	0.463	5E-09	6.5902	0.98	0.062
хвоя	0.0085	1.6404	0.89	0.571	0.0002	3.1804	0.98	0.174
Подрост сосны:								
древесина стволовая	–	–	–	–	0.0008	2.254	0.98	0.0004
ветви	–	–	–	–	0.0012	1.6214	0.59	0.002
хвоя	–	–	–	–	0.0035	2.6113	0.95	0.007
корни	–	–	–	–	0.0006	2.4628	0.96	0.0002
Сосняк бруснично-лишайниковый (ППП 9А)								
Деревья сосны:								
древесина стволовая	0.0024	24.658	0.770	0.483	–	–	–	–
ветви	0.00004	33.448	0.783	0.169	–	–	–	–
хвоя	0.0641	0.86741	0.846	0.249	–	–	–	–
Подрост сосны:								
древесина стволовая	–	–	–	–	0.0005	2.156	0.993	0.0003
ветви	–	–	–	–	0.0009	1.859	0.932	0.002
хвоя	–	–	–	–	0.00509	1.167	0.982	0.001
корни	–	–	–	–	0.0007	2.731	0.724	0.0002
Подрост кедра:								
древесина стволовая	–	–	–	–	0.001	1.737	0.841	0.0001
ветви	–	–	–	–	0.0024	1.275	0.500	0.0004
хвоя	–	–	–	–	0.008	1.959	0.749	0.001
корни	–	–	–	–	0.0027	2.731	0.724	0.0002
Сосняк черничный (ППП 10)								
Деревья сосны:								
древесина стволовая	0.0023	2.1333	0.78	1.219	0.000001	4.6145	0.66	1.196
ветви	0.0015	1.5685	0.52	0.104	5E-13	-11.2	0.12	0.134
хвоя	0.002	1.8651	0.80	0.261	0.0002	2.7219	0.35	0.462
Сосняк чернично-сфагновый (ППП 9)								
Деревья сосны:								
древесина стволовая	0.0021	2.2081	0.76	0.344	0.00004	4.1277	0.90	0.324
ветви	2E-07	4.875	0.64	0.306	3E-07	5.6569	0.35	0.434
хвоя	0.0017	2.2085	0.88	0.508	0.0002	3.35	0.77	0.638

Примечание. Обозначение см. табл. 12.

Отмечено, что с продвижением на Север и увеличением влажности почв в одних и тех же типах леса в общей продуктивности снижается доля массы древостоя и увеличивается участие в накоплении органического вещества растений напочвенного покрова (Казимиров и др., 1977; Бобкова, 1987). Так, в перестойном сосняке лишайниковом Северного Приуралья значительная часть продукции ОВ приходится на стволую древесину (50.5%) и хвою (23.2%), доля прироста ветвей и коры равна соответственно 5.1 и 4.2%. Продукция корней составляет 17% от общего прироста фитомассы древостоя. В накоплении ОВ древесными растениями подроста наибольший вклад вносит хвоя (63%), на стволую древесину приходится 12%, на ветви – 14, на корни – 10 и на кору – 1%.

Годичная продукция ОВ древостоя сосняка бруснично-лишайникового составляет 2.233, подроста – 0.086 т га⁻¹. В древесном ярусе сосняка значительная часть годичной продукции накапливается в стволной древесине (45.9%) и хвое (21.4%). Доля прироста фитомассы коры составляет 4.5, ветвей – 7.8% от общей продукции. Корни древесных растений формируют 20.4% от общей продукции древостоя. В растениях подроста наибольшая часть продукции принадлежит хвое (51.1%). Доля участия в продукции ОВ растений подроста остальных органов следующее: стволная древесина – 18.8, ветви – 2.5, корни – 7.5%.

Небольшая продуктивность сосняков лишайниковых обуславливается прежде всего лесорастительными условиями. Для иллювиально-железистых подзолов Приуралья характерна высокая кислотность почв. Показатель кислотности $pH_{\text{сол}}$ органогенного горизонта этих почв составляет 3.05–3.2, к низу кислотность понижается до $pH_{\text{сол}}$ 4.5–4.8 (Почвы..., 2013).

Температурный режим почв сосняков лишайниковых довольно благоприятный для жизнедеятельности корней. Согласно А.А. Верхоланцевой (1963), А.А. Листову (1986), температура 8 °С и более в среднетаежных сосняках этих типов наблюдается в слоях почвы на глубине 1.5 м и более. По данным этих авторов условия влажности почв лишайниковых боров средней тайги не всегда благоприятны для жизнедеятельности растений. В относительно сухие годы летом запасы влаги в железистом подзоле сосняков представлены недоступной формой. В сухие периоды сильное снижение влажности происходит в верхнем 15-сантиметровом слое почвы, где располагается основная масса физиологически активных корней.

Проведенная оценка условий минерального питания на основе листовой диагностики (Листов, 1986; Бобкова, 1987) показала,

что сосна в лишайниковых типах леса слабо обеспечена азотом, фосфором и калием. Содержание в хвое азота в этих типах леса соответствует 0.8–1.0%, фосфора – 0.1–0.3, калия – 0.4–0.5% от абсолютно сухой массы.

Относительно высокой биологической продуктивностью характеризуются древесные растения сосняка черничного, развитого на подзолистой иллювиально-гумусово-железистой почве, где они депонируют 2.4 т га⁻¹ год⁻¹ ОВ, из них на долю стволовой древесины приходится 51%. Прирост массы хвои (листьев) составляет 25%, коры, ветвей и корней – соответственно 5.4, 6.7 и 11.6%. В составе подроста участвует ель, основная часть продукции которой накапливается в хвое (71.2%). Прирост массы ветвей составляет 16.3%, древесины и коры – 3.6, корней – 8.9%.

Годичная нетто-продукция древостоя сосняка чернично-сфагнового, развитого на торфянисто-подзолисто-глеевой иллювиально-железистой почве, близка к нетто-продукции фитомассы сосняка черничного свежего и равна 2.42 т га⁻¹. Это объясняется тем, что в сосняке чернично-сфагновом в составе древостоя присутствуют довольно крупные деревья кедра, ели. Для данного сосняка характерно также наличие большого количества подроста ели крупной категории высот. В общем приросте фитомассы сосняка чернично-сфагнового на долю сосны приходится 72.5%, ели – 9.5, березы – 4.1, кедров – 3.5 и подроста – 10.4%. Продукция органической массы надземных органов растений подроста составляет 92.1%, из них накапливается в стволовой древесине 34.4%, хвое (листьях) – 39.5, коре – 4.8, ветвях – 13.4%. Корни формируют 7.9% от общей годовой продукции.

Продукция ОВ растений напочвенного покрова по типам леса изменяется от 0.451 до 2.75 т га⁻¹ в год (рис. 51). Следует отметить, что данный показатель более высоких значений достигает в сосняке чернично-сфагновом, что определяется переувлажненностью почвы. Такие же закономерности характерны для сосняков Карелии (Казимиров и др., 1977). Авторы отмечают, что с увеличением влажности почвы и повышением уровня грунтовых вод накопление ОВ растений напочвенного покрова увеличивается.

В сосняке лишайниковом основная масса продукции растений напочвенного покрова приходится на лишайники (91%). В бруснично-лишайниковом основную массу накапливают лишайники (19.1%) и кустарнички (18.3%), в сосняке черничном – зеленые мхи (44%) и кустарнички (47%), в сосняке чернично-сфагновом основной прирост приходится на травянистые растения (58%).

Следует учесть, что основными экологическими факторами, определяющими биологическую продуктивность фитоценозов, яв-

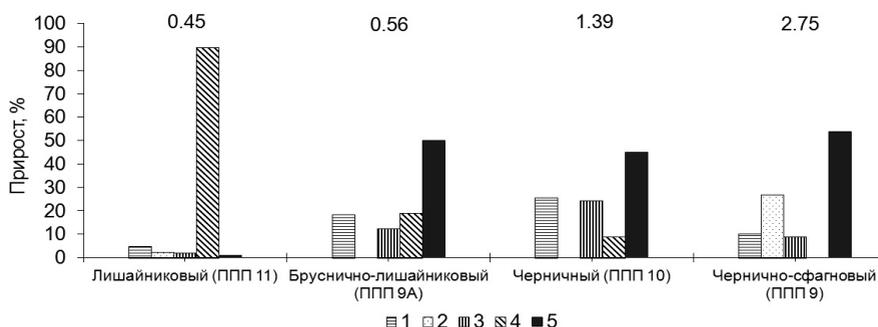


Рис. 51. Продукция ОВ растений напочвенного покрова в сосняках. 1 – кустарнички, 2 – травы, 3 – мхи, 4 – лишайники, 5 – корни кустарничков и трав. Для каждого типа сообществ указан общий прирост фитомассы, т га⁻¹ в год.

ляются гидротермические условия корнеобитаемого слоя и трофность почв (Уткин, 1975). В сосняках лишайниковых, как было сказано выше, лимитирующим фактором продуктивности древесных растений является недостаток в почве элементов минерального питания (Листов, 1986). Дефицит азота и других минеральных элементов в песчаных почвах этих типов сосняков вызывает корневую конкуренцию растений древостоя и подроста, тогда как фотосинтетически активная радиация (ФАР) и недостаток тепла компенсируются продолжительным световым периодом в течение вегетационного периода и легким механическим составом почв, которые, в свою очередь, исключают избыточное увлажнение, характерное для почв хвойных лесов Севера.

Согласно Э.П. Галенко (1983), в среднетаежных сосняках черничных световой режим в кроновом пространстве и под пологом древостоев относительно благоприятный для развития растений. Коэффициент пропускания интегральной радиации под полог соснового древостоя более 14%, что свидетельствует о достаточном количестве света по всему вертикальному профилю для развития растений. Показано также, что в сосняках черничных данного региона влажность воздуха и влагозапасы почв в течение всего теплого периода держатся в доступной форме, гидротермические условия для роста корней создаются в слое 0–70 см почвы. Период, благоприятный для жизнедеятельности корней растений, в корнеобитаемом слое (0–40 см) составляет 1.5–3.0 месяца (Бобкова, 1987; Атлас почв..., 2010). По данным этих исследований, почвы заболоченных сосняков региона характеризуются застойно-промывным водным режимом. В сосняках, развитых на полугидроморфных почвах, в весенние и летние периоды веге-

тации наблюдается переодическое переувлажнение верхних горизонтов почвы, что приводит к снижению содержания кислорода до 0.2–1.2 мг л⁻¹ в почвенной воде в период затопления. При такой концентрации кислорода отмечается прекращение роста корней с последующим нарушением обменных процессов в растениях (Веретенников, 1959). Неблагоприятные экологические факторы в почве способствуют развитию корней в верхнем 40-сантиметровом слое и накоплению их физиологически активных сосущих корней (до 73%) в органогенном горизонте почвы.

В условиях Северного Приуралья в сосняках, развитых на автоморфных и полугидроморфных почвах, формируются насаждения невысокой продуктивности. В фитоценозах спелых и перестойных сосняков в зависимости от условий местопроизрастания в растущих органах растений концентрируется от 124 до 185 т га⁻¹ ОВ. Основным аккумулятором фитомассы является древостой (86–94%). Фитомасса отмерших органов древесных растений составляет от 9.1 до 64 т га⁻¹. Отмечается довольно тесная связь прироста фитомассы различных органов деревьев с высотой стволов в сосняке лишайниковом ($r^2 = 0.98$), тогда как в сосняках бруснично-лишайниковом, черничном и чернично-сфагновом продукция органического вещества отдельных фракций имеет тесную связь с диаметром стволов ($r^2 = 0.52–0.88$). В сосновых насаждениях нетто-продукция древесных растений составляет 1.54–2.42 т га⁻¹ год⁻¹. Растения напочвенного покрова депонируют от 0.45 до 2.75 т га⁻¹ год⁻¹ органической массы. Фитомасса древостоя сосняка бруснично-лишайникового располагается в слое в пределах 21 м над поверхностью почвы. Протяженность крон по вертикали составляет 18 м. Основную роль в депонировании ОВ выполняет биогоризонт на высоте от 12 до 18 м, где концентрируется основная масса ассимиляционного аппарата сосны. Листовой индекс сосняков в зависимости от типа леса изменяется от 5.1 до 8.5 га га⁻¹. Основным фактором, лимитирующим продуктивность сосняков лишайниковых, является недостаток в почве элементов минерального питания, заболоченных сосняков – переувлажненность почв.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная работа является разделом комплексных биогеоэкологических исследований структурно-функциональной организации среднетаежных сосновых лесов Республики Коми. В результате лесоводственных и таксационных исследований в лесных массивах Приуралья получены новые данные, характеризующие строение, возрастную структуру древостоев, возобновительный процесс, рост и биологическую продуктивность ненарушенных человеческой деятельностью сосновых фитоценозов подзоны средней тайги. Результаты исследований дают возможность сделать следующее заключение.

Сосновые леса Приуралья формируют как чистые по составу, простые по форме одноярусные, так и смешанные по составу, сложные по форме двухъярусные древостои **III–Vб классов бонитета**. В зависимости от условий места произрастания и степени нарушения сосняков относительная полнота древостоев изменяется от 0.1 до 0.9, запас стволовой древесины – от 11 до 367 м³ га⁻¹. В составе древостоя сосняков исследуемого региона присутствуют ель, кедр, береза, редко лиственница, осина, доля которых составляет от 0.1 до 5.0 единиц. Древесный ярус сосняков формируют от одного до шести поколений сосны, образованных как после пожаров, так и под воздействием экологических условий внешней среды. В сосновых насаждениях выявлены древостои четырех типов возрастной структуры: ступенчато-, условно-, абсолютно-разновозрастные и относительно-разновозрастные с демулационными фазами динамики. В процессе развития и под влиянием среды древостои сосновых экосистем могут переходить из одного типа возрастной структуры в другой. Коэффициент варьирования возраста деревьев в зависимости от возрастной структуры древостоя изменяется от 5.4 до 70%. В пределах поколений этот показатель составляет 1÷27%. Для породы – эдификатора фитоценоза сосны в зависимости от возрастной структуры древостоя характерна умеренная и высокая изменчивость диаметров (9.4–67.1%) и высот (10.2–29.9%). Распределение деревьев в древостоях сосняков по таксационным показателям характеризует постепенное формирование сообщества в зависимости от возраста и количества поко-

лений. Основным фактором, определяющим строение древостоев сосняков, являются пожары. Их периодичность в районе Приуралья составляет в среднем 58 лет.

Сосняки формируют как здоровые, так и ослабленные по состоянию древостои. Жизненное состояние их находится в тесной зависимости от возрастной структуры древостоя, а также от давности и силы низовых лесных пожаров, проходящих в насаждениях. В условно-разновозрастных сосняках при условии длительного отсутствия низовых пожаров древостои характеризуются как здоровые. Относительно-разновозрастные сосняки с демулационными фазами динамики в зависимости от стадии развития относятся как к здоровым, так и к ослабленным. Ступенчато-разновозрастные сосняки относятся к категории «ослабленные», что объясняется наличием поврежденных деревьев старших поколений и свежего сухостоя. Абсолютно-разновозрастные древостои сосняков соответствуют категории «здоровые».

Возобновление древесных растений под пологом сосняков происходит вполне удовлетворительно. В большинстве типов сосняков имеется подрост различного количества, состава и состояния. Плотность живого подроста колеблется от 0.5 до 21.5, самосева – от 0.02 до 67.9 тыс. экз. га⁻¹. В составе подроста присутствуют сосна, ель, кедр, береза, реже осина. Индекс жизненного состояния (С), подроста сосны и кедра при длительном отсутствии пожаров характеризуется как здоровый (С = 87–100%), к ослабленному относится в основном подрост ели (С = 50–79%). В сосняках на автоморфных почвах преобладает подрост сосны, с приближением к Уральскому хребту, а также увеличением влажности и трофности почвы, под пологом сосняков начинает доминировать подрост ели и березы. Вариация высоты соснового подроста представлена высокими показателями и изменяется от 38 до 160%, ели – от 19 до 114, кедра – от 87 до 100%. Высокие показатели вариации высот подроста указывают не только на его сильную разновысотность, но и большую растянутость возраста. Не отмечается связи между густотой подроста и типом леса, отсутствует взаимосвязь между количеством подроста и абсолютной полнотой древостоя.

Динамика роста сосны в условиях средней тайги Северного Приуралья определяется главным образом условиями местопрорастания. С ухудшением лесорастительных условий снижаются темпы роста деревьев. Лучшим ростом характеризуются древостои сосняков черничного и брусничного типов, далее, по убыванию темпов роста, следуют лишайниковый, лишайниковый каменистый и сфагновый сосняки. Связь роста сосны по диаметру, высоте и объему ствола в большинстве типов сосняков тесная ($\eta =$

0.78–0.98). Существуют довольно тесные связи между приростами по диаметру и высоте, а также между диаметром и объемом ствола деревьев. Рост деревьев сосны отмечен в течение всего учтенного нами возраста – 250 лет и более.

Интенсивный текущий прирост как по диаметру, так и по высоте у сосны в сосняках на автоморфных почвах начинается в 10–40-летнем возрасте и длится до 160–200 лет, в сосняках на полугидроморфных почвах этот период составляет от 60 до 160 лет. Замедление роста сосны в сосняке черничном отмечается в 240 лет, сфагновом – в 160. Взаимосвязь среднепериодического текущего прироста деревьев сосны с возрастом во всех типах сосняков характеризуется как высокая ($\eta = 0.84–0.96$). Установлены тесные связи между параметрами морфоструктуры (диаметр и высота) деревьев сосны и отдельными фракциями фитомассы и годичной продукции. Эти связи описываются степенным уравнением, позволяющим использовать его при оценке биологической продуктивности сосняков в естественных условиях произрастания. Выявлено, что в фитоценозах сосняков в зависимости от условий их местопроизрастания аккумулируется от 127 до 215 т га⁻¹ ОВ. Ведущая роль в его накоплении принадлежит древостою (86–94%). Представленность в фитомассе фитоценоза подроста растений напочвенного покрова незначительна (0.5–6%). Масса мертвого органического вещества изменяется от 9.1 до 64 т га⁻¹. Растения сосновых фитоценозов ежегодно депонируют 1.99–5.17 т га⁻¹ фитомассы. В формировании годичной продукции существенная роль принадлежит стволу древесине и хвое (листьям). Листовой индекс древостоев сосняков в зависимости от типа леса изменяется от 5.1 до 8.5 га га⁻¹.

Приведенные в книге результаты вносят значительный вклад в развитие теории структурно-функциональной организации фитоценозов хвойных экосистем таежной зоны. Материалы по строению и структуре древостоев на ППП послужат основой мониторинга сосняков в естественных условиях развития. Полученные данные о динамике роста древостоев и продуктивности насаждений можно использовать как региональные при разработке руководств и рекомендаций ведения хозяйства в сосновых лесах Северного Приуралья.

ЛИТЕРАТУРА

Алейников А.А. Состав и строение древостоев сфагновых ельников в верховьях р. Печора (Печоро-Илычский заповедник) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13. № 1(4). С. 960–963.

Алексеев А.С. Мониторинг лесных экосистем. СПб., 1997. 116 с.

Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.

Алексеев В.А., Бердси Р.А. Углерод в экосистемах лесов и болот России. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 1994. 224 с.

Антанайтис В.В., Загреев В.В. Прирост леса. М.: Лесная промышленность, 1969. 240 с.

Анучин Н.П. Лесная таксация. М.: Гослесбумиздат, 1960. 530 с.

Аткин А.С., Аткина Л.И. Структура и динамика органической массы в лесных сообществах. Екатеринбург: УГЛТА, 1999. 108 с.

Атлас Коми АССР / Отв. ред. З.В. Панева, С.В. Колесник. М.: ГУГК, 1964. 112 с.

Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. М., 1997. 116 с.

Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. М.: Дрофа; ДиК, 1997. 116 с.

Атлас почв Республики Коми / Под ред. Г.В. Добровольского, А.И. Таскаева, И.В. Забоевой. Сыктывкар, 2010. 365 с.

Ахромейко А.И. Бузулукский бор: Физиологическое обоснование развития сосны в степях. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1950. 264 с.

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

Балбышев И.Н. Сравнительная пожароустойчивость древесных пород таежной зоны // Лесные пожары и борьба с ними. М., 1963. С. 114–126.

Бахтин А.А., Соколов Н.Н. Типы возрастной структуры заболоченных сосняков Архангельской области // Лесн. журн. 2015. № 4. С. 76–86.

Белоногова Т.В. Продуктивность живого напочвенного покрова черничных и брусничных сосняков южной Карелии // Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск, 1974. С. 61–69.

Беляев В.В. Восстановление лесов европейского севера России (Эколого-лесоводственные аспекты). Архангельск: Поморский университет, 2011. 325 с.

Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / Под ред. К.С. Бобковой, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2001. 278 с.

Бирюков В.И. Влияние осадков и температуры воздуха на рост лиственницы сибирской в толщину в условиях Орловской области // Лесн. журн. 1968. № 1. С. 24–27.

Бобкова К.С. Биологическая продуктивность и компоненты баланса углерода в молодняках сосны // Лесоведение. 2005. № 6. С. 30–37.

Бобкова К.С. Биологическая продуктивность некоторых хвойных фитоценозов средней тайги // Комплексные биогеоценотические исследования хвойных лесов европейского Северо-Востока. Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1985. № 73. С. 5–14.

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

Бобрецов А.В., Ануфриев В.М., Братцев А.А. и др. Изменение климата северо-востока европейской части России и его влияние на биоту Северного Предуралья // Влияние изменения климата на экосистемы. М.: Русский университет, 2001. С. 49–55.

Бобрецов А.В., Теплов В.П. Природные условия Печоро-Илычского заповедника // Закономерности полувековой динамики биоты девственной тайги Северного Предуралья. Сыктывкар, 2000. С. 6–21.

Бойченко А.М. Пожары и естественное возобновление сосны на юге северотаежного Зауралья // Научн. тр. Московского лесотехнического института. М., 1972. № 165. С. 15–17.

Бузыкин А.И. Дашковская И.С., Хлебопрос Р.Г. Характеристика динамики радиального прироста древостоев // Лесоведение. 1986. № 6. С. 31–38.

Бузыкин А.И. Сосновые леса и лесовосстановительные процессы бассейна рек Баргузин и Турка: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 1965а. 29 с.

Бузыкин А.И. Сосновые леса Восточного Прибайкалья и возобновление в них // Возобновление в лесах Сибири. Красноярск, 1965б. С. 5–31.

Бузыкин, А.И., Пшеничникова Л.С., Суховольский В.Г. Густота и продуктивность древесных ценозов. Новосибирск, 2002. 152 с.

Бурова Н.В., Феклистов П.А. Антропогенная трансформация пригородных лесов. Архангельск: изд-во Арханг. гос. техн. ун-та, 2007. 264 с.

Ваганов Е.А., Терсков И.А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец. Новосибирск: Наука, 1977. 96 с.

Ваганов Е.А., Качев А.В. Дендроклиматический анализ роста сосны в лесоболотных фитоценозах Томской области // Лесоведение. 1992. № 6. С. 3–10.

Вайс А.А. Связь текущего прироста деревьев с морфологическими и социальными показателями на примере древостоев Восточной Сибири // Научный журнал КубГАУ [Электронный ресурс]. Краснодар: КубГАУ, 2009. №47(3). Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2009/03/pdf/05.pdf>.

Валендик Э.Н., Матвеев П.М., Софронов М.А. Крупные лесные пожары. М., 1979. 196 с.

Валяев В.Н. Возрастная структура сосновых лесов Карелии // Лесоведение. 1968. № 6. С. 36–41.

Вахнина И.Л. Анализ динамики ширины годичных колец сосны обыкновенной в условиях Восточного Забайкалья // Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология, Экология». 2011. № 3. С. 13–17.

Веретенников А.В. Отмирание и регенерация корневой системы *Pinus sylvestris* L. // Ботанический журнал. 1959. Т. 44. № 2. С. 202–209.

Верхоланцева Л.А. Лесная подстилка сосняков лишайниковых и ее значение в возобновлении леса // Труды Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1963. № 12. С. 40–49.

Верхоланцева Л.А. О влажности почв сухих боров // Труды Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1965. № 14. С. 49–56.

Верхунов П.М. Прирост запаса разновозрастных сосняков. Новосибирск: Наука, 1979. 248 с.

Верхунов П.М. Формирование древесного прироста в разновозрастных сосновых древостоях // Процессы лесовосстановления в Сибири. Красноярск, 1974. С. 100–138.

Верхунов П.М. Закономерности строения разновозрастных сосняков. Новосибирск: Наука, 1976. 255 с.

Волков А.Д. Типы леса Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 180 с.

Вомперский С.Э., Иванов А.И. Первичная биологическая продуктивность болотных сосняков // Биогеоценотическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидромелиорацией. М., 1982. С. 94–132.

Воропанов П.В. Метод расчета общей продуктивности насаждений при построении таблиц хода роста. М., 1966. 128 с.

Воропанов П.В. Определение текущего древесного прироста. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1961. 136 с.

Высоцкий К.К. Закономерности строения смешанных древостоев. М.: Гослесбумиздат. 1962. 176 с.

Габеев В.Н. Биологическая продуктивность лесов Приобья. Новосибирск, 1976. 170 с.

Галенко Э.П. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса европейского Севера. Л.: Наука, 1983. 129 с.

Глебов Ф.З. Взаимоотношения леса и болота в таежной зоне. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1988. 184 с.

Глобализация лесного хозяйства / Отв. ред. В.В. Страхов, А.И. Писаренко, В.А. Борисов. М.: ВНИИЦлесресурс, 2001. 400 с.

Горский П.В. Элементы леса и закономерности строения древостоев элементов леса // Учет лесосырьевых ресурсов и устройства лесов. Л.: Наука, 1957. С. 51–56.

Гортинский Г.Б., Евдокимов В.Н., Феклистов П.А., Барзут В.М. Многолетняя динамика прироста хвойных на европейском Севере // Дендрохронология и дендроклиматология. Новосибирск: Наука, 1986. С. 131–134.

Горшков В.В., Ставрова Н.И. Динамика возобновления сосны обыкновенной при восстановлении бореальных сосновых лесов после пожаров // Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 2. С. 62–77.

Горшков В.В. Послепожарное восстановление сосновых лесов европейского Севера: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. СПб., 2001. 35 с.

Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 2010 году» / Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Коми ГУ «ТФИ РК». Сыктывкар, 2011. 116 с.

Григорьев А.А., Моисеев П.А., Нагимов З.Я. Формирование древостоев в высокогорьях Приполярного Урала в условиях современного изменения климата. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2012. 170 с.

Гусев И.И. К вопросу о возрастной структуре ельников Архангельской области // Лесной журнал. 1962. № 2. С. 20–27.

Гусев И.И., Ярославцев С.В. Нормативы полноты и запасов ельников Крайнего Севера // Известия высших учебных заведений – Лесной журнал. 1983. № 5. С. 5–8.

Гусев И.И. Моделирование экосистем. Архангельск: Изд-во Арханг. гос. техн. ун-та, 2002. 112 с.

Гусев И.И. Типы возрастной структуры // Лесной журнал. 1975. № 5. С. 5–11.

Данилов М.Д. Изменение веса и влажности хвои сосны обыкновенной в связи с собственным возрастом и возрастом дерева // Докл. АН СССР. 1948. Т. 59. № 8. С. 375–378.

Дворецкий М.Л. Пособие по вариационной статистике (для лесохозяйственников). М.-Л.: Лесная промышленность, 1971. 104 с.

Дворецкий М.Л. Текущий прирост древесины ствола и древостоя. М.: Лесная промышленность, 1964. 128 с.

Дёгтева С.В. Мелколиственные леса среднего течения р. Илыч // Флора и растительность южной части бассейна реки Печоры. Сыктывкар, 1992. С. 21–33.

Дедеева В.А., Гецен В.Г., Запорожцев И.В. и др. Структура платформенного чехла европейского севера СССР. Л.: Наука, 1982. 200 с.

Динамика лесных сообществ северо-запада России / Сост. В.Т. Ярмишко, И.Ю. Баккал, О.В. Борисова, В.В. Горшков, П.Н. Катьютин, И.В. Лянгузова, Е.А. Мазная, Н.И. Ставрова, М.А. Ярмишко. СПб.: ВВМ, 2009. 276 с.

Дубровский Ю.А. Лесная растительность бассейна р. Илыч в верхнем и среднем течении (в границах Печоро-Илычского заповедника): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 19 с.

Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1977. 55 с.

Дыренков С.А. Некоторые свойства и возрастная динамика рядов распределения числа стволов по ступеням толщины // Вопросы лесоустройства, таксации и экономики лесного хозяйства: Сб. науч. тр. 1973. С. 114–127.

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.

Евдокименко М.Д. Лесозокологические последствия пожаров в светлохвойных лесах Забайкалья // Экология. 2011. № 3. С. 191–196.

Евдокименко М.Д. Пирогенные трансформации сосновых лесов в Забайкалье // Лесоведение. 2008. № 4. С. 20–27.

Ермоленко П.М. Сосновые леса Восточного Саяна и возобновление в них (Иркутская область) // Возобновление в лесах Сибири. Красноярск: Книжное изд-во, 1965. С. 44–87.

Ермоленко П.М. Сосновые леса Восточного Саяна. Красноярск: ИЛИД, 1987. 148 с.

Забоева И.В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми книжное издательство, 1975. 344 с.

Заповедник на Печоре. Сыктывкар, 1963. 120 с.

Земля девственных лесов (Печоро-Ильчский биосферный заповедник) / Под ред. В. Ануфриева. Сыктывкар, 2000. 159 с.

Зябченко С.С. Сосновые леса европейского Севера. Л.: Наука, 1984. 244 с.

Зябченко С.С., Иванчиков А.А. Зональные особенности формирования сосняков черничных Карелии и Кольского полуострова и динамика структуры растительной массы в них // Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск, 1978. С. 30–75.

Зябченко С.С., Гришин А.Б. Фитомасса подроста в спелых сосняках Карелии // Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск, 1974. С. 71–75.

Иванов В.А., Иванова Г.А. Пожары от гроз в лесах Сибири. Новосибирск, 2010. 164.

Иванова Г.А. Зонально-экологические особенности лесных пожаров в сосняках Средней Сибири: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Красноярск, 2005. 40 с.

Иванченков А.А., Зябченко С.С. Биологическая и хозяйственная продуктивность спелых сосняков Карельской АССР и Мурманской области // Биологическая и хозяйственная продуктивность лесных фитоценозов Карелии. – Петрозаводск: Ин-т леса КФ АН СССР, 1977. С. 21–43.

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

Ивашкевич Б.А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесное хозяйство и лесная промышленность. 1929. № 10–12. С. 36–44.

Исаев А.С., Сухих В.И. Аэрокосмический мониторинг лесных ресурсов // Лесоведение. 1986. № 6. С. 11–21.

Исаев А.С., Коровин Г.Н., Сухих В.И., Титов С.П., Уткин А.И., Голуб А.А., Замолотчиков Д.Г., Пряжников А.А. Экологические проблемы поглощения углекислого газа посредством лесовосстановления и лесоразведения в лесах России. М., 1996. 155 с.

История Архангельского лесоустройства / Отв. ред. О.А. Неволин. Архангельск, 2000. 188 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, 1977. 304 с.

Калинин В.И. Возрастное строение листовенничных древостоев Архангельской области // Лесной журнал. 1963. № 4. С. 9–12.

Карпенко А.С. Камско-Печорско-Западноуральские темнохвойные леса // Растительность европейской части СССР. Л.: 1980. С. 96–98.

Кищенко И.Т. Сезонный рост сосны в различных условиях местопроизрастания в связи с температурным режимом воздуха и почвы // Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск, 1987. С. 12–30.

Козленко Г.М. Таксация насаждений по изменениям коэффициентов формы на растущих деревьях // Тр. Брянского лесохозяйственного ин-та. Брянск, 1956. Т. 7. С. 59–67.

Комин Г.Е. Влияние климатических фитоценологических факторов на прирост деревьев в древостоях // Лесоведение. 1973. № 1. С. 74–83.

Комин Г.Е. Влияние пожаров на возрастную структуру и рост северотаежных заболоченных сосняков Зауралья // Типы и динамика лесов Урала и Зауралья. Тр. Института растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1967. С. 207–222.

Комин Г.Е. К вопросу о типах возрастной структуры // Лесной журнал. 1963. № 3. С. 37–42.

Комин Г.Е. К методике дендроклиматических исследований // Лесообразовательные процессы на Урале. Тр. института экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск: Уральский рабочий, 1970. С. 234–241.

Комин Г.Е., Семечкин И.В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.

Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Отв.ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.

Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере // Труды ботанического ин-та им. В.Л. Комарова РАН. Л., 1954. Вып. 9. С. 75–149.

Корчагин А.А. Растительность северной половины Печоро-Ильчского заповедника // Труды Печоро-Ильчского заповедника. М., 1940. Вып. 2. 412 с.

Косов И.В. Устойчивость хвойных пород к воздействию лесных пожаров: автореф. дис. ... канд. с-х. наук. Красноярск, 2006. 22 с.

Кузьмичев В.В. Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.

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

Курбанов Э.А. Бюджет углерода сосновых экосистем Волго-Вятского района. Йошкар-Ола, 2002. 300 с.

Кутявин И.Н. Возобновительный процесс в коренных сосняках предгорий Урала бассейна верхней Печоры // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1(5). С. 1304–1308.

Кутявин И.Н. Строение древостоев и состояние подроста старовозрастных сосняков в предгорьях Урала (бассейн верхней Печоры) // Лесоведение. 2013а. № 1. С. 27–36.

Кутявин И.Н. Возрастная структура древостоев старовозрастных сосняков в верховьях Печоры // Лесной вестник (Вестник Московского ГУЛ). 2013б. № 3. С. 45–51.

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

Кутявин И.Н., Торлопова Н.В. Состояние древостоев и подроста сосновых фитоценозов бассейна верхней и средней Печоры // Лесоведение. 2016. № 4. С. 254–264.

Кутявин И.Н., Торлопова Н.В., Осипов А.Ф., Кузьмина Е.С., Бобкова К.С. Биологическая продуктивность коренного среднетаежного сосняка бруснично-лишайникового (средняя Печора) // Растительные ресурсы. 2016. Вып. 4. С. 484–500.

Лазарев Н.А. Естественное возобновление при концентрированной рубке сосновых лесов в южной части Коми АССР: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Сыктывкар, 1955. 16 с.

Лазарев Н.А. Рубка и возобновление леса на Крайнем Севере. Сыктывкар: Коми книжное издательство, 1957. 40 с.

Ланина Л.Б. Кедр сибирский в Печоро-Илычском заповеднике // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. Сыктывкар, 1963. Вып. 10. С. 88–219.

Ларин В.Б., Паутов Ю.А. Лесовозобновление в Коми АССР // Лесн. хоз.-во. 1980. № 4. С. 38–39.

Левин В.И. Сосняки европейского Севера (строение, рост и таксация древостоев). М.: Лесная промышленность, 1966. 152 с.

Леонтьев А.М. Плодоношение ели сибирской на верхней Печоре // Труды Печоро-Илычского заповедника. М., 1963. Вып. 10. С. 5–87.

Леса Республики Коми / Отв ред. Г.К. Козубов, А.И. Таскаев. М.: ДИК, 1999. 332 с.

Лесная энциклопедия. В 2-х томах. М.: Сов. энциклопедия, 1986. Т. 1. 563 с.; Т. 2. 632 с.

Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми / Отв. ред. Г.К. Козубов, А.И. Таскаев. М.: ДИК, 2000. 512 с.

Лесной фонд России. М., 1999. 649 с.

Лесные экосистемы Енисейского меридиана (исследования по международной геосферно-биосферной программе). Новосибирск: СО РАН, 2002. 356 с.

Лесотаксационный справочник для северо-востока европейской части СССР (нормативные материалы для Архангельской, Вологодской областей и Коми АССР) / Отв. сост. Г.С. Войнов. Архангельск: АИЛ и ЛХ, 1986. 558 с.

Лесотаксационный справочник для северо-востока европейской части Российской Федерации (нормативные материалы для Ненецкого автономного округа, Архангельской, Вологодской областей, Республики Коми) / Отв. сост. Г.С. Войнов, Н.П. Чупров, С.В. Ярославцев. Архангельск: ОАО ИПП «Правда Севера», 2012. 672 с.

Листов А.А. Экологические особенности медленно растущего подроста сосны в северотаежных лишайниковых борах // Вопросы экологии сосняков Севера. Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1971а. № 24. С. 100–113.

Листов А.А. Лишайниковые боры бассейна реки Мезени, экологические особенности возобновления сосны и пути повышения продуктивности древостоев: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1971б. 32 с.

Листов А.А. Об угнетенном росте подроста сосны в северотаежных лишайниковых борах // Лесоведение. 1974. № 2. С.35–43.

Листов А.А. Мероприятия по ускоренному лесовозобновлению в сосняках лишайниковых европейского северо-востока СССР. Архангельск: Изд-во Архангельского обкома КПСС, 1982. 40 с.

Листов А.А. Боры-беломошники. М.: Агропромиздат, 1986. 181 с.

Луганский Н.А., Залесов С.В., Щавровский В.А. Лесоведение. Екатеринбург, 1996. 372 с.

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

Лукина Н.В., Никонов В.В., Райтио Х. Химический состав хвой сосны на Кольском полуострове // Лесоведение. 1994. № 6. С. 10–21.

Лукина Н.В. Запасы фитомассы древостоев сосняков лишайниковых на северном пределе их распространения // Лесоведение. 1996. № 3. С. 28–37.

Лукина Н.В., Никонов В.В. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения. В 2-х частях. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 1996. Ч. 1. 213 с.; Ч. 2. 192 с.

Львов П.Н., Ипатов Л.Ф., Плохов А.А. Лесообразовательные процессы и их регулирование на европейском Севере. М.: Лесная промышленность, 1980. 112 с.

Макаренко А.А. Некоторые закономерности строения молодых и загущенных сосновых древостоев Казахского мелкосопочника // Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала. Красноярск, 1967. С. 53–62.

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 // Сибирский лесной журнал. 2015. № 6. С. 43–53.

Маслаков Е.А. Эколого-ценотические факторы возобновления и формирования (организации) насаждений сосны // Лесообразовательные процессы на Урале. Свердловск, 1984. С. 242–251.

Махатков И.Д. Ретроспективный анализ пирогенной динамики северотаежных сосновых лесов западной Сибири по данным дистанционного зондирования // Вычислительные технологии. 2007. Т. 12. Спецвып. 2. С. 87–96.

Медведева В.М. Фитомасса сосновых заболоченных лесов различного возраста в подзоне средней тайги Карелии // Пути изучения и освоения болот северо-запада европейской части СССР. Л., 1974. С. 99–106.

Мелехов И.С. Влияние пожаров на лес. М.-Л., 1948. 126 с.

Мелехов И.С. Концентрированные рубки и лесовозобновление в бассейне Северной Двины // Тр. АЛТИ. Архангельск, 1949. Т. 13. С. 21–52.

Мелехов И.С. Лесоведение. М., 1999. 398 с.

Мелехов И.С. Лесоведение и лесоводство. М.: Лесная промышленность, 1970. 126 с.

Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИ Химии СПбГУ, 2002. 240 с.

Милованович Д.А. Таблицы объема, сбег и опытные таблицы хода роста условно IV и V бонитетов сосны Печорского края // Лесоведение и лесоводство. 1927. № 4. С. 125–146.

Митропольский А.К. Элементы математической статистики. Л.: Ленгорисполком, 1969. 263 с.

Михайлова Т.А., Калугина О.В. Состояние сосновых древостоев Баргузинской котловины // Лесоведение. 2012. № 1. С. 29–35.

Молчанов А.А., Смирнов В.В. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 95 с.

Молчанов А.А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М., 1971. 257 с.

Молчанов А.А. Формирование годичного кольца и накопление органической массы у деревьев. М., 1970. 129 с.

Морозова Р.М. Биологический круговорот веществ в сосняках брусничных и лишайниковых // Почвы сосновых лесов Карелии. Петрозаводск: Ин-т леса КФ АН СССР, 1978. С. 85–112.

Нагимов З.Я. Закономерности роста и формирования надземной фитомассы сосновых древостоев: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Екатеринбург, 2000. 40 с.

Надуткин В.Д., Модянов А.Н. Наземная фитомасса древесных растений в сосняках зеленомошных // Вопросы экологии сосняков Севера. Сыктывкар, 1972. С. 70–80.

Нат С.Г. Леса и воды Печерского края Вологодской губернии // Лесной журнал. 1915. Вып. 4. С. 531–561.

Неволин О.А. Основы хозяйства в высокопродуктивных сосняках Севера. Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1969. 103 с.

Непомилуева Н.И. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) на европейском северо-востоке СССР. Л.: Наука, 1974. 158 с.

Никонов В.В., Цветков В.Ф. Биологическая продуктивность сосновых молодняков на Кольском полуострове // Лесоведение. 1984. № 3. С. 37–41.

Никонов В.В., Лукина Н.В. Биогеохимические функции лесов на северном пределе распространения. Апатиты: Кольский НЦ РАН, 1994. 315 с.

Обмен веществ и энергии в сосновых лесах европейского Севера / Отв. ред. Н.И. Казимиров. Л.: Наука, 1977. 304 с.

Общесоюзные нормативы для таксации лесов / Под ред. В.В. Загреева, В.И. Сухих, А.З. Швиденко, Н.Н. Гусева, А.Г. Мошкалева. М.: Колос, 1992. 495 с.

Орлов В.Я. Влияние недостатка кислорода в воде на рост корней сосны, ели и березы // Физиология древесных растений. М., 1962. С. 278–280.

Орлов М.М. Лесоустройство. Л., 1927. Т. I. 428 с.

Осипов А.Ф. Динамика содержания органического углерода в заболоченных сосняках средней тайги: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2011. 18 с.

Осипов А.Ф. Биологическая продуктивность сосняков черносфагновых средней тайги // Лесной журнал. 2013. № 1. С. 43–51.

Осипов А.Ф., Бобкова К.С. Динамика плотности и продуктивности средневозрастного древостоя сосняка черничного средней тайги // Растительные ресурсы. 2013. Т. 49. № 2. С. 181–188.

ОСТ 56–108–98. Лесоводство. Термины и определения / [Электронный ресурс] : [утв. приказом рослесхоза от 3 декабря 1998г. № 203]. Режим доступа: <http://zakon.law7.ru/legal2/se10/pravo10959/index.htm>.

ОСТ 56-69-83. Пробные площади лесоустроительные. Метод закладки. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1983. 60 с.

Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. М.: Росгидромет, 2008. 28 с.

Патов А.И. Сезонная динамика радиального роста стволов сосны, ели и березы в подзоне средней тайги // Биогеоценотические исследования хвойных фитоценозов на Севере / Тр. Коми фил. АН СССР, № 59. Сыктывкар, 1983. С. 9–13.

Патов А.И. Сезонная динамика роста надземных органов сосны и ели // Комплексные биогеоценотические исследования хвойных лесов европейского Северо-востока / Тр. Коми фил. АН СССР, № 73. Сыктывкар, 1985. С. 15–25.

Пахучий В.В. Девственные леса Северного Приуралья. СПб.: Наука, 1999. 136 с.

Пахучий В.В. Динамика радиального прироста сосновых древостоев осушенного болота // Лесной журнал. 1978. № 1. С. 15–39.

Побединский А.В. Изучение лесовосстановительных процессов. Красноярск, 1962. 53 с.

Побединский А.В. Сосновые леса Средней Сибири и Забайкалья. М.: Наука, 1965. 268 с.

Побединский А.В. Изучение лесовосстановительных процессов. М.: Наука, 1966. 64 с.

Побединский А.В. Рубки и возобновление в таежных лесах СССР. М.: Лесная промышленность, 1973. 300 с.

Поздняков Л.К. Некоторые закономерности в изменении строения древостоя // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. 1955. Вып. 5. С. 74–83.

Почвы и почвенный покров Печоро-Ильчского Заповедника (Северный Урал) / Отв. ред. С.В. Дегтева, Е.М. Лаптева. Сыктывкар, 2013. 328 с.

Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 189 с.

Программа и методика биогеоценотических исследований / Под ред. Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1974. 403 с.

Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / Отв. ред. Г.А. Заварзин. М.: Наука, 2007. 315 с.

Пьявченко Н.И. О взаимовлиянии материнского древостоя и подроста в сосняке кустарничково-сфагновом // Тр. МИОП. 1960. № 3. С. 213–203.

Растительность европейской части СССР / Под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. 426 с.

Репневский В.В. Естественное возобновление сосны в различных типах вырубок // Леса Кольского полуострова и их возобновление. М.: АН СССР, 1961. С. 137–176.

Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.-Л., 1965. 253 с.

Рождественский С.Г., Ильина Н.А., Гульбе Я.И. и др. Оценка пригодности регрессионных уравнений разного вида для аппроксимации фитомассы и годичной продукции древостоев // Стабильность и продуктивность лесных экосистем. Тартау, 1985. С. 113–115.

Рожков А.А. Оценка устойчивости и состояния лесов // Лесоведение. 2003. № 1. С. 66–72.

Русанова Г.В., Слобода А.В. Биологическая продуктивность сосняка лишайникового среднетаежной подзоны Коми АССР // Ботанический журнал. 1974. Т. 59. № 12. С. 1827–1833.

Руссков В.Г. Особенности роста в высоту сосны обыкновенной в восточной Сибири // Лесной журнал. 2008. № 3. С. 34–39.

Рысин Л.П., Савельева Л.И. Сосновые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 289 с.

Самбук В.Ф. Печорские леса // Труды Ботанического музея АН СССР. Л., 1932. Вып. 24. С. 63–250.

Санников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 264 с.

Санников С.Н., Санникова Н.С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М.: Наука, 1985. 152 с.

Санников С.Н. Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье // Горение и пожары в лесу. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1973. С. 236–277.

Свалов Н.Н., Свалов С.Н. О динамике рядов распределения диаметров стволов в одновозрастных сосняках // Лесоведение. 1973. № 5. С. 58–62.

Свалов Н.Н. Непрерывное лесоиспользование в неосвоенных лесах // Лесной журнал. 1961. № 12. С. 27–31.

Семенов Б.А., Цветков В.Ф., Чибисов Г.А., Елизаров Ф.П. Притундровые леса европейской части России (природа и ведение хозяйства). Архангельск: ООО «Пресс А», 1998. 334 с.

Семечкин И.В. Динамика возрастной структуры древостоев и методы ее изучения // Вопросы лесоведения: Сб. науч. тр. СО АН СССР. Красноярск, 1970. Т. 1. С. 422–445.

Семечкин И.В. Строение разновозрастных кедровых древостоев и особенности их таксации // Материалы по изучению ле-

сов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск: Кн. изд-во, 1963. С. 217–224.

Семечкина М.Г. Структура фитомассы сосняков // Новосибирск: Наука, 1978. 165 с.

Серебрянников П.П. О типах насаждений и их значении в Северном лесном хозяйстве // Лесной журнал. 1912. № 6–7. 40 с. [<http://www.booksite.ru/fulltext/nasaj/text.pdf>].

Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А. и др. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике // Лесоведение. 2011. № 6. С. 67–78.

Соколов Н.Н., Левин В.И. К вопросу о строении и росте чистых модальных древостоев сосны // Лесной журнал. 1965. № 2. С. 28–30.

Соколов Н.Н. Строение и рост чистых сосновых модальных древостоев Архангельской области и организация хозяйства в них: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Минск, 1970. 23 с.

Соловьев В.М. Естественные-научные основы изучения и формирования древостоев лесных экосистем. Екатеринбург, 2008. 342 с.

Справочник по климату СССР. Часть II. Температура воздуха и почвы. Вып. I. Архангельская и Вологодская области, Карельская и Коми АССР. Л.: Гидрометеиздат, 1965. 340 с.

Справочник по климату СССР. Часть IV. Влажность воздуха, осадки, снежный покров. Вып. I. Архангельская и Вологодская области, Карельская и Коми АССР. Л.: Гидрометеиздат, 1968. 342 с.

Стороженко В.Г. Эволюционные принципы поведения дерево-разрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Тула: Гриф и К, 2014. 184 с.

Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К, 2007. 192 с.

Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М., 1964. С. 5–49.

Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.

Сухих В.И. Комплексный ресурсный и экологический мониторинг лесов // Лесное хозяйство. 1995. № 1. С. 5–7.

Суховольский В.Г., Иванова Ю.Д. Оценка чистой первичной продукции лесных насаждений с использованием модели распределения фитомассы по фракциям // Лесоведение. 2013. С. 20–28.

Тарашкевич А.И. К вопросу о строении насаждений // Лесное хозяйство, лесопромышленность и топливо. 1924. № 9. С. 38–42.

Тарашкевич А.И. Опыт применения таксационного метода к изучению вопроса о влиянии пожаров на рост сосны // Лесное хозяйство, лесная промышленность и топливо. 1923. № 2–3. С. 29–34.

Тарханов С.Н. Формы внутрипопуляционной изменчивости хвойных в условиях атмосферного загрязнения (на примере Северо-Двинского бассейна). Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2010. 232 с.

Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. Л.: Гослесбумиздат, 1939. 746 с.

Торлопова Н.В., Ильчуков С.В. Сосновые леса европейского Северо-Востока: структура, состояние, флористический комплекс. Екатеринбург, 2007. 191 с.

Третьяков Н.В. Закон единства в строении древостоев насаждений. М.-Л., 1927. 114 с.

Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. М.-Л., 1952. 854 с.

Третьяков С.В. Динамика формирования и продуктивность смешанных сосновых древостоев средней подзоны тайги европейского севера России: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Архангельск, 2011. 43 с.

Тужилкина В.В. Фотосинтетическая активность сосны и ели в условиях средней подзоны тайги Коми АССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1984. 19 с.

Тюрин А.В. Нормальная производительность лесонасаждений сосны, березы, осины и ели. М.-Л., 1931. 189 с.

Тюрин А.В. Основы вариационной статистики в применении к лесоводству. М.-Л., 1961. 103 с.

Тюрин А.В. Основы хозяйства в сосновых лесах. М.-Л.: Новая деревня, 1925. 144 с.

Углерод в лесных и болотных экосистемах особо охраняемых природных территорий Республики Коми / Отв. ред. К.С. Бобкова, С.В. Загирова. Сыктывкар, 2014. 202 с.

Углицких А. Падение бонитета сосновых насаждений после пожаров // Лесной журнал. 1915. Вып. 6–7. С. 1051–1053.

Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка: перевод с английского. М.: Мир, 1984. 512 с.

Усольцев В.А. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск: Наука, 19886. 253 с.

Усольцев В.А., Нагимов З.Я. Методы таксации фитомассы древостоев. Свердловск: УЛТИ, 1988а. 46 с.

Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2001. 707 с.

Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2002. 762 с.

Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: предельная продуктивность и география. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2003. 406 с.

Усольцев В.А., Залесов С.В. Депонирование углерода в насаждениях некоторых экотонных и на лесопокрытых площадях Уральского федерального округа. Екатеринбург: УГЛТУ, 2005а. 223 с.

Усольцев В.А., Залесов С.В. Методы определения биологической продуктивности насаждений. Екатеринбург: УГЛТУ, 2005б. 147 с.

Усольцев В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2010. 575 с.

Усольцев В.А., Воробейчик Е.Л., Бергман И.Е. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения. Екатеринбург: УГЛТУ, 2012. 366 с.

Уткин А.И. Биологическая продуктивность лесов // Лесоведение и лесоводство. М.: Наука, 1975. Т. 1. С. 9–190.

Феклистов П.А., Клевцов Д.Н., Кунников Ф.А., Хабарова Е.П., Амосова И.Б. Динамика продуктивности сосновых древостоев разного происхождения // Лесной журнал. 2015. № 4. С. 55–60.

Феклистов П.А., Евдокимов В.Н., Барзут В.М. Биологические и экологические особенности роста сосны в северной подзоне Европейской тайги. Архангельск, 1997. 140 с.

Феклистов П.А. О точности учета радиального годичного прироста древостоя в разных типах леса // Лесной журнал. 1978. № 2. С. 23–27.

Феклистов П.А. Экологические закономерности роста северо-таежных сосняков как теоретическая основа повышения их продуктивности и рационального использования: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Екатеринбург, 1997. 40 с.

Фильрозе Е.М., Шмелькова Т.М. Динамика роста деревьев и некоторые приемы ее математического описания // Экология. 1971. № 4. С. 15–25.

Фильрозе Е.М. К методике исследования динамики роста // Лесоведение. 1967. № 2. С. 74–80.

Цветков В.Ф. К характеристике сосновых молодняков на Кольском полуострове // Рубки восстановления леса на Севере. Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1968. С. 198–204.

Цветков В.Ф., Семенов Б.А. Сосняки Крайнего Севера. М.: Агропромиздат, 1985. 116 с.

Цветков В.Ф. Лесовозобновление: природа, закономерности, оценка, прогноз. Архангельск: АГТУ, 2008. 380 с.

Цветков В.Ф. Сосняки Кольской лесорастительной области и ведение хозяйства в них. Архангельск, 2002. 380 с.

Цветков В.Ф., Цветков И.В. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск: Изд-во Архангельского гос. техн. ун-та, 2003. 354 с.

Цветков П.А. Пиропитность лиственницы Гмелина с позиции жизненных стратегий // Экология. 2004. № 4. С. 259–265.

Шавнин С.А., Веселкин Д.В., Воробейчик Е.Л., Галако В.А., Власнеко В.Э. Факторы трансформации сосновых насаждений в районе города Екатеринбурга // Лесоведение. 2015. С. 346–355.

Шавнин А.Г. Таксация насаждений по типам строения древостоев. Свердловск: УЛТИ, 1990. 104 с.

Шанин С.С. Строение сосновых и лиственничных древостоев Сибири. М.: Лесная промышленность, 1965. 108 с.

Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазепа В.С., Наурызбаев М.М., Хантемиров Р.М. Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск: Изд-во Красноярского гос. ун-та, 2000. 80 с.

Шиятов С.Г. Дендрохронология, её принципы и методы // Записки Свердловского отделения Всесоюзного ботанического общества. Свердловск, 1972. Вып. 6. С. 53–81.

Щербаков И.П., Забелин О.Ф., Карпель Б.А. Лесные пожары в Якутии и их влияние на природу леса. Новосибирск: Наука, 1979. 226 с.

Эйтинген Г.Р. Избранные труды. М.: Сельхозиздат, 1962. 500 с.

Экология Республики Коми и восточной части Ненецкого автономного округа / Под ред. Н.Г. Обермана, А.И. Таскаева, В.М. Макова. Сыктывкар: Пролог Плюс, 2004. 256 с.

Эколого-биологические основы продуктивности таежных лесов европейского Севера / Отв. ред. А.В. Веретенников. Л.: Наука, 1981. 232 с.

Эколого-физиологические основы продуктивности сосновых лесов европейского Северо-Востока / Под ред. К.С. Бобковой. Сыктывкар, 1993. 176 с.

Юдин Ю.П. Темнохвойные леса / Производительные силы Коми АССР. М.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 3. Ч. 1. С. 42–125.

Яблоков А.В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.

Яблоков А.С. Культура лиственницы и уход за насаждениями. М.: Гослестехиздат, 1934. 128 с.

Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на европейском Севере. СПб.: Изд-во НИИ химии СПбГУ, 1997. 210 с.

Egren J., Isaksson L., Zackrisson O. Natural age and size structure of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* on a mire in the inland part of northern Sweden // *Holarctic Ecol.* 1983. N. 6. P. 228–237.

Egren J., Zackrisson O. Age Size Structure of *Pinus sylvestris* Population on Mires in Central and Northern Sweden // *Journal of Ecology.* 1990. N. 78. P. 1049–1062.

Albrektson A. Relation between tree biomass fraction and conventional silvicultural measurements // *Ecological Bulletins.* 1980. N. 32. P. 315–327.

Angelstam P.K. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes // *Journal Vegetation Science.* 1998. Vol. 9. P. 593–602.

Bebber D.P., Cole W.G., Thomas S.C., [et al.] Effects of retention harvest on structure of old-growth *Pinus strobes* L. stands in Ontario // *Forest Ecology and Management.* 2005. Vol. 205. P. 91–103

Briffa K.R., Jones P.D., Vogel R.B. [et al.] European tree-rings and climate in the 16th century // *Climatic Change.* 1999. Vol. 43. P. 151–168.

Carbon Storage in Forests and Peatlands of Russia. Radnor, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, 1998. 137 p.

Drobyshev I., Niklasson M., Angelstam P. Contrasting tree-ring data with fire record in a pine-dominated landscape in the Komi Republic (Eastern European Russia): recovering a common climate signal // *Silva Fennica.* 2004. N. 38(1). P. 43–53.

Drobyshev I., Bergeron Y., Linderholm H.W., Granstrom A., Niklasson M. A 700-year record of large fire years in northern Scandinavia shows large variability and increased frequency during the 1800 s // *Jor. of quaternary science.* 2015. N. 30(3). P. 211–221. doi: 10.1002/jqs.2765

Drobyshev I., Bergeron Y., Vernal A., Moberg A., Ali A.A., Niklasson M. Atlantic SSTs control regime shifts in forest fire activity of Northern Scandinavia // *Scientific reports.* 2016 doi: 10.1038/srep22532.

Engelmark O., Kullman L., Bergeron Y. Fire and age structure of Scots pine and Norway spruce in northern Sweden during the past 700 years // *New Phytol.* 1994. Vol. 126. P. 163–168.

Engelmark O. Early post-fire tree regeneration in a picea *vaccinium* forests in Northern Sweden // *Journal Vegetation Science.* 1993. Vol. 4. P. 791–794.

Engelmark O. Successional trends 219 years after fire in on old *Pinus sylvestris* stands in northern Sweden // *Journal Veget. Sci.* 1998. Vol. 9. P. 583–592.

Esper J., Shiyatov S. G., Mazepa V. S. [et al.] Temperature-sensitive Tien Shan tree ring chronologies show multi-centennial growth trends // *Climate Dynamics.* 2003. Vol. 21, N. 7–8. P. 699–706.

Flury P. Material-Ertragstafel fuer die Fichte des Huegellandes. 1907. 75 p.

Fritts H.C. *Tree Rings and Climate.* London, New York, San Francisko: 1976. 567 p.

Garet J., Raulier F., Pothier D., Cumming S.G. Forest age class structures as indicators of sustainability in boreal forest: Are we measuring them correctly? // *Ecological Indicators.* 2012. N. 23. P. 202–210.

Harting R. Wachstumsuntersuchungen an Fichten // *Forstl. naturwiss. Zeitschr.* 1886. H.1,H.2.

Helmisaari B.-S., Makkonen K., Kellomäki S., Valtonen E., Mälkönen E. Below- and aboveground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland // *Forest ecology and management.* 2002. Vol. 165. N. 1-3. P. 317–326.

Helmisaari H.S., Makkonen K., Kellomäki S. [et. al.]. Below- and aboveground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland // *Forest Ecol. Management.* 2002. Vol. 165, N. 1–3. P. 317–326.

Hunt S., Gordon A., Morris D. Carbon stocks in managed conifer forests in northern Ontario // *Silva Fennica.* 2010. Vol. 44. N. 5. P. 563–582.

Kolari P., Rannik J., Rannik Ü. Carbon balance of different aged Scots pine forests in Southern Finland // *Global Change Biology.* 2004. Vol. 10. P. 1106–1119.

Kuuluvainen T., Ruovinen S. Post-fire understorey vegetation in boreal *Pinus sylvestris* forest sites with different fire histories. // *J. Veg. Sci.* N. 11. 2000. P. 801–812.

Kuuluvainen T. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forest in Finland: a review // *Ann. Zool. Fennici.* 1994. Vol. 31. P. 35–51.

Kuuluvainen T., Rouvinen S. Post-fire understory regeneration in a boreal *Pinus sylvestris* forest site with different fire histories // *Journal Vegetation Sci.* 2000. Vol. 11. P. 801–812.

Kuuluvainen T., Mäki J., Karjalainen L., Lehtonen H. Tree Age Distributions in Old-Growth Forest Sites in Vienansalo Wilderness, Eastern Fennoscandia // *Silva Fennica.* 2002. N. 36(1) P. 169–184.

Lähde E., Laiho O., Norokorpi Y., Saksa T. Structure and yield of all-sized and even-sized Scots pine-dominated stands // *Annales des Sciences Forestieres*. 1994. N. 51. P. 111–120.

Lilja S., Kuuluvainen T. Structure of Old *Pinus sylvestris* Dominated Forest Stands along a Geographic and Human Impact Gradient in Mid-Boreal Fennoscandia // *Silva Fennica*. 2005. №39(3). P. 407–428.

Linder P., Elfving B., Zackrisson O. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Swiden // *Forest Ecology and Management*. 1997. Vol. 93. P. 17–33.

Linderholm H. W. Climatic Influence on Scots Pine Growth on Dry and Wet Soils in the Central Scandinavian Mountains, Interpreted from Tree-Ring Widths // *Silva Fennica*. 2001. N. 35(4). P. 415–424.

Mälkönen E. Annual primary production and nutrient cycle in some Scots pine stands // *Communications instituti forestalis Fenniae*. 1974. Vol. 84. N. 5. P. 1–87.

Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forest. Hamburg; Germany, 2010. 49 p.

Muukkonen P., Mäkipää R., Laiho R., Minkkinen K., Vasander H., Finér L. Relationship between biomass and percentage cover in understorey vegetation of boreal coniferous forests // *Silva Fennica*. 2006. V. 40. N. 5. P. 231–245.

Persson T., One H., Harrison A.F. [et al.] Experimental site in the NIPHYS/CANIF project // *Carbon and nutrient cycling in European forest ecosystems*. Ed. Schulze E.-D. (Ecological Studies. Vol. 142). Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag, 2000. P. 14–46.

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. Vol. 40. N. 4. P. 673–685.

Rinn F. Tsap version 3.5. Reference Manual. Computer program for tree-ring analysis and presentation. Helenberg, Germany, Frank Rinn, 1996. 264 p.

Sachs J. *Lehrbuch der Botanik*, 3 Aufl., W. Engelmann. Leipzig, 1873. 928 S.

Schweingruber F.H., Briffa K.R., Jones P.D. Yearly maps of summer temperatures in Western Europe from A.D. 1750 to 1975 and Western North America from 1600 to 1982 // *Vegetatio*. 1991. Vol. 92. P. 5–71.

Shanin V., Komarov A., Mäkipää R. Tree species composition affects productivity and carbon dynamics of different site types in boreal forests // *European Journal Forest Research*. 2014. Vol. 133. P. 273–286.

Steijlen I., Zackrisson O. Long-term regeneration dynamics and successional trends in a northern Swedish coniferous forest stand // Canadian Journal of Botany. 1987. N. 65: P 839–848.

Stinson G., Kurz W.A., Smyth C.E., Neilson E.T., Dymond C.C., Metsaranta J.M., Boisvenue C., Rampley G.J., Li Q., Wite T.M., Blain D. An inventory-based analysis of Canada's managed forest carbon dynamics, 1990 to 2008 // Global Change Biology. 2011. Vol. 17. P. 2227–2244.

Vanninen P., Ylitalo H., Sievänen R., Mäkelä A. Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Trees, 1996. Vol. 10. P. 231–238.

Vanninen P., Ylitalo H., Sievänen R., Mäkelä A. Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Trees. 1996. Vol. 10. P. 231–238.

Wallenius T. Forest Age Distribution and Traces of Past Fires in a natural Boreal Landscape Dominated by *Picea abies* // Silva Fennica. 2002. N. 36(1) P. 201–211.

Wang Y., Kellomäki S., Zha T.S., Peltola H. Component carbon fluxes and their contribution to ecosystem carbon exchange in a pine forest: an assessment based on eddy covariance measurements and an integrated model // Tree Physiology. 2004. Vol. 24. P. 19–34.

Zackrisson O. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forests. Oikos. 1977. Vol. 29. P. 22–32.

Характеристика модельных деревьев в сосняках

Тип леса (№ ППП)	№ модель- ного дерева, порода	Возраст, лет	Диаметр, см	Высота, м	Объем, м ³	Масса по фракциям, кг*					Итого надземной массы	
						Древесина стволовая	Кора стволовая	Хвоя (листья)	Ветви живые	Ветви сухие		
Черничный свежий (ППП 4)	1С	330	44.9	27.0	2.095							
	2С	179	22.7	23.8	0.504							
	3С	175	24.9	22.8	0.587							
Тот же (ППП 10)	1С	162	19	19.7	0.392	286.0	29.2	13.3	24.8	3.0	356.3	
						174.0	15.0	6.8	12.4	2.3	210.6	
	2С	164	25.9	19.2	0.569	364.4	41.8	12.4	32.6	6.2	457.4	
						205.0	20.0	6.4	16.7	4.6	252.7	
	3С	159	13.8	19.4	0.162	116.5	16.5	1.9	4.5	1.1	140.5	
4С						81.5	10.4	1.2	2.8	0.8	96.7	
	4С	129	8.1	12.8	0.036	12.0	1.6	2.0	3.4	0.02	19.0	
5С						7.3	0.7	1.1	1.9	0.0	11.0	
	5С	163	17.5	20.0	0.281	206.5	25.9	6.1	16.4	1.5	256.4	
Брусничный (ППП 12)	1С	161	21.1	19.8	0.474	120.4	11.8	2.8	5.8	1.1	141.9	
	2С	164	18.5	18.5	0.381							
	3С	165	26.3	22.2	0.656							
Лишайниковый (ППП 5)	1С	185	25.3	18.5	0.459							
	2С	205	30.7	19.5	0.714							
	3С	197	19.5	17.7	0.300							
Лишайниковый (ППП 11)	1С	195	20.5	15.7	0.305	272.0	26.3	14.3	39.4	1.3	353.3	
						142.0	11.7	7.0	21.4	1.2	183.4	
	2С	209	26.6	16.8	0.508	391.8	26.9	20.4	95.8	2.5	537.4	
						243.9	14.4	9.7	50.9	2.1	321.0	
	3С	73	20.3	18.5	0.290	231.8	21.1	23.5	65.6	7.4	349.4	
4С						115.1	9.4	11.6	32.8	5.6	174.5	
	4С	47	9.8	11.5	0.047	43.7	5.7	7.2	9.2	1.1	66.9	
						21.6	2.0	3.3	4.7	0.8	32.3	
5С	48	5.7	7.8	0.120	10.9	2.3	1.7	2.3	0.2	17.4		
						4.8	1.0	0.7	0.9	0.1	7.5	

Тип леса (№ ППП)	№ модель- ного дерева, порода	Возраст, лет	Диаметр, см	Высота, м	Объем, м ³	Масса по фракциям, кг*					Итого надежной массы
						Древесина стволовая	Кора стволовая	Хвоя (листья)	Ветви живые	Ветви сухие	
Бруснично- лишайниковый (ППП 9А)	1С	102	14.1	12.7	0.085	76.4 36.6	8.7 4.1	11.1 4.9	18.0 8.6	1.2 1.0	76.4 35.6
	2С	81	7.9	9.0	0.017	18.3 8.3	3.2 1.3	3.0 1.4	2.9 1.4	0.4 0.3	18.3 8.3
	3С	375	36.4	15.8	1.022	672.8 341.9	39.4 26.0	11.3 7.0	78.4 61.0	29.9 27.0	672.8 341.9
	4С	155	24.9	16.1	0.350	274.3 167.2	38.3 20.2	9.9 6.7	48.8 34.2	3.8 2.9	274.3 167.2
	5С	131	18.0	16.4	0.246	165.2 95.8	19.3 14.4	5.9 2.5	11.5 6.2	4.2 3.7	165.2 95.8
Лишайниковый каменистый (ППП 3)	1С	249	27.5	14.9	0.530						
	2С	245	29.6	9.3	0.481						
	3С	132	27.6	14.5	0.432						
Багульниковый (ППП 6)	1С	264	16.5	10.6	0.151						
	2С	223	24.1	13.5	0.329						
	3С	196	14.6	9.1	0.075						
Морошково- сфагновый (ППП 8)	1С	142	13.1	10	0.085						
	2С	207	17.4	11.1	0.155						
	3С	133	10.3	9.3	0.052						
Чернично- сфагновый (ППП 9)	1С	126	13.3	10.2	0.085	68.4 36.6	9.6 4.9	5.2 4.1	14.3 7.9	3.3 2.3	100.8 54.9
	2С	127	11.1	10	0.058	53.4 27.2	9.9 4.3	5.2 1.9	8.9 2.6	1.3 0.9	78.7 36.9
	3С	117	19.97	12.8	0.241	199.1 102.6	23.5 11.2	18.7 9.5	59.7 28.2	15.4 10.7	316.4 162.3
Е	4С	73	7.8	7.1	0.018	14.8 7.1	3.2 1.2	1.5 0.8	1.4 0.9	1.5 1.1	22.4 11.1
	5С	119	16.2	11.9	0.133	133.0 54.1	13.9 6.5	7.8 2.7	18.8 4.3	8.2 5.8	181.7 73.3
	Б	86	8	7.6	0.0084	15.6 9.0	3.8 2.1	6.3 3.2	4.3 2.2	-	30.0 16.5
						8.5 4.6	2.6 1.4	0.8 0.3	1.7 0.9	0.3 0.2	13.9 7.4

Примечание: * в числителе – масса фракции в сыром состоянии, в знаменателе – абсолютно сухой вес фракции, про-
черк – данные отсутствуют; 1С, 2С, 3С – номер модельного дерева сосны, Е – ели, Б – березы.

Ход роста по высоте деревьев сосны (м), диаметру (см) и объему (м³)

Возраст, лет	Тип леса														
	Черничный			Брусничный			Лишайниковый			Сфагновый			Лишайниковый каменный		
	Диаметр	Высота	Объем	Диаметр	Высота	Объем	Диаметр	Высота	Объем	Диаметр	Высота	Объем	Диаметр	Высота	Объем
10	1.7	2.3	0.030	2.2	2.7	0.004	2.3	2.4	0.011	—	0.7	—	—	0.34	0.010
20	3.3	4.4	0.053	4.2	5.0	0.018	4.3	4.5	0.022	0.9	1.5	—	—	0.8	0.020
30	4.9	6.4	0.070	6.1	7.2	0.041	6.0	6.4	0.032	1.6	2.3	—	—	3.9	0.030
40	6.5	8.2	0.084	7.8	9.0	0.074	7.6	8.0	0.043	2.5	3.1	—	—	6.7	0.041
50	8.1	10.0	0.095	9.4	10.7	0.115	8.9	9.4	0.055	3.5	3.9	0.003	9.1	6.50	0.051
60	9.6	11.5	0.106	10.9	12.1	0.164	10.2	10.6	0.067	4.5	4.7	0.008	11.2	7.57	0.051
70	11.1	13.0	0.118	12.3	13.4	0.222	11.2	11.6	0.081	5.7	5.6	0.014	13.1	8.49	0.062
80	12.5	14.3	0.132	13.6	14.4	0.288	12.2	12.4	0.096	6.8	6.4	0.022	14.6	9.28	0.073
90	14.0	15.5	0.149	14.9	15.3	0.361	13.1	13.1	0.112	8.0	7.2	0.030	16.0	9.94	0.085
100	15.4	16.7	0.170	16.1	16.1	0.442	13.9	13.8	0.130	9.2	8.0	0.040	17.2	10.52	0.097
110	16.8	17.7	0.204	17.3	16.8	0.530	14.7	14.3	0.150	10.4	8.8	0.050	18.2	11.01	0.109
120	18.2	18.6	0.253	18.5	17.3	0.624	15.4	14.8	0.172	11.6	9.6	0.061	19.1	11.44	0.122
130	19.6	19.4	0.307	19.7	17.8	0.725	16.2	15.2	0.197	12.7	10.3	0.073	19.8	11.82	0.136
140	21.0	20.2	0.365	21.0	18.2	0.832	17.0	15.7	0.225	13.8	11.0	0.085	20.6	12.18	0.151
150	22.4	20.9	0.428	22.3	18.5	0.944	17.8	16.1	0.255	14.8	11.7	0.098	21.2	12.53	0.166
160	23.8	21.5	0.494	23.7	18.9	1.062	18.8	16.6	0.289	15.8	12.3	0.110	21.9	12.89	0.182
170	25.1	22.0	0.565	—	—	—	19.8	17.2	0.326	16.7	12.8	0.123	22.6	13.28	0.199
180	26.5	22.5	0.639	—	—	—	21.0	17.9	0.366	17.5	13.3	0.135	23.3	13.72	0.217
190	27.9	22.9	0.718	—	—	—	22.3	18.6	0.411	18.3	13.7	0.148	24.1	14.21	0.236
200	29.3	23.3	0.800	—	—	—	23.8	19.5	0.460	19.1	14.1	0.160	25.0	14.80	0.256
210	30.6	23.6	0.886	—	—	—	25.5	20.6	0.513	19.8	14.3	0.172	26.1	15.48	0.277
220	32.0	24.0	0.975	—	—	—	—	—	—	20.4	14.5	0.183	27.3	16.28	0.299
230	33.5	24.2	1.068	—	—	—	—	—	—	21.0	14.6	0.194	28.7	17.21	0.323
240	34.9	24.5	1.164	—	—	—	—	—	—	21.7	14.6	0.204	30.4	18.30	0.347
250	36.3	24.8	1.263	—	—	—	—	—	—	22.3	14.6	0.213	—	—	—



Рис. 2. Сосняк бруснично-лишайниковый (ППП 5).



Рис. 3. Сосняк бруснично-лишайниковый (ППП 9А) с четырьмя поколениями деревьев сосны. Хорошо выделяются сосны старшего и молодого поколений.



Рис. 4. 80-летний сосняк бруснично-лишайниковый, сформированный на месте пожара (ППП 18).



Рис. 5. Реликтовый сосняк зеленомошно-лишайниковый каменистый (ППП 2).



Рис. 6. Угнетенный подрост кедра в сосняке зеленомошно-лишайниковом каменистом.



Рис. 7. Верхняя граница распространения сосняка лишайникового каменистого (ППП 3). В предгольцовой зоне начинает доминировать кедр.



Рис. 8. Напочвенный покров сосняка лишайникового каменистого.



Рис. 9. Сосняк зеленомошно-лишайниковый (ППП 7).



Рис. 10. Плодоношение подростка сосны в сосняке брусничном (ППП 1).



Рис. 11. 180-летний сосняк брусничный (ППП 12).



Рис. 12. Старовозрастный сосняк черничный свежий (ППП 4). Возраст отдельных особей сосны превышает 400 лет.



Рис. 13. Сухостой деревьев сосны первого поколения в сосняке черничном (ППП 10).



Рис. 14. Возобновление сосны и кедра под пологом сосняка багульникового (ППП 6).



Рис. 15. Возобновление сосны и ели на микроповышениях в сосняке мошково-сфагновом (ППП 8).



Рис. 16. Коренной сосняк чернично-сфагновый (ППП 9).



Рис. 17. Сосняк бруснично-лишайниковый, пройденный пожаром высокой интенсивности (ППП 14).



Рис. 18. Возобновление подроста сосны после ветровала (ППП 16).



Рис. 19. Подготовка углового столба (ППП 9).



Рис. 20. Спили модельных деревьев сосны в сосняке лишайниковом с пожарными подсушинами. Вверху спил дерева, росшего без угнетения, годичные кольца хорошо видны. Внизу спил дерева с явно замедленным ростом и плохо различимыми годичными кольцами.



Рис. 21. Раскряжевка модельного дерева сосны на секции в сосняке бруснично-лишайниковом.



Сосняк лишайниковый (ППП 16).



Возобновление кедр после пожара в сосняке брусничном.



Николай Васильевич Кутявин – инженер лесного хозяйства. Закладка
ППП 10.

Научное издание

И.Н. Кутявин

СОСНОВЫЕ ЛЕСА СЕВЕРНОГО ПРИУРАЛЬЯ:
СТРОЕНИЕ, РОСТ, ПРОДУКТИВНОСТЬ

*Рекомендовано к изданию Ученым советом
Института биологии Коми НЦ УрО РАН*

Оригинал-макет и корректура – Е.А. Волкова