

ВЕРТИКАЛЬНО-ФРАКЦИОННАЯ СТРУКТУРА НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ДРЕВЕСНОГО ЯРУСА СОСНЯКОВ СЕВЕРНОГО ПРЕДУРАЛЬЯ¹

© 2020 г. И. Н. Кутявин*

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

**E-mail: kutjavin-ivan@rambler.ru*

Поступила в редакцию 05.04.2018 г.

После доработки 26.10.2018 г.

Принята к публикации 06.06.2020 г.

Приводятся результаты вертикального распределения фитомассы надземных органов спелых и перестойных древостоев среднетаежных сосняков Северного Приуралья. Показаны возможности математического описания распространения отдельных фракций фитомассы древесных растений по вертикальному профилю древесного яруса. Надземная часть фитомассы сосновых древостоев в зависимости от типа леса располагается на высоте от 17 до 26 м, где основная масса органического вещества приходится на стволовую древесину, концентрирующуюся в слое 0–4 м. Протяженность кронового слоя деревьев в сосняках разных типов изменяется от 15 до 26 м. Основная масса ассимиляционного аппарата аккумулируется в толще 8–24 м. Индекс листовой поверхности в древостоях сосняков разных условий произрастания составляет от 4.9 до 5.2 га га⁻¹. Вертикальный профиль распределения зависит от структуры и состава древостоев сосняков, хотя его максимум в большинстве типов сосняков свойственен верхней части полога.

Ключевые слова: средняя тайга, сосняки, структура, фитомасса, вертикальное распределение фитомассы.

DOI: 10.31857/S0024114820050071

Вертикально-фракционная структура фитомассы является основной при оценке энергомассообмена в лесных биогеоценозах. Сведения о вертикальном распределении фитомассы и ее продукции имеют большую значимость при определении биосферной, климаторегулирующей функций леса (Уткин, Дылис, 1966; Алексеев, 1975; Гульбе с соавт., 1983; Вертикально-фракционное ..., 1986; Stenberg et al., 1994; Cermak et al., 1998; Усольцев, 2013; и др.). В последнее время немаловажное значение вертикально-фракционная структура древесного полога представляет при проведении дистанционного зондирования земной поверхности (Korpela et al., 2007; Данилин, Фаворская, 2013; Vauhkonen, Mehtätalo, 2014; и др.), математического моделирования, динамики пространственной структуры и функционирования лесных сообществ (Пулы ..., 2007; Stinson et al., 2011; Shanin et al., 2014). Следовательно, для получения этих знаний необходимы данные о запасах органического вещества и его распределении в пространстве лесных насаждений.

Сосновые леса на европейском Севере России занимают порядка 32% лесопокрытой площади (Лесной ..., 1999) и тем самым выполняют важные продуцирующие функции в составе фитомассы лесных сообществ. Биологическая продуктивность сосняков европейского Севера освещена в работах (Молчанов, 1971; Смирнов, 1971; Казимиров и др., 1977; Бобкова, 1987; Лукина, Никон, 1996; Феклистов и др., 2015; Кутявин, Бобкова, 2017; и др.). Однако работы по вертикально-фракционному распределению фитомассы деревьев и древостоев в сосняках рассматриваемого региона практически отсутствуют. В работах Р. Stenberg с соавт. (1994), J. Cermak с соавт. (1998) основное внимание уделяется анализу кронового пространства полога сосновых древостоев. Большая роль исследования пространственной вертикальной структуры древостоев отведена в работе В.А. Усольцева (2013). Автором проанализированы регрессионные модели вертикально-фракционного распределения фитомассы древостоя сосняков различного происхождения в зависимости от возраста, морфологической структуры дерева и древостоев сосняков лесной зоны Казахстана. В Республике Коми анализ вертикального распределения фито-

¹ Исследование выполнено при финансовой поддержке (18-34-00563), в рамках Госзадания Института биологии Коми НЦ УрО РАН (AAAA-A17-117122090014-8).

Таблица 1. Таксационная характеристика старовозрастных сосняков

Состав (ярус)	Средние		Возраст, лет	Густота, шт. га ⁻¹	Запас стволовой древесины, м ³ га ⁻¹	Класс бонитета	Надземная фитомасса древостоя, т га ⁻¹ *
	диаметр, см	высота, м					
Сосняк лишайниковый (пр.пл. 11)							
10Сед.Б (I)	26	13.8	40–220	411	163	Va	92.6
Сосняк бруснично-лишайниковый (пр.пл. 9А)							
10С (I)	14.3	14	56–370	1192	177.1	V	99.4
Сосняк черничный (пр. пл. 10)							
10С (I)	25	21.6	101–320	473	286	IV	146.6
7ЕЗС+Б (II)	12.8	12.6	101–160	250			
Сосняк чернично-сфагновый (пр.пл. 9)							
8С1Е1Б+К (I)	16	11.5	60–210	1020	109	Va	56.8

* Абсолютно сухой массы по (Кутявин с соавт., 2016; Кутявин, Бобкова, 2017). Примечания. Состав древостоев: С – сосна; Б – береза; Е – ель; К – кедр.

массы древостоев проведен только в ельниках (Бобкова и др., 2000).

Цель данной работы состояла в изучении вертикально-фракционной структуры надземной фитомассы древостоев основных типов среднетаежных сосняков Северного Предуралья.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в юго-восточной части Республики Коми бассейна верхней и средней Печоры в подзоне средней тайги. Для оценки биологической продуктивности старовозрастных сосняков было заложено четыре постоянных пробных площади (пр.пл.). Лесоводственно-таксационная характеристика исследованных сосняков представлена в табл. 1. Спелые и перестойные сосняки формируют как чистые, так и смешанные по составу древостои IV–Va классов бонитета. Для них характерна высокая дифференциация деревьев по возрасту. Древостои состоят из нескольких поколений сосны с максимальным возрастом деревьев 370 лет.

Массу органического вещества (ОВ) древостоев определяли по методу модельных деревьев (Уткин, 1975; Repola, 2006). На каждой пробной площади было проанализировано 5–8 деревьев из разных ступеней толщины древостоя. Такое число модельных деревьев обеспечивает достоверную оценку запасов и продукции органического вещества в насаждениях. Срубленные модельные деревья разделялись на двух метровые секции. В каждой секции кронового пространства проводилась обрубка ветвей с разделением их на фракции: сухие (отмершие), неохвоенные и охвоенные. Во всех секциях из охвоенной части отбиралась навеска 300–400 г, которая разбиралась на побеги и хвою, с учетом их возраста. Масса ствола по сек-

циям взвешивалась на месте. Данные по фитомассе и структуре исследуемых сосняков нами опубликованы ранее (Кутявин и др., 2016; Кутявин; Бобкова, 2017). Модельные деревья послужили основой для изучения вертикально-фракционного распределения фитомассы древостоев. Так, по двух метровым секциям модельных деревьев строились графики зависимости массы отдельных фракций (стволовая древесина, кора, ветви, хвоя) от диаметра ствола. По полученным уравнениям зависимости для каждой фракции рассчитывалась общая масса древостоя по секциям с использованием перечетных данных всех деревьев на пробной площади. После того, как для каждого слоя была получена фракционная масса, строились общие зависимости вертикального распределения фитомассы древостоя. Оценочные коэффициенты регрессионных уравнений и их погрешности вертикального распределения фитомассы в древостоях сосняков получены при помощи программ Curve Expert 1.4 и Excel 2007. Данные наземной фитомассы сосняков приведены в абсолютно сухом состоянии. Листовой индекс древостоя рассчитан на основе данных массы хвой и коэффициентов, которые представляют поверхность 1 г хвои (Бобкова, 1987). Так, масса 1 г сосновой хвои в свежем состоянии имеет поверхность – 56.97, в абсолютно сухом – 135.6 см², еловой хвои – 50.41 и 109.6 см², листья березы – 60.5 и 163.5 см² соответственно.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общие запасы фитомассы ОВ надземных органов древостоев сосняков разных типов изменяются в пределах 56.8 до 146.6 т га⁻¹ (табл. 1). Вертикально-фракционное распределение фитомассы древостоев в спелых и перестойных сосняках

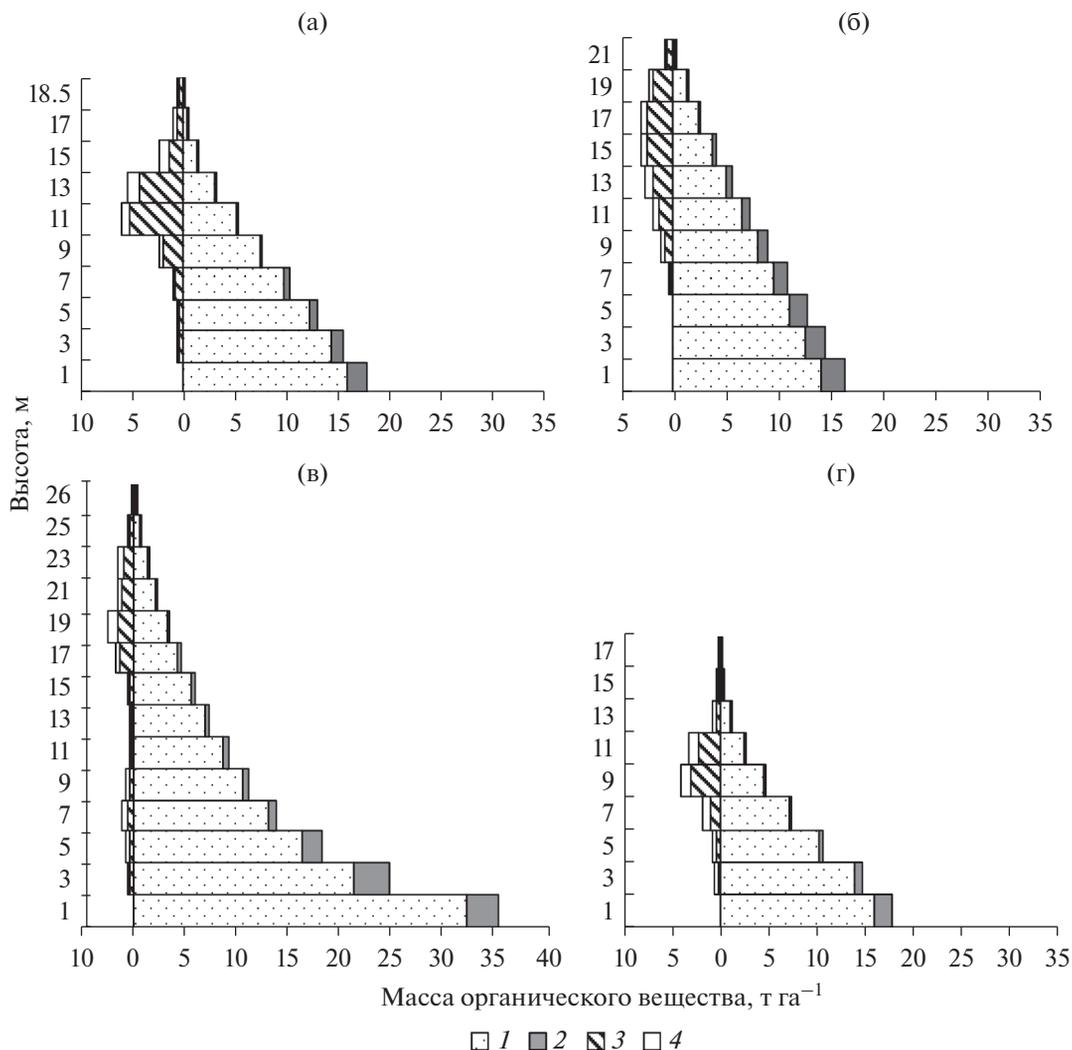


Рис. 1. Вертикальное распределение фитомассы по фракциям в сосняках: а – лишайниковом, б – бруснично-лишайниковом, в – черничном, г – чернично-сфагновом. Фракции фитомассы: 1 – стволовая древесина, 2 – кора стволовая, 3 – ветви, 4 – хвоя.

представлено в абсолютных единицах массы отдельных фракций. Эти показатели приведены в виде профильных диаграмм (рис. 1). Вертикальный профиль фитомассы древесного яруса среднетаежных сосняков характеризуется следующей протяженностью. Так, деревья в сосняке лишайниковом располагаются в слое высотой 19 м, бруснично-лишайниковом – 21, черничном – 26 м и чернично-сфагновом – 17 м.

Вертикальное распределение отдельных фракций фитомассы древостоев получено с использованием регрессионных уравнений с аппроксимацией методом наименьших квадратов для каждой из функций (табл. 2). Для каждого уравнения получены коэффициенты a, b, c, d . Выбор уравнения осуществлялся по наименьшему значению стандартной ошибки (SEE) и достоверности аппроксимации тренда (R^2). На основе статистиче-

ского анализа распределение фитомассы отдельных фракций деревьев описывается полиномом третьего порядка $y = a + bx + cx^2 + dx^3$ и рациональной функцией $y = (a + bx)/(1 + cx + dx^2)$. В сложном двухъярусном древостое сосняка черничного с целью упрощения кривых вертикального распределения фитомассы первого и второго ярусов были получены отдельные уравнения для хвои и ветвей. Кривые аппроксимации эмпирических данных вертикального распределения надземной фитомассы древостоев по фракциям получены при помощи функций (рис. 2).

Так, с улучшением эдафических условий в сосняках происходит увеличение запасов органической массы стволовой древесины (рис. 1). Основная доля данного компонента располагается в первых двух слоях (на высоте 0–4 м), здесь же концентрируется значительная часть коры. Более

Таблица 2. Коэффициенты регрессионных уравнений вертикального распределения фитомассы по фракциям в сосновых фитоценозах*

Фракция	Уравнение	Коэффициент				SEE	R ²
		a	b	c	d		
Сосняк бруснично-лишайниковый (пр.пл. 9А)							
Древесина стволовая	$y = a + bx + cx^2 + dx^3$	14.916	-0.760	-0.004	0.000	0.304	0.997
Кора стволовая	$y = a + bx + cx^2 + dx^3$	2.481	-0.184	0.003	0.000	0.051	0.997
Ветви	$y = a + bx + cx^2 + dx^3$	2.015	-0.907	0.118	0.004	0.280	0.952
Хвоя (листья)	$y = a + bx + cx^2 + dx^3$	-0.356	0.075	0.004	0.000	0.082	0.993
Сосняк лишайниковый (пр. пл. 11)							
Древесина стволовая	$y = a + bx + cx^2 + dx^3$	16.482	-0.519	-0.086	0.004	0.000	0.996
Кора стволовая	$y = ae^{bx}$	2.419	-0.237	—	—	0.048	0.955
Ветви	$y = (a + bx)/(1 + cx + dx^2)$	0.159	-0.002	-0.166	0.007	0.306	0.984
Хвоя (листья)	$y = a \cdot \exp(-(b - x)^2 / (2 \cdot c^2))$	1.141	12.331	2.501	—	0.128	0.922
Сосняк черничный (пр. пл. 10)							
Древесина стволовая	$y = a + b \ln x$	32.029	-9.781	—	—	0.862	0.988
Кора стволовая	$y = a + b/x$	-0.212	7.430	—	—	0.100	0.990
(I)** Ветви	$y = a + bx + cx^2 + dx^3$	2.750	-0.768	0.065	-0.002	0.268	0.839
(II) Ветви	$y = a + bx + cx^2 + dx^3$	0.274	-0.060	0.032	-0.003	0.142	0.858
(I) Хвоя (листья)	$y = a + bx + cx^2 + dx^3$	1.690	-0.428	0.034	-0.001	0.078	0.922
(II) Хвоя (листья)	$y = a + bx + cx^2 + dx^3$	0.167	-0.098	0.051	-0.004	0.002	0.999
Сосняк чернично-сфагновый (пр.пл. 9)							
Древесина стволовая	$y = a + bx + cx^2$	18.109	-2.238	0.069	—	0.340	0.996
Кора стволовая	$y = a + bx + cx^2 + dx^3$	3.921	-0.896	0.071	-0.002	0.150	0.968
Ветви	$y = (a + bx)/(1 + cx + dx^2)$	0.156	-0.008	-0.197	0.010	0.080	0.998
Хвоя (листья)	$y = ab^x c^x$	0.00001	0.315	10.345	—	0.203	0.922

* Абсолютно сухое вещество, т га⁻¹, при $p \leq 0.05$. ** Разделение фракций по ярусам. Примечание. SEE – стандартная ошибка регрессии, R² – коэффициент детерминации, прочерки – указывают на отсутствие коэффициентов в уравнениях.

высокие показатели массы стволовой древесины в этом слое отмечаются в сосняке черничном и составляют 69.9 т га⁻¹. В сосняках лишайниковом и бруснично-лишайниковом масса стволовой древесины в слое 0–4 м примерно в два раза меньше, чем в сосняке черничном, и составляет 30.1 и 26.8 т га⁻¹, соответственно. В сосняке чернично-сфагновом масса стволовой древесины этого слоя равна 29.1 т га⁻¹.

Кроновое пространство сосняков разных типов характеризуется протяженностью от 15 до 26 м. Большая протяженность крон характерна для древесного яруса, в формировании которого участвуют деревья разных поколений и входящих в состав древостоя сопутствующих пород (кедр, ель, береза). В сосняке черничном древостой образует два яруса, где второй ярус состоит преимущественно из ели. Общая протяженность крон деревьев второго яруса в данном сосняке состав-

ляет 10 м. Первый ярус имеет протяженность от 12 до 26 м. Большая масса ветвей в сосняке лишайниковом расположена в слое от 10 до 14 м, бруснично-лишайниковом – от 10 до 20, черничном – от 16 до 22 и чернично-сфагновом – от 8 до 12 м. Следует отметить, что с ухудшением эдафических условий по мере увеличения влажности и сухости почв масса ветвей в кроновом слое возрастает, тогда, как в более продуктивном сосняке черничном основная масса приходится на стволовую древесину (рис. 2).

При оценке вертикально-фракционной структуры древостоя большой интерес представляет биогоризонт, где располагаются ассимилирующие органы древесных растений (Ладанова, Тужилкина, 1992; Stenberg et al, 1994; Cernak et al, 1998; Биопродукционный ..., 2001; и др.). Биогоризонты с высотной концентрацией массы ассимиляционного аппарата являются основными аккумуляторами органического вещества. Так, преобладаю-

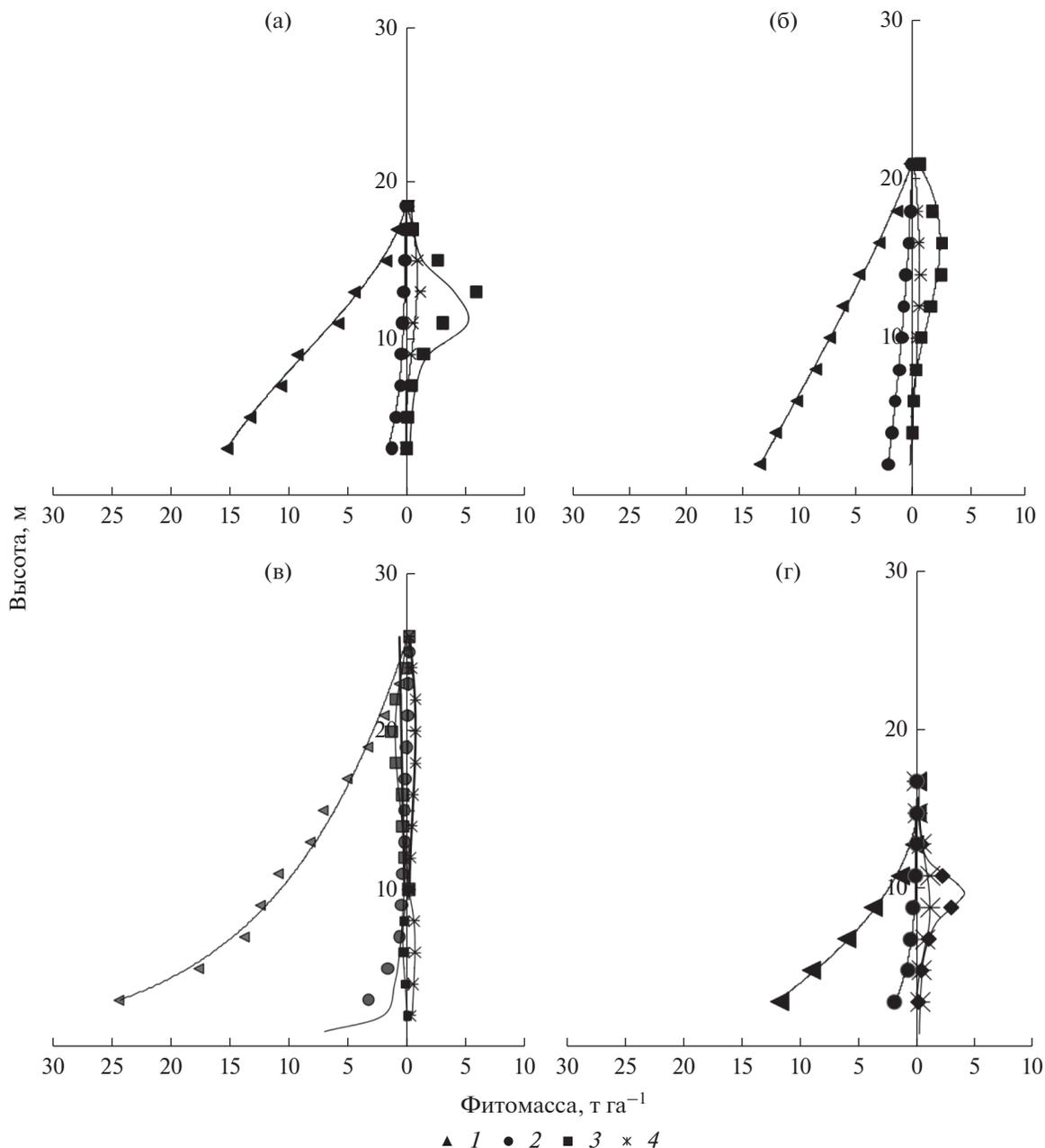


Рис. 2. Выровненные по уравнениям регрессионные модели распределения фитомассы по вертикальному профилю в древостоях сосняков: а – лишайниковом, б – бруснично-лишайниковом, в – черничном, г – чернично-сфагновом. Фракции фитомассы: 1 – стволовая древесина, 2 – кора стволовая, 3 – ветви, 4 – хвоя.

шая часть массы хвои в сосняке лишайниковом сосредоточена в слое от 12 до 16 м, бруснично-лишайниковом – от 10 до 18 м, чернично-сфагновом – от 6 до 14 м. В сосняке черничном масса хвои сосредоточена в двух горизонтах – на высоте от 6 до 8 м и от 16 до 24 м.

Листовой индекс – отношение поверхности листьев к единице площади – один из показателей, характеризующих продукционный процесс лесных фитоценозов. По расчетам, проведенным

нами, наибольший показатель листового индекса древесных растений старовозрастных сосняков характерен для лишайникового типа – 5.19 га га⁻¹. Остальные типы сосняков показали схожие показатели индексов листовой поверхности, с изменением от 4.88 до 4.92 га га⁻¹ (рис. 3). По данным других исследований в среднетаежных сосняках черничных данный показатель может изменяться от 5.4 до 10.3 га га⁻¹ (Бобкова, 1987; Биопродукционный ..., 2001).

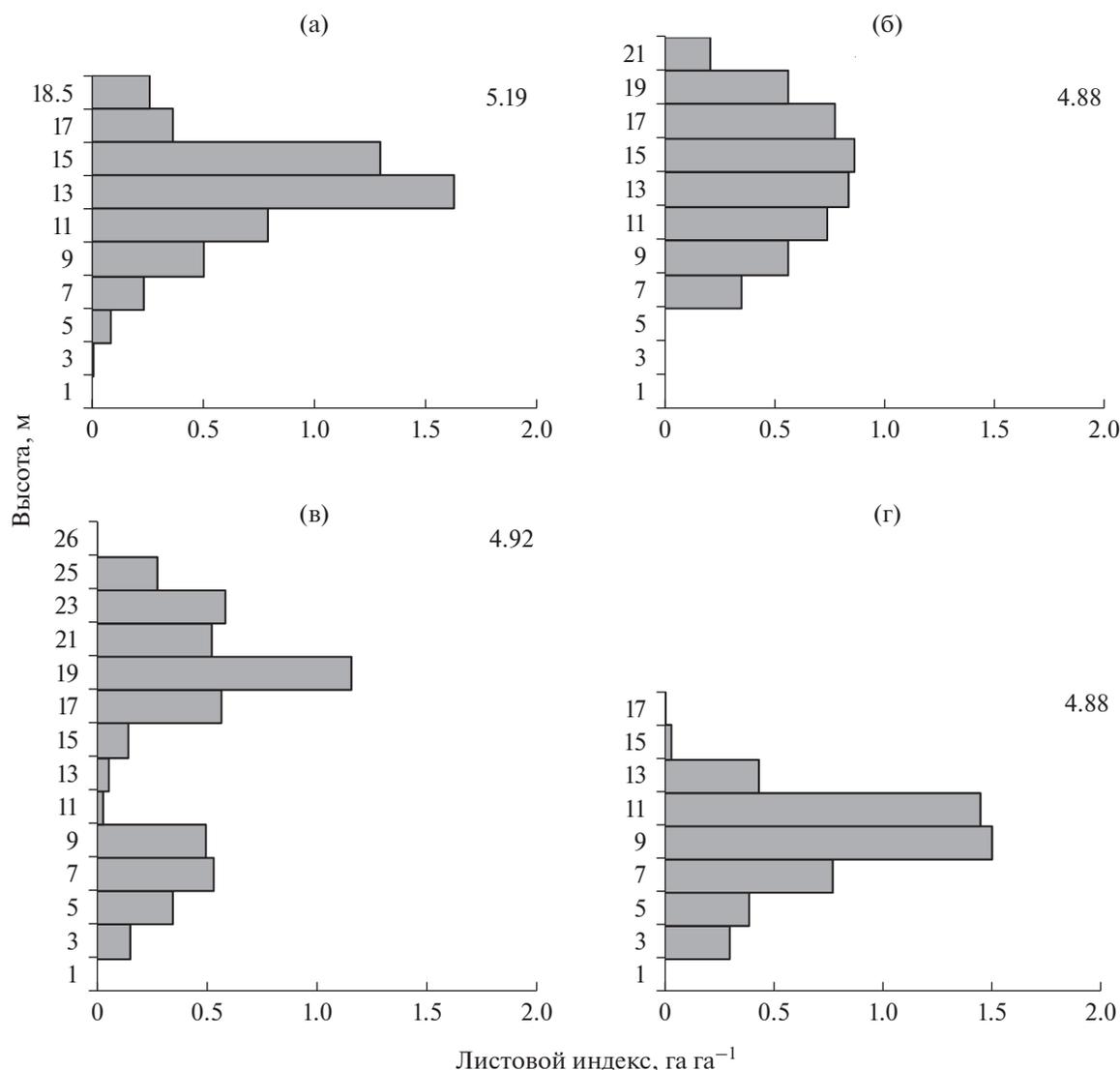


Рис. 3. Вертикальное распределение коэффициента листового индекса в сосняках: а – лишайниковом, б – бруснично-лишайниковом, в – черничном, г – чернично-сфагновом. Для каждого типа сообществ указан общий листовый индекс, га га⁻¹.

Как показывают данные рис. 3, большая часть хвои (листьев) в сосняке лишайниковом расположена на высоте от 12 до 16 м, с общей площадью поверхности листьев 2.9 га га⁻¹. В бруснично-лишайниковом древостое ассимиляционный аппарат деревьев (4.9 га га⁻¹) располагается по высоте кроны равномерно (без скачков) на протяжении всего кронового полога с максимальной концентрацией в слое 10–18 м. В двухъярусном сосняке черничном концентрация листовой поверхности размещена крайне неравномерно. Основная площадь ее поверхности располагается в слое от 16 до 24 м с суммарным индексом 3.1 га га⁻¹. Во втором ярусе, состоящем преимущественно из ели и березы, основная площадь листовой поверхности концентрируется на высоте от 4 до 10 м. Чернич-

но-сфагновый сосняк аккумулирует основную площадь листовой поверхности в слое от 6 до 12 м с суммарным индексом 3.7 га га⁻¹, что составляет 76% от суммарной площади листовой поверхности. Такое неравномерное распределение ассимиляционных органов в заболоченном сосняке объясняется участием в составе соснового древостоя ели, которая в свою очередь обладает относительно большой массой и высокой концентрацией хвои в пологе.

ВЫВОДЫ

1. Вертикальный профиль спелых и перестойных сосняков разных типов различен. Так, в сосняке лишайниковом фитомасса располагается в

слое 19 м, бруснично-лишайниковом – 21, черничном – 26, чернично-сфагновом – 17 м.

2. Протяженность кроны по вертикали в сосняках разных типов составляет от 15 до 24 м, где основная масса ветвей и хвои сосредоточена в слое 8–24 м. Индекс листовой поверхности в перестойных среднетаежных сосняках Северного Приуралья изменяется от 4.9 до 5.2 га га⁻¹. Большая площадь листовой поверхности характерна для древостоя сосняка черничного, с наличием в его составе темнохвойных древесных видов второго яруса, где древостой представлен двумя максимумами листовой поверхности на высотах 8–10 и 18–20 м.

3. Вертикальное распределение массы фракций отдельных частей дерева не имеет четкой выраженности в определенной функции, но наиболее часто описывается полиномом третьего порядка и рациональной функцией.

Автор выражает благодарность профессору д-ру биол. наук К.С. Бобковой за всестороннюю помощь в выполнении данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с.
 Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / Под ред. Бобковой К.С., Галенко Э.П. СПб.: Наука, 2001. 278 с.
Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.
Бобкова К.С., Урнышев А.П., Урнышев В.А. Вертикальное распределение фитомассы в еловых лесах европейского Северо-Востока // Лесоведение. 2000. № 3. С. 49–54.
 Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах / Под. ред. Вомперского С.Э., А.И. Уткина. М.: Наука, 1986. 260 с.
Гульбе Я.И., Ермолова Л.С., Рождественский С.Г., Уткин А.И., Цельникер Ю.Л. Вертикальное распределение поверхности листьев и световой режим в лиственных молодняках южной тайги // Лесоведение. 1983. № 2. С. 21–29.
Данилин И.М., Фаворская М.Н. Трехмерное моделирование лесных ландшафтных сцен на основе данных дистанционного зондирования // География и природные ресурсы. 2013. № 2. С. 151–159.
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.
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., Осипов А.Ф., Кузьмина Е.С., Бобкова К.С. Биологическая продуктивность коренно-

го среднетаежного сосняка бруснично-лишайникового (средняя Печора) // Растительные ресурсы. 2016. Вып. 4. С. 484–500.

Ладанова Н.В., Тужилкина В.В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар: изд-во Коми НЦ УрО РАН, 1992. 100 с.

Лесной фонд России. М.: ВНИИЦлесресурс, 1999. 649 с.

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

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

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

Смирнов В.В. Органическая масса в некоторых фитоценозах европейской части СССР. М.: Наука, 1971. 362 с.

Усольцев В.А. Вертикально-фракционная структура фитомассы деревьев. Исследование закономерностей. Екатеринбург: Уральский государственный лесотехнический университет, 2013. 603 с.

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

Уткин А.И., Дылис Н.В. Изучение вертикального распределения фитомассы в лесных биоценозах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 69. Вып. 6. С. 79–91.

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

Cermak J., Riguzzi F., Ceulemans R. Scaling up from the individual tree to the stand level in Scots pine. I. Needle distribution, overall crown and root geometry // Annals of Forest Science. 1998. 55. P. 63–88.

Korpela I., Tuomola T., Välimäki E. Mapping forest plots: an efficient method combining photogrammetry and field triangulation // Silva Fennica. 2007. V. 41. № 3. P. 457–469.

Repola J. Models for vertical wood density of Scots pine, Norway spruce and birch stems, and their application to determine average wood density // Silva Fennica. 2006. V. 40. № 4. P. 673–685.

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

Stenberg P., Kuuluvainen T., Kellomäki S., Grace J.C., Jokela E.J., Gholz H.L. Crown structure, light interception and productivity of pine trees and stands // Ecological Bulletins. 1994. (Copenhagen). V. 43. P. 63–88.

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. V. 17. P. 2227–2244.

Vauhkonen J., Mehtätalo L. Matching remotely sensed and field-measured tree size distributions // Canadian J. Forestry Research. 2014. V. 45. P. 353–363.

Vertical Fractional Structure of Aboveground Phytomass of the Trees Layer of the Pine Forests in Northern Ural Foothills

I. N. Kutjavin*

*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the RAS,
Kommunisticheskaya st., 28, Syktyvkar, 167982 Russia*

**E-mail: kutjavin-ivan@rambler.ru*

The results of the vertical distribution of the aboveground phytomass in ripe and overripe pine taiga of Northern Ural foothills are presented. The study demonstrates that the distribution of separate phytomass fractions of trees in vertical profile of the trees layered can be described mathematically. The aboveground phytomass of pine forests can go up to 17–26 meters, depending on the forest type, with the major fraction of organics being the trunks wooden biomass, accumulating in layer 0–4 m above ground. The crowns layer's thickness in pine forests of different types can reach from 15 to 26 meters, while the most of the assimilating apparatus being accumulated within the 8–24 m zone. An index of the leaves surface in different pine forests can reach from 4.9 to 5.2 ha ha⁻¹. The vertical distribution profile depends on structure and composition of the pine forests, although its maximum in most pine forest types is located in the uppermost part of the crowns layer.

Keywords: middle taiga, pine forests, structure, phytomass, vertical distribution of phytomass.

Acknowledgements: This study was held within the framework of the State Contract of the Institute of Biology, KSC UB RAS (AAAA-A17-117122090014-8), and with the financial support from the RFBR (18-34-00563).

REFERENCES

- Alekseev V.A., *Svetovoi rezhim lesa (Light regime of forest)*, Leningrad: Nauka, 1975, 228 p.
- Bobkova K.S., *Biologicheskaya produktivnost' khvoinykh lesov evropeiskogo Severo-Vostoka (Biological productivity of coniferous forests of European North-East)*, Leningrad: Nauka, 1987, 156 p.
- Bobkova K.S., Galenko E.P., *Bioproduktsionnyi protsess v lesnykh ekosistemakh Severa (Process of bioproduction in forest ecosystems of the North)*, Saint-Petersburg: Nauka, 2001, 278 p.
- Bobkova K.S., Urnyshev A.P., Urnyshev A.A., *Vertikal'noe raspredelenie fitomassy v elovykh lesakh Evropeiskogo Severo-Vostoka (Vertical distribution of phytomass in the spruce forests of the European North-East)*, *Lesovedenie*, 2000, No. 3, pp. 49–54.
- Cermak J., Riguzzi F., Ceulemans R., *Scaling up from the individual tree to the stand level in Scots pine. I. Needle distribution, overall crown and root geometry*, *Annals of Forest Science*, 1998, No. 55, pp. 63–88.
- Danilin I.M., Favorskaya M.N., *Trekhmernoe modelirovanie lesnykh landshaftnykh stsen na osnove dannykh distantsionnogo zondirovaniya (Three-dimensional modeling of forest landscape scenes based on remote sensing data)*, *Geografiya i prirodnye resursy*, 2013, No. 2, pp. 151–159.
- Feklistov P.A., Klevtsov D.N., Kunnikov F.A., Khabarova E.P., Amomova I.B., *Dinamika produktivnosti sosnovykh drevostoev raznogo proiskhozhdeniya (Productivity dynamics of different origin pine)*, *Lesnoi zhurnal*, 2015, No. 4, pp. 55–60.
- Gul'be Y.I., Ermolova L.S., Rozhdestvenskii S.G., Utkin A.I., Tsel'niker Y.L., *Vertikal'noe raspredelenie poverkhnosti list'ev i svetovoi rezhim v listvennykh molodnyakakh yuzhnoi taigi (Vertical distribution of leaf surface and light regime in hard wood young growth of the southern taiga)*, *Lesovedenie*, 1983, No. 2, pp. 21–29.
- Kazimirov N.I., Volkov A.D., Zhabchenko S.S., Ivanchikov A.A., Morozova R.M., *Obmen veshchestv i energii v sosnovykh lesakh Evropeiskogo Severa (Mass and energy exchange of pine forests in Northern Europe)*, Leningrad: Nauka, 1977, 304 p.
- Korpela I., Tuomola T., Välimäki E., *Mapping forest plots: an efficient method combining photogrammetry and field triangulation*, *Silva Fennica*, 2007, Vol. 41, No. 3, pp. 457–469.
- Kutjavin I.N., Bobkova K.S., *Biologicheskaya produktivnost' sosnovykh fitotsenozov Severnogo Priural'ya (Respublika Komi) (Bioproductivity of pine phytocoenoses in the Northern Cisurals Region (the Republic of Komi))*, *Lesovedenie*, 2017, No. 1, pp. 3–16.
- Kutjavin I.N., Torlopova N.V., Osipov A.F., Kuz'mina E.S., Bobkova K.S., *Biologicheskaya produktivnost' korenного srednetaezhnogo sosnyaka brusnichno-lishainikovo (srednyaya Pechora) (Biological productivity of native Pinetum vaccinioso-cladinosum of middle taiga (Mid Pechora River))*, *Rastitel'nye resursy*, 2016, Vol. 4, pp. 484–500.
- Ladanova N.V., Tuzhilkina V.V., *Strukturnaya organizatsiya i fotosinteticheskaya aktivnost' khvoi eli sibirskoi (Structure and photosynthetic activity of needles of Siberian spruce)*, Syktyvkar: Izd-vo Komi NTs UrO RAN, 1992, 100 p.
- Lesnoi fond Rossii*, (Forest resource of Russia), Moscow: VNIITslesresurs, 1999, 649 p.
- Lukina N.V., Nikonov V.V., *Biogekhimicheskie tsikly v lesakh Severa v usloviyakh aerotekhnogennoho zagryazneniya (Biogeochemical cycles in the Northern forests subjected to air pollution)*, Apatity: Izd-vo KNTs RAN, 1996, Vol. 1, 216 p, Vol. 2, 194 p.
- Molchanov A.A., *Produktivnost' organicheskoi massy v lesakh razlichnykh zon (Productivity of organics in forests of different domains)*, M.: Nauka, 1971, 275 p.
- Puly i potoki ugleroda v nazemnykh ekosistemakh Rossii (Pools and fluxes of carbon in terrestrial ecosystems of Russia)*, M.: Nauka, 2007, 315 p.

- 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, No. 4, pp. 673–685.
- Shanin V., Komarov A., Mäkipää R., Tree species composition affects productivity and carbon dynamics of different site types in boreal forests, *European J. Forest Research*, 2014, Vol. 133, pp. 273–286.
- Smirnov V.V., *Organicheskaya massa v nekotorykh fitocenozakh evropeiskoi chasti SSSR* (Organic mass in some phytocenoses of the European part of the USSR), M.: Nauka, 1971, 362 p.
- Stenberg P., Kuuluvainen T., Kellomaki S., Grace J.C., Jokela E.J., Gholz H.L., Crown structure, light interception and productivity of pine trees and stands, *Ecological Bulletins. Copenhagen*, 1994, Vol. 43, pp. 63–88.
- 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, pp. 2227–2244.
- Usol'tsev V.A., *Vertikal'no-fraktsionnaya struktura fitomassy derev'ev. Issledovanie zakonomernostei* (Structure of tree biomass-height profiles: studying a system of regularities), Yekateriburg: Izd-vo UGLTU, 2013, 602 p.
- Utkin A.I., Biologicheskaya produktivnost' lesov (metody izucheniya i rezul'taty) (Bioproductivity in forests: methods and results of study), In: *Itogi nauki i tekhniki. Lesovedenie i lesovodstvo* (Results of science and technology. Forest science and forest management), M.: Izd-vo VINITI, 1975, pp. 9–190.
- Utkin A.I., Dylis N.V., Izuchenie vertikal'nogo raspredeleniya fitomassy v lesnykh biogeotsenozakh (Study of the vertical distribution of phytomass in forest biogeocenoses), *Byul. MOIP. Otd. biol.*, 1986, Vol. 69, No. 6, pp. 79–91.
- Vauhkonen J., Mehtätalo L., Matching remotely sensed and field-measured tree size distributions, *Canadian J. Forestry Research*, 2014, Vol. 45, pp. 353–363.
- Vomperskii S.E., Utkin A.I., *Vertikal'no-fraktsionnoe raspredelenie fitomassy v lesakh* (Phytomass distribution across vertical fractions in forests), M.: Nauka, 1986, 260 p.