

УДК 630*182.22:582.475.3(282.247.11)

ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ И СОСТОЯНИЯ ДРЕВЕСНОГО ЯРУСА СРЕДНЕТАЕЖНЫХ КОРЕННЫХ ЕЛЬНИКОВ ПРЕДГОРИЙ СЕВЕРНОГО УРАЛА¹

© 2023 г. А. В. Манов^а, *, И. Н. Кутявин^а

^аИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 28, Сыктывкар, 167982 Россия

*E-mail: manov@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 23.06.2022 г.

После доработки 13.10.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

В работе уделено внимание динамическим процессам, происходящим в коренных еловых фитоценозах, развивающихся на территории одного из крупных резерватов спонтанной темнохвойной тайги на Европейском Севере — Печоро-Илычского заповедника. Целью исследования явилась оценка динамики размерной структуры древостоев и подроста, а также изменения их жизненного состояния в естественно развивающихся еловых насаждениях зеленомошной и долгомошной группы типов леса в предгорьях Северного Урала (бассейн верхнего течения реки Печоры). Древостои ельников, смешанные по составу, сложные по строению, образуют циклично-разновозрастный тип структуры. Для среднетаежных коренных ельников на основе оценки неравенства в распределении древесных растений по их размерам проанализированы результаты многолетнего мониторинга строения древостоев и подроста на четырех постоянных пробных площадях. В насаждениях разных типов наблюдается схожая динамика дифференциации деревьев по объему ствола и подроста по высоте ствола. Отмечается значительное накопление мелких особей древесных растений с плавным равномерно затухающим характером распределения их численности в сторону увеличения их размеров. Под пологом древостоев идет непрерывный возобновительный процесс. По данным стационарных наблюдений за жизненностью и поврежденностью деревьев и подроста ельников, основанным на визуальной оценке состояния древесного растения по характеристике кроны, выявлено небольшое ослабление состояния как верхних древесных ярусов фитоценоза, так и нижних — подроста. Древостои ельников находятся на стадии начального ослабления состояния или являются ослабленными, подрост преимущественно здоровый.

Ключевые слова: динамика, размерная структура, коренные ельники, жизненное состояние, древостой, подрост.

DOI: 10.31857/S0024114823050054, **EDN:** TDGLBV

В настоящее время у исследователей природы европейской тайги все больше внимания уделяется естественно развивающимся и малонарушенным насаждениям в связи с неуклонным истощением их в процессе промышленного освоения и в последние годы — массовым усыханием (Sumichrast et al., 2020). Важность сохранения этих лесов акцентируется на их видовом разнообразии, а также многочисленных экосистемных функциях и услугах (мультифункциональности), которыми они обеспечивают население Земли (Цветков, 2004; Стороженко, 2019; Тебенькова и др., 2019).

Бассейн реки Печоры — регион, где сохранились массивы спонтанной темнохвойной тайги с уникальной типологической и популяционно-ге-

нетической структурой, являющиеся эталоном биосистем и существующие в состоянии динамического равновесия в течение длительного времени (Пахучий, 2005; Коренные ..., 2006). Все это обеспечивает толерантность естественно развивающихся лесных насаждений к возмущающим факторам (Цветков, 2004). По прогнозным оценкам, изменение климата и связанные с ним природные нарушения в ближайшем будущем могут поставить под угрозу устойчивость лесов, что приведет к изменениям структурного разнообразия экосистем (Seidl et al., 2017). В этом плане мониторинг лесов, представляющий собой систему постоянных (периодических) наблюдений, позволяет провести оценку и прогноз динамики и состояния лесного фонда (ст. 69 Лесного кодекса РФ). Обычно при изучении дифференциации деревьев древостоя обращают внимание либо на их

¹ Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН № 122040100031-8.

размерные характеристики, либо на их жизненное состояние (Бебия, 2000). Понятие “жизненное состояние”, или “жизненность” (дерева, древостоя), нами трактуется как параметр морфометрических признаков роста и развития древесных растений в момент наблюдения за ними.

Цель данного исследования — оценка динамики размерной структуры древостоев и подроста, а также изменения их жизненного состояния в естественно развивающихся еловых насаждениях подзоны средней тайги.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объекты исследования — ельники зеленомошной и долгомошной группы типов леса, спонтанно развивающиеся в массиве темнохвойной тайги предгорий Северного Урала в бассейне верхнего течения реки Печоры на территории буферной зоны Печоро-Илычского заповедника (62°05′–62°03′ с.ш.; 58°24′–58°27′ в.д.; 181–270 м над ур. м.). Для сбора полевого материала использовались методы постоянных пробных площадей (ППП). В пределах трех периодов (2002–2003 гг.; 2008 г.; 2015–2018 гг.) на четырех ППП, заложенных с учетом ОСТА 59-69-83, размером 0.2–0.3 га, проводился сплошной пересчет деревьев по породе, диаметру, высоте и состоянию (здоровые, ослабленные, сильно ослабленные, отмирающие, свежий сухостой и старый сухостой — постепенно отпадают ветви и кора). Возраст деревьев определяли путем подсчета годичных слоев на образцах древесины (кернах), отобранных возрастным буром у комля ствола у 20–30% растений всех пород в пределах каждой ППП. Подрост учитывали на ППП по породе, ступеням высоты, равным 0.5 м, и категориям состояния (здоровый, сомнительный, усыхающий и сухой). К древостою относили деревья с диаметром ствола ≥ 6 см на высоте 1.3 м. Остальные древесные растения, старше двух лет и способные в будущем образовать древостой, считали подростом.

Анализ динамики размерной структуры древесных растений ельников основан на изменчивости запасов стволовой древесины деревьев и высоты подроста. Для сравнения распределения древесных растений по размерам послужил коэффициент Джини (CG), использование которого для этих целей предложили С. Damgaard и J. Weinter (2000). Коэффициент Джини может принимать значения от 0 до 1. При $CG = 0$ все растения относятся к одному размеру. Чем выше значение CG , тем сильнее проявляется неравенство в размерах растений.

Экологическую структуру древостоя и подроста еловых фитоценозов оценивали в соответствии с методикой, основанной на визуальной оценке состояния деревьев по характеристике крон и соот-

ветствующим им коэффициентам жизненности (Алексеев, 1990). Согласно автору, коэффициент здорового дерева приравнивается к 100%, а сухостоя — к нулю. Для деревьев, относящихся к промежуточным градациям, указываются коэффициенты, соответствующие их состоянию. Распространены расчеты индексов жизненного состояния древостоев по числу деревьев и объему стволовой древесины. Вычисления относительного жизненного состояния изучаемых древостоев проводились по следующей формуле, предложенной автором:

$$L_n = (100n_1 + 70n_2 + 40n_3 + 5n_4)/N, \quad (1)$$

где L_n — относительное жизненное состояние древостоя, %; n_1, n_2, n_3, n_4 — число здоровых, ослабленных, сильно ослабленных и отмирающих деревьев на 1 га соответственно; N — общее число деревьев за исключением старого сухостоя на 1 га. В связи с нулевой жизненностью старого сухостоя в расчетах его не использовали, так как, согласно работе В.А. Алексеева (1990), он существенно занижает показатели состояния здоровья лесов.

При показателе L_n , равном 100–80%, жизненное состояние древостоя оценивалось как “здоровое”, при 79–50% — ослабленное, при 49–20% — сильно ослабленное, при 19% и ниже — древостой считался полностью разрушенным.

Кроме жизненного состояния древостоя, целесообразно знать меру его поврежденности (Алексеев, 1990):

$$D_n = (30n_2 + 60n_3 + 95n_4 + 100n_5)/N, \quad (2)$$

где D_n — поврежденность древостоя, %; n_2, n_3, n_4, n_5 — число поврежденных (ослабленных), сильно поврежденных (сильно ослабленных) и усыхающих (отмирающих), свежих сухостойных деревьев на 1 га соответственно.

При показателе D_n от 11 до 19% отмечается начальная стадия ослабления древостоя, при 20–49% древостой является поврежденным, при 50–79% — сильно поврежденным, при 80% и более — разрушенным.

По объему стволовой древесины расчет жизненного состояния (L_v) и поврежденности древостоев (D_v) проводился по формулам (1) и (2) с теми же коэффициентами, что и по числу деревьев.

Жизненное состояние подроста определяли по его численности с помощью модифицированной формулы (1):

$$L_n = (100n_1 + 70n_2 + 10n_3)/N, \quad (3)$$

где L_n — относительное жизненное состояние подроста, %; n_1, n_2, n_3 — число здоровых, сомнительных и усыхающих экземпляров подроста на 1 га соответственно; N — общее число подроста, включая сухой, на 1 га. Классификация жизнен-

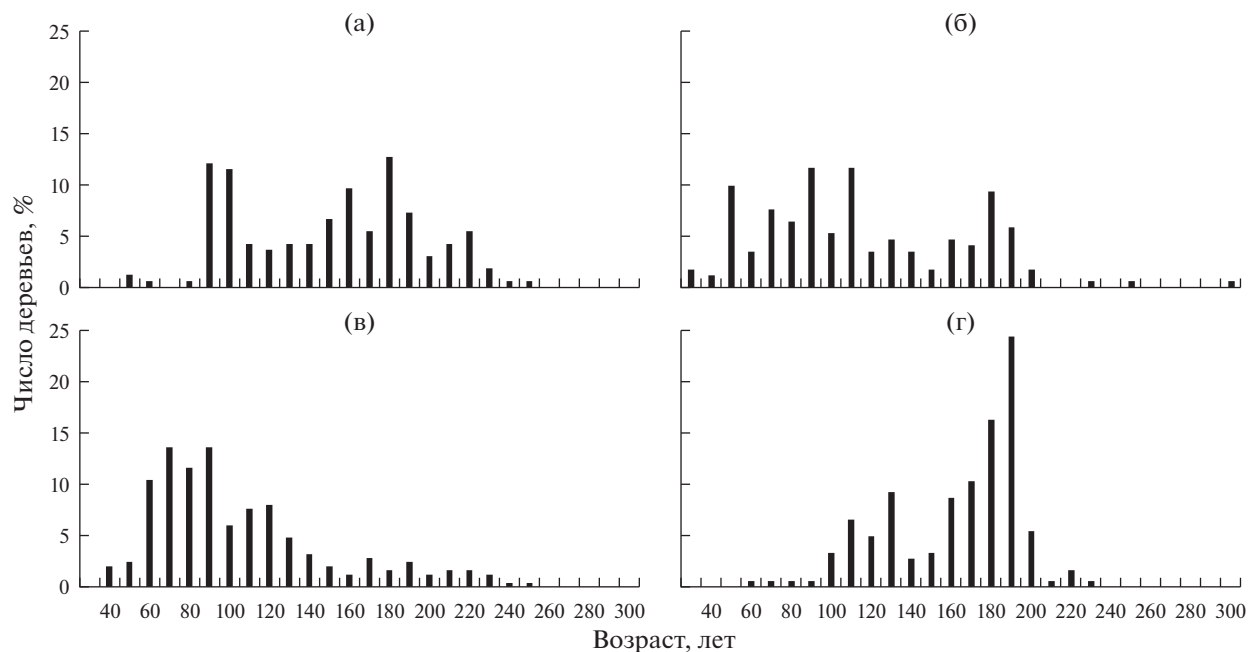


Рис. 1. Распределение числа стволов по 10-летним градациям возраста в ельниках: (а) — черничном влажном (ППП 2); (б) — папоротниковом (ППП 4); (в) — папоротниковом (ППП 5); (г) — долгомошном (ППП 7).

ного состояния подроста проводилась по тем же критериям, что и древостоя.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемые ельники развиваются в черничном влажном (ППП 2), папоротниковом (ППП 4 и 5) и долгомошном (ППП 7) типах условий местопроизрастания. Они формируют древостой V класса бонитета, довольно сложные по структуре со смешанным породным составом, который образован елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) с разным соотношением сопутствующих пород: сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), березы повислой (*B. pendula* Roth), осины обыкновенной (*Populus tremula* L.). Под пологом древостоев распространен подрост разной высоты, состоит из тех же видов, что и древостой. Подлесок редкий, встречается рябина (*Sorbus aucuparia* L.), шиповник (*Rosa*), жимолость (*Lonicera*), ивы (*Salix*) и пихта стланиковой формы. Во всех типах ельников отчетливо выражен травяно-кустарничковый ярус, доминантами которого являются черника (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника (*Vaccinium vitis-Idaea* L.), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.) и морошка (*Rubus chamaemorus* L.). В папоротниковых еловых сообществах верхний ярус живого напочвенного покрова слагают щитовник (*Dryopteris*) и вейник (*Calamagrostis*). Моховой покров развитый, по проективному покрытию преобладают

гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt.), политрихум обыкновенный (*Polytrichum commune* Hedw.), а по понижениям — сфагнум Вульфа (*Sphagnum wulfianum* Girg.) и сфагнум Гиргензона (*S. girgensohnii* Russow).

Во всех рассматриваемых типах ельников деревья, составляющие древесный ярус, представлены широким возрастным рядом, растянутым за счет единичных деревьев с высокими возрастами (рис. 1). При этом распределение числа деревьев по возрасту асимметричное, имеющее колебательный характер без разрывов на поколения. Подобный тип возрастной структуры Г.Е. Коминным и И.В. Семечкиным (1970) описывается как циклично-разновозрастный. Он широко распространен в коренных типах бореальных темнохвойных лесов (Воропанов, 1950).

За относительно короткий срок наблюдений (13–17 лет) в среднетаежных ельниках Приуралья отмечена общая тенденция снижения доли участия преобладающей породы — ели до двух единиц как в составе древостоя, так и в составе лесовозобновления. При этом в большинстве исследованных ельников увеличилась густота древостоев, а вот полнота и запас стволовой древесины снизились. Значения корреляционного коэффициента (*CV*) показывают небольшую временную изменчивость таксационных показателей древостоев и подроста (<30%). Закономерности, отмеченные нами выше для насаждений, не распространяются для ельника па-

Таблица 1. Временные изменения таксационных показателей древостоя и подроста в ельниках

Год учета	Древостой					Подрост		
	состав	амплитуда возраста (средний возраст), лет	густота, шт. га ⁻¹	сумма площадей сечения, м ² га ⁻¹	запас стволовой древесины, м ³ га ⁻¹	состав	густота, шт. га ⁻¹	средняя высота, м
Черничный влажный (ППП 2)								
2002	5Е4К1П + Б	—	705	33.5	318	5Е5П + К ед.Б	4110	0.9
2008	5Е4К1П + Б	—	685	30.4	286	5Е5П + К, Б	4045	1.0
2018	4Е4К1П1Б	51–253 (149)	775	35.0	342	6П3Е1Б	3940	1.2
<i>m</i>			722	33.0	315		4032	1.0
σ			±47	±2.3	±28		±86	±0.15
<i>CV</i>			7	7	9		2	15
Папоротниковый (ППП 4)								
2002	6Е2П1К1Б	—	810	30.0	325	7Е3П ед.К, Б	1560	1.3
2008	6Е2П1К1Б	—	743	26.0	268	4Е4П1К1Б	3675	0.9
2018	6Е2П1К1Б	33–303 (104)	855	28.4	300	5Е4П1Б + К	2840	1.2
<i>m</i>			803	28.0	298		2692	1.1
σ			±56	±2.0	±29		±1065	±0.21
<i>CV</i>			7	7	9		40	19
Папоротниковый (ППП 5)								
2003	7Е1К1П1Б	—	958	33.6	374	7Е2П1Б + К	2454	1.4
2008	7Е2К1П + Б	—	946	27.7	296	7Е2П1Б + К	2258	1.4
2017	5Е2К2П1Б	35–245 (105)	1038	24.4	238	6Е2Б1К1П	2526	1.3
<i>m</i>			981	29.0	303		2413	1.4
σ			±50	±4.7	±68		±139	±0.06
<i>CV</i>			5	16	22		6	4
Долгомошный (ППП 7)								
2003	9Е1Б + К ед.П,Ос	—	783	26.1	244	7Е1К1П1Б + Ос	4587	0.8
2008	9Е1Б + К, Ос ед.П	—	583	18.1	163	7Е2Б1К + П, Ос	4690	0.8
2015	8Е1К1Б + Ос ед.П	63–234 (162)	613	18.1	164	6Е2Б1К1П + Ос	3700	1.2
<i>m</i>			660	21.0	190		4326	0.9
σ			±108	±4.6	±46		±544	±0.23
<i>CV</i>			16	22	24		13	26

Примечание. *m* – среднее значение; σ – стандартное отклонение; *CV* – коэффициент вариации, %.

поротникового (ППП 4), где древесный ярус фитоценоза за период наблюдений остался практически неизменным, в то время как под его пологом произошли значительные изменения в густоте подроста (*CV* = 40%) (табл. 1).

В.М. Соловьев и М.В. Соловьев (2012) для оценки динамики морфоструктуры древостоев рекомендуют использовать размерные характеристики деревьев (диаметр на 1.3 м, высота, а также производные от них показатели полноты и запаса древесины). Размер стволов деревьев – один из наиболее лабильных показателей структурной организации древостоев даже в одновозрастных

насаждениях. Дифференциация древесных растений по размерам оказывает влияние на режим использования наземных энергетических и почвенных питательных ресурсов экосистем (Факторы ..., 1983).

В динамике размерной структуры древостоев и подроста изучаемых среднетаежных коренных ельников просматриваются общие закономерности. По количеству значительно преобладают деревья начальной (низкой) ступени объема ствола (≤ 0.25 м³). Пологая сторона вариационного ряда распределения деревьев по объему растянута за счет присутствия в насаждениях крупных деревьев

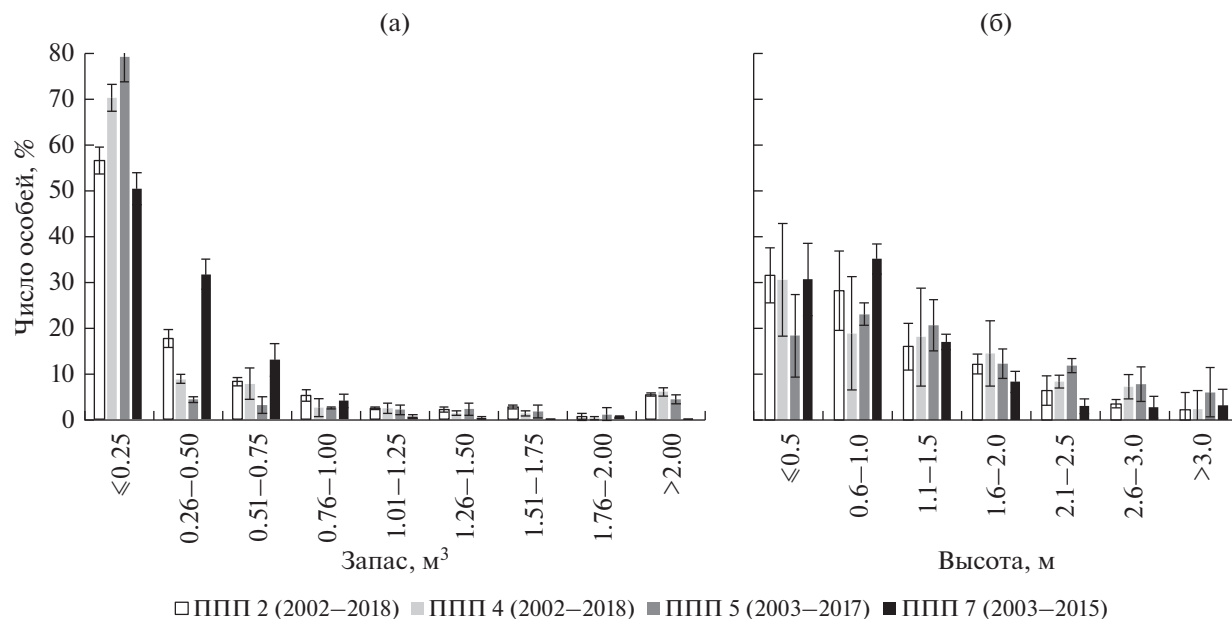


Рис. 2. Распределение деревьев по ступеням объема ствола (а) и подроста, по ступеням высоты (б) в ельниках. Вертикальные линии показывают стандартное отклонение за периоды наблюдений.

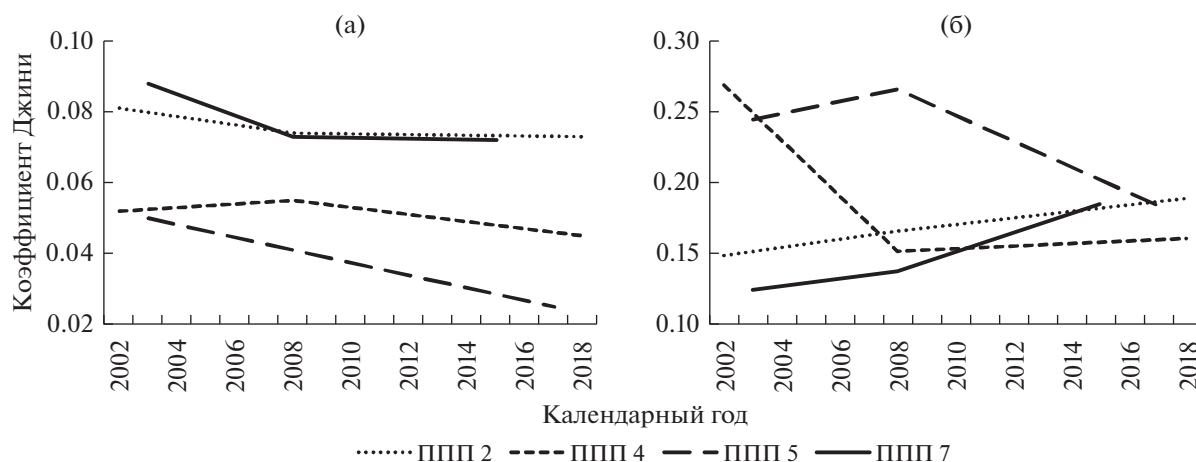


Рис. 3. Изменение показателей коэффициента Джини по объемам древесины деревьев (а) и высоте подроста (б) в ельниках.

старших поколений. За рассматриваемый период наблюдений выявлена слабая изменчивость количества деревьев по ступеням объема (рис. 2а). В еловых сообществах, в отличие от деревьев, распределение подроста по ступеням высоты более вариабельно во времени. При этом характер распределения их по высоте меняется слабо, преобладает подрост низких ступеней высоты (≤ 1 м). Наличие крупного подроста оказывает растянутость рядов распределения особей по высоте (рис. 2б).

В течение всего периода исследований в верхнепечорских ельниках отмечается тенденция сни-

жения степени разнообразия деревьев по объему ствола. Показатели коэффициентов Джинни (CG) стремятся к нулю (рис. 3а), что соответствует ситуации, когда большинство деревьев близки по размеру. Более высокие значения CG демонстрируют распределение подроста по высоте, который за время наблюдений в ельниках папоротниковых (ППП 4, 5) снизился примерно в 1.5 раза, а в черничном влажном (ППП 2) и долгомошном (ППП 7) — несколько увеличился (рис. 3б).

Сравнение методов расчетов жизненного состояния и поврежденности древостоев по числу деревьев и объему стволовой древесины показало

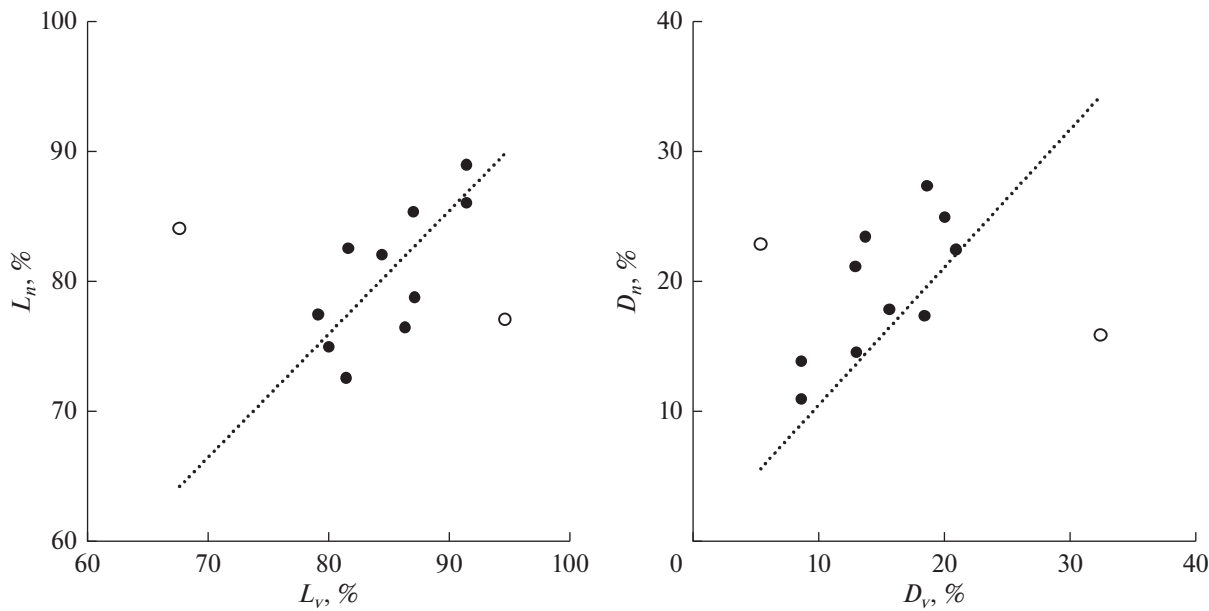


Рис. 4. Показатели жизненного состояния и поврежденности древостоев при разных способах подсчета: L_v , D_v – по объему стволов; L_n , D_n – по числу деревьев. Неокрашенными кружками обозначены наибольшие отклонения иско-
мых показателей.

различные результаты (рис. 4). Так, использо-
вание при расчете формулы по объему стволовой
древесины может как завышать, так и занижать
показатели жизненности и поврежденности дре-
востоев, иногда существенно. Происходит это в
том случае, когда объемы стволов деревьев какой-

либо категории состояния значительно превосхо-
дят объемы других категорий. В связи с этим со-
стояние древостоев мы оценивали по количеству
деревьев.

На всем протяжении изучения состояния древо-
стоев коренных ельников отмечается небольшая
динамика их ослабления. Наиболее здоровыми дре-
востоями ($L_n > 80\%$) оказались ельники папоротни-
ковые (ППП 4 и 5), однако и в них установлены на-
чальные стадии ослабления ($11 < D_n < 19\%$). Осталь-
ные древостои ельников черничного влажного
(ППП 2) и долгомошного (ППП 7) относятся к
категории “ослабленные” ($50 < L_n < 79\%$). Тен-
денция к снижению жизненности выявлена и у
подроста. В целом за период наблюдений моло-
дое поколение древесных растений в большин-
стве типов ельников характеризуется как “здоро-
вое” (табл. 2).

Среднетаежные верхнепечорские ельники,
как было нами замечено выше, имеют циклич-
ный характер возрастной структуры древостоев
без разрывов поколений, что указывает на нерав-
номерность возобновительного процесса и возмож-
ные следы частичных нарушений растительных со-
обществ в прошлом. При циклических изменениях
лесных сообществ характерно периодическое воз-
вращение их в состояние, практически однородное
с исходным. Такая ритмика жизненных процес-
сов обеспечивает организмам устойчивость с дли-
тельным периодом (Цветков, 2004).

Размерная структура древостоев и подроста
коренных ельников за период наблюдения (2002–
2018 гг.) была схожей и существенно не изменя-

Таблица 2. Характеристика динамики состояния ель-
ников

№ ППП (год учета)	Древостой		Подрост
	$L_n, \%$	$D_n, \%$	$L_n, \%$
2 (2002)	76.5	23.5	89.5
2 (2008)	77.5	22.5	90.2
2 (2018)	72.6	27.4	73.8
Среднее значение	75.5	24.5	84.5
4 (2002)	89	11	83.2
4 (2008)	85.4	14.6	85.9
4 (2018)	77.1	22.9	81.2
Среднее значение	83.8	16.2	83.4
5 (2003)	86.1	13.9	82.1
5 (2008)	84.1	15.9	85.5
5 (2017)	82.6	17.4	65.9
Среднее значение	84.3	15.7	77.8
7 (2003)	75	25	86.9
7 (2008)	82.1	17.9	92.4
7 (2015)	78.8	21.2	87.9
Среднее значение	78.6	21.4	89.1

лась, несмотря на разные условия их местопроизрастания. Общей закономерностью дифференциации размеров деревьев в ельниках является значительное накопление мелких особей с плавным равномерно затухающим характером распределения их количества в сторону увеличения объема ствола. При этом всегда присутствует достаточное количество подроста разных размеров для постоянного пополнения молодого поколения древостоя. Такая тенденция распределения деревьев в еловых сообществах характерна в основном для ценопопуляций, находящихся в состоянии динамического равновесия (Дыренков, 1984). В этих ценозах интенсивность естественного изреживания во многом управляется структурой древостоя, определяет элиминацию необходимого количества деревьев (Свалов, Свалов, 1973).

Группового усыхания деревьев в ельниках не наблюдается. Происходит постепенный их отпад после гибели отдельных экземпляров, достигших предельного возраста, зараженных энтомовыми вредителями и афиллофороидными грибами. По наблюдениям, деревья, превышающие 200-летний возраст, часто поражены сердцевинной гнилью. Как отмечалось ранее (Исаева, 2006; Бобкова и др., 2010), ослаблению состояния деревьев и подроста ели и пихты в верхнепечорских ельниках способствует заражение их ржавчинным грибом (*Melampsora pinitorqua* Rostr.) поселяющимся на хвое, а также действие разрушителей древесины — грибов-паразитов: оннии заячьей (привлекательной) (*Onnia leporina* (Fr.) H. Jahn., оннии треугольной (елового трутовика) (*O. triqueter* (Lentz.: Fr.) Imaz.), гетеробазидиона мелкопорового (*Heterobasidion parviporum* Niemelä et Korhonen), еловой губки (*Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk)). На ослабленных и усыхающих деревьях отмечены следы воздействия энтомоповреждений — усачей, короедов, лубоедов и т.д. За развитием вспышки болезней и вредителей леса на изучаемой территории мы специальных наблюдений не проводили. Однако было подмечено при пересчетах, что на ППП в 2008 г. хвоя многих деревьев и подрост темной хвойных пород была поражена ржавчинным грибом. В другие периоды работ на объектах исследования фитопатологическая обстановка находилась в пределах нормы. Возможному распространению ржавчинного гриба могли способствовать погодные аномалии, зафиксированные для равнинной части Печоро-Илычского заповедника. По данным А.В. Бобрецова с соавт. (2017), 2003–2016 гг. оказались самыми теплыми за период наблюдений с 1936 по 2016 г., а в 2008 г. отмечена максимальная среднегодовая температура воздуха (+2°C). При этом тенденции в изменении количества годовых осадков за весь период метеонаблюдений, по выводам авторов, выражены слабо.

Проведенное А.В. Мановым, И.Н. Кутявиным (2021) тестирование пространственных отношений между древесными растениями в ельниках бассейна верхней Печоры свидетельствует о напряженности конкурентных отношений в группах подрост с соседями на расстояниях до 1 м. При интенсивном лесовозобновлении молодые растения испытывают сильную конкуренцию за почвенные ресурсы и жизненное пространство, что способствует, на наш взгляд, ослаблению их жизнеспособности. Однако эта борьба за существование ведет к формированию биогрупп из особей разных размеров с четким разделением биосоциальных ролей для более эффективного использования почвенных ресурсов (Усольцев, 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Древостои среднетаежных коренных ельников бассейна верхнего течения реки Печоры образуют циклично-разновозрастную структуру, связанную с одновременностью появления древесных растений поколения и неравномерностью темпов их отпада. В процессе 13–17-летней динамики развития еловых насаждений выявлена небольшая трансформация как строения, так и состояния древостоев и подрост, отвечающая природе устойчивых лесных сообществ. Полученные результаты исследований послужат базой для дальнейшего экологического мониторинга и прогнозирования состояния саморегулирующихся еловых лесов Печорского бассейна.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам отдела лесобиологических проблем Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН, в разные годы принимавшим участие в полевых работах, и сотрудникам Печоро-Илычского заповедника, помогавшим в организации экспедиций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. 200 с.
- Бибия С.М. Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев // Лесоведение. 2000. № 4. С. 35–43.
- Бобкова К.С., Робакидзе Е.А., Галенко Э.П. Жизненное состояние древостоев и подрост коренных ельников предгорий Урала бассейна верхней Печоры // Сибирский экологический журнал. 2010. № 2. С. 271–280.
- Бобрецов, А.В., Тертица Т.К., Теплова В.П. Влияние изменения климата на фенологию растений и животных юго-восточной части Республики Коми (Печоро-Илычский биосферный заповедник) // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2017. Т. 28. № 4. С. 74–93.

- Воропанов П.В. Ельники Севера. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950. 180 с.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
- Исаева Л.Г. Дереворазрушающие грибы коренных еловых лесов // Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. С. 159–168.
- Комин Г.Е., Семечкин И.В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Лесной кодекс Российской Федерации. Текст с изменениями и дополнениями на 2023 год. М.: Эксмо, 2023. 144 с.
- Манов А.В., Кутявин И.Н. Пространственные взаимосвязи в размещении древесных растений в среднетаежных коренных ельниках верховьев реки Печоры // Сибирский лесной журн. 2021. № 2. С. 82–95.
- Пахучий В.В. Состояние и охрана коренных лесов в Республике Коми // Resources and Technology. 2005. Т. 6. С. 39–42.
- Свалов Н. Н., Свалов С. Н. О динамике рядов распределения диаметров стволов в одновозрастных сосняках // Лесоведение. 1973. № 5. С. 58–62.
- Соловьев В.М., Соловьев М.В. Рост и дифференциация древесных растений – эколого-биологическая основа изучения и формирования древостоев лесных экосистем // Аграрный вестник Урала. 2012. № 2 (94). С. 44–47.
- Стороженко В.Г. Коренные девственные ельники как эталоны биоразнообразия и устойчивости зональных формаций // Хвойные бореальной зоны. 2019. Т. 37. № 1. С. 55–60.
- Тебенькова Д.Н., Лукина Н.В., Чумаченко С.И., Данилова М.А., Кузнецова А.И., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Катаев А.Д., Гагарин Ю.Н. Мультифункциональность и биоразнообразие лесных экосистем // Лесоведение. 2019. № 5. С. 341–356.
- Усольцев В.А. Продукционные показатели и конкурентные отношения деревьев. Исследование зависимостей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2013. 553 с.
- Факторы регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В.Г. Карпова. Л.: Наука, 1983. 318 с.
- Цветков В.Ф. Лесной биогеоценоз. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2004. 268 с.
- Damgaard C., Weinter J. Describing inequality in plant size or fecundity // Ecology. 2000. V. 81. № 4. P. 1139–1142.
- Seidl R., Thom D., Kautz M. et al. Forest disturbances under climate change // Nature climate change. 2017. V. 7. P. 395–402.
- Sumichrast L., Vencurik J., Pittner J., Kuchel S. The long-term dynamics of the old-growth structure in the National Nature Reserve Badinsky prales // J. Forest Science. 2020. V. 66 № 12. P. 501–510.

Tree Storey Structure and Condition Dynamics in Middle-Taiga Native Spruce Forests of the Northern Ural Foothills

A. V. Manov¹, * and I. N. Kutyavin¹

¹Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the RAS, Kommunisticheskaya st., 28, Syktyvkar, 167982 Russia

*E-mail: manov@ib.komisc.ru

The paper focuses on the dynamic processes occurring in indigenous spruce phytocenoses developing on the territory of one of the large reserves of spontaneous dark coniferous taiga in the European North – the Pechoro-Ilychsky Reserve. The aim of the study was to assess the size structure dynamics of the forest stands and the undergrowth, as well as changes in their vital status in naturally developing spruce stands of the green moss and long-stem moss groups of forest types in the foothills of the Northern Urals (the basin of the upper reaches of the Pechora River). The spruce stands, mixed in composition and complex in structure, form a cyclic uneven-aged type of structure. For the middle taiga indigenous spruce forests, based on the assessment of inequality in the woody plants' sizes distribution, the results of the long-term structure monitoring of the forest stands and the undergrowth on four permanent sample plots were analysed. In forest stands of different types, a similar dynamics of tree differentiation by trunk volume and undergrowth by trunk height was observed. There is a significant accumulation of small woody plants individuals, with a smooth, evenly fading distribution of their numbers in the direction of size increase. Under the canopy of forest stands there is a continuous regrowth process. According to the data of stationary observations of the vitality and damage degree of trees and undergrowth of spruce forests, based on a visual assessment of a woody plant state according to the characteristics of the crown, a slightly weakened condition of both the upper tree layers of the phytocenosis and the lower – undergrowth was revealed. Spruce stands are at the stage of initial weakening or are already weakened, the undergrowth is predominantly healthy.

Keywords: dynamics, size structure, native spruce forests, vital state, forest stand, undergrowth.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the State contract with the Institute of Biology, KSC, UB RAS No. 1021051101417-8-1.6.19.

REFERENCES

- Alekseev V.A., *Lesnye ekosistemy i atmosfernoe zagryaznenie* (Forest ecosystems and atmospheric pollution), Leningrad: Nauka, 1990, 197 p.
- Bebiya S.M., Differentsiatsiya derev'ev v lesu, ikh klassifikatsiya i opredelenie zhiznennogo sostoyaniya drevostoev (Differentiation of trees in the forest, their classification and determination of the vital state of forest stands), *Lesovedenie*, 2000, No. 4, pp. 35–43.]
- Bobkova K.S., Robakidze E.A., Galenko E.P., Health status of the stands and the young growth in the native spruce forests at the Ural foothills, the upper reaches of the Pechora river *Contemporary Problems of Ecology*, 2010, Vol. 3, No. 2, pp. 196–202.
- Bobretsov A.V., Tertitsa T.K., Teplova V.P., Vliyaniye izmeneniya klimata na fenologiyu rastenii i zhivotnykh yugo-vostochnoi chasti Respubliki Komi (Pechoro-Ilychskii biosfernyi zapovednik) (The impact of climate change on the phenology of plants and animals of the south-eastern part of the Komi Republic (The Pechora-Ilych biosphere reserve)), *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*, 2017, Vol. 28, No. 4, pp. 74–93.
- Damgaard C., Weinter J., Describing inequality in plant size or fecundity, *Ecology*, 2000, Vol. 81, No. 4, pp. 1139–1142.
- Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.
- Faktyory regul'yatsii ekosistem elovykh lesov* (Controlling factors in spruce forest ecosystems), Leningrad: Nauka, 1983, 318 p.
- Isaeva L.G., Derevorazrushayushchie griby korennykh elovykh lesov (Wood-destroying fungi of indigenous spruce forests), In: *Korennyye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii* (Indigenous spruce forests of the North: biodiversity, structure, function), Saint Petersburg: Nauka, 2006, pp. 159–168.
- Komin G.E., Semechkin I.V., Vozrastnaya struktura drevostoev i printsipy ee tipizatsii (Age structure of forest stands: the principles of classification), *Lesovedenie*, 1970, No. 2, pp. 24–33.
- Korennyye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii* (Virgin spruce forest on North: biodiversity, structure, functions), Saint Petersburg: Nauka, 2006, 337 p.
- Lesnoi kodeks Rossiiskoi Federatsii* (Forest Code of the Russian Federation. Text with changes and additions for 2023), Moscow: Eksmo, 2023, 144 p.
- Manov A.V., Kut'yavin I.N., Prostranstvennyye vzaimosvyazi v razmeshchenii drevesnykh rastenii v srednetaezhnykh korennykh el'nikakh verkhov'ev reki Pechory (Spatial interrelations in the placement of woody plants in the middle taiga virgin spruce forests of the upper reaches of the Pechora river), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2021, No. 2, pp. 82–95.
- Pakhuchii V.V., Sostoyaniye i okhrana korennykh lesov v Respublike Komi (Condition and protection of primary forests in Komi Republic), *Resources and Technology*, 2005, Vol. 6, pp. 39–42.
- Seidl R., Thom D., Kautz M. et al., Forest disturbances under climate change, *Nature climate change*, 2017, Vol. 7, pp. 395–402.
- Solov'ev V.M., Solov'ev M.V., Rost i differentsiatsiya drevesnykh rastenii — ekologo-biologicheskaya osnova izucheniya i formirovaniya drevostoev lesnykh ekosistem (Growth and differentiation of woody plants is an ecobiological basis for studying and forming stands of trees of forest ecosystems), *Agrarnyi vestnik Urala*, 2012, No. 2 (94), pp. 44–47.
- Storozhenko V.G., Korennyye devstvennyye el'niki kak etalony bioraznoobraziya i ustoychivosti zonal'nykh formatsii (Native natural spruce forests as the modal biodiversity and sustainability of zonal formation), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2019, Vol. 37, No. 1, pp. 55–60.
- Sumichrast L., Vencurik J., Pittner J., Kuchel S., The long-term dynamics of the old-growth structure in the National Nature Reserve Badinsky prales, *J. Forest Science*, 2020, Vol. 66, No. 12, pp. 501–510.
- Svalov N.N., Svalov S.N., O dinamike ryadov raspredeleniya diametrov stvolov v odnovozrastnykh sosnyakakh (Dynamics of distribution series of stem diameters in even-aged pine forests), *Lesovedenie*, 1973, No. 5, pp. 58–62.
- Teben'kova D.N., Lukina N.V., Chumachenko S.I., Danilova M.A., Kuznetsova A.I., Gornov A.V., Gagarin Yu.N., Mul'tifunktsional'nost' i bioraznoobrazie lesnykh ekosistem (Multifunctionality and biodiversity of forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 341–356.
- Tsvetkov V.F., *Lesnoi biogeotsenoz* (Forest biogeocoenosis), Arkhangelsk: Izd-vo AGTU, 2004, 267 p.
- Usol'tsev V.A., *Produktsionnye pokazateli i konkurentnyye otnosheniya derev'ev. Issledovanie zavisimosti* (Production and competitive relations of trees: studying a system of regularities), Yekaterinburg: Izd-vo UGLTU, 2013, 553 p.
- Voropanov P.V., *El'niki Severa* (Spruce forests of the North), Moscow, Leningrad: Goslesbumizdat, 1950, 180 p.