

УДК 582.475-145:581.132.1 (470.1- 924.82)

ФРАКЦИОННЫЙ СОСТАВ ФИТОМАССЫ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА СМЕШАННОГО ЛЕСА В ПОДЗОНЕ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

Д. А. Полосухина^{1,2}, Д. В. Трусов^{1,2}, С. В. Титов¹, А. С. Прокушкин^{1,2}¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН 660036, Красноярск, Академгородок, 50/28² Сибирский федеральный университет 660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

E-mail: polosukhina@ksc.krasn.ru, trusovd13@gmail.com, titov-sergey@mail.ru, prokushkin@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 21.12.2023 г.

Происходящие изменения климата в бореальной зоне оказывают влияние на углероддепонирующую способность лесных экосистем. Экологические условия и таксономическое разнообразие растительного покрова биогеоценозов определяют актуальность исследования фракционного состава их фитомассы и пигментного комплекса в устойчивости и регуляции активности фотосинтетического аппарата. Живой напочвенный покров, как правило, недооценивается или исключается при оценках лесной фитомассы в связи с отсутствием стандартных уравнений. В настоящем исследовании для смешанного леса средней тайги проведена оценка запаса надземной фитомассы и разработан набор аллометрических уравнений у широко распространённых видов, произрастающих в смешанном лесу средней тайги: линнея северная (*Linnaea borealis* L.), багульник болотный (*Ledum palustre* L.), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.), голубика обыкновенная (*V. uliginosum* L.), брусника обыкновенная (*V. vitis-idaea* L.). Наибольшей встречаемостью в лесном биогеоценозе (60 %) характеризуется брусника. Доминантфом яруса выступает черника обыкновенная, запас которой составляет 21.2 ± 52.8 г/м². Соотношение среднего запаса листовой фитомассы к древесной колеблется от 0.08 ± 0.17 для черники обыкновенной до 0.73 ± 1.04 для брусники. Определены индекс листовой поверхности и концентрация основных фотосинтетических пигментов у преобладающих видов в кустарничковом ярусе растительности. Индекс варьировал от 0.027 ± 0.062 м²/м² для черники обыкновенной до 0.097 ± 0.077 м²/м² для багульника болотного. В смешанном биогеоценозе среднетаежной зоны наибольшее количество хлорофиллов и каротиноидов обнаружено в листьях голубики, а наименьшее – брусники. Фотосинтетический аппарат изучаемых видов характеризуется довольно стабильным накоплением фотосинтетических пигментов, относящихся к светособирающему комплексу.

Ключевые слова: кустарнички, смешанный лес, средняя тайга, запас надземной фитомассы, индекс листовой поверхности, хлорофиллы, каротиноиды.

DOI: 10.15372/SJFS20240403

ВВЕДЕНИЕ

Бореальные леса играют значительную роль в глобальном углеродном цикле вследствие депонирования углекислого газа (CO₂) из атмосферы в биомассу и почву, что в значительной степени способствует смягчению последствий антропогенных эмиссий парниковых газов (Subke, Tenhunen, 2004; Crowther et al., 2016; Reichl et al., 2023).

Оценка запасов надземной фитомассы (НФМ) дает важную информацию о круговороте углерода и питательных веществ на уровне экосистем и используется при составлении кадастров поглощений парниковых газов. Точные измерения НФМ в экосистемах необходимы для совершенствования существующих региональных и глобальных моделей растительности, которые, в частности, определяются НФМ (Scheiter et al., 2013; Martin et al., 2014). Однако крупным источ-

ником неопределенности в количественной оценке запасов углерода является отсутствие стандартных моделей для преобразования индивидуальных измерений древесных растений при учете фитомассы (Temesgen et al., 2015).

Структура фитомассы лесных биогеоценозов и ее отдельные показатели различаются как у разных древесных пород, так и у представителей подчиненных ярусов растительности. Отмечается значительное варьирование фитомассы и ее структуры в зависимости от климатических и почвенных условий, возраста, уровня продуктивности и общего запаса древостоев. Прямое измерение структуры фитомассы трудоемко и проводится либо деструктивным методом (рубка модельных деревьев, разделение на фракции, высушивание образцов и взвешивание) (Liang, 2022), либо наземным, или дистанционным, лидарным сканированием (Gleason, Im, 2012). Запасы надземной фитомассы и углерода древостоев, а также ряд конверсионных коэффициентов определяются далее на основе полученных аллометрических уравнений (Schepaschenko et al., 2018; Duncanson et al., 2019). Практическое применение знаний о структуре живой фитомассы – ее оценка для национальной отчетности в Секретариат Межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК).

Несмотря на то, что аллометрические уравнения первоначально требуют деструктивного отбора образцов, в дальнейшем эти уравнения могут быть использованы как неразрушающий метод для оценки запасов НФМ и углерода (Cornet et al., 2015; Roxburgh et al., 2015). Способ определения фитомассы без нарушения почвенного покрова особенно важен в местах регулярного мониторинга запасов и обменных потоков углерода, в том числе методом турбулентных пульсаций (Eddy covariance) (Burba, Anderson, 2010).

В настоящее время глобальные модели включают диаметр ствола на высоте груди (т. е. 1.3 м от уровня земли) в качестве переменной-предиктора НФМ для особей древостоев, которые часто представлены одним стволом (Brown, 2002). В российской национальной Методике количественного определения поглощений парниковых газов учитывается высота дерева, для подчиненных ярусов древесной растительности диаметр ствола на высоте груди не учитывается, используется только высота (Приложение..., 2022).

Пулы фитомассы древостоев в лесных экосистемах изучены достаточно полно, тогда как фи-

томасса кустарникового и кустарничкового ярусов оценивается крайне редко (Dickinson, Zenner, 2010; Усольцев и др., 2023). При этом некоторые авторы (Conti et al., 2019) отмечают наличие у кустарничков большой площади фотосинтетической поверхности по сравнению с лесообразующими породами, что может предполагать их большую продуктивность на единицу массы и поверхности листа (Götmark et al., 2016). Вересковые карликовые кустарнички повсеместно распространены в бореальном биоме и вносят от 3 до 61 % в чистую первичную продуктивность биогеоценозов (Kulmala et al., 2011; Wardle et al., 2012; Ikawa et al., 2015). Они обеспечивают экосистемные услуги за счет увеличения фитомассы экосистем (Dyderski, Jagodziński, 2021), способствуют снижению эрозии почвы (Castro-Díez et al., 2019) и образуют легкоминерализуемую подстилку, влияющую на круговорот питательных веществ (Horodecki, Jagodziński, 2017).

Характеристики фотосинтетического аппарата, такие как запас фотосинтезирующей фитомассы, ее листовая поверхность, а также содержание фотосинтетических пигментов, отражают способность растения поглощать свет и соответственно продуцировать фитомассу при фотоассимиляции CO₂ атмосферы (Bussotti, Pollastrini, 2015). Изучение этих составляющих способствует пониманию функциональной экологии растений разных компонентов лесных ценозов (Kaitaniemi, Lintunen, 2010).

Цель исследования заключалась в определении структурно-функциональной организации фитомассы кустарничкового яруса смешанного леса подзоны средней тайги в зоне охвата станции высотной мачты ZOTTO.

В работе решались следующие задачи:

- количественная оценка запасов надземной фитомассы и разработка аллометрических моделей, учитывающих ее фракционный состав;
- определение индекса листовой поверхности;
- измерение концентрации и запасов фотосинтетических пигментов у доминантных видов кустарничков.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район и объекты исследования. Изучаемая территория расположена в южной части Туруханского района Красноярского края, в зоне охвата станции высотной мачты ZOTTO (60.72° с. ш., 89.13° в. д.) (Zotino..., 2024). Сред-

негодовая температура воздуха $-3.3\text{ }^{\circ}\text{C}$; среднегодовое количество осадков 558 мм (Махныкина и др., 2020; Makhnykina et al., 2020; Park et al., 2021). Типичными почвами данного региона являются подзолы иллювиально-железистые (Dymov et al., 2022). Подробное описание лесорастительных условий представлено в множестве работ (Панов и др., 2009; Трефилова и др., 2011; Климченко и др., 2011; Карпенко и др., 2022).

Настоящее исследование проводилось в 40-летнем смешанном типе леса – формула 5Б3С2Ос+П (Koshurnikova et al., 2015), восстановившемся после сплошной рубки. В древостое представлены все основные лиственные и хвойные лесобразующие породы Сибири: береза повислая (*Betula pendula* Roth), осина (*Populus tremula* L.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), сосна сибирская кедровая (*Pinus sibirica* Du Tour), ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) N. Karst.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.). В кустарничковом ярусе встречаются рябина сибирская (*Sorbus sibirica* L.), шиповник иглистый (*Rosa acicularis* Lindl.) и ольховник кустарничковый (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar).

Обильно представлен травяно-кустарничковый ярус, проективное покрытие которого достигает 70 %. Основными доминантами выступают виды вечнозеленых – брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), багульник болотный (*Ledum palustre* L.), листопадных – голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), черника обыкновенная (*V. Myrtillus* L.), водяника черная (*Empetrum nigrum* L.), линнея северная (*Linnaea borealis* L.), и кустарничков. Мохово-лишайниковый покров представлен перьевыми мхами – плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt.), гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.), дикранум метловидный (*Dicranum scoparium* (Hedw.), и лишайниками – кладония звездчатая (*Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda), к. оленья (*C. rangiferina* (L.) F. N. Wigg.), цетрария исландская (*Cetraria islandica* (L.) Ach.)).

На поверхности мохово-лишайникового яруса проводилась регистрация освещенности (lux) и температуры с помощью логгера Hobo Pendant MX Temp/light (США).

В работе исследованы все виды кустарничкового яруса, представленные в выбранном смешанном типе леса: брусника, багульник болотный, голубика, черника обыкновенная, водяника черная, линнея северная.

Оценка запасов фитомассы и регрессионные (аллометрические) модели/уравнения.

Встречаемость каждого вида рассчитывалась по следующему уравнению (Polosukhina et al., 2020):

$$B = \frac{N_{\text{уч}}}{N_{\text{общ}}} \times 100\%, \quad (1)$$

где B – встречаемость, $N_{\text{уч}}$ – число учетных площадок, на которых отмечен вид, $N_{\text{общ}}$ – общее число учетных площадок.

Запасы фитомассы кустарничков определяли методом укосов на 40 учетных площадках ($S = 400\text{ см}^2$), заложенных на расстоянии не менее 5 м друга от друга. Для оценки морфометрических характеристик (высота, диаметр стволика) кустарничков было отобрано не менее 100 модельных растений каждого исследуемого вида (нарастающим итогом, начиная с первой учетной площадки). Фитомасса фракций каждого из модельных растений (листья, ветви и стебли) получена взвешиванием после высушивания при температуре $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ (точность определения массы до 0.005 г).

Далее проводился расчет аллометрических уравнений для каждого вида:

$$M = a X^b, \quad (2)$$

где M – масса фракции (листья, ветки и стволы), X – высота или диаметр стеблей у корневой шейки в см, a и b – коэффициенты аллометрического уравнения для фракций наземной фитомассы.

Для сравнения точности полученных аллометрических уравнений был использован статистический анализ, а именно коэффициент детерминации (R^2) и среднеквадратичная стандартная ошибка (Root Mean Square Error), рассчитанная по уравнению

$$\text{RMSE} = \sqrt{\sum_{j=1}^N \frac{1}{N} (X_{\text{obs}} - X_{\text{est}})^2}, \quad (3)$$

где X_{obs} – наблюдаемая величина (масса); X_{est} – расчетная величина (масса), N – выборка.

Пространственная вариация рассчитывалась как

$$CV = \frac{SD}{M} \times 100\%, \quad (4)$$

где CV – коэффициент вариации, SD – стандартное отклонение, M – среднее значение.

Определение функциональных признаков листьев. Площадь листовой поверхности листьев ($n = 50\text{--}70$ шт. в трех повторностях) каждого

исследуемого вида измеряли с помощью анализа сканированного изображения (300 dpi) сразу после отбора, используя программу ImageG (Rueden, Elceiri, 2017). Измерения проводились в период максимального развития фитомассы в середине вегетационного сезона (июль).

Удельную площадь листа (УПЛ или SLA, specific leaf area) рассчитывали как отношение площади листьев к их сухой массе; удельную листовую массу (УЛМ или LMA, leaf mass per area) – как отношение массы листьев к площади их поверхности; индекс листовой поверхности (ИЛП, или LAI, leaf area index) – как отношение площади листьев к площади поверхности участка (Уткин и др., 2008).

Экстракция и содержание фотосинтетических пигментов. Для экстракции пигментов использовали навеску из не менее 10 функционально активных листьев (150–200 мг сырой массы) 3–5 отдельных растений.

Процедура экстракции проводилась непосредственно после сбора образцов листьев. В пробирку объемом 20 мл с навеской растительного материала добавляли 10 мл диметилсульфоксида (ДМСО), помещали в водяную баню 5drops-2S (UED Group, Россия) и инкубировали в течение 2 ч при 65 °С согласно методике J. D. Barnes и соавт. (1992). Полученные экстракты помещали во флаконы темного стекла и хранили в холодильнике при 4 °С до проведения анализа.

Содержание фотосинтетических пигментов определяли спектрофотометрически, без разделения в течение менее 10 дней после экстрагирования, как рекомендовано А. R. Wellburn (1994) и Н. К. Lichtenthaler с соавт. (2007). Концентрация пигментов в экстрактах получена на основе анализа спектров поглощения с использованием спектрофотометра VarianCary 100 (AgilentCorp., США). Спектры записывали в диапазоне 350–700 нм, с шагом 1 нм. Содержание хлорофиллов (Хл.) и суммы каротиноидов (Кар.) рассчитывали по уравнениям (Wellburn, 1994)

$$C_a = 12.47 \times A_{665} - 3.62 \times A_{649}, \quad (5)$$

$$C_b = 25.06 \times A_{649} - 6.5 \times A_{665}, \quad (6)$$

$$C_{x+c} = (1000 \times A_{480} - 1.29C_a - 53.78C_b) / 220, \quad (7)$$

где C_a , C_b и C_{x+c} – массовые концентрации Хл. а, Хл. b и Кар. в растворе с ДМСО соответственно, мг/см³; A_{480} , A_{649} , A_{665} – оптическая плотность раствора при длине волны 480, 665 и 649 нм соответственно.

Полученные концентрации фотосинтетических пигментов пересчитаны на абсолютно сухую массу и далее приведены, как и все расчетные величины, в формате среднего арифметического ± стандартное отклонение. Описательная статистика проведена на основе всех имеющихся значений для каждого вида. Статистическую значимость оценивали при уровне $p < 0.05$.

На основании полученных данных по запасам фитомассы листьев и содержания фотосинтетических пигментов рассчитан проективный запас хлорофиллов и каротиноидов кустарничкового яруса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Встречаемость видов кустарничкового яруса в исследованном фитоценозе составила: брусники – 60 %, багульника болотного – 45 %, голубики – 45 %, черники обыкновенной – 42.5 %, линнеи северной – 42.5 %.

Запасы фитомассы и регрессионные (аллометрические) модели/уравнения. Средние запасы фитомассы кустарничкового яруса для каждого вида в исследованном смешанном древостое варьировали от 3.0 ± 5.3 г/м² для линнеи северной до 37.9 ± 56.3 г/м² для багульника болотного (табл. 1).

Запас общей надземной фитомассы кустарничкового яруса в этом насаждении варьировал по учетным площадкам от 17.4 до 611.9 г/м² и в среднем составил 106.2 ± 110.5 г/м². Значения запаса травяно-кустарничкового яруса для среднетаежных сосняков Сибири, приведенные Г. А. Ивановой и соавт. (2014), составляли от 22 ± 7 до 68 ± 8 г/м² при доминирующем вкладе кустарничков (> 90 %).

При сравнении морфометрических характеристик видов кустарничков выявлено, что наибольшей средней высотой характеризуется голубика (30.2 см), при этом ее минимальная высота составляла 8.7 см, а максимальная – 74.3 см. Также она обладает наибольшим средним диаметром у корневой шейки (0.28 см) при минимальном диаметре 0.10 см и максимальном 0.69 см. Наименьшей средней высотой (длиной побега) (13.6 см) обладает линнея северная – минимальная 4.2 см и максимальная – 25.7 см. Линнея северная также имеет и наименьший средний диаметр у корневой шейки (0.09 см) при минимальном диаметре 0.02 см и максимальном 0.13 см.

Таблица 1. Морфометрические характеристики, фракционный и общий запас надземной фитомассы кустарничкового яруса в смешанном лесу

Вид	Значение	Высота	Диаметр	Фитомасса, г/м ²		
		см		общая надземная	древесных органов	листьев
Линнея северная*	Макс.	25.7	0.13	17.4	9.2	9.5
	Мин.	4.2	0.02	0.0	0.0	0.0
	Среднее ± ст. откл.	13.6 ± 5.7	0.09 ± 0.02	3.0 ± 5.3	1.4 ± 2.6	1.6 ± 2.7
	Медиана	12.2	0.09			
Багульник болотный	Макс.	73.5	0.50	213.3	143.9	69.4
	Мин.	4.3	0.05	0.0	0.0	0.0
	Среднее ± ст. откл.	28.4 ± 14.7	0.20 ± 0.10	37.9 ± 56.3	28.0 ± 41.4	10.0 ± 15.9
	Медиана	25.3	0.20			
Черника обыкновенная	Макс.	52.5	0.52	506.3	458.6	47.7
	Мин.	6.7	0.09	0.0	0.0	0.0
	Среднее ± ст. откл.	20.2 ± 10.3	0.21 ± 0.09	21.1 ± 80.7	19.0 ± 73.2	2.0 ± 7.6
	Медиана	17.6	0.20			
Брусника	Макс.	30.7	0.32	47.3	26.8	22.3
	Мин.	4.2	0.06	0.0	0.0	0.0
	Среднее ± ст. откл.	14.6 ± 5.4	0.10 ± 0.04	8.8 ± 21.3	4.3 ± 6.2	4.5 ± 6.5
	Медиана	14.0	0.10			
Голубика	Макс.	74.3	0.69	280.3	240.3	40.0
	Мин.	8.7	0.10	0.0	0.0	0.0
	Среднее ± ст. откл.	30.2 ± 12.3	0.30 ± 0.11	35.4 ± 58.1	29.8 ± 49.4	5.5 ± 8.9
	Медиана	29.8	0.25			

* Длина побега.

Соотношение среднего запаса листовой фитомассы к стволовой для черники обыкновенной составляет 0.08 ± 0.17 , голубики – 0.10 ± 0.15 , багульника болотного – 0.19 ± 0.32 , линнеи северной – 0.54 ± 0.77 , брусники – 0.73 ± 1.04 . Таким образом, у черники обыкновенной, голубики, багульника болотного преобладала фитомасса древесных органов, а у линнеи северной и брусники – фитомасса листьев. При этом наибольшей средней фитомассой древесных органов характеризуется голубика – 29.8 ± 49.4 г/м², а наибольшей средней фитомассой листьев – багульник болотный – 10.0 ± 15.9 г/м². Наименьшую среднюю фитомассу древесных органов и листьев имеет линнея северная – 1.4 ± 2.6 и 1.0 ± 2.1 г/м² соответственно.

В результате построения зависимости фитомассы в абсолютно сухом состоянии от высоты и диаметра отобранных растений были получены коэффициенты аллометрических уравнений для всех пяти видов кустарничков по фракциям их фитомассы (рис. 1, табл. 2).

Наибольшим значением коэффициента детерминации (R^2) характеризуется зависимость, полученная от высоты растений. Вместе с тем,

исходя из рассчитанной среднеквадратичной стандартной ошибки (RMSE) от наблюдаемой и прогнозируемой на основе аллометрического уравнения фракций фитомассы, наиболее значимой зависимостью от высоты растения характеризовались брусника, линнея северная, тогда как багульник болотный, голубика и черника обыкновенная – зависимостью от диаметра у корневой шейки. Полученные закономерности свидетельствуют, что фитомасса ветвящихся видов наиболее адекватно описывается зависимостью от диаметра ($p < 0.001$), а для видов со слабым ветвлением – от высоты ($p < 0.001$).

На основе полученных аллометрических уравнений проведены оценки запасов надземной фитомассы всех представителей кустарничкового яруса на учетных площадках и их сравнение с прямыми измерениями их запасов, полученных методом укусов (рис. 2).

Смоделированные запасы фитомассы, рассчитанные как с использованием высоты, так и диаметра растений, характеризуются сильной корреляцией с измеренными на учетных площадках: для общей надземной фитомассы – $r = 0.95$ ($p < 0.001$) и 0.97 ($p < 0.001$), для

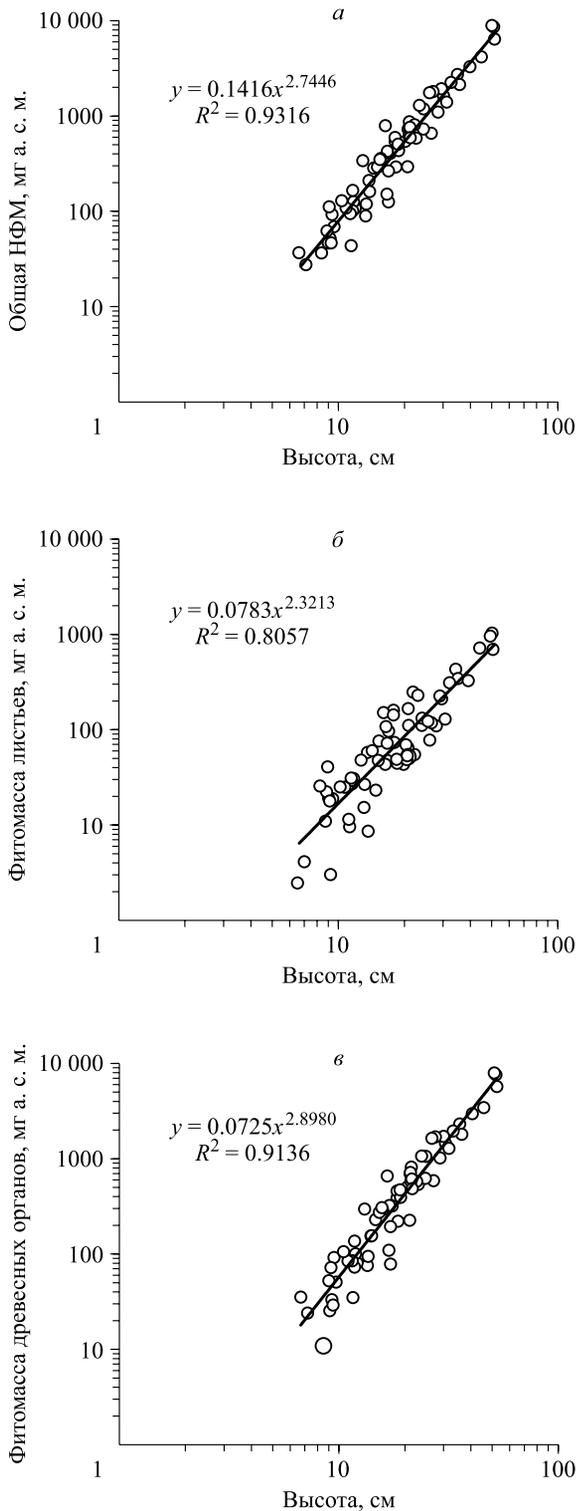


Рис. 1. Зависимость фитомассы в абсолютно сухом состоянии по фракционному составу кустарничков черники обыкновенной от высоты. *а* – для общей надземной фитомассы (НФМ), *б* – для листьев, *в* – для древесных органов.

Таблица 2. Параметры аллометрических уравнений вида $M = aX^b$, полученные в зависимости от высоты (числитель, масса, мг) и диаметра у корневой шейки (знаменатель, масса, г) для отдельных видов кустарничкового яруса в смешанном лесу

Константы уравнения и его параметры	Фитомасса		
	общая надземная	древесных органов	листьев
Линнея северная*			
<i>a</i>	4.671	1.0711	3.8313
	19.889	22.304	5.4466
<i>b</i>	1.0461	1.2753	0.9051
	2.426	2.795	2.171
R^2	0.76	0.78	0.61
	0.60	0.53	0.45
RMSE	2.15	0.84	1.59
	3.35	1.44	1.99
Багульник болотный			
<i>a</i>	0.3807	0.1262	0.3143
	32.652	26.29	7.2498
<i>b</i>	2.2086	2.4215	1.9077
	2.7297	2.8381	2.5379
R^2	0.93	0.91	0.87
	0.91	0.89	0.87
RMSE	34.39	21.90	12.68
	25.99	19.31	9.96
Черника обыкновенная			
<i>a</i>	0.1416	0.0725	0.0783
	72.615	81.35	8.0332
<i>b</i>	2.7446	2.8980	2.3213
	3.1437	3.3146	2.8446
R^2	0.93	0.91	0.81
	0.86	0.86	0.76
RMSE	36.43	22.37	6.30
	32.99	28.36	6.35
Брусника			
<i>a</i>	0.6366	0.2949	0.2595
	256.43	209.83	101.96
<i>b</i>	2.076	2.0663	2.1764
	3.5947	3.8408	3.5083
R^2	0.90	0.91	0.80
	0.66	0.63	0.53
RMSE	5.92	2.97	5.42
	19.22	11.33	9.24
Голубика			
<i>a</i>	0.4691	0.2411	0.4722
	15.482	14.168	1.6992
<i>b</i>	2.1932	2.3276	1.6699
	2.1498	2.2508	1.7622
R^2	0.92	0.91	0.81
	0.86	0.85	0.81
RMSE	30.75	28.60	6.00
	26.44	21.16	5.98

Примечание. R^2 – коэффициент детерминации; RMSE – среднеквадратичная стандартная ошибка. * Длина побега.

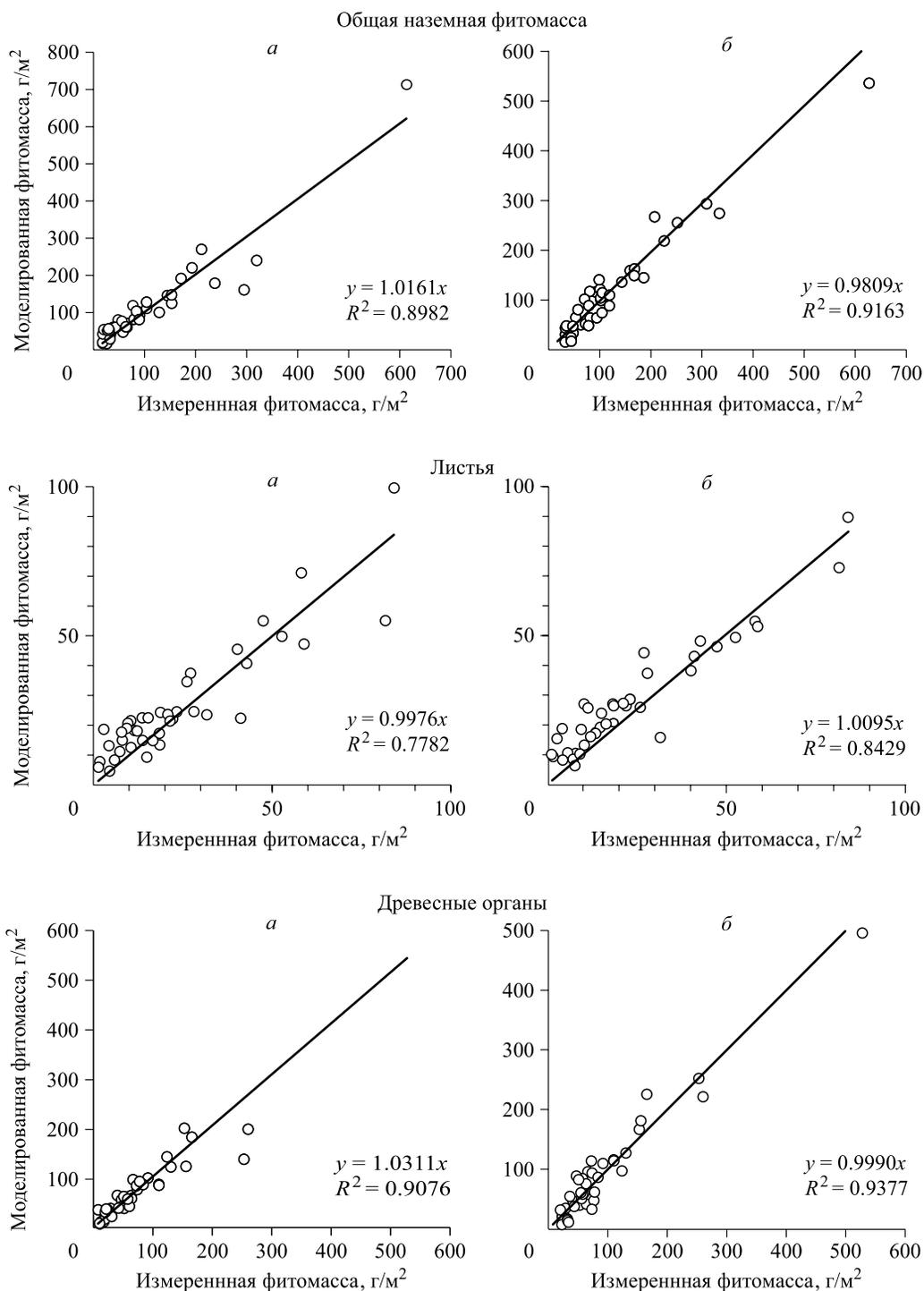


Рис. 2. Соотношение смоделированных данных запаса фитомассы кустарничков и ее фракционного состава с фактическими значениями на учетной площадке.

а – высота; б – диаметр.

древесных органов – $r = 0.95$ ($p < 0.001$) и 0.97 ($p < 0.001$), для листьев – $r = 0.91$ ($p < 0.001$) и 0.95 ($p < 0.001$) соответственно, при использовании в аллометрических уравнениях высоты и диаметра.

Функциональные признаки листьев. Эколого-морфологические признаки листа влияют

на стратегию растений и отражают их адаптацию к среде (Лидер и др., 2016). Виды с более крупными листьями имеют большую удельную площадь (Шидаков, Онипченко, 2007), хотя в пределах отдельных видов зависимость противоположная (Ахметжанова и др., 2011; Akhmetzhanova et al., 2011). В изучаемом сме-

Таблица 3. Функциональные признаки листьев основных доминантов кустарничков смешанного леса Средней Сибири

Вид	Значение	Площадь листьев, см ²	Удельная площадь листа, см ² /г	Индекс листовой поверхности, м ² /м ²
Линнея северная	Макс.	61.1	68.9	0.075
	Мин.	60.1	60.4	0.003
	Среднее ± ст. откл.	60.5 ± 0.5	65.8 ± 4.7	0.030 ± 0.025
	Медиана	60.3	68.1	0.029
Багульник болотный	Макс.	64.7	44.5	0.304
	Мин.	63.0	42.7	0.003
	Среднее ± ст. откл.	64.0 ± 0.9	43.8 ± 0.9	0.097 ± 0.077
	Медиана	64.4	44.1	0.087
Черника обыкновенная	Макс.	57.1	54.8	0.257
	Мин.	56.1	52.7	0.001
	Среднее ± ст. откл.	56.5 ± 0.6	53.9 ± 1.1	0.027 ± 0.062
	Медиана	56.1	54.4	0.008
Брусника	Макс.	79.9	50.0	0.108
	Мин.	70.081	46.6	0.002
	Среднее ± ст. откл.	74.4 ± 5.0	48.6 ± 1.8	0.037 ± 0.033
	Медиана	73.1	49.3	0.024
Голубика	Макс.	60.8	64.9	0.250
	Мин.	60.7	59.0	0.002
	Среднее ± ст. откл.	60.8 ± 0.1	62.4 ± 3.0	0.077 ± 0.060
	Медиана	60.8	63.4	0.063

шанном лесу наибольшая УПЛ у линнеи северной – 65.8 ± 4.7 см²/г и наименьшая – у багульника – 43.8 ± 0.9 см²/г (табл. 3).

Полученные результаты близки к значениям, приводимым Р. А. Moore с соавт. (2022) для экосистем высоких широт Сенейского национального заповедника (Мичиган, США). Так, для кустарничков кальмии многолистной (*Kalmia polifolia* Wengenh.) и голубики узколистной (*V. angustifolium* Aiton) удельная площадь листа составила 122.0 ± 1.8 и 62.4 ± 3.1 см²/г соответственно. В смешанном биогеоценозе среднетаежной зоны Скандинавии удельная площадь листьев брусники составляет 48.7 ± 1.8 см²/г (Wijk et al., 2005), в арктических тундрах она возрастает до 53–65 см²/г (Абиско, Швеция), для альпийского пояса Кавказа приводится существенно более высокое значение – 104 см²/г (Шидаков, Онопченко, 2007). Сходные значения УПЛ отмечены и для водяники черной: в смешанном лесу среднетаежной подзоны Средней Сибири они составили 65.8 ± 4.6 см²/г, в арктических тундрах – 41 см²/г (Wijk et al., 2005), а в альпийском поясе Кавказа – 84 см²/г (Шидаков, 2009), в высокопродуктивных широколиственных лесах Китая – 140–180 см²/г (Ishihara, Niura, 2011). Таким образом, УПЛ кустарничкового яруса в лесных биогеоценозах имеет свою видоспе-

цифичность, а также определяется влиянием внешних экологических условий произрастания видов и, в частности, различиями в доступности ФАР в экотопах.

Удельная площадь листьев влияет на скорость фотосинтеза и транспирации растений, поэтому ИЛП является одним из наиболее важных показателей при моделировании фотосинтеза экосистем, эвапотранспирации и микроклимата (Weiss et al., 2004). В исследуемом типе леса видовая принадлежность имеет значимое влияние на индекс листовой поверхности ($p = 0.002$), однако ИЛП достоверно не отличается между видами, относящимся к листопадным и вечнозеленым жизненным формам. Относительно высокие значения ИЛП присущи багульнику болотному и голубике, имеющим большую высоту в сравнении с брусникой, черникой обыкновенной, линнеей северной и водяникой черной, что может обуславливать получение ими большего количества ФАР в биогеоценозе и конкурентное преимущество в растительном сообществе смешанного леса.

Суммарно для кустарничкового яруса смешанного ценоза ИЛП составил 0.268 ± 0.256 м²/м². У вечнозеленых растений показатель соответствует 0.037 ± 0.033 м²/м² для брусники и 0.097 ± 0.077 м²/м² для багульника болотного

(табл. 3). Среди листопадных видов наименьшими ИЛП характеризуются черника обыкновенная – $0.027 \pm 0.062 \text{ м}^2/\text{м}^2$ и линнея северная – $0.030 \pm 0.025 \text{ м}^2/\text{м}^2$, наибольшим голубика – $0.077 \pm 0.060 \text{ м}^2/\text{м}^2$.

Полученные нами данные согласуются с приводимыми для Северной Финляндии, где ИЛП вечнозеленых кустарничков составляло $0.13 \pm 0.15 \text{ м}^2/\text{м}^2$, а у листопадных – $0.04 \pm 0.12 \text{ м}^2/\text{м}^2$ (Räsänen et al., 2020). Для кустарничков открытых омбротрофных болот Канады приводятся существенно более высокие ИЛП – от $0.82 \pm 0.30 \text{ м}^2/\text{м}^2$ в мочажине до $2.18 \pm 0.28 \text{ м}^2/\text{м}^2$ на грядах (Sonntag et al., 2007). Не менее высокие их значения отмечены для кустарничкового яруса болот Сенейского национального заповедника (Мичиган, США): $2.02 \text{ м}^2/\text{м}^2$ на буграх и $1.79 \text{ м}^2/\text{м}^2$ в мочажинах (Moore et al., 2022), в экосистемах тундр Северной Швеции данный показатель для водяники черной соответствовал $1.13 \pm 0.41 \text{ м}^2/\text{м}^2$ (Azevedo et al., 2021), для голубики – $0.1\text{--}0.5 \text{ м}^2/\text{м}^2$ и водяники гермафродитной (*Empetrum hermaphroditum* Hagerup) – $0.25\text{--}1.00 \text{ м}^2/\text{м}^2$ (Spadavecchia et al., 2008), а в кустарничковой тундре Сибири (район п. Тикси) он не превышал $0.6 \text{ м}^2/\text{м}^2$ (Juutinen et al., 2017; Mikola et al., 2018), в канадских тундрах у листовых кустарничков – $1.04 \pm 1.02 \text{ м}^2/\text{м}^2$, а у вечнозеленых – $2.60 \pm 0.43 \text{ м}^2/\text{м}^2$ (Chen et al., 2009).

Функциональные признаки листьев, такие как удельная площадь листа и индекс листовой поверхности, у видов кустарничкового яруса в смешанном лесу в подзоне средней тайги существенно ниже, чем на открытых пространствах – болотах и тундрах. Данный факт может быть обусловлен различиями в условиях освещенности. Так, в рассматриваемом нами лесном сообществе кустарничковый ярус развивается под сомкнутым пологом древостоя, определяющим

существенное снижение (до 43 %) поступающей солнечной радиации.

Фотосинтетические пигменты. Содержание пигментов в фотосинтезирующих органах широко применяется для определения потенциальной фотосинтетической продуктивности растений (Зарубина, Коновалов, 2009) и оценки ежегодного атмосферного стока углерода (Дымова, Головки, 2019; Dumova, Golovko, 2019), а также используется как индикатор влияния изменений экологических условий и стресс-факторов (Голубева и др., 2019). Все исследованные виды кустарничков характеризуются четко выраженными различиями в содержании суммы хлорофиллов (Хл. а + b) ($p = 0.0002$). Отношение Хл. а/b варьирует в пределах 2.28–2.75 и является пониженным (табл. 4).

Данный факт свидетельствует о принадлежности существенной доли зеленых пигментов в исследованных видах кустарничкового яруса к ССК фотосистем (59–67 %). Полученные результаты хорошо согласуются с диапазоном 50–65 %, выявленным для растений Европейского Северо-Востока (Головки и др., 2010) и свойственно представителям флоры бореальной зоны. По литературным источникам (Шмакова, Марковская, 2010; Shmakova, Markovskaya, 2010), значение ССК (пул пигментов) может достигать 92 %. Повышенное содержание антенного хлорофилла может объясняться компенсацией низкого уровня накопления хлорофиллов и связан с адаптацией фотосинтетического аппарата к световым условиям обитания (Головки и др., 2010).

Наибольшей концентрацией хлорофиллов характеризуется голубика – $15.69 \pm 5.49 \text{ мг/г а. с. м.}$ Минимальное содержание Хл. а + b в кустарничках исследованного смешанного древостоя выявлено у брусники – $4.81 \pm 0.91 \text{ мг/г а. с. м.}$ (от 3.84 до 5.64), что соотносится со зна-

Таблица 4. Организация пигментного аппарата основных доминантов кустарничков смешанного леса Средней Сибири

Вид	Хл. а + b	Кар.	Хл. а/b	Хл./Кар.	ССК, %
	мг/г сухой массы				
Голубика	15.69 ± 5.49	2.00 ± 0.69	2.28 ± 0.21	7.84 ± 0.65	67
Брусника	4.81 ± 0.91	0.83 ± 0.17	2.65 ± 0.07	5.84 ± 0.24	60
Багульник болотный	10.40 ± 1.22	1.64 ± 0.19	2.70 ± 0.05	6.35 ± 0.03	59
Черника обыкновенная	9.29 ± 1.39	1.51 ± 0.23	2.66 ± 0.07	6.16 ± 0.23	60
Водяника черная	8.51 ± 5.04	1.50 ± 0.89	2.75 ± 0.07	5.68 ± 0.07	59
Линнея северная	12.72 ± 0.84	1.75 ± 0.17	2.44 ± 0.06	7.27 ± 0.34	64

Примечание. ССК – светособирающий комплекс.

чениями, полученными на территории заповедника «Красноярские Столбы» – 6.00 ± 0.42 мг/г а. с. м. (Пахарькова и др., 2014). Для хвойных лесов Мурманской области (Голубева и др., 2019) для брусники приводится близкое количество общего хлорофилла – 5.84 мг/г а. с. м. Для остальных представителей кустарничкового яруса оно существенно более низкое по сравнению с нашими данными: у голубики – 3.38, у черники обыкновенной – 3.84, у багульника болотного – 2.95 мг/г а. с. м. Вместе с тем в этой работе выявлена значительная вариация (в 2 раза) суммарного содержания хлорофилла в пределах одного вида растений, произрастающих в различных экотопах. Еще более высокое пространственное варьирование значений содержания Хл. а + b приведено для среднетаежных лесов Ханты-Мансийского автономного округа (Устинова и др., 2019): для черники обыкновенной – от 1.64 до 6.33 мг/г а. с. м., а для брусники – от 1.24 до 3.98 мг/г а. с. м.

В смешанном лесу все исследованные нами виды кустарничков характеризуются видоспецифичностью в содержании каротиноидов ($p = 0.0005$). При этом выявлено существенно более высокое содержание каротиноидов в сравнении с литературными данными, приводимыми для кустарничкового яруса хвойных лесов средней тайги Сибири. Так, в заповеднике «Красноярские Столбы» у брусники оно составляет 0.60 ± 0.01 мг/г а. с. м. (Пахарькова и др., 2014), а в Западной Сибири у черники обыкновенной – 0.62 ± 0.11 мг/г а. с. м., у брусники – 0.52 ± 0.12 мг/г а. с. м. (Устинова и др., 2019) По этому показателю изученные нами виды смешанного леса более сходны с кустарничками, растущими в тундрах Западного Шпицбергена – 1.1–1.6 мг/г (Марковская, Шмакова, 2017). Относительно высокое содержание желтых пигментов



Рис. 3. Зависимость содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях кустарничков.

в листьях исследованных кустарничков может обуславливать адаптацию, направленную на повышение устойчивости фотосинтетического аппарата в условиях затенения, и способствовать более эффективному использованию солнечной радиации в течение вегетации.

Концентрация каротиноидов характеризуется высокой положительной корреляцией с содержанием хлорофиллов ($r = 0.95, p < 0.001$) (рис. 3).

Наличие тесной прямой связи этих показателей отмечается в ряде работ (Головко и др., 2010; Дымова, Головко, 2019; Dumova, Golovko, 2019), что обуславливает высокую активность фотосинтетического аппарата растений.

По отношению хлорофиллов к каротиноидам (Хл./кар.) виды исследуемых кустарничков достоверно не различаются ($p = 0.72$), оно варьирует от 5.68 ± 0.86 у водяники черной до 7.84 ± 0.65 у линнеи северной (табл. 4). Для растений Европейского Северо-Востока оно варьирует от 3 до 7 (Головко и др. 2010). По литературным данным (Дымова, Головко, 2019; Dumova, Golovko, 2019), этот показатель коррелирует

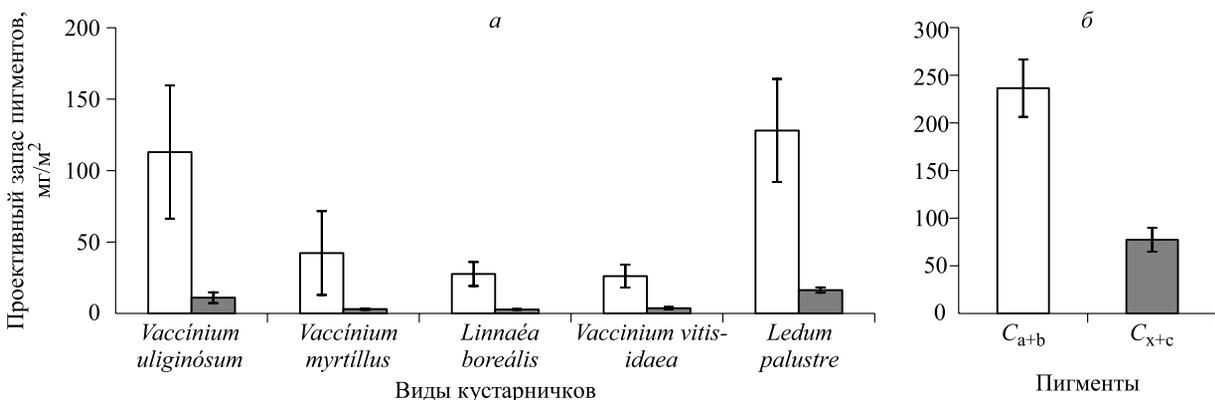


Рис. 4. Проективный запас хлорофиллов (1) и каротиноидов (2) в листьях исследуемых кустарничков (а) и суммарный запас пигментов кустарничкового яруса в исследованном смешанном древостое (б).

лирует с проективным запасом хлорофиллов в растительном покрове.

В настоящем исследовании, исходя из рассчитанных выше запасов фитомассы листьев и содержания фотосинтетических пигментов, рассчитан проективный запас хлорофиллов и каротиноидов кустарничкового яруса.

Наибольший проективный запас фотосинтетических пигментов в исследованном древостое отмечен у багульника болотного, а наименьший – у брусники (рис. 4, а).

Суммарный проективный запас хлорофиллов кустарничкового яруса составил около 240 мг/м², а каротиноидов – 70 мг/м² (рис. 4, б).

По литературным данным (Дымова, Головкин, 2019; Dumova, Golovko, 2019), на территории Северной Евразии проективный запас пигментов всех ярусов растительного покрова может варьировать от 3500–4000 мг/м² в южной и средней тайге до 300–400 мг/м² в тундре.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследованном среднетаежном смешанном лесу Средней Сибири для широко распространенных в бореальном поясе видов кустарничкового яруса впервые проведена детальная оценка запасов надземной фитомассы и разработан набор аллометрических уравнений для определения структуры его фитомассы по фракциям.

Наибольшей встречаемостью характеризуется брусника (60 %) и меньшей (42.5 %) – черника обыкновенная и линнея северная. Запас надземной фитомассы кустарничкового яруса для отдельно взятых видов характеризуется значительной пространственной вариацией: багульника болотного – 148 %, голубики – 164 %, линнеи северной – 177 %, брусники – 242 %, черники обыкновенной – 382 %. Однако запас общей надземной фитомассы кустарничкового яруса характеризовался существенно меньшей пространственной вариацией – 104 %, что свидетельствует о достаточно эффективном занятии этой экологической ниши в смешанном лесу средней тайги.

По соотношению среднего запаса листовой фитомассы к древесным органам черника обыкновенная, голубика, багульник болотный характеризуются преобладанием фитомассы древесных органов, а линнея северная и брусника – фитомассы листьев. При этом наибольшую среднюю фитомассу древесных органов имеет голубика, а наибольшую среднюю фитомассу листьев – багульник болотный, наимень-

шую среднюю фитомассу древесных органов и листьев – линнея северная.

Аллометрические уравнения общей надземной фитомассы и ее фракций, включающие переменную диаметра у корневой шейки, обладают значительно лучшей прогностической способностью для багульника болотного, голубики и черники обыкновенной, а включающие переменную высоту – брусники и линнеи северной. Полученные закономерности свидетельствуют, что фитомасса ветвящихся видов наиболее адекватно описывается зависимостью от диаметра, а для видов без существенного ветвления – от высоты.

Достоверных отличий удельной площади и массы листа у исследуемых видов, относящихся к листопадным и вечнозеленым жизненным формам, не обнаружено. Значения индекса листовой поверхности обусловлены экологическими условиями местообитания видов, а именно произрастанием под развитым пологом древостоя и ослаблением ФАР.

Установлена тесная связь содержания зеленых и желтых пигментов у всех исследуемых видов. Большая часть хлорофиллов относится к светособирающему комплексу, что свойственно представителям флоры бореальной зоны. В целом для кустарничков смешанного леса подзоны средней тайги характерно невысокое содержание хлорофиллов, соотношение Хл. а/б находится в пределах 2.2–2.8.

Полученные результаты дополняют имеющиеся сведения о флористическом разнообразии таежных экосистем и в дальнейшем их можно использовать как базовые при прогнозировании продуктивности, оценки стока углерода, верификации спектральных характеристик растительного покрова, полученных методами дистанционного зондирования.

Работа выполнена при поддержке важнейшего инновационного проекта общегосударственного значения: «Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах» (№ 123030300031-6). Натурные наблюдения и обработка экспериментальных данных выполнены в рамках базовых проектов Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН № FWES-2024-0023 и № FWES-2024-0040 государственного задания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахметжанова А. А., Онипченко В. Г., Эльканова М. Х., Стогова А. В., Текеев Д. К. Изменение эколого-морфологических параметров листьев альпийских растений при внесении элементов минерального питания // Журн. общ. биол. 2011. Т. 72. № 5. С. 388–400.
- Головки Т. К., Далькэ И. В., Дымова О. В., Захожий И. Г., Табаленкова Г. Н. Пигментный комплекс растений природной флоры Европейского Северо-Востока // Изв. Коми науч. центра УрО РАН. 2010. № 1. С. 39–46.
- Голубева Е. И., Червякова А. А., Шмакова Н. Ю., Зимин М. В., Тимохина Ю. И. Видовые и фитоценотические особенности пигментного состава растений Севера // Пробл. рег. экол. 2019. № 1. С. 6–12.
- Дымова О. В., Головки Т. К. Фотосинтетические пигменты в растениях природной флоры таежной зоны Европейского Северо-Востока России // Физиол. раст. 2019. Т. 66. № 3. С. 198–206.
- Зарубина Л. В., Конавалов В. Н. Особенности сезонной динамики пигментов в листьях растений сосняка кустарничково-сфагнового // ИВУЗ. Лесн. журн. 2009. № 4. С. 24–33.
- Иванова Г. А., Конард С. Г., Макрае Д. Д., Безкорвайная И. Н., Богородская А. В., Жила С. В., Иванов В. А., Иванов А. В., Ковалева Н. М., Краснощекова Е. Н., Кукавская Е. А., Орешков Д. Н., Перевозникова В. Д., Самсонов Ю. Н., Сорокин Н. Д., Тарасов П. А., Цветков П. А., Шишкин А. С. Воздействие пожаров на компоненты экосистемы среднетаежных сосняков Сибири. Новосибирск: Наука, 2014. 232 с.
- Карпенко Л. В., Гренадерова А. В., Михайлова А. Б., Подобуева О. В. Реконструкция локальных пожаров в голоцене по данным содержания макрочастиц угля в торфяной залежи в долине реки Дубчес // Сиб. лесн. журн. 2022. № 4. С. 3–13.
- Климченко А. В., Верховец С. В., Слинкина О. А., Кошурникова Н. Н. Запасы крупных древесных остатков в среднетаежных экосистемах Приенисейской Сибири // Геогр. и природ. рес. 2011. № 2. С. 91–97.
- Лидер Е. Н., Казанцева Е. С., Елумеева Т. Г., Онипченко В. Г. Эколого-морфологические признаки растений альпийских болот Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2016. Т. 121. № 3. С. 51–59.
- Марковская Е. Ф., Шмакова Н. Ю. Растения и лишайники Западного Шпицбергена: экология, физиология. Петрозаводск: Петрозаводск. гос. ун-т, 2017. 270 с.
- Махныкина А. В., Прокушкин А. С., Меньяло О. В., Верховец С. В., Тычков И. И., Урбан А. В., Рубцов А. В., Кошурникова Н. Н., Ваганов Е. А. Влияние климатических факторов на эмиссию CO₂ из почв в среднетаежных лесах Центральной Сибири: эмиссия как функция температуры и влажности почвы // Экология. 2020. № 1. С. 51–61.
- Панов А. В., Онучин А. А., Кошурникова Н. Н. Структура и динамика фитомассы на вырубках в сосняках лишайниковых Средней Сибири // Вестн. КрасГАУ. 2009. № 12 (39). С. 129–133.
- Пахарькова Н. В., Гетте И. Г., Андреева Е. Б., Масенцова И. В. Сезонные изменения пигментного состава растений разных систематических групп на территории заповедника «Столбы» // Вестн. КрасГАУ. 2014. № 8 (95). С. 139–143.
- Приложение № 1 к методике количественного определения объема поглощений парниковых газов, утвержденной Приказом Минприроды России от 27.05.2022 № 371. М.: Минприроды России, 2022.
- Трифилова О. В., Ведрова Э. Ф., Кузьмичев В. В. Годичный цикл углерода в зеленомошных сосняках Енисейской равнины // Лесоведение. 2011. № 1. С. 3–12.
- Усольцев В. А., Цепордей И. С., Уразова А. Ф., Борников А. В. Биомасса подлесочных видов Урала и ее аллометрические модели // Леса России и хоз-во в них. 2023. № 1 (84). С. 30–40.
- Устинова М. В., Кравченко И. В., Русак С. Н., Ядгарова Д. А. Баланс пулов фотосинтетических пигментов и фенольных соединений у кустарничков в условиях слабонарушенной территории // Самар. науч. вестн. 2019. Т. 8. № 3 (28). С. 84–89.
- Уткин А. И., Ермолова Л. С., Уткина И. А. Площадь поверхности лесных растений: сущность, параметры, использование. М.: Наука, 2008. 292 с.
- Шидаков И. И. Эколого-морфологические особенности листьев альпийских растений Тебердинского заповедника: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Уфа: Башкир. гос. ун-т, 2009. 17 с.
- Шидаков И. И., Онипченко В. Г. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 4. С. 42–50.
- Шмакова Н. Ю., Марковская Е. Ф. Фотосинтетические пигменты растений и лишайников арктических тундр Западного Шпицбергена // Физиол. раст. 2010. Т. 57. № 6. С. 819–825.
- Akhmetzhanova A. A., Onipchenko V. G., El'kanova M. Kh., Stogova A. V., Tekeev D. K. Changes in ecological-morphological parameters of alpine plant leaves upon application of mineral nutrients // Biol. Bull. Rev. 2011. V. 72. N. 5. P. 000–000 (Original Rus. text © A. A. Akhmetzhanova, V. G. Onipchenko, M. Kh. El'kanova, A. V. Stogova, D. K. Tekeev, 2011, publ. in Zhurn. obshch. biol. 2011. V. 72. N. 5. P. 388–400).
- Azevedo O., Parker T. C., Siewert M. B., Subke J. A. Predicting soil respiration from plant productivity (NDVI) in a sub-Arctic tundra ecosystem // Rem. Sens. 2021. V. 13. Iss. 13. Article number 2571. 14 p.
- Barnes J. D., Balaguer L., Manrique E., Elvira S., Davison A. W. A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants // Environ. Exp. Bot. 1992. V. 32. Iss. 2. P. 85–100.
- Brown S. Measuring carbon in forests: current status and future challenges // Environ. Pollut. 2002. V. 116. N. 3. P. 363–372.
- Burba G., Anderson D. A. Brief practical guide to eddy covariance flux measurements: Principles and workflow examples for scientific and industrial applications. Lincoln, USA: LI-COR, 2010. 211 p.
- Bussotti F., Pollastrini M. Do tree species richness, stand structure and ecological factors affect the photosynthetic efficiency in European forests? // Web Ecol. 2015. V. 15. N. 1. P. 39–41.
- Castro-Diez P., Vaz A. S., Silva J. S. et al. Global effects of non-native tree species on multiple ecosystem services // Biol. Rev. 2019. V. 94. Iss. 4. P. 1477–1501.

- Chen W., Li J., Zhang Y., Zhou F., Koehler K., Leblanc S., Fraser R., Olthof I., Zhang Y., Wang J. Relating biomass and leaf area index to non-destructive measurements in order to monitor changes in Arctic vegetation // *Arctic*. 2009. V. 62. N. 3. P. 281–294.
- Conti G., Gorne L. D., Zeballos S. R., Lipoma M. L., Gatica G., Kowaljow E., Whitworth-Hulse J. I., Cuchiatti A., Poca M., Pestoni S., Fernandes P. M. Developing allometric models to predict the individual aboveground biomass of shrubs worldwide // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2019. V. 28. N. 7. P. 961–975.
- Cornet D., Sierra J., Tournebize R. Assessing allometric models to predict vegetative growth of yams in different environments // *Agronom. J.* 2015. V. 107. N. 1. P. 241–248.
- Crowther T., Todd-Brown K., Rowe C. et al. Quantifying global soil carbon losses in response to warming // *Nature*. 2016. V. 540. N. 7631. P. 104–108.
- Dickinson Y. L., Zenner E. K. Allometric equations for the aboveground biomass of selected common eastern hardwood understory species // *North. J. Appl. For.* 2010. V. 27. N. 4. P. 160–165.
- Duncanson L., Armston J., Disney M., Avitabile V., Barbier N., Calders K., Carter S., Chave J., Herold M., Crowther T. W., Falkowski M., Kellner J. R., Labrière N., Lucas R., MacBean N., McRoberts R. E., Meyer V., Næsset E., Nickeson J. E., Paul K. I., Phillips O. L., Réjou-Méchain M., Román M., Roxburgh S., Saatchi S., Schepaschenko D., Scipal K., Siqueira P. R., Whitehurst A., Williams M. The importance of consistent global forest aboveground biomass product validation // *Surv. Geophys.* 2019. V. 40. P. 979–999.
- Dyderski M. K., Jagodziński A. M. How do invasive trees impact shrub layer diversity and productivity in temperate forests? // *Ann. For. Sci.* 2021. V. 78. P. 1–14.
- Dymov A. A., Grodnitskaya I. D., Yakovleva E. V., Dubrovskiy Y. A., Kutuyavin I. N., Startsev V. V., Milanovsky E. Yu., Prokushkin A. S. Albic podzols of boreal pine forests of Russia: soil organic matter, physicochemical and microbiological properties across pyrogenic history // *Forests*. 2022. V. 13. Iss. 11. Article number 1831. 22 p.
- Dymova O. V., Golovko T. K. Photosynthetic pigments in native plants of the taiga zone at the European Northeast Russia // *Rus. J. Plant Physiol.* 2019. V. 66. N. 3. P. 384–392 (Original Rus. text © O. V. Dymova, T. K. Golovko, 2019, publ. in *Fiziologiya rasteniy*. 2019. V. 66. N. 3. P. 198–206).
- Gleason C. J., Im J. Forest biomass estimation from airborne LiDAR data using machine learning approaches // *Rem. Sens. Environ.* 2012. V. 125. P. 80–91.
- Götmarm F., Götmarm E., Jensen A. M. Why be a shrub? A basic model and hypotheses for the adaptive values of a common growth form // *Front. Plant Sci.* 2016. V. 7. N. 1. P. 1–14.
- Horodecki P., Jagodziński A. M. Tree species effects on litter decomposition in pure stands on a forested post-mining sites // *For. Ecol. Manag.* 2017. V. 406. P. 1–11.
- Ikawa H., Nakai T., Busey R. C., Kim Y., Kobayashi H., Nagai S., Ueyama M., Saito K., Nagano H., Suzuki R., Hinzman L. Understory CO₂, sensible heat, and latent heat fluxes in a black spruce forest in interior Alaska // *Agr. For. Meteorol.* 2015. V. 214–215. N. 2. P. 80–90.
- Ishihara M. I., Hiura T. Modeling leaf area index from litter collection and tree data in a deciduous broadleaf forest // *Agr. For. Meteorol.* 2011. V. 151. N. 7. P. 1016–1022.
- Juutinen S., Virtanen T., Kondratyev V., Laurila T., Linkosalmi M., Mikola J., Nyman J., Räsänen A., Tuovinen J.-P., Aurela M. Spatial variation and seasonal dynamics of leaf-area index in the arctic tundra-implications for linking ground observations and satellite images // *Environ. Res. Lett.* 2017. V. 12. N. 9. Article number 095002. 11 p.
- Kaitaniemi P., Lintunen A. Neighbor identity and competition influence tree growth in Scots pine, Siberian larch and silver birch // *Ann. For. Sci.* 2010. V. 67. Iss. 7. P. 604–611.
- Koshurnikova N. N., Verkhovets S. V., Antamoshkina O. A., Trofimova N. V., Zlenko L. V., Zhuikov A. V., Garmash A. A. Structure of the organic matter pool in *Pinus sibirica* dominated forests of Central Siberia // *Fol. For. Polon. Ser. A.* 2015. V. 57. N. 4. P. 218–223.
- Kulmala L., Pumpanen J., Hari P., Vesala T. Photosynthesis of ground vegetation in different aged pine forests: Effect of environmental factors predicted with a process-based model // *J. Veget. Sci.* 2011. V. 22. N. 1. P. 96–110.
- Liang X. Close-range remote sensing of forests: The state of the art, challenges, and opportunities for systems and data acquisitions // *IEEE Geosci. Rem. Sens. Magazine*. 2022. V. 10. N. 3. P. 32–71.
- Lichtenthaler H. K., Ac A., Marek M. V., Kalina J., Urban O. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species // *Plant Physiol. Biochem.* 2007. V. 45. N. 8. P. 577–588.
- Makhnykina A. V., Prokushkin A. S., Menyaylo O. V., Verkhovets S. V., Tychkov I. I., Urban A. V., Rubtsov A. V., Koshurnikova N. N., Vaganov E. A. The impact of climatic factors on CO₂ emissions from soils of middle-taiga forests in Central Siberia: Emission as a function of soil temperature and moisture // *Rus. J. Ecol.* 2020. V. 51. N. 1. P. 45–56 (Original Rus. text © A. V. Makhnykina, A. S. Prokushkin, O. V. Menyaylo, S. V. Verkhovets, I. I. Tychkov, A. V. Urban, A. V. Rubtsov, N. N. Koshurnikova, E. A. Vaganov, 2020, publ. in *Ekologiya*. 2020. N. 1. P. 51–61).
- Martin R., Müller B., Linstädter A., Frank K. How much climate change can pastoral livelihoods tolerate? Modeling rangeland use and evaluating risk // *Glob. Environ. Change*. 2014. V. 24. P. 183–192.
- Mikola J., Virtanen T., Linkosalmi M., Vähä E., Nyman J., Postanogova O., Räsänen A., Kotze D. J., Laurila T., Juutinen S., Kondratyev V., Aurela M. Spatial variation and linkages of soil and vegetation in the Siberian Arctic tundra-coupling field observations with remote sensing data // *Biogeosciences*. 2018. V. 15. Iss. 9. P. 2781–2801.
- Moore P. A., Pypker T. G., Hribljan J. A., Chimner R. A., Waddington J. M. Examining the peatland shrubification-evapotranspiration feedback following multi-decadal water table manipulation // *Hydrol. Proces.* 2022. V. 36. N. 11. P. 1–16.
- Park S.-B., Knohl A., Migliavacca M., Thum T., Vesala T., Peltola O., Mammarella I., Prokushkin A., Kolle O., Lavrič J., Park S. S., Heimann M. Temperature control of spring CO₂ fluxes at a coniferous forest and a peat bog in Central Siberia // *Atmosphere*. 2021. V. 12. Iss. 8. Article number 984. 19 p.
- Peichl M., Martínez-García E., Fransson J. E. S., Wallerman J., Laudon H., Lundmark T., Nilsson M. B. Landscape-variability of the carbon balance across managed

- boreal forests // *Global Change Biol.* 2023. V. 29. N. 4. P. 1119–1132.
- Polosukhina D. A., Masyagina O. V., Prokushkin A. S.* Carbon photoassimilation by dominant species of mosses and lichens in pine forests of Central Siberia // *IOP Conf. Ser. Earth Environ. Sci.* V. 611. 11th Int. Conf. and Early Career Sci. School on Environ. Observ., Modeling and Inform. Systems, *Enviromis* 2020, Tomsk, 07–11 Sept., 2020. 2020. Article 012031. 11 p.
- Räsänen A., Juutinen S., Kalacska M., Aurela M., Heikkinen P., Mäenpää K., Rimali A., Virtanen T.* Peatland leaf-area index and biomass estimation with ultra-high resolution remote sensing // *GISci. & Rem. Sens.* 2020. V. 57. N. 7. P. 943–964.
- Roxburgh S. H., Paul K. I., Clifford D., England R. J., Raison R. J.* Guidelines for constructing allometric models for the prediction of woody biomass: how many individuals to harvest? // *Ecosphere.* 2015. V. 6. Iss. 3. P. 1–27.
- Rueden C. T., Eliceiri K. W.* The image J ecosystem: An open and extensible platform for biomedical image analysis // *Microscopy and Microanalysis.* 2017. V. 23. N. S1. P. 226–227.
- Scheiter S., Langan L., Higgins S. I.* Next-generation dynamic global vegetation models: learning from community ecology // *New. Phytol.* 2013. V. 198. N. 3. P. 957–969.
- Schepaschenko D., Moltchanova E., Shvidenko A., Blyshchyk V., Dmitriev E., Martynenko O., See L., Kraxner F.* Improved estimates of biomass expansion factors for Russian forests // *Forests.* 2018. V. 9. Iss. 6. Article number 312. 23 p.
- Shmakova N. Yu., Markovskaya E. F.* Photosynthetic pigments of plants and lichens inhabiting arctic tundra of West Spitsbergen // *Rus. J. Plant Physiol.* 2010. V. 57. Iss. 6. P. 764–769 (Original Rus. text © N. Yu. Shmakova, E. F. Markovskaya, 2010, publ. in *Fiziologiya rasteniy.* 2010. 2010. V. 57. N. 6. P. 819–825).
- Sonnentag O., Talbot J., Chen J. M., Roulet N. T.* Using direct and indirect measurements of leaf area index to characterize the shrub canopy in an ombrotrophic peatland // *Agr. For. Meteorol.* 2007. V. 144. N. 3–4. P. 200–212.
- Spadavecchia L., Williams M., Bell R., Stoy P.C., Huntle B., Van Wijk M. T.* Topographic controls on the leaf area index and plant functional type of a tundra ecosystem // *J. Ecol.* 2008. V. 96. N. 6. P. 1238–1251.
- Subke J. A., Tenhunen J. D.* Direct measurements of CO₂ flux below a spruce forest canopy // *Agr. For. Meteorol.* 2004. V. 126. N. 1–2. P. 157–168.
- Temesgen H., Affleck D., Poudel K., Gray A., Sessions J.* A review of the challenges and opportunities in estimating above ground forest biomass using tree-level models // *Scand. J. For. Res.* 2015. V. 30. Iss. 4. P. 326–335.
- Wijk M. T. van, Williams M., Shaver G.* Tight coupling between leaf area index and foliage N content in arctic plant communities // *Oecologia.* 2005. V. 142. N. 3. P. 421–427.
- Wardle D. A., Jonsson M., Bansal S., Bardgett R. D., Gundale M. J., Metcalfe D. B.* Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: insights from island ecosystems in a long-term natural experiment // *J. Ecol.* 2012. V. 100. N. 1. P. 16–30.
- Weiss M., Baret F., Smith G. J., Jonckheere I., Coppin P.* Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination: Part II. Estimation of LAI, errors and sampling // *Agr. For. Meteorol.* 2004. V. 121. N. 1. P. 37–53.
- Wellburn A. R.* The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // *J. Plant Physiol.* 1994. V. 144. N. 3. P. 307–313.
- Zotino Tall Tower Observatory.* Atmospheric research project in the Siberian taiga, 2024. <https://www.zottoproject.org/>

FRACTIONAL COMPOSITION OF PHYTOMASS AND PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS OF THE SHRUB LAYER OF THE MIXED FOREST IN THE MIDDLE TAIGA SUBZONE

D. A. Polosukhina^{1,2}, D. V. Trusov^{1,2}, S. V. Titov¹, A. S. Prokushkin^{1,2}

¹ V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

² Siberian Federal University
Prospekt Svobodny, 79, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation

E-mail: polosukhina@ksc.krasn.ru, trusovd13@gmail.com, titov-sergey@mail.ru, prokushkin@ksc.krasn.ru

The ongoing climate changes in the boreal zone affect carbon sequestration capacity of forest ecosystems. Thus, the environmental conditions and taxonomic diversity of the plant cover of ecosystems determine the relevance of studying the fractional composition of their phytomass and pigment complex in the stability and regulation of the activity of the photosynthetic apparatus. Living ground cover is typically underestimated or excluded when estimating forest phytomass due to the lack of standard equations. In this study, we assessed the stock of aboveground phytomass and developed a set of allometric equations for widespread species of living ground cover growing in the mixed forest of the middle taiga: *Vaccinium vitis-idaea* L., *Ledum palustre* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Linnaea borealis* L. The highest percentage of occurrence in the forest ecosystems (60 %) is characterized by the species *V. vitis-idaea*. The dominant species is *V. myrtillus*, the reserve of which is 21.2 ± 52.8 g/m². The ratio of the average supply of leaf phytomass to wood phytomass ranged from 0.08 ± 0.17 for *V. myrtillus* to 0.73 ± 1.04 for *V. vitis-idaea*. Leaf area index and photosynthetic pigments for the study objects were also determined. The index varied from 0.027 ± 0.062 m² m⁻² for *V. myrtillus* to 0.097 ± 0.077 m² m⁻² for *L. palustre*. In the mixed forest of the middle taiga zone, the largest amount of chlorophylls and carotenoids was found in the leaves of *V. uliginosum*, and the smallest – in *V. vitis-idaea*. The photosynthetic apparatus of the studied species is characterized by a fairly stable accumulation of photosynthetic pigments belonging to the light-harvesting complex.

Keywords: *shrubs, mixed forest, middle taiga, aboveground phytomass stock, leaf area index, chlorophyll, carotenoids.*

How to cite: Polosukhina D. A., Trusov D. V., Titov S. V., Prokushkin A. S. Fractional composition of phytomass and photosynthetic pigments of the shrub layer of the mixed forest in the middle taiga subzone // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 23–37 (in Russian with English abstract and references).