

УДК 630*182.21:574.45(470.13)

ДИНАМИКА ФИТОМАССЫ ДРЕВОСТОЯ ЛИСТВЕННО-ХВОЙНОГО ФИТОЦЕНОЗА СРЕДНЕЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

С. И. Тарасов, Т. А. Пристова, К. С. Бобкова

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

E-mail: tarasov@ib.komisc.ru, pristova@ib.komisc.ru, bobkova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 28.02.2017 г.

Проведены долгосрочные исследования в лиственно-хвойном насаждении, возникшем в ходе вторичной восстановительной сукцессии на вырубке среднетаежного ельника черничного в условиях средней тайги Республики Коми, и получены данные об изменении морфологических параметров и фитомассы отдельных фракций деревьев березы повислой *Betula pendula* Roth., березы бородавчатой *Betula pubescens* Ehrh., ели сибирской *Picea obovata* Ledeb., осины обыкновенной *Populus tremula* L. и сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в ходе развития фитоценоза. Оценка биометрических показателей древостоя проводилась стандартными методами лесной таксации, при определении в нем запасов органического вещества применен метод модельных деревьев. Установлены аллометрические зависимости, связывающие морфометрические и продукционные показатели деревьев, которые использовались в дальнейшем для определения суммарных запасов фитомассы надземных органов деревьев древостоя. Оценка фитомассы подземных органов получена расчетным путем с использованием теоретической модели распределения ресурса по фракциям дерева. Проведен анализ динамики фитомассы древостоя лиственно-хвойного насаждения в период его формирования в возрасте от 36 до 63 лет. Выявлено, что при переходе лиственно-хвойного насаждения из средневозрастного в приспевающее и спелое происходит интенсивное накопление фитомассы древостоя и аккумуляция органического вещества древостоем в этот период изменяется от 173 до 364 т/га. Сравнительный анализ показал, что в благоприятных лесорастительных условиях произрастания продуктивность производных лиственно-хвойных древостоев средней тайги в процессе сукцессии может достигать значений, характерных для насаждений южных районов лесной зоны.

Ключевые слова: средняя тайга, лиственно-хвойное насаждение, общая и надземная фитомасса, аллометрическое уравнение.

DOI: 10.15372/SJFS20180105

ВВЕДЕНИЕ

Среди всего спектра хозяйственной деятельности человека в таежных экосистемах Севера главным фактором воздействия являются промышленные рубки, которые приводят к увеличению площади мелколиственных и лиственно-хвойных фитоценозов, представляющих собой антропогенные варианты естественных сукцессий хвойных сообществ (Мелехов, 1954; Луганский и др., 1996). Интенсивная эксплуатация лесов посредством сплошных рубок и низкая эффективность мероприятий, направленных на поддержание естественного лесовосстановления, привели к ухудшению структуры лесного

фонда России. Для древостоев, формирующихся на рубках, характерны значительное упрощение пространственной структуры и изменение видового состава по сравнению с предшествующими древесными сообществами. Рубка леса с последующей огневой очисткой, применяемая в практике лесозаготовки, существенно нарушает устоявшиеся в течение длительного времени взаимосвязи фитоценоза и почвы. В то же время многие исследователи отмечают положительное влияние лиственных пород на биологический круговорот веществ и питательный режим почвы (Мелехов, 1954; Паршевников, 1962; Родин, Базилевич, 1965; Смольянинов, 1969; Лукина, Никонов, 1996).

В сложившейся ситуации восстановление естественной структуры бореальных лесов как на региональном уровне, так и в целом по стране является насущной задачей научной, лесохозяйственной и лесопромышленной деятельности. Ее решение тесно связано с разработкой и внедрением в практику лесопользования новых методов ведения лесного хозяйства, что невозможно без глубокого понимания закономерностей функционирования фитоценозов. Важным этапом при решении данной проблемы является накопление данных по продуктивности древостоев, создание на их основе общедоступных баз данных (Уткин, 1975; Усольцев, 2010).

Одним из индикаторов динамики развития лесных насаждений является фитомасса древостоя (Sato, Madgwick, 1982; Бузыкин и др., 2002; Усольцев, 2010). Исследования динамики продуктивности древесного яруса лесных сообществ в ходе послерубочных сукцессий в условиях европейского Севера малочисленны и зачастую рассматриваются в контексте изучения биологического круговорота веществ (Паршевников, 1962; Смирнов, Семенов, 1969; Казимиров и др., 1978; Вакуров, Полякова, 1982; Mälkönen, Saarsalmi, 1982; Митрофанов, 1984; Бобкова, 1993; Уткин и др., 1996; Пристова, 2008).

Для определения запасов органического вещества древостоя в лесных фитоценозах наиболее применим метод модельных деревьев с последующим использованием аллометрических уравнений для оценки фитомассы отдельных фракций деревьев и продуктивности древостоя в целом (Родин, Базилевич, 1965; Уткин, 1975; Zianis et al., 2005; Усольцев, 2007, 2010). Как правило, исследователи приводят конечные результаты – общую фитомассу древостоя исследуемого насаждения, а публикаций, в которых показано распределение фитомассы древостоя по отдельным фракциям в таежных лесах европейского Северо-Востока, недостаточно (Коренные еловые леса..., 2006; Усольцев, 2010; Осипов, Бобкова, 2016), тогда как натурный фактический материал не только является основой для оценки продуктивности насаждений послерубочного происхождения, но и представляет интерес для многих исследователей сферы экологического моделирования и углеродного цикла (Лесные экосистемы..., 2002; Усольцев, 2007; Данилин, Цогт, 2015).

В связи с этим целью наших исследований состояла в оценке динамики продуктивности древостоя, развивающегося в процессе послерубочной сукцессии фитоценоза на месте вырубки

ельника черничного. Решались следующие задачи: сбор фактического материала по фитомассе отдельных фракций каждого вида древесных растений в составе древостоя; подбор аллометрических уравнений, связывающих фитомассу отдельных фракций дерева с его биометрическими показателями; определение изменений в аккумуляции органического вещества древостоем в процессе развития лесного насаждения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 1989–2015 гг. в подзоне средней тайги на территории Ляльско-го лесозоологического стационара Института биологии Коми научного центра УрО РАН, расположенного в Княжпогостском районе Республики Коми. Примерные координаты района исследований – 62°17' с. ш., 50°40' в. д. Исследовали лиственнично-хвойное насаждение разнотравно-черничного типа, возникшее в 1952 г. после сплошнолесосечной рубки ельничка черничного с огневой очисткой. Постоянная пробная площадь (ППП) размером 40 × 50 м заложена в 1989 г. согласно ОСТ 56-69-83. Перечеты на ППП проводили в 1989, 1994, 1999, 2008 и 2015 гг. Таксационная характеристика древостоя в динамике приведена в табл. 1.

В фитоценозе происходит постоянное лесовозобновление. В процессе развития насаждения от средневозрастного до спелого количество подроста изменялось от 1.4 до 3.8 тыс. экз./га. В этот период в составе подроста преобладала ель и изменение состава происходило в основном за счет этой древесной породы. В период созревания фитоценоза часть подростка ели переходит в состав древостоя, формируя второй ярус. Одновременно под пологом древостоя появляются всходы и самосев пихты.

Фитоценоз насчитывает 50 видов растений, в том числе 38 видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Древесный ярус представлен *Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh., *Picea obovata* Ledeb., *Populus tremula* L., *Pinus sylvestris* L. Подрост хорошо развит и состоит из *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Picea obovata*, *Populus tremula*, *Pinus sylvestris*, *Abies sibirica* Ledeb.

Подлесок редкий и состоит из *Salix pentandra* L., *S. caprea* L., *Juniperus communis* L., *Sorbus aucuparia* L. и *Lonicera pallasii* L. В травяно-кустарничковом ярусе на момент первой инвентаризации были довольно обильны

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоя лиственнично-хвойного разнотравно-черничного фитоценоза

Год учета	Состав	Порода	Возраст, лет	Количество деревьев, экз./га	Сумма площадей сечений, м ² /га	Запас, м ³ /га	Полнота относительная	Средние	
								диаметр, см	высота, м
1989	4Ос5Б1С	Осина	37	640	10.0	91.1	0.34	14.1	18.2
		Береза	36	1185	11.4	95.7	0.50	11.1	16.1
		Сосна	36	110	1.5	12.0	0.05	13.1	16.4
		Ель	31	110	0.5	2.10	–	7.4	7.1
		Всего			2045	23.4	200.9	0.89	–
1994	4Ос5Б1С, ед. Е	Осина	42	590	11.5	107.0	0.40	15.7	18.8
		Береза	41	1155	13.4	116.6	0.56	12.2	17.3
		Сосна	41	100	1.7	14.8	0.05	14.7	17.1
		Ель	36	185	1.0	4.6	–	8.3	7.9
		Всего			2030	27.6	243.0	1.01	–
1999	4Ос4Б1С1Е	Осина	47	460	11.9	115.0	0.39	18.1	19.7
		Береза	46	825	12.7	115.6	0.51	14.0	18.4
		Сосна	46	55	1.5	14.5	0.04	18.8	19.6
		Ель	41	200	1.5	7.6	–	9.8	9.0
		Всего			1540	27.6	252.7	0.94	–
2008	5Ос3Б1С1Е	Осина	56	390	13.2	149.5	0.38	20.7	23.2
		Береза	55	630	10.8	101.8	0.43	14.8	18.8
		Сосна	55	60	1.9	18.5	0.07	20.1	20.5
		Ель	50	405	3.1	16.6	–	9.9	8.9
		Пихта	–	20	0.1	0.4	–	7.8	6.4
Всего			1505	29.1	286.8	0.88	–	–	
2015	I ярус: 7Ос3Б+С II ярус: 10Е, ед. Пх	Осина	63	396	19.4	232.8	0.54	25.0	24.8
		Береза	62	420	9.0	95.5	0.33	16.5	21.7
		Сосна	62	45	1.6	16.5	0.05	21.3	21.3
		Ель	57	530	6.6	29.6	0.03	14.3	11.7
		Пихта	–	15	0.1	0.8	–	10.1	13.1
		Всего			1406	36.7	375.2	0.95	–

Vaccinium myrtillus L., *Solidago virgaurea* L., *Agrostis tenuis* L., *Melampyrum pratense* L., *Fragaria vesca* L., *Veronica chamaedrys* L., *Geranium sylvaticum* L., через 10 лет – *Solidago virgaurea* L., *Crepis sibirica* L., *Hieracium umbellatum* L., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill., *Oxalis acetosella* L., *Trientalis europaea* L., *Vicia sylvatica* L.

В моховом покрове преобладали *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Sw., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., Sch. et Gmb., *Rhitiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Sphagnum magellanicum* Brid. с доминированием *Polytrichum commune* Hedw.

За период наблюдений проективное покрытие растений травяно-кустарничкового яруса уменьшилось с 70 до 40 %, тогда как проективное покрытие мохового яруса увеличилось с 30 до 60 %, в частности, в связи с обильным ростом зеленых мхов *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* (Ильчуков, 2003).

Почва исследуемого насаждения – подзол иллювиально-железистый малогумусный. Поч-

вообразующие породы представлены двучленами – флювиогляциальными песками, подстилаемыми моренными суглинками, содержащими на глубине более 110 см карбонатные включения (Пристова, 2008).

Определение функциональной зависимости фитомассы отдельного дерева от его биометрических показателей проведено методом модельных деревьев (Уткин, 1975; Усольцев, 2007). Проанализированы 32 модельных дерева, в том числе 8 экз. осины, 9 – березы, 7 – сосны и 8 – ели. Регрессионные уравнения связи морфометрических и продукционных показателей деревьев получены на основании биометрических признаков модельных деревьев.

В качестве функции, аппроксимирующей зависимость массы фракции дерева от его линейных размеров, выбрана зависимость

$$y = a(d^2h)^b, \quad (1)$$

где y – масса фракции, кг абсолютно сухого вещества; d – диаметр, см; h – высота, м (Уткин и др., 1996; Zianis et al., 2005).

Но если для березы и осины аппроксимация зависимости фитомассы фракций от диаметра и высоты дерева по уравнению (1) показала приемлемый результат ($R^2 > 0.8$), то для сосны и ели использование данного уравнения дало в отдельных случаях значение коэффициента детерминации $R^2 < 0.2$. Анализ выявил, что между факторными переменными d и h существует сильная корреляционная связь, близкая к линейной. Таким образом, для сосны и ели включение второго фактора (h) в уравнение признано нецелесообразным, и аппроксимацию зависимости массы фракции дерева от его линейных размеров проводили с использованием уравнения

$$y = ad^b. \quad (2)$$

Практический расчет коэффициентов регрессионных уравнений (1) и (2) показал, что коэффициент уравнения a в обоих случаях близок к нулю. При проверке значимости коэффициентов уравнений это приводит к формальному принятию нулевой гипотезы $H_0: a = 0$ (Дрейпер, Смит, 1986). Чтобы избежать этого, на практике использовали модифицированные уравнения

$$y = (1 - k)(d^2h)^b, \quad (3)$$

$$y = (1 - k)d^b, \quad (4)$$

где $(1 - k) = a$.

Адекватность аппроксимирующих уравнений и коэффициентов определяли стандартными методами с использованием статистического пакета STATISTICA при заданном уровне значимости $\alpha = 0.05$. Полученные результаты представлены в табл. 2.

Оценку фитомассы фракций деревьев каждого вида, участвующего в насаждении на наблюдаемой ПП, осуществляли с использованием полученных аллометрических уравнений. Оценку фитомассы корней проводили в соответствии с методикой, предлагаемой рядом исследователей (Исаев и др., 2007; Суховольский, Иванова, 2013). Методика предполагает описание распределения фитомассы деревьев в насаждении по фракциям на основе представления о конкуренции отдельных органов дерева за ресурсы. При расчетах ранг фракции фитомассы корней выбирали равным 2. Для оценки качества использованной модели кроме коэффициента детерминации, который во всех рассматриваемых случаях превышал значение 0.7, применяли еще два критерия. Во-первых, расчетные значения фитомассы корней ели сравнивали с имеющимися натурными данными: сравнение показало хоро-

шее совпадение теоретических и практических результатов (табл. 3). Кроме того, для каждой породы в насаждении рассчитывали отношение фитомассы корней к фитомассе надземной части, которое сравнивали с этим же отношением для чистых спелых древостоев с учетом индекса континентальности (Усольцев, 2002). Для осины этот показатель составил 0.31–0.32, для березы – 0.23, для сосны 0.21–0.24, для ели 0.27–0.30. Полученные результаты согласуются с теоретическими значениями показателя для указанных пород при индексе континентальности равном 50. Расчетные значения фитомассы фракций для каждой древесной породы в насаждении представлены в табл. 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для древостоя исследуемого лиственнично-хвойного насаждения характерен длительно-производный тип восстановительной сукцессии хвойных на вырубках (Луганский и др., 1996). За 27 лет наблюдений он прошел ряд стадий развития мелколиственных пород – от средневозрастной до спелой. Лишь к спелому возрасту лиственных пород (к 63 годам) на вырубке с огневой очисткой появляется довольно плотный второй ярус из ели при небольшом участии пихты.

Фитоценоз развивается в относительно благоприятных лесорастительных условиях и в настоящее время не испытывает дополнительного антропогенного воздействия, поскольку располагается на большом расстоянии от источников промышленного загрязнения, железных и автомобильных дорог. Лесохозяйственные мероприятия на этой территории не проводятся. Огневая очистка лесосеки в процессе лесозаготовки способствовала улучшению питательного режима почвы, а небольшой уклон на юг участка, занимаемого насаждением, благоприятен для водного режима почвы лиственнично-хвойного ценоза. В улучшении условий минерального питания существенную роль выполняет ежегодный опад листьев осины и березы.

К началу наших наблюдений древесный ярус фитоценоза имел средний возраст 36 лет, был густой, сомкнутый, смешанный по составу, с запасом стволовой древесины 200.9 м³/га (см. табл. 1). Запас фитомассы древесного яруса составлял 173 т/га. В формировании органической массы примерно в равной мере участвовали осина (42 %) и береза (52 %), участие сосны и ели в этом процессе незначительно.

Таблица 2. Уравнения зависимости фитомассы (абсолютно сухое вещество) фракций дерева от диаметра и высоты

Древесная порода	Фракция фитомассы	Вид уравнения	R^2	n	m	F	$F_{(0.05; m; m-1)}$	Коэффициент уравнения	Значение коэффициента	SE	t-критерий	p-уровень	Δ_i	Δ_u	
Береза	Стволовая древесина	$y = (1 - k)(d^2h)^b$	0.791	9	2	11.4	5.14	k	0.974	0.061	15.8	0.00	0.829	1.119	
	Кора стволовая	$y = (1 - k)(d^2h)^b$	0.829	9	2	14.5		b	0.951	0.291	0.291	3.3	0.01	0.262	1.639
	Ветви	$y = (1 - k)(d^2h)^b$	0.921	9	2	35.0		k	0.999	0.002	0.002	569.6	0.00	0.995	1.003
	Листья	$y = (1 - k)(d^2h)^b$	0.843	9	2	16.1		b	1.188	0.318	0.318	3.7	0.01	0.435	1.941
Осина	Стволовая древесина	$y = (1 - k)(d^2h)^b$	0.979	9	2	143.0	5.14	k	0.100	0.001	2226.5	0.00	0.999	1.001	
	Кора стволовая	$y = (1 - k)(d^2h)^b$	0.991	9	2	343.4		b	1.227	0.229	0.229	5.4	0.00	0.685	1.769
	Ветви	$y = (1 - k)(d^2h)^b$	0.862	9	2	18.8		k	0.998	0.003	0.003	335.3	0.00	0.991	1.005
	Листья	$y = (1 - k)(d^2h)^b$	0.947	9	2	53.7		b	0.881	0.238	0.238	3.7	0.01	0.319	1.443
Сосна	Стволовая древесина	$y = (1 - k)d^b$	0.954	7	1	103.2	6.61	k	0.996	0.003	313.2	0.00	0.989	1.003	
	Кора стволовая	$y = (1 - k)d^b$	0.954	7	1	103.2		b	1.163	0.071	0.071	16.3	0.00	1.005	1.320
	Ветви	$y = (1 - k)d^b$	0.966	7	1	143.0		k	0.999	0.000	0.000	3626.5	0.00	0.999	1.000
	Листья	$y = (1 - k)d^b$	0.924	7	1	60.5		b	1.119	0.043	0.043	25.8	0.00	1.023	1.214
Ель	Стволовая древесина	$y = (1 - k)d^b$	0.951	8	1	116.2	5.99	k	0.995	0.008	124.6	0.00	0.978	1.013	
	Кора стволовая	$y = (1 - k)d^b$	0.951	8	1	116.2		b	0.987	0.167	0.167	5.9	0.00	0.618	1.355
	Ветви	$y = (1 - k)d^b$	0.906	8	1	58.1		k	0.999	0.001	0.001	998.6	0.00	0.996	1.001
	Хвоя	$y = (1 - k)d^b$	0.804	8	1	24.7		b	0.857	0.075	0.075	11.4	0.00	0.692	1.022
Ель	Стволовая древесина	$y = (1 - k)d^b$	0.951	8	1	116.2	5.99	k	0.392	0.452	0.9	0.43	-0.771	1.555	
	Кора стволовая	$y = (1 - k)d^b$	0.951	8	1	116.2		b	1.764	0.224	0.224	7.9	0.00	1.187	2.340
	Ветви	$y = (1 - k)d^b$	0.966	7	1	143.0		k	0.932	0.059	0.059	15.8	0.00	0.780	1.083
	Хвоя	$y = (1 - k)d^b$	0.924	7	1	60.5		b	1.463	0.266	0.266	5.5	0.00	0.780	2.146
Ель	Стволовая древесина	$y = (1 - k)d^b$	0.951	8	1	116.2	5.99	k	0.983	0.015	63.7	0.00	0.944	1.023	
	Кора стволовая	$y = (1 - k)d^b$	0.951	8	1	116.2		b	2.238	0.276	0.276	8.1	0.00	1.527	2.949
	Ветви	$y = (1 - k)d^b$	0.906	8	1	58.1		k	0.930	0.057	0.057	16.4	0.00	0.784	1.075
	Хвоя	$y = (1 - k)d^b$	0.804	8	1	24.7		b	1.543	0.247	0.247	6.3	0.00	0.909	2.177
Ель	Стволовая древесина	$y = (1 - k)d^b$	0.951	8	1	116.2	5.99	k	0.977	0.031	31.9	0.00	0.902	1.052	
	Кора стволовая	$y = (1 - k)d^b$	0.951	8	1	116.2		b	2.798	0.436	0.436	6.4	0.00	1.731	3.865
	Ветви	$y = (1 - k)d^b$	0.906	8	1	58.1		k	1.000	0.001	0.001	1529.0	0.00	0.998	1.001
	Хвоя	$y = (1 - k)d^b$	0.804	8	1	24.7		b	3.531	0.695	0.695	5.1	0.00	1.831	5.231
Ель	Стволовая древесина	$y = (1 - k)d^b$	0.951	8	1	116.2	5.99	k	0.891	0.082	10.9	0.00	0.691	1.091	
	Кора стволовая	$y = (1 - k)d^b$	0.951	8	1	116.2		b	1.651	0.256	0.256	6.4	0.00	1.024	2.278
	Ветви	$y = (1 - k)d^b$	0.906	8	1	58.1		k	0.991	0.018	0.018	54.5	0.00	0.947	1.036
	Хвоя	$y = (1 - k)d^b$	0.804	8	1	24.7		b	2.491	0.713	0.713	3.5	0.01	0.748	4.235
Ель	Корни	$y = (1 - k)d^b$	0.951	8	1	117.4	5.99	k	0.990	0.013	75.9	0.00	0.958	1.022	
	Корни	$y = (1 - k)d^b$	0.951	8	1	117.4		b	2.792	0.432	0.432	6.5	0.00	1.736	3.849

Примечание. R^2 – коэффициент детерминации; n – количество наблюдений; m – число факторов; F – расчетное значение критерия; $F_{(0.05; m; m-1)}$ – критическое значение критерия; SE – стандартная ошибка коэффициента; Δ_i – нижняя граница доверительного интервала; Δ_u – верхняя граница доверительного интервала.

Таблица 3. Фитомасса древесной растительности лиственнично-хвойного насаждения, т/га (абсолютно сухое вещество)

Год учета	Порода	Стволовая древесина	Стволовая кора	Ветви	Хвоя (листья)	Корни	Надземная часть	Итого
1989	Осина	32.4	6.7	10.7	18.2	21.7	68.0	89.6
	Береза	31.2	11.0	15.1	1.9	13.7	59.2	72.8
	Сосна	5.8	0.3	0.6	0.9	1.8	7.6	9.4
	Ель	0.4	0.1	0.2	0.1	0.2/0.3	0.8	1.0
	Всего	69.8	18.1	26.6	21.1	37.4	135.6	172.6
1994	Осина	39.6	6.7	12.6	21.1	25.9	80.0	105.8
	Береза	38.0	14.1	19.5	2.3	17.0	74.0	91.0
	Сосна	6.5	0.3	0.7	0.4	1.7	7.9	9.6
	Ель	1.0	0.3	0.5	0.2	0.55/0.61	2.0	2.5
	Всего	85.1	21.4	33.3	24.0	45.1	163.9	209.0
1999	Осина	44.7	9.0	13.6	22.0	28.1	89.3	117.4
	Береза	37.4	15.0	20.9	2.2	17.4	75.6	92.9
	Сосна	5.6	0.3	0.7	0.3	1.5	6.9	8.3
	Ель	2.0	0.7	0.9	0.5	1.16/1.26	4.1	5.3
	Всего	89.7	25.0	35.1	25.0	48.1	175.9	223.9
2008	Осина	63.1	12.4	17.7	27.0	37.3	120.2	157.5
	Береза	32.1	13.7	19.2	1.9	15.3	66.8	82.2
	Сосна	6.8	0.3	0.9	0.4	1.8	8.4	10.2
	Ель	4.4	1.6	1.7	1.1	2.55/1.81	8.7	11.3
	Всего	106.4	28.0	39.5	30.4	57.0	204.1	261.2
2015	Осина	107.4	20.7	27.9	40.2	59.9	196.2	256.1
	Береза	29.2	13.8	19.5	1.8	14.7	64.3	79.0
	Сосна	5.7	0.3	0.7	0.3	1.5	7.0	8.5
	Ель	7.6	3.5	2.7	1.9	4.75/4.59	15.7	20.5
	Всего	149.9	38.3	50.8	44.2	80.8	283.2	364.1

Примечание. Для фитомассы корней ели в числителе указаны наблюдаемые значения, в знаменателе – расчетные.

К спелому возрасту запас древесины смешанного по составу и высокополнотного двухъярусного древостоя I класса бонитета достиг 375.2 м³/га, общая фитомасса деревьев древостоя составила 364.1 т/га (класс бонитета определялся для доминирующей в составе древостоя породы – осины). Фитомасса деревьев осины в древостое за период наблюдения увеличилась в 2.9 раза, ели – в 20.5 раза. Фитомасса березы и сосны почти не изменилась: масса березы увеличилась в 1.1 раза, сосны – уменьшилась в 0.9 раза (см. табл. 3).

Динамика показателя фитомассы древесных растений в насаждении связана в первую очередь с изменением густоты древостоя. Для березы уменьшение запаса органического вещества в период перехода древостоя из средневозрастного в спелый определяется интенсивным ее отпадом: количество березы в древостое за это время уменьшилось с 1185 до 420 экз./га. Для осины уменьшение числа деревьев в 1.6 раза

не привело к уменьшению общей фитомассы, напротив, наблюдалось ее увеличение, что объясняется переходом осины в этап приспевания и спелости, характеризующийся интенсивным накоплением органического вещества, особенно стволовой древесины.

Распределение фитомассы древостоя по фракциям зависит от возраста лиственнично-хвойного насаждения. Известно, что на ранних стадиях формирования древесного яруса доля фитомассы, аккумулируемой в стволе и ветвях, значительно меньше, чем в листве (хвое) и корнях. В возрасте примерно 25 лет происходит постепенное возрастание доли участия в фитомассе древостоя многолетних надземных органов и столь же постепенное снижение доли участия в его фитомассе корней. При достижении лиственничными насаждениями возраста 45–50 лет и более устанавливается стабильность в соотношении структурных компонентов фитомассы (Родин, Базилевич, 1965; Казимиров и др., 1978).

Нами установлено, что в спелом лиственно-хвойном насаждении основная доля органического вещества древесного яруса сосредоточена в стволовой древесине (около 42 %) и достигает 150 т/га (см. табл. 3). Анализ распределения фитомассы древостоев по фракциям показал, что для осины, березы и сосны соотношение каждого компонента фитомассы за весь период наблюдений изменяется в пределах 10 %.

Для ели, находящейся во втором ярусе древостоя, наблюдается уменьшение доли фитомассы фракций хвои и ветвей при увеличении доли стволовой коры. Содержание органического вещества в древесине ствола ели по мере роста изменяется от 37.1 до 40.0 % и в среднем составляет 38.7 % от общей фитомассы. На момент проведения последней инвентаризации средний возраст ели в насаждении составил 25–30 лет, поэтому возрастные изменения содержания фитомассы в каждой фракции хорошо прослеживаются. Процесс перераспределения соотношения структурных компонентов фитомассы ели в древостое связан с изменением ее морфологических характеристик: по мере ее роста происходят изменения в строении кроны, которые проявляются в отмирании нижних ветвей и сокращении количества хвои во внутренней части кроны, обусловленные затенением и снижением фотосинтеза.

Отмечена характерная тенденция для всех рассматриваемых пород – уменьшение доли участия массы корней (рассчитанной по ранговой модели (Исаев и др., 2007)) в общей фитомассе по мере развития древостоя.

Полученные данные сравнивали с фактическими по биологической продуктивности насаждений. Основными массообразующими факторами считаются возраст, бонитет (добротность местопроизрастания) и полнота, поэтому при сравнительном анализе фитомассы наблюдаемого насаждения с фитомассой других насаждений принимали во внимание не географическое местоположение ПП, а указанные показатели. Кроме того, среднюю высоту насаждения учитывали как индикаторный показатель, отображающий условия произрастания при определении класса бонитета.

Так, древостой смешанного состава 6Ос4Б (класс бонитета Ia, средняя высота 16.0 м, Вологодская обл., 59°30' с. ш., 44° в. д.) (Уткин и др., 1997) в возрасте 35 лет аккумулирует массу органического вещества, равную 188.6 т/га. Фитомасса древостоя исследуемого нами на-

саждения (4Ос5Б1С, класс бонитета I, средняя высота 17.5 м) в возрасте 36 лет равна 172.9 т/га. К возрасту 40 лет общая фитомасса древостоя наблюдаемого насаждения состава 4Ос5Б1С (класс бонитета I, средняя высота 18.0 м) достигла 209 т/га, что близко к общей фитомассе 40-летнего насаждения состава 6Б4Ос (класс бонитета Ia, средняя высота 19.0 м, Вологодская обл., 59°30' с. ш., 44° в. д.) (Уткин и др., 1997), равной 211 т/га. В возрасте 63 года надземная фитомасса исследуемого древостоя (7Ос3Б+С, класс бонитета I, средняя высота 24.0 м) составила 283.3 т/га и оказалась близка к продуктивности осинника – 10Ос (61 год, класс бонитета I, средняя высота 24.4 м, Томская и Новосибирская обл., 57–60° с. ш., 82–85° в. д.) (Габеев, 1976) с надземной фитомассой, равной 243.0 т/га.

Насаждения, приведенные для сравнения, располагаются в южной тайге в зоне хвойно-широколиственных лесов. Можно полагать, что благоприятные условия произрастания позволяют фитоценозам, расположенным в средней тайге, развивать древостои высокой продуктивности, характерной для насаждений южных районов лесной зоны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получены принципиально новые сведения по динамике фитомассы в ходе послерубочной восстановительной сукцессии древостоя на вырубке ельника черничного на относительно дренированных подзолистых почвах. К 36-летнему возрасту на сплошнолесосечных вырубках ельников с огневой очисткой лесосек формируется плотный, смешанный по составу мелколиственный древостой при доминировании осины. С возрастом количество деревьев на единицу площади в основном ярусе снижается. К спелому возрасту мелколиственных пород формируется продуктивный древостой с общей фитомассой 364 т/га. Под пологом мелколиственных образуется II ярус из ели и пихты. Таким образом, подводя итог, можно отметить, что на фоне изменения лесорастительных условий произрастания сукцессионный переход из лиственного в лиственно-хвойное насаждение сопровождается увеличением общей массы аккумулированного органического вещества. Отмеченная особенность накопления органической массы различными древесными растениями в смешанном лиственно-хвойном древостое в процессе формирования фитоценоза характеризует ход

развития насаждения на сплошных вырубках. Это связано с ростом фитомассы, запасаемой елью, а также продолжающимся накоплением органического вещества осинной. Доля органического вещества, аккумулированного березой, уменьшается. Изменения надземной фитомассы сосны незначительны во время всего периода наблюдений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобкова К. С.* Биологический круговорот азота и зольных элементов в сосновых биогеоценозах // Эколого-физиологические основы продуктивности сосновых лесов европейского Северо-Востока. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО РАН, 1993. С. 127–148.
- Бузыкин А. И., Пишеничникова Л. С., Суховольский В. Г.* Густота и продуктивность древесных ценозов. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 2002. 152 с.
- Вакуров А. Д., Полякова А. Ф.* Круговорот азота и минеральных элементов в 35-летнем осиннике // Круговорот химических веществ в лесу. М.: Наука, 1982. С. 44–54.
- Габеев В. Н.* Биологическая продуктивность лесов Приобья. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1976. 171 с.
- Данилин И. М., Цогт З.* Морфометрические параметры и фитомасса деревьев лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. в Восточном Хэнтэе (Северная Монголия) // Сиб. лесн. журн. 2015. № 5. С. 96–104.
- Дрейпер Н., Смит Г.* Прикладной регрессионный анализ. М.: Финансы и статистика, 1986. Кн. 1. 366 с.
- Ильчуков С. П.* Динамика структуры лесного покрова на сплошных вырубках. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 119 с.
- Исаев А. С., Овчинникова Т. М., Суховольский В. Г.* Распределение фитомассы деревьев и насаждений по фракциям: модель конкуренции // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 21. СПб.: Гидрометеоздат, 2007. С. 232–250.
- Казимиров Н. И., Морозова Р. М., Куликова В. Н.* Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1978. 216 с.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 356 с.
- Луганский Н. А., Залесов С. В., Щавровский В. А.* Лесоведение. Екатеринбург: УГЛТА, 1996. 320 с.
- Лукина Н. В., Никонов В. В.* Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра РАН, 1996. Ч. 1. 213 с.
- Мелехов И. С.* Изучение концентрированных рубок и возобновления леса в связи с ними в таежной зоне // Концентрированные рубки в лесах Севера: сб. статей. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 5–47.
- Митрофанов Д. П.* Оценка продуктивности северо-таежных лесов Сибири // Продуктивность лесных фитоценозов. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, 1984. С. 95–102.
- Осипов А. Ф., Бобкова К. С.* Биологическая продуктивность и фиксация углерода среднетаежными сосняками при переходе от средневозрастных в спелые // Лесоведение. 2016. № 5. С. 346–354.
- ОСТ 56-69-83. Пробные площади лесоустроительные. Метод закладки. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1983. 60 с.
- Паршевников А. Л.* Круговорот азота и зольных элементов в связи со сменой пород в лесах средней тайги // Типы леса и почвы северной части Вологодской области: тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. 1962. Т. 52. С. 196–209.
- Пристова Т. А.* Биологический круговорот минеральных элементов во вторичном лиственнично-хвойном насаждении средней тайги // Экология. 2008. № 3. С. 189–195.
- Родин Л. Е., Базилевич Н. И.* Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности земного шара. М.; Л.: Наука, 1965. С. 40–147.
- Смирнов В. В., Семенов В. Г.* Продуктивность древостоев подзоны широколиственно-еловых лесов. Продуктивность 62-летнего елово-березового древостоя // Раст. рес. 1969. Т. 5. Вып. 1. С. 67–77.
- Смолянинов И. И.* Биологический круговорот веществ и повышение продуктивности лесов. М.: Лесн. пром-ть, 1969. 192 с.
- Суховольский В. Г., Иванова Ю. Д.* Оценка чистой первичной продукции лесных насаждений с использованием модели распределения фитомассы по фракциям // Лесоведение. 2013. № 5. С. 20–28.
- Усольцев В. А.* Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 762 с.
- Усольцев В. А.* Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 636 с.

- Усольцев В. А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 573 с.
- Уткин А. И. Биологическая продуктивность лесов // Лесоведение и лесоводство. М.: Наука, 1975. Т. 1. С. 9–190.
- Уткин А. И., Замолодчиков Д. Г., Гульбе Т. А., Гульбе Я. И. Аллометрические уравнения для фитомассы по данным деревьев сосны, ели, березы и осины в европейской части России // Лесоведение. 1996. № 6. С. 36–46.
- Уткин А. И., Замолодчиков Д. Г., Коровин Г. Н., Нефедьев В. В., Гульбе Т. А., Гульбе Я. И., Гамбург С. П. Определение запасов углерода насаждений на пробных площадях: сравнение аллометрического и конверсионно-объемного методов // Лесоведение. 1997. № 5. С. 51–65.
- Mälkönen E., Saarsalmi A. Biomass production and nutrient removal in whole tree harvesting of birch stands // Folia Forestalia. 1982. V. 534. P. 1–20.
- Satoo T., Madgwick H. A. I. Forest biomass. London: Kluwer Acad. Publ., 1982. 160 p.
- Zianis D., Muukkonen P., Mäkipää R., Mencuccini M. Biomass and stem volume equations for tree species in Europe. Silva Fennica Monogr. 2005. V. 4. Tampere, Finland. 63 p.

DYNAMICS OF PHYTOMASS OF A TREE STAND OF THE DECIDUOUS-CONIFEROUS PHYTOCENOSIS IN MIDDLE TAIGA OF KOMI REPUBLIC

S. I. Tarasov, T. A. Pristova, K. S. Bobkova

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

E-mail: tarasov@ib.komisc.ru, pristova@ib.komisc.ru, bobkova@ib.komisc.ru

Long-term studies in deciduous-coniferous forest, which has arisen during secondary regenerative succession on the felled area of the middle-aged bilberry spruce forest of the middle taiga of the Komi Republic, were carried out. Real data on changing morphological parameters and phytomass of structural tree organs of the birch *Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh., spruce *Picea obovata* Ledeb., aspen *Populus tremula* L. and common pine *Pinus sylvestris* L. during development phytocoenosis are presented. The estimate of biometric characteristics of the forest stand was conducted by standard methods of forest valuation, the method of model trees was applied for the determination of the stock of organic substances. Allometric equations, interlinking morphometric and production tree metrics, which were used hereinafter for determination of total budget of phytomass of aboveground tree organs of the stand, are ascertained. The underground phytomass was estimated using a theoretical model of distribution of resource along tree fractions. Analysis of phytomass dynamics was carried out. It is shown that there is an intensive accumulation of forest stand phytomass at transition of the middle-aged deciduous-coniferous stand to age of ripening and maturity. It is ascertained that accumulation of organic substance by the forest stand in this period changes from 173 to 364 t/ha. Comparative analysis revealed that at favorable site-specific conditions of growth, the efficiency of deciduous-coniferous forest stands of middle taiga can reach values which are typical for forest stands of southern regions of the forest zone.

Keywords: *middle taiga, deciduous-coniferous stand, total phytomass, aboveground phytomass, allometric equations.*

How to cite: Tarasov S. I., Pristova T. A., Bobkova K. S. Dynamics of phytomass of a tree stand of the deciduous-coniferous phytocenosis in middle taiga of Komi Republic // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2018. N. 1: 50–58 (in Russian with English abstract).