

УДК 630*187:582.475.1:630*432:630*228(470.13-924.82)

РАЗМЕРНАЯ, ВОЗРАСТНАЯ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЕВ ПОСТПИРОГЕННЫХ СРЕДНЕТАЕЖНЫХ СОСНЯКОВ НА АВТОМОРФНЫХ ПОЧВАХ (НА ПРИМЕРЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ)

А. В. Манов, И. Н. Кутявин

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

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

Поступила в редакцию 07.08.2019 г.

Исследовано распределение по величине диаметра и высоте особей древесных растений коренных монодоминантных среднетаежных сосновых сообществ брусничного, бруснично-лишайникового и зеленомошного типов с давностью последнего пожара от 5 до 130 лет. Показана высокая лабильность морфометрических признаков деревьев древостоя и подроста. Выявлены типы возрастной и вертикальной структуры древостоев. Под действием пирогенного фактора формируются как ступенчато-разновозрастные, так и условно-разновозрастные древостои. Они имеют «регулярное по верху», «регулярное по низу» и «симметричное» строение по вертикали. На основе анализа точечных процессов с помощью парной корреляционной функции интерпретировалась горизонтальная структура древостоев и подроста. Установлен случайный характер размещения деревьев древесного яруса на площади. Но в древостоях с деревьями молодого поколения наблюдается их слабое агрегирование на расстоянии 2–6 м. Подрост и особенно самосев характеризуются групповым размещением на расстоянии до 1–2 м. Неоднозначным является направление смещения проекций центров крон деревьев относительно оснований их стволов. Лишь в сосняке брусничном, характеризующемся разреженностью, солидным возрастом и крупными размерами деревьев, отмечается смещение кронового пространства в сторону максимального солнечного излучения. В остальных типах сосняков какая-либо односторонняя направленность развития крон деревьев не выявлена. Позиция центров крон деревьев на площади показывает такое же пространственное размещение, что и основания стволов. В фитоценозах с деревьями молодого поколения проявляется эффект «сближения» крон за счет наклона их тонких и вытянутых стволов под давлением снега, что ведет к более плотной структуре размещения проекций центров крон по сравнению с положением оснований стволов молодых деревьев на площади.

Ключевые слова: *послепожарные сосняки, строение, средняя тайга.*

DOI: 10.15372/SJFS20190611

ВВЕДЕНИЕ

На европейском Севере России доминирующей формацией светлохвойных лесов является сосновая. В процессе эволюции лесной растительности здесь сформировались устойчивые самовозобновляемые сосновые экосистемы. В Республике Коми они наиболее представлены в подзоне средней тайги, где ими занято около 31 % покрытой лесом площади. Наиболее обширные массивы сосновых лесов покрывают древнеаллювиальные террасы крупных рек Печоры и Вычегды и конические песчаные морены. Большие массивы сфагновых сосновых ле-

сов встречаются в заболоченных междуречьях (Леса..., 1999). В отличие от других лесных формаций сосновые эпизодически подвергаются повторяющимся пожарам, в основном приводящим к отмиранию части древостоя и других компонентов насаждения, не вызывая смены пород или возрастных поколений (Листов, 1986; Фуряев и др., 2009; Иванова, Иванов, 2015). Эволюционно приобретенные пирогенные свойства сосны – высокая огнестойкость взрослых особей и способность к успешному возобновлению на гарях – позволяют породе сохранять и даже расширять свой ареал (Санников, Санникова, 1985; Фуряев В. В., Фуряев Е. А., 2008).

Частота и интенсивность проходящих по территории лесных пожаров во многом определяют структуру, функции и динамику развития лесных сообществ (Мелехов, 1948; Санников, Санникова, 1985; Листов, 1986; Engelmark et al., 1998). Понимание ведущих факторов формирования структуры и функционирования лесных биогеоценозов в условиях циклического пожарного режима среды позволяет расширить взгляды на природу лесов Севера. На основе этих знаний возможна разработка региональных подходов к повышению устойчивости, продуктивности и эффективному воспроизводству лесных экосистем (Санникова, Локосова, 2001). Решение данных проблем требует более детального изучения структурной организации постпирогенных сосновых фитоценозов на европейском Северо-Востоке России.

Цель данной работы – на основе полевых исследований сосняков подзоны средней тайги дать оценку строения, пространственной, возрастной структуры древостоев и подроста коренных сосняков на автоморфных почвах, подверженных циклическому пирогенному нарушению.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены в подзоне средней тайги в западной (62°02' с. ш.; 50°28' в. д.) и восточной (61°47'–61°44' с. ш.; 57°00'–57°06' в. д.) частях территории Республики Коми. Структуру древостоев постпирогенных сосняков изучали в брусничных, бруснично-лишайниковом и зеленомошном типах леса, которые довольно широко представлены в исследуемом регионе. Здесь они формируют преимущественно монодоминантные леса и приурочены к борovým террасам и хорошо дренированным участкам водоразделов рек Вычегды и Печоры (Леса..., 1999). В этих лесах низовые пожары возможны в течение всего пожароопасного сезона в зависимости от погодных условий. В летний период пожары устойчивые, переходящие в подстильно-гумусовые (Иванова, Иванов, 2015).

Исследуемые коренные сосняки развиваются вдали от проезжих дорог, не затронуты лесоэксплуатацией и разработками других природных ресурсов, строительством и промышленным загрязнением. За период развития древостоев они подвергались воздействию низовых пожаров от 2 до 5 раз. Фактором лесного пожара пятилетней давности, согласно книге учета лесных пожаров лесничества, стала гроза. Причины

старых пожаров нами не установлены. Малочисленность населения республики, отдаленность поселений от объектов изучения и большая лесистость территории свидетельствуют о высокой вероятности возникновения огня по естественным причинам (Иванов, Иванова, 2010). В древостоях с наличием деревьев молодого поколения отмечаются снеголомы. Древесный ярус фитоценозов образован сосной обыкновенной *Pinus sylvestris* L. В качестве незначительной примеси присутствуют лиственница сибирская *Larix sibirica* Ledeb., ель сибирская *Picea obovata* Ledeb. и береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh. В подросте часто встречается ель сибирская (до 60 %), могут присутствовать сосна кедровая сибирская *Pinus sibirica* Du Tour, береза пушистая и осина обыкновенная *Populus tremula* L. Изучаемые насаждения формируются на песчаных подзолах иллювиально-железистых и иллювиально-гумусово-железистых. Для анализа таксационной структуры древостоев сосняков нами использовались материалы, полученные на четырех постоянных пробных площадях (ППП № 1, 8, 21, 22), на которых впервые изучалась пространственная структура. Характеристика древостоев и подроста приведена в табл. 1.

В сосняках проведен сплошной пересчет живых деревьев на ППП площадью 0.175–0.25 га. Жизнеспособный подрост учитывали на участке ППП площадью 0.03–0.175 га. В древостой включали деревья, имеющие на высоте 1.3 м диаметр ≥ 6 см. Остальную часть древесных растений, способных заменить материнский полог, относили к подросту и самосеву (в возрасте 2–5 лет). У всех учтенных деревьев, подроста и самосева измеряли высоту ствола. Возраст деревьев определяли по кернам не менее чем у половины растений, составляющих древесный ярус. Давность пожаров устанавливали дендрохронологическими методами по кернам с живых деревьев и частичных спилов с сухостойных деревьев, имеющих пожарные подсушины (Madany et al., 1982). Датировку образцов древесины проводили на установке Lintab в компьютерной программе Tsap (Rinn, 1996). Дату свежих пожаров уточняли по книге учета лесных пожаров лесничества. Размещение древесных растений на площади выявляли в прямоугольных координатах (X, Y) с точностью 0.01 м при помощи прибора для инвентаризации леса Postex Laser Haglof. У всех деревьев определяли поперечники крон. С этой целью рулеткой по четырем направлениям (север, юг, запад, восток) измеряли радиусы крон как расстояние от центра ствола

Таблица 1. Краткая характеристика сосняков

| Тип леса (№ ППП) | Состав | Амплитуда возраста (возраст последнего пожара), лет | Густота, шт. · га ⁻¹ | Сумма площадей сечения, м ² · га ⁻¹ | Запас древесины, м ³ · га ⁻¹ |
|-----------------------------------|--------------------|---|------------------------------------|--|--|
| <i>Древостой</i> | | | | | |
| Сосняк брусничный (1) | 10С ед. Е | 34–385 (131) | 484 | 21.3 | 193.4 |
| Сосняк бруснично-лишайниковый (8) | 10С ед. Б | 60–162 (92) | 1731 | 27.3 | 150.3 |
| Сосняк брусничный (21) | 10С + Лц ед. Б | 37–425 (5) | 316 | 23.0 | 221.5 |
| Сосняк зеленомошный (22) | 10С ед. Е | 129–324 (102) | 648 | 32.3 | 334.5 |
| <i>Подрост, самосев</i> | | | | | |
| Сосняк брусничный (1) | 9С1Е + К ед. Б, Ос | – | 5696 | – | – |
| Сосняк бруснично-лишайниковый (8) | 6Е4С + Б | – | 651 | – | – |
| Сосняк брусничный (21) | 9С1Ос ед. Б | – | 6288 | – | – |
| Сосняк зеленомошный (22) | 6С2Е2К ед. Б, Ос | – | 1312 | – | – |

Примечание. Формула состава древостоя и подроста состоит из буквенного названия древесной породы (С – сосна, К – кедр, Е – ель, Б – береза, Ос – осина) и коэффициента состава. Единица коэффициента состава соответствует 10 % запаса данной породы в общем запасе древостоя или количества данной породы в общем количестве подроста. Знак «+» – доля участия породы 2–5 %; «ед.» (единично) – доля участия породы < 2 %.

к периметру кроны. Прямоугольные координаты (X , Y) позиций центров проекций крон найдены по тригонометрическим расчетам. Вместе с высотой деревьев определяли протяженность их крон как разницу между высотой ствола и высотой прикрепления первой живой ветви.

Степень дифференциации растительных сообществ изучаемых сосняков рассматривалась нами с учетом изменчивости диаметров деревьев на высоте 1.3 м, высоты деревьев и подроста по Г. Ф. Лакину (1990) и И. И. Гусеву (2002). Для этого использовались основные статистические показатели описательной статистики, рассчитанные средствами компьютерной программы MS Excel. Для оценки коэффициента вариации (CV) при сравнении разных статистических выборок применяли величины, предложенные А. В. Тюриным (1961): малая изменчивость ($CV < 10\%$), средняя ($CV = 10–30\%$), большая ($CV > 30\%$). Возрастную структуру древостоев оценивали согласно классификациям, предложенным Г. Е. Коминым, 1963 и Г. Е. Коминым, И. В. Семечкиным (1970). Авторы выделяют шесть типов возрастной структуры: абсолютно одновозрастные, одновозрастные, условно-разновозрастные, ступенчато-разновозрастные, циклично-разновозрастные и абсолютно разновозрастные.

Вертикальную структуру древесного полога определяли по количественным показателям высоты деревьев и протяженности их крон. На основании этих показателей находили коэффи-

циент заполнения пространства живыми кронами деревьев путем подсчета числа деревьев с заполненными кронами пространством по однометровым ступеням высоты, выраженный в относительных единицах. Полученные результаты представлены в виде графиков для сопоставления с различными комбинациями схем типов вертикальной структуры древостоев по В. В. Плотникову (1979), который выделяет 5 простых типов вертикальной структуры: «абсолютно регулярная», «регулярная поверху», «регулярная понизу», «диффузная» и «симметричная».

Размещение деревьев и подроста на плоскости (двумерное пространство) рассматривалось как точечный процесс, где «точки» – положения оснований стволов древесных растений относительно координат X , Y (Schabenberger, Gotway, 2005). В качестве статистического инструмента для оценки пространственных взаимодействий в точечных процессах нами использовалась простая в интерпретации и носящая неаккумулятивный характер парная корреляционная функция $g(r)$ (Stoyan, Penttinen, 2000). Функция $g(r)$ основана на подсчете пар точек, расстояние (r) между которыми не превышает некоторого заданного значения.

Классический анализ точечных процессов основан на сопоставлении модели наблюдаемого размещения деревьев с моделью полной пространственной случайности (ППС), когда «точки» располагаются случайным образом. Области с верхними (95 %) и нижними (5 %) до-

верительными интервалами принятия нулевой гипотезы о ППС модели рассчитаны на основе 999 генераций однородного процесса Пуассона (Wiegand, Moloney, 2004). Высокое число генераций позволяет уменьшить вероятность ошибки первого рода (Grabarnik et al., 2011). Проверку гипотезы о ППС модели проводили методом Монте-Карло, который заключается в оценке значимости отклонения эмпирического значения $\hat{g}(r)$ -функции от теоретического $g(r)$. Точечный процесс определяли как агрегированный (сгруппированный), случайный или регулярный (равномерный), если значение $\hat{g}(r)$ было соответственно выше, равно или ниже, чем доверительные интервалы.

Статистическая обработка пространственных данных проводилась нами в пакете spatstat (Baddeley, Turner, 2005) в программной среде вычислений R (<http://r-project.org>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Размерная структура. Строение древесного яруса исследуемых сосняков имеет различия в диаметре и высоте среднего дерева ($M \pm m_M$). Отмечаются средняя ($CV = 10\text{--}30\%$) и высокая ($CV > 30\%$) изменчивость деревьев по диаметру и высоте. Однако вариабельность диаметра деревьев всегда выше их высоты. Преобладают сосняки с диаметром деревьев тоньше среднего, что характеризуется правосторонней асимметрией ($A > 0$). При этом ряды распределения диаметров могут быть как остро- ($E > 0$), так и

плосковершинные ($E < 0$). Господствующими особями в сосняках чаще бывают деревья размерами выше среднего ($A < 0$) с кривыми распределения высот, имеющими приплюснутую ($E > 0$) или островершинную форму ($E < 0$) (табл. 2).

Характер строения древесного яруса во многом зависит от условий местопроизрастания, густоты и возрастной структуры древостоев (Верхунов, 1976; Getzin, Wiegand, 2007). Присутствие толстомерных старовозрастных деревьев в исследуемых насаждениях сказывается на большой растянутости рядов распределения диаметров. Наличие как молодого, так и старого поколения деревьев в сосняках брусничных (ППП 1 и 21) приводит к высоким значениям коэффициента варьирования их по высоте (см. табл. 2).

Под пологом сосняков развивается подрост разного состава и численности (см. табл. 1). Он обладает большой вариабельностью ($CV > 30\%$) по высоте. При этом преобладают особи размером ниже среднего ($A > 0$), преимущественно сгруппированные около среднего значения ($E > 0$) (см. табл. 2).

Рассматриваемая нами размерная и пространственная структура подростка на момент учета представляет разные периоды его послепожарного развития. В зависимости от лесорастительных условий может преобладать средний (0.5–1.4 м), крупный (≥ 1.5 м) подрост или самосев. Известно, что успешное возобновление сосны на хорошо дренированных почвах в большинстве случаев происходит после

Таблица 2. Статистика рядов распределения деревьев и подростка по морфометрическим параметрам

| Параметр | ППП 1 | ППП 8 | ППП 21 | ППП 22 |
|--|--------------------------------------|---------------------------------------|--|--------------------------------------|
| Диаметр деревьев на высоте 1.3 м, см ($M \pm m_M$; p ; CV ; A ; E) | 18.1 \pm 1.2; 6.7; 76.4; 0.9; -0.7 | 13.1 \pm 0.3; 2.4; 41.7; 1.0; 1.2 | 28.5 \pm 1.2; 4.3; 38.3; -0.4; -0.4 | 24.2 \pm 0.6; 2.3; 29.2; 0.6; 1.2 |
| Высота деревьев, м ($M \pm m_M$; p ; CV ; A ; E) | 13.0 \pm 0.5; 3.6; 40.8; 0.6; -0.8 | 15.5 \pm 0.2; 1.1; 18.8; -0.3; -0.6 | 18.2 \pm 0.5; 2.9; 25.5; -1.3; 0.7 | 21.0 \pm 0.2; 2.4; 13.4; -1.8; 6.1 |
| Высота подростка, м ($M \pm m_M$; p ; CV ; A ; E) | 1.1 \pm 0.1; 7.7; 102.4; 2.4; 7.0 | 3.8 \pm 0.4; 10.8; 115.2; 0.7; -1.1 | 0.1 \pm 0.01; 8.1; 76.4; 14.4; 231.9 | 0.7 \pm 0.1; 8.8; 79.9; 2.5; 9.5 |
| Возраст деревьев, лет ($M \pm m_M$; p ; CV ; A ; E) | 160 \pm 12; 7.3; 83.5; 0.7; -1.3 | 86 \pm 1; 1.1; 19.0; 2.5; 8.0 | 289 \pm 12; 4.2; 30.4; -1.2; 1.2 | 213 \pm 2; 1.1; 14.6; 1.5; 3.7 |
| Протяженность кроны деревьев, м ($M \pm m_M$; p ; $C.V.$; A ; E) | 6.8 \pm 0.2; 2.9; 33.4; 0.9; 1.0 | 5.2 \pm 0.1; 2.5; 43.6; 0.3; -0.2 | 11.6 \pm 0.5; 4.0; 36.1; -0.8; -0.8 | 5.9 \pm 0.2; 2.9; 37.2; 2.7; 18 |
| Радиус кроны деревьев, м ($M \pm m_M$; p ; CV ; A ; E) | 3.7 \pm 0.1; 3.2; 57.3; 0.5; -0.3 | 2.1 \pm 0.05; 2.2; 26.8; 0.5; 0.1 | 3.7 \pm 0.1; 3.2; 57.3; 0.5; -0.4 | 2.1 \pm 0.05; 2.2; 26.8; 0.5; 0.1 |
| Длина смещения центра проекции кроны относительно основания ствола, м ($M \pm m_M$; p ; CV ; A ; E) | 0.6 \pm 0.05; 9.3; 105.0; 2.0; 4.5 | 0.6 \pm 0.02; 3.9; 68.4; 1.5; 2.5 | 1.9 \pm 0.1; 5; 45.1; 0.3; -0.4 | 0.6 \pm 0.03; 5.2; 63.5; 1.1; 1.0 |

Примечание. M – среднее значение; m_M – основная ошибка среднего значения; p – точность опыта, %; A – асимметрия; E – эксцесс.

интенсивных низовых пожаров (Мелехов, 1948; Санников, Санникова, 1985; Цветков, 2002 и др.). Так, в разреженном сосняке брусничном (ППП 21) с давностью низового пожара средней интенсивности 5 лет в последние 3 года отмечается всплеск возобновления сосны (см. табл. 1). Единично сохранившийся средний и крупный подрост обладает высокой вариабельностью вы- соты растений (см. табл. 2).

С увеличением давности пожара повышается потребность молодого поколения сосны в свете, влаге и элементах минерального питания (Цветков, 2002). Низкая густота древостоя сосняка брусничного (ППП 1) с давностью последнего пожара 131 год способствует длительному возобновительному процессу сосны, о чем свидетельствует удовлетворительное количество (5.7 тыс. шт. · га⁻¹) подроста средней высотой 1.1 м (см. табл. 1, 2).

Под пологом более густого древостоя сосняка бруснично-лишайникового (ППП 8) с давностью последнего пожара 92 года отмечается слабое возобновление древесных растений. Подрост средней высотой 3.8 м имеет смешанный состав с преобладанием ели (см. табл. 1, 2). Чуть лучше условия для развития подроста сложились в сосняке зеленомошном (ППП 22) с давностью последнего пожара 102 года, что определяется небольшой густотой древостоя по сравнению с предыдущим типом леса исследуемого сосняка.

Возрастная структура. Графики распределения деревьев и древесного запаса по 10-летним градам возраст показали, что постпирогенные сосняки на автоморфных почвах представлены как условно-разновозрастными, так и разновозрастными древостоями с четко выраженными поколениями (рис. 1).

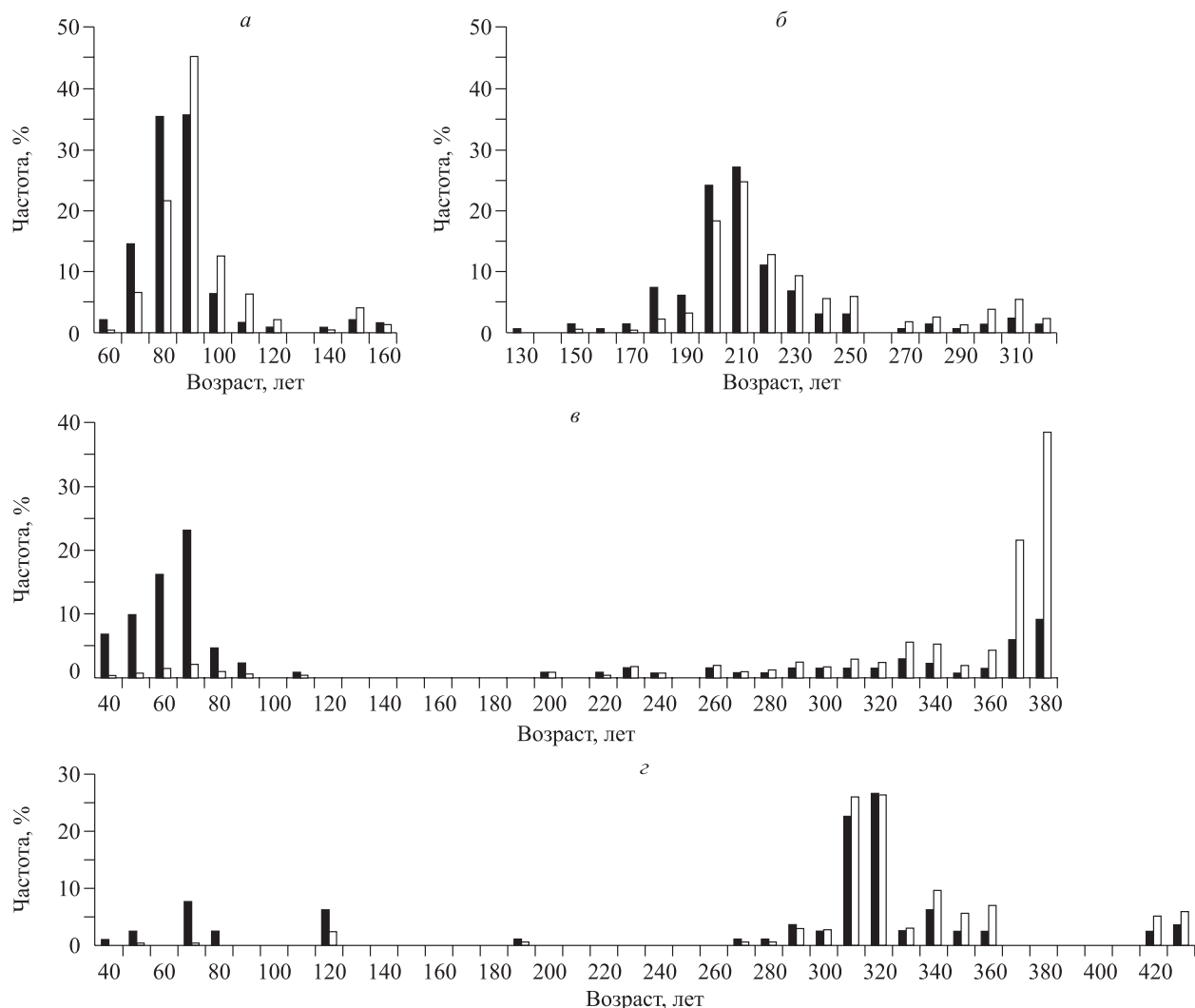


Рис. 1. Распределение числа стволов (светлые столбики) и запаса древесины (черные столбики) по 10-летним градам возраста в сосняках: а – бруснично-лишайниковом (ППП 8); б – зеленомошном (ППП 22); в – брусничном (ППП 1); з – брусничном (ППП 21).

Древостои сосняков бруснично-лишайникового (ППП 8) и зеленомошного (ППП 22) с давностью пожара 92 и 102 года соответственно отнесены нами к условно-разновозрастному типу возрастной структуры. Такую структуру формируют сосняки, образованные одним поколением, в котором сосредоточен основной запас древесины (см. рис. 1, а, б). Несмотря на большие колебания возраста отдельных деревьев, вариация возрастного ряда невысокая ($CV < 30\%$). В древостоях отчетливо выделяется одновершинный характер распределения деревьев по возрасту. Возрастные ряды характеризуются правосторонней асимметрией ($A > 0$) и положительным эксцессом ($E > 0$), что свидетельствует о господстве деревьев моложе среднего возраста и их скоплении в центральных классах вариационного ряда (см. табл. 2).

Возрастная структура древостоев сосняков брусничных (ППП 1 и 21) характеризуется несколькими поколениями, чередующимися многолетними возрастными разрывами (см. рис. 1, в, г). Эти сосняки отличаются существенной вариацией ($CV > 30\%$) возраста деревьев. Давность последнего пожара в них отражает характер смещения возрастных рядов относительно среднего значения. Преобладание деревьев моложе среднего возраста приурочено к пожару 131 года давности, старше среднего возраста – к пожару пятилетней давности, так как более молодые особи в основном погибли. Господствующие по запасу древесины поколения сосны в изучаемых брусничных сообществах формируют старые деревья (см. табл. 2). Такая возрастная структура сосняков брусничных отнесена нами к ступенчато-разновозрастному типу.

Полученные новые данные по возрастной структуре древостоев расширяют представление о структурной организации среднетаежных хвойных сообществ. И. Н. Кутявиным (2018) для Северного Приуралья Республики Коми в дре-

востоях сосняков выявлены 4 типа возрастной структуры: ступенчато-, условно-, абсолютно разновозрастные и относительно разновозрастные с демулационными фазами динамики. Они формируют от одного до шести поколений сосны. Периодичность пожаров в этом регионе, по мнению И. Н. Кутявина, составляет в среднем 58 лет.

Согласно В. Ф. Цветкову (2002), в условиях лесной зоны Севера образование той или иной возрастной структуры древостоев сосняков на дренированных почвах определяется в основном пожарами и нерегулярным семеношением. Под их влиянием древостои приобретают ступенчато-разновозрастный тип возрастной структуры, состоящий из нескольких поколений. Разность между смежными поколениями может достигать до 240 лет. Такая возрастная структура древостоев, как показывают наши данные (см. табл. 2), приводит к большой вариации возраста. Длительное отсутствие пожаров, высокая полнота древостоев и слабый возобновительный процесс способствуют формированию условно-разновозрастных древостоев со средней изменчивостью возраста.

Вертикальная структура. Вертикальное строение древесного полога во многом зависит от его сомкнутости, сложности строения древостоя и состояния растительности (Галенко, 2001; Шанин и др., 2016). Деревья, образующие полог в сосняке брусничном (ППП 1), значительно различаются по высоте, а основания их крон находятся приблизительно на одном расстоянии от уровня почвы. По классификации В. В. Плотникова (1979), такой тип вертикальной структуры нами отнесен к «регулярному по низу» (рис. 2, а).

Различие в высоте деревьев здесь обусловлено наличием молодого и старого поколений древесных растений, а расположение оснований их крон на одном уровне, на наш взгляд, связано



Рис. 2. Распределение коэффициентов заполнения пространства живыми кронами в сосняках: а – брусничном (ППП 1); б – бруснично-лишайниковом (ППП 8); в – брусничном (ППП 21); г – зеленомошном (ППП 22).

с конкурентными взаимоотношениями за свет между молодыми особями при произрастании в группах, влияющих на отмирание нижних затененных ветвей, что влечет поднятие основания кроны этих деревьев на высоту взрослых растений.

«Регулярный по верху» тип вертикальной структуры образован древостоем сосняка брусничного (ППП 21). Это тип структуры, при котором деревья примерно одинаковы по высоте, но значительно различаются по протяженности кроны (рис. 2, в). Здесь структуру формируют преобладающие по количеству старовозрастные деревья, достигшие своего максимума по высоте.

Деревья в сосняках бруснично-лишайниковом (ППП 8) и зеленомошном (ППП 22) хотя и различаются по высоте и протяженности кроны, но их средняя часть находится примерно на одном уровне. В вертикальном направлении кроновое пространство древостоев имеет весьма компактные размеры и характеризует-

ся как «симметричная структура» (рис. 2, б, г). Эти древостои характеризуются относительно большой плотностью и коротким возрастным рядом (см. табл. 1), что, вероятно, в силу межвидовых конкурентных взаимоотношений за свет при относительно плотном произрастании привело к компактным размерам крон деревьев (см. табл. 2).

Горизонтальная структура. В ходе статистического анализа моделей пространственных точечных процессов в исследуемых сосняках выявлено разнообразие в горизонтальной структуре древостоев и подроста. Отмечаются отклонения от гипотезы о ППС в размещении деревьев в сосняках брусничном (ППП 1) и бруснично-лишайниковом (ППП 8). Здесь встречается слабое агрегирование деревьев на расстоянии от 2 до 6 м (рис. 3, а, б), что определяется наличием в данных типах леса поколений деревьев относительно молодого возраста (см. рис. 2, а, в). В этих поколениях еще идут процессы элиминации в группах растений с повы-

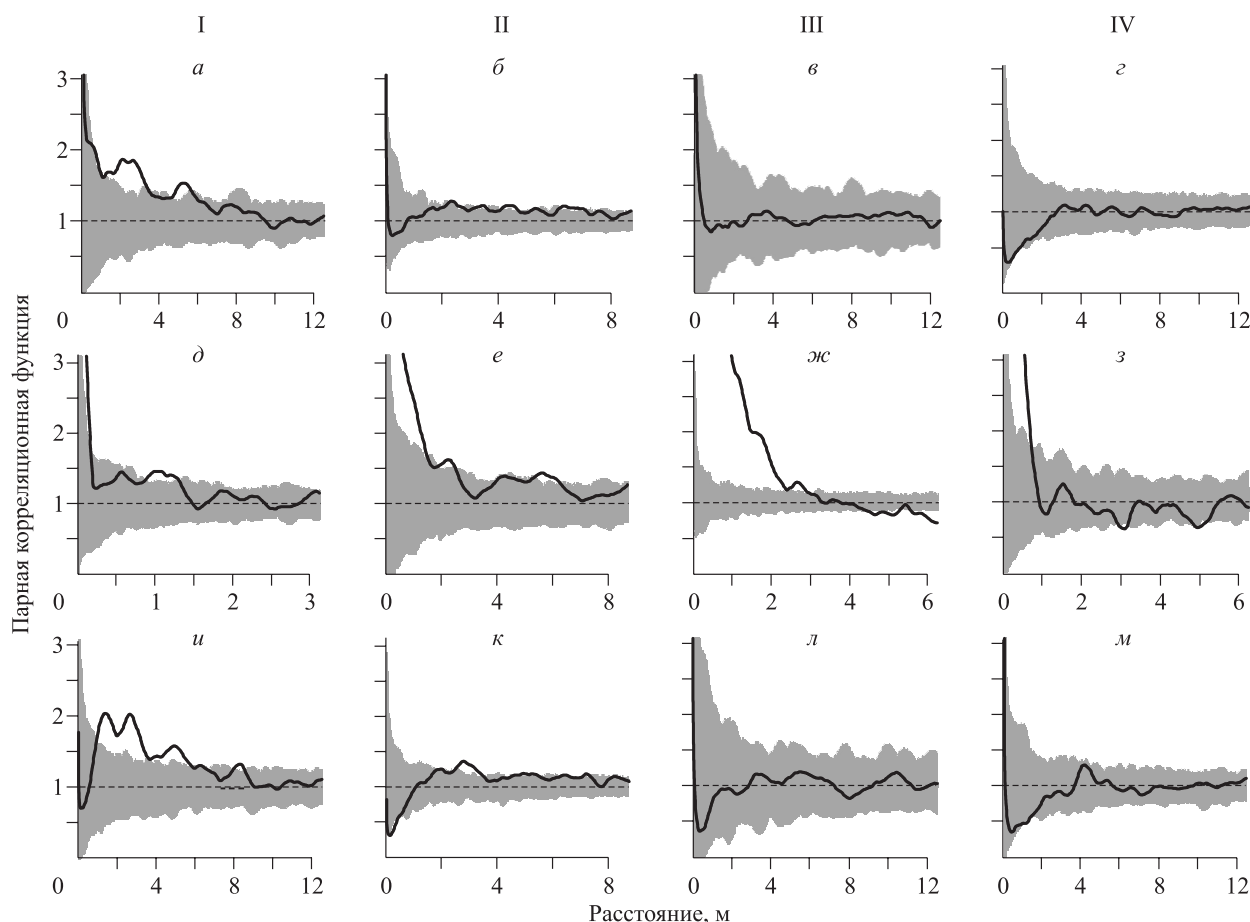


Рис. 3. Оценка эмпирической парной корреляционной функции $\hat{g}(r)$ (сплошная линия) и области принятия нулевой гипотезы о случайности точечного процесса (серая область) для: а–г – деревьев; д–з – подроста; и–м – центров проекций крон деревьев. I – сосняк брусничный (ППП 1); II – сосняк бруснично-лишайниковый (ППП 8); III – сосняк бруснично-лишайниковый (ППП 21); IV – сосняк зеленомошный (ППП 22).

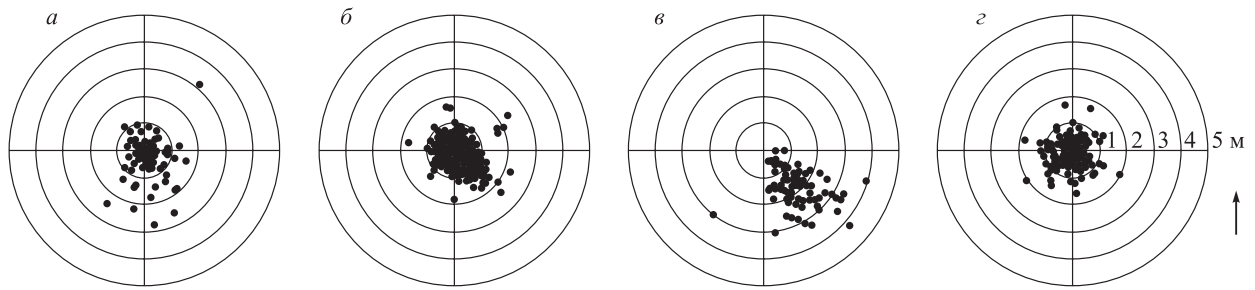


Рис. 4. Направление развития крон деревьев в сосняках: *а* – брусничном (ППП 1); *б* – бруснично-лишайниковом (ППП 8); *в* – брусничном (ППП 21); *г* – зеленомошном (ППП 22). Точки указывают позицию центров крон деревьев относительно их стволов, стрелка – направление север.

шенной плотностью произрастания вследствие ограничения жизненного пространства и снижения питательных веществ в почве (Ипатов, Тархова, 1975). Отсутствуют пространственные зависимости в размещении деревьев на площади в сосняках брусничном (ППП 21) и зеленомошном (ППП 22) (рис. 3, *в, г*).

Эти древостои состоят преимущественно из старовозрастных деревьев, в которых процессы саморегуляции ослаблены, а пополнение древостоев молодым поколением растений на данный период отсутствует (см. рис. 2, *б, г*).

Под пологом древостоев развивается разное количество подроста. Высокой возобновительной способностью обладают сосняки со ступенчато-разновозрастным типом возрастной структуры (ППП 1 и 21). В условно-разновозрастных сосняках (ППП 8 и 22) возобновительный процесс ослаблен (см. табл. 1). Однако структура размещения подроста на площади во всех исследованных сосновых сообществах не подчиняется гипотезе о ППС. В сосняках брусничном (ППП 1), бруснично-лишайниковом (ППП 8) и зеленомошном (ППП 22) с преобладающим средним и крупным подростом выявлена высокая агрегация особей на малых расстояниях (до 1–2 м) (рис. 3, *д, е, з*). Древесные растения, развивающиеся под пологом сосняка брусничного (ППП 21) и состоящие преимущественно из самосева и мелкого (< 0.5 м) подроста, образуют большие скопления на расстоянии до 3 м (рис. 3, *ж*). Неоднородность условий эдатопа и наличие участков со сниженной конкуренцией за элементы минерального питания в почве обуславливают куртинный способ заселения территории (Ипатов, Тархова, 1975; Плотников, 1979; Проскураков, 1983; Бузыкин и др., 1985; Санникова, Локосова, 2001; Стороженко, 2007; Кузьмичев, 2013; Шанин и др., 2016 и др.). Степень агрегированности подроста снижается с увеличением категории крупности подроста, что вы-

звано, на наш взгляд, элиминацией в группах растений с высокой плотностью произрастания вследствие конкуренции за элементы минерального питания. На этом этапе онтогенеза насаждения происходит постепенное разрушение группового типа размещения древесных растений на площади с последующим переходом их в случайный тип.

Древостои исследуемых сосняков характеризуются ассиметричным развитием крон деревьев (рис. 4). Смещение центров проекции крон деревьев относительно оснований их стволов обладает большой вариативностью ($CV > 30\%$). Деревья сосняка брусничного (ППП 21), формирующие разреженный древостой с преобладающим поколением из крупных старовозрастных особей с широкой кроной, обладают большей длиной смещения центров проекций крон (см. табл. 2). В этом типе сообщества весьма наглядно проявляется фототропизм. Так, взрослые деревья под влиянием неравномерного солнечного излучения в древесном пологе вытягивают в сторону света свои ветви, что приводит к формированию эксцентричной формы кроны со смещением центра ее проекции в юго-восточном направлении (см. рис. 4, *в*). В остальных более густых древостоях (ППП 1, 8, 22) фотопериодизм деревьев отчетливо не выражен. Здесь развитие крон происходит в случайном направлении (см. рис. 4, *а, б, г*).

Выявленные смещения центров проекций крон относительно оснований стволов деревьев отражают структуру их размещения на площади (рис. 3, *и-м*). В сосняках брусничном (ППП 1) и бруснично-лишайниковом (ППП 8) позиция центров крон образует группирование в радиусе от 2 до 8 м, которое чуть гуще и распространяется на большее расстояние, чем размещение оснований стволов деревьев (см. рис. 3, *и, к*). Здесь проявляется эффект «сближения» крон за счет развития деревьев относительно молодого поко-

ления. В этих поколениях нами фиксировалось схлестывание крон деревьев сосны, наклоненных под давлением снега. Случайная структура размещения позиций центров крон на площади присуща деревьям древостоев сосняков брусничного (ППП 21) и зеленомошного (ППП 22), состоящих преимущественно из особей старых поколений (см. рис. 3, л, м). Во всех исследуемых типах леса на расстоянии до 1 м встречается некоторая равномерность позиций центров крон. Такая же закономерность отмечается в работе А. И. Бузыкина с соавт. (2009), в которой рассматривается горизонтальная структура древостоев средневозрастных и приспевающих сосновых сообществ. Авторами данной публикации это явление объясняется стремлением крупных ветвей деревьев занять просветы в пологе древостоев со случайным типом размещения оснований стволов деревьев на площади.

Согласно С. Н. Санникову, Н. С. Санниковой (2009), высокие термоизоляционные свойства коры нижней части ствола сосны обыкновенной и ее послепожарные вспышки возобновления являются эволюционно сформировавшейся адаптивной способностью развиваться в условиях циклично повторяющихся низовых пожаров. Эти адаптивные признаки сосны являются эндогенным свойством управления лесного биогеоценоза, позволяющим поддерживать в нем баланс вещества и энергии и противостоять воздействию разрушительных факторов (Стороженко, 2007). Рассматриваемые нами сосновые сообщества с разной пирогенной динамикой сформировали сложную структуру популяций древесных растений. Они сильно различаются по морфометрическим показателям, разновозрастные, формируют тип горизонтальной структуры, который с возрастом меняется от группового до случайного. Таким образом, сосняки образуют оптимальную структуру древостоев, позволяющую на протяжении сотен лет в большинстве случаев предотвращать переход низового пожара в верховой, который бы мог привести к их полному распаду (Санников, 1985).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среднетаежные коренные сосняки брусничные (ППП 1, 21), бруснично-лишайниковый (ППП 8) и зеленомошный (ППП 22) на автоморфных почвах, развивающиеся по естественным законам эволюционного развития, формируют сложную структуру древесного яруса. Они об-

ладают разной возобновительной способностью и образуют как условно-разновозрастные, так и ступенчато-разновозрастные древостои. Морфометрические показатели деревьев древостоев и подроста характеризуются высокой лабильностью. Чаще встречаются распределения деревьев с диаметром тоньше среднего и высотой выше среднего дерева. Вертикальная структура полога древостоев имеет типы: «регулярная по низу», «регулярная по верху» и «симметричная». Размещение особей древесных растений на площади меняется с возрастом и на стадии послепожарного заселения территории в основном носит агрегированный характер. Вследствие конкурентных взаимоотношений за элементы минерального питания в группах подростка с высокой плотностью произрастания происходит их постепенный распад, ведущий к случайному типу размещения на площади. Для деревьев молодого поколения, входящих в древесный ярус, еще характерно слабое группирование особей. Крупномерные деревья размещены на площади случайно. Древостои сосняков характеризуются ассиметричным развитием крон деревьев. В разреженных древостоях проявляется эксцентричность в форме крон деревьев в направлении максимального солнечного освещения. В более густых древостоях крупные ветви деревьев стремятся занять свободное пространство в древесном пологе. В поколениях с тонкомерными деревьями наблюдается схлестывание их крон, наклоненных под тяжестью снега, что в некоторой степени позволяет им противостоять снеголомам. Сведения о структурной организации древостоев, получаемые на ППП, являются основой для длительного мониторинга строения и динамики развития послепожарных сосняков европейского Северо-Востока, а также могут служить маркером коренных сосновых сообществ европейской тайги при сравнительном анализе с сопредельными территориями.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН от 10.12.2017 г., номер гос. регистрации АААА-А17-117122090014-8, а также при финансовой поддержке гранта РФФИ (№ 18-34-00563 мол_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бузыкин А. И., Гавриков В. Л., Секретенко О. П., Хлебоброс Р. Г. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 94 с.

- Бузыкин А. И., Секретенко О. П., Хлебопрос Р. Г. Данные наблюдений и анализ горизонтальной структуры на пяти пробных площадях в одновозрастных древесных ценозах. Препринт. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2009. 80 с. <http://modernproblems.org.ru/ecology/30-pineprint.html>
- Верхунов П. М. Закономерности строения разновозрастных сосняков. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 256 с.
- Галенко Э. П. Радиационный режим соснового фитоценоза как элемент энергообмена // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука, 2001. С. 91–102.
- Гусев И. И. Моделирование экосистем. Архангельск: Арханг. гос. техн. ун-т, 2002. 112 с.
- Иванов В. А., Иванова Г. А. Пожары от гроз в лесах Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2010. 164 с.
- Иванова Г. А., Иванов А. В. Пожары в сосновых лесах Средней Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2015. 239 с.
- Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Количественный анализ ценологических эффектов в размещении деревьев по территории // Ботан. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1237–1250.
- Комин Г. Е. К вопросу о типах возрастной структуры насаждений // ИВУЗ. Лесн. журн. 1963. № 3. С. 37–42.
- Комин Г. Е., Семечкин И. В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.
- Кузьмичев В. В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2013. 208 с.
- Кутявин И. Н. Сосновые леса Северного Приуралья: строение, рост, продуктивность. Сыктывкар: Ин-т биол. Коми науч. центра УрО РАН, 2018. 176 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.
- Леса Республики Коми / Под ред. Г. М. Козубова и А. И. Таскаева. М.: Изд. продюс. центр «Дизайн. Информация. Картография», 1999. 332 с.
- Листов А. А. Боры-беломошники. М.: Агропромиздат, 1986. 181 с.
- Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. М.; Л.: Гослес-техиздат, 1948. 126 с.
- Плотников В. В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 276 с.
- Проскураков М. А. Горизонтальная структура горных темнохвойных лесов. Алма-Ата: Наука, 1983. 216 с.
- Санников С. Н. Гипотеза импульсной пирогенной стабильности сосновых лесов // Экология. 1985. № 2. С. 13–20.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М.: Наука, 1985. 152 с.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Эволюционные аспекты пирозологии светлохвойных видов // Лесоведение. 2009. № 3. С. 3–10.
- Санникова Н. С., Локосова Е. И. Микроэкосистемный анализ структурно-функциональных связей в лесных биогеоценозах // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. С. 73–94.
- Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и Ко., 2007. 192 с.
- Тюрин А. В. Основы вариационной статистики в применении к лесоводству. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1961. 103 с.
- Фуряев В. В., Фуряев Е. А. Пирозкологические свойства сосны обыкновенной в Средней Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25. № 1–2. С. 103–108.
- Фуряев В. В., Заблоцкий В. И., Черных В. А., Злобина Л. П. Устойчивость ленточных боров Алтая к воздействию пожаров // Лесоведение. 2009. № 3. С. 11–19.
- Цветков В. Ф. Сосняки Кольской лесорастительной области и ведение хозяйства в них. Архангельск: Арханг. гос. техн. ун-т, 2002. 380 с.
- Шанин В. Н., Шашков М. П., Иванова Н. В., Грабарник П. Я. Влияние конкуренции в пологе леса на пространственную структуру древостоев и форму крон доминантов древесного яруса на примере лесов европейской части России // Rus. J. Ecosyst. Ecol. 2016. V. 1. N. 4. P. 1–14.
- Baddeley A., Turner R. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns // J. Statist. Software. 2005. V. 12. N. 6. P. 1–42.
- Engelmark O., Hofgaard A., Arnborg T. Successional trends 219 years after fire in on old *Pinus sylvestris* stands in northern Sweden // J. Veget. Sci. 1998. V. 9. Iss. 4. P. 583–592.
- Getzin S., Wiegand K. Asymmetric tree growth at the stand level: random crown patterns and the response to slope // For. Ecol. Manag. 2007. V. 242. P. 165–174.
- Grabarnik P., Myllymaki M., Stoyan D. Correct testing of mark independence for marked point patterns // Ecol. Modell. 2011. V. 222. № 23–24. P. 3888–3889.
- Madany M. N., Swetnam T. W., West N. E. Comparison of two approaches for determining fire dates from tree scars // For. Sci. 1982. V. 28. N. 4. P. 856–861.
- Rinn F. Tsap version 3.5. Ref. Manual. Computer program for tree-ring analysis and presentation. Heidelberg, Germany: Frank Rinn, 1996. 264 p.
- Schabenberger O., Gotway C. A. Statistical methods for spatial data analysis. Boca Raton: Chapman & Hall/CRC, 2005. 505 p.
- Stoyan D., Penttinen A. Recent applications of point process methods in forestry statistics // Statist. Sci. 2000. V. 15. N. 1. P. 61–78.
- Wiegand T., Moloney K. A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology // Oikos. 2004. V. 104. N. 2. P. 209–229.

DIMENSIONAL, AGE AND SPATIAL STRUCTURE OF MIDDLE TAIGA POSTFIRE PINE STANDS ON AUTOMORPHIC SOILS (ON THE EXAMPLE OF KOMI REPUBLIC)

A. V. Manov, I. N. Kutjavin

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

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

The distribution of woody plants in terms of diameter and height was studied in virgin indigenous monodominant pine communities with the last fire of 5–130 years. High lability of morphometric characters of trees and undergrowth are shown. The types of age and vertical structure of stands are revealed. Both stepwise-different-aged and conditionally different-aged stands are formed under the influence of the pyrogenic factor. Pine stands have «regular top», «regular bottom» and «symmetrical» vertical structure. The horizontal structure of stands and undergrowth was interpreted based on the analysis of point processes using the pair correlation function. Trees are distributed on area randomly. We observed weak aggregation of young trees in stands on distances of 2–6 m. Both undergrowth and self-sowing are characterized by group distribution at small distances of up to 1–2 m. The direction of the displacement of the projections of the tree crowns centers relative to the bases of their trunks is ambiguous. The shift of the crown space towards the maximum solar radiation was detected in thinned stand with high age and big size of trees. In other types of pine forests no one-sided orientation of tree crown development was revealed. The position of the tree crowns centers on the plot shows the same spatial distribution as the base of the trunks. In phytocenoses with the presence of a young generation of trees, the effect of «convergence» of crowns is manifested due to the inclination of their thin and elongated trunks under snow pressure. It leads to a denser structure of the distribution of projections of crown centers in comparison with the position of the bases of the trunks of young trees on the plots.

Keywords: *after fire pine forests, structure, middle taiga.*

How to cite: *Manov A. V., Kutjavin I. N. Dimensional, age and spatial structure of middle taiga post-fire pine stands on automorphic soils (on the example of Komi Republic) // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2019. N. 6. P. 100–110 (in Russian with English abstract).*