

8. Red data book of Komi Republic. Syktyvkar: Komi NTs UrO RAN, 2009. 791 p. (in Russian).

9. Branquinho C., Catarino F., Brown D.H., Pereira M.J., Soares A. Improving the use of lichens as biomonitors of atmospheric metal pollution // Science of the Total Environment. 1999. V. 232. No. 1–2. P. 67–77.

10. Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts // Archives of Biochemistry and Biophysics. 1968. V. 125. No. 1. P. 189–198.

11. Beauchamp C. Fridovich I. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels // Analytical Biochemistry. 1971. V. 44. No. 1. P. 276–287.

12. Chance B., Maehly A.C. Assay of catalases and peroxidases // Methods in Enzymology. V. 2. San Diego: Academic Press, 1955. P. 764–775.

13. Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analytical Biochemistry. 1976. V. 72. No. 1. P. 248–254.

14. Ng O.-H., Tan B.C., Obbard J.P. Lichens as bioindicators of atmospheric heavy metal pollution in Singapore // Environmental Monitoring and Assessment. 2006. V. 123. P. 63–74.

15. Mikhailova I.N., Kshnyasev I.A. Content of heavy metals in thalli of the lichen *Hypogymnia physodes*: sources of heterogeneity // Contemporary Problems of Ecology. 2012. V. 5. No. 3. P. 314–318.

16. Tabalenkova G.N., Dal'ke I.V., Golovko T.K. Elemental composition of some boreal lichen species in the European North-East // Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk. 2016. V. 18. No. 2. P. 221–225 (in Russian).

17. Kotova O.B., Vakhrushev A.V. Timan's bauxite: mineralogical and technological features // Vestnik Instituta geologii Komi nauchnogo tsentra Uralskogo otdeleniya RAN. 2011. No. 3 (195). P. 12–16 (in Russian).

18. Garty J., Galun M., Kessel M. Localization of heavy metals and other elements accumulated in the lichen thallus // New Phytologist. 1979. V. 82. P. 159–168.

19. Mikhailova I.N., Sharunova I.P. Dynamics of heavy metal accumulation in thalli of the epiphytic lichen *Hypogymnia physodes* // Russian Journal of Ecology. 2008. V. 39. No. 5. P. 346–352.

20. Titov A.F., Kaznina N.M., Talanova V.V. Heavy metals and plants. Petrozavodsk: Karelskiy nauchnyy tsentr RAN, 2014. 194 p. (in Russian).

УДК 574.45:630.181.37

doi: 10.25750/1995-4301-2018-2-053/2-061

Продукция органического вещества и аккумуляция углерода в напочвенном покрове еловых и берёзовых фитоценозов в предгорьях Приполярного Урала

© 2018. Т. А. Пристова, к. б. н., н. с.,
С. В. Загирова, д. б. н., зав. отделом,
А. В. Манов, к. с.-х. н., н. с.,

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
167000, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28,
e-mail: pistova@ib.komisc.ru, zagirova@ib.komisc.ru, manov@ib.komisc.ru

Определены запасы фитомассы и углерода в напочвенном покрове еловых и берёзовых фитоценозов в предгорьях Приполярного Урала. Установлено, что концентрация углерода в различных видах растений составляет 39–50% абсолютно сухого вещества. В напочвенном покрове исследованных фитоценозов растения накапливают 512–960 г/м² органического вещества, в том числе углерода 250–409 гС/м². Более 50% углерода фитомассы сосредоточено в надземных органах растений. Углерод в ежегодной продукции надземной фитомассы составляет 44–62%, в подземной – 31–36% общего запаса, из них 86–95% поступает в опад. Ежегодно в истинном приросте запас углерода в растениях напочвенного покрова еловых фитоценозов составляет 11–20 гС/м², в березняке – 9 гС/м².

Ключевые слова: Приполярный Урал, лесные фитоценозы, живой напочвенный покров, продукция органического вещества, запас углерода.

Production of organic matter and carbon stock in ground vegetation of spruce and birch phytocenoses in the Foothills of the Subpolar Urals

© 2018. T. A. Pristova, S. V. Zagirova, A. V. Manov,
 Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division RAS,
 28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Komi Republic, Russia, 167982,
 e-mail: pistova@ib.komisc.ru, zagirova@ib.komisc.ru, manov@ib.komisc.ru

The reserves of phytomass and carbon in the ground cover of spruce and birch phytocenoses in the foothills of the Subpolar Urals in Komi Republic are determined. The concentration and carbon stocks of these forests are currently poorly understood. Three types of forest were studied: bilberry green moss spruce forest, sphagnum spruce forest, polytric birch forest. These forests consist of spruce, birch and fir, stands of different ages and low productivity. It is established that the concentration of carbon in plant species varies from 39 to 50% of absolutely dry matter. High concentration of carbon in bilberry shrubs, low in horsetail, medium in herbs. Carbon content in plants of one species or group of species growing in different forests was similar. Ground vegetation plants accumulate 512–960 g/m² organic matter, including carbon 250–409 g/m². Carbon accumulation in ground vegetation plants of the sphagnum spruce forest was the highest. More than 50% of the phytomass carbon concentrated in aboveground part of plants. The aboveground parts of shrubs accumulated carbon 8–49 g/m², herbs – 54–68 g/m², mosses – 62–140 g/m². Aboveground phytomass contents 44–62%, underground phytomass – 31–36% of the total carbon reserve in annual production, 86–95% of it returns to the litter. The leading role in the accumulation of carbon in the growth of ground cover belongs to grasses. Annual carbon stock in ground vegetation of spruce forests is 11–20 gC/m², in birch forest – 9 gC/m². Thus, a significant part of the carbon accumulated in annual production of plant cover is included in the destructive process of the carbon cycle.

Keywords: Subpolar Urals, spruce and birch forest, ground vegetation, organic matter, carbon stock.

В настоящее время изучению углеродного цикла в лесных экосистемах таёжной зоны уделяют много внимания, прежде всего, в связи с глобальным потеплением климата [1–6]. Углерод относится к элементам с неактивной миграционной способностью, в биологическом цикле значительная его часть надолго задерживается в фитомассе древесных растений [7]. Растения живого напочвенного покрова (ЖНП) по сравнению с древесным ярусом, большую часть углерода аккумулируют и высвобождают в течение одного года [8]. Однако, по мнению некоторых авторов [9], изучению роли растений напочвенного покрова в биологическом круговороте углерода бореальных лесов в настоящее время не уделяется должного внимания. Исследования запасов углерода в растениях травяно-кустарничкового и мохового ярусов в лесных фитоценозах единичны [10–11]. Содержание и аккумуляция углерода в растениях напочвенного покрова равнинных хвойных и лиственнично-хвойных лесов на территории Республики Коми изучены в подзоне средней и северной тайги [12–14]. Имеются единичные данные о продуктивности и запасе углерода в напочвенном покрове предгорных лесов северной части Уральских гор [15].

Цель работы состояла в определении продуктивности и запаса углерода в растениях

напочвенного покрова еловых и берёзовых фитоценозов в предгорьях Приполярного Урала.

Объекты и методы

Исследования проводили в 2014 г. в бассейне р. Большая Инта в Интинском районе Республики Коми (65°48' с. ш. 60° 40' в. д.). Предгорные ландшафты Приполярного Урала в районе исследования образованы типичными для крайнесеверной тайги еловыми и берёзовыми формациями. Рельеф местности полого-увалистый. Пробные площади размером 0,20–0,25 га были заложены в ельнике чернично-зеленомошном, ельнике сфагновом и березняке долгомошном. Древостой в исследованных фитоценозах характеризуются разновозрастностью и низкой продуктивностью.

Состав древостоя ельника чернично-зеленомошного – 5Е5Б, возраст – 90–320 лет, количество растущих деревьев – 1030 шт./га, средняя высота деревьев составляет 12 м, средний диаметр – 15 см. Состав подроста – 6ЕЗБ1Пх с количеством жизнеспособного подроста 1030 шт./га. В напочвенном покрове ельника чернично-зеленомошного выявлен 31 вид растений. Общее проективное покрытие (ОПП) травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) – 70%, в нём доминируют *Vaccinium myrtillus* L., *Chamaepericlymenum*

suecicum (L.) Ascher. & Graebn, *Avenella flexuosa* (L.) Drey., часто встречаются *Linnaea borealis* L., *Trientalis europaea* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. Моховой покров (ОПП 50%) образован в основном *Dicranum* sp., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., Sch. et Gmb., *Ptilium crista-castensis* (Hedw.) De not., *Polytrichum commune* Hedw.

Состав древостоя ельника сфагнового – 6Е4Б+Пх, возраст – 60–190 лет, количество растущих деревьев – 912 шт./га, средняя высота деревьев – 11 м, средний диаметр – 15 см. Состав подроста – 5Е4Б1Пх в количестве 1030 шт./га. Напочвенный покров ельника сфагнового сформирован 36 видами растений. В травяно-кустарничковом ярусе (ОПП 75%) доминируют *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Equisetum sylvaticum* L., часто встречаются *Rubus chamaemorus* L. и *Carex brunnescens* (Pers.) Poir. В моховом ярусе (ОПП 80%) преобладает *Sphagnum girgensohnii* Russ.

Состав древостоя березняка долгомошного – 7Б3Е, возраст – 60–150 лет, количество растущих деревьев – 905 шт./га, средняя высота деревьев – 12 м, средний диаметр – 16 см. Состав подроста – 6Б4Е, количество растущих деревьев – 1650 шт./га. В березняке долгомошном напочвенный покров образован 30 видами растений. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит (ОПП 80%), в нём доминируют – *Juncus filiformis*, *Carex brunnescens*, *Avenella flexuosa*, часто встречаются крупные травы *Veratrum lobelianum* и *Solidago virgaurea*. Моховой покров развит неравномерно (ОПП 30%), в нём доминирует *Polytrichum commune*, встречается пятнами *Sphagnum girgensohnii*.

Учёт массы и прироста растений напочвенного покрова проводили методом укоса на площадках размером 400 см² в 15-кратной повторности [16]. Прирост надземных органов однолетних травянистых растений приравнивался к запасу их фитомассы. Для определения годичного нарастания у мхов срезали зелёную часть, соответствующую годичному приросту, в 30-кратной повторности. Ежегодно формирующуюся надземную массу брусники определяли по текущему приросту побегов, а черники – по приросту листьев и побегов всего растения в 5-кратной повторности. Ежегодно отмирающую массу мхов принимали равной 70, листьев черники – 100, брусники и линнеи – 30, трав – 100% от текущего прироста, согласно рекомендациям других авторов [16].

Для определения массы и прироста корней кустарничков и травянистых растений в под-

стилке применяли метод монолитов [16]. На каждой пробной площади было взято 15 монолитов с помощью шаблона площадью 400 см². Монолиты высотой от 6 до 21 см отбирали в горизонте А0, извлечённые из них корни промывали и разделяли на корни кустарничков и трав [16]. Прирост корней растений травяно-кустарничкового яруса принимали равным 25% от общей массы корней, согласно имеющимся в литературе данным для лесов средней и северной тайги [12]. Для растений напочвенного покрова определяли следующие показатели: фитомасса (количество органического вещества в надземной и подземной частях растений), годичный прирост (количество органического вещества, нарастающего за год), опад (количество органического вещества во всех ежегодно отмирающих частях растений), истинный прирост (количество органического вещества, остающееся в сообществе в результате годичного прироста за вычетом опада) [16].

Растительные образцы на химический анализ отбирали в 10–15-кратной повторности для каждой пробной площади. Содержание углерода в отдельных видах растений и в смешанных образцах, сформированных из растений с низким проективным покрытием, определено в экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН по аттестованной методике измерений № 88–17641–94–2009 (ФР.1.31.2014.17663): «Методика выполнения измерений содержания углерода и азота в твёрдых объектах методом газовой хроматографии на элементном анализаторе EA 1110 (CHNS–O) (фирма SE Instruments, Италия)». Границы интервала абсолютной погрешности концентрации углерода (при уровне значимости $p < 0,05$) составили 1,2–2,2%. Полученные данные для растительных образцов каждой пробной площади усредняли.

Запас углерода в фитомассе, приросте, опаде и истинном приросте на учётной площадке рассчитывали перемножением абсолютно сухого веса (а. с. в.) структурных компонентов растений каждого вида (или группы видов) на содержание в них углерода. Полученные данные представлены в г/м² [16].

Результаты и их обсуждение

В исследованных нами лесных фитоценозах Приполярного Урала содержание углерода в растениях напочвенного покрова варьировало в пределах 39–50% а. с. в. (табл. 1). Ми-

Таблица 1 / Table 1

Среднее содержание углерода в растениях напочвенного покрова еловых и берёзового фитоценозов Приполярного Урала, % а. с. в. / The average carbon content in plants of ground vegetation in spruce and birch phytocenoses of the Subpolar Urals, % of absolutely dry weight

Жизненная форма, вид Plant species	C, %	Жизненная форма, вид Plant species	C, %
Травы / Herbs	41,7±1,5	Кустарнички / Shrubs	47,5±2,2
<i>Avenella flexuosa</i>	42,4±1,4	<i>Linnaea borealis</i>	44,6±1,4
<i>Carex brunnescens</i>	42,3±1,4	<i>Vaccinium myrtillus</i>	48,3±1,6
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	41,5±1,3	корни / roots	48,4±1,6
<i>Equisetum sylvaticum</i>	38,9±1,2	побеги / shoots	49,9±1,6
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	42,1±1,4	листья / foliage	47,3±1,5
<i>Poa</i> sp.	41,6±1,3	Корни кустарничков/ Shrub roots	46,0±1,5
<i>Rubus arcticus</i>	42,3±1,4	Мхи / Mosses	42,3±1,2
<i>Rubus chamaemorus</i>	43,6±1,4	<i>Dicranum</i> sp.	43,0±1,4
<i>Veratrum lobelianum</i>	39,0±1,2	<i>Hylocomium splendens</i>	42,1±1,4
Корни трав / Herb roots	42,6±1,4	<i>Pleurozium schreberi</i>	42,0±1,4
Мелкотравье* / Herbs	43,4±1,4	<i>Polytrichum commune</i>	43,7±1,4
Разнотравье** / Forbs	41,3±1,3	<i>Sphagnum girgensohnii</i>	40,6±1,3

Примечание / Note: «±» – границы интервала абсолютной погрешности при $p < 0,05$; «*» – смешанный образец (mixed sample) из *Pyrola media* Sw., *Trientalis europaea* L., *Oxalis acetosella* L.; «**» – смешанный образец (mixed sample) из *Ranunculus propinquus*, *Geranium sylvaticum*, *Chamerion angustifolium*, *Trollius europaeus*, *Melampyrum sylvaticum*.

нимальная концентрация углерода выявлена в растениях *Equisetum sylvaticum* и *Veratrum lobelianum*, максимальная – у *Vaccinium myrtillus*. Следует отметить, что концентрация углерода в подземной части растений ниже на 1–3%, чем в надземной, однако, эта разница статистически не достоверна (t-критерий Стьюдента от 0,7 до 1,8 при $p < 0,05$).

Концентрация углерода в кустарничках находится в диапазоне 45–50, в лесном разнотравье 39–43, в злаках и осоках – 42–43, в мхах – 40–44% а. с. в., что согласуется с результатами исследований растений напочвенного покрова сосновых, еловых [13] и лиственно-хвойного фитоценозов [17] средней тайги Республики Коми и лесных биогеоценозов в предгорьях Хибин [18]. Не установлены существенные различия в концентрации углерода в растениях одного и того же вида или группы видов, произрастающих в разных лесорастительных условиях таёжной зоны (рис. 1). Масса растений напочвенного покрова в двух типах еловых фитоценозов Приполярного Урала составила 512–960 г/м², а запас углерода – 223–393 гС/м² (табл. 2). В ельниках северной тайги Республики Коми эти показатели соответствуют 1200–1318 г/м² и 552–643 гС/м², в средней тайге – 203–215 г/м² и 127–195 гС/м² [13, 19] (табл. 3).

Полученные нами значения фитомассы близки к результатам исследований северотаёжных ельников в северных районах Республики Коми, но выше, чем в ельниках

предгорий Хибин (Кольский полуостров), полученными ранее другими авторами и представленные в сводке данных [20].

Запас органического вещества в живом напочвенном покрове исследованного нами березняка долгомошного составил 555 г/м², что несколько ниже результатов, полученных ранее для других типов берёзовых лесов средней тайги РК [14], но близко к данным исследований берёзовых фитоценозов в Финляндии и Швеции [8, 21].

Наши исследования показали, что в ельнике сфагновом в растениях напочвенного покрова накапливается углерода больше, чем в ельнике чернично-зеленомошном (табл. 2). Более 50% углерода аккумулируется в надземной части растений, что было отмечено ранее и для других лесных предгорных биогеоценозов на Севере [18]. В подземных органах кустарничков накапливается в 2–3 раза меньше углерода, чем в надземных. Более половины углерода подземной фитомассы живого напочвенного покрова принадлежит корням трав.

Растения напочвенного покрова исследованных фитоценозов Приполярного Урала ежегодно накапливают от 245,3 до 371,8 г/(м²·год) органического вещества, в том числе углерода от 106,6 до 153,5 г/(гС/(м²·год)) (табл. 3). Значительная его часть (72–77%) представлена в приросте надземной массы растений. Основная роль (более 50%) в аккумуляции углерода надземной фитомассы напочвенного покрова в ельнике чернично-зелёно-

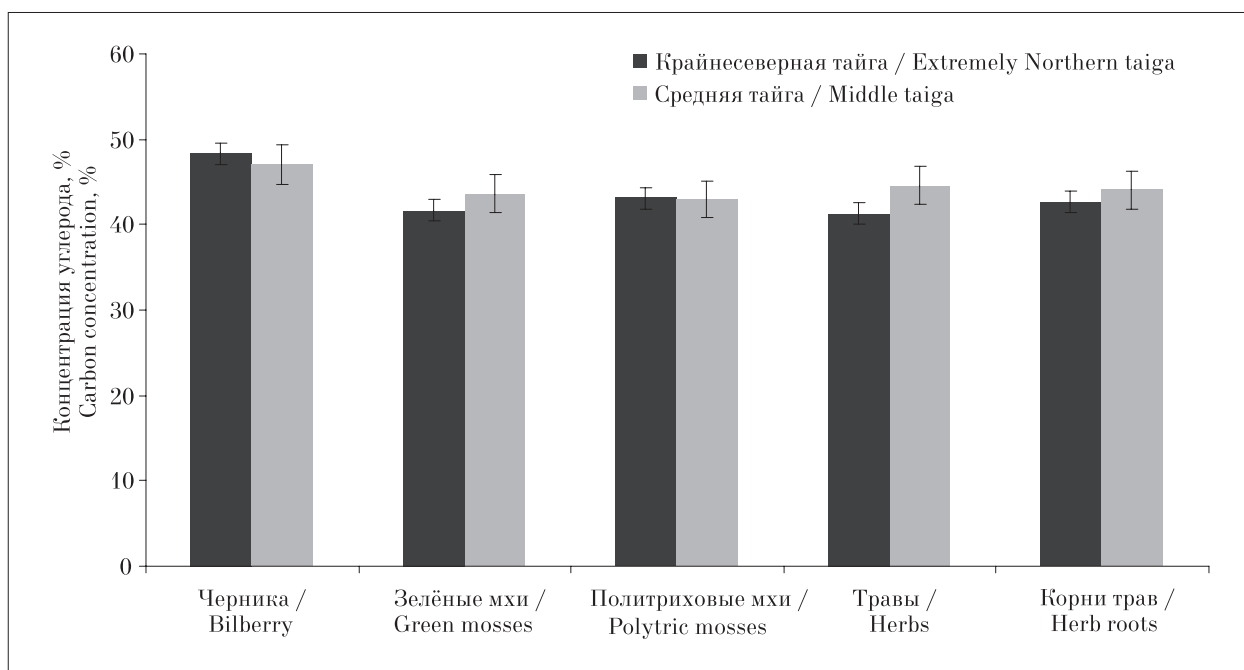


Рис. 1. Концентрация углерода (%) в растениях напочвенного покрова еловых фитоценозов крайнесеверной (наши данные) и средней тайги [13]
Fig. 1. The carbon concentration (%) in plants, ground vegetation of spruce phytocenoses of extremely Northern (our data) and Middle taiga [13]

Таблица 2 / Table 2

Запас органического вещества и углерода в растениях напочвенного покрова исследованных лесных фитоценозов
 The stock of organic matter and carbon in the ground vegetation of the investigated forest phytocenoses

Компонент фитомассы / Phytomass component	Ельник чернично-зеленомошный / Bilberry green moss spruce forest		Ельник сфагновый / Sphagnum spruce forest		Березняк долгомошный / Polytrich birch forests	
	г/м ² / g/m ²	гС/м ² / gC/m ²	г/м ² / g/m ²	гС/м ² / gC/m ²	г/м ² / g/m ²	гС/м ² / gC/m ²
Надземная часть фитомассы / Aboveground part of the phytomass						
Кустарнички / Shrubs	65,4±4,6	31,1±2,2	102,5±7,2	48,6±6,8	14,7±1,5	8,1±0,9
Травы / Herbs	126,5±3,8	54,0±1,6	141,0±6,6	60,0±2,8	168,9±5,4	68,3±2,2
Травяно-кустарничковый ярус (всего) / Herbs and shrubs layer (total)	191,9±9,2	85,0±4,1	243,5±10,2	108,6±45,6	183,6±8,5	76,4±3,5
Мхи / Mosses	144,7±11,1	62,2±4,8	340,6±30,3	139,5±12,4	165,9±12,8	69,3±5,3
Всего / Total	336,6±16,8	147,2±7,4	584,1±24,5	248,0±10,4	349,5±17,5	145,7±7,3
Подземная часть фитомассы* / Underground part of the phytomass*						
Кустарнички / Shrubs	41,6±2,1	19,1±0,9	38,6±5,4	17,8±2,5	44,3±3,8	20,4±1,8
Травы / Herbs	133,5±5,7	56,9±2,5	297,9±56,6	126,9±24,1	160,7±7,9	68,5±3,4
Травяно-кустарничковый ярус (всего) / Herbs and shrubs layer (total)	175,1±8,8	76,0±2,8	336,5±53,8	144,7±23,2	205,0±9,4	88,8±3,2
Очес мхов / Mosses	64,3±6,5	27,2±2,6	39,6±3,2	16,1±2,9	56,5±6,8	24,4±2,9
Всего / Total	239,4±9,6	103,2±3,9	376,1±67,8	160,7±25,7	261,5±12,1	113,2±4,1
Итого**	511,7	223,2	920,6	392,7	554,5	234,5

Примечание / Note: «*» – подземная часть фитомассы определена только для подстилочного горизонта / Underground part of phytomass determined only for litter horizon; «**» – Рассчитано без учёта очёса мхов, согласно методике [16] / Calculated without taking into account the moss count, according to the procedure [16].

Таблица 3 / Table 3

Запас органического вещества и углерода в приросте исследованных фитоценозов Приполярного Урала, г/(м² · год), гС/(м² · год)
The stock of organic matter and carbon in the annual growth of the investigated phytocenoses of the Subpolar Urals, g/(m² · year), gC/(m² · year)

Компонент фитомассы/ Phytomass component	Ельник чернично-зеленомошный Green moss spruce forest		Ельник сфагновый Sphagnum spruce forest		Березняк долгомошный Polytric birch forest	
	г/(м ² · год) / g/(m ² · year)	гС/(м ² · год) / gC/(m ² · year)	г/(м ² · год) / g/(m ² · year)	гС/(м ² · год) / gC/(m ² · year)	г/(м ² · год) / g/(m ² · year)	гС/(м ² · год) / gC/(m ² · year)
Надземная часть фитомассы/ Aboveground part of the phytomass						
Кустарнички / Shrubs	31,9±2,2	10,9±0,8	24,7±3,5	7,8±1,1	5,5±0,6	2,4±0,3
Травы / Herbs	117,2±3,5	54,0±1,6	132,7±6,2	60,0±2,8	161,8±5,2	68,3±2,2
Травяно-кустарничковый ярус (всего) / Herbs-shrubs layer (total)	149,1±7,2	64,8±3,1	157,4±6,6	67,8±2,9	167,2±7,7	70,7±3,3
Мхи / Mosses	33,3±2,6	14,2±1,1	103,8±9,2	42,3±3,8	48,3±3,7	20,1±1,6
Всего / Total	182,4±8,9	79,1±3,9	261,2±13,2	110,1±5,5	215,5±10,9	90,7±4,4
Подземная часть фитомассы*/ Underground part of the biomass*						
Кустарнички / Shrubs	22,9±1,1	10,5±0,5	12,9±1,8	5,3±0,7	14,8±1,3	6,8±0,6
Травы / Herbs	40,0±1,7	17,1±0,7	89,4±17,0	38,1±7,2	53,0±2,6	20,5±1,1
Травяно-кустарничковый ярус (всего) / Herbs-shrubs layer (total)	62,9±2,3	27,6±1,1	110,6±17,7	43,4±6,9	67,8±2,5	27,3±3,3
Всего / Total	245,3	106,6	371,8	153,5	283,3	118,1

Примечание / Note: «*» – подземная часть фитомассы определена только для подстилочного горизонта / Underground part of phytomass determined only for litter horizon.

Таблица 4 / Table 4

Запас органического вещества и углерода в опаде исследованных фитоценозов Приполярного Урала
The stock of organic matter and carbon in litter of investigated phytocenoses in the Subpolar Urals

Компонент фитомассы Phytomass component	Ельник чернично-зеленомошный Bilberry green moss spruce forest		Ельник сфагновый Sphagnum spruce forest		Березняк долгомошный Polytric birch forest	
	г/(м ² · год) / g/(m ² · year)	гС/(м ² · год) / gC/(m ² · year)	г/(м ² · год) / g/(m ² · year)	гС/(м ² · год) / gC/(m ² · year)	г/(м ² · год) / g/(m ² · year)	гС/(м ² · год) / gC/(m ² · year)
Надземная часть фитомассы/ Aboveground part of the phytomass						
Кустарнички / Shrubs	24,1±1,7	7,2±0,5	17,7±2,5	4,6±0,6	4,2±0,5	1,8±0,2
Травы / Herbs	117,2±3,5	54,0±1,6	132,7±6,3	60,0±2,8	161,8±5,2	68,3±2,2
Травяно-кустарничковый ярус (всего) / Herbs-shrubs layer (total)	141,3±6,8	61,1±2,9	150,5±6,3	64,6±2,7	165,9±7,6	70,1±3,2
Мхи / Mosses	23,3±1,8	10,0±0,8	72,6±6,5	29,6±2,6	33,8±2,6	14,0±1,1
Всего / Total	164,6±8,2	71,1±3,6	223,1±11,2	94,2±4,0	199,7±9,2	84,1±3,9
Подземная часть фитомассы*/ Underground part of the biomass*						
Кустарнички / Shrubs	20,6±1,1	9,4±0,5	11,6±1,6	4,8±0,7	13,3±1,2	6,1±0,5
Травы / Herbs	36,0±1,6	15,3±0,7	80,4±15,3	34,3±6,5	47,7±2,4	18,5±1,0
ТКЯ (всего) Herb-shrub layer (total)	56,6±2,1	24,8±0,9	92,0±14,7	39,0±6,2	61,0±2,2	24,6±0,9
Всего / Total	221,2	95,9	315,1	133,2	260,7	108,7

Примечание / Note: «*» – подземная часть фитомассы определена только для подстилочного горизонта / Underground part of phytomass determined only for litter horizon.

Таблица 5 / Table 5

Аккумуляция углерода в фитомассе и годичной продукции растений напочвенного покрова исследованных фитоценозах / The accumulation of carbon in the phytomass and annual production of ground cover in the investigated phytocenoses

Тип леса / Forest type	Фитомасса Phytomass		Прирост фитомассы Increment of phytomass		Процент в приросте фитомассы Percentage in increment of phytomass	
	г/м ² g/m ²	гС/м ² gC/m ²	г/(м ² ·год) g/(m ² ·year)	гС/(м ² ·год) gC/(m ² ·year)	органическое вещество / organic matter	углерод / carbon
Надземная часть фитомассы / Aboveground part of the phytomass						
Ельничек чернично-зеленомошный / Bilberry green moss spruce forest	336,6±16,8	147,2±7,4	182,4±8,9	79,1±3,9	54,2	53,7
Ельничек сфагновый / Sphagnum spruce forest	584,1±24,5	248,0±10,4	261,2±13,2	110,1±5,5	44,7	44,4
Березняк долгомошный / Polytric birch forest	349,5±17,5	145,7±7,3	215,5±10,9	90,7±4,4	61,7	62,3
Подземная часть фитомассы* / Underground part of the phytomass*						
Ельничек чернично-зеленомошный / Bilberry green moss spruce forest	175,1±8,8	76,0±2,8	62,9±2,3	27,6±1,1	35,9	36,3
Ельничек сфагновый / Sphagnum spruce forest	336,5±53,8	144,7±23,2	110,6±17,7	43,4±6,9	32,9	30,0
Березняк долгомошный / Polytric birch foest	205,0±9,43	88,8±3,2	67,8±2,5	27,3±3,3	33,1	30,8
Всего / Total						
Ельничек чернично-зеленомошный / Greenmoss spruce forest	511,7	223,2	245,3	106,6	47,9	47,8
Ельничек сфагновый / Sphagnum spruce forest	920,6	392,7	371,8	153,5	40,4	39,1
Березняк долгомошный / Polytric birch foest	554,5	234,5	283,3	118,1	51,1	50,4

Примечание / Note: «*» – Подземная часть фитомассы определена только для подстилочного горизонта горизонта / Under-ground part of phytomass determined only for litter horizon.

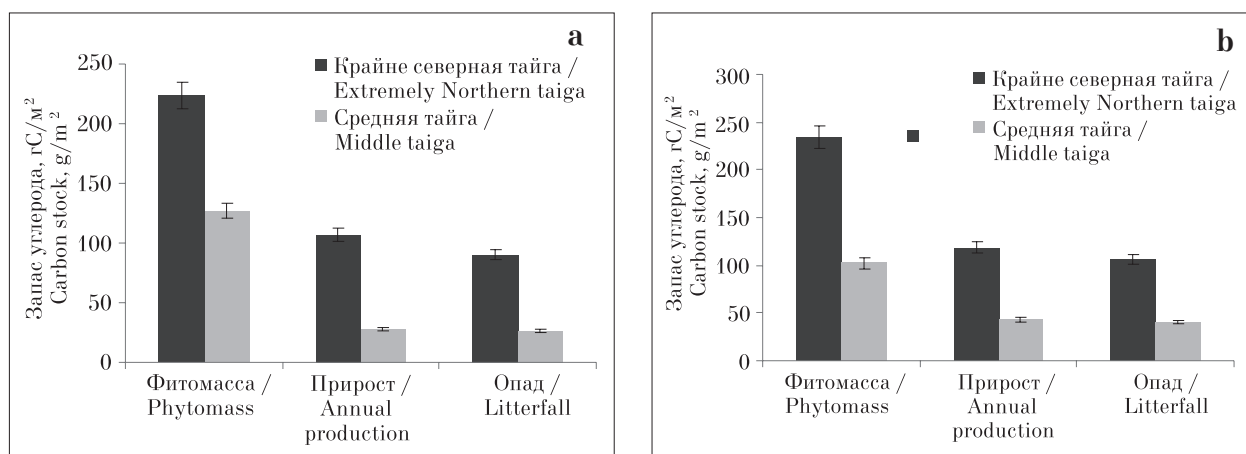


Рис. 2. Запас углерода (гС/м²) в напочвенном покрове еловых (а) и берёзовых (б) фитоценозов Республики Коми. Использованы данные для ельника черничного свежего средней тайги [13] и для лиственно-хвойного насаждения разнотравно-черничного типа средней тайги [14].
 Рис. 2. The carbon stock in ground cover of spruce (a) and birch phytocenoses (b) in Komi Republic, gC/m². The data of K. S. Bobkova, V. V. Tuzhilkina for bilberry spruce forest in middle taiga [13] and data of T. A. Pristova for mixed deciduous-coniferous herb-bilberry forest in middle taiga [15] were used.

мошном и березняке долгомошном принадлежит травам.

Доля подземной фитомассы в общем годовичном приросте углерода напочвенного покрова составляет менее 30%. Содержание углерода в приросте подземных органов растений в исследованных фитоценозах меняется в пределах 27,3–43,4 гС/(м² год) (табл. 3). Основная доля углерода в приросте подземной части фитомассы, так же как и надземной, принадлежит травам.

Согласно нашим расчётам, ежегодно с надземным опадом растений напочвенного покрова на поверхность почвы в исследованных нами насаждениях поступает от 71,1 до 94,2 гС/м², максимальное количество – в ельнике сфагновом, минимальное – в ельнике чернично-зеленомошном (табл. 4). Большая часть углерода (от 51 до 80%) надземного опада растений принадлежит травам. В целом, опад содержит 86–95% углерода текущего прироста фитомассы. Следовательно, в ельниках и березняках Приполярного Урала, ежегодно значительная часть углерода растений напочвенного покрова активно включается в деструкционное звено круговорота углерода и формирование лесной подстилки. В результате запас органического вещества и углерода в истинном приросте растений напочвенного покрова еловых фитоценозов составляет 24,1–56,7 г/м² и 10,7–20,3 гС/м², в березняке – 22,6 г/м² и 9,4 гС/м² в год соответственно.

Годичная продукция подземной фитомассы во всех трёх типах леса оказалась ниже, чем надземной. Доля годичной продукции органического вещества надземной фитомассы составила от 44,7 до 61,7%, подземной – от 32,9 до 35,9% общей массе растений напочвенного покрова (табл. 5). Аккумуляция углерода в годичной продукции надземной фитомассы напочвенного покрова составила 44,4–62,3%, подземной – 30,8–36,3% общих его запасов. В лесных фитоценозах Приполярного Урала запасы углерода в фитомассе, приросте и опаде растений напочвенного покрова выше, чем в средней тайге (рис. 2). Это может быть связано с тем, что в ельниках крайне северной тайги снижается средообразующая функция ели, образующей низкопродуктивные древостои [22].

Выводы

В лесных фитоценозах предгорий Приполярного Урала в растениях напочвенного покрова накапливается 512–960 г/м² органического вещества, в том числе углерода

250–409 гС/м². В надземной части растений сосредоточено более 60% углерода фитомассы.

Ежегодная аккумуляция углерода в годовичном приросте надземных органах растений напочвенного покрова составляет 44–62%, подземной – 31–36% от общего запаса углерода в фитомассе. Наиболее интенсивно углерод аккумулируется в живом напочвенном покрове ельника чернично-зеленомошного и березняка долгомошного.

Значительная часть углерода (86–95%) годовичного прироста растений живого напочвенного покрова возвращается с опадом в почву. В истинном приросте растений в ельниках накапливается углерода 11–20 гС/м², в березняке – 9 гС/м². Ведущая роль в углеродном обмене между растениями и почвой принадлежит травам.

Литература

1. Milakovsky B., Frey B., James T. Carbon dynamics in the boreal forest // *Managing forest carbon in a changing climate*. 2012. P. 109–135.
2. Vedrova E.F. Biogeneous carbon fluxes in the boreal forest of central Siberia // *Biology bulletin*. 2011. V. 38. No. 1. P. 65–76.
3. Nabuurs G.J., Thürig E., Heidema N., Armolaitis K., Biber P., Cienciala E., Kaufmann E., Maäkipää R., Nilsson P., Petritsch R., Pristova T., Rock J., Schelhaas M.J., Sievanen R., Somogyi Z., Vallet P. Hotspots of the European forests carbon cycle // *Forest Ecology and Management*. 2008. No. 256. P. 194–200.
4. Komarov A., Shanin V., Manov A., Kuznetsov M., Osipov A., Bobkova K. Modeling the dynamics of natural forest ecosystems in the northeast of European Russia under climate change and forest fires // *Ecoscience*. V. 21. No. 3–4. P. 253–264.
5. Isaev A., Korovin G., Zamolodchikov D., Utkin A., Pryaznikov A. Carbon stock and deposition in phytomass of the Russian forests // *Water, Air and Soil Pollution*. 1995. V. 82. No. 1–2. P. 247–256.
6. Olson J.S., Watts J.A., Alison L.S. Carbon in live vegetation of major world ecosystema. Oak Ridge. 1983. 164 p.
7. Havas P., Kubin E. Structure, growth and organic matter content in the vegetation cover of an old spruce forest in Northern Finland // *Ann. Bot. Fennici*. 1983. V. 20. P. 115–149.
8. Mälknen E. Annual primary production and nutrient cycle in a birch stand // *Communications Instituti Forestalis Fenniae*. Helsinki. 1977. V. 91. No. 5. P. 1–35.
9. Прокушкин С.Г., Абаимов А.П., Прокушкин А.С., Мясягина О.В. Биомасса напочвенного покрова и подлеска в лиственничных лесах криолитозоны Средней Сибири // *Сибирский экологический журнал*. 2006. № 2. С. 131–139.
10. Запрудина М.В. Фитомасса травяно-кустарничкового и мохового ярусов темнохвойных высокоствольных лесов Печоро-Ильчского заповедника // *Известия Самарского научного центра РАН*. 2010. Т. 12. № 1 (3). С. 876–879.
11. Pristova T.A. Characteristic ground vegetation of deciduous ecosystems after felling of forest (in the middle

taiga of the Komi Republic) // The scientific heritage. No. 7. 2016. P. 29–33.

12. Бобкова К.С., Тужилкина В.В. Содержание углерода и калорийность органического вещества в лесных экосистемах Севера // Экология. 2001. № 1. С. 69–71.

13. Бобкова К.С., Тужилкина В.В. Углеродный цикл в еловых экосистемах // Коренные еловые леса Севера: био-разнообразие, структура, функции. СПб.: Наука. 2006. 337 с.

14. Пристова Т.А. Компоненты углеродного цикла в лиственно-хвойном насаждении средней тайги // Лесоведение. 2010. № 6. С. 12–19.

15. Solomina O., Ivanov M., Bradwell T. Lichenometric studies on moraines in the Polar Urals // Geografiska Annaler: Series A. Physical Geography. 2010. V. 92. No. 1. P. 81–99.

16. Родин Л.Е., Ремезов Н.В., Базилевич Н.И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука. 1968. 143 с.

17. Пристова Т.А. Содержание углерода в компонентах органической массы лиственно-хвойного насаждения средней тайги // Актуальные проблемы биологии и экологии: Тезисы докладов I (XIV) Всероссийской молодежной научной конференции. Сыктывкар, 2007. С. 214–216.

18. Ушакова Г.И., Шмакова Н.Ю., Королева Н.Е. Влияние видового состава и структуры фитомассы растительных сообществ на накопление углерода в горных и предгорных биogeоценозах Хибин // Бюллетень МОИП. Отделение биологии. 2004. Т. 109. № 2. С. 57–65.

19. Kuznetsov M.A., Bobkova K.S. Organic carbon fluxes in the system soil-phytocenosis of bilberry-sphagnum spruce forest in the middle taiga zone of the Komi Republic // Russian Journal of Ecology. 2014. V. 45. No. 5. P. 338–344.

20. Усольцев В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН. 2011. 573 с.

21. Nihlgard B. Plant biomass, primary production and distribution of chemical elements in a beech and planted spruce forest in South Sweden // Oikos. 1972. V. 23. No. 1. P. 69–81.

22. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность лесов // Леса Республики Коми. М.: Дизайн. Информация. Картография. 1999. С. 40–45.

References

1. Milakovskiy B., Frey B., James T. Carbon dynamics in the boreal forest // Managing forest carbon in a changing climate. 2012. P. 109–135.

2. Vedrova E.F. Biogeneous carbon fluxes in the boreal forest of central Siberia // Biology bulletin. 2011. V. 38. No. 1. P. 65–76.

3. Nabuurs G.J., Thürig E., Heidema N., Armolaitis K., Biber P., Cienciala E., Kaufmann E., Maäkipää R., Nilson P., Petritsch R., Pristova T., Rock J., Schelhaas M.J., Sievanen R., Somogyil Z., Vallet P. Hotspots of the European forests carbon cycle // Forest Ecology and Management. 2008. No. 256. P. 194–200.

4. Komarov A., Shanin V., Manov A., Kuznetsov M., Osipov A., Bobkova K. Modeling the dynamics of natural forest ecosystems in the northeast of European Russia under climate change and forest fires // Ecoscience. V. 21. No. 3–4. P. 253–264.

5. Isaev A., Korovin G., Zamolodchikov D., Utkin A., Pryaznikov A. Carbon stock and deposition in phytomass of the Russian forests // Water, Air and Soil Pollution. 1995. V. 82. No. 1–2. P. 247–256.

6. Olson J.S., Watts J.A., Alison L.S. Carbon in live vegetation of major world ecosystema. Oak Ridge. 1983. 164 p.

7. Havas P., Kubin E. Structure, growth and organic matter content in the vegetation cover of an old spruce forest in Northern Finland // Ann. Bot. Fennici. 1983. V. 20. P. 115–149.

8. Mälknen E. Annual primary production and nutrient cycle in a birch stand // Communications Instituti Forestalis Fenniae. Helsinki. 1977. V. 91. No. 5. P. 1–35.

9. Prokushkin S.G., Abaimov A.P., Prokushkin A.S., Masyagina O.V. Biomass of ground cover and undergrowth in larch forests of the cryolithozone of Central Siberia // Sibirskij ehkologicheskij zhurnal. 2006. No. 2. P. 131–139 (in Russian).

10. Zaprudina M.V. Phytomass of grass-shrub and moss tiers of coniferous tall grass forests of the Pechoro-Ilychsky Reserve // Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. 2010. V. 12. No. 1 (3). P. 876–879 (in Russian).

11. Pristova T.A. Characteristic ground vegetation of deciduous ecosystems after felling of forest (in the middle taiga of the Komi republic) // The scientific heritage. 2016. No. 7. P. 29–33.

12. Bobkova K.S., Tuzhilkina V.V. The carbon content and caloric content of organic matter in the forest ecosystems of the North // Ekologiya. 2001. No. 1. P. 69–71 (in Russian).

13. Bobkova K.S., Tuzhilkina V.V. Carbon cycle in spruce ecosystems // Indigenous spruce forests of the North: biodiversity, structure, functions. SPb.: Nauka. 2006. 337 p. (in Russian).

14. Pristova T.A. Components of the carbon cycle in the deciduous-coniferous forest of the middle taiga // Lesovedenie. 2010. No. 6. P. 12–19 (in Russian).

15. Solomina O., Ivanov M., Bradwell T. Lichenometric studies on moraines in the Polar Urals // Geografiska Annaler: Series A. Physical Geography. 2010. V. 92. No. 1. P. 81–99.

16. Rodin L.Y., Remezov N.V., Bazilevich N.I. Methodical instructions to the study of dynamics and biological cycles in phytocenoses. Leningrad: Nauka, 1968. 143 p. (in Russian).

17. Pristova T.A. The carbon content in the components of the organic mass of the deciduous-coniferous forest of the middle taiga // Actual problems of biology and ecology: Tezisy dokladov I (XIV) Vserossiyskoy molodezhnoy nauchnoy konferentsii. Syktyvkar, 2007. P. 214–216 (in Russian).

18. Ushakova G.I., Shmakova N.Y., Koroleva N.E. Influence of species composition and phytomass structure of plant communities on carbon accumulation in the mountain and foothill biogeocenoses of Khibin // Byulleten MOIP. Otdelenie biologii. 2004. V. 109. No. 2. P. 57–65 (in Russian).

19. Kuznetsov M.A., Bobkova K.S. Flows of organic carbon in the soil-phytocenosis system of spruce and sphagnum middle taiga in the Komi Republic // Ecologia. 2014. No. 5. P. 338–345 (in Russian).

20. Usoltsev V.A. Phytomass and primary production of Eurasian forests. Ekaterinburg: UrO RAN. 2011. 573 p. (in Russian).

21. Nihlgard B. Plant biomass, primary production and distribution of chemical elements in a beech and planted spruce forest in South Sweden // Oikos. 1972. V. 23. No. 1. P. 69–81.

22. Bobkova K.S. Biological productivity of forests / Forests of the Komi Republic. Moskva: Dizayn. Informaciya. Kartografiya. 1999. P. 40–45 (in Russian).