
**РЕСУРСЫ
ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ**

УДК 574.474

**ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗАПАСОВ
НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА И ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ
В СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА**© 2019 г. И. В. Лянгузова^{1, *}, П. А. Примак²¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
г. Санкт-Петербург, Россия²Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет,
г. Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: ILyanguzova@binran.ru

Поступила в редакцию 25.07.2019 г.

После доработки 10.08.2019 г.

Принята к публикации 28.08.2019 г.

Приведены результаты исследования внутриценотической неоднородности почвенно-растительного покрова в средневозрастных сосновых лесах разной типологической принадлежности на фоновой территории Кольского полуострова. Установлены различия в запасе биомассы растений травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, а также запасов растительного опада и лесной подстилки на приствольных и подкروновых участках деревьев *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. и в межкroновом пространстве в лишайниковом сосновом редколесье, лишайниково-зеленомошном и зеленомошном фитоценозах. Сопоставление запасов биомассы компонентов напочвенного покрова (кустарничков, мхов и лишайников) в различных микроместообитаниях выявило существенное внутриэкологическое разнообразие этого параметра. Общие запасы наземной биомассы и всего живого напочвенного покрова (с учетом подземных частей) в лишайниковом сосновом редколесье и сосняке лишайниково-зеленомошном существенно увеличиваются от приствольных к межкroновым микроместообитаниям, в сосняке зеленомошном достоверные различия отсутствуют. Противоположная закономерность обнаружена для запаса растительного опада независимо от типа растительного сообщества. Наиболее равномерно по площади биоценоза распределен запас лесной подстилки во всех исследуемых сообществах. В целом микромозаика почвенно-растительного покрова наиболее ярко выражена в сосновом редколесье, что обусловлено контрастным гидротермическим режимом экотопа и разреженностью древостоя. В более густых и высокополнотных сосняках зеленомошных запасы органического вещества в почвенно-растительном покрове распределены достаточно равномерно.

Ключевые слова: запас биомассы, напочвенный покров, растительный опад, лесная подстилка, северная тайга, сосновые леса, сосновые редколесья, Кольский полуостров

DOI: 10.1134/S003399461904006X

Для северных лесов характерна ярко выраженная неоднородность ценотической среды и мозаичность напочвенного покрова, обусловленная влиянием древесного яруса. Деревья – эдификаторы фитоценоза вызывают пространственную неоднородность и временную изменчивость освещенности, микроклимата, распределения атмосферных осадков, эвапотранспирации, водного, температурного и питательного ре-

жимов почвы. Микромозаика растительности в лесных экосистемах определяет пространственную гетерогенность лесных почв, что наиболее четко отражается на составе их верхних горизонтов, формирующихся из растительного опада. Изучение микромозаики напочвенного покрова и верхних горизонтов почв в пределах лесных биогеоценозов наиболее часто проводилось в северотаежных еловых лесах или в темнохвойных лесах средней тайги, где внутриценотическая мозаичность выражена наиболее контрастно [1–10]. Значительно меньше работ посвящено изучению пространственной гетерогенности напочвенного покрова и верхних горизонтов почв в сосновых биогеоценозах, что, по-видимому, связано с тем, что фитоценозы сосновых лесов отличаются более равномерной освещенностью [9, 11–14].

Для исследования элементов внутриценотической неоднородности растительности и почвенного покрова обычно используют такие понятия, как “парцелла” [12, 15], “фитогенное поле” [16, 17], “зоны или пространства” [7, 12], “микросайты” [4, 5, 18, 19], “тессеры” [1, 20, 21], “элементарный биогеоареал” [2, 3, 8, 9, 22]. Определение “микроместообитания” или “микросайты” применимы для сопряженной оценки неоднородности нижних ярусов лесного сообщества и почвенного покрова [23]. В наших исследованиях мы придерживаемся определения “микроместообитания”.

Одним из наиболее важных параметров, определяющих продуктивность лесных сообществ, является накопление органического вещества в надземной биомассе высших растений, мхов и лишайников, а также в растительном опаде и лесной подстилке. В лесах Кольского полуострова биомасса нижних ярусов может достигать 25% и более от ее общего запаса, а годовая продукция и участие в биогеохимическом круговороте – 50–60% [11].

Растительный опад как источник органического вещества почв и элементов питания для биоты является одним из ключевых компонентов биогеохимических циклов в лесных сообществах. Размеры, качество и структура опада зависят от видового состава растительных сообществ, вклада различных видов растений в структуру и запас биомассы и определяют характеристики лесной подстилки [7, 8, 11, 14, 24]. Кроме того, растительный опад является источником питания и местом обитания большинства беспозвоночных животных и микроорганизмов, обеспечивающих его минерализацию [25]. Опад хвой и некоторых видов мхов отличается замедленным разложением и затрудняет образование гумуса. Противоположные свойства имеют листья березы, скручивающиеся при опадании, что создает аэробные условия, благоприятствующие разложению опада. Примесь березы в хвойных лесах усиливает нитрификацию, которой способствуют также многие травянистые растения, за исключением злаков [26].

Хорошо известно, что лесная подстилка в значительной степени определяет химические свойства, водный и тепловой режим верхнего корнеобитаемого слоя почв, является областью концентрации сосущих корней, банка семян, средой обитания большинства видов грибов, микроорганизмов и беспозвоночных. Скорость минерализации органического вещества почв и высвобождение минеральных форм азота определяют продуктивность лесных экосистем [27]. Прямые корреляции были установлены между объемом древесины, видовым разнообразием напочвенного покрова и почвенным плодородием в ряду от бореальных до неморальных типов лесов южной Эстонии [28].

В связи с этим представляет интерес провести сравнительный анализ накопления органического вещества в живом напочвенном покрове, растительном опаде и лесной подстилке сосновых лесов при совместном произрастании *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh.

Цель данного исследования – оценка накопления надземной и подземной биомассы компонентами напочвенного покрова (лишайники, мхи, кустарнички), а также запасов растительного опада и лесной подстилки в разных микроместообитаниях средневозрастных сосновых лесов северной тайги (Кольский полуостров).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в средневозрастных сосновых лесах, расположенных в центральной части Кольского полуострова в среднем течении р. Ливы (67°49' с.ш., 31°20' в.д.), произрастающих на Al-Fe-гумусовых подзолах (Albic Rustic Podzols, согласно WRB) [29].

Давность последнего пожара в исследованных сообществах составляет в среднем 90 лет. Эдификатором древесного яруса является *Pinus sylvestris* L., в составе древостоев присутствует *Betula pubescens* Ehrh. (табл. 1). В травяно-кустарничковом ярусе доминирующими видами являются кустарнички *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, в мохово-лишайниковом – зеленые мхи *Pleurozium schreberi*, *Dicranum sp.* и лишайники *Cladonia rangiferina*, *Cl. stellaris*, *Cl. mitis*.

Исследование проводили на постоянных пробных площадях (ППП) размером 30 × 50 м, заложенных в сосновых лесах разной типологической принадлежности: ППП 1 – лишайниковое редколесье (Subpinetum cladinosum), ППП 2 – сосняк лишайниково-зеленомошный (Pinetum cladinoso-hylocomiosum), ППП 3 – сосняк зеленомошный (Pinetum hylocomiosum).

На каждой ППП были заложены трансекты, на которых с интервалом 1 м размещали учетные площадки размером 10 × 10 см. Площадки располагались в следующих типах микроместообитаний: А – в приствольной зоне в 20 см от стволов деревьев сосны или березы с 4-х сторон света; Б – в подкороновых пространствах деревьев; В – на межкороновых участках в “окнах” полога древостоя. Всего заложено 170 учетных площадок.

В пределах каждой учетной площадки был срезан живой напочвенный покров и разобран на следующие компоненты: кустарнички, лишайники, мхи; была измерена толщина лесной подстилки, отобран растительный опад и органогенный горизонт (О), из которого были извлечены все подземные части растений. Образцы растительного материала и лесной подстилки высушены до воздушно-сухого состояния и взвешены. Общий запас надземной биомассы включает надземные части кустарничков, мхов и лишайников, а в общий запас живого напочвенного покрова включена биомасса под-

Таблица 1. Краткая таксационная характеристика древостоев на пробных площадях
Table 1. Brief forest stand characteristic of the permanent sample plots (PSP)

Номер ППП Number of permanent sample plot (PSP)	Вид Species	Возраст, лет Age, years	Диаметр на высоте 1.3 м, см Diameter at breath height, cm	Высота, м Height, m	Плотность, экз./га Density, ind./ha	Сумма площадей сечений, м ² /га Basal area, m ² /ha
Subpinetum cladinosum						
1	С*	188	34.2	12.0	13	1.25
	С	72	11.8	9.2	453	5.0
	Б (В)	Н.д.	4.8	5.0	40	0.28
Pinetum cladinoso-hylocomiosum						
2	С	70	11.9	11.5	1156	12.9
	Б (В)	Н.д.	7.9	7.7	478	2.30
Pinetum hylocomiosum						
3	С	72	13.0	12.4	2260	27.1
	Б (В)	Н.д.	6.3	7.0	220	0.78

Примечание. С – *Pinus sylvestris*; Б – *Betula pubescens*; С* – допозарный компонент древостоя.
Note. С – *Pinus sylvestris*; В – *Betula pubescens*; С* – pre-fire component of forest stand.

земных частей растений. Запас биомассы разных компонентов напочвенного покрова и запасы растительного опада и лесной подстилки рассчитаны в г/м².

Проверка выборок исследуемых параметров на соответствие закону нормального распределения показала, что распределения большинства параметров значимо отличаются от нормального распределения. В связи с этим при оценке значимости различий использовали непараметрические критерии Краскела–Уоллиса (H) и Манна–Уитни (z), при уровне значимости $p < 0.05$ различия считали достоверными. На рисунках и в таблицах представлены средние значения и их стандартная ошибка.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В сосновом лишайниковом редколесье (ППП 1) запас биомассы лишайников достоверно увеличивается от приствольных к межкроновым микроместообитаниям независимо от видовой принадлежности дерева, в то время как изменение запаса биомассы мхов от приствольных микроместообитаний *Betula pubescens* к межкроновым пространствам имеет противоположную закономерность (табл. 2). Запас надземной и подземной биомассы кустарничков в межкроновых пространствах существенно меньше по сравнению с приствольными и подкроновыми микроместообитаниями деревьев *Pinus sylvestris*. В приствольной части и под кронами деревьев *Betula pubescens* запас биомассы кустарничков достоверно не отличается от запаса в межкроновых пространствах.

На приствольных участках под деревьями *Pinus sylvestris* наблюдаются достоверно более высокие величины массы растительного опада, толщины и запаса лесной подстилки по сравнению с подкроновым и межкроновым пространством, в то время как с увеличением расстояния от стволов *Betula pubescens* достоверно снижается только толщина подстилки (табл. 3).

Запас биомассы надземных частей кустарничков, масса растительного опада, запас и толщина подстилки на приствольных участках под деревьями *Pinus sylvestris* достоверно выше, чем в тех же микроместообитаниях под деревьями *Betula pubescens* ($z = 2.12-2.56$, $p < 0.05$), в то время как запас биомассы мхов является достоверно более низким ($z = -3.64$, $p < 0.001$). В подкроновых микроместообитаниях сравниваемых видов запасы органического вещества статистически не различаются, за исключением запаса надземной биомассы кустарничков, который достоверно выше под кронами *Pinus sylvestris* ($z = 2.00$, $p < 0.05$).

В сосняке лишайниково-зеленомошном (ППП 2) запас биомассы мхов на приствольных и подкроновых участках деревьев *Pinus sylvestris* значительно ниже, чем в межкроновых микроместообитаниях (табл. 2). От приствольных участков деревьев *Betula pubescens* к межкроновым пространствам наблюдается достоверное снижение запаса биомассы мхов.

Запас надземной и подземной биомассы кустарничков на приствольных и кроновых участках деревьев *Pinus sylvestris* достоверно выше по сравнению с межкроновыми микроместообитаниями ($z = 2.39-2.44$, $p = 0.015-0.017$). В то же время в приствольном и подкроновом пространстве деревьев *Betula pubescens* эти показатели идентичны наблюдаемым в межкроновом пространстве.

В рассматриваемом сообществе масса растительного опада в приствольной зоне и в подкроновом пространстве деревьев *Pinus sylvestris*, а также на приствольных участках деревьев *Betula pubescens* достоверно выше, чем в “окнах древостоя” (табл. 3). Толщина и запас лесной подстилки по типам микроместообитаний достоверно не изменяются.

Масса растительного опада достоверно выше ($z = 2.92$, $p < 0.01$), а запас биомассы мхов достоверно ниже ($z = -2.27$, $p = 0.02$) на приствольных участках деревьев *Pinus sylvestris* по сравнению с аналогичными микроместообитаниями под деревьями *Betula pubescens*. В подкроновом пространстве сравниваемых видов деревьев достоверно раз-

Таблица 2. Запас (г/м²) биомассы компонентов напочвенного покрова в разных микроместообитаниях исследуемых сосновых сообществ

Table 2. Stock (g/m²) of ground cover phytomass components in different microhabitats of pine communities

Компонент Component	Микроместообитания Microhabitats			Критерий Краскела–Уоллиса (H) Kruskal–Wallis criteria (H)	Уровень значимости (p) Significance level (p)
	приствольные at tree base	подкروновые under crowns	межкroновые in canopy gaps		
Subpinetum cladinusum (ППП 1, PSP 1)					
Лишайники Lichens	$\frac{238 \pm 76}{168 \pm 53}$	$\frac{400 \pm 156}{397 \pm 32}$	639 ± 52	$\frac{14.2}{20.7}$	0.001* 0.000
Мхи Mosses	$\frac{0}{56 \pm 25}$	$\frac{0}{13 \pm 7}$	3.3 ± 2.3	$\frac{4.5}{13.6}$	$\frac{0.104}{0.001}$
Кустарнички: Dwarf-shrubs					
надземные части aboveground parts	$\frac{112 \pm 24}{66 \pm 43}$	$\frac{154 \pm 56}{36 \pm 19}$	50 ± 16	$\frac{9.8}{0.67}$	0.007 0.72
подземные части belowground parts	$\frac{161 \pm 27}{123 \pm 41}$	$\frac{191 \pm 35}{156 \pm 75}$	97 ± 15	$\frac{6.2}{0.002}$	0.044 0.99
Pinetum cladinoso-hylocomiosum (ППП 2, PSP 2)					
Лишайники Lichens	$\frac{46 \pm 20}{5 \pm 2}$	$\frac{84 \pm 25}{48 \pm 39}$	80 ± 24	$\frac{2.27}{7.18}$	$\frac{0.32}{0.028}$
Мхи Mosses	$\frac{28 \pm 17}{59 \pm 14}$	$\frac{22.6 \pm 81}{70 \pm 62}$	148 ± 37	$\frac{13.7}{4.79}$	0.001 0.09
Кустарнички: Dwarf-shrubs					
надземные части aboveground parts	$\frac{106 \pm 25}{69 \pm 8}$	$\frac{91 \pm 18}{66 \pm 25}$	68 ± 10	$\frac{2.31}{0.09}$	$\frac{0.32}{0.96}$
подземные части belowground parts	$\frac{289 \pm 32}{225 \pm 37}$	$\frac{362 \pm 40}{248 \pm 67}$	213 ± 25	$\frac{8.45}{0.51}$	0.015 0.78
Pinetum hylocomiosum (ППП3, PSP3)					
Лишайники Lichens	$\frac{5 \pm 5}{7 \pm 7}$	$\frac{0}{0}$	51 ± 25	$\frac{11.2}{12.1}$	0.004 0.002
Мхи Mosses	$\frac{114 \pm 12}{62 \pm 16}$	$\frac{117 \pm 59}{58 \pm 12}$	94 ± 26	$\frac{0.89}{1.66}$	$\frac{0.64}{0.44}$
Кустарнички: Dwarf-shrubs					
надземные части aboveground parts	$\frac{44 \pm 8}{69 \pm 17}$	$\frac{38 \pm 19}{59 \pm 10}$	38 ± 27	$\frac{1.75}{2.58}$	$\frac{0.42}{0.28}$
подземные части belowground parts	$\frac{346 \pm 44}{360 \pm 77}$	$\frac{406 \pm 7}{548 \pm 63}$	346 ± 70	$\frac{0.89}{4.88}$	$\frac{0.64}{0.09}$

Примечание. * – Здесь и в табл. 3: жирным шрифтом выделены величины уровня значимости, указывающие на достоверные различия параметра в разных микроместообитаниях.

Note. * – Here and in the tab. 3 in bold, are the values of significance level indicating significant differences of the parameter in different microhabitats.

Таблица 3. Запас ($\text{г}/\text{м}^2$) массы опада и подстилки в разных микроместообитаниях исследуемых сосновых лесов**Table 3.** Stock (g/m^2) of plant waste and forest litter in different microhabitats of pine forests

Компонент Component	Микроместообитания Microhabitats			Критерий Краскела-Уоллиса (H) Kruskal–Wallis criteria	Уровень значимости (p) Significance level (p)
	приствольные at tree base	подкروновые under crowns	межкroновые in canopy gaps		
Subpinetum cladinosum (ППП 1, PSP 1)					
Масса опада Weight of plant waste	1884 ± 256 1110 ± 84	980 ± 100 796 ± 100	910 ± 86	14.4 5.6	0.001 0.049
Масса подстилки Weight of forest litter	2469 ± 272 1653 ± 294	1582 ± 254 1305 ± 221	1513 ± 192	8.3 0.30	0.016 0.86
Толщина подстилки, см Thickness of forest litter, cm	4.5 ± 0.4 3.1 ± 0.6	3.3 ± 0.7 2.1 ± 0.4	1.2 ± 0.2	25.0 13.1	0.000 0.001
Pinetum cladinoso-hylocomiosum (ППП 2, PSP 2)					
Масса опада Weight of plant waste	1653 ± 176 1020 ± 69	1446 ± 168 798 ± 287	734 ± 65	20.6 9.7	0.000 0.008
Масса подстилки Weight of forest litter	3827 ± 640 3824 ± 332	4814 ± 472 2823 ± 511	3890 ± 316	3.90 2.77	0.14 0.25
Толщина подстилки, см Thickness of forest litter, cm	5.0 ± 0.6 4.5 ± 0.4	4.4 ± 0.3 4.3 ± 0.7	3.9 ± 0.5	3.78 1.60	0.15 0.45
Сосняк зеленомошный (ППП 3, PSP 3)					
Масса опада Weight of plant waste	1607 ± 121 1700 ± 322	1239 ± 262 950 ± 120	863 ± 82	10.24 8.83	0.006 0.012
Масса подстилки Weight of forest litter	4912 ± 391 5816 ± 847	3488 ± 208 4842 ± 525	4552 ± 795	1.96 1.63	0.86 0.44
Толщина подстилки, см Thickness of forest litter, cm	7.1 ± 0.5 6.8 ± 0.7	3.5 ± 1.5 7.8 ± 0.7	4.0 ± 0.4	9.27 11.1	0.010 0.004

личается только запас подстилки: он достоверно больше ($z = 2.10$, $p = 0.04$) под кронами *Pinus sylvestris*.

В сосняке зеленомошном (ППП 3) в приствольном и подкroновом пространстве лишайники практически отсутствуют, в небольшом количестве они присутствуют лишь в окнах полога древостоя (табл. 2). Биомасса мхов, надземных и подземных частей кустарничков более равномерно распределена в пространстве рассматриваемого биогеоценоза, чем в лишайниковом редколесье и сосняке лишайниково-зеленомошном и статистически одинакова в разных типах микроместообитаний.

На ППП 3 масса растительного опада достоверно больше у стволов и под кронами сосен по сравнению с межкroновыми участками, а также в приствольной части деревьев березы по сравнению с подкroновым и межкroновым пространством. Более высокие значения толщины подстилки характерны для приствольного пространства деревьев сосны, по сравнению с подкroновым и межкroновым, а также для приствольных и подкroновых участков деревьев березы по сравнению с межкroновым пространством (табл. 3).

Сопоставление запасов органического вещества вблизи стволов и под кронами деревьев *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* показало, что только запас биомассы мхов на

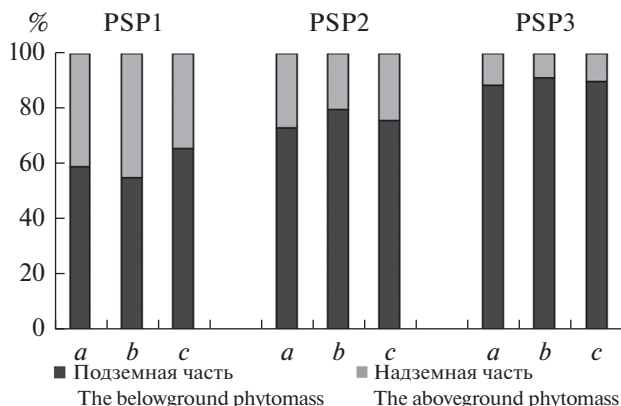


Рис. 1. Соотношение запасов биомассы надземных и подземных частей кустарничков в приствольном и подкroновом пространстве деревьев *Pinus sylvestris* и в межкroновых микроместообитаниях исследованных сосновых сообществ.

Типы микроместообитаний (здесь и на рис. 2–4): *a* – приствольные, *b* – подкroновые, *c* – межкroновые. По вертикали: относительный запас биомассы, %; по горизонтали: тип микроместообитания.

Fig. 1. Proportion of the stock of the above- and belowground shrub phytomass in microhabitats at tree base and under crown of *Pinus sylvestris* and in canopy gaps of the studied Scots pine communities.

Microhabitat types (here and on Figs. 2–4): *a* – tree base; *b* – under crown; *c* – canopy gaps.

X-axis: phytomass relative stock, %; *y-axis:* microhabitat type.

приствольных участках деревьев *Pinus sylvestris* достоверно больше ($z = 2.40, p = 0.016$), чем в аналогичных микроместообитаниях деревьев *Betula pubescens*.

Анализ соотношения запасов биомассы надземных и подземных частей кустарничков в межкroновых пространствах, под кронами и в непосредственной близости от стволов *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* выявил сходный характер его изменения в зависимости от типа сообществ. На рис. 1 приведено соотношение указанных величин на примере *Pinus sylvestris*. Во всех случаях запас надземной биомассы кустарничков меньше, чем запас биомассы подземных частей, причем для каждого типа леса характерно свое соотношение, которое не зависит от типа микроместообитания: в сосновом редколесье (ППП 1) запас надземных частей кустарничков варьирует от 34 до 45%, в сосняке лишайниково-зеленомошном (ППП 2) – от 20 до 27%, в сосняке зеленомошном (ППП 3) – от 9 до 11% от общего запаса биомассы кустарничков.

Сопоставление запасов надземной биомассы травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов в межкroновых пространствах, под кронами и в непосредственной близости от стволов *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* показало, что в исследуемых сообществах основная часть органического вещества накапливается в мохово-лишайниковом ярусе (рис. 2). В приствольных микроместообитаниях запас надземной биомассы травяно-кустарничкового яруса варьирует от 23 до 59%, в подкroновых пространствах – от 8 до 50%. Наибольший вклад в общий запас надземной биомассы (45–60%) травяно-кустарничковый ярус вносит в приствольных и подкroновых микроместообитаниях деревьев сосны и в приствольном пространстве деревьев березы пушистой в сосняке лишайниково-зеленомошном (ППП 2), а также на приствольных и подкroновых участках деревьев березы пушистой в сосняке зеленомошном (ППП 3). Наиболее низкая доля растений травяно-кустарничкового яруса в общем запасе надземной биомассы (6–8%) наблюдается в межкroновом пространстве и под кронами березы в сосновом редколесье (ППП 1). Аналогичную закономерность преобладания вклада мохово-лишайникового яруса в общий запас надземной биомассы отмечали и другие исследователи при изучении микромозаики напочвенного покрова в сосновых лесах

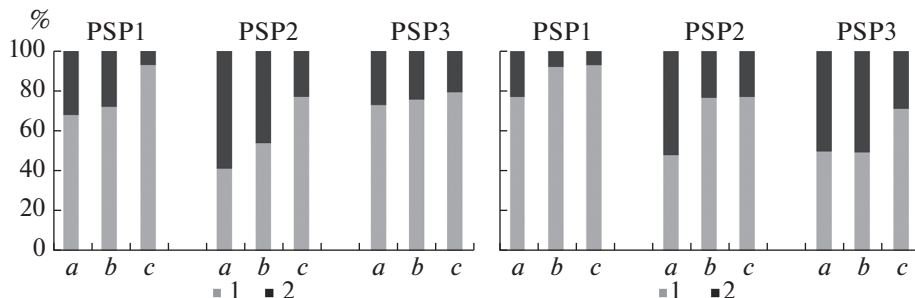


Рис. 2. Соотношение запасов биомассы мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов в межкروновых, подкروновых и приствольных пространствах деревьев *Pinus sylvestris* (слева) и *Betula pubescens* (справа) в исследованных сосновых сообществах.

1 – травяно-кустарничковый ярус; 2 – мохово-лишайниковый ярус.

По вертикали: относительный запас биомассы, %; по горизонтали: тип микроместообитания.

Fig. 2. Proportion of the stock of lichen-moss and grass-dwarf shrub layers in canopy gaps, under crown and at tree base areas of *Pinus sylvestris* (left) and *Betula pubescens* (right) of the studied Scots pine communities.

1 – grass-dwarf shrub layer; 2 – lichen-moss layer.

X-axis: phytomass relative stock, %; y-axis: microhabitat type.

[11, 12]. Напротив, в темнохвойных лесах северной и средней тайги вклад сосудистых растений в общий запас надземной биомассы больше, чем вклад мхов [4, 5, 8, 11, 12].

Поскольку достоверные различия общего запаса надземной биомассы и общего запаса живого напочвенного покрова (с учетом подземных частей) в приствольных и подкроновых микроместообитаниях деревьев *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* отсутствуют, были проанализированы две соответствующие объединенные выборки. На рис. 3 и 4 представлены данные об общем запасе надземной биомассы и запасе живого напочвенного покрова в различных микроместообитаниях исследованных сообществ без учета видовой принадлежности деревьев. В сосновом редколесье (ППП 1) общий запас надземной биомассы ($H = 17.4, p < 0.001$) и запас живого напочвенного покрова ($H = 13.0, p = 0.002$) достоверно увеличиваются от приствольных к межкروновым микроместообитаниям. В сосняке лишайниково-зеленомошном (ППП 2) общий запас надземной биомассы ($H = 13.4, p < 0.001$) и запас живого напочвенного покрова ($H = 8.1, p = 0.02$) достоверно меньше в приствольных микроместообитаниях по сравнению с подкроновым и межкроновым пространством. В сосняке зеленомошном (ППП 3) различия этих показателей в разных типах микроместообитаний отсутствуют (рис. 3, 4).

Интересно отметить, что в исследованных сосновых лесах характер изменения общего запаса надземной биомассы и общего запаса живого напочвенного покрова от приствольных участков к межкроновым пространствам различается в зависимости от типовой принадлежности сообществ. Среднее значение общего запаса надземной биомассы снижается от 504 до 157 г/м², т.е. в 3.2 раза, в ряду сосновое редколесье → → сосняк лишайниково-зеленомошный → → сосняк зеленомошный, в то время как общий запас живого напочвенного покрова достоверно не различается в этом ряду, варьируя в пределах 490–642 г/м². Такие различия обусловлены тем, что в сосновом редколесье запас надземной биомассы преимущественно складывается из биомассы лишайников, наиболее обильных в этом сообществе, а в сосняке зеленомошном в общей биомассе существенно увеличивается по сравнению с другими сообществами доля подземных частей растений, что приводит к выравниванию общих запасов живого напочвенного покрова в исследованных лесах и редколесье.

Хорошо известно, что на Кольском полуострове лишайниковые сосновые редколесья формируются на песчаных отложениях в наиболее сухих местообитаниях. Для лишай-

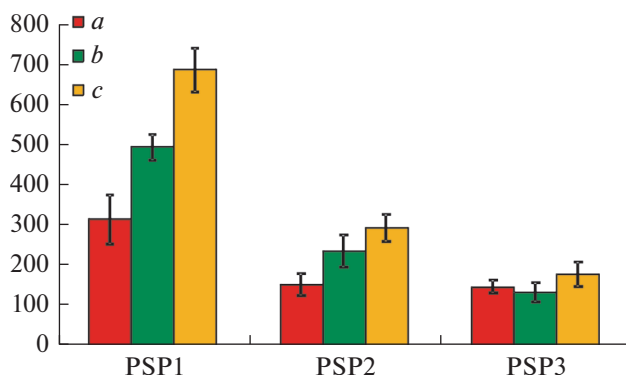


Рис. 3. Общий запас надземной биомассы напочвенного покрова в различных микроместообитаниях исследованных сосновых сообществ.

По вертикали: общий запас надземной биомассы, г/м²; по горизонтали: номера пробных площадей.

Fig. 3. Total stock of the aboveground phytomass in different microhabitats of the studied Scots pine communities. X-axis: total stock of the aboveground phytomass, g/m²; y-axis: sample plots.

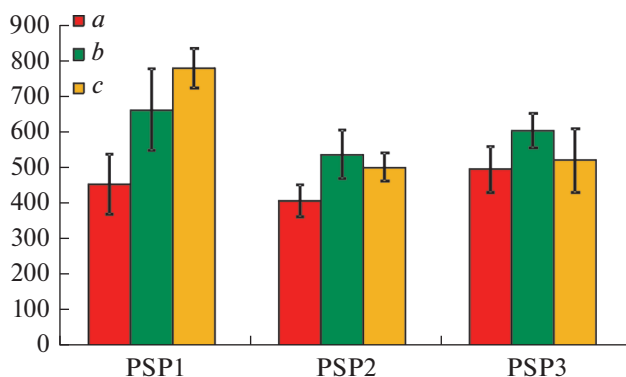


Рис. 4. Общий запас биомассы живого напочвенного покрова (с учетом подземных частей) в различных микроместообитаниях исследованных сосновых сообществ.

По вертикали: общий запас биомассы живого напочвенного покрова, г/м²; по горизонтали: номера пробных площадей.

Fig. 4. Total stock of the live ground cover phytomass (including below-ground parts) in different microhabitats of the studied Scots pine communities.

X-axis: total stock of the live ground cover, g/m²; y-axis: sample plots.

никово-зеленомошных и особенно зеленомошных сосновых лесов характерна более высокая степень почвенного увлажнения. Проведенные исследования выявили вполне логичные закономерности изменения запасов, как надземной биомассы компонентов напочвенного покрова, так и подземной биомассы кустарничков в ряду от лишайниковых редколесий до сосняков зеленомошных. Средние значения запаса биомассы лишайников снижаются более чем в 30 раз, а мхов, наоборот, увеличиваются более чем в 50 раз, в то время как различия в запасе надземной биомассы кустарничков составляют около 3 крат, а в запасе биомассы подземных органов растений не превышают 2.4 крат. Следует подчеркнуть, что во всех исследуемых типах сосновых сообществ

запас биомассы подземных частей кустарничков превышает запас надземной биомассы кустарничков, причем эти различия увеличиваются от 1.1–1.4 раза в сосновом редколесье до 7–11 раз в сосняке зеленомошном.

В результате сравнительной оценки запасов биомассы компонентов напочвенного покрова в различных микроместообитаниях установлено существенное внутриэкоцистемное разнообразие этого параметра и его закономерное изменение в зависимости от местоположения относительно стволов лесообразующих видов. Во всех исследуемых типах сосновых сообществ прослеживается общий тренд увеличения биомассы лишайников от приствольных участков деревьев *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* к межкроновым микроместообитаниям, но статистически эту тенденцию удалось подтвердить не во всех случаях.

Практически полное отсутствие мхов в сосновом редколесье обусловлено высокой сухостью данного экотопа, только в более влажных приствольных и подкروновых микроместообитаниях *Betula pubescens* поселяются зеленые мхи и формируется небольшой запас их биомассы. В более влажном сосняке лишайниково-зеленомошном запас биомассы мхов значительно выше и возрастает (в 2.5–5.3 раза) от приствольных микроместообитаний к межкроновым. Это обусловлено более высокой сухостью приствольных участков по сравнению с межкроновыми в связи с перехватом атмосферных осадков кронами *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*. В наиболее влажном экотопе сосняка зеленомошного наблюдаются максимальные значения запаса биомассы мхов, при этом различия между подкроновыми и межкроновыми микроместообитаниями отсутствуют, что связано с достаточной влагообеспеченностью экотопа и высокой общей затененностью нижних ярусов сообществ кронами высокополнотного древостоя. Такие условия благоприятствуют произрастанию зеленых мхов.

Закономерности изменения запасов надземной и подземной биомассы кустарничков по микроместообитаниям в исследуемых сосновых сообществах имеют различия. Во всех сообществах запас как надземной, так и подземной биомассы кустарничков в подкроновых микроместообитаниях *Betula pubescens* достоверно не отличается от запаса в межкроновых пространствах. В то же время, на приствольных участках и под кронами *Pinus sylvestris* в сосновых редколесьях и сосняках лишайниково-зеленомошных запас биомассы кустарничков достоверно больше, чем в межкроновых микроместообитаниях.

Проведенные исследования выявили закономерности изменения запасов лесной подстилки и массы опада в разных типах средневозрастных сосновых сообществ в зависимости от типа микроместообитаний. По градиенту почвенного увлажнения в ряду лишайниково-редколесье → лишайниково-зеленомошный сосняк → зеленомошный сосняк средние величины толщины и запаса лесной подстилки увеличиваются соответственно в 2 и 2.5 раза, а масса опада лишь в 1.3 раза. Согласно данным В.В. Горшкова и др. [30], стационарные значения толщины подстилки в северотаежных лишайниковых, лишайниково-зеленомошных и зеленомошных сосновых лесах составляют соответственно 2.5 ± 0.2 , 5.0 ± 0.8 и 7.5 ± 0.6 см. В наших исследованиях наименьшая толщина подстилки наблюдается в лишайниковом редколесье, где средняя ее величина составляет 2.8 ± 0.4 , а в двух других типах леса — соответственно 4.4 ± 0.3 и 5.8 ± 0.5 см. Более низкие по сравнению со стационарными значения толщины подстилки в сосняках лишайниково-зеленомошном и зеленомошном обусловлены давностью пожара, которая в наших исследованиях была равна 90 годам, а восстановление толщины подстилки до стационарных величин в этих типах сообществ происходит позже — через 120–190 лет [30]. Отметим, что высокая вариабельность толщины и запаса лесной подстилки отмечена в борах Марийского Заволжья, среднее значение толщины подстилки составляет 3.7 ± 0.3 см, варьируя от 1 до 15 см [13].

Согласно литературным данным, в лишайниковых сосновых лесах Европейского севера масса ежегодного опада в среднем составляет 1.5–2.0 т/га, в зеленомошных —

4.0–4.5 т/га [11, 31–33]. Поскольку зеленомошные сосновые леса распространены в местообитаниях с более высоким уровнем увлажнения по сравнению с лишайниковыми, формирующиеся в этих условиях моховой покров и, значительный по толщине, обладающий высокой порозностью и влагоемкостью, слой опада, характеризуются более высокими водоудерживающими и теплоизолирующими свойствами по сравнению с лишайниковым покровом и слоем опада в лишайниковых сообществах [34–36]. Из этого следует, что в зеленомошных сосновых лесах в условиях не только более высокой влажности, но и более низких температур по сравнению с лишайниковыми, процесс разложения растительных остатков происходит более медленно. Кроме того, сообщества зеленомошного типа характеризуются более высоким содержанием в опаде зольных элементов и азота [11, 31, 37–39]. По мнению ряда авторов [40, 41], минерализация органического вещества почвы — главный источник азота в лесных экосистемах России, поскольку низок уровень, как азотных выпадений, так и биологической фиксации азота. Снижение пула органического вещества в почве компенсируется растительным опадом и отпадом деревьев [41]. Кроме того, как уже отмечалось выше, опад хвои и растений мохового покрова замедляют разложение подстилки и затрудняют образование гумуса, а опад листьев березы, напротив, благоприятствует этому процессу. Таким образом, перечисленные факторы создают комплекс условий, с одной стороны, ускоряющих процесс разложения растительных остатков, с другой — тормозящих их полную минерализацию.

Логично было предположить, что в приствольных микроместообитаниях будет накапливаться максимальное количество растительного опада за счет высокой доли древесных фракций (веточек, коры) и шишек, и полученные данные подтвердили это положение. Во всех исследуемых типах сосновых лесов максимальные значения массы растительного опада наблюдаются в приствольных микроместообитаниях, а минимальные — в межкروновых пространствах, где она в среднем в 2 раза меньше, что согласуется с данными других исследователей [7].

Тренд примерно 2-кратного уменьшения толщины лесной подстилки от приствольных участков деревьев сосны и березы к межкроновым микроместообитаниям обнаруживается во всех исследованных типах сосновых сообществ, что в значительной степени связано с уменьшением массы растительного опада, из которого и формируется лесная подстилка. Однако достоверное уменьшение запаса лесной подстилки от приствольных микроместообитаний деревьев *Pinus sylvestris* к межкроновым наблюдается только в лишайниковом сосновом редколесье; в двух других типах сообществ пространственное распределение лесной подстилки является более равномерным и ее запас в разных микроместообитаниях достоверно не различается. Кроме того, во всех исследованных сосновых сообществах и во всех типах микроместообитаний отсутствует корреляция между толщиной и запасом лесной подстилки, что, возможно, объясняется большим интервалом варьирования значений обоих параметров. Высокую степень внутриценотического варьирования толщины и массы лесной подстилки в лесных сообществах разной типологической принадлежности отмечают и другие исследователи [1–4, 7, 8, 12, 13].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволили оценить различия в запасе биомассы растений травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, а также запасов растительного опада и лесной подстилки на приствольных и подкроновых участках деревьев *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* и в межкроновом пространстве в средневозрастных северотаежных сосновых сообществах разной типологической принадлежности.

Сравнительный анализ запасов биомассы компонентов напочвенного покрова (кустарничков, мхов и лишайников) в различных микроместообитаниях выявил суще-

ственное внутриэкосистемное разнообразие этих параметров. В лишайниково-зеленомошном и зеленомошном сосновых лесах и сосновом лишайниковом редколесье значимое увеличение биомассы лишайников от приствольных к межкроновым микроместообитаниям составляет от 2 до 15 крат. Запас биомассы зеленых мхов в сосняке лишайниково-зеленомошном возрастает в 2.5–5.3 раза при переходе от приствольных (28–59 г/м²) к межкроновым микроместообитаниям. В более влажном экотопе сосняка зеленомошного наблюдаются более высокие значения запаса биомассы мхов (60–115 г/м²), при этом различия между разными типами микроместообитаний отсутствуют.

Запасы биомассы надземных и подземных частей кустарничков в лишайниковом редколесье в приствольном и подкроновом пространствах деревьев *Pinus sylvestris* примерно в 2 раза выше, чем в межкроновом. В сосняке лишайниково-зеленомошном эти различия выражены гораздо слабее, а в сосняке зеленомошном запасы биомассы надземных и подземных частей кустарничков в разных типах микроместообитаний одинаковы. Деревья *Betula pubescens*, согласно полученным данным, не оказывают влияния на пространственное распределение биомассы травяно-кустарничкового яруса.

Общие запасы надземной биомассы и всего живого напочвенного покрова (с учетом подземных частей) в лишайниковом сосновом редколесье и сосняке лишайниково-зеленомошном достоверно увеличиваются от приствольных к межкроновым микроместообитаниям, в то время как в сосняке зеленомошном различия отсутствуют.

Масса растительного опада имеет незначительные различия в однотипных микроместообитаниях во всех растительных сообществах и сходный характер пространственного распределения: на приствольных и подкроновых участках она выше, чем в межкроновых пространствах. Во всех исследуемых типах сообществ наиболее равномерно по площади биогеоценоза распределен запас лесной подстилки. В отличие от запаса, толщина подстилки в большинстве случаев существенно (в ~2–4 раза) уменьшается от приствольных к межкроновым микроместообитаниям.

В целом можно констатировать, что наиболее неоднородное распределение запасов органического вещества по площади фитоценоза наблюдается в сосновом лишайниковом редколесье, а наиболее равномерное – в сосняке зеленомошном. Можно предположить, что различия, выявленные в редколесье, отличающемся значительной разреженностью древостоя, обусловлены большей контрастностью гидротермического режима в разных типах микроместообитаний по сравнению с исследуемыми лесами, особенно густыми и высокополотными сосняками зеленомошными. В заключение отметим, что высокая степень внутриценотического варьирования исследуемых параметров требует продолжения исследований для более детального и доказательного выявления закономерностей формирования мозаики почвенно-растительного покрова в северотаежных сосновых лесах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках реализации фундаментальных научных исследований по приоритетным направлениям, определенным Президиумом РАН (проект “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России”, тема “Ресурсный потенциал растений и грибов России”). Авторы благодарят сотрудников лаборатории экологии растительных сообществ д.б.н. В.В. Горшкова, д.б.н. Н.И. Ставрову, к.б.н. И.Ю. Баккал за помощь в сборе полевого материала и обсуждении рукописи статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О., Смирнов В.Э., Кравченко Т.В. 2011. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв. — Лесоведение. 6: 39–48.
2. Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э., Исаева Л.Г. 2014. Плодородие почв березовых лесов на северном пределе их распространения. — Почвоведение. 3: 327–339.

3. Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э., Артемкина Н.А. 2016. Влияние ели на кислотность и содержание элементов питания в почвах северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных – Почвоведение. 11: 1355–1367.
4. Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А., Бовкунов А.Д., Запрудина М.В., Смирнов Н.С. 2011. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Ильчском заповеднике – Лесоведение. 6:67–78.
5. Луговая Д.Л., Смирнова О.В., Запрудина М.В., Алейников А.А., Смирнов В.Э. 2013. Микромозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Ильчского заповедника – Экология. 1: 3–10.
6. Лебедева В.Х., Ипатов В.С., Тиходеева М.Ю. 2015. Неоднородность пространственной структуры живого напочвенного покрова в лесных сообществах – Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2: 32–46. <https://biocomm.spbu.ru/article/view/859/750>
7. Иванова Е.А., Лукина Н.В. 2017. Варьирование массы и фракционного состава древесного опада в сосняках кустарничково-лишайниковых при аэротехногенном загрязнении – Лесоведение. 5: 47–58. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1049>
8. Артемкина Н.А., Орлова М.А., Лукина Н.В. 2018. Микромозаика растительности и вариативность химического состава L-горизонтов подстилки северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных – Лесоведение. 2: 97–106. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1091>
9. Лукина Н.В., Ершов В.В., Горбачева Т.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г., Тебенькова Д.Н. 2018. Оценка состава почвенных вод северотаежных хвойных лесов фоновых территорий индустриально развитого региона – Почвоведение. 3: 284–296. <https://doi.org/10.7868/S0032180X18030036>
10. Данилова М.А., Лукина Н.В., Кузнецова А.И., Смирнов В.Э. 2019. Влияние древесных растений на плодородие почв таежных лесов. В сб.: Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тез. докл. VII Всеросс. научн. конф. с международ. участием. Апатиты. С. 18–19. http://inep.ksc.ru/documents/11_ecol_prob_19.pdf
11. Никонов В.В., Лукина Н.В. 1994. Биогеохимические функции лесов на северном пределе распространения. Апатиты. 315 с.
12. Никонов В.В., Лукина Н.В., Смирнова Е.В., Исаева Л.Г. 2002. Влияние *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на первичную продуктивность нижних ярусов хвойных лесов Кольского полуострова – Ботан. журн. 87(8):107–119.
13. Демаков Ю.П., Исаев А.В., Шарафутдинов Р.Н. 2017. Роль лесной подстилки в борах Марийского Заволжья и вариативность ее параметров. В сб.: Научные Труды Государственного природного заповедника “Большая Кокшага”. Вып. 8. С. 15–43.
14. Иванова Е.А., Артемкина Н.А., Лукина Н.В. 2019. Разложение опада в сосновых лесах на северном пределе распространения на Кольском полуострове. В сб.: Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тез. докл. VII Всеросс. научн. конф. с международ. участием. Апатиты. С. 30–32. http://inep.ksc.ru/documents/11_ecol_prob_19.pdf
15. Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. 1969. 28 с. <https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/dylis/text.pdf>
16. Ипатов В.С., Журавлева Е.Н., Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю. 2009. Фитогенное поле *Picea abies*, *P. obovata* (Pinaceae). – Ботан. журн. 94(4): 558–568.
17. Журавлева Е.Н., Ипатов В.С., Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю. 2012. Изменение растительности на лугах под влиянием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) – Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. Биология. 2: 3–12. <https://biocomm.spbu.ru/article/view/3842/3439>
18. Tedesco L., Suvi T., Jairus T., Kõljalg U. 2008. Forest microsite effects on community composition of ectomycorrhizal fungi on seedlings of *Picea abies* and *Betula pendula* – Environ. Microbiol. 10(5): 1189–1201. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01535.x>
19. Sass E.M., D’Amato A.W., Foster D.R., Plotkin A.B., Fraver Sh., Schoonmaker P.K., Orwig D.A. 2018. Long-term influence of disturbance-generated microsites on forest structural and compositional development. – Can. J. of Forest Research. 48(8): 958–965. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0097>
20. Лукина Н.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г. 2010. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва-растительность – Лесоведение. 5: 45–56.
21. Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э., Краснов Д.А., Камаев И.О. 2012. Плодородие почв еловых лесов Хибинских гор – Почвоведение. 6:682–694.
22. Орлова М.А. 2013. Элементарная единица лесного биогеоценотического покрова для оценки экосистемных функций лесов – Труды Карельского научного центра. Серия Экологические исследования. 6: 126–132. http://resources.krc.karelia.ru/transactions/doc/trudy2013/trudy_2013_6_126-132.pdf
23. Суццессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. 1999. СПб. 549 с.

24. Lang S.I., Cornelissen J.H.C., Klahn T., Van Logtestijn R.S.P., Broekman R., Schweikert W., Aerts R. 2009. An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species – *Journal of Ecology*. 97(5): 886–900. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x>
25. Berg B., Albrektson A., Berg M.P., Cortina J., Johansson M.-B., Gallardo A., Mgadeira M., Pausas J., Kiratz W., Vallejo R., McClaugherty C. 1999. Amounts of litter fall in some pine forests in European transect, in particular Scots pine – *Annals of Forest Science*. 56: 625–639. <https://doi.org/10.1051/forest:19990801>
26. *Формирование* лесной подстилки. http://geolike.ru/page/gl_2090.htm.
27. Федорец Н.Г., Бахмет О.Н. 2003. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск. 240 с.
28. Noreika N., Helm A., Opik M., Jairus T., Vasar M., Reier U., Kook E., Riibak K., Kasari L., Tullus H., Tullus T., Lutter R., Oja E., Saag A., Randlane T., Partel M. 2019. Forest biomass, soil and biodiversity relationships originate from biogeographic affinity and direct ecological effects. – *Oikos*. 00:1–13. <https://doi.org/10.1111/oik.06693>
29. *Мировая реферативная база почвенных ресурсов 2014, исправленная и дополненная версия 2015. Международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт. Доклады о мировых почвенных ресурсах №106. ФАО, Рим. 203 с.* <http://www.fao.org/3/i3794ru/I3794RU.pdf>
30. Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю. 2005. Динамика восстановления лесной подстилки в бореальных сосновых лесах после пожаров – *Лесоведение*. 3: 37–45.
31. Манаков К.Н. 1978. Продуктивность и биологический круговорот в сосновых лесах. В кн.: Биологическая продуктивность и обмен в лесных биогеоценозах Кольского полуострова. Апатиты. С. 3–18.
32. Молчанов А.А. 1974. Продуктивность органической и биологической массы леса. М. 250 с.
33. Чепурко Н.Л. 1971. Структура и годовой баланс биомассы в лесах Хибинского горного массива. В кн.: Почвы и продуктивность растительных сообществ. М. С. 94–116.
34. Семко А.П. 1982. Гидротермический режим почв лесной зоны Кольского полуострова. Апатиты. 142 с.
35. Ярмишко В.Т., Цветков В.Ф. 1987. Строение, запасы и распределение в почве корневых систем растений в сообществах сосновых молодняков Кольского полуострова – *Ботан. журн.* 72(4):496–505.
36. Ипатов В.С., Трофимец В.И. 1988. Влияние лишайниковых и зеленомошных ковров на водный режим верхнего корнеобитаемого слоя почвы в сухих сосняках – *Экология*. 1: 19–23.
37. Никонов В.В., Манаков К.Н. 1979. Экологические и биогеохимические особенности северо-таежных лесов Кольского полуострова – *Экология*. 5:33–38.
38. Bormann B.T., Sidle R.C. 1990. Changes in productivity and distribution of nutrients in a chronosequence at Glacier Bay National Park, Alaska. – *Journal of Ecology*. 78(3): 561–578. <https://www.jstor.org/stable/2260884>
39. Cleve K., Viereck L.A. 1981. Forests succession in relation to nutrient cycling in the boreal forest of Alaska. In: *Forest succession. Concepts and application*. Berlin. P. 185–211. <https://www.springer.com/gp/book/9780387905976>
40. Разулин С.М. 2008. Минерализация азота в почвах бореальных лесов – *Лесоведение*. 4: 57–62.
41. Меняйло О.В., Матвиенко А.И., Макаров М.И., Ченг Ш.-К. 2018. Роль азота в регуляции цикла углерода в лесных экосистемах. – *Лесоведение*. 2: 143–159. <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1095>

Distribution of Ground Vegetation and Forest Litter Stock in Middle-Aged Pine Forests of the Kola Peninsula

I. V. Lyanguzova^{a,*} and P. A. Primak^b

^a*Komarov Botanical Institute of RAS, Saint Petersburg, Russia*

^b*Saint-Petersburg State Forest Technical University, Saint Petersburg, Russia*

*e-mail: ILyanguzova@binran.ru

Abstract—The paper considers the specific features of spatial accumulation of organic matter by the ground cover and forest litter in middle-aged pine forests of different types on the background territory of the Kola peninsula (Russia). The study was conducted on permanent sample plots (PSP) laid in the following communities: Subpinetum cladinusum (PSP 1), Pinetum cladinoso-hylocomiosum (PSP 2), Pinetum hylocomiosum (PSP 3). In the studied communities the last fire occurred about 90 years ago. On each of the PSPs transects were laid, and count plots of 10×10 cm were placed at 1 m intervals along the transects. Count plots were located in the following types of micro-habitats: A – at tree base (20 cm apart

from tree trunks) of Scots pine (*Pinus sylvetris* L.) or birch (*Betula pubescens* Ehrh.) with respect of cardinal directions; B – under-tree crowns; C – in canopy gaps. At each site, the living ground cover was cut and disassembled into the following components: dwarf-shrubs, lichens, mosses; the thickness of the forest litter was measured, plant waste and organic horizon (O) of Albic Rustic Podzols were selected, from which all the underground parts of the plants were picked out. Nonparametric Kruskal–Wallis (H) and Mann–Whitney (z) criteria were used at significance level of $p < 0.05$. The estimation of the phytomass stock of ground cover components, plant waste and forest litter in different types of microhabitats has revealed heterogeneity of organic matter distribution over the area of biogeocoenoses. A comparison of stock of ground cover phytomass components (dwarf shrubs, mosses and lichens) in various microhabitats indicated significant intra-ecosystem diversity of this parameter. Total stock of aboveground phytomass and total live ground cover (including underground parts) in lichen pine sparse forests and the pine lichen-moss forests significantly increased, from tree base to canopy gaps microhabitats, while in the green-moss pine forests significant differences were not observed. The opposite pattern was found for the stock of plant waste regardless of the type of plant community. In all studied communities, the most evenly distributed over the area of biogeocoenosis was the forest litter stock. The micromosaic soil and vegetation cover is most pronounced in the lichen pine sparse forests, due to the contrasting hydrothermic conditions of the ecotope and the sparsity of the forest stands. The most uniform distribution of the organic matter is registered in the green-moss pine forest where optimum ecotope conditions for green mosses and dwarf-shrubs are formed.

Keywords: phytomass stock, ground cover, plant waste, forest litter, northern taiga, pine forests, Kola peninsula

ACKNOWLEDGMENTS

The study was carried out within the framework of fundamental research in priority areas defined by the Presidium of the RAS (the project “Biodiversity of natural systems and biological resources of Russia”, the theme “Resource potential of plants and fungi of Russia”). The authors express their gratitude to the scientists of the Laboratory of ecology of plant communities, Dr. of Biology V.V. Gorshkov, Dr. of Biology N.I. Stavrova, and PhD I.Yu. Bakkal for their assistance in collecting field data and discussion of the manuscript.

REFERENCES

1. Orlova M.A., Lukina N.V., Kamaev I.O., Smirnov V.E., Kravchenko T.V. 2011. Forest ecosystem mosaics and soil fertility. – Russian Journal of Forest Science. 6: 39–48. (In Russian)
2. Orlova M.A., Lukina N.V., Smirnov V.E., Isaeva L.G. 2014. Soil fertility of birch forests at the Northern limit of their distribution. – Eurasian Soil Science. 3: 327–339. (In Russian)
3. Orlova M.A., Lukina N.V., Smirnov V.E., Artemkina N.A. 2016. The influence of spruce on acidity and nutrient content in soils of Northern taiga dwarf shrub–green moss spruce forests. – Eurasian Soil Science. 49(11): 1276–1287. (In Russian)
4. Smirnova O.V., Aleinikov A.A., Semikolenykh A.A., Bovkunov A.D., Zaprudina M.V., Smirnov N.S. 2011. Spatial heterogeneity of the soil-plant cover in dark coniferous forests of the Pechoro-Ilychskii reserve. – Russian Journal of Forest Science. 6: 67–78. (In Russian)
5. Lugovaya D.L., Smirnova O.V., Zaprudina M.V., Aleinikov A.A., Smirnov V.E. 2013. Micromosaic structure and phytomass of ground vegetation in main types of dark conifer forests in the Pechora–Ilych state nature reserve. – Russian J. of Ecology. 44(1): 1–8.
<https://doi.org/10.1134/S1067413613010086>
6. Lebedeva V.Kh., Ipatov V.S., Tikhodeeva M.Yu. 2015. Heterogeneity of the spatial structure of the living ground cover in forest communities – Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 3. Biology. 2: 32–46. (In Russian)
<https://biocomm.spbu.ru/article/view/859/750>
7. Ivanova E.A., Lukina N.V. 2017. Variation of mass and fraction composition of tree litter in dwarf shrub-lichen pine forests under aerial technogenic pollution – Russian Journal of Forest Science. 5: 47–58. (In Russian)
<http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1049>
8. Artemkina N.A., Orlova M.A., Lukina N.V. 2018. Microscale mosaic of vegetation and variability in chemical composition of subhorizon L in dwarf-shrub-moss spruce forests in North taiga. – Rus-

- sian Journal of Forest Science. 2: 97–106. (In Russian)
<http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1091>
9. *Lukina N.V., Ershov V.V., Gorbacheva T.V., Orlova M.A., Isaeva L.G., Teben'kova D.N.* 2018. Assessment of soil water composition of the North taiga coniferous forests of the background territories of the industrially developed region – Eurasian Soil Science. 3:284–296. (In Russian)
<https://doi.org/10.7868/S0032180X18030036>
 10. *Danilova M.A., Lukina N.V., Kuznetsova A.I., Smirnov V.E.* 2019. Effect of woody plants on soil fertility in taiga forests. In: Ecological problems of the Northern regions and ways of their solution: Abstr. of the VII Russian scientific conference with international participation. Apatity. P. 18–19. (In Russian)
http://inep.ksc.ru/documents/11_ecol_prob_19.pdf
 11. *Nikonov V.V., Lukina N.V.* 1994. Biogeokhimicheskiye funktsii lesov na severnom predele rasprostraneniya [Biogeochemical functions of forests at the Northern limit of their distribution]. Apatity. 315 p. (In Russian)
 12. *Nikonov V.V., Lukina N.V., Smirnova E.V., Isaeva L.G.* 2002. The influence of *Picea obovata* and *Pinus sylvestris* on primary productivity of lower layers of coniferous forests in Kola Peninsula – Botanicheskii Zhurnal. 87(8): 107–119. (In Russian)
 13. *Demakov Yu.P., Isaev A.V., Sharafutdinov R.N.* 2017. Forest cover role in pine forests of Mari trans-Volga region and variability of soil cover parameters. – Nauchnyye Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika “Bolshaya Kokshaga”. 8:15–43. (In Russian)
 14. *Ivanova E.A., Artemkina N.A., Lukina N.V.* 2019. Litter decomposition in the pine forests at the Northern tree line on the Kola Peninsula. In: Ecological problems of Northern regions and ways of their solution: Abstr. of the VII Russian scientific conference with international participation. Apatity. P. 30–32. (In Russian)
http://inep.ksc.ru/documents/11_ecol_prob_19.pdf
 15. *Dylis N.V.* 1969. Struktura lesnogo biogeotsenoza [Structure of forest biogeocoenosis]. Moscow. 28 p. (In Russian)
<https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/dylis/text.pdf>
 16. *Ipatov V.S., Zhuravleva E.N., Lebedeva V.Kh., Tikhodeyeva M.Yu.* 2009. Ecological field of *Picea abies* and *P. obovata* (Pinaceae). – Botanicheskii Zhurnal. 94(4): 558–568. (In Russian)
 17. *Zhuravleva E.N., Ipatov V.S., Lebedeva V.Kh., Tikhodeeva M.Yu.* 2012. Vegetation changes in meadows under the influence of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) – Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 3. Biology. 2: 3–12. (In Russian)
<https://biocomm.spbu.ru/article/view/3842/3439>
 18. *Tedersco L., Suvi T., Jairus T., Kõljalg U.* 2008. Forest microsite effects on community composition of ectomycorrhizal fungi on seedlings of *Picea abies* and *Betula pendula*. – Environ. Microbiol. 10(5): 1189–1201.
<https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01535.x>
 19. *Sass E.M., D'Amato A.W., Foster D.R., Plotkin A.B., Frayer Sh., Schoonmaker P.K., Orwig D.A.* 2018. Long-term influence of disturbance-generated microsites on forest structural and compositional development. – Can. J. of Forest Research. 48(8): 958–965.
<https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0097>
 20. *Lukina N.V., Orlova M.A., Isaeva L.G.* 2011. Forest soils fertility: the base of relationship between soil and vegetation. – Contemporary Problems of Ecology. 4(7): 725–733.
<https://doi.org/10.1134/S1995425511070046>
 21. *Orlova M.A., Lukina N.V., Smirnov V.E., Krasnov D.A., Kamaev I.O.* 2012. Fertility of soils under spruce forests of the Khibiny Mountains. – Eurasian Soil Science. 45(6): 612–642.
<https://doi.org/10.1134/S1064229312060087>
 22. *Orlova M.A.* 2013. Elementary unit of the forest biogeocenotic cover for investigation of forest ecosystem functions. – Transactions of Karelian research centre. Ecological studies series. 6: 126–132. (In Russian)
http://resources.krc.karelia.ru/transactions/doc/trudy2013/trudy_2013_6_126-132.pdf
 23. *Suktsessionnyye protsessy v zapovednikakh Rossii i problem sokhraneniya biologicheskogo raznobraziya* [Successional processes in Russian nature reserves and problems of the conservation of biological diversity]. 1999. St. Petersburg. 549 p. (In Russian)
 24. *Lang S.I., Cornelissen J. H. C., Klahn T., Van Logtestijn R.S.P., Broekman R., Schweikert W., Aerts R.* 2009. An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. – Journal of Ecology. 97(5): 886–900.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x>
 25. *Berg B., Albrektson A., Berg M.P., Cortina J., Johansson M-B., Gallardo A., Mgadeira M., Pausas J., Kiratz W., Vallejo R., McLaugherty C.* 1999. Amounts of litter fall in some pine forests in European transect, in particular Scots pine – Annals of Forest Science. 56(8): 625–639.
<https://doi.org/10.1051/forest:19990801>
 26. *Formirovaniye lesnoy podstilki* [Formation of the forest litter].
http://geolike.ru/page/gl_2090.htm (In Russian)

27. Fedorets N.G., Bakhmet O.N. 2003. Ecologicheskiye osobennosti transformatsii soyedineniy ugleroda i azota v lesnykh pochvakh [Ecological features of carbon and nitrogen compounds transformation in forest soils]. Petrozavodsk. 240 p. (In Russian)
28. Noreika N., Helm A., Opik M., Jairus T., Vasar M., Reier U., Kook E., Riibak K., Kasari L., Tullus H., Tullus T., Lutter R., Oja E., Saag A., Randlane T., Partel M. 2019. Forest biomass, soil and biodiversity relationships originate from biogeographic affinity and direct ecological effects. – *Oikos*. 00: 1–13. <https://doi.org/10.1111/oik.06693>
29. World reference base for soil resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Update 2015. World soil resources reports 106. FAO, Rome. 192 p. <http://www.fao.org/3/i3794en/I3794en.pdf>
30. Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Bakkal I.Yu. 2005. Post-fire restoration of forest litter in boreal pine forests. – *Russian Journal of Forest Science*. 3: 37–45. (In Russian)
31. Manakov K.N. 1978. Produktivnost i biologicheskiy krugovorot v sosnovykh lesakh [Productivity and biological cycle in pine forests]. In: *Biologicheskaya produktivnost i obmen v lesnykh biogeotsenozakh Kolskogo poluostrova*. Apatity. P. 3–18. (In Russian)
32. Molchanov A.A. 1974. Produktivnost organicheskoy i biologicheskoy massy lesa [Production of organic and biological mass in forests]. Moscow. 250 p. (In Russian)
33. Chepurko N.L. 1971. Struktura i godovoy balans biomassy v lesakh Khibonskogo gornogo massiva [Structure and annual balance of biomass in the forests of the Khibiny mountain range]. In: *Pochvy i produktivnost rastitelnykh soobshches*. Moscow. P. 94–116. (In Russian)
34. Semko A.P. 1982. Gidrotermicheskiy rezhim pochv Kolskogo poluostrova [Hydrothermic regime of soils in the forest zone of the Kola Peninsula]. Apatity. 142 p. (In Russian)
35. Yarmishko V.T., Tsvetkov V.F. 1987. Plant root systems structure, stocks and distribution in the communities of young pine stands of the Kola Peninsula. – *Botanicheskii Zhurnal*. 72(4): 496–505. (In Russian)
36. Ipatov V.S., Trofimets V.I. 1988. Influence of lichen and green-moss carpets on the water regime of the upper root layer of the soil in dry pine forests – *Ecologiya*. 1: 19–23. (In Russian)
37. Nikonov V.V., Manakov K.N. 1979. Ecological and biogeochemical features of the North taiga forests of the Kola Peninsula. – *Ecologiya*. 5: 33–38. (In Russian)
38. Bormann B.T., Sidle R.C. 1990. Changes in productivity and distribution of nutrients in a chronosequence at Glacier Bay National Park, Alaska. – *Journal of Ecology*. 78(3): 561–578. <https://www.jstor.org/stable/2260884>
39. Cleve K., Viereck L.A. 1981. Forests succession in relation to nutrient cycling in the boreal forest of Alaska. In: *Forest succession. Concepts and application*. Berlin. 185–211. <https://www.springer.com/gp/book/9780387905976>
40. Razgulin S.M. 2008. Nitrogen mineralization in boreal forest soils – *Lesovedeniye*. 4: 57–62. (In Russian)
41. Menyaylo O.V., Matvienko A.I., Makarov M.I., Cheng Sh.-K. 2018. Nitrogen in governance of the carbon cycle in forest ecosystems: A review. – *Russian Journal of Forest Science*. 2: 143–159. (In Russian) <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/article/view/1095>