

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр
Сибирского отделения Российской академии наук» (ФИЦ КНЦ СО РАН)

На правах рукописи



Арясов Владимир Евгеньевич

**ФОРМИРОВАНИЕ СОСНОВЫХ МОЛОДНЯКОВ НА БЫВШИХ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ УГОДЬЯХ В КРАСНОЯРСКОЙ
ЛЕСОСТЕПИ**

4.1.6 — Лесоведение, лесоводство, лесные культуры, агролесомелиорация,
озеленение, лесная пирология и таксация

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор,
А.А. Онучин

Красноярск - 2026

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	8
1.1 Сосна обыкновенная.....	8
1.2 Особенности роста и продуктивности сосновых молодняков.....	16
1.3 Фотосинтез как основа формирования фитомассы и секвестрации углерода.....	23
ГЛАВА 2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ ...	31
2.1 Географические условия.....	31
2.2 Почва.....	35
2.3 Растительность.....	40
2.4 Гидрография и гидрологические условия.....	44
2.5 Климат.....	45
ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	48
3.1 Объекты исследования.....	48
3.2. Методы исследования.....	51
3.2.1 Таксация и оценка фитомассы.....	51
3.2.2 Флуоресценция хлорофилла.....	58
ГЛАВА 4. ДИНАМИКА РОСТА И ФОРМИРОВАНИЯ ФИТОМАССЫ...	63
4.1 Динамика густоты и оценка прироста древесины.....	63
4.2 Оценка прироста основных компонентов фитомассы.....	67
ГЛАВА 5. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРОДУКТИВНОСТИ.....	79
5.1 Ранневесенний период.....	81
5.2 Период вегетации.....	83

ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ДЕПОНИРОВАНИЯ УГЛЕРОДА ФИТОМАССОЙ МОЛОДНЯКОВ	88
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	101
ВЫВОДЫ.....	104
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	106

ВВЕДЕНИЕ

Социально-экономические реформы девяностых годов привели к сокращению сельскохозяйственных угодий, что способствовало их зарастанию древесно-кустарниковой растительностью. Формирующиеся лесные ценозы при должном управлении способны эффективно выполнять множество экосистемных услуг, включая депонирование диоксида углерода, а также в перспективе служить источниками качественной древесины. Важно отметить, что качество и количество предоставляемых услуг зависят не только от почвенных и климатических условий, но и от их лесоводственно-таксационных показателей, в том числе густоты древостоя. Однако влияние густоты древостоев на специфику прироста различных фракций фитомассы остается мало изученным.

Актуальность выявления закономерностей формирования разнугустотных сосновых молодняков обусловлена как теоретической значимостью познания специфики прироста различных фракций фитомассы, так и практической потребностью в обосновании лесохозяйственных мероприятий, направленных на выращивание целевых древостоев, что является жизненно важной задачей в рамках модели интенсивного использования и воспроизводства лесов.

Цель:

Выявить особенности формирования фитомассы сосновых молодняков различной густоты на бывших сельскохозяйственных угодьях.

Задачи:

1. Определить величину и исследовать возрастную динамику годичной продукции основных компонентов фитомассы (хвоя, ветви, древесина стволов, корни) и связанного с ней депонирования углерода в сосновых молодняках различной начальной густоты.

2. Оценить влияние конкурентных отношений и рубок ухода на формирование фитомассы и эффективность работы фотосинтетического аппарата сосновых молодняков.

Положения, выносимые на защиту:

1. Густота древостоев определяет не только величину общей фитомассы, но и обуславливает специфику перераспределения прироста между ее отдельными фракциями.

2. Различия в динамике прироста древесины и хвои в древостоях разной густоты обусловлены адаптивной реакцией деревьев на изменение конкурентных отношений и напрямую связаны с эффективностью работы ассимиляционного аппарата.

3. Эффективность работы ассимиляционного аппарата находится в обратной зависимости от плотности древостоя: снижение густоты приводит к усилению фотосинтеза, что компенсирует меньший годичный прирост хвои.

Научная новизна работы заключается в выявлении специфики прироста различных фракций фитомассы, которая является реакцией на различие лесорастительных условий определяемых густотой насаждений и влияющих на эффективность работы ассимиляционного аппарата. Результаты исследований могут служить теоретической основой ведения лесного хозяйства на принципах прецизионного лесоводства в рамках модели интенсивного использования и воспроизводства лесов.

Практическая значимость:

Результаты исследования могут быть использованы для разработки рекомендаций по выращиванию высокопродуктивных сосновых древостоев в лесостепной зоне Средней Сибири.

Ценность научной работы заключается в получении новых знаний о специфике формирования сосновых молодняков, необходимых для количественной оценки прироста различных фракций фитомассы. Полученные данные позволят повысить точность учета депонирования CO₂ сосновыми насаждениями при реализации лесоклиматических проектов.

Достоверность результатов исследования обеспечивается репрезентативным объемом материала, использованием современного

высокоточного оборудования, стандартными методами сбора и обработки данных, а также статистическим анализом полученных результатов.

Личное участие автора. В период с 2019 по 2025 гг. автором самостоятельно осуществлены: сбор и обработка полевого материала, проведение лабораторных анализов, математическая обработка и интерпретация полученных данных. Архивные данные полученные ранее 2019 года подвергались анализу автором лично.

Апробация работы. Материалы работы докладывались на Междисциплинарной конференции молодых учёных ФИЦ КНЦ СО РАН (КМУ-XXIV) (Красноярск, 2021); Междисциплинарной конференции молодых учёных ФИЦ КНЦ СО РАН (КМУ-XXVI) (Красноярск, 2023); IV Всероссийской отчетной конференции магистрантов, аспирантов и молодых учёных-грантодержателей Красноярского краевого фонда науки и II Съезде советов молодых учёных и специалистов Енисейской Сибири (Красноярск, 2023); XV Сибирском совещании и школе молодых ученых по климато-экологическому мониторингу (всероссийская конференция с международным участием) (Томск, 2023); Всероссийской научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых (с международным участием) (Красноярск, 2023); Междисциплинарной конференции молодых учёных ФИЦ КНЦ СО РАН (КМУ-XXVII) (Красноярск, 2024).

Публикации: По результатам исследований опубликовано 9 работ, из них, 3 – статьи в рецензированных журналах (2 из них рекомендованных ВАК), 6 – материалы конференций.

Благодарности.

Автор выражает благодарность научному руководителю д.б.н., проф. А.А. Онучину за ценные советы, обсуждение и обобщение материала, а также всестороннюю поддержку на всех этапах работы. Автор очень признателен коллективу лаборатории экспериментальной и прикладной экологии за ценные советы и рекомендации.

Структура и объем работы.

Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения и выводов, списка литературы из 209 наименований, из которых 85 работ на иностранных языках. Текст работы изложен на 127 страницах, содержит 7 таблиц, 36 рисунков и 25 формул.

ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1 Сосна обыкновенная

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является русским национальным деревом, высотой до 40-45 метров и до 1 метра в диаметре. (Атрохин, 1988). По данным 2016 года самая высокая сосна находится в Эстонии и имеет высоту 46.6 м., а ее приблизительный возраст 214 лет. (RMK [Электронный ресурс]). Род *Pinus* занимает обширную территорию в Северном полушарии, охватывая в основном северную умеренную зону, особенно бореальный лесной пояс – тайгу (рисунок 1.1).

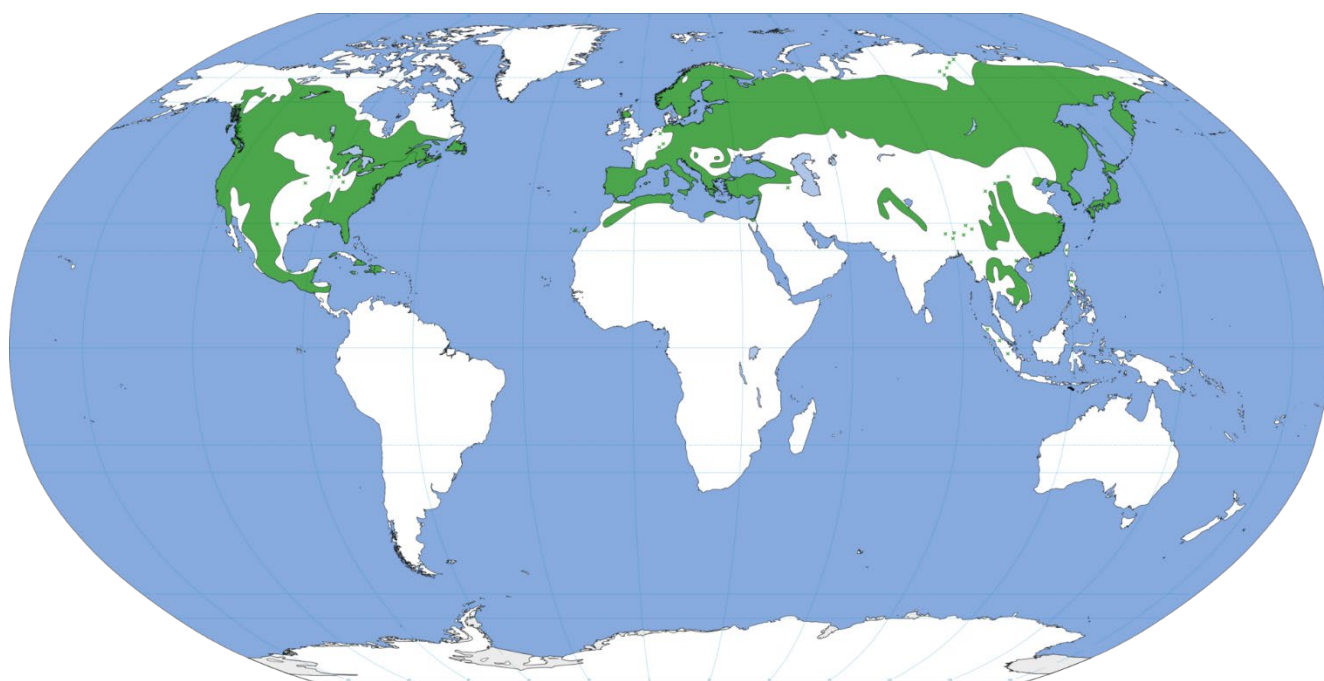


Рисунок 1.1 – ареал рода *Pinus*

В этой зоне сосны, а также виды других родов семейства *Pinaceae*, таких как *Abies*, *Picea* и *Larix*, являются наиболее часто встречающимися деревьями, которые, в зависимости от условий окружающей среды, в некоторых местах даже доминируют в естественной растительности. Несмотря на их обилие, разнообразие сосен в бореальной зоне ограничено (Giertych, 1991). Большинство видов обитает

в регионах, расположенных намного южнее, в районах, соединяющих умеренный и тропический зоны, с особым увеличением разнообразия в горах южной части Северной Америки, в Центральной Америке, а также на юго-востоке. Азия (Critchfield, 1966; Mirov, 1967; Little, 1969). В последнем районе находятся самые южные естественные насаждения рода *Pinus* (рисунок 1.1). *Pinus merkusii* Jungh et De Vriese пересекает экватор Суматры (Индонезия) и достигает 2° южной широты (Stein, 1978), тогда как *P. caribaea* Morelet достигает только 12° северной широты в Никарагуа (Центральная Америка) (Critchfield, 1966).

Сосна обыкновенная характеризуется очень обширным ареалом, (рисунок 1.2) наиболее обширным из всех видов рода *Pinus* и даже всего семейства *Pinaceae*.

Ареал сосны обыкновенной простирается в продольном направлении на расстояние около 14000 км. Самые западные проявления *P. sylvestris* расположены примерно на 8° з.д. в Испании, а самые восточные - на 141° в.д. на Дальнем Востоке России.

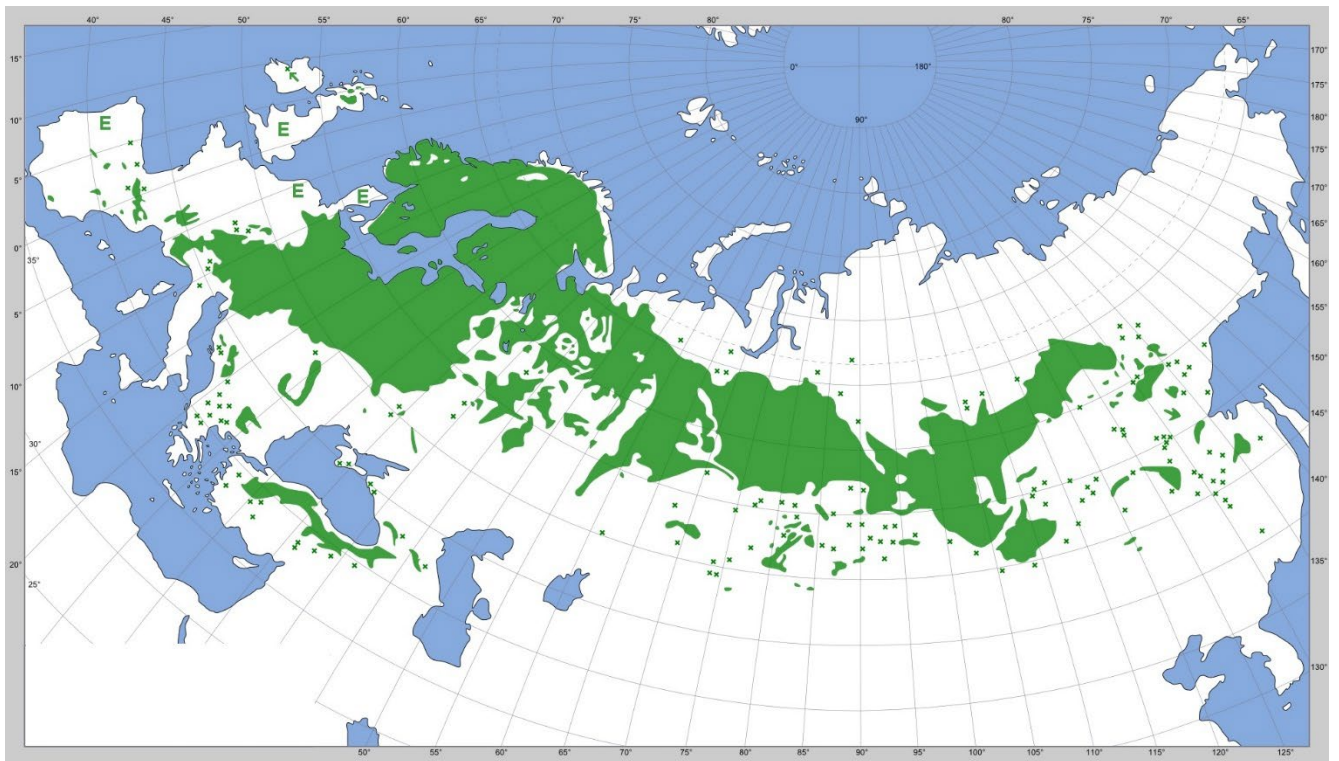


Рисунок 1.2 – ареал *P. sylvestris*

В направлении с севера на юг ареал сосны обыкновенной покрывает расстояние около 2700 км, причем самые северные проявления находятся на широте $70^{\circ} 20'$ в северной Скандинавии, а самые южные - примерно на 37° с.ш. в горах Сьерра-Невада в Испании. В Скандинавии и на Кольском полуострове *P. sylvestris* доходит до арктической границы леса (Hultén, 1950; Ареалы деревьев и кустарников СССР, 1977). Очертания северной границы ареала *P. sylvestris* во многом определяется климатическими условиями; где континентальность считается ограничивающим фактором, характеризующимся высокими температурными амплитудами и малым количеством осадков. Было замечено, что сосна обыкновенная не растет в крайне континентальных условиях, когда среднегодовая амплитуда температуры превышает 40°C , сумма температур вегетационного периода (выше 10°C) составляет менее 1200°C градус-дней. А среднегодовое количество осадков менее 300–350 мм. (Коропачинский, 1983). В северо-восточной Европе и на Западно-Сибирской низменности северная граница *P. sylvestris* иногда следует за южной границей зоны вечной мерзлоты (Ареалы деревьев и кустарников СССР, 1977). Считается также, что летняя изотерма 13°C является северной границей созревания семян сосны обыкновенной в Сибири (Шульгин, 1975). С другой стороны, южная граница ареала более точно определяется почвенными и влажными условиями, а также разрушительным воздействием человеческой деятельности с доисторических времен (Флора Казахстана, 9 т.; Ареалы деревьев и кустарников СССР, 1977). В регионах, где количество осадков очень мало и, как правило, не превышает 150–200 мм. в год (Dengler, 1944), вид приурочен к речным долинам и понижениям местности с относительно близким уровнем грунтовых вод (Флора Казахстана, 9 т.; Ареалы деревьев и кустарников СССР, 1977). На вершинах холмов сосна обыкновенная встречается только на участках с суглинистыми почвами с лучшей влагоемкостью, как, например, в степях Казахстана (Флора Казахстана, 9 т.; Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области, 1975). Поэтому очень неравномерное течение южной границы ареала в степной области также можно объяснить различиями в водном балансе почв. В горных регионах *P. sylvestris* не заходит так далеко на юг,

как некоторые другие виды семейства *Pinaceae*, но все самые южные природные проявления расположены на больших высотах. Эти популяции южной сосны обыкновенной изолированы от сплошного ареала (рисунок 1.2) и считаются реликтами, уцелевшими после ледникового периода.

Высотное распределение на больших высотах *P. sylvestris* часто является частью определенных лесных ассоциаций, разбросанных по бедным участкам, где конкуренция со стороны более требовательных пород деревьев невысока. Нередко вид имеет свой пояс с верхней и нижней границей, определяемый в основном климатическими условиями. Как правило, эта лесополоса достигает границы леса. Разрозненные одиночные деревья могут встречаться над линией леса в виде сильно деформированных, карликовых и даже распростертых экземпляров. Наибольшие высоты достигаются в горах недалеко от южной границы вида, на Кавказе. Здесь сосна обыкновенная образует более или менее тесные насаждения на высоте от 2500 до 2600 м. над уровнем моря, а единичные, карликовые или стелющиеся экземпляры встречаются даже на высотах 2700 м. (Гулисашвили, 1959). В Европе высотный максимум сосны обыкновенной достигается в Альпах на высоте 2400 м. Хорошо известно, что в менее обширных горных районах линия леса и верхние границы древесных пород, доходящих до границы леса, всегда ниже по сравнению с более обширными горными районами. Вероятно, это основная причина того, что сосна обыкновенная встречается на более низких высотах в горах к югу от Альп. В горах южных частей ареала сосна обыкновенная имеет также нижнюю высотную границу распространения, этот предел находится на самом юге, в Сьерра-Неваде в Испании, на высоте 1600 м. К северу нижняя граница постепенно опускается и достигает уровня моря в Западной Европе (Giertych 1991).

К почве сосна не требовательна, морозостойкая, сухолюбивая. Произрастает на бедных и сухих почвах в виде чистых насаждений, если условия являются более благоприятными для сторонних пород, то образуются смешанные леса (Горшенин и др., 1935).

В сомкнутых древостоях ствол прямой с высоко поднятой кроной. Кора на стволе меняет оттенок снизу вверх от красно бурого до оранжевого. В нижней части кора растрескивается, а выше отслаивается тонкими пластинками.

Хвоя располагается в пучках, по 2 штуки. Сами пучки расположены спирально на побегах. Хвоя сизо-зеленого цвета. Хвоинка имеет закругленную внешнюю сторону и плоскую внутреннюю. На плоской части расположено больше устьиц (Побединский, 1979). Хвоя внутри одной кроны может различаться до 3 см. по длине, тогда как длина хвои характерная для сосны, как для вида – от 2 до 8 см. (Правдин, 1964). Хвоя опадает со временем, в зависимости от региона время жизни хвои в среднем колеблется от 2 до 8 лет, но встречаются и экземпляры с продолжительностью жизни хвои в среднем и до 9 лет (Побединский, 1979).

Цветет сосна в мае-июне, в зависимости от региона, также от региона зависит и продолжительность, варьирующаяся от 7 до 10 дней. Мужские цветки обычно появляются на 2-3 дня раньше женских, а их пыльца может преодолеть расстояние в 1 км. В большинстве случаев и мужские и женские цветки развиваются на одном дереве, хотя бывают и исключения. Женские цветки развиваются на верхушках побегов этого года, выглядят они как маленькие шишечки. После опыления шишечки увеличиваются и зимуют. Поэтому созревают шишки уже в следующем году (Побединский, 1979). Внешне они имеют конусообразную форму, в длину они достигают от 2,5 до 7,6 см, а шириной до 2-3 см. По цвету выделяют в основном 3 группы: бежевые, коричневые, серые (Правдин, 1964). Шишки очень часто используют в народном хозяйстве, а самое ценное – это лекарственное сырье. Из сосновых шишек варят варенье, готовят настойки и бальзамы. Для этого собирают с мая по июнь маленькие зеленые шишки длиной не более 4 см. (Здоровье сердца [Электронный ресурс]).

Семена созревают только на второй год, после цветения, осенью. А раскрывается только в апреле – июне, в зависимости от региона. По форме семена яйцевидные, длиной от 3 до 4 см. Цветовая составляющая варьируется от черного до белого проходя оттенки коричневого, одна сторона матовая, другая блестящая. Имеет пленчатое желто-бурое крыло превосходящее в длину семя в 3-

4 раза. Крыло скрепляется с семенем с двух сторон, как щипцы, и довольно легко отпадает. Интересным фактом может быть то, что при большой градации цвета семени, внутри одного дерева цвет всегда постоянен, и не изменяется с течением времени, хотя внутри одной популяции окрас может быть кардинально разным. Масса семян изменяется в зависимости от региона, но не имеет широтной направленности, масса может варьироваться от 4 до 10 г у 1000 шт. Масса тесно связана с типами леса, чем производительнее тип - тем больше масса, также на повышение массы влияют мелиоративные работы. Всхожесть семян зависит от широты, так в северных регионах семена имеют толстую пленку, которая способствует долгие сохранности семян, в тоже время в южных регионах семена сохраняют всхожесть меньше (Побединский, 1979).

Спелые семена обычно сбрасываются со зрелых шишек ранней весной в сухую и ясную погоду, обычно в марте. Всхожесть семян может сохраняться на уровне 90% при правильном сборе и грамотном посеве. На грунтовую всхожесть сильно влияют погодные условия, в некоторых регионах посев оптимален в летний период, в других районах весной. После всхода сосна очень требовательна к свету, только в южных районах рост улучшается от затенения. Сосна является хорошей основой для прививки других хвойных деревьев, за счет высокого процента всхожести и быстрых темпов роста (Побединский, 1979).

Сосна светлюбивая порода, основной прирост по высоте в благоприятных условиях происходит в возрасте от 15 до 20 лет, при не благоприятных условиях от 25 до 30 лет. Ближе к 50 годам прирост по высоте у сосны постепенно затухает, до этого возраста прирост может достигать 1 м. Живет сосна в Сибири до 300 лет, хотя встречаются деревья, с возрастом свыше 500 лет.

Прирост по диаметру зависит от температуры и осадков в период вегетации. При похолодании резко снижается прирост, а во второй половине вегетационного периода рост диаметра может прекратиться в засушливый период (Харитонович, 1968).

При возобновлении сосны естественным путем необходимо наличие солнечного света для подроста, при вырастании темнохвойных деревьев до

возраста 60-80 лет подрост сосны начинает отпадать в возрасте 10-15 лет. При естественном возобновлении, или создании сосновых насаждений необходимо проводить осветление, для удаления быстрорастущих лиственных пород, которые приводят к гибели сосновых молодняков.

Сосна не слишком требовательна к влажности атмосферного воздуха, однако она имеет ряд отрицательных воздействий, так в засушливых степях характерно засыхание вершины в молодом возрасте, в тоже время боковые побеги могут взять на себя роль вершины, а при высокой влажности образуются грибы. Также сосна не слишком требовательна к почве, однако взрослые деревья могут слишком сильно доминировать в почве и не даст нормально развиваться подросту (Побединский, 1979).

На рост корней особое влияние оказывает температура почвы. Рост корней начинается при температуре от 5 до 6 °С, но еще при температуре от 8 до 9 °С не значительно сильно. В северных районах температура роста корней проникает только на глубину до 1 метра, а в южных регионах до 3-4 м. (Орлов, 1974).

Сосну используют в промышленных целях во многих сферах: начиная с самого очевидного — древесины — и заканчивая хвоей. Из смолистой, крепкой, легко обрабатываемой и долговечной древесины с древнейших времён строят дома и изготавливают мебель. С развитием технологий область применения древесины сосны расширилась: её стали использовать для изготовления опор линий электропередач, в машино- и судостроении, а также в качестве топлива. В прошлом большое количество сосновой древесины вывозилось за границу. В настоящее время сосна в основном используется в гидролизной промышленности, для производства фанеры и на целлюлозно-бумажных предприятиях.

Повреждённый ствол выделяет смолу (терпентин), она используется для создания «янтарных» украшений, а в промышленных целях — это производство канифоли и скипидара. Канифоль в свою очередь имеет огромные пути для использования, от производства красок, до натирания смычки музыкальных инструментов. Канифоль и скипидар также используются в медицине. Для

получения смолы не обязательно повреждать живое-растущее дерево, пни, оставшиеся после рубки, через 10-15 лет накапливают большое количество смолы.

Из семян можно произвести ценное иммерсионное масло, применяемое в микроскопах. А настой из хвои является инсектицидом против яблонной плодовой гнили, крыжовниковой и смородиновой огневки. Хвою и ветви используют в качестве корма для зимнего рациона животных. Отвары хвои и скипидар используются в ветеринарии. Из хвои получают ароматное масло, которое широко используют в парфюмерии для изготовления ароматизаторов. Из хвои, оставшейся после отгонки эфирного масла, изготавливают грубоволокнистую массу, используемую в качестве набивочного материала, а также для изготовления веревок, канатов и др. (Побединский, 1979).

Леса являются не только источником сырьевых продуктов, но они также являются источником биогенных летучих соединений, а их выбросы чувствительны к абиотическим и биотическим стрессам. Соединения, выбрасываемые в атмосферу из лесов, также играют важную роль в образовании вторичных аэрозолей и в контроле атмосферных процессов, таких как образование облаков (Kivimäenpää et al., 2020).

1.2 Особенности роста и продуктивности сосновых молодняков

Формирование лесных насаждений представляет собой сложный сукцессионный процесс, определяемый взаимодействием биотических (конкуренция, аллелопатия), абиотических (климат, почва, рельеф) и антропогенных факторов. На территориях без леса происходит образование стихийно растущего леса, имеющего разную начальную густоту. Различия в густоте вызывает ряд причин, например слабый или сильный семенной урожай, зарастание почвы травянистыми растениями, ее влажность и прочее. Для сосны обыкновенной, как светолюбивой пионерной породы, характерно массовое появление всходов на открытых пространствах (гари, вырубки, заброшенные земли), где густота может достигать экстремальных значений – от нескольких тысяч до десятков и даже сотен тысяч экземпляров на гектар. Такой избыток неизбежно запускает интенсивный процесс естественного самоизреживания (конкуренции), приводящий к значительному отпаду. К возрасту спелости густота сосновых древостоев снижается до 500-700 деревьев/га при среднем расстоянии между стволами 4-5 метров, хотя конечные показатели сильно варьируют в зависимости от бонитета условий местопроизрастания и истории насаждения (Рогозин, Разин, 2015; Kuuluvainen, 1994; Санникова и др., 2019; Усольцев, 2013).

Исторически управление лесами, особенно в зоне интенсивного лесопользования, балансировало между экономической целесообразностью заготовки древесины и необходимостью сохранения экологических функций лесов. Интенсивное лесное хозяйство, широко практикуемое в Западной и Северной Европе, Скандинавии и Северной Америке, сделало рубки ухода краеугольным камнем повышения продуктивности и качества древостоев. В этих регионах доля древесины, получаемой от рубок ухода, традиционно достигает 50-70% от общего объема заготовок (Bauhus et al., 2009; Nyland, 2016). Рубки ухода рассматриваются как инструмент не только экономической оптимизации, но и экологической

адаптации, например, для повышения устойчивости к ветровалу (Valinger, Fridman, 2011) или вредителям (Wermelinger, 2004).

Российская практика управления лесами, несмотря на богатую научную школу, заложенную трудами Г.Ф. Морозова (Морозов, 1949), долгое время характеризовалась значительным разрывом между декларируемыми принципами устойчивого лесоводства и реальным объемом лесохозяйственных мероприятий. С 1930-х годов рубки ухода были официально признаны важнейшим инструментом формирования высокопродуктивных насаждений. Однако их объемы в СССР оставались крайне низкими – менее 10% от общего объема лесозаготовок, что несопоставимо с европейскими показателями (Горшенин и др., 1935). Хотя к предвоенному периоду (1941 г.) объем рубок ухода в хвойных хозяйствах вырос примерно в 10 раз и составил около 4 млн м³ с площади 456 тыс. га (что составляло около 50% от объема проходных рубок) (Мотовилов, 1949), последующая Великая Отечественная война и послевоенное восстановление привели к резкому спаду лесохозяйственной активности. Несмотря на некоторый рост объемов рубок ухода в послевоенные десятилетия, хронический дефицит ресурсов и внимания к лесу привел к тому, что значительная часть молодняков (по оценкам до 60%) погибала из-за отсутствия своевременного ухода, что особенно критично для светолюбивых пород, таких как сосна (Редько, Редько, 2002). Период 1970-1980-х годов ознаменовался разработкой программ рубок ухода для различных типов леса, но на практике перерубы расчетных лесосек главного пользования оставались обычным явлением в ущерб уходу за молодняками. Либеральные реформы 1990-х годов, включая упразднение системы лесхозов и передачу части функций арендаторам, привели к глубокому системному кризису в лесном хозяйстве. К 2008 году рубки ухода в России проводились лишь на площади 379,3 тыс. га, причем на долю арендаторов приходилось лишь 22% этой площади. Ситуация продолжает ухудшаться: данные Лесного форума Гринпис указывают, что к 2014 году площади рубок ухода сократились в 6 раз по сравнению с площадями лесовосстановления, что ставит под угрозу эффективность последнего, особенно для сосны (Тихонов, 2020; Лесной форум Гринпис [Электронный ресурс]).

Рубки ухода, как ключевой элемент интенсивного лесопользования, требуют строго научного обоснования сроков, интенсивности и методов проведения. Их проведение включает этапы:

Подготовительный: Инвентаризация насаждения (состав, густота, происхождение, бонитет), оценка санитарного состояния, целеполагание.

Операционный: Маркировка деревьев, подлежащих рубке (ослабленные, угнетенные, избыточные с точки зрения целевой густоты), выбор технологии рубки и трелевки.

Послерубочный: Удаление порубочных остатков (для снижения пожарной опасности и риска размножения вредителей), мониторинг состояния насаждения и процессов восстановления.

Для сосновых молодняков первый прием рубок ухода (осветление, реже прочистка) рекомендуется проводить в возрасте 10-20 лет, когда конкуренция становится критической (Атрохин, 1985). Исследования показывают, что умеренная интенсивность изреживания (удаление 15-30% запаса или 20-40% деревьев) в сосняках способствует:

Увеличению текущего прироста сохранившихся деревьев по диаметру на 10-25% (Brockley, 2005; Терехов и др., 2009; Карпечко, 2009); Улучшению формы стволов и развития крон; Активизации развития корневой системы через несколько лет после рубки (Карпечко, 2009); Увеличению видового разнообразия и проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса за счет улучшения светового режима (Терехов и др., 2009); Снижению дифференциации деревьев по таксационным показателям (Соловьев и др., 2007). При этом важные качественные характеристики, такие как плотность древесины сосны, существенно не изменяются (Peltola, 2007). Экологические последствия включают краткосрочное снижение углеродного запаса в фитомассе на 5-7%, которое в долгосрочной перспективе компенсируется и превосходится за счет ускоренного прироста оставленных деревьев и увеличения их жизнеспособности, что ведет к большей суммарной секвестрации углерода (Yoshimoto, Marusak, 2007; Noormets et al., 2015). Стратегия рубок ухода требует адаптации к региональным условиям и

должна учитывать: оптимизацию интенсивности (Данчева и др., 2016; Негруцкий, 1986), определение возраста начала первых рубок (Маслов и др., 1997), минимизацию риска инвазивного распространения патогенов (Алексеев, 1969), а также обоснованный выбор сезона проведения работ (Онучин и др., 2011).

Математические модели, основанные на продуктивности и динамике роста деревьев позволяют определить оптимальное время и способы проведения рубок (Вайс, 2015). Однако сохраняется проблема нехватки информации, касающейся изменений климатических условий и их влияния на лесные экосистемы, а также процессов зарастания заброшенных сельскохозяйственных земель. Это создает значительные препятствия для проведения комплексного анализа и выработки эффективных стратегий управления лесами в условиях изменяющегося климата. Необходимы дополнительные исследования для лучшего понимания динамики этих процессов и разработки адаптационных мер, направленных на сохранение биоразнообразия и устойчивости лесных экосистем (Усольцев, 2007).

Значительным резервом для формирования новых лесных насаждений, в том числе сосновых, в России являются заброшенные сельскохозяйственные земли (залежи). Процесс вывода земель из оборота начался в массовом порядке в 1990-х годах в связи с социально-экономическими преобразованиями и кризисом аграрного сектора. По разным оценкам, общая площадь залежных земель в России составляет от 30 до 60 млн га (Люри и др., 2010; Schierhorn et al., 2013; Курганова, 2010). Эти территории проходят стадии естественной сукцессии: от луговых сообществ к формированию молодых лесов. Скорость и направление сукцессии зависят от почвенно-климатических условий, близости источников обсеменения древесных пород и уровня остаточного антропогенного воздействия. В зоне хвойно-широколиственных и южнотаежных лесов Европейской части России и Западной Сибири на залежах часто доминируют береза и осина, но при наличии источников семян активно внедряется и сосна (Люри и др., 2010; Prishchepov et al., 2013). В Сибирском федеральном округе площадь сельхозугодий составляет 41,0 млн га, из которых 16,7% (около 6,8 млн га) классифицируются как

неиспользуемые. Значительная часть этих земель сосредоточена в лесостепных районах Красноярского края (Сорокина и др., 2016, 2018).

Лесостепная зона Красноярского края является одним из ключевых регионов по масштабам образования залежей и скорости их зарастания лесом. По данным Государственного доклада "О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2024 году" площадь сельхозугодий в регионе составляет 4915,4 тыс. га (13,9 %), в том числе пашня – 2957,9 тыс. га; залежь – 123,5; многолетние насаждения – 25,9 тыс. га; сенокосы – 666,8; пастбища – 1141,3 тыс. га. (Государственный доклад..., 2025). Не используются 1136,6 тыс. га ранее распаханых земель, которые, по мнению авторов Шпедт А.А. и Трубников Ю.Н., фактически можно считать разновозрастными залежами. Наибольшие площади неиспользуемых земель расположены в северной лесостепной (40-60 % от ранее распаханной территории) и особенно в подтаёжной (60-90 %) зонах края. Часть из них зарастает преимущественно злаковым разнотравьем, часть – лесом. Значительные площади покрыты 10-20-и летним древостоем и для их восстановления требуется уже коренная мелиорация – мероприятие очень дорогостоящее и нерентабельное в современных условиях (Шпедт, Трубников, 2017). Почвенный покров (серые лесные почвы, выщелоченные и оподзоленные черноземы) и климатические условия (достаточное увлажнение в сочетании с теплым летом) здесь благоприятны для лесовозобновления. В административных районах края (Сухобузимский, Берёзовский, Емельяновский, Манский) до 30% заброшенных пашен активно зарастают древесной растительностью, причем сосна обыкновенная является доминирующей или субдоминантной породой на залежах возрастом от 5 до 20-25 лет. Этот процесс интенсивнее всего протекает вблизи существующих лесных массивов, выполняющих роль источников семян, и при отсутствии регулярного сенокосения или выпаса (Люри и др., 2010; Попков, Сорокина, 2023; Нечаева, 2023).

Правовой статус залежных земель в России неоднозначен. Согласно Земельному кодексу РФ (от 25.10.2001 № 136-ФЗ), они сохраняют категорию земель сельскохозяйственного назначения до их официального перевода в земли

лесного фонда (Щукин и др., 2018). Такой перевод требует инициативы собственника земли или уполномоченного органа власти и проведения лесоустройства; автоматического перевода не предусмотрено. Значительную проблему создает отсутствие единого законодательно закрепленного определения термина "залежь" и критериев отнесения земель к этой категории, что приводит к разночтениям в учете и управлении (Ковалева, 2008). Лесохозяйственная деятельность (включая рубки ухода) на таких землях возможна только после их включения в лесной реестр и регулируется Лесным кодексом РФ. Заготовка древесины в сформировавшихся молодняках возможна, но требует разработки проекта освоения лесов. Важным аспектом является признание лесов на залежах, сформировавшихся после 1990 года в результате прекращения сельхозиспользования, в качестве "лесных плантаций" в рамках Киотского протокола и последующих климатических соглашений (Люри и др., 2010; Курганова, 2010). Это открывает перспективы для реализации климатических проектов и получения углеродных кредитов, но требует разработки и валидации надежных методик мониторинга углеродного баланса таких насаждений (Курганова, 2010; Бугаевская и др., 2023).

Красноярская лесостепь демонстрирует высокий потенциал для естественного лесовосстановления на залежных землях с активным участием сосны обыкновенной. Однако для рационального и устойчивого управления этими территориями и формирующимися на них сосновыми молодняками необходимо решение ряда задач:

1. Уточнение ресурсов: Проведение детальной инвентаризации площадей, состояния и динамики залежей с использованием современных методов дистанционного зондирования (мультиспектральная съемка, Lidar) и ГИС-технологий (Бугаевская и др., 2023).

2. Развитие нормативной базы: Создание четких региональных методик и программ по переводу продуктивно зарастающих лесом залежей в категорию земель лесного фонда, а также разработка стандартов управления (включая рубки ухода) молодыми насаждениями на таких землях.

3. Учет углеродного потенциала: Интеграция данных о секвестрации углерода формирующимися сосновыми молодняками на залежах в региональные и национальные климатические программы, развитие механизмов углеродного финансирования.

4. Научное обеспечение: Проведение углубленных исследований:

- Продуктивности и динамики роста сосновых молодняков на залежах разного возраста и в различных почвенно-климатических условиях Красноярской лесостепи.

- Оптимизации режимов рубок ухода в таких специфических молодняках для максимизации их продуктивности, устойчивости и углероддепонирующей функции.

- Экономической эффективности различных сценариев лесохозяйственного использования залежей (консервация, уход за молодняками, плантационное лесовыращивание).

- Влияния меняющегося климата на скорость сукцессии и устойчивость формирующихся сосновых насаждений на залежах (Усольцев, 2007; Tchebakova et al., 2011).

Таким образом, формирование и рост сосновых молодняков на залежных землях Красноярской лесостепи представляет собой актуальный объект исследования, имеющий важное значение для решения задач устойчивого лесопользования, лесовосстановления и адаптации к изменению климата в регионе. Успешное управление этими процессами требует комплексного подхода, объединяющего лесоводственную науку, практику, экономику и правовое регулирование.

1.3 Фотосинтез как основа формирования фитомассы и секвестрации углерода

Антропогенное изменение климата, проявляющееся в учащении экстремальных погодных явлений, таких как масштабные пожары, наводнения и т.п. (Seneviratne et al. 2021; Douville et al., 2021; Цветков, Буряк, 2014), обусловлено преимущественно повышением концентрации парниковых газов в атмосфере, где доминирующую роль играет CO_2 (Armour et al., 2021). Лесные экосистемы являются критически важным компонентом глобального углеродного цикла и обеспечивают секвестрацию значительных объемов углерода в фитомассе и почве (Pan et al., 2011; Keith et al., 2009; IPCC [Электронный ресурс]).

Фундаментальным процессом, лежащим в основе образования органического вещества и, следовательно, депонирования углерода, является фотосинтез. В ходе светозависимых реакций (световая фаза) энергия света преобразуется в химическую энергию аденозинтрифосфата (АТФ) и восстановленного никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ·Н) (Karrer, 1959; Blankenship, 2021; Eberhard et al., 2008; Курчанов, 2007; Arnon, 1984; Allen, 2003; Munekage et al., 2004). В основе световых реакций лежит работа двух фотосистем – фотосистемы II (ФС II, реакционный центр P_{680}) и фотосистемы I (ФС I, P_{700}), функционирующих, как правило, совместно. Поглощение кванта света молекулами хлорофилла антенного комплекса приводит к миграции энергии возбуждения в реакционный центр, где запускается перенос электрона по электрон-транспортной цепи (Дикерсон и др., 1982). При нециклическом транспорте электроны от ФС II через пластохиноны, цитохромный комплекс и пластоцианин поступают на ФС I, а затем на ферредоксин и НАДФ^+ , восстанавливая его до $\text{НАДФ}\cdot\text{H}$. Убыль электронов в ФС II компенсируется фотолизом воды, сопровождающимся выделением молекулярного кислорода. Параллельно создаётся протонный градиент, используемый АТФ-синтазой для синтеза АТФ. В определённых условиях возможен циклический транспорт электронов вокруг ФС I, ведущий к

дополнительному синтезу АТФ без образования НАДФ·Н (Курчанов, 2007) (Taiz et al., 2015; Blankenship, 2021).

Эти энергоносители используются в темновой фазе (светонезависимой) – цикле Кальвина – для фиксации атмосферного CO_2 и синтеза углеводов, которые выполняют энергетическую, структурную, защитную функции и служат субстратом для синтеза других соединений (Ахметов, 1996; Taiz et al., 2015; Calvin, 1962; Bassham, 2003; Raines, 2003; Spreitzer et al., 2002; Stitt et al., 1994; Sharkey, 1985). В темновой фазе АТФ и НАДФ·Н, синтезированные в световых реакциях, используются для ферментативного восстановления CO_2 . Ключевая реакция – карбоксилирование рибулозо-1.5-бисфосфата (РиБФ) с образованием двух молекул 3-фосфоглицериновой кислоты, которые затем восстанавливаются до триозофосфатов. Часть триозофосфатов направляется на синтез глюкозы, сахарозы и полисахаридов (крахмал, целлюлоза), а большая часть используется для регенерации акцептора – РиБФ (Богданова и др., 1985). Углеводы составляют до 80% массы сухого вещества растений и выполняют энергетическую, структурную и защитную функции, а также служат предшественниками для синтеза многих других органических молекул (Древко и др., 2014). Таким образом, эффективность фотосинтеза напрямую определяет количество фиксированного углерода, доступного для построения всех компонентов фитомассы.

Эффективность фотосинтеза в естественных условиях определяется комплексом абиотических и биотических факторов: освещённостью, температурным и водным режимом, обеспеченностью элементами минерального питания, а также внутри- и межвидовой конкуренцией. У вечнозелёных хвойных пород, доминирующих в бореальной зоне, фотосинтетический аппарат значительную часть года испытывает воздействие низких температур и дефицита воды (Головки и др., 2013). Поддержание жизнеспособности в этих условиях обеспечивается сложными биохимическими адаптациями: накоплением криопротекторных веществ, изменением состава мембранных липидов, перераспределением воды в тканях и обратимой депрессией метаболизма (Öquist, Huner, 2003; Ensminger et al., 2004; Миронов и др., 2017). Сезонная динамика

фотохимической активности, регистрируемая, в частности, по параметрам флуоресценции хлорофилла, демонстрирует выраженное снижение квантового выхода ФС II в зимние месяцы с минимумом в марте и быстрое восстановление при повышении среднесуточной температуры воздуха до +8...+10 °С (Головки и др., 2013). Кроме климатических стрессов, на продуктивность древостоев мощное влияние оказывает ценотическая обстановка. Густота стояния деревьев определяет световой режим в пологе, доступность почвенной влаги и элементов питания, что в конечном счёте отражается на интенсивности фотосинтеза и характере распределения ассимилятов между фракциями фитомассы (хвоя, ветви, ствол, корни). Изучение этих взаимосвязей требует методов, позволяющих количественно оценивать как актуальные запасы углерода, так и функциональное состояние фотосинтетического аппарата.

Оценка запасов углерода и процессов его депонирования в лесных экосистемах требует применения разнообразных методов, различающихся по фундаментальным принципам, пространственно-временному масштабу и объектам оценки (Eggleston et al. 2006; Lal, 2005; Birdsey et al., 2006). Основные направления включают:

1. Наземные (полевые) методы:

Биометрические измерения с аллометрическими моделями: Данный подход основан на прямом измерении таксационных параметров деревьев (диаметр на высоте 1.3 м, высота) на пробных площадях с последующим применением регрессионных уравнений для оценки фитомассы различных компонентов (ствол, ветви, листва/хвоя, корни) (Chave et al., 2005; IPCC [Электронный ресурс]). Запас углерода рассчитывается как доля от абсолютно сухой фитомассы (стандартный коэффициент ~0.5). Метод обеспечивает высокую точность на уровне пробной площади и служит основой для валидации других подходов (Zolkos et al., 2013). Однако он характеризуется высокой трудоемкостью и затратностью, особенно для крупных объектов или труднодоступных территорий, а также сложностью экстраполяции данных на гетерогенные ландшафты (Pan et al., 2011). Точность

оценок фитомассы существенно зависит от качества и репрезентативности используемых аллометрических уравнений (Henry et al., 2011).

Метод вихревой ковариации (Eddy Covariance - EC): Этот метод основан на непрерывном высокочастотном измерении турбулентных потоков CO₂ между экосистемой и атмосферой с использованием ультразвуковых анемометров и инфракрасных газоанализаторов, установленных на высотных мачтах (Baldocchi, 2003; Aubinet et al., 2012). Он непосредственно измеряет чистый экосистемный обмен CO₂ (Net Ecosystem Exchange (NEE)), интегрированный по площади (footprint). EC обеспечивает прямое измерение потока CO₂. Однако метод требует сложного дорогостоящего оборудования, квалифицированного обслуживания и обработки данных. Интерпретация NEE и разделение на валовой первичный продукт (Gross Primary Productivity (GPP)) и экосистемное дыхание (Ecosystem respiration (Reco)) представляют методические сложности (Papale et al., 2006). Пространственный охват ограничен характеристиками footprint, метод не предоставляет данных о распределении углерода по пулам экосистемы и чувствителен к рельефу и атмосферным условиям.

2. Методы дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ):

Пассивная оптика использует вегетационные индексы (Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), Enhanced Vegetation Index (EVI)) для косвенной оценки фитомассы (Zolkos et al., 2013). Основные преимущества - глобальный/региональный охват, высокая периодичность наблюдений и доступность данных. Ключевые ограничения: низкая точность оценки фитомассы, необходимость калибровки по наземным данным, сильная зависимость качества данных от атмосферных условий и облачности, нечувствительность к вертикальной структуре древостоев.

Радиолокационная съемка (Synthetic Aperture Radar (SAR)): анализируется микроволновый сигнал для оценки структуры леса, не чувствителен к атмосферным условиям и облачности, позволяет оценить высотную структуру леса. Однако чувствителен к влажности изучаемого объекта (фитомасса, почва), сложность обработки данных, ограниченную доступность данных

длинноволновых диапазонов и высокий уровень «шума» на сложном рельефе (Massonnet, Souyris, 2008).

Лазерное сканирование (Лидар): измеряется время прохождения лазерных импульсов, позволяя строить высокоточные трехмерные модели растительности. (Zolkos et al., 2013; Wulder et al., 2012). Лидар обеспечивает наиболее точную среди методов ДЗЗ оценку структуры и фитомассы. Однако данные воздушного лазерного сканирования обладают высокой стоимостью и ограниченной площадью покрытия космических систем, обработка требует значительных вычислительных ресурсов. (Schimel et al., 2015).

3. Моделирование углеродного цикла:

Процессно-ориентированные (механистические) модели: Описываются физиологические, экологические и биогеохимические процессы (фотосинтез, дыхание, рост, разложение, гидрология) для прогнозирования динамики углеродных пулов и потоков (Bugmann, 2001; Medlyn et al., 2011; Landsberg, Sands, 2011), обладают прогностической способностью, но сталкиваясь с параметрической неопределённостью, сложностью полной валидации, вычислительной затратностью, неизбежным упрощением реальных процессов (Seidl et al., 2011).

Эмпирические и инвентаризационные модели: основаны на статистических зависимостях, выведенных из наземных (полевых) или ДЗЗ-данных, для экстраполяции оценок углерода. Подходят для анализа национальных кадастров, однако имеют ограниченную прогностическую способность за пределами условий калибровки, и сильно зависят от качества таксации.

Как было отмечено ранее, эффективность работы фотосинтетического аппарата, особенно на стадии световых реакций, напрямую влияет на скорость фиксации углерода и потенциал формирования фитомассы. Ключевым показателем функционального состояния фотосинтетического аппарата, в частности фотосистемы II, является флуоресценция хлорофилла (Baker, 2008). Поглощение фотона хлорофиллом переводит электрон в возбужденное состояние. Деактивация этого состояния может происходить тремя конкурирующими путями:

фотохимией (полезная работа), испусканием тепла и флуоресценцией. Снижение фотохимической эффективности или теплового рассеяния приводит к увеличению выхода флуоресценции. Вариабельность флуоресценции хлорофилла была впервые связана с фотосинтезом в работе Н. Kautsky и А. Hirsch (Kautsky, Hirsch, 1931; Schreiber et al., 1994).

Развитие методов измерения флуоресценции, особенно изобретение импульсной амплитудной модуляции (Pulse Amplitude Modulation – PAM) в 1980-х годах (Schreiber et al., 1986; Heinz Walz GmbH, 2007), позволило проводить неинвазивный *in vivo* анализ фотохимической эффективности ФС II и выявлять стрессовые воздействия на растения (Baker, 2008; Kalaji et al., 2014; Лысенко и др., 2013). Принцип PAM-флуориметрии заключается в измерении флуоресценции, индуцированной исключительно модулированным измерительным светом низкой интенсивности, что даёт возможность отслеживать состояние фотосинтетического аппарата на фоне действующего фотосинтетически активного излучения (ФАР, Photosynthetically Active Radiation – PAR). Последовательное применение насыщающих световых импульсов, временно закрывающих все реакционные центры ФС II, позволяет рассчитать максимальный и минимальный уровни флуоресценции и на их основе – ключевые параметры работы ФС II (Baker, 2008) (Heinz Walz GmbH, 2007).

PAM-флуориметрия позволяет количественно оценить такие показатели, как:

$Y(II)$ (эффективный квантовый выход ФС II) - отражает долю энергии света, используемую в фотохимических реакциях ФС II (основной показатель фотохимической эффективности). Параметр $Y(II)$ напрямую коррелирует со скоростью нециклического электронного транспорта (ETR) и, следовательно, с потенциалом углеродфиксации в цикле Кальвина (Genty et al., 1989).

NPQ (нефотохимическое тушение) - характеризует долю энергии, рассеиваемой в виде тепла (механизм фотозащиты).

- ETR – скорость переноса электронов (мкмоль электронов/(м²·с)), которая рассчитывается на основе $Y(II)$ и плотности потока фотосинтетически активной

радиации (PAR), а также коэффициентов, учитывающих поглощение света листом и распределение энергии между фотосистемами (Heinz Walz GmbH, 2007).

Анализ быстрых световых кривых (Rapid Light Curves – RLC), получаемых при ступенчатом увеличении интенсивности актиничного освещения, позволяет определить дополнительные характеристики фотосинтетической активности: начальный наклон кривой (α), максимальную скорость переноса электронов (ETR_m) и минимальное насыщающее излучение (E_k) (Platt et al., 1980, Jassby, 1976). Эти параметры дают представление о квантовой эффективности фотосинтеза и потенциальной продуктивности растения в конкретных условиях среды.

Применение РАМ-флуориметрии привело к значительному прогрессу в понимании механизмов световых реакций фотосинтеза и стало мощным инструментом для изучения воздействия всевозможных экологических факторов на растительные организмы (Смоликова и др., 2015), Лысенко и др., 2013). Климатические условия, водный режим, обеспеченность элементами питания и внутривидовая конкуренция способны оказывать существенное влияние на параметры флуоресценции хлорофилла, поэтому данный метод широко используется для оценки физиологического состояния и устойчивости насаждений (Рабинович и др., 1953).

В рамках данной работы для комплексного изучения процессов депонирования углерода применяется комбинация двух взаимодополняющих методических подходов:

- Оценка актуальных запасов углерода в фитомассе древостоев на основе полевой таксации и отбора модельных деревьев с последующим определением фитомассы компонентов и расчетом запасов углерода (IPCC [Электронный ресурс]; Chave et al., 2005; Усольцев, 2007).

- Оценка функционального потенциала фотосинтетического аппарата с использованием РАМ-флуориметрии, описывающая потенциал фиксации углерода (Schreiber et al., 1986; Baker, 2008; Genty et al., 1989).

Детальное описание полевых исследований, процедур отбора модельных деревьев, методов определения фитомассы, измерений флуоресценции хлорофилла

и расчетных алгоритмов представлено в Главе 3. «Объекты и методы исследования».

ГЛАВА 2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Географические условия

Исследования проводились на стационаре «Погорельский бор» ИЛ СО РАН (рисунок 2.1), который был заложен в 1959 году. Географическое расположение стационара: 56°22 з.ш. 92°57 в.д. Площадь стационара составляет 1992 га. Рядом проходит автодорога Красноярск-Енисейск.

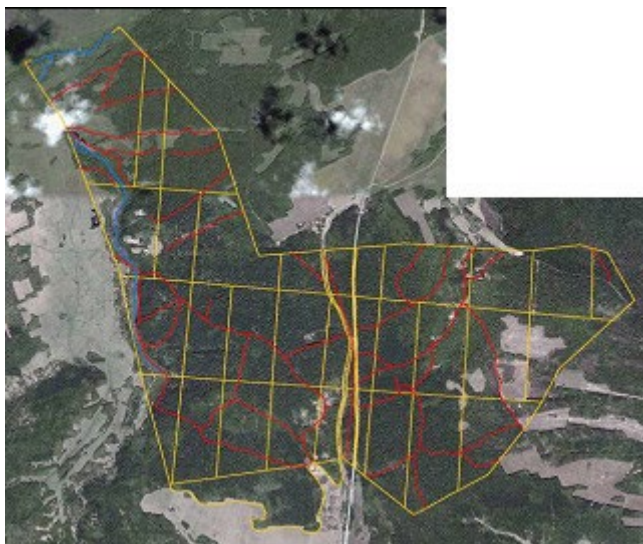


Рисунок 2.1 – Картографическая схема стационара «Погорельский бор» Стационар («Погорельский бор» [Электронный ресурс])

Погорельский бор располагается в 38 км от Красноярска в северо-западном направлении (Тарасова и др., 2002), и относится к территории Красноярской островной лесостепи (Семечкина, 1978), которая простирается от южной до северной границы на расстоянии 110 - 150 км, а если включить и подтайгу, то на 200 км при протяженности с запада на восток менее 80 км. Площадь лесостепи составляет 5,4 тыс. кв. км, а вместе с подтайгой 16,6 тыс. кв. км. Основная территория Красноярской лесостепи расположена по левобережью Енисея к северу от города Красноярска. (Сергеев, 1971).

В орографическом отношении данный район выделяется большой сложностью, находится на стыке 3-х крупных геоморфологических единиц: северо-западной оконечности Восточного Саяна, Западно-Сибирской низменности и юго-западной окраины Средне-Сибирского плоскогорья (Герасимов и др., 1964). Основное значение имели неотектонические движения, литолого-структурные особенности территории, эрозионно-денудационные и аккумулятивные процессы в непосредственном формировании современного рельефа Красноярской и Ачинской островных лесостепей. Формы рельефа сложились в результате переработки морфоструктур мезозойского пенеplена эрозионно-денудационными и аккумулятивными процессами в области распространения девонских пород. В областях же распространения слабо дислоцированных отложений юры и мела развитие шло по вектору расчленения палеогеновой пенеplенизированной поверхности (Обручев, 1935; Каманин, 1938; Каманин, 1954; Иванов, 1947; Молчанов, 1934).

Последние движения земной коры, произошедшие совместно во взаимодействии с экзогенными процессами, подтолкнули к дифференциации рельефа различных территориальных частей. С этим связано разделение территории на участки пониженные и приподнятые, различающиеся эрозионным расчленением и морфологией.

Нынешний рельеф левобережной части Енисея с северной стороны представлен полого-увалистой предгорной равниной. Это многолетняя поверхность выравнивания, пересекаемая современной речной сетью с основным уклоном на север и северо-запад. От д. Миндерла на юге наблюдается плавный подъем. У города Красноярска территория выравнивания примыкает к Красноярскому пенеplену. Абсолютные высоты в диапазоне от 200 м на севере и до 400 м на юге (Лиханов и др., 1961).

Густота эрозионной сети уменьшается при постепенном снижении высот юга на север, также увеличивается ширина речных долин и междуречий, а превышения высот между ними менее заметны, территория имеет слабоволнистый вид.

Долина Енисея с многочисленными террасами оказывает большое влияние на рельеф. Меловые и третичные отложения распространены на севере.

В формировании современного рельефа на севере Красноярской лесостепи, где и находится Погорельский Бор исходным геоморфологическим элементом является покровное галечниковое плато (Баженов и др., 1937). В геологическом прошлом оно покрывало всю предгорную гладь. Это плато образовалось из-за сноса и отложения материала у подножия восходящего Восточного Саяна. Поднятие Саян проходило в промежуток между третичным и четвертичным периодами. Позднее в это плато врезалась речная сеть Енисея, а левые притоки постепенно разделили и разрушили плато на широкие водоразделы.

К одному из таких водоразделов приурочена территория Погорельского бора (рисунок 2.2).



Рисунок 2.2 – Расположение основных форм рельефа на территории Погорельского бора (Бугаева, 2009).

По сочетанию геоморфологических признаков на территории бора выделяют три микрорайона:

- центральная часть территории с наиболее выровненным рельефом с небольшим общим уклоном (2-3°) в южном и северном направлениях;

- сильно расчлененным рельеф западной части, где небольшие сухие долины чередуются с увалами. Логи врезаны в относительно приподнятую поверхность на 20-40 м и вытянуты в северо-западном направлении. Их протяженность порядка 1-1,5 км;

- в восточной части бора урочище «Нырки». Оно занимает небольшую площадь, где развит микрозападинный рельеф - бугры диаметром 5-10 м и высотой от 1,5 до 3 м перемежаются с глубокими замкнутыми котловинами. Общий сток направлен на юг к притокам Енисея – Бузим; Миндерла.

Макрорельеф территории Погорельского стационара представляет собой водораздел с малыми уклонами в южном и северном направлениях (2 — 3°, а наивысшая абсолютная отметка – 280 м)

Мезорельеф Погорельского бора – ложбины и повышения, являющиеся переработками рельефа процессами эрозии. Коренные породы перекрыты древними озерно-аллювиальными отложениями, мощность которых достигает 20 м и более (Боболева, 1968).

2.2 Почва

Красноярская лесостепь имеет резкую неоднородностью почвенного покрова. Под лесными формациями преобладают дерново-подзолистые и серые лесные почвы, под степными ценозами развиты черноземы обыкновенные и выщелоченные. Большая часть естественного растительного покрова, под влиянием хозяйственной деятельности человека, изменена уже на протяжении нескольких тысяч лет.

Территория «Погорельский бор» (рисунок 2.3) в центральной части представлена серовато-жёлтыми делювиальными и аллювиально-делювиальными суглинками и супесями с включениями кварцевой гальки. На западной части широко распространены тонкопылеватые аллювиально-делювиальные карбонатные и бескарбонатные суглинки, которые переслаиваются тонкозернистыми песками и суглинками.

На безлесных выровненных участках почвообразующие породы – коричневатато-желтые карбонатные суглинки. Все почвообразующие породы подстилают из себя юрские отложения (Боболева, 1968).

Растительность является одним из важнейших факторов почвообразования. Распределению растительного покрова зависит от распределение почвенного покрова.

По исследованиям Э. Е. Боболевой на территории стационара «Погорельский бор» выделяют следующие типы почв: серые оподзоленные (тёмно-серые слабооподзоленные, серые слабооподзоленные), дерново-подзолистые (разной степени оподзоленности), черноземы выщелоченные среднегумусные маломощные, черноземы оподзоленные среднегумусные маломощные, черноземно-луговые, оподзоленные, лугово-болотные, перегнойно-болотные, торфяники маломощные черноземы солонцеватые малогумусные маломощные (рисунок 2.3).

Основной фонд почвенного покрова – это дерново-подзолистые почвы, занимающие возвышенные участки водоразделов и их пологие склоны. В основном они формируются на ленточных легких суглинках и супесях (Огневский, 1966), в преобладающем большинстве случаев под сосновыми насаждениями 2 и 3 классов бонитета. Яркой их особенностью является хорошо дифференцированный профиль с маломощным перегнойно-аккумулятивным и выраженными иллювиальным и подзолистым горизонтами. Дерново-подзолистые почвы можно разделить на дерново-сильно-, средне-, и слабоподзолистые. Под сосняками зеленомошной группы развиты дерново-сильноподзолистые – это почвы супесчаного механического состава. Дерново-среднеподзолистые легкосуглинистые почвы развиты под сосняками разнотравной группы. Эти два типа почв очень близки по физико-химическим свойствам. Реакция почвенной среды слабокислая, pH в пределах от 5,7 до 6,2. Небольшими контурами, чаще в комплексе с другими почвами, встречаются дерново-слабоподзолистые почвы и занимают немного пониженные участки. Встречаются они на суглинках под осинниками и сосновыми молодняками разнотравной группы. По механическому составу – среднесуглинистые, pH - 6,6.

Меньшую площадь занимают серые лесные почвы располагаясь преимущественно по периметру соснового леса, на юге и западе от основного массива, и характеризуются слабой оподзоленностью. По содержанию гумуса и по мощности гумусового горизонта их разделяют на темносерые слабооподзоленные и серые слабооподзоленные. Особенность морфологического строения – это развитый гумусовый горизонт, мощность которого у темносерых слабооподзоленных достигает 30 см, а у серых до 18 см. Элювиальный горизонт выражен неясно, имеет слабую кремнеземистую присыпку, однако явно выражен иллювиальный горизонт комковато-ореховатой организации. По механическому составу они легко-среднесуглинистые, бывают супесчаные. pH от 6,2 до 6,8, реакция почвенного раствора нейтральная, а в нижней части профиля – слабощелочная. карбонатные суглинки иногда выступают в качестве материнских пород.

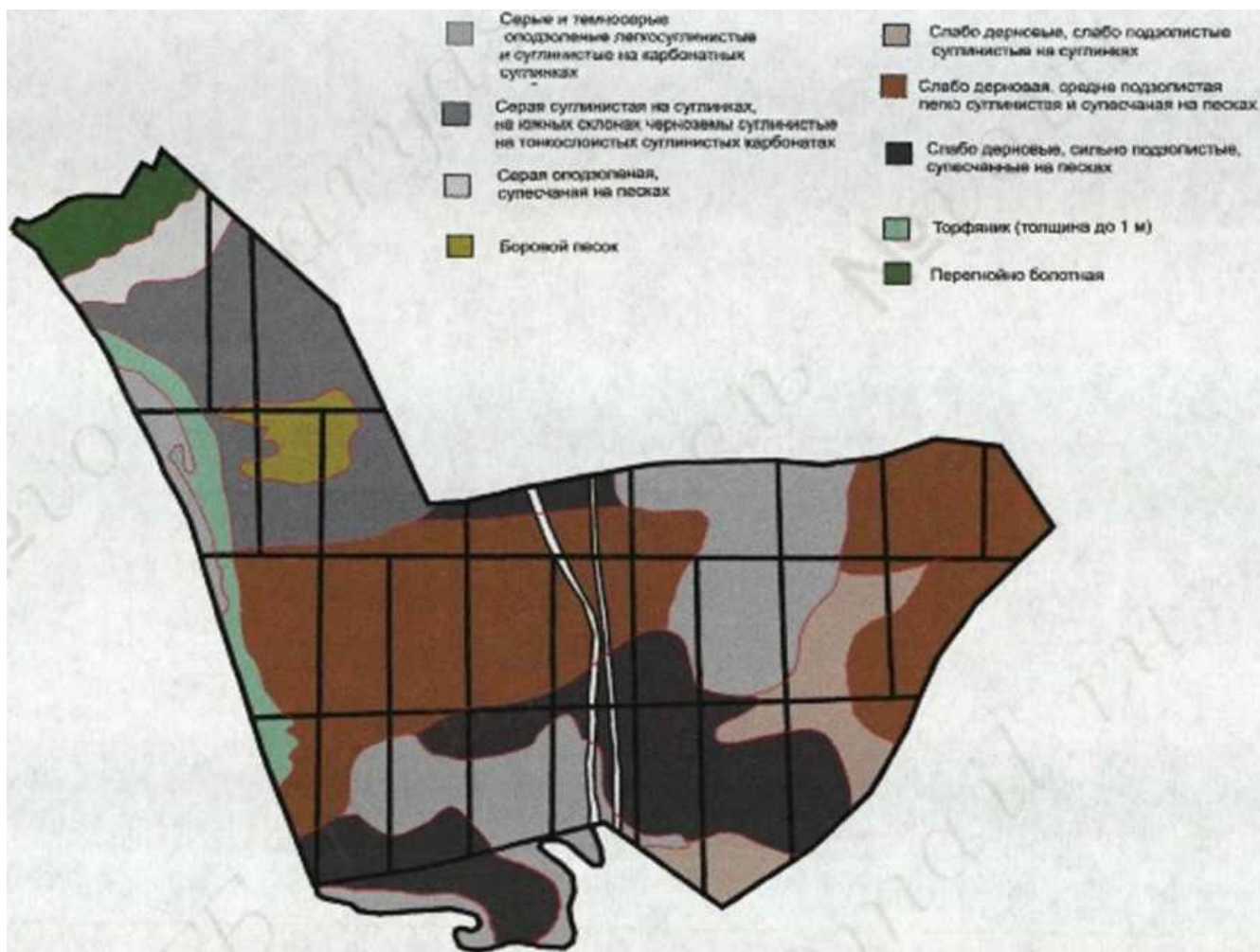


Рисунок 2.3 – Почвенная картосхема Погорельского бора (Бугаева, 2009)

В условиях увалисто-сильнорасчлененного рельефа (южные склоны в северной части Бора) на карбонатных тонкослоистых суглинках под степной растительностью сформировались черноземы оподзоленные, солонцеватые и выщелоченные. По механическому составу они средне-тяжелосуглипистые. Реакция почвенной среды нейтральная (рН 6,8), книзу слабощелочная (Бугаева, 2009).

Под лугово-степным разнотравьем формируются черноземно-луговые оподзоленные почвы, в условиях залегания грунтовых вод на глубине 1,5-2 м. Они характеризуются мощным гумусовым горизонтом зернистой текстуры и четко выраженными элювиальным и иллювиальным горизонтами и занимают малую площадь, что образует комплекс с предыдущими почвами на северо-западной окраине Бора.

Маломощные торфяники и перегнойно-болотные почвы приурочены к условиям избыточного увлажнения с залеганием фунтовых вод на глубине 60-80 см. У перегнойно-болотных почв перегнойный горизонт-мощностью в 30-35 см – мажущийся, бесструктурный. Торфяники сложены торфом разных ступенях разложения (Боболева, 1968).

По температурному распределению почвы этого района являются длительно сезонномерзлотными и относятся к резко континентальному подтипу (Димо, 1968). Почвы промерзают на глубину до 160 - 180 см, под пологом соснового леса. Однако, несмотря на температуру воздуха (средняя температура середины зимы - 21,4°C), температура верхних слоев почвы, где обитают корни, в течение зимнего периода не ниже -16°C. Такое распределение отрицательных температур, судя по внешнему виду, не вызывает повреждений корневых систем ни у сосны, ни у сопутствующих ей в данном типе леса растений. В основном почва промерзает до максимально отрицательного значения обычно к середине, или к концу марта, хотя максимально отрицательная температура воздуха выпадает на январь, что в свою очередь, примерно, на 1,5-2 месяца раньше. На Камчатке и в Забайкалье почвы промерзают аналогично (Цвид, 1960; Очиров, 1964).

В период интенсивного таяния снега средняя температура верхних слоев почвы зачастую равна 0°C. Но после схода снега, под воздействием низких ночных температур, которые в апреле и в начале мая бывают почти ежедневно, верхние слои почвы снова промерзают. Оттаивание происходит сверху вниз под влиянием положительной температуры атмосферного воздуха. В меньшей степени оттаивание происходит снизу под влиянием тепла нижних слоев почвы. После оттаивания верхних слоев почвы продолжительное время самые низкие температуры наблюдаются на глубине от 80 до 120 см. Слои Выше и ниже этой глубины имеют температуру выше.

Слой почвы, наиболее корнеобитаемый (0-10 см), прогревается до температуры 10°C только в середине июня, а охлаждается до этой же температуры в начале сентября. Самый промерзший слой почвы на глубине 80 см прогревается

до 10°C только в начале августа и остывает в первой декаде сентября (Бугаева, 2009).

2.3 Растительность

Для островных лесостепей, включая Красноярскую лесостепь, характерно распространение растительных сообществ, не характерных для этой зоны. Примером могут послужить крутые южные склоны, в их речных долинах развиты крупнопольнно-ковыльные и мелкодерновинные, а также каменистые и опустыненные степи.

На дне долин и местами во впадинах появляются заросли сочной однолетней солянки и участки белой полыни. Вдоль узких холодных долин тянутся полосы темнохвойных елово-пихтовых или березовых лесов. Зональные типы растительности - травяные леса и луговые степи - приурочены к водоразделам и пологим склонам, покрытым покровом четвертичных отложений. Все эти ценозы отличаются своей экологией на небольших расстояниях и изменчивым сложным и пестрым растительным покровом, не имеющим аналогов на территории всей лесостепной зоны.

В растительном покрове островной лесостепи, протянувшейся на большое расстояние с севера на юг, можно выделить северную и южную подзоны.

В северной подзоне большие площади водосборов занимают редколесные парковые травяные леса из березы, сосны, местами из лиственницы сибирской. Степные ценозы приурочены к сухим долинам и южным склонам расчлененных водоразделов. По долинам рек повсеместно тянутся темнохвойные елово-пихтовые заболоченные леса. Процент лесного покрова в настоящее время составляет около 30. В южной подзоне леса на водоразделах, сосна и лиственница уступают место березе, которая растет в условиях повышенного увлажнения на склонах северной экспозиции, в долинах рек, в понижениях и другие рельефные депрессии. Лесной покров составляет всего 5-12%. Настоящие (типичные) и безлюдные степи тянутся по крутым южным и западным склонам водоразделов и возвышенностей. Разнообразен и растительный покров долин: в поймах тянутся березовые леса и

осоковые луга, на невысоких террасах тянутся степные, солонцеватые, солончаковые луга, местами появляются заросли солянки и полыни белой.

В южной подзоне лесостепи леса занимают небольшую площадь. Приурочены к северным склонам и ложкам. Небольшие берёзовые колки встречаются в блюдцевидных понижениях среди пашни. Эти леса образованы молодыми порослыми березками. Они даже растут на засоленных почвах.

В ложбинах и впадинах преобладают простреловые, пожелтевшие березняки; на склонах северной экспозиции развиты папоротниково-березовые леса с папоротником-орляком. В самой южной части Красноярской лесостепи есть небольшие участки березовых лесов с зарослями кустарников из желтой акации, кизильника и спиреи. В северной подзоне резко увеличивается площадь лесов; они растут на водоразделах, увалах и северных склонах. Кроме березовых лесов встречаются сосновые, сосново-лиственничные леса.

Сосновые и березовые леса северной лесостепи образуют редкие парковые насаждения; Важную роль в травяном покрове играют лугово-степные виды. Значительные площади лесов вырублены, а занимаемые ими ранее площади распаханы, а теперь они встречаются на сравнительно небольших площадях (Бугаева, 2009).

Значительную площадь соснового леса занимают березовые леса, в состав которых входит сосна (*Pinns sylvestris*) (26,5%). Осиновые и еловые леса составляют очень небольшую долю (1%). 8% площади занимают луга и поляны (Бугаева, 2009).

Для Погорельского бора разработана карта с основными типами леса. Он был создан на базе И.Л. В.Н. Сукачев исследователем Бугаева К.С. (Рисунок 2.4) (Бугаева, 2009).



Рисунок 2.4 – Карта схема типов леса Погорельского бора (Бугаева, 2009).

Условные обозначения: 1 - сосняк разнотравно-зеленомошный, 2 - сосняк бруснично-разнотравно-зеленомошный, 3 - сосняк разнотравный, 4 - сосняк остепненный, 5 - сосняк чернично-разнотравно-зеленомошный, 6 - сосняк бруснично-разнотравный, 7 - березняк осочково-разнотравный, 8 - осинник осочково-разнотравный, 9 - осинник папоротниково-крупнотравный, 10 - ельник хвощово-осоково-мшистый, 11 - луга, вырубки, 12-посадки культур (Бугаева, 2009)

В местах, где встречаются песчаные и супесчаные почвы, преобладают сосновые насаждения. Сосновые леса приурочены к пологим склонам и выровненным участкам. При переходе почв в суглинистые наблюдается уменьшение доли таких пород, как сосна, и увеличение доли лиственных, преимущественно березовых пород. Такая картина наблюдается для вогнутых элементов рельефа. Также произрастают березовые и осиновые леса, где отмечаются небольшие, слабо выраженные понижения рельефа. Хвощово-осоково-мшистые ельники произрастают на заболоченных участках соснового леса или в местах с понижением. В северной части Погорельского бора, в условиях сильно

расчлененного рельефа, на южных склонах отмечается растительность, характерная для степей и лугов (Бугаева и др., 2009).

Травяно-кустарниковый покров представлен криптофитами, гемикриптофитами, хамефитами и мезоксерофитами. Встречаются такие виды, как брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), костяника (*Rubus saxatilis*), горошек мышинный (*Vicia in cracca*), вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea*), осока (*Carex macroura*). На территории исследования отмечено наличие крупнотравья (папоротники (*Pteridium aquilinum*)). Травяной покров в лесах высокий и густой (основные виды - тростник, вонючка обыкновенная, володушка золотистая, лилия даурская, горох однопарный, реброплодник уральский). Количество видов луговых степей составляет примерно 10-50% (Герасимова, 1964).

Зеленые мхи встречаются и на территории Погорельского бора, что нетипично для зоны лесостепи. Их ценотическая роль на всех этапах развития соснового леса достаточно велика, что связано с высокой влажностью региона. Самый распространенный вид мха - *Pleurozium schreberi*. Встречается также *Dicranum undulatum*, реже встречается вид *Hylocomium splendens* (Бугаева, 2009).

В пределах Красноярской лесостепи почвенно-растительный покров, как и климат, характеризуется концентрической зональностью. На рост лесной растительности влияют резкие колебания температуры, относительно короткий вегетационный период, заморозки в период роста и засуха в летние месяцы. Сосновые насаждения Красноярской и Капской лесостепи составляют 26,9% от общей лесной площади Красноярского края, что составляет около 240 тыс. Га. (Семечкина, 1978).

2.4 Гидрография и гидрологические условия

Гидрографический район Красноярской лесостепи относится к бассейну р. Енисей, который течет вдоль антиклинория Енисейского кряжа. Отметки уреза реки составляют у г. Красноярска 140 м и у с. Карачинского — 90 м над уровнем моря.

Водоразделы рек ориентированы преимущественно с юго-запада на северо-восток. Междуречье Качи и Большого Бузима, занимающее южную предгорную территорию, отличается наибольшими высотами (360 - 400 м) и эрозийным расчленением. Относительное превышение водораздела над уровнем рек Большого Бузима и Качи 100 - 140 и 80 - 130 м. Водораздельное пространство между реками Большим Бузимом и Подъемной имеет меньшие высоты - не более 300 м. Превышение верхней части его над урезом р. Большого Бузима 80 - 135 м, а р. Подъемной 90 - 140 м. (Бугаева, 2009).

2.5 Климат

Климат региона характеризуется его географическим расположением в центральной части крупнейшего материка планеты (Алисов и др., 1974). Красноярская лесостепь находится вдали от океанической береговой линии, этот факт определяет ее климатические особенности. С этим связан умеренно-холодный, резко континентальный климат района (Алисов, 1956; Головнин, 1960; Коляго, 1973, 1974, 1975; Безруких, 1975). Однако по работе Н.П. Бахтина и ее агроклиматическому справочнику Красноярская лесостепь относится к умеренно прохладному и достаточно увлажненному району. Здесь основной массой является антициклонические атмосферные циркуляции — режим преимущественно сухой, малооблачной погоды. В летнее время года сухой континентальный воздух поступает из Казахстана и районов Западной Сибири (Агроклиматический справочник..., 1961)

Степень Континентальности составляет 87 - 89% (Хромов, 1983). Коэффициент Континентальности по Конраду - 52.6 (Агроклиматический справочник..., 1961).

Вопреки близости района к центральной части антициклона, зимние температуры в данном районе немного выше, чем в Канске. Средние месячные температуры в Красноярской лесостепи являются сравнительно правильными с точки зрения годового хода с минимальным значением в январе и максимальным в июле.

Среднегодовая температура варьируется от +0,5 до +1,7°C. Зимой континентальный полярный воздух, охлаждаясь от подстилки, довольно быстро трансформируется. В приземной части он может достигать температуры ниже, чем арктический. При развитии антициклонов (в тылу циклонов) за арктическим фронтом в районе Красноярской лесостепи поступает выхоложенный арктический воздух с Баренцева и Карского морей, а также с Таймыра и Западной Якутии. Под влиянием Сибирского антициклона, чаще с горного хребта или периферийной

части, зимой долгое время стоит сухая и малооблачная погода с сильными заморозками. Абсолютный температурный минимум достигает -51°C , а средняя температура достигает $-17,8^{\circ}\text{C}$ - $-19,4^{\circ}\text{C}$ (самого холодного месяца - января).

В летний же период преобладает континентальный воздух, сформировавшийся над территориями Казахстана и Западной Сибири, он прогревается и приносит засушливую и теплую погоду в районы Красноярской лесостепи. Средняя температура воздуха в июле $+17,741$ - $+18,4^{\circ}\text{C}$ (Федеральная служба по гидрометеорологии... [Электронный ресурс]), абсолютный максимум составляет от $+37$ до $+38^{\circ}\text{C}$ (Антипова, 2008).

В среднем от 202 до 210 дней в году имеют температуру превышающую 0°C . В среднем от 140 до 155 дней в году имеют температуру, превышающую 5°C .

В среднем от 105 до 114 дней в году имеют температуру, превышающую 10°C , а сумма положительных температур за данный период варьируется от 1800 до 1900°C (Федеральная служба по гидрометеорологии... [Электронный ресурс]). Характерные для континентального климата ночные понижения температуры зачастую оказывают неблагоприятное воздействие на не одревесневшие побеги и неокрепшие всходы (Антипова, 2008).

В пределах района исследования вегетационный период равен 144-ом дням (в среднем), что является достаточным для роста большинства древесных пород средних широт (Протопов и др., 1969). Однако Поздние весенние и ранние осенние заморозки иногда сокращают вегетационный период до 85 дней. Данный район по температурному режиму относят к умеренно тёплому, но с холодной и малоснежной зимой (Антонов, 2012).

Испаряемость влаги за год практически достигает размера годового количества осадков. Гидротермический коэффициент равен 1,1. Наблюдаются значимые колебания влажности в течение суток, особенно в теплое время года и при ясной погоде. Также большие колебания влажности наблюдаются в отдельные дни по годам (Антонов, 2012).

Среднегодовая относительная влажность воздуха от 60 до 70%. В мае-июне наблюдается минимальная относительная влажность. На эти месяцы приходится

большая часть пожаров. Среднегодовое количество осадков 380-470 мм (при этом в отдельные годы колебания могут составлять от 320 до 630 мм). Неравномерно распределяются в течение года. На июль-август приходится значительная часть (120-130 мм), причем более 80% от общего количества за теплый период. В любом летнем месяце осадков выпадает больше, чем за всю зиму. Зимних (твердых) осадков выпадает от 50 до 60 мм (Бугаева, 2009). В период времени с плюсовой температурой сумма осадков составляет 330 - 350 мм. В период времени с отрицательными значениями температуры этот показатель составляет от 110 до 120 мм (Агроклиматический справочник..., 1961; Бугаева, 2009).

Снежный покров держится 179 дней (в среднем). Толщина снежного покрова (на большей части территории) составляет от 25 до 40 см, на опушках леса и в кустарнике высота его зачастую достигает от 1,0 до 1,5 м, а на возвышенных открытых участках снег сдувается (Бугаева, 2009). Снег сходит примерно в середине - конце апреля. Период с устойчивым снежным покровом короче периода с отрицательной температурой воздуха более чем на месяц (Колесниченко и др., 1969). Длительное зимнее промерзание верхних горизонтов почвы вызывает перенос влаги из глубинных незамерзающих слоев почвы к верхним, а также конденсацию водяных паров, в результате чего влажность верхних слоев почвы повышается уже в зимний период (Боричевский, 1959; Шугалей, 1969).

Прямая и рассеянная годовая суммарная радиация составляет от 90 до 100 ккал/см² такие же значения наблюдаются в средней полосе европейской части России (Москва, Брянск). Суммарная радиация резко меняется по временам года. В январе суммарная радиация составляет всего от 1,5 до 1,9 ккал/см², а в июле достигает от 15 до 16 ккал/см². На лето приходится около 44% годовой суммарной радиации, тогда как на зиму — только 1%. Весной суммарная радиация составляет 35%, а осенью 20% годовой суммы.

Из местных факторов горные системы и простирающиеся вдоль южной границы лесостепи оказывают довольно существенное влияние на климатические условия. Также в создании микроклиматических условий большое значение имеет мезорельеф (Головнин, 1960).

ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1 Объекты исследования

Исследования проведены на территории экспериментального хозяйства «Погорельский бор» Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, которое территориально входит в Красноярскую островную лесостепь ($56^{\circ}22'$ с. ш., $92^{\circ}57'$ в. д.). Сосновые насаждения сформированы на серых постагрогенных почвах. До 2001 года земли находились в активном сельскохозяйственном обороте и использовались под посевы зерновых культур, вследствие чего верхние горизонты почвы были трансформированы многократными механическими обработками и внесением минеральных удобрений. Прекращение сельскохозяйственного использования и близость источников семян (стены соснового леса) обеспечили быстрое заселение залежи *Pinus sylvestris* L. Начало массового заселения относится к 2001–2002 годам. В результате сформировались одновозрастные загущенные молодняки с выраженной пространственной неоднородностью, обусловленной расстоянием до источника семян. На участках, удаленных от стены леса менее чем на 100 м, сформировались высокогустотные древостои, тогда как на расстоянии около 300 м густота была существенно ниже. Для изучения влияния густоты на рост и продуктивность сосновых молодняков были заложены три постоянные пробные площади (ПП), отражающие градиент густоты и конкурентных отношений.

Пробная площадь ППЗ представляет собой изреженный вариант. В 8-летнем сосняке (2009 г.) были проведены рубки ухода высокой интенсивности (93 % от исходной густоты) и заложена площадку размером 20×20 м. Рубки ухода выполнены в конце мая 2009 г. с соблюдением принципа равномерного размещения оставшихся деревьев и первоочередным удалением отставших в росте и угнетенных особей. После рубки густота составила 2.9 тыс. шт./га. По периметру

пробной площади оставлена буферная зона шириной не менее 5 м с аналогичной густотой.

Пробная площадь ПП5 служит контролем — перегущенный древостой без ухода. Размер пробной площади 20×15 м, исходная густота на момент закладки составляла 40.7 тыс. шт./га.

Пробная площадь ПП2 заложена в варианте молодняка, формировавшегося при пониженной конкуренции в условиях, близких к свободному росту, благодаря удаленности от стены леса на 300 м. Густота на момент закладки — 10.8 тыс. шт./га. (Ковалева, Собачкин, 2018; Онучин и др., 2022; Арясов, 2023; Onuchin et al., 2024)

Пространственное положение и динамика зарастания площадок отражены на спутниковых снимках (рисунок 3.1).

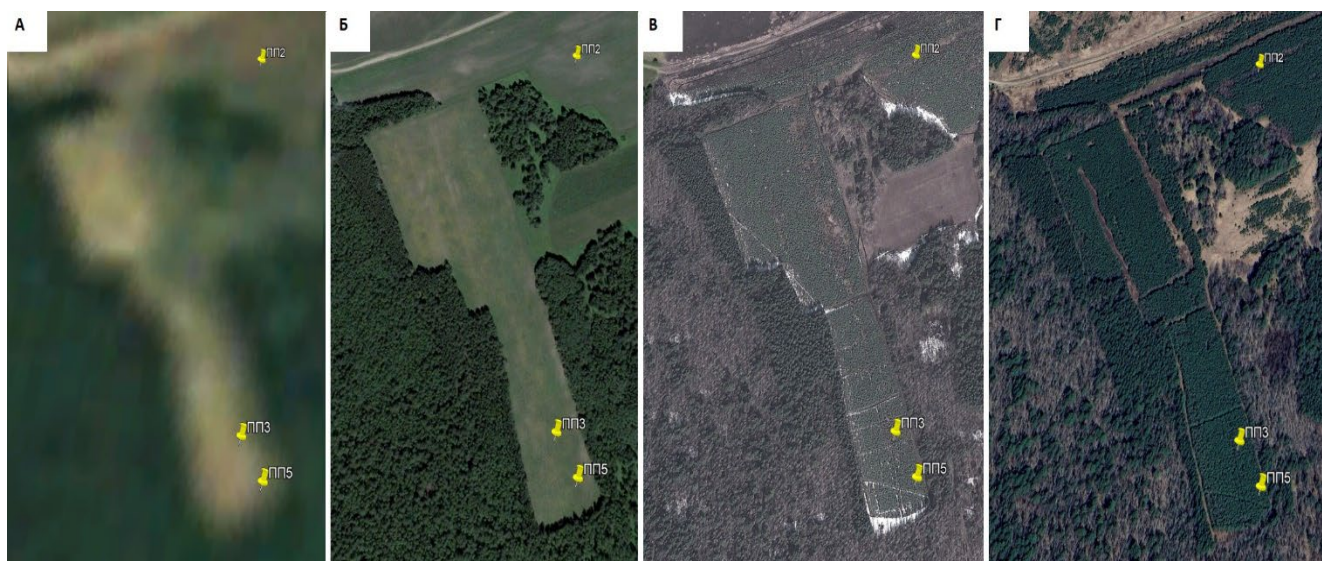


Рисунок 3.1 – Спутниковые снимки пробных площадей в различные годы: А – 1985 г.; Б – 2002 г.; В – 2011 г.; Г – 2025 г. (источник: Google Earth Pro)

Таксационная характеристика древостоев на момент последнего учета (возраст 22 года) приведена в таблице 3.1. Видно, что с уменьшением густоты закономерно возрастают средние диаметр и высота, тогда как абсолютная полнота и запас снижаются, что отражает компромисс между индивидуальным ростом и суммарной производительностью ценоза.

Таблица 3.1. Таксационная характеристика пробных площадей

	Густота, шт./га	Средние			ΣG , м ² /га	Запас, м ³ /га	Полнота
		Возраст, лет	D1.3, см	H, м			
ПП5	14333	22	6.46±2.6	9.3±1.8	47.05±0.1	245.44±5.6	1.4
ПП2	5775	22	9.66±3.5	10.3±1.4	42.29±0.14	232.37±5	1.3
ПП3	2900	22	12.76±3.3	11.2±0.7	37.06±0.17	219.16±1.3	1

3.2. Методы исследования

3.2.1 Таксация и оценка фитомассы

Оценка основных таксационных характеристик древостоев проводилась в 2009, 2012, 2016 гг. и далее ежегодно с 2019 по 2023 г. по общепринятым методикам (Побединский, 1966; Моисеев, 1971; Усольцев, 2007). На каждой пробной площади выполнялся сплошной пересчет деревьев. В молодом возрасте (2009 год) диаметры измерялись у шейки корня (у пня), а у деревьев с высотой более 1.3 метра также проводились измерения на высоте груди. В более поздние годы таксация велась только на высоте груди с применением таксационной рулетки, обеспечивавшей точность до 1 мм. Высоты определялись у 25–30 деревьев, отобранных методом пропорционально-ступенчатой представительности, что гарантирует соответствие выборочного распределения диаметров структуре всего древостоя. Для измерений в молодом возрасте использовалась мерная рейка, а в последующие годы – лазерный дальномер TruPulse, сочетающий функции высотомера и измерителя расстояний. По полученным данным для каждой пробной площади и года наблюдений строился график высот, который затем применялся для расчета средней высоты каждой ступени толщины, вывода запаса и других объемных показателей. Сводка усредненных высот для каждой ступени толщины по состоянию на 2023 год представлена в таблице 3.2.

Анализ данных таблицы 3.2 выявляет интересную особенность. Сосновые древостои, где были проведены рубки ухода (ППЗ), демонстрируют довольно высокие значения высот, сохраняя темпы прироста в высоту, характерные для древостоев с высокой конкуренцией, в которых деревья активно борются за солнечный свет. Хотя после сильного изреживания такая острая необходимость исчезает, мы предполагаем, что это связано с неким инерционным механизмом, обусловленным условиями формирования деревьев до рубок ухода. Сформировавшийся в загущенном состоянии апикальный рост сохраняет высокую

интенсивность еще в течение нескольких лет благодаря уже заложенной архитектонике крон и транспортной системе дерева. Это наблюдение заслуживает дополнительной проверки при дальнейшем мониторинге.

Таблица 3.2 Усредненные высоты для каждой ступени толщины 2023 года

D1.3, см	Высота, м		
	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)
2	4.6		
3	5.9	6.3	
4	7.0	6.9	
5	8.0	7.5	
6	8.8	8.1	
7	9.6	8.6	
8	10.3	9.1	9.8
9	10.8	9.5	10.0
10	11.2	10.0	10.2
11	11.5	10.3	10.4
12	11.7	10.7	10.6
13	11.7	11.0	10.9
14	11.7	11.2	11.1
15	11.5	11.5	11.3
16	11.2	11.7	11.6
17		11.8	11.8
18		11.9	12.1
19		12.0	12.4
20			12.6
21			12.9

В 2009, 2012 и 2021 годах проводился отбор модельных деревьев типичных для каждой ступени толщины, по пропорционально-ступенчатому представительству (Горбатенко, Протопопов, 1971), когда форма распределения всех деревьев по диаметру на пробной площади как бы повторяется в распределении модельных деревьев (Усольцев, 2007). В общей сложности за все

годы было взято 39 модельных деревьев. У каждого дерева перед рубкой фиксировались диаметр на высоте груди (или у пня) и общая высота. После спиливания и выкопки корневой системы дерево разделялось на четыре фракции: корень, ствол, ветви и хвоя.

Корневая система выкапывалась вручную, скелетные корни извлекались от центра (от стержня), длина в некоторых случаях превышала 5 метров, на глубину до 2.5 м, до полного окончания стержневого корня. Почву с корнями осторожно удаляли. Корневая система дифференцировалась на три морфофункциональные фракции: стержневой корень, скелетные корни (диаметр > 2 мм) и всасывающие (тонкие) корни (диаметр ≤ 2 мм). Каждую фракцию взвешивали в естественном влажном состоянии сразу после извлечения на электронных весах. Для последующего определения влажности из стержневого и скелетных корней выпиливали диски (спилы) толщиной 2–3 см, а от фракции всасывающих корней отбирали репрезентативную навеску, а в некоторых случаях всю массу целиком.

Стержневой корень сегментировали на 10 секций длиной 5–15 см с целью реконструкции годичного прироста. На каждом сегменте измеряли диаметры на торцевых срезах и высота сегмента, что позволило рассчитать объём по формуле усеченного конуса:

$$V = \frac{1}{3}\pi h(R^2 + Rr + r^2) \quad (1)$$

где R и r — радиусы оснований;

h — высота секции.

Спилы сканировались с использованием планшетного сканера HP ScanJet G2710 с оптическим разрешением 1200 dpi (рисунок 3.2). На полученных цифровых изображениях в программном комплексе CorelDRAW (v. 24.2.0.444) с применением макроса Curve Info проводился полуавтоматический векторный анализ срезов: оконтуривались границы годичных колец и измерялись их площади (рисунок 3.3).

Годичный объемный прирост сегмента вычисляли как разность объемов, соответствующих площадям смежных годичных колец. Доля годичного прироста

массы стержневого корня вычислялась пропорционально объёмному приросту. В дальнейшем прирост массы всей корневой системы моделировали путем распределения общей фитомассы корня согласно установленным долям прироста по годам. Такой подход обеспечил ретроспективную оценку динамики накопления фитомассы корней для каждого модельного дерева

Для оценки динамики накопления фитомассы ствола использован комплексный подход, сочетающий лабораторные измерения физико-механических свойств древесины и анализ данных многолетнего таксационного мониторинга. Из стволов модельных деревьев отбирались спилы, рассчитывался их объем и масса (рисунок 3.4). В дальнейшем определялась влажность образцов. Плотность во влажном состоянии рассчитывалась исходя из формулы:

$$\rho_{\text{вл}} = \frac{m_{\text{вл}}}{V_{\text{вл}}} \quad (2)$$

где $m_{\text{вл}}$ — масса образца во влажном состоянии;

$V_{\text{вл}}$ — объём образца во влажном (свежесрубленном) состоянии.

А для расчета плотности в сухом состоянии использовались данные влажности древесины, полученные гравиметрическим методом.

Динамика изменения запаса стволовой древесины анализировалась по результатам сплошных таксационных перечётов, выполненных в 2009, 2012, 2016 гг. и ежегодно в период 2019–2023 гг. Расчёт запаса ($\text{м}^3/\text{га}$) проводился с использованием объёмных таблиц для сосновых молодняков (Моисеев, 1971). На основе полученных рядов динамики запаса строились графики, отражающие изменение фитомассы стволовой части древостоя. Ежегодный прирост определялся как разность запасов. Для пересчёта объёмного прироста в массу использовались средневзвешенные значения плотности и влажности древесины, полученные в лабораторных условиях.

Масса ветвей (без хвои) измерялась во влажном состоянии в период отбора модельных деревьев. Для корреляции прироста ветвей с радиальным приростом ствола использованы данные разноточных сосновых молодняков сформировавшиеся на вырубке в условиях средней тайги (Средне Енисейский ОЭП

высотная мачта Zotto), экстраполированные на условия Красноярской лесостепи через аллометрические зависимости. Влажность древесины ветвей определялась по спилам.

В рамках исследований на Средне-Енисейском опытно-экспериментальном полигоне (ОЭП) проведён детальный анализ прироста фитомассы ветвей на модельных деревьях. Каждая ветвь разделялась по мутовкам, соответствующим годам формирования, с последующим взвешиванием в естественном влажном состоянии. У ветвей каждого года формирования отбиралось по 3 экземпляра с центральной части которых вырезался спил. Спилы сканировались на планшетном сканере HP ScanJet G2710, что позволило определить долю прироста каждого года (аналогично методике, применённой для анализа корневых систем) и построить реконструкцию прироста ветвей за 10-ти летний период.

Хвою отделяли от ветвей и стволовой части и разделяли по годам формирования. Каждый годичный прирост хвои взвешивали в свежесобранном состоянии. Для определения влажности от каждого года жизни отбирали репрезентативные навески, состоящие не менее чем из 100 хвоинок. При оценке общей массы фотосинтезирующего аппарата учитывали хвою двух последних лет, поскольку она во всех вариантах опыта сохранялась на 100 %, тогда как хвоя более старших возрастов демонстрировала признаки опадения.

Все отобранные фракции для получения абсолютно сухой сушились (пока вес не становился неизменным, но не менее 24 часов) при температуре 70 °С. Влажность рассчитывалась по формуле:

$$W = \frac{m_{\text{вл}} - m_{\text{сух}}}{m_{\text{сух}}} * 100\% \quad (3)$$

Где $m_{\text{вл}}$ — масса образца во влажном (естественном) состоянии;

$m_{\text{сух}}$ — масса образца в абсолютно сухом состоянии;

W – влажность образца.

Полученные данные экстраполировались на пробную площадь и на 1га опираясь на распределение деревьев по ступеням толщины с использованием ПО STATISTICA 12.



Рисунок 3.2 – Процесс сканирования на планшетном сканере HP ScanJet G2710



Рисунок 3.3 – Обрисовка границ годичных колец и последующим определением площади

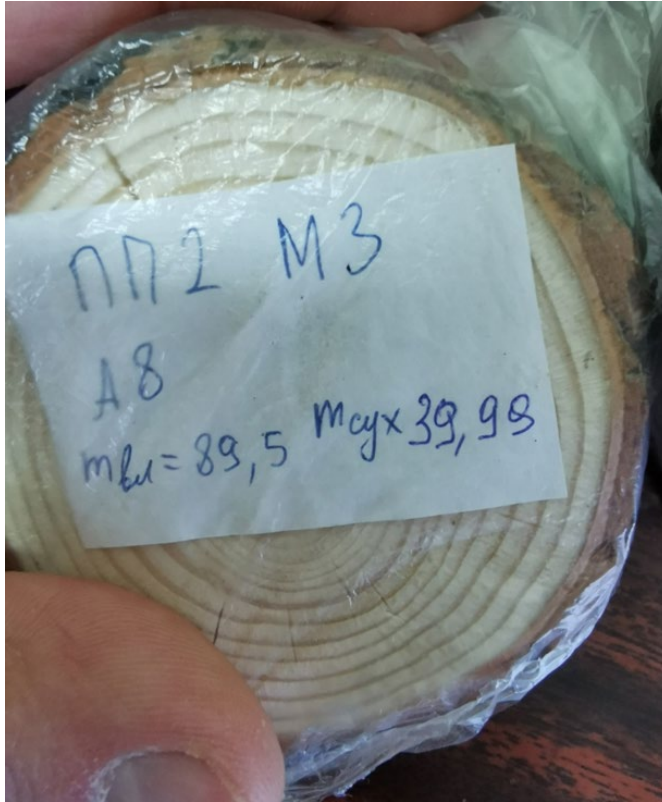


Рисунок 3.4 – Спил А8 «у пня» модельного дерева №3, пробной площади №2, с данными влажной и абсолютно сухой масс

3.2.2 Флуоресценция хлорофилла

Для оценки эффективности работы фотосинтетического аппарата сосновых молодняков и ее связи с потенциалом фиксации углерода применялась импульсно-амплитудная модуляционная (РАМ) флуориметрия хлорофилла с использованием портативного флуориметра Walz Junior РАМ (Heinz Walz GmbH, Германия) (рисунок 3.5) и ПО WinControl-3 (Schreiber et al., 1986; Baker, 2008; Heinz Walz GmbH, 2007). Данный метод позволяет неинвазивно оценить ключевые параметры работы фотосистемы II (ФСII):

• Максимальный фотохимический квантовый выход ФСII (F_v/F_m) определялся в темноадаптированном состоянии как:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m \quad (4)$$

где F_0 – минимальный уровень флуоресценции при открытых реакционных центрах ФСII (измеряется слабым модулированным светом в темноте),

F_m – максимальный уровень флуоресценции, достигаемый насыщающим световым импульсом, закрывающим все реакционные центры ФСII в темноте (Kitajima and Butler, 1975). Этот параметр характеризует максимальный фотосинтетический потенциал неповрежденного ФА.

• Эффективный фотохимический квантовый выход ФСII ($Y(II)$) рассчитывался в светоадаптированном состоянии по формуле:

$$Y(II) = (F'_m - F')/F'_m \quad (5)$$

где F' – стационарный уровень флуоресценции на фоне актиничного света перед насыщающим импульсом,

F'_m – максимальный уровень флуоресценции, достигаемый насыщающим световым импульсом на фоне этого актиничного света (при закрытых реакционных центрах).

$Y(II)$ отражает долю поглощенной световой энергии, используемую в фотохимических реакциях ФСII в реальных условиях освещения (Genty et al., 1989).

• Квантовые выходы диссипации энергии (Bilger and Björkman, 1990; Klughammer and Schreiber, 2008):

- $Y(NPQ)$ – Регулируемая диссипация световой энергии, соответствует доле энергии, которая утилизируется без повреждения ФС II за счет фотозащитных механизмов;

- $Y(NO)$ – Нерегулируемая диссипация световой энергии, соответствует доле энергии, которая повреждает ФС II;

$Y(NPQ)/Y(NO)$: Индекс эффективности фотозащитных механизмов.

• Скорость переноса электронов (ETR): Расчетный показатель линейного потока электронов через ФСII (мкмоль электронов/(м²·с)), вычисляемый по формуле:

$$ETR = PAR * ETR - Factor * PPS2/PPPS * Y(II) \quad (6)$$

где PAR – интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР), мкмоль фотонов/(м²·с),

ETR-Factor – коэффициент (0.84) поглощения фотонов фотосинтетическими пигментами (константа прибора, устанавливаемая пользователем на основе калибровки или литературы).

PPS2/PPPS – доля фотонов, поглощенных ФСII относительно общего поглощения фотосинтетическими пигментами (константа прибора равная 0.5 для высших растений (Genty et al., 1989)).

$Y(II)$ – измеренный эффективный фотохимический квантовый выход ФСII.

ETR является модельной оценкой скорости фотохимических реакций в ФСII, что является показателем эффективности работы фотосинтетического аппарата. (Schreiber, 2004; Gert Schansker, 2020). Более детально методика изложена в руководстве по эксплуатации флуориметра PAM (JUNIOR-PAM Teaching Chlorophyll Fluorometer Manual, 2020) и работах (Гольцев, 2014; Kramer, 2004; Krause, 1991; Jassby et al., 1976).



Рисунок 3.5 – Импульсный флуориметр Walz junior PAM (Heinz Walz GmbH)

Исследования выполнены в два ключевых фенологических периода:

- Ранняя весна (апрель 2022 г.), что соответствует выходу сосны обыкновенной из состояния зимнего покоя в Красноярской лесостепи (Пахарькова и др., 2013). С этой целью на каждой пробной площади было выбрано 3 дерева (по одному из низшей, средней и максимальной ступеней толщины). У каждого дерева из средней части кроны путем срезания отбиралась модельная ветвь с южной стороны (рисунок 3.6). Далее ветвь подвергалась темновой адаптации в течении 30 минут посредством помещения в светонепроницаемый контейнер. Для измерения с каждой модельной ветви брали хвоинку без видимых повреждений из средней части прироста 2021 года и помещали в магнитный зажим. Измерения проводили по стандартной методике в ПО WinControl-3 с использованием автоматической программы Light Curve, в 5 повторностях (5 хвоинок) для каждой модельной ветви.

- В период активной вегетации (июль 2022г.). Для оценки флуоресценции в вариантах древостоя, деревья которых растут в условиях значительных конкурентных отношений (ПП2, ПП5) было выбрано по 5 деревьев, исходя из принципов равномерно-ступенчатой представленности. Такой выбор обусловлен существенным разбросом диаметров стволов в этих сосняках, по сравнению с вариантом ценоза, где были проведены рубки ухода. По этой причине в сосняке,

пройденном рубками ухода (ППЗ), было отобрано 3 дерева, из низшей, средней и максимальной ступеней толщины. У каждого дерева из мутовки второго года жизни (сформировавшейся в 2021 году) путем срезания, отбиралась модельная ветвь с южной стороны. Далее процедура повторялась в том же порядке, как и на первом этапе, с той лишь разницей, что для измерения брали интактную хвою из средней части прироста 2021 (двухлетняя) и 2022 (однолетняя) годов.

Измерительная программа Light Curve включает:

1. Измерение F_0 и F_m в темноадаптированном состоянии;
2. Последовательное облучение образца актиничным светом возрастающей интенсивности (12 ступеней от 25 до 1500 мкмоль фотонов/(м²·с), по 20 секунд на каждой ступени). Что позволяет измерить стационарный и максимальный уровни флуоресценции на фоне актиничного света (F' , F_m') (Van Kooten and Snel, 1990; Heinz Walz GmbH, 2007).

Интегральные значения фотосинтетических параметров для древостоя рассчитывались с учетом его структуры по ступеням толщины. Значения параметров, усредненные по биологическим повторностям для каждого модельного дерева, использовались для построения регрессионной зависимости от диаметра ствола (D1.3). Полученная зависимость применялась для расчета теоретического значения параметра для каждого дерева на пробной площади на основе его диаметра. Окончательное интегральное значение параметра для древостоя определялось как средневзвешенное арифметическое всех индивидуальных расчетных значений, где весами служили доли деревьев соответствующих ступеней толщины в общей густоте насаждения.



Рисунок 3.6 – Отбор модельной ветви из средней части кроны путем срезания с южной стороны

ГЛАВА 4. ДИНАМИКА РОСТА И ФОРМИРОВАНИЯ ФИТОМАССЫ

4.1 Динамика густоты и оценка прироста древесины

На незанятых лесом территориях происходит заселение деревьями с разной начальной густотой. Различия вызывают множество причин – слабый или сильный урожай семян, удаленность источников семян, задернение почвы, ее влажность и т.д. Различия в начальной густоте бывают просто огромны – всего от нескольких сотен и до десятков тысяч растений на 1 га. К возрасту спелости, однако, деревьев остается не более 500-700 шт./га, со средним расстоянием между ними 4-5 м. (Рогозин, Разин, 2015). На рисунке 4.1 представлена динамика густоты исследуемых сосновых молодняков.

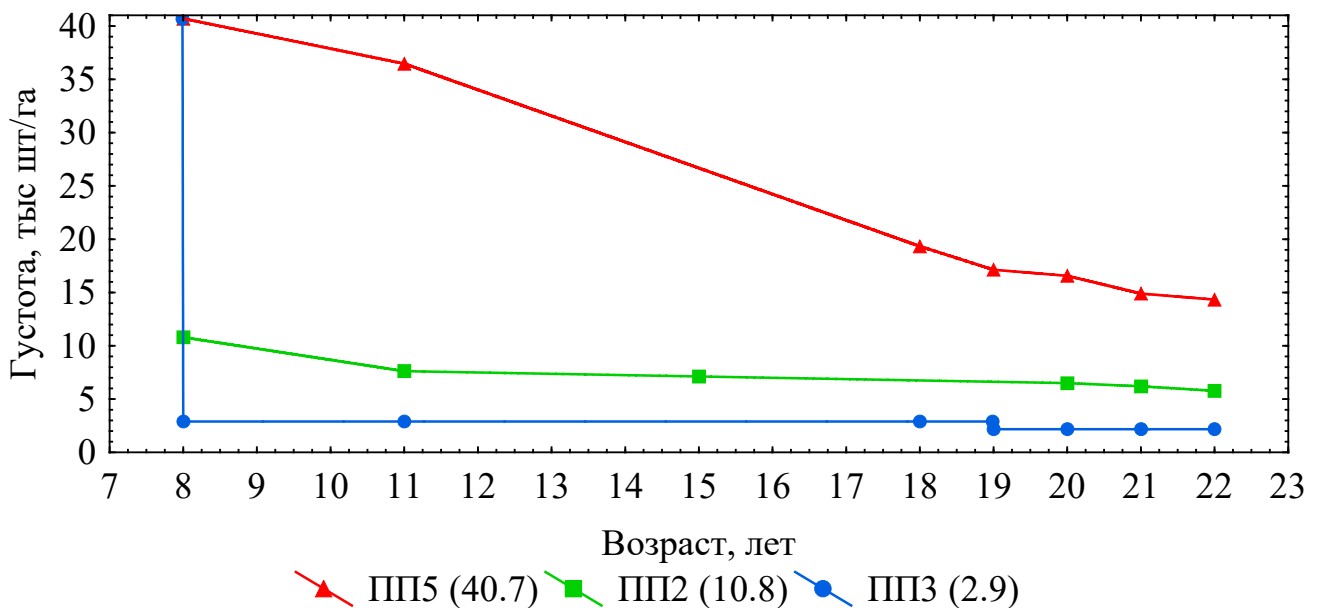


Рисунок 4.1 – Динамика густоты сосновых молодняков

На момент закладки пробных площадей (2009 год) в 8-ми летних сосновых молодняках густота перегущенного варианта (ПП5) составляла 40.7 тыс. шт./га., за 15 лет наблюдений из древостоя выпало 26.4 тыс. шт./га., что составило 65% от начальной густоты сосновых молодняков. Вариант с меньшей начальной густотой

(ПП2) имел густоту 10.8 тыс. шт./га., а за период наблюдений выпадение составило 47%, а в абсолютных единицах – 5 тыс. шт./га.

По данным сплошного перече́та вычислялся стволый запас деревьев с использованием таблиц объемов для молодняков сосны (Моисеев, 1971). На рисунке 4.2 представлены фактические данные изменения запаса. Выявленные зависимости хорошо аппроксимируются полиномами третьего порядка (рисунок 4.3):

$$\text{ПП5 (40.7)} = 18.3779 - 14.0353 * x + 2.3677 * x^2 - 0.0573 * x^3, R^2 = 0.998 \quad (7)$$

$$\text{ПП2 (10.8)} = 6.8428 - 5.9472 * x + 0.9695 * x^2 - 0.0106 * x^3, R^2 = 0.998 \quad (8)$$

$$\text{ПП3 (2.9)} = -4.1216 - 3.1014 * x + 0.4901 * x^2 + 0.0051 * x^3, R^2 = 0.993 \quad (9)$$

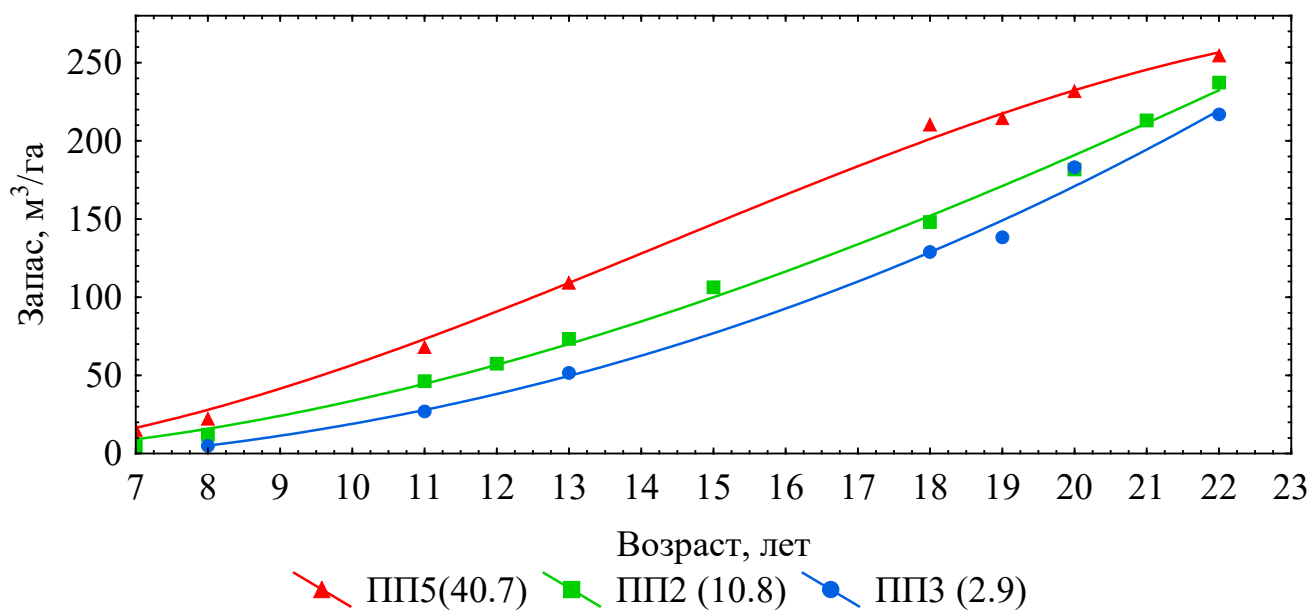


Рисунок 4.2 – Динамика запасов сосновых молодняков полученная по экспериментальным данным

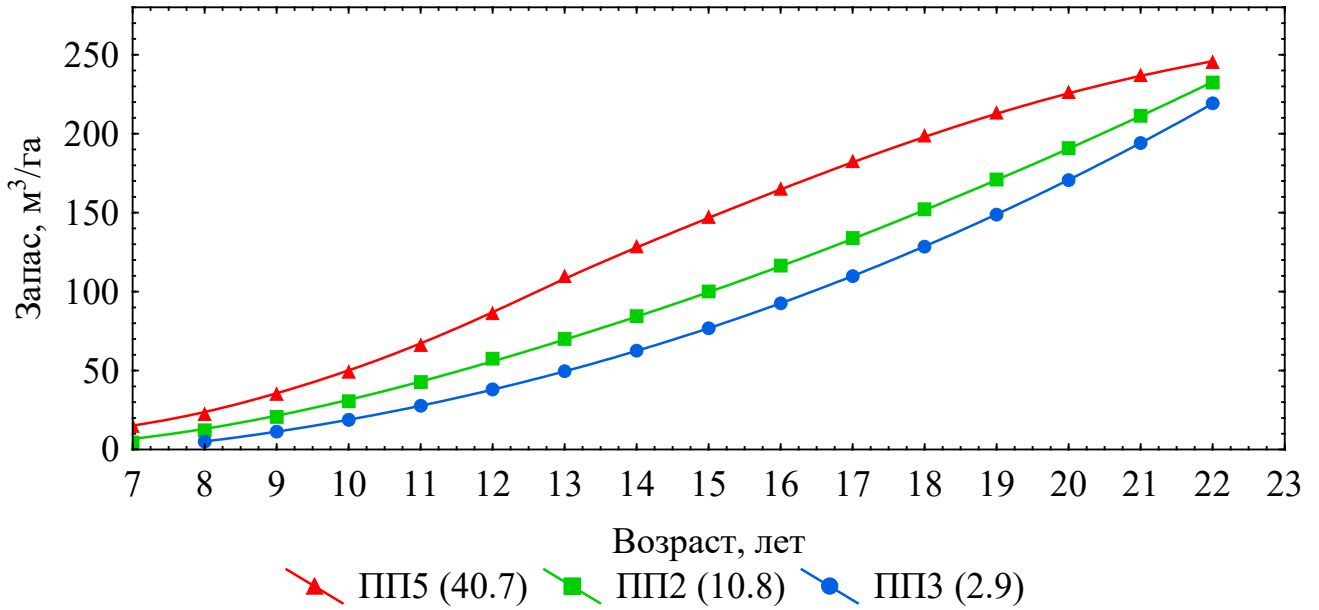


Рисунок 4.3 – Динамика запасов сосновых молодняков, по уравнениям 7, 8, 9

В первые 20 лет формирования древостоя наибольший запас стволовой древесины в коре характерен древостоем с перегущенной структурой, тогда как наименьший – экспериментальному участку с интенсивными рубками ухода. Однако темпы увеличения запаса (прирост) имеют различную динамику (рисунок 4.4).

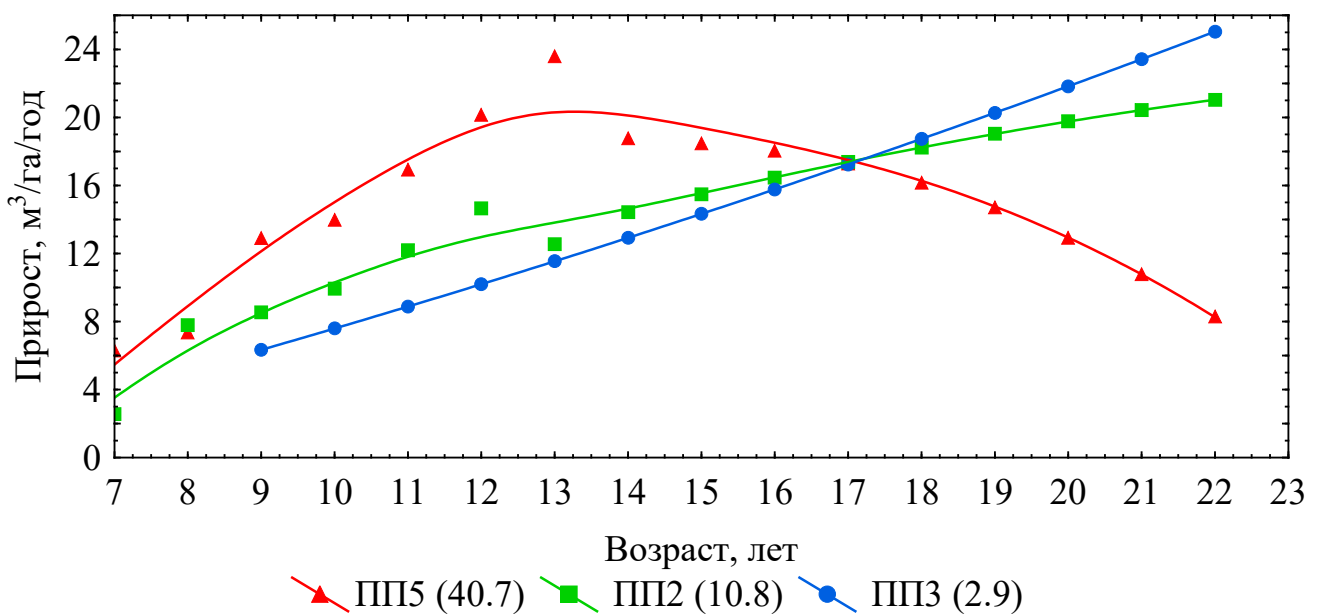


Рисунок 4.4 – Динамика прироста полученная по экспериментальным данным

Полученные данные прироста аппроксимировались полином 2-го порядка (рисунок 4.5):

$$\text{ПП5 (40.7)} = -30.4086 + 6.8551 * x - 0.2341 * x^2, R^2 = 0.893 \quad (10)$$

$$\text{ПП2 (10.8)} = -10.4548 + 2.5251 * x - 0.0508 * x^2, R^2 = 0.963 \quad (11)$$

$$\text{ПП3 (2.9)} = -3.5864 + 0.9649 * x + 0.0153 * x^2, R^2 = 1 \quad (12)$$

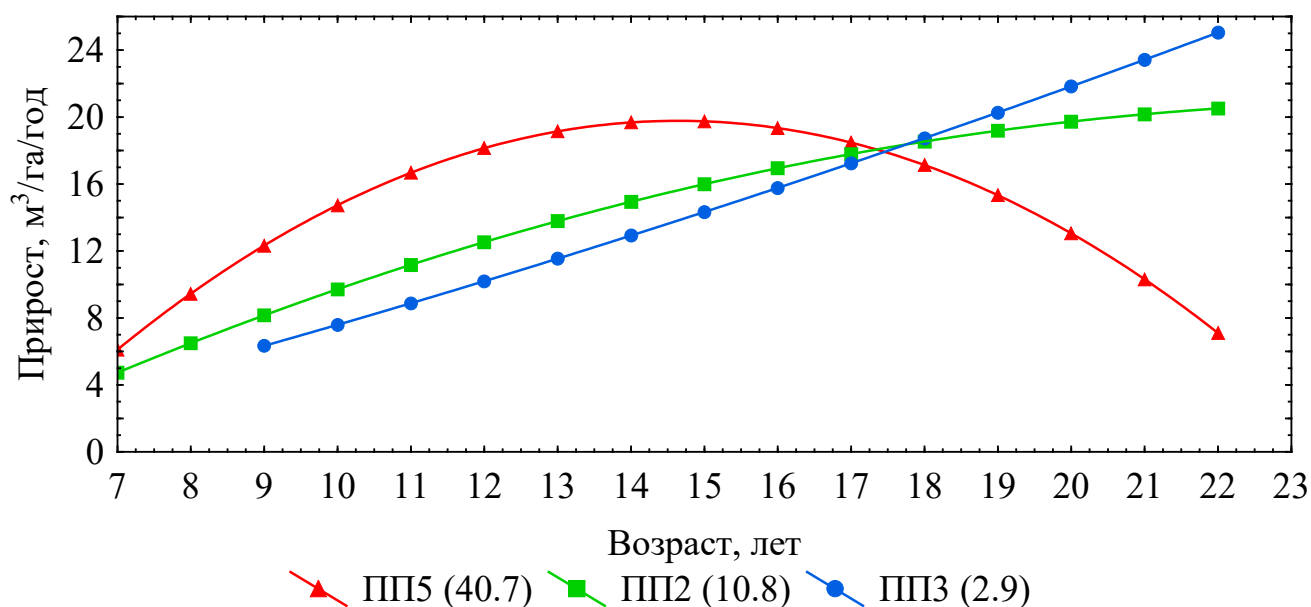


Рисунок 4.5 – Ежегодный прирост, построенный на основе уравнений 10, 11, 12

Наибольший прирост древесины на ранних этапах роста древостоя характерен для перегушенных сосняков, однако начиная с 15-летнего возраста наблюдается снижение прироста из-за обостренных конкурентных отношений, тогда как в древостоях с меньшей густотой, включая варианты с рубками ухода, прирост древесины продолжает увеличиваться с возрастом.

4.2 Оценка прироста основных компонентов фитомассы

Биологическая продуктивность лесов рассматривается как их основная характеристика, определяющая ход процессов в лесных экосистемах и используемая в целях оценки углероддепонирующей емкости лесов, экологического мониторинга, устойчивого ведения лесного хозяйства, моделирования продуктивности лесов с учетом глобальных изменений, изучения структуры и биоразнообразия лесного покрова (Сультсон, Михайлов, 2018). Исследования биопродуктивности лесных экосистем будут важнейшими до тех пор, пока требуются решения по таким проблемам, как глобальные изменения климата, устойчивое развитие и сохранение биоразнообразия (Кузьмичев и др., 2021).

Средняя плотность древесины, определенная по образцам, взятым с модельных деревьев, составила 0.58 г/см^3 . Ежегодный прирост массы стволовой древесины аналогичен приросту ее запаса (рисунок 4.6). И описывается уравнениями 2-го порядка:

$$\text{ПП5 (40.7)} = -17.637 + 3.976 * x - 0.1358 * x^2, R^2 = 0.893 \quad (13)$$

$$\text{ПП2 (10.8)} = -6.0638 + 1.4646 * x - 0.0295 * x^2, R^2 = 0.963 \quad (14)$$

$$\text{ПП3 (2.9)} = -2.0801 + 0.5596 * x + 0.0089 * x^2, R^2 = 1 \quad (15)$$

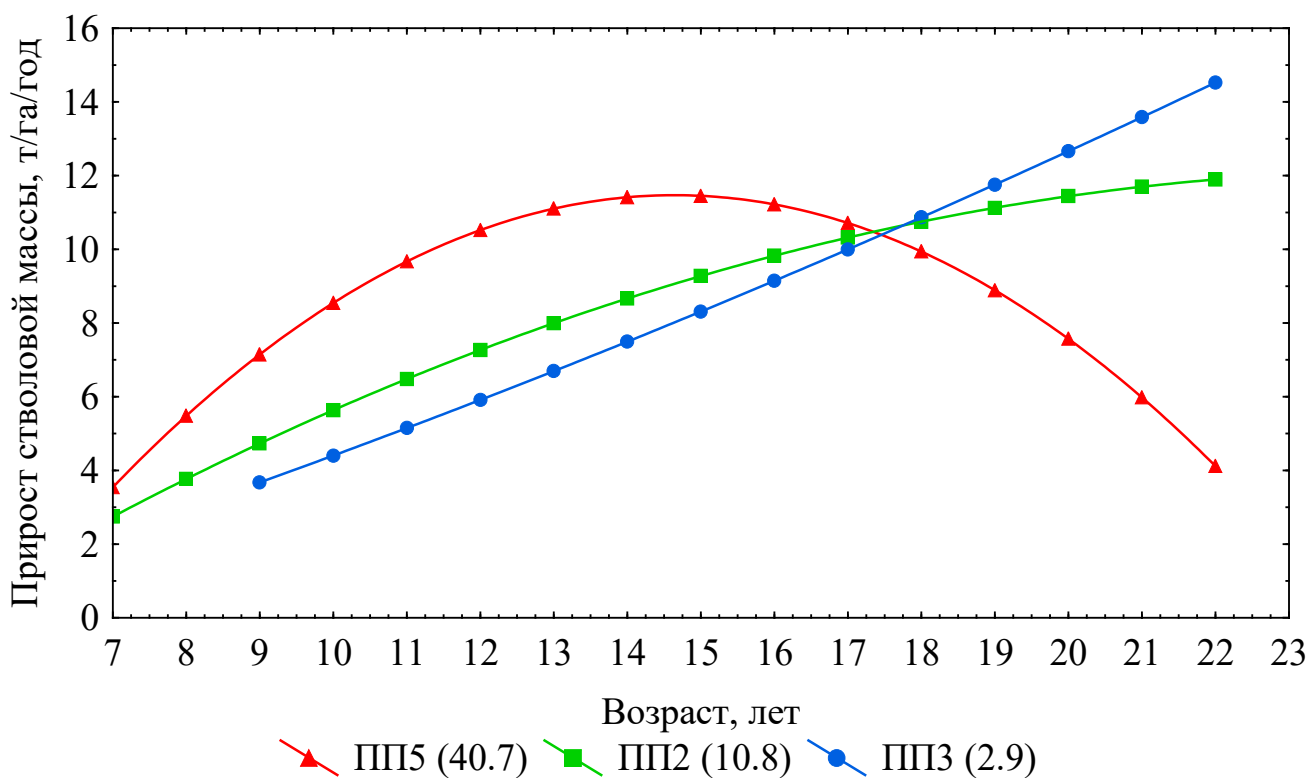


Рисунок 4.6 – Прирост массы стволовой древесины, рассчитанный на основе данных прироста запаса

Наибольший прирост древесины на ранних этапах роста древостоя характерен для перегущенных сосняков, однако начиная с 15-летнего возраста наблюдается снижение прироста из-за обостренных конкурентных отношений. Контрольный вариант в возрасте 15 лет уже достиг периода кульминации текущего прироста, тогда как в древостоях с меньшей густотой, включая варианты с рубками ухода, прирост древесины продолжает увеличиваться

Полученные результаты согласуются с выводами М. В. Рогозина и Г. С. Разина о том, что период кульминации текущего прироста в насаждениях различной начальной густоты наступает в разные сроки. В плотных ценозах, где обострена конкуренция за ресурсы среды, максимум прироста наступает раньше, чем в низко полнотных насаждениях и по величине в первом случае он оказывается ниже, чем в насаждениях некой оптимальной густоты (Рогозин, Разин, 2015).

Дисперсионный анализ выявил достоверные отличия в возрасте от 15 лет в вариантах с рубками ухода (ПП3) и перегущенным вариантом (ПП5). В возрасте от

16 лет в вариантах ПП2 и ПП5. А варианты ПП3 и ПП2 имеют достоверные различия лишь в последние 4 года.

Для оценки годового прироста корней использовались спицы стержневого корня, после сканирования определялась доля прироста для каждого года жизни. Данные рассчитывались в абсолютно сухом состоянии. На рисунке 4.7 представлены фактические значения прироста и аппроксимирующая линия, построенная методом локально взвешенного регрессионного сглаживания (LOWESS / Distance Weighted Least Squares).

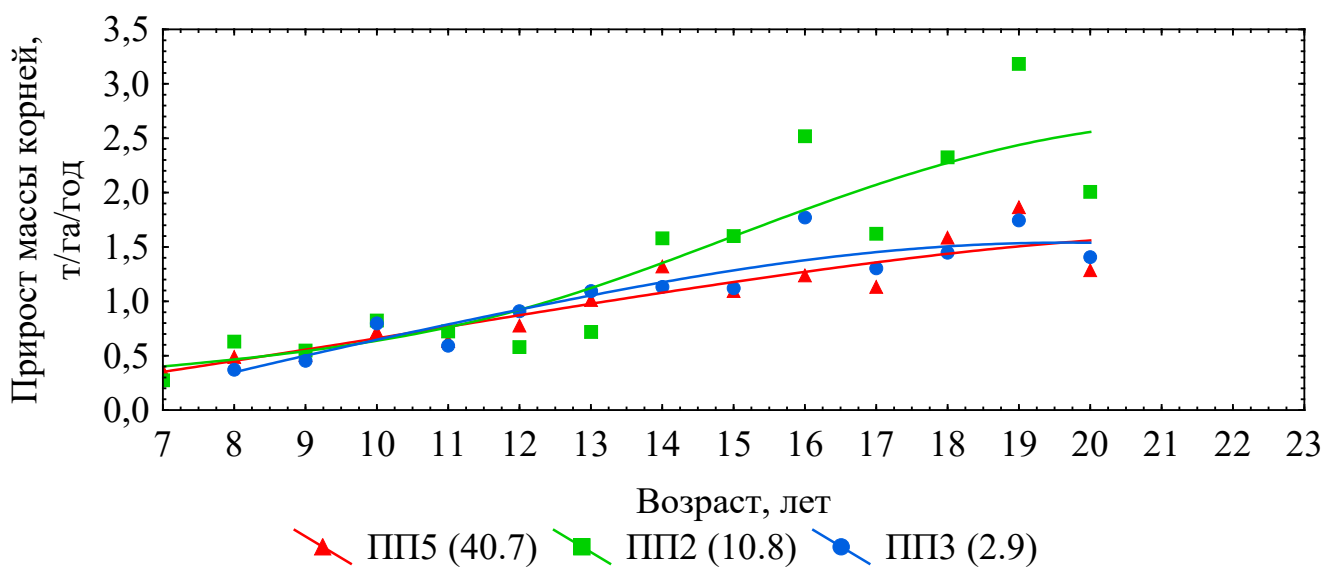


Рисунок 4.7 – Фактический прирост массы корней

Для получения выравненных данных использовались уравнения полинома второго порядка (рисунок 4.8), описывающие прирост массы корней:

$$\text{ПП5 (40.7)} = -0.5861 + 0.1553 * x - 0.0023 * x^2, R^2 = 0.845 \quad (16)$$

$$\text{ПП2 (10.8)} = -0.9173 + 0.1592 * x + 0.0007 * x^2, R^2 = 0.781 \quad (17)$$

$$\text{ПП3 (2.9)} = -1.6431 + 0.2944 * x - 0.0065 * x^2, R^2 = 0.855 \quad (18)$$

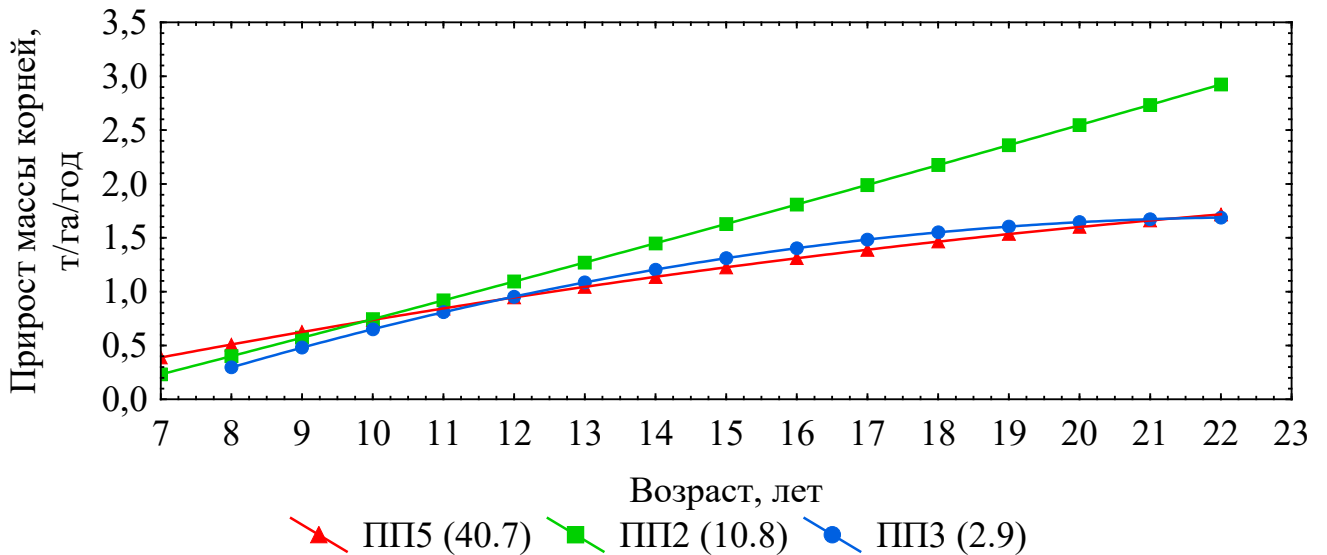


Рисунок 4.8 – Прирост массы корней, построенный на основе уравнений 16, 17, 18

Анализ динамики прироста корней (рисунок 4.8) свидетельствует о том, что на начальном этапе роста насаждений прирост их массы не зависимо от вариантов густоты имеет сходный характер. Однако начиная с возраста 11-12 лет в молодняке с начальной густотой 10.8 тыс. шт./га он существенно превышает значения такового в насаждении, начальная густота которого составляла 40.7 тыс. шт./га, а также и в насаждении, пройденном интенсивными рубками ухода.

Сохранение высоких темпов прироста корневой массы в насаждении с относительно низкой начальной густотой (ПП2) вероятно обусловлено наличием достаточного пространства для их дальнейшего роста и отсутствия корневой конкуренции за почвенную влагу и минеральное питание. Относительно низкие темпы прироста корней в перегущенном насаждении напротив обусловлены очевидно усилением корневой конкуренции за ресурсы среды. Относительно не высокие темпы прироста корневой массы молодняков, пройденных рубками ухода (ПП3), могут быть обусловлены совокупностью разниц, как между количеством носителей прироста, так и их размерами. В древостоях с обостренными конкурентными отношениями прирост корней обуславливается большим количеством деревьев, однако масса корня варьируется от 200 г для деревьев наименьшей ступени толщины и до 4000 г у доминирующих. Тогда как в

насаждении, пройденном рубками ухода (ППЗ) количество носителей составляет всего 15% от контроля (ПП5), однако ввиду большей доступности ресурсов дерева развили корневую систему массой от 3500 г до 13500 г, в данном случае деревья имеют уже объемную и сформировавшуюся корневую систему, которая свободно развивается пропорционально потребностям дерева.

Для более полного осознания различий в специфике фракционного прироста фитомассы сосновых молодняков вероятно следует обратить внимание не только на абсолютные значения динамики прироста тех или иных фракций, а оценить этот процесс в относительных единицах. Рассмотреть структуру динамики прироста различных фракций, на чем будет сделан акцент ниже.

Прирост корней имеет значимые отличия в возрасте с 9 до 22 лет у варианта ПП2 (10.8) с вариантами ПП5 (40.7) и ПП3 (2.9). Тогда как контрольный вариант и вариант с рубками ухода не имеют значимой разницы.

Для расчета прироста ветвей использовались данные суммарной массы побегов, отобранные в 2021, 2012 и 2009 годах, которые были пропорционально соотнесены с долей прироста ствола (рисунок 4.9).

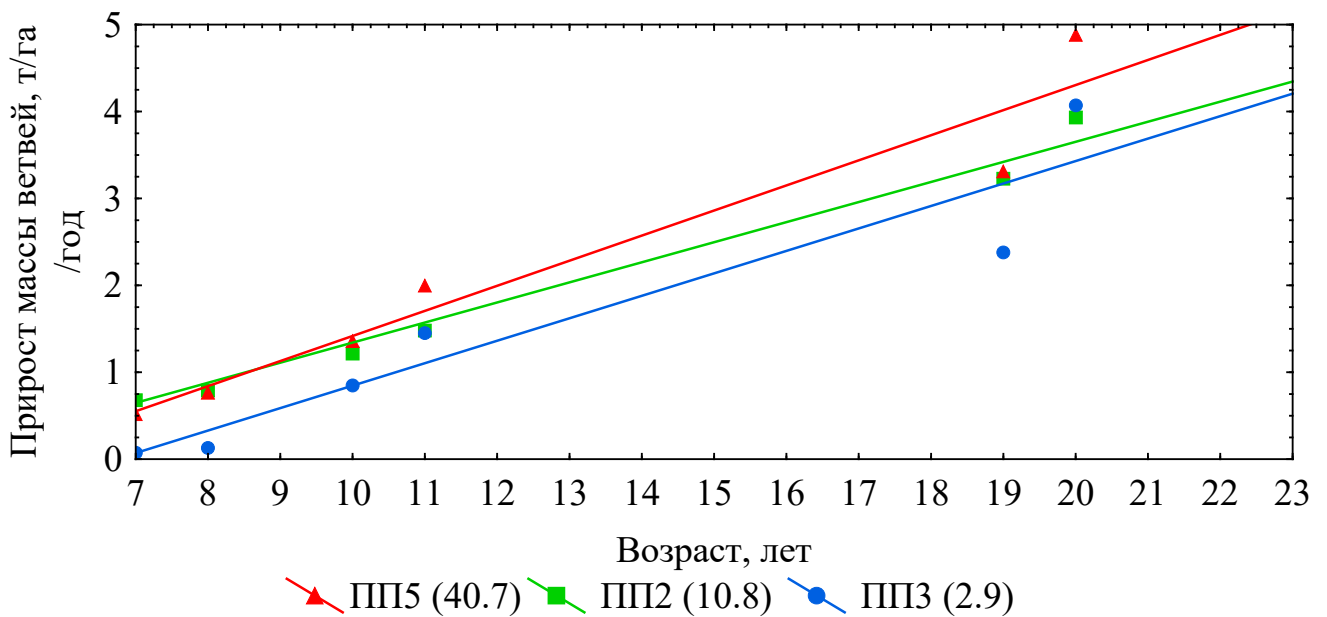


Рисунок 4.9 – Фактический прирост массы ветвей

Данные выравнивались линейно, на основе полученных уравнений (19-21) был построен рисунок 4.10:

$$\text{ПП5 (40.7)} = -1.4692 + 0.2887 * x, R^2 = 0.934 \quad (19)$$

$$\text{ПП2 (10.8)} = -0.968 + 0.231 * x, R^2 = 0.989 \quad (20)$$

$$\text{ПП3 (2.9)} = -1.7379 + 0.2584 * x, R^2 = 0.898 \quad (21)$$

Анализ динамики прироста массы ветвей (рисунок 4.10) выявил максимальные значения данного показателя в высокоплотных молодняках и минимальные — в насаждениях после рубок ухода. Предположительно, такая специфика прироста обусловлена обострением конкурентных отношений в густых древостоях, что приводит к интенсивному отмиранию ветвей в нижних ярусах полога и элиминации угнетенных экземпляров. Продолжающийся рост деревьев компенсируют высвободившееся пространство за счет усиленного роста ветвей направленного на увеличение фотосинтетического потенциала ассимиляционного аппарата и захват большей доли фотосинтетически активной радиации. В насаждениях, пройденных рубками ухода, ветви длительное время сохраняют высокую жизнеспособность и полноценно выполняют свои физиологические функции. Динамика прироста ветвей в насаждении с относительно низкой начальной густотой занимает промежуточное положение.

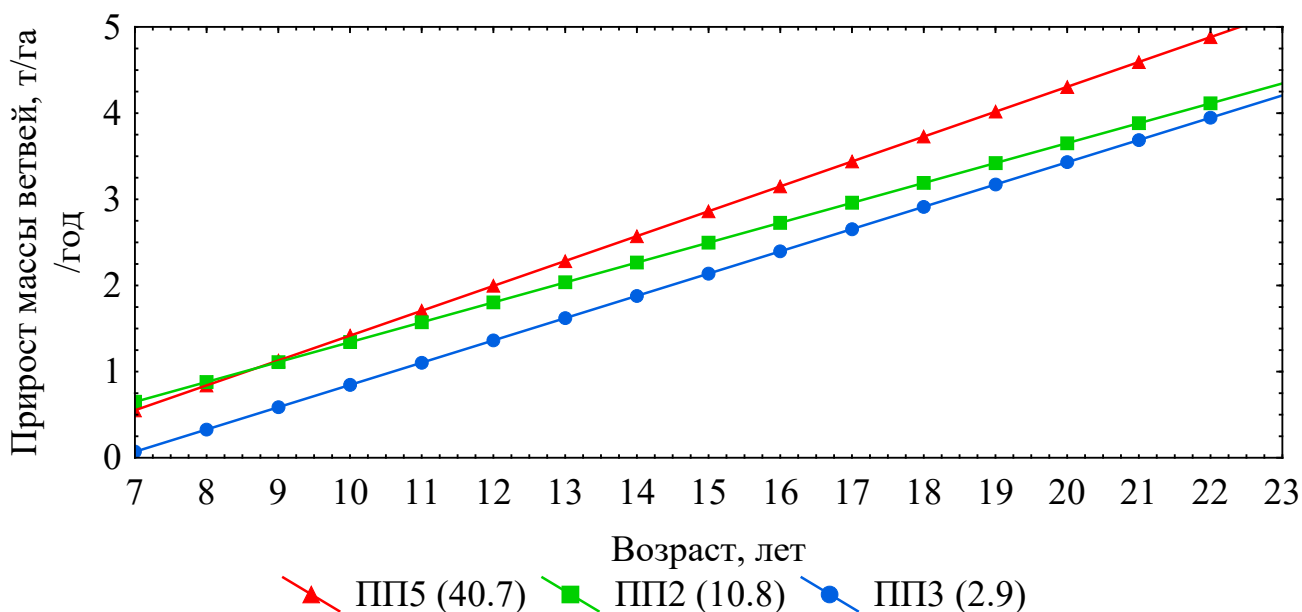


Рисунок 4.10 – Линейный прирост массы ветвей

Одна из основополагающих функций ветвей – предоставить возможность дереву сформировать максимально развитый ассимиляционный аппарат. Фотосинтез является основополагающим процессом, благодаря которому растения получают энергию необходимую для их роста и развития. В этой связи определенный интерес представляет анализ динамики прироста хвои изученных насаждений (рисунок 4.11). Для аппроксимации динамики прироста хвои использовались данные массы хвои последних двух лет, которые имели 100% представленность.

Изменение прироста массы хвои в абсолютно сухом состоянии можно описать следующими уравнениями, на основе которых был построен рисунок 4.12:

$$\text{ПП5 (40.7)} = -0.9488 + 0.316 * x - 0.0045 * x^2, R^2 = 0.908 \quad (22)$$

$$\text{ПП2 (10.8)} = -2.6329 + 0.4649 * x + 0.0074 * x^2, R^2 = 0.886 \quad (23)$$

$$\text{ПП3 (2.9)} = -4.4623 + 0.7975 * x - 0.0219 * x^2, R^2 = 0.954 \quad (24)$$

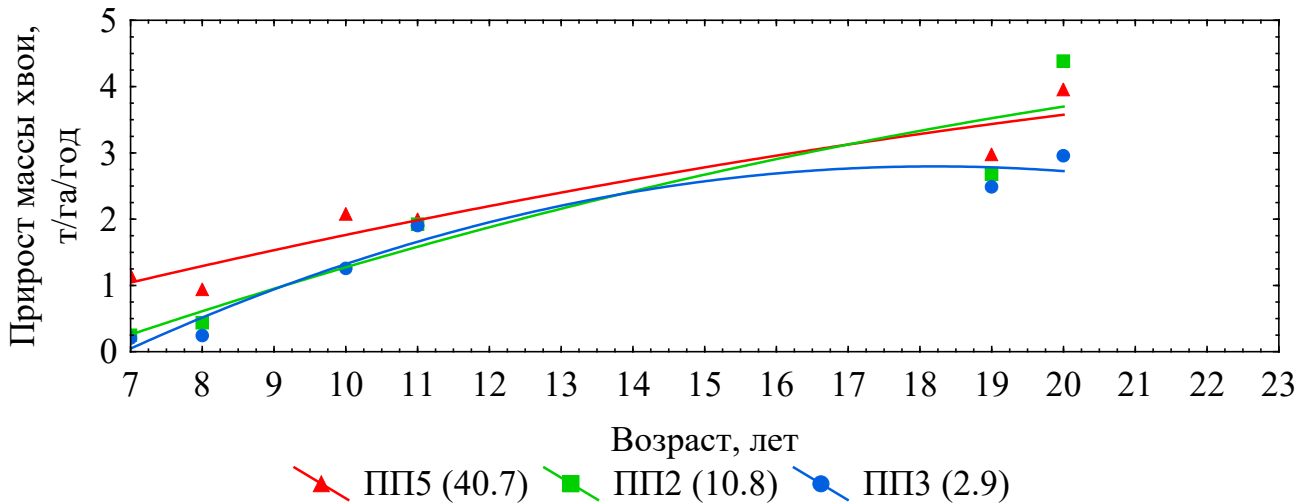


Рисунок 4.11 – Прирост массы хвой в абсолютно сухом состоянии сосновых молодняков различной густоты

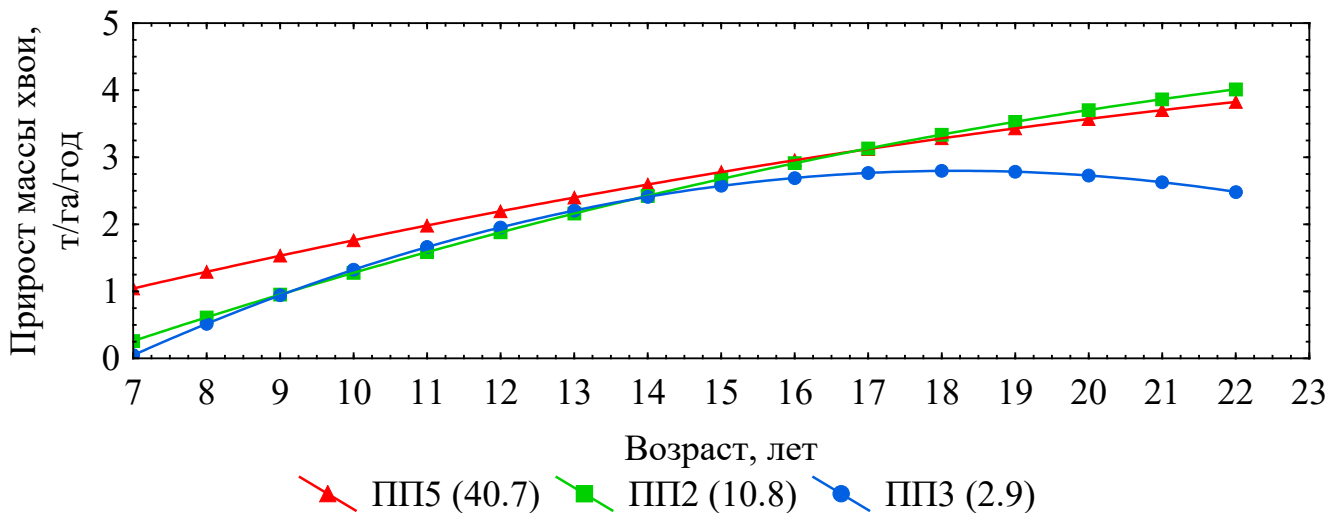


Рисунок 4.12 – Прирост массы хвой сосновых молодняков различной густоты, построенный на основе уравнений 22, 23, 24

Древостой, не пройденные рубками ухода, независимо от начальной густоты демонстрируют устойчивую тенденцию повышения прироста массы хвой на протяжении всего периода наблюдений. В насаждении, пройденном рубками ухода, такая тенденция сохраняется до 18-летнего возраста. Затем прирост хвой стабилизируется на уровне 2.5 т/га в год и даже слегка снижается (рисунок 4.12). Здесь мы, казалось бы, сталкиваемся с парадоксальной ситуацией, когда

устойчивое увеличение прироста древесины в этом насаждении на протяжении всего периода наблюдений, сопровождается снижением прироста массы хвой после 18-летнего возраста. В противоположность этому в максимально загущенном сосняке (ПП5), где вследствие обострившейся внутривидовой конкуренции, начиная с 15-летнего возраста, отмечено снижение темпов прироста древесины, прирост массы хвой сохраняет свои темпы. В тоже время в сосняке, начальная густота которого составляла 10.8 тыс. шт./га, темпы прироста, как древесины, так и хвой сохраняют тенденции устойчивого роста. Эта закономерность указывает на разную эффективность работы фотоассимиляционного аппарата (Онучин и др, 2024).

Интересен анализ возрастной структуры прироста различных фракций фитомассы древостоев в связи с различной густотой (рисунок 4.13 – 4.15).

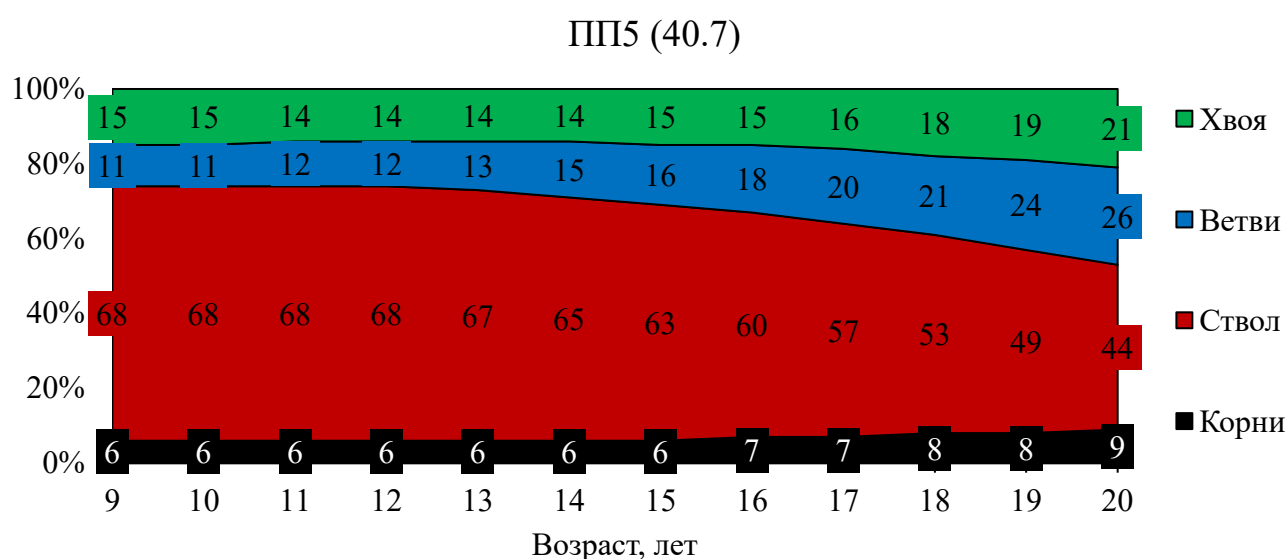


Рисунок 4.13 – Динамика структуры прироста фракций фитомассы перегущенного древостоя

В исследуемом диапазоне возрастов основная доля прироста массы различных фракций сосновых древостоев во всех вариантах эксперимента приходится на фитомассу стволов. В начальный период роста на прирост стволовой части приходится от 63 до 68% от общего прироста фитомассы деревьев. Однако

начиная с возраста 13-14 лет, насаждения с высокой начальной густотой демонстрируют достаточно резкое, как абсолютное, так и относительное снижение прироста этой фракции фитомассы (рисунок 4.6, 4.13). К 20 годам на прирост древесины приходится всего 44% от общего прироста фитомассы древостоев. Это связано, очевидно, с обострением конкурентных отношений в древостое и перестройкой структуры прироста. Отмечено, что при снижении жизненного состояния сосновых деревьев сокращается продолжительность жизни хвои (Тюкавина, Корепин, 2023). Жесткие конкурентные условия снижают жизненное состояние деревьев и сокращают продолжительность жизни хвои. Ответной реакцией, на это является образование новой хвои взамен опавшей, что и приводит к увеличению прироста этой фракции фитомассы как в абсолютных, так и в относительных величинах (рисунок 4.12, 4.13).

Увеличение прироста хвои, и снижение прироста стволовой массы обуславливается также менее эффективной работой фотосинтетического аппарата перегущенных древостоев по сравнению с менее густыми или пройденными рубками ухода насаждениями (Онучин и др, 2024).

В целом динамика структуры прироста фитомассы перегущенного древостоя по сравнению с другими вариантами характеризуется наименьшей стабильностью. Как отмечалось выше, к 20 летнему возрасту доля прироста стволов, снизилась до 44%, а доля прироста ветвей и хвои возросла по сравнению с началом периода наблюдений соответственно с 11 и 15% до 26 и 21% в общем объеме прироста фитомассы древостоя. Наименьшая доля прироста в перегущенных сосновых молодняках приходится на корневые системы (6-9%) от общего прироста.

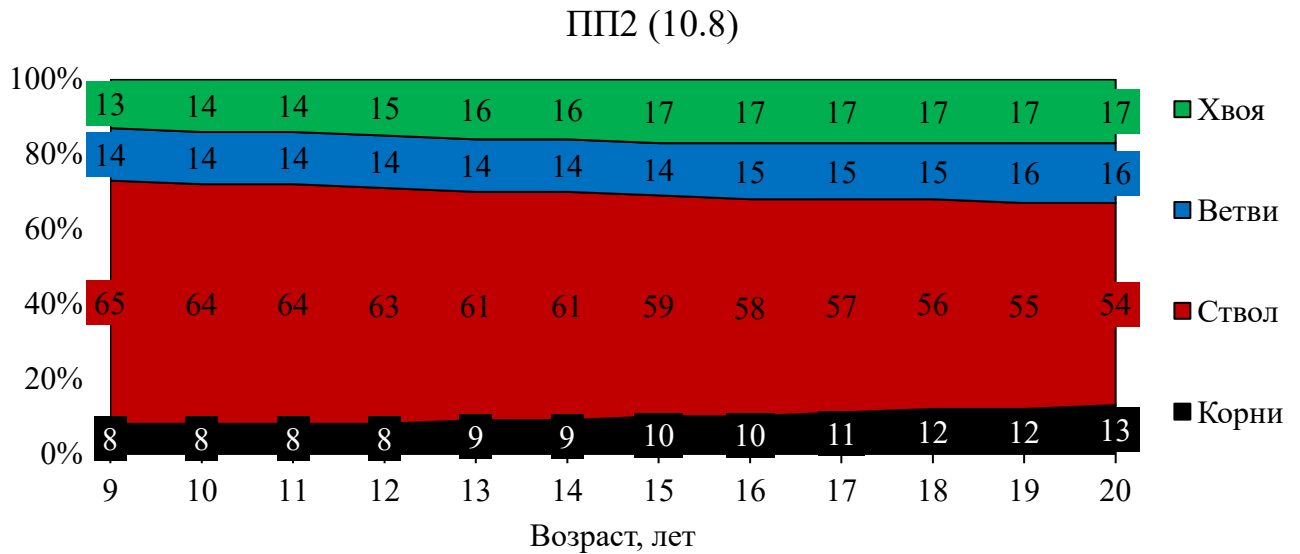


Рисунок 4.14 – Динамика структуры прироста фракций фитомассы древостоя с изначально низкой густотой

В древостоях с изначально не высокими конкурентными отношениями, где деревья формировались в условиях приближенных к свободному росту, с возрастом также уменьшается доля прироста стволовой массы, но не так резко, как в перегущенных насаждениях. В 20 летнем возрасте на долю прироста стволов здесь приходится 54% от общего прироста, что на 10% больше, чем в перегущенных молодняках к этому же возрасту (рисунок 4.14). По аналогии с насаждением, испытывающим жесткие конкурентные отношения, в данном древостое прослеживается увеличение прироста, как хвои, так и ветвей, однако эти тенденции менее выражены. Прирост доли хвои в общем объеме прироста древостоя возрастает с 13 до 17, а ветвей с 14 до 16 %. Прирост корней в данном варианте опыта имеет как наибольшие абсолютные значения (рисунок 4.8), так и в относительных единицах лидирует по сравнению с другими вариантами эксперимента. К 20 годам доля прироста корней составляет 13 % от общего прироста фитомассы древостоя (рисунок 4.14).

ППЗ (2.9)

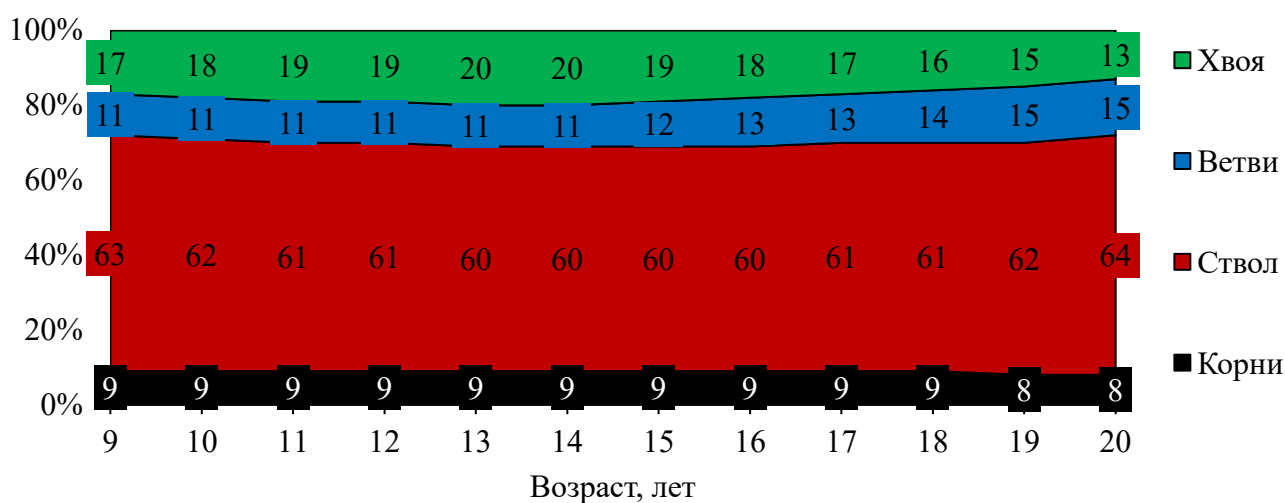


Рисунок 4.15 – Динамика структуры прироста фракций фитомассы древостоя пройденного интенсивными рубками ухода

Древостои, пройденные рубками ухода высокой интенсивности, отличаются более стабильной структурой прироста различных фракций фитомассы на протяжении всего периода наблюдений. На долю стволов приходится 60-64, на долю ветвей 11-15, хвои 13-20, а корней 8-9% прироста общей фитомассы древостоя (рисунок 4.15). Следует лишь отметить снижение прироста хвои, как в абсолютных, так и в относительных показателях (рисунок 4.12, 4.15).

Феномен снижения прироста хвои, которая обеспечивает прирост всей фитомассы древостоя, при сохранении и даже некотором увеличении доли прироста стволов объясняется более эффективной работой ассимиляционного аппарата, в насаждениях, пройденных рубками ухода. Эффективная работа фотосинтетического аппарата способна обеспечить необходимое количество продуктов фотосинтеза для лучшего относительного роста фитомассы всего древостоя по сравнению с вариантами не пройденными рубками ухода, в которых обостряются конкуренция за ресурсы среды (Арясов, Онучин, 2025; Онучин и др, 2024).

ГЛАВА 5. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПРОДУКТИВНОСТИ

Солнечная энергия, как фундаментальный фактор эволюции биосферы (Blankenship, 2021), обеспечивает энергетическую основу для функционирования автотрофных систем. Поскольку все живые организмы, включая древесные растения, представляют собой открытые системы, требующие постоянного обмена веществом и энергией для поддержания гомеостаза, роста и репродукции (Ruban, 2012), эффективность улавливания световой энергии является ключевым фактором их конкурентоспособности в биогеоценозах. Автотрофы выработали комплекс механизмов для оптимизации преобразования световой энергии, направленных на максимизацию фотосинтетической продуктивности и обеспечение выживания (Ruban, 2015). В данной работе для оценки потенциальной фотосинтетической активности хвойных древостоев в ранневесенний период, при отсутствии стрессоров, ингибирующих фотосинтез, был использован показатель максимального фотохимического квантового выхода Фотосистемы II (F_v/F_m) (рисунок 5.1).

Результаты выявили значимые различия в F_v/F_m между типами насаждений. Древостои после рубок ухода характеризовались наименьшей максимальной эффективностью ФС II. Древостои естественной густоты (без вмешательства) демонстрировали достоверно более высокие (на 20%) и статистически однородные значения F_v/F_m по сравнению с изреженными насаждениями. Наблюдения также показали, что деревья в условиях естественной конкуренции раньше выходят из состояния зимнего покоя, несмотря на сохранение снежного покрова и более низкие температуры воздуха в сомкнутых древостоях на момент отбора проб. Согласно литературным данным (Sofronova, 2018), такая ранняя активация фотосинтетического аппарата повышает риск повреждения хвои возвратными заморозками ("весенний ожог"). Полученные данные позволяют предположить, что ускоренная весенняя активация ФС II у деревьев в густых древостоях является адаптивным механизмом, направленным на быстрый захват ресурса света в

условиях высокой внутривидовой конкуренции. В противоположность этому, деревья в изреженных насаждениях (после рубок) демонстрируют более консервативную стратегию, отсрочивая активацию фотосинтеза и минимизируя риск повреждения в условиях нестабильного весеннего микроклимата.

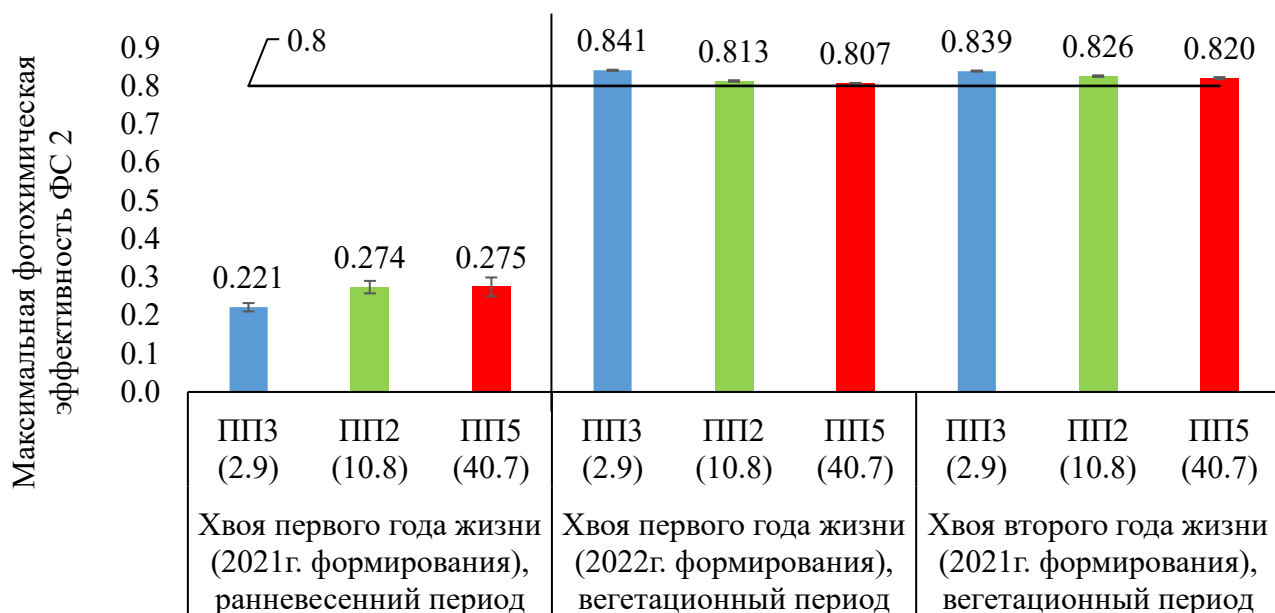


Рисунок 5.1 Максимальная квантовая эффективности фотосинтеза ФС II в ранневесенний и вегетационный периоды

Максимальная фотохимическая эффективность ФС II в период вегетации очень близка по своим значениям среди исследуемых вариантов древесных ценозов, а разница составляет не более 4%. Значения F_v/F_m во всех случаях превышают 0.8, что свидетельствует об отсутствии повреждений у хвоинок. Можно сделать вывод, что максимальный потенциал фотосинтеза в период вегетации в меньшей степени зависит от густоты, хотя корреляция и прослеживается (0.838 для хвои первого года и 0.894 для хвои второго года жизни).

5.1 Ранневесенний период

Для оценки функционального состояния фотосинтетического аппарата в условиях меняющейся световой среды (PAR 0–1500 $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) использовали скорость переноса электронов (ETR). В отличие от F_v/F_m , ETR позволяет оценить не только потенциальную, но и фактическую эффективность ФС II при различных интенсивностях света, на что влияет густота и конкурентные отношения внутри ценоза.

Установлено, что наибольшие значения ETR во всем диапазоне PAR характерны для сосняка с изначально низкой конкуренцией (ПП2, близкий к свободному росту). Наименьшие значения ETR наблюдались в контрольном сосняке высокой густоты (ПП5). Рубки ухода (ПП3) снизили конкуренцию и повысили ETR по сравнению с ПП5, особенно при высоких PAR. Однако эффективность фотосинтеза ПП3 не достигла уровня ПП2 (рисунок 5.2).

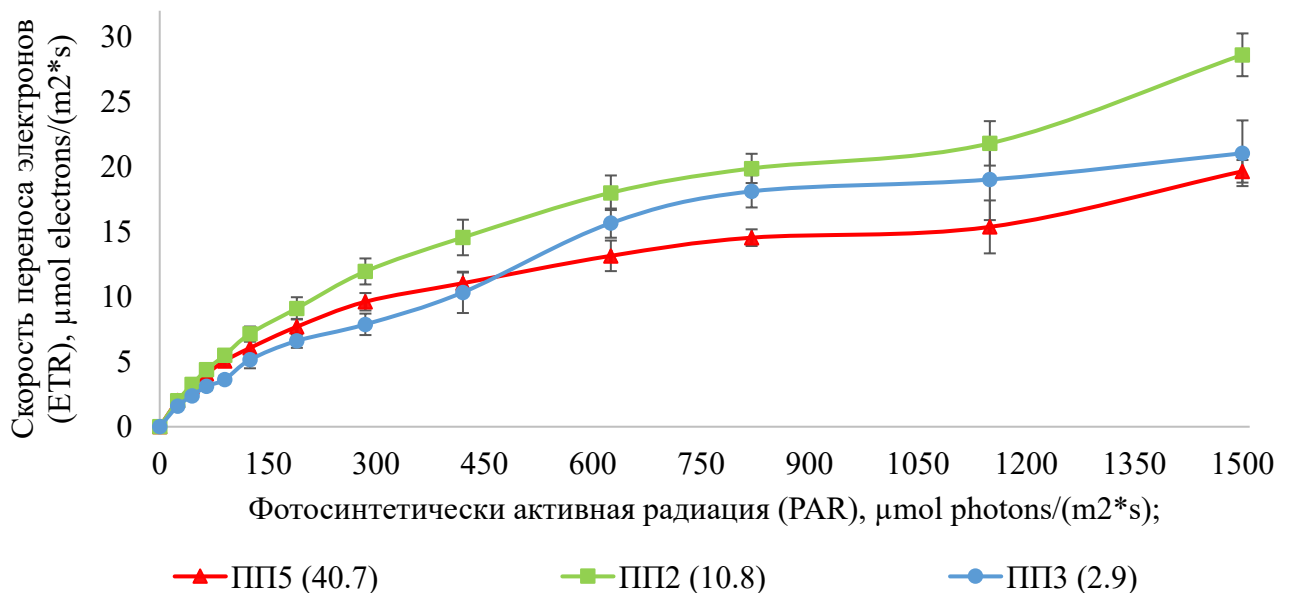


Рисунок 5.2 – Скорость переноса электронов (ETR) в зависимости от фотосинтетически активной радиации (PAR) в разногустотных сосновых молодняках (ранняя весна).

Для оценки защиты от фотоингибирования использовали отношение $Y(NPQ)/Y(NO)$, где высокие значения указывают на эффективную работу защитного механизма NPQ. В ранневесенний период общий уровень фотозащиты низок из-за неактивного состояния ФС II и деградации антенных комплексов после зимнего покоя (Софронова, 2018). Древостой со слабой конкуренцией (ПП2) показал наибольшую готовность к поглощению высокоинтенсивного света и высокие фотозащитные способности. Древостой после рубок (ПП3), несмотря на замедленный выход из покоя (низкое F_v/F_m), продемонстрировал более эффективную фотозащиту, чем контроль ПП5 (Арясов, 2023).

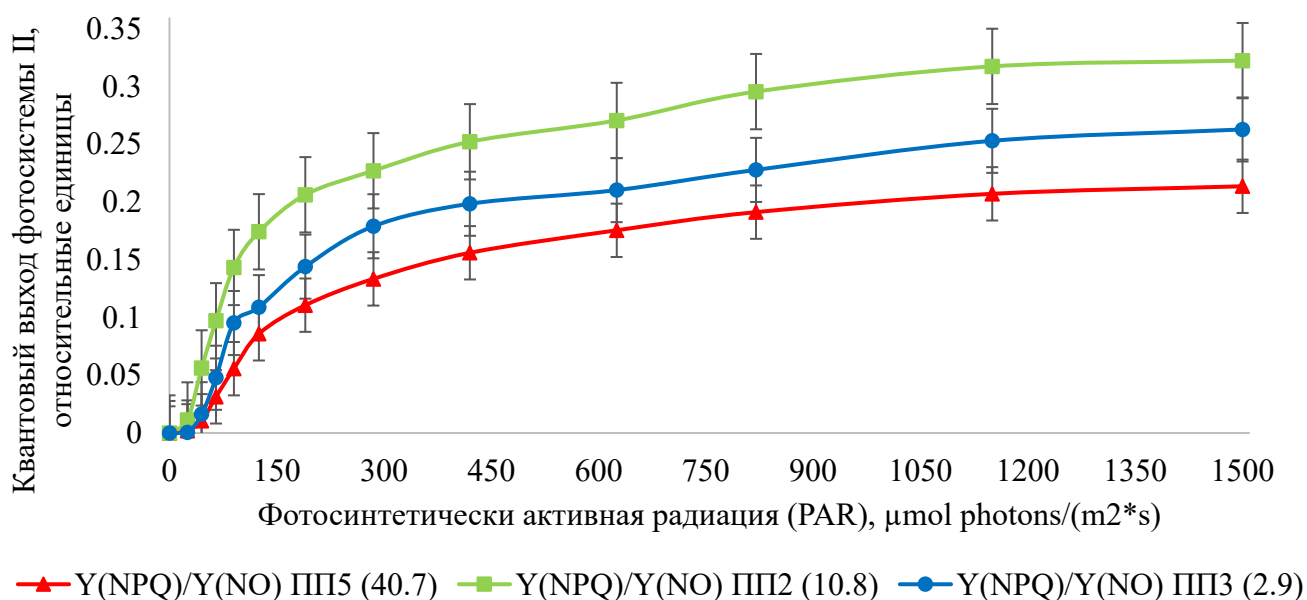


Рисунок 5.3 – Отношение $Y(NPQ)/Y(NO)$ в зависимости от фотосинтетически активной радиации (PAR) в разнотравных сосновых молодняках (ранняя весна)

5.2 Период вегетации

Вегетационный период (ВП) представляет собой промежуток года, когда растения способны к росту и развитию. В условиях Красноярской лесостепи ВП составляет 150 дней, в связи с этим важно оценить потенциал фотосинтеза в период оптимальных климатических условий. На рисунках 5.4 и 5.5 представлены зависимости ETR от PAR для хвои первого и второго года жизни.

В период вегетации деревья, растущие в условиях с практически отсутствующей конкуренцией (ППЗ), получают достаточное количество ресурсов, а также большее количество высокоинтенсивной энергии солнца, которую могут направить в получение продуктов фотосинтеза, по сравнению с ценозами, деревья которых формируются в конкурентной среде. Наибольшая разница скорости переноса электронов наблюдается в ФС II хвои первого года жизни при интенсивности PAR от $625 \mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ и увеличивается, достигая 21% при $1500 \mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (Рисунок 5.4). При этом потенциал фотосинтеза деревьев, растущих в конкурентных условиях, имеет примерно равные значения.

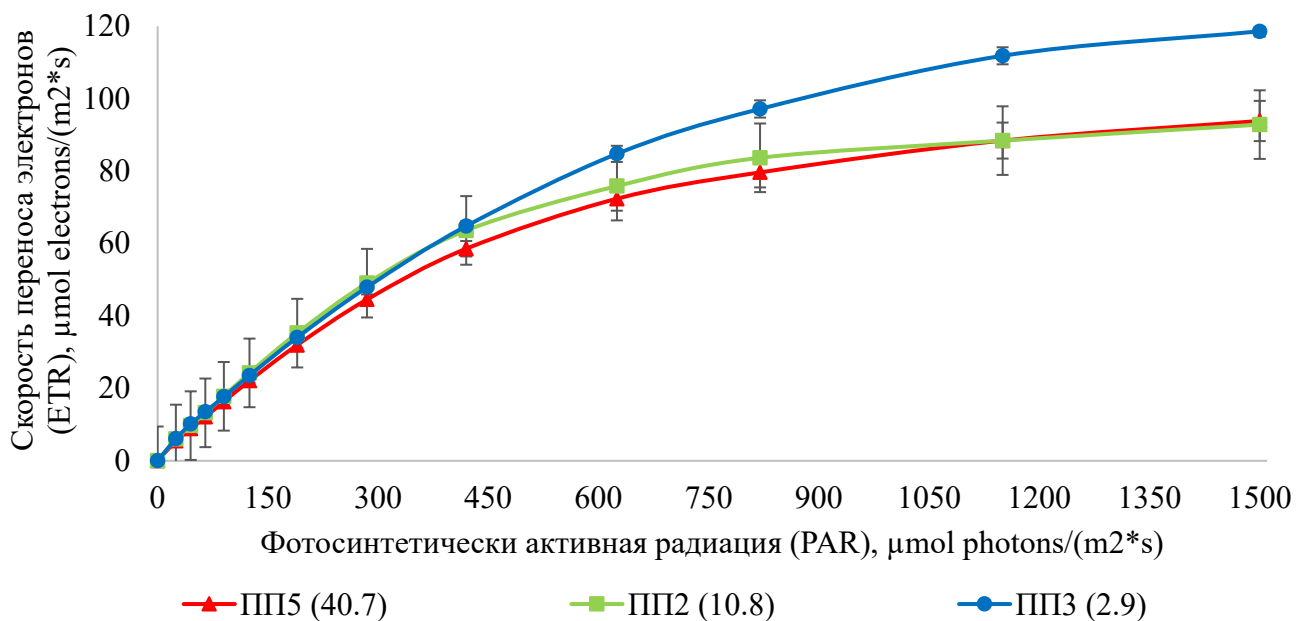


Рисунок 5.4 – Скорость переноса электронов (ETR) в зависимости от фотосинтетически активной радиации (PAR) хвои первого года жизни разногустотных сосновых молодняков в период вегетации.

Биохимический состав хвои различается в зависимости от возраста фотоассимилирующих элементов, что в свою очередь отражается в работе ФС аппарата. В рамках исследования была произведена оценка состояния хвои 2 го года жизни (рисунок 5.5). Наименьшие значения ETR в хвое второго года жизни характерны для сосняка с наибольшими конкурентными отношениями (ПП5), в то время как в биоценозах с более низким уровнем конкурентных взаимодействий отмечены сопоставимые значения.

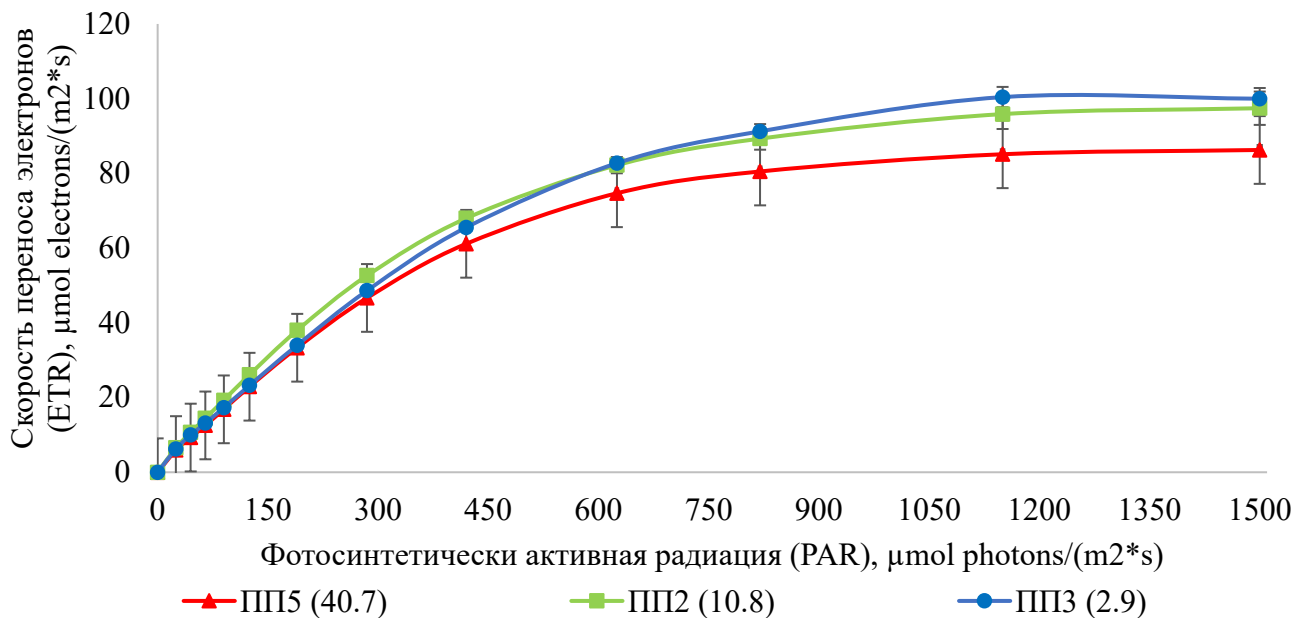


Рисунок 5.5 – Скорость переноса электронов (ETR) в зависимости от фотосинтетически активной радиации (PAR) хвои второго года жизни разногустотных сосновых молодняков в период вегетации.

Также можно отметить, что древостой с изначально менее густой структурой (ПП2) имеет равные значения ETR как для хвои первого года жизни, так и второго, в то время как значения скорости переноса электронов выше у более молодой хвои в древостоях онтогенез которых связан с высокой внутривидовой конкуренцией.

Графики отношений $Y(\text{NPQ})/Y(\text{NO})$, которое отражает работу защитного механизма NPQ (рисунок 5.6) показали, что варианты насаждений, с изначально

высокой плотностью на стадии формирования (ППЗ, ПП5), имеют практически равные значения $Y(NPQ)/Y(NO)$, в то время как вариант, деревья которого формировались в отношениях, приближенных к условиям свободного роста, имеет значения ниже, что свидетельствует о больших рисках повреждения растений при наступлении стрессовых условий.

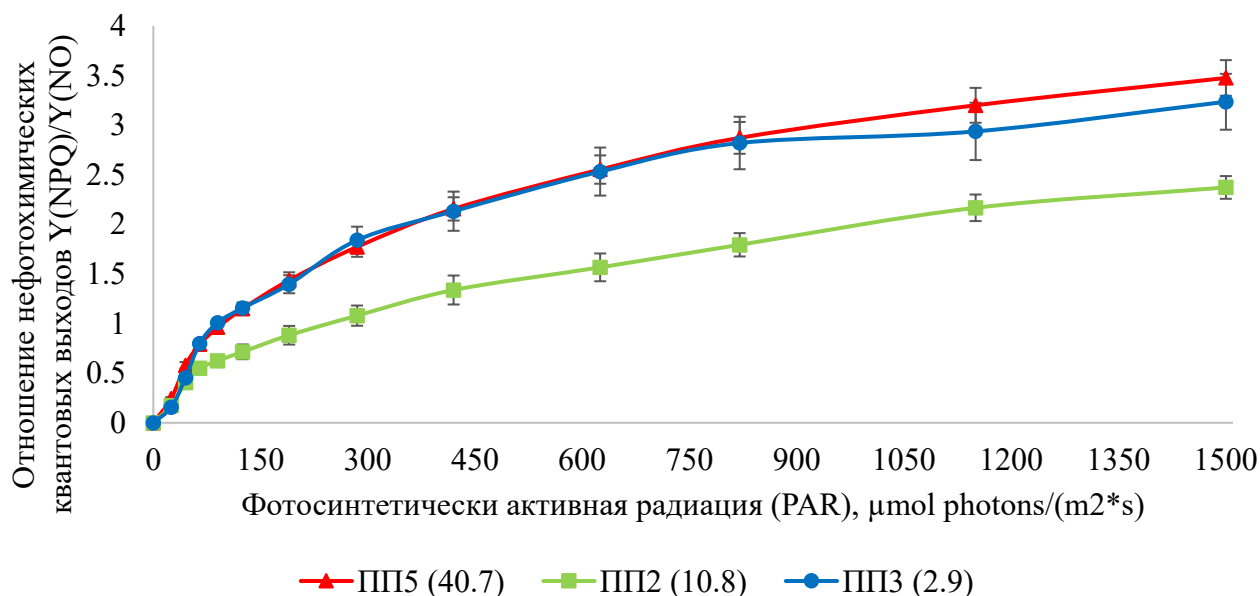


Рисунок 5.6 – Отношения $Y(NPQ)/Y(NO)$ в зависимости от фотосинтетически активной радиации (PAR) хвои первого года жизни разногустотных сосновых молодняков в период вегетации

В хвое вариантов древостоя, сформировавшихся вблизи стены леса (ППЗ, ПП5) суммарное преобразование энергии, происходит менее расточительно, с более низкими потерями и нерегулируемой, необратимой диссипацией, отражаемой параметром $Y(NO)$, при этом избыток световой энергии, не использованной в цикле Кальвина-Бенсона, рассеивается за счет регулируемых фотозащитных функций ($Y(NPQ)$).

Для хвои второго года наблюдается схожая картина, как и для первого года (рисунок 5.7). Можно лишь заметить тенденцию снижения фотозащитных функций в зависимости от возраста хвои. Чем она старше – тем слабее защищена от

повреждения в неблагоприятных условиях, не зависимо от обостренности конкурентных отношений.

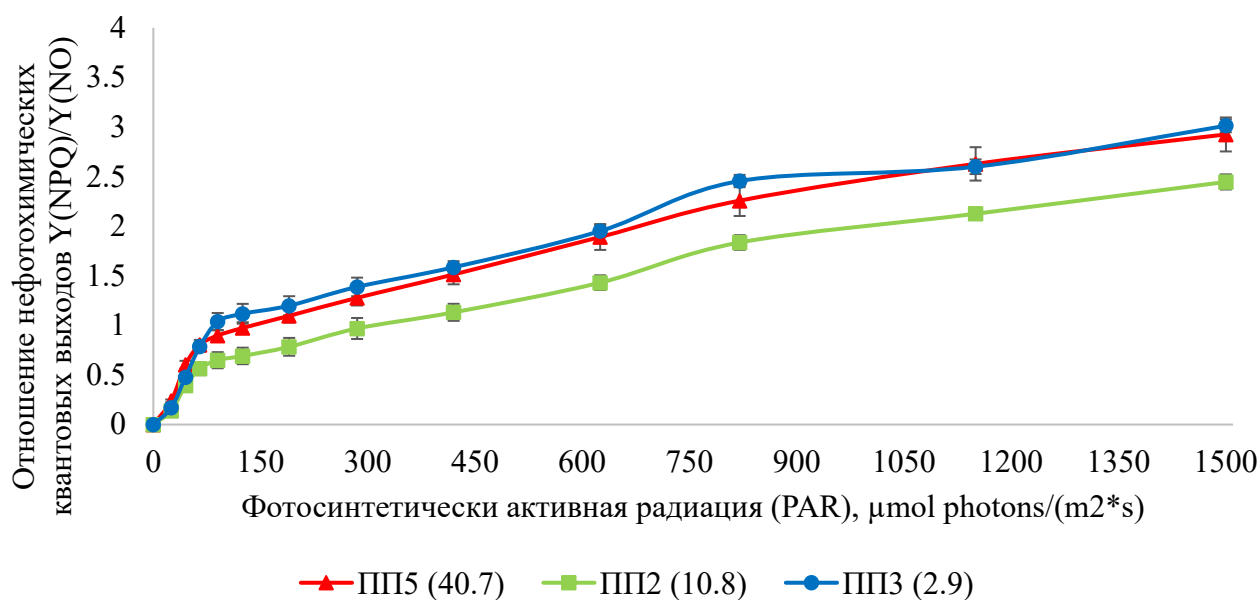


Рисунок 5.7 – Отношения $Y(NPQ)/Y(NO)$ в зависимости от фотосинтетически активной радиации (PAR) хвои второго года жизни разногустотных сосновых молодняков в период вегетации

В период вегетации низкая скорость переноса электронов в фотоассимиляционном аппарате, а также повышенная восприимчивость к деструктивным процессам хвойного покрова в неблагоприятных условиях, характерны для древостоев, первоначально характеризующихся относительно невысоким уровнем конкуренции (ПП2). Эти явления могут быть коррелированы с ранним выходом из состояния зимнего покоя в данных древостоях, что, вероятно, вызвало минорные повреждения и последующее снижение функциональной активности фотосинтетического аппарата.

Если сравнивать эффективность работы хвои в части продуцирования стволовой древесины, то можно отметить, что в сосновых молодняках пройденных рубками ухода (ПП3) одна тонна хвои обеспечивает прирост 7 м^3 древесины, в насаждениях, начальная густота которых составляла 10.8 тыс. шт./га, 5.5 а в

максимально густых всего 4.7 м³. Полученные результаты могут использоваться при обосновании лесохозяйственных мероприятий направленных на формирование структуры целевых сосновых насаждений.

Кроме того, полученные результаты позволяют понять феномен уменьшения прироста хвои в насаждениях, пройденных рубками ухода по сравнению с более плотными древостоями, где обострены конкурентные отношения и имеет место естественное самоизреживание. В относительно низкополнотных древостоях, которые пройдены рубками ухода отмечена высокая эффективность работы ассимиляционного аппарата. Здесь также наблюдается и большая продолжительность жизни хвои (до 4-х лет), по сравнению с более плотными насаждениями (не более 3-х лет). Этот факт свидетельствует о том, что в таких условиях для поддержания на должном уровне жизненного состояния деревьев, формирующих совокупный древостой достаточно и относительно невысокого прироста массы хвои.

В тоже время в древостое, испытывающем наиболее жесткие конкурентные отношения, интенсивный прирост хвои компенсирует сокращение продолжительности ее жизни. Кроме того, он необходим и для поддержания на должном уровне жизненного состояния деревьев в данном насаждении, где и так уже наблюдается снижение прироста древесины (Арясов, Шемберг, 2023).

ГЛАВА 6. ОЦЕНКА ДЕПОНИРОВАНИЯ УГЛЕРОДА ФИТОМАССОЙ МОЛОДНЯКОВ

Лесные экосистемы Енисейского меридиана выполняют важнейшие биосферные функции, служат источником сырьевых и пищевых ресурсов, обладают огромным потенциалом развития экономики. Глобализация мировой экономики, геополитические коллизии современности и изменение устоявшихся климатических факторов оказывают влияние на формирование и дальнейшую продуктивность лесов. Однако еще одним важным аспектом состояния лесов является его географическое место формирования. Для оценки различий продуктивности лесных экосистем Енисейского меридиана нами был проведен сравнительный анализ углероддепонирующей функции высокопродуктивных древостоев лесостепи (Погорельский бор) и среднетаежными сосновыми молодняками (Среднеенисейский ОЭП).

Сосновые молодняки средней тайги сформировались на вырубке в условиях Борского лесничества, в районе обсерватории ZOTTO (60° с.ш., 89° в.д.) (Zotino Tall Tower Observatory [Электронный ресурс]; Панов и др., 2024). Для сравнения представлены три варианта насаждений 19-ти летнего возраста. Первый вариант древостоя произрастает вблизи стены окружающего леса (менее 100 метров), в наиболее благоприятных лесорастительных условиях с высокой начальной густотой 20.6 тыс. шт./га. Второй вариант, продуцирующий в менее благоприятных условиях на расстоянии менее 100 м от стен окружающего леса представлен насаждением с густотой – 15.9 тыс. шт./га. В данном ценозе осенью 2022 года были проведены рубки ухода со снижением густоты до 3 тыс. шт./га. На удалении более 200 м. от стен леса сформировался древостой с наименьшей первоначальной густотой – 8.3 тыс. шт./га. (таблица 6.1).

Таблица 6.1 – Основные таксационные характеристики Среднетаежных сосновых молодняков

	Густота, шт./га	Средние			ΣG , м ² /га	Запас, м ³ /га	Полнота
		Возраст, лет	D1.3, см	H, м			
ППЗ1	20622	19	2.68±1.41	3.99±0.99	11.61±0.03	33.95±0.87	0.9
ППЗ2 до рубок	15900	18	2.2±1.13	3.5±0.79	6.2±0.02	17.1±0.52	0.53
ППЗ2 после рубок	3067	19	3.66±1.26	4.29±0.95	3.23±0.03	9.74±0.43	0.23
ППЗ3	8333	19	3.77±2.4	5.63±1.61	9.36±0.06	32.79±0.74	0.54

В сентябре 2022 года для оценки запаса и приростов всех фракций древостоя были взяты по 3 модельных дерева на каждой пробе, из низшей, средней и максимальной ступеней толщины. Были получены данные по массе и влажности основных компонентов дерева, включая: стержневые, скелетные и всасывающие корни; живую хвою всех годов жизни; ветви; ствол. Был определен радиальный прирост корней, ствола и ветвей, что позволило рассчитать ежегодный прирост (Арясов, 2024). Была определена фотосинтетическая активность у доминирующих видов напочвенного покрова сосновых древостоев в течение вегетационного периода (Polosukhina et al, 2023; Полосухина и др., 2022), хвои сосновых молодняков (Арясов и др., 2023; Арясов, 2023), почвенная эмиссия CO₂(Махныкина и др., 2022, 2022).

Для расчета депонирования CO₂ древостоем использовались данные по приросту фитомассы в абсолютно сухом состоянии. Для перевода фитомассы в углерод использовался коэффициент 0.5, а для расчёта CO₂ молярная масса углерода и кислорода:

$$CO_2 = \frac{44}{12} * C = \frac{44}{12} * \frac{M_{\text{сух}}}{2} = \frac{11}{6} * M_{\text{сух}} = 1.83 * M_{\text{сух}} \quad (25)$$

где CO₂ – масса депонированного диоксида углерода, т/га;

C – масса депонированного углерода, т/га;

$M_{\text{сух}}$ – фитомасса древостоя (ствол, корень, ветви, хвоя) в абсолютно сухом состоянии, т/га.

На рисунке 6.1 представлены значения годового депонирования диоксида углерода фитомассой сосновых молодняков лесостепной и среднетаежной зонами, рассчитанные в CO_2 -эквиваленте; для визуализации трендов точки соединялись с использованием метода Distance Weighted Least Squares в программной среде Statistica. Исходные погодичные данные, на основе которых построен график, приведены в таблицах 6.2 (лесостепь) и 6.3 (средняя тайга). Оба ряда охватывают период от 1 года до 22 лет в лесостепи и до 18 лет в средней тайге, позволяя проследить влияние густоты на возрастную динамику углеродного стока в контрастных лесорастительных условиях.

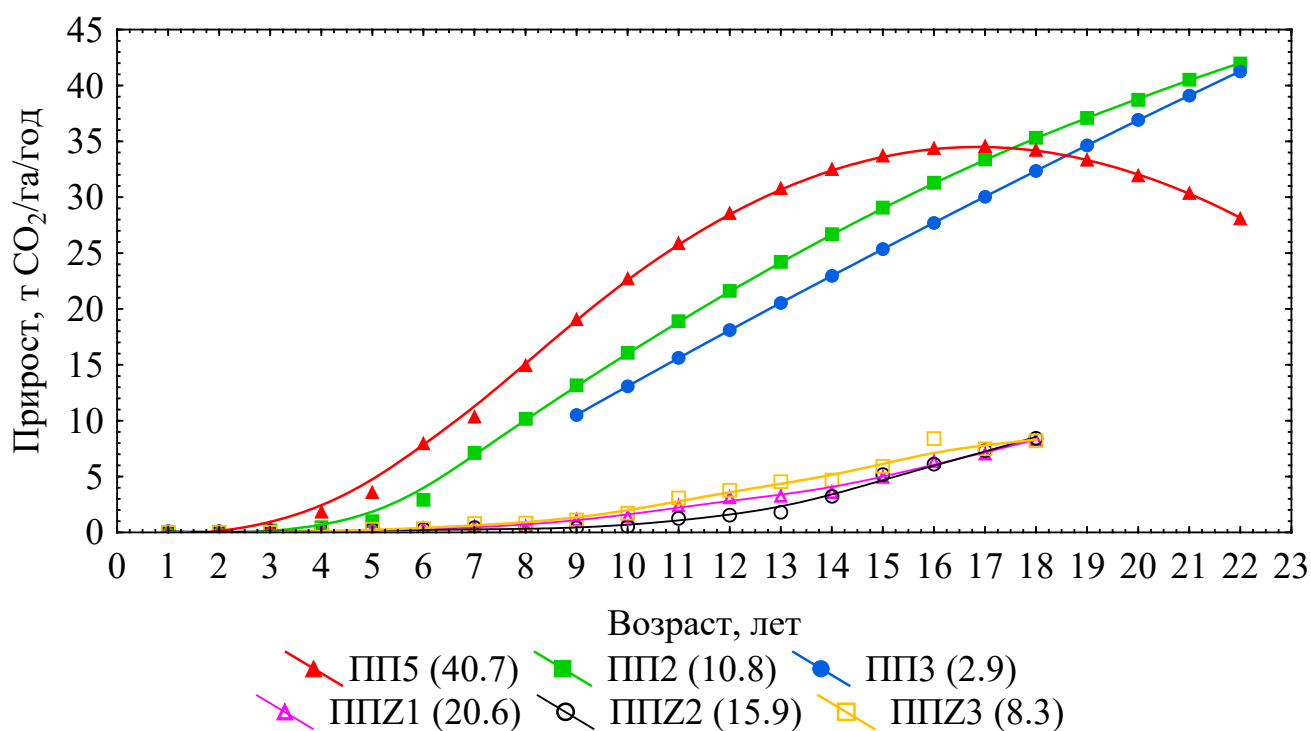


Рисунок 6.1 – Депонирование CO_2 , рассчитанное по данным фитомассы

Таблица 6.2 Прирост основных компонентов фитомассы сосновых молодняков лесостепной зоны, в CO₂ т/га

Прирост фитомассы в CO ₂ т/га																
		Ствол			Корни			Ветви			Хвоя			Сумма		
Год	Возраст	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)
2002	1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
2003	2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
2004	3	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.4
2005	4	0.1	0.0	1.1	0.0	0.0	0.2	0.3	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	1.7
2006	5	0.4	0.0	2.3	0.1	0.0	0.4	0.5	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	3.2
2007	6	1.2	0.0	4.3	0.3	0.0	0.6	0.8	0.0	0.9	0.4	0.0	1.6	2.7	0.0	7.3
2008	7	3.0	0.0	5.9	0.5	0.0	0.8	1.1	0.0	1.2	0.5	0.0	1.9	5.0	0.0	9.8
2009	8	4.7	0.0	8.5	0.8	0.0	0.9	1.4	0.0	1.6	1.1	0.0	2.4	8.0	0.0	13.5

Прирост фитомассы в CO ₂ т/га																
		Ствол			Корни			Ветви			Хвоя			Сумма		
Год	Возраст	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)
2010	9	6.4	5.8	10.8	1.0	0.9	1.1	1.7	1.2	2.0	1.7	1.7	2.8	10.9	9.6	16.8
2011	10	8.0	7.0	12.8	1.3	1.2	1.3	2.1	1.4	2.5	2.3	2.4	3.2	13.7	12.0	19.8
2012	11	9.4	8.1	14.3	1.6	1.5	1.5	2.5	1.6	3.0	2.9	3.0	3.6	16.4	14.3	22.5
2013	12	10.8	9.3	15.5	1.9	1.7	1.7	2.9	1.9	3.6	3.4	3.6	4.0	19.1	16.6	24.8
2014	13	12.1	10.6	16.3	2.3	2.0	1.9	3.3	2.2	4.2	4.0	4.0	4.4	21.6	18.9	26.8
2015	14	13.2	11.8	16.8	2.6	2.2	2.1	3.7	2.6	4.8	4.4	4.4	4.8	24.1	21.1	28.4
2016	15	14.3	13.1	16.9	3.0	2.4	2.3	4.2	3.0	5.4	4.9	4.7	5.1	26.4	23.3	29.6
2017	16	15.3	14.5	16.6	3.4	2.6	2.4	4.6	3.4	6.0	5.3	4.9	5.4	28.6	25.4	30.5

Прирост фитомассы в CO ₂ т/га																
		Ствол			Корни			Ветви			Хвоя			Сумма		
Год	Возраст	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ПП5 (40.7)
2018	17	16.1	15.8	16.0	3.7	2.7	2.6	5.0	3.9	6.6	5.7	5.1	5.7	30.6	27.5	30.9
2019	18	16.9	17.2	15.0	4.1	2.8	2.7	5.4	4.5	7.3	6.1	5.1	6.0	32.5	29.6	31.0
2020	19	17.6	18.6	13.7	4.4	2.9	2.8	5.9	5.1	7.9	6.5	5.1	6.3	34.3	31.7	30.7
2021	20	18.2	20.0	11.9	4.7	3.0	3.0	6.3	5.7	8.6	6.8	5.0	6.5	35.9	33.7	30.0
2022	21	18.6	21.5	9.8	5.0	3.1	3.0	7.0	6.3	9.6	7.1	4.8	6.8	37.7	35.6	29.3
2023	22	19.0	23.0	7.4	5.3	3.1	3.1	7.5	7.0	10.4	7.4	4.6	7.0	39.2	37.6	27.9
Сумма		205.3	196.3	216.3	46.0	32.2	34.5	66.4	49.9	86.7	70.6	58.6	77.6	388.3	336.8	415.1

Таблица 6.3 Прирост основных компонентов фитомассы сосновых молодняков зоны средней тайги, в CO₂ т/га

Прирост фитомассы в CO ₂ т/га																
		Ствол			Корни			Ветви			Хвоя			Сумма		
Год	Возраст	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)
2005	1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0
2006	2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0
2007	3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0
2008	4	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.2	0.2
2009	5	0.2	0.2	0.3	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.3	0.3
2010	6	0.2	0.2	0.3	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.3	0.4
2011	7	0.3	0.3	0.7	0.2	0.2	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.4	0.8
2012	8	0.4	0.2	0.7	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.4	0.8

Прирост фитомассы в CO ₂ т/га																
		Ствол			Корни			Ветви			Хвоя			Сумма		
Год	Возраст	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)
2013	9	0.8	0.3	0.9	0.3	0.1	0.2	0	0	0	0	0	0	1.1	0.4	1.1
2014	10	1.1	0.4	1.2	0.4	0.1	0.3	0	0	0.1	0	0	0.1	1.4	0.5	1.7
2015	11	1.6	0.6	1.7	0.5	0.3	0.7	0.1	0.1	0.3	0.3	0.3	0.4	2.4	1.3	3.1
2016	12	1.9	0.7	2	0.7	0.3	0.8	0.1	0.1	0.4	0.5	0.4	0.6	3.1	1.6	3.8
2017	13	2.2	0.9	2.2	0.5	0.2	0.7	0.1	0.2	0.6	0.5	0.5	0.9	3.3	1.8	4.5
2018	14	2.2	1.5	2.2	0.5	0.6	0.6	0.2	0.3	0.8	0.7	0.9	1.1	3.6	3.2	4.7
2019	15	3	2.5	2.2	0.7	0.6	1	0.3	0.5	1.2	1	1.5	1.5	5	5.2	5.9
2020	16	3.6	2.9	3.2	0.8	0.8	2.3	0.5	0.7	1.3	1.4	1.8	1.6	6.4	6.1	8.4

Прирост фитомассы в CO ₂ т/га																
		Ствол			Корни			Ветви			Хвоя			Сумма		
Год	Возраст	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ1 (20.6)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ3 (8.3)
2021	17	4.1	3.5	2.8	0.7	0.6	1.3	0.7	1	1.6	1.6	2.2	1.7	7.1	7.3	7.5
2022	18	4.7	4	3	0.7	0.7	1	1	1.4	2.5	1.9	2.3	1.7	8.3	8.4	8.2
Сумма		26.3	18.3	23.7	6.4	5.1	9.3	3.1	4.4	8.8	7.9	10	9.6	43.6	37.8	51.4

Наибольшие значения ежегодного поглощения CO_2 регистрируются в перегушенном древостое ПП5 (40700 шт./га) вплоть до 17-летнего возраста, достигая 30 – 31 т CO_2 /га/год. Однако в дальнейшем ежегодное депонирование в этом варианте снижается, тогда как в ценозе с меньшей конкуренцией (ПП2, 10800 шт./га) годовой сток продолжает увеличиваться и в возрасте 18 лет превосходит контроль. Древостой, пройденный рубками ухода (ПП3, 2900 шт./га), демонстрирует наименьшие значения ежегодного депонирования в первые 18 лет, но его тренд носит практически линейно возрастающий характер: к 19 годам он незначительно превышает контроль, а в возрасте 22 лет достигает величин, практически равных варианту ПП2 (37.6 и 39.2 т CO_2 /га/год соответственно).

Дисперсионный анализ подтвердил статистическую значимость этих расхождений. Различия в годичном депонировании CO_2 между контрольным вариантом (ПП5) и вариантом с рубками ухода (ПП3) становятся достоверными ($p < 0.05$), начиная с 18-летнего возраста древостоя. Значимые отличия варианта ПП5 от ПП2 фиксируются с 16 лет. В то же время между вариантами ПП2 и ПП3 достоверных различий в депонировании CO_2 не выявлено.

Данные таблицы 6.2 позволяют детализировать описанные закономерности с точки зрения фракционной структуры. В наиболее густом ценозе (ПП5) основной вклад в снижение суммарного годового стока вносит стволовая фракция: её годичное депонирование падает с максимальных 16.9 т CO_2 /га/год (возраст 16 лет) до 7.4 т CO_2 /га/год (22 года), тогда как накопление углерода в хвое и ветвях продолжает медленно расти, но не компенсирует потери стволового прироста. Такая картина характерна для перегушенных молодняков, в которых острая внутривидовая конкуренция после достижения определённого возраста ведёт к угнетению радиального прироста стволов и усиленному отпаду. Напротив, в разреженном ценозе ПП3 годовой прирост стволовой древесины монотонно возрастает на всём протяжении наблюдений.

Погодичная динамика депонирования CO_2 в среднетаёжных сосновых молодняках (ППЗ1 – 20600 шт./га, ППЗ2 – 15900 шт./га, ППЗ3 – 8300 шт./га) демонстрирует принципиально иные масштабы и характер временных трендов.

Максимальные значения годового стока здесь не превышают 8.4–8.5 т CO₂/га/год, что на порядок ниже показателей, характерных для лесостепной зоны. В отличие от лесостепи, где варианты густоты рано дифференцируются по величине годовичного депонирования, в средней тайге кривые всех трёх вариантов идут очень близко вплоть до 12–14 лет, а намечающееся после 15 лет расхождение не приобретает статистической значимости. Так, в возрасте 15 лет суммарный годовой сток составляет 5.0; 5.2 и 5.9 т CO₂/га/год для ППЗ1, ППЗ2 и ППЗ3 соответственно, а к 18 годам достигает 8.3; 8.4 и 8.2 т CO₂/га/год. Наиболее разреженный ценоз (ППЗ3) в отдельные годы имеет численно несколько более высокие значения, однако на протяжении всего 18-летнего периода различия между вариантами остаются статистически незначимыми ($p > 0.05$). Отсутствие значимых отличий закономерно для молодняков на ранних стадиях развития в суровых климатических условиях, когда большая вариабельность индивидуального прироста деревьев маскирует возможный эффект густоты, а внутривидовая конкуренция ещё не достигла уровня, способного существенно дифференцировать темпы депонирования (Молчанов, 1971).

Прямое сопоставление двух таблиц демонстрирует, что 18-летние сосняки средней тайги по интенсивности годовичного депонирования CO₂ (до 8.5 т/га/год) соответствуют лесостепным древостоям в возрасте 6–7 лет. Это колоссальное отставание обусловлено комплексом факторов: более коротким вегетационным периодом, низкими температурами почвы, ограничивающими минеральное питание, а также меньшей исходной продуктивностью таёжных экосистем. При этом характер влияния густоты на динамику углеродного стока качественно сходен: и в лесостепи, и в средней тайге разреженные ценозы после определённого возраста обнаруживают тенденцию к опережению густых по темпам годовичного депонирования. Однако в таёжных условиях этот переход реализуется позже, а абсолютные различия между градациями густоты значительно меньше.

На рисунке 6.2 представлены данные по суммарному приросту всех фракций в т CO₂/га/год, за 22 летний период для лесостепи и 18 летний период зоны средней тайги, также информация продублирована в таблице 6.4.

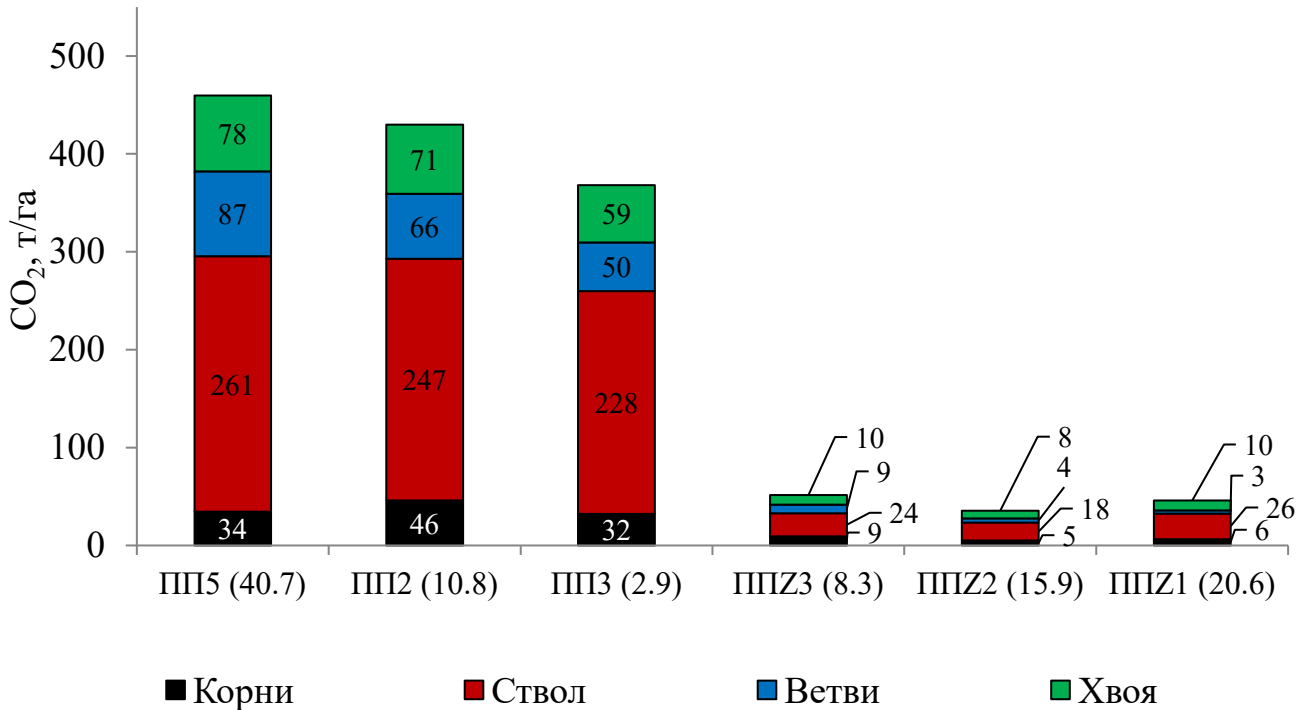


Рисунок 6.2 – Суммарное количество депонированного CO₂ за период измерений

Таблица 6.4 – Суммарное количество депонированного CO₂ (т/га) за период измерений

	Лесостепь (22 года)			Средняя тайга (18 лет)		
	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ1 (20.6)
Хвоя	78	71	59	10	8	10
Ветви	87	66	50	9	4	3
Ствол	261	247	228	24	18	26
Корни	34	46	32	9	5	6
Сумма	460	430	369	52	35	45

Максимальный вклад в накопление диоксида углерода вносит стволовая древесина: в условиях средней тайги он составляет 18–26 т CO₂/га, что приблизительно на порядок ниже от накопленного CO₂ в лесостепной зоне (от 228 до 261 т CO₂/га). Вместе с тем, при оценке углероддепонирующей функции лесов нередко ограничиваются данными только по стволовой фракции (запас древостоя).

Согласно таблице 6.5, на долю стволовой массы приходится немногим более половины общей фитомассы, вследствие чего расчетные величины депонирования CO₂ древостоями, основанные исключительно на этой фракции, оказываются существенно заниженными по сравнению с фактическими.

Таблица 6.5 – Суммарное количество депонированного CO₂ в относительных единицах

	Лесостепь (22 года)			Средняя тайга (18 лет)		
	ПП5 (40.7)	ПП2 (10.8)	ПП3 (2.9)	ППЗ3 (8.3)	ППЗ2 (15.9)	ППЗ1 (20.6)
Хвоя	17	16.5	16	19.2	22.9	22.2
Ветви	18.9	15.3	13.6	17.3	11.4	6.7
Ствол	56.7	57.4	61.8	46.2	51.4	57.8
Корни	7.4	10.7	8.7	17.3	14.3	13.3

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований для сосновых молодняков на бывших сельскохозяйственных угодьях выявлены ключевые особенности формирования фитомассы, обусловленные различной исходной плотностью и проведением рубок ухода. Установлен комплекс взаимосвязанных закономерностей ростовых и продукционных процессов, получивших физиологическое объяснение на уровне работы фотосинтетического аппарата, а также количественно оценена динамика депонирования углерода."

Установлено, что наибольший запас древесины формируется в перегущенных сосновых молодняках (первые 20 лет). Однако анализ динамики текущего прироста показал, что в них кульминация наступает раньше (к 15 годам) с последующим снижением вследствие обострения конкуренции. В противоположность этому, в насаждениях с изначально меньшей плотностью и на участках с рубками ухода прирост древесины продолжает устойчиво увеличиваться, демонстрируя отложенную кульминацию и потенциально более высокую продуктивность в будущем. Анализ прироста по компонентам фитомассы выявил специфические реакции: наибольший прирост корневой массы после 11-12 лет отмечен в насаждениях с изначально низкой плотностью, тогда как максимальный прирост ветвей и хвои характерен для перегущенных древостоев как компенсационная реакция на самоизреживание.

Важнейшим результатом работы стало выявление парадоксальной закономерности: в насаждении, где были проведены рубки ухода после 18-летнего возраста, прирост массы хвои стабилизировался и снижался на фоне продолжающегося увеличения прироста древесины. При этом в контрольном варианте (перегущенный) наблюдалась обратная тенденция – увеличение прироста массы хвои при снижении прироста ствольной древесины. В ходе настоящего исследования данное явление получило объяснение при изучении фотосинтетического аппарата.

В работе предложен новый методический подход экстраполяции физиологических параметров флуоресценции хвои от уровня хвоинки к уровню дерева и всего насаждения, основанный на таксационных параметрах. Физиологические исследования выявили принципиально разные адаптивные стратегии обуславливающие выявленные различия в продукционном процессе. Дрестоеи после рубок ухода демонстрируют консервативную стратегию с более поздней весенней активацией фотосистем, минимизируя риски повреждения заморозками, но при этом обладают более высокой эффективностью фотосинтеза (ETR) и более совершенными механизмами регулируемой фотозащиты (NPQ) в период вегетации. Именно более высокая эффективность работы ассимиляционного аппарата и большая продолжительность его жизни являются причиной выявленного феномена. Высокий потенциал фотосинтеза позволяет дереву направлять больше продуктов фотосинтеза на формирование ценной стволовой древесины, а не на постоянное восполнение ассимиляционного аппарата, что количественно подтверждается тем, что в насаждениях после рубок ухода одна тонна хвои обеспечивает прирост 7 м³ древесины против 4.7 м³ в перегушенных дрестоеях.

На основе данных о формировании фитомассы рассчитано депонирование диоксида углерода, которое показало, что хотя перегушенные дрестоеи лидируют в краткосрочном поглощении CO₂, именно сосновые молодняки с изначально меньшей густотой и участок с рубками ухода обеспечивают устойчивый и долговременный рост углеродного пула, превосходя контроль к 18-22-летнему возрасту. Важным методическим аспектом является подтверждение необходимости учета всей фитомассы (а не только стволовой древесины) для адекватной оценки вклада лесных экосистем в углеродный баланс, так как традиционный подход занижает реальные значения на 32-56%.

Таким образом, оптимизация густоты является мощным инструментом управления не только продукционным процессом, но и физиологическим состоянием дрестоеев. Формирование насаждений с пониженной густотой приводит к качественным изменениям в их функционировании:

перераспределению ассимилятов, повышению потенциала фотосинтеза и, как следствие, к увеличению доли ценной древесины в общем приросте и усилению углероддепонирующей способности в перспективе. Результаты работы имеют важное прикладное значение для разработки научнообоснованных систем рубок ухода и оценки роли лесов на сельхоз землях в глобальном цикле углерода.

ВЫВОДЫ

1. Полученные результаты свидетельствуют о том, что наибольший прирост древесины на ранних этапах роста сосновых молодняков в Красноярской лесостепи характерен для перегущенных насаждений который достигает 18-19 м³/га. Однако, начиная с 15-летнего возраста, наблюдается снижение прироста из-за обостренных конкурентных отношений, тогда как в древостоях с меньшей густотой, включая варианты с рубками ухода, прирост древесины продолжает увеличиваться, достигая к 22 годам 21 и 25 м³/га соответственно.

2. Рубки ухода изменяют распределение прироста между компонентами фитомассы: доля стволовой массы в общем приросте возрастает до 64 %, тогда как в перегущенных насаждениях к 20 годам она снижается до 44 %. Максимальный прирост корней после 11–12 лет отмечен в насаждениях с низкой исходной густотой, тогда как наибольший прирост ветвей и хвои характерен для перегущенных древостоев. Такой эффект следует рассматривать как компенсационную реакцию на жесткую внутривидовую конкуренцию при которой наблюдается интенсивный отпад ветвей и сокращение продолжительности жизни хвои.

3. Выявлена разнонаправленная динамика прироста хвои и стволов: в перегущенных насаждениях увеличение прироста хвои сопровождается снижением прироста древесины; после рубок ухода, напротив, прирост хвои снижается, а прирост стволов возрастает. Экспериментально установлено, что это обусловлено различиями в эффективности работы фотосинтетического аппарата (разница до 18 % в период вегетации). В разреженных древостоях выше эффективность утилизации световой энергии (ETR) и совершеннее механизмы регулируемой фотозащиты (NPQ), благодаря чему одна тонна хвои обеспечивает 7 м³ прироста стволовой древесины против 4,7 м³ в перегущенных.

4. Наибольшее депонирование CO₂ в возрасте до 17 лет характерно для перегущенных древостоев и достигает 34 тонны CO₂/га в год. Однако в

последующие 5 лет этот показатель начинает снижаться, тогда как в древостоях с меньшей густотой, включая варианты с рубками ухода, депонирование CO_2 увеличивается, достигая 42 и 41 тонны $\text{CO}_2/\text{га}$ в год соответственно. Учет только стволовой древесины занижает реальное депонирование углерода на 32–56 %, а вклад нестволовых фракций в молодом возрасте достигает 43 %

5. Регулирование густоты сосновых молодняков на бывших сельскохозяйственных землях позволяет в зависимости от целевого назначения лесов формировать либо карбоновые фермы (с максимальным депонированием углерода), либо промышленные плантации (ориентированные на заготовку различных сортиментов древесины).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской АО. — Л. : Гидрометеиздат, 1961. — 268 с.
2. Алексеев, И. А. Лесохозяйственные меры борьбы с корневой губкой / И. А. Алексеев. — М. : Лесная промышленность, 1969. — 76 с.
3. Алексеев, В. А. Углерод в экосистемах лесов и болот России / В. А. Алексеев, Р. А. Бердси. — Красноярск : Офсет, 1994. — 170 с.
4. Алисов, Б. П. Климат СССР / Б. П. Алисов. — М. : Изд-во МГУ, 1956. — 127 с.
5. Алисов, Б. П. Климатология / Б. П. Алисов, Б. П. Полтараус. — М. : Изд-во МГУ, 1974. — 299 с.
6. Антипова, Е. М. Флора северных лесостепей средней Сибири : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / Антипова Екатерина Михайловна. — Томск, 2008. — 35 с.
7. Антонов, О. И. Повышение качественной продуктивности насаждений — задача интенсивного лесного хозяйства / О. И. Антонов // Известия ВУЗов. Лесной журнал. — 2017. — № 1 (355). — С. 86–94.
8. Антонов, Г. И. Влияние несплошных рубок на биологическую активность почв в сосняках Красноярской лесостепи : на примере Погорельского бора : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Антонов Георгий Иванович. — Красноярск, 2012. — 196 с.
9. Ареалы деревьев и кустарников СССР / С. Я. Соколов, О. А. Связева, В. А. Кубли [и др.]. — Л. : Наука, Ленингр. отд-ние, 1977. — 164 с.
10. Арясов, В. Е. Особенности формирования фитомассы в разнотравных сосновых молодняках средней Сибири / В. Е. Арясов // Междисциплинарная конференция молодых учёных ФИЦ КНЦ СО РАН (КМУ-XXVII) : тезисы докладов, г. Красноярск, 18 апреля 2024 г. — Красноярск, 2024. — С. 48.

11. Арясов, В. Е. Специфика формирования фитомассы в разнотравных сосновых молодняках Красноярской лесостепи / В. Е. Арясов // Междисциплинарная конференция молодых учёных ФИЦ КНЦ СО РАН (КМУ-XXIV). — Красноярск, 2023. — С. 63.

12. Арясов, В. Е. Структура фракционного прироста фитомассы разнотравных сосновых молодняков Красноярской лесостепи / В. Е. Арясов, А. А. Онучин // Сибирский лесной журнал. — 2025. — № 4. — С. 3–12. — DOI: 10.15372/SJFS20250401.

13. Арясов, В. Е. Взаимосвязь густоты и эффективности фотосинтезирующего аппарата сосновых молодняков в условиях юга Арктики / В. Е. Арясов // Тезисы докладов Междисциплинарной конференции молодых учёных ФИЦ КНЦ СО РАН (КМУ-XXVI), Красноярск, 16 мая 2023 года. — Красноярск : ФИЦ КНЦ СО РАН, 2023. — С. 56.

14. Арясов, В. Е. Потенциал фотосинтеза сосновых молодняков в ранневесенний период / В. Е. Арясов // Молодые ученые в решении актуальных проблем науки : Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых (с международным участием), Красноярск, 20–21 апреля 2023 года. — Красноярск : СибГУ им. М.Ф. Решетнева, 2023. — С. 42–44. — EDN RXPLKV.

15. Атрохин, В. Г. Лесная хрестоматия / В. Г. Атрохин, Е. Д. Солодухин. — М. : Лесная промышленность, 1988. — 399 с. — ISBN 5-7120-0083-0.

16. Атрохин, В. Г. Рубки ухода и промежуточное лесопользование / В. Г. Атрохин. — М. : Агропромиздат, 1985. — 252 с.

17. Ахметов, С. А. Физико-химическая технология глубокой переработки нефти и газа : учебное пособие: Ч. 1 / С. А. Ахметов. — Уфа : Изд-во УГНТУ, 1996. — 279 с.

18. Баженов, И. К. Геология района г. Красноярска / И. К. Баженов, М. П. Нагорский // Материалы по геологии Красноярского края. — 1937. — Вып. 1. — С. 12–19.

19. Безруких, В. А. Оценка земельных ресурсов Красноярского Причумылья / В. А. Безруких // Материалы 4-й научно-теоретической конференции КГПИ. — Красноярск : КГПИ, 1975. — С. 52–54.
20. Боболева, Э. Е. К характеристике почвенного покрова Погорельского стационара / Э. Е. Боболева // Исследования в лесах Сибири. — Красноярск, 1968. — Ч. 1. — С. 33–38.
21. Богданова, Т. Л. Справочник по биологии / Т. Л. Богданова [и др.]. — К. : Наукова думка, 1985. — 585 с.
22. Боричевский, Р. Е. Испарение с поверхности снега и почвы в Омской области в весенний период / Р. Е. Боричевский // Известия Омского отдела географического общества СССР. — Омск, 1959. — Вып. 3. — С. 23–26.
23. Бугаева, К. С. Структура и динамика лесной растительности Погорельского бора : Красноярская лесостепь : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16, 03.00.05 / Бугаева Ксения Сергеевна. — Красноярск, 2009. — 185 с.
24. Бугаева, К. С. Сосновые боры на северной границе Красноярской лесостепи: динамика фитоценотической структуры за последние 40 лет / К. С. Бугаева, Д. И. Назимова // Вести экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — 2009. — № 9 (1). — С. 109–118.
25. Бугаева, К. С. Структура и динамика лесной растительности Погорельского бора (Красноярская лесостепь) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16, 03.00.05 / Бугаева Ксения Сергеевна. — Красноярск, 2009. — 18 с.
26. Бугаевская, В. В. Цифровизация землеустройства на основе многофункциональной земельно-информационной системы и геоинформационных технологий: результаты инноваций и проблемы / В. В. Бугаевская, В. В. Вершинин, Д. Ю. Мартынова // Международный сельскохозяйственный журнал. — 2023. — № 1. — С. 4–7.
27. Вайс, А. А. Современные исследования в области рубок ухода / А. А. Вайс // Исследования в области естественных наук. — 2015. — № 6. — С. 22–29.
28. Воробьева, А. А. Дистанционное зондирование Земли : учебно-методическое пособие / А. А. Воробьева. — СПб. : НИУ ИТМО, 2012. — 168 с.

29. Головки, Т. К. Сезонные изменения состояния фотосинтетического аппарата трех бореальных видов хвойных растений в подзоне средней тайги на европейском северо-востоке / Т. К. Головки, Я. Н. Яцко, О. В. Дымова // Хвойные бореальной зоны. — 2013. — Т. XXXI. — № 1–2. — С. 73–78.

30. Головкин, В. Ф. Красноярский край / В. Ф. Головкин // Известия Красноярского Отдела всесоюзного географического общества. — 1960. — Т. 30. — Вып. 1. — С. 61–74.

31. Гольцев, В. Н. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла а – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений / В. Н. Гольцев [и др.]. — Ижевск ; Москва : Институт компьютерных исследований, 2014. — 220 с.

32. Горбатенко, В. М. О точности учета фитомассы крон и хвои сосновых древостоев / В. М. Горбатенко, В. В. Протопопов // Лесное хозяйство. — 1971. — № 4. — С. 39–41.

33. Горшенин, Н. М. Руководство по рубкам ухода за лесом / Н. М. Горшенин [и др.]. — М. : Гослестехиздат, 1935. — 157 с.

34. Гулисашвили, В. З. Дендрофлора Кавказа / В. З. Гулисашвили // Труды Изд-ва Академии наук Грузинской ССР. — 1959. — № 1. — С. 132–217.

35. Данчева, А. В. Влияние рубок ухода различной интенсивности на состояние естественных сосняков / А. В. Данчева, С. В. Залесов // Региональные геосистемы. — 2016. — № 18 (239). — С. 32–38.

36. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области / отв. ред. К. А. Соболевская. — Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1975. — 291 с.

37. Дикерсон, Р. Основные законы химии : в 2 т. Т. 2 / Р. Дикерсон, Г. Грей, Дж. Хейт ; пер. с англ. — М. : Мир, 1982. — 620 с.

38. Димо, В. Н. Зонально-провинциальные особенности температуры почв СССР и классификация температурного режима / В. Н. Димо // Тепловой и водный режим почв СССР: Доклады к IX Международному конгрессу почвоведов. — М., 1968. — С. 5–87.

39. Доклад о состоянии и использовании земель сельскохозяйственного назначения Российской Федерации в 2020 году [Электронный ресурс]. — М. : ФГБНУ «Росинформагротех», 2022. — 384 с. — Режим доступа: <https://mcx.gov.ru/upload/iblock/a49/3n7rogvhveochotyhamxgskmrh7weovx.pdf> (дата обращения: 15.07.2025).

40. Древкин, Б. И. Биохимия : краткий курс лекций для аспирантов направления подготовки 06.06.01 Биологические науки (профиль подготовки – Биохимия) / Б. И. Древкин, П. В. Смутнев ; ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ». — Саратов, 2014. — 64 с.

41. Земельный кодекс Российской Федерации от 25 октября 2001 г. № 136-ФЗ (ред. от 20.03.2025, с изм. и доп., вступ. в силу с 27.06.2025) // Собрание законодательства Российской Федерации. — 2001. — № 44. — Ст. 4147.

42. Иванов, Б. А. Геологические исследования окраины Тунгусского бассейна / Б. А. Иванов // Труды Восточно-Сибирского геологического управления. — М. ; Л. : Госгеолтехиздат, 1947. — Вып. 31. — С. 15–18.

43. Как растут сосновые шишки? [Электронный ресурс] // Здоровье сердца. — Режим доступа: <https://serdcehealth.ru/kak-rastut-sosnovye-shishki/> (дата обращения: 16.02.2021).

44. Каманин, Л. Г. Геоморфологический очерк Средне-Сибирской плоской возвышенности / Л. Г. Каманин // Труды Ин-та географии АН СССР. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. — Вып. 29. — С. 17–22.

45. Каманин, Л. Г. Некоторые черты палеогеографии Средней Сибири / Л. Г. Каманин // Вопросы географии. — М. : Географгиз, 1954. — Вып. 35. — С. 25–36.

46. Карпечко, А. Ю. Влияние разреживания на корненасыщенность почвы еловых древостоев Южной Карелии / А. Ю. Карпечко // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. — 2009. — № 3. — С. 19–25.

47. Ковалева, Н. М. Влияние рубок ухода на формирование напочвенного покрова на залежах Красноярской лесостепи / Н. М. Ковалева, Р. С. Собачкин // Ботанический журнал. — 2018. — Т. 103. — № 12. — С. 1540–1551.

48. Ковалева, Ю. П. Проблема инвентаризации залежных земель и пути её решения / Ю. П. Ковалева // Агроэкологическое состояние и перспективы использования земель России, выбывших из активного сельскохозяйственного оборота : материалы Всероссийской научной конференции / под ред. акад. А.Л. Иванова. — М. : Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 2008. — С. 307–309.

49. Колесников, В. А. Корневая система плодовых и ягодных растений и методы ее изучения / В. А. Колесников. — М. : Сельхозиздат, 1962. — 250 с.

50. Колесниченко, В. Г. К характеристике зимнего термического режима почв различных природных зон юга Средней Сибири / В. Г. Колесниченко, Ш. Д. Хисматуллин // Почвы мерзлотной области : Тезисы докладов Всесоюзной конференции по мерзлотным почвам (11–21 июля 1969 г.). — Якутск, 1969. — С. 19–20.

51. Коляго, В. А. Два аспекта прикладной оценки климата Причулымья / В. А. Коляго // Материалы по географии Средней Сибири (Красноярский край и Тувинская АССР). — Красноярск : КГПИ, 1974. — С. 3–20.

52. Коляго, В. А. Климат Причулымья / В. А. Коляго // Материалы 3-й научно-теоретической конференции КГПИ. — Красноярск : КГПИ, 1973. — С. 38–52.

53. Коляго, В. А. Снежный покров и глубина промерзания почв в различных ландшафтных условиях окрестностей г. Красноярска в аномальное по погодным условиям предзимье 1973 года / В. А. Коляго // Материалы 4-й научно-теоретической конференции КГПИ. — Красноярск : КГПИ, 1975. — С. 26–37.

54. Коропачинский, И. Ю. Древесные растения Сибири / И. Ю. Коропачинский. — Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1983. — 384 с.

55. Кузьмичев, Е. П. Основные методические подходы к оценке экосистемных услуг в зарубежных странах: обзор проблемы / Е. П. Кузьмичев, И. Г. Трушина, Н. И. Трушина // Лесохозяйственная информация. — 2021. — № 1. — С. 144–164.

56. Курганова, И. Н. Эмиссия и баланс диоксида углерода в наземных экосистемах России : дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.13 / Курганова Ирина Николаевна. — Пушино, 2010. — 401 с. — EDN QEWCTV.

57. Курчанов, Н. А. Антропология и концепции биологии : учебное пособие / Н. А. Курчанов. — СПб. : СпецЛит, 2007. — 192 с.

58. Лиханов, Б. Н. Красноярская лесостепь / Б. Н. Лиханов, М. Н. Хаустова // Природные условия Красноярского края. — М. : Изд-во АН СССР, 1961. — С. 24–53.

59. Лысенко, В. С. Флуоресценция хлорофилла растений как показатель экологического стресса: теоретические основы применения метода / В. С. Лысенко [и др.] // Фундаментальные исследования. — 2013. — № 4. — С. 112–120.

60. Люри, Д. И. Динамика сельскохозяйственных земель России в XX веке и постагрогенное восстановление растительности и почв / Д. И. Люри [и др.]. — Москва : ГЕОС, 2010. — 416 с.

61. Маслов, А. Д. Наставления по защите лесных культур и молодняков от вредных насекомых и болезней / А. Д. Маслов [и др.]. — М. : Федеральная служба лесного хозяйства России, 1997. — 68 с.

62. Махныкина, А. В. Эмиссионная и ассимиляционная активность в подчиненном ярусе в экосистеме сосняка лишайникового Средней Сибири / А. В. Махныкина, Д. А. Полосухина, В. Е. Арясов // Материалы Международной научной конференции молодых учёных и специалистов, посвящённой 135-летию со дня рождения А.Н. Костякова : сборник статей, Москва, 06–08 июня 2022 года. Том 1. — М. : РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, 2022. — С. 130–133. — EDN DKELJR.

63. Мелехов, И. С. Лесоводство / И. С. Мелехов. — 2-е изд. — М. : Московский государственный университет леса, 2002. — 320 с.

64. Миронов, П. В. Низкотемпературная устойчивость тканей меристем почек хвойных: особенности распределения связанной воды в клетках / П. В. Миронов, Е. В. Алаудинова, С. Р. Лоскутов // Хвойные бореальной зоны. — 2017. — Т. XXXV. — № 1-2. — С. 117–122.

65. Моисеев, В. С. Таксация молодняков / В. С. Моисеев. — Л. : ЛЛТА, 1971. — 344 с.
66. Молчанов, А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон / А. А. Молчанов. — Москва : Наука, 1971. — 276 с.
67. Молчанов, И. А. Восточный Саян / И. А. Молчанов // Очерки по геологии Сибири. — Л. : Изд-во АН СССР, 1934. — Вып. 5. — 81 с.
68. Морозов, Г. Ф. Учение о лесе / Г. Ф. Морозов. — Москва : Гослесбумиздат, 1949. — 456 с.
69. Мотовилов, Г. П. Лесное хозяйство водоохраной зоны / Г. П. Мотовилов. — М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1949. — 214 с.
70. Негруцкий, С. Ф. Корневая губка / С. Ф. Негруцкий. — М. : Агропромиздат, 1986. — 196 с.
71. Нечаева, Т. В. Залежные земли России: распространение, агроэкологическое состояние и перспективы использования (обзор) / Т. В. Нечаева // Почвы и окружающая среда. — 2023. — Т. 6. — № 2. — С. 1–32.
72. О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2024 году : Государственный доклад / Министерство экологии Красноярского края. — Красноярск, 2025. — 386 с.
73. Обручев, В. А. Геология Сибири. Т. 1 / В. А. Обручев. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1935. — 236 с.
74. Огневский, В. В. Лесные культуры Западной Сибири / В. В. Огневский. — М. : Наука, 1966. — 187 с.
75. Онучин, А. А. Влияние рубок ухода на радиальный прирост стволов и формирование сосновых молодняков / А. А. Онучин, И. И. Маркова, И. Н. Павлов // Хвойные бореальной зоны. — 2011. — № 3-4. — С. 258–267.
76. Онучин, А. А. Реакция сосновых молодняков Красноярской лесостепи на изреживание и внесение азотных удобрений / А. А. Онучин [и др.] // Сибирский лесной журнал. — 2022. — № 3. — С. 6–14.
77. Онучин, А. А. Специфика прироста разногустотных сосновых молодняков Красноярской лесостепи в контексте эффективности работы

ассимиляционного аппарата / А. А. Онучин, В. Е. Арясов, А. М. Шемберг // Сибирский лесной журнал. — 2024. — № 5. — С. 28–34.

78. Орлов, А. Я. Почвенная экология сосны / А. Я. Орлов, С. П. Кошельков. — М. : Наука, 1974. — 324 с.

79. Основные итоги лесного хозяйства Российской Федерации в 2008 году (официальные данные) [Электронный ресурс] // Лесной форум Гринпис. — Режим доступа: <http://www.forestforum.ru/viewtopic.php?p=20275> (дата обращения: 04.02.2021).

80. Особенности радиального роста и дифференциации деревьев сосны обыкновенной в географических культурах / В. В. Тарасова [и др.] // Лесоведение. — 2002. — № 5. — С. 76–80.

81. Оценка потоков углерода в экосистемах средней тайги Центральной Сибири / А. В. Панов [и др.] // Сибирский лесной журнал. — 2024. — № 3. — С. 37–53.

82. Очиров, А. Я. О замерзании и оттаивании некоторых почв Селенгинского Среднегорья в Бурятской АССР / А. Я. Очиров // Труды конференции почвоведов Сибири и Дальнего Востока. — Новосибирск, 1964. — С. 360–363.

83. Пахарькова, Н. В. Особенности перехода в состояние зимнего покоя голосеменных и покрытосеменных древесных растений / Н. В. Пахарькова [и др.] // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. — 2013. — № 6. — С. 186–191.

84. Писаренко, А. И. Лесное хозяйство России: от пользования – к управлению / А. И. Писаренко, В. В. Страхов. — М. : Юриспруденция, 2004. — 552 с.

85. Побединский, А. В. Изучение лесовосстановительных процессов / А. В. Побединский. — М. : Наука, 1966. — 64 с.

86. Побединский, А. В. Сосна / А. В. Побединский. — М. : Лесная промышленность, 1979. — 125 с.

87. Попков, А. П. Влияние направления использования залежей на некоторые агрофизические свойства почв [Электронный ресурс] / А. П. Попков, О. А. Сорокина // АгроЭкоИнфо. — 2023. — № 1. — Режим доступа: http://agroecoinfo.ru/СТАТУИ/2023/1/st_128.pdf — DOI: <https://doi.org/10.51419/202131128> (дата обращения: 15.03.2025).

88. Потенциал фотосинтеза сосновых молодняков в период вегетации / В. Е. Арясов, А. М. Шемберг // IV Всероссийская отчетная конференция магистрантов, аспирантов и молодых учёных-грантодержателей Красноярского краевого фонда науки и II Съезд советов молодых учёных и специалистов Енисейской Сибири, Красноярск, 5–6 октября 2023 года / Красноярский краевой фонд науки. — Красноярск, 2023. — С. 123–126.

89. Потоки углерода в подчиненном ярусе леса в сосновых древостоях Центральной Сибири / А. В. Махныкина [и др.] // Научные основы устойчивого управления лесами : Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию ЦЭПЛ РАН, Москва, 25–29 апреля 2022 года. — М. : Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, 2022. — С. 243–245. — EDN NCKUFZ.

90. Правдин, Л. Ф. Сосна обыкновенная / Л. Ф. Правдин. — М. : Наука, 1964. — 192 с.

91. Протопопов, В. В. Влияние леса на микроклимат на примере лесостепной зоны Средней Сибири / В. В. Протопопов, В. И. Зюбина // Известия Сибирского отделения АН СССР. — 1969. — Вып. 3. — С. 28–32.

92. Рабинович, Е. Фотосинтез : в 2 т. Т. 2 / Е. Рабинович ; пер. с англ. А. А. Ильиной, А. Н. Бояркина ; под ред. А. А. Ничипоровича, Э. Шпольского. — М. : Изд-во иностранной литературы, 1953. — 652 с.

93. Редько, Г. И. История лесного хозяйства России / Г. И. Редько, Н. Г. Редько. — СПб. : Изд-во МГУЛ, 2002. — 458 с.

94. Рогозин, М. В. Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы / М. В. Рогозин, Г. С. Разин. — Пермь : Пермский государственный национальный исследовательский университет, 2015. — 277 с.

95. Рязанцев, П. А. Определение архитектуры корневой системы деревьев методом георадиолокации / П. А. Рязанцев, А. В. Кабонен, А. И. Родионов // Вестник Томского государственного университета. Биология. — 2020. — № 51. — С. 179–204.

96. Санникова, Н. С. Естественное возобновление сосны на гарях в лесостепи Западной Сибири / Н. С. Санникова [и др.] // Сибирский лесной журнал. — 2019. — № 5. — С. 22–29.

97. Семечкина, М. Г. Структура фитомассы сосняков / М. Г. Семечкина. — Новосибирск : Наука, 1978. — 166 с.

98. Сергеев, Г. М. Островные лесостепи и подтайга Приенисейской Сибири / Г. М. Сергеев. — Иркутск : Восточно-Сибирское книжное издательство, 1971. — 264 с.

99. Смоликова, Г. Н. Динамика фотохимической активности фотосистемы II при формировании семян *Brassica nigra* L. / Г. Н. Смоликова [и др.] // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. — 2015. — № 3. — С. 53–65.

100. Соловьев, В. М. Естественнонаучные основы рубок ухода по типам строения и формирования древостоев / В. М. Соловьев, М. В. Соловьев, О. Н. Санникова // Лесной вестник / Forestry bulletin. — 2007. — № 8. — С. 62–67.

101. Сорокина, О. А. Оценка запасов фитомассы и плодородия серых почв залежей / О. А. Сорокина // Почвы и окружающая среда. — 2018. — № 1 (3). — С. 170–179. — DOI: <https://doi.org/10.31251/pos.v1i3.40>.

102. Сорокина, О. А. Постагрогенная трансформация серых почв залежей / О. А. Сорокина, В. В. Токавчук, А. Н. Рыбакова. — Красноярск : КрасГАУ, 2016. — 239 с.

103. Софронова, В. Е. Сезонные изменения первичных процессов фотосинтеза при низкотемпературной адаптации хвои *Pinus sylvestris* в Центральной Якутии / В. Е. Софронова [и др.] // Физиология растений. — 2018. — Т. 65. — № 5. — С. 331–339.

104. Средняя Сибирь / под ред. И. П. Герасимова. — М. : Наука, 1964. — 480 с.
105. Стационар «Погорельский бор» [Электронный ресурс] — Режим доступа: <http://forest.akadem.ru/State/POG.html> (дата обращения: 20.03.2025).
106. Сулытсон, С. М. Биологическая продуктивность древостоев пихты сибирской в условиях среднесибирского подтаежно-лесостепного лесного района / С. М. Сулытсон, П. М. Михайлов // Хвойные бореальной зоны. — 2018. — № 5. — С. 422–427.
107. Терехов, Г. Г. Влияние лесоводственных мероприятий на экологические условия в еловых культурценозах Урала / Г. Г. Терехов [и др.] // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. — 2009. — № 8. — С. 41–48.
108. Тихонов, А. С. История лесного дела / А. С. Тихонов. — М. : ИНФРА-М, 2020. — 357 с.
109. Тихонова, Н. А. Результаты сравнения низкотемпературных экзо- и эндотерм при замерзании воды и плавлении льда в тканях 2-летней хвои у некоторых видов хвойных деревьев / Н. А. Тихонова [и др.] // Хвойные бореальной зоны. — 2017. — Т. XXXV. — № 3-4. — С. 53–60.
110. Усольцев, В. А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии. Методы, база данных и ее приложения / В. А. Усольцев. — Екатеринбург : Уральское отделение Российской академии наук (УрО РАН), 2007. — 636 с.
111. Усольцев, В. А. Продукционные показатели и конкурентные отношения деревьев. Исследование зависимостей / В. А. Усольцев. — Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет (УГЛТУ), 2013. — 556 с.
112. Усольцев, В. А. Аллометрические модели фитомассы деревьев лесобразующих пород Урала / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей, Д. В. Норицин // Леса России и хозяйство в них. — 2022. — № 1 (80). — С. 4–14.

113. Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды [Электронный ресурс] — Режим доступа: <http://www.meteo.ru/> (дата обращения: 07.06.2025).

114. Флора Казахстана : в 9 т. / гл. ред. Н. В. Павлов. — Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1956–1966. — Т. 9. — 640 с.

115. Фотоассимиляционная активность сосновых молодняков различной густоты Центральной Сибири / В. Е. Арясов [и др.] // XV Сибирское совещание и школа молодых ученых по климато-экологическому мониторингу : материалы докладов всероссийской конференции с международным участием, Томск, 17–20 октября 2023 года / Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН. — Томск, 2023. — С. 119–122. — EDN OKJCZB.

116. Фотосинтетическая активность широко распространённых лишайников лесов средней Сибири / Д. А. Полосухина [и др.] // Актуальные проблемы экологии и природопользования : сборник научных трудов XXIII Международной научно-практической конференции : в 3 т. Т. 1, Москва, 21–23 апреля 2022 года. — М. : РУДН, 2022. — С. 159–162. — EDN APBQDX.

117. Харитонович, Ф. Н. Биология и экология древесных пород / Ф. Н. Харитонович. — М. : Лесная промышленность, 1968. — 304 с.

118. Хромов, С. П. Метеорология и климатология / С. П. Хромов. — М. : Гидрометеоздат, 1983. — 456 с.

119. Цветков, П. А. Исследования природы пожаров в лесах Сибири / П. А. Цветков, Л. В. Буряк // Сибирский лесной журнал. — 2014. — № 3. — С. 25–42.

120. Цвид, А. А. Особенности климата и мерзлотных условий Камчатки и влияние их на строительство / А. А. Цвид // Материалы по природным ресурсам Камчатки и Курильских островов. — Магадан, 1960. — 110 с.

121. Шпедт, А. А. Гумусное состояние и рациональное использование почв залежных земель Приенисейской Сибири / А. А. Шпедт, Ю. Н. Трубников // Достижения науки и техники АПК. — 2017. — Т. 31. — № 5. — С. 5–8.

122. Шугалей, Л. С. Водный режим почв Красноярской лесостепи в связи с сезонным промерзанием / Л. С. Шугалей // Почвы мерзлотной области. — Якутск, 1969. — С. 35–36.
123. Шульгин, В. А. Географическая изменчивость некоторых признаков и свойств сосны обыкновенной в условиях Коми АССР / В. А. Шульгин // Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. — М., 1975. — С. 163–176.
124. Щукин, С. В. Рекомендации по вовлечению в хозяйственный оборот неиспользуемых земель сельскохозяйственного назначения / С. В. Щукин [и др.] // Вестник АПК Верхневолжья. — 2018. — № 1. — С. 87–98.
125. Allen, J. F. Cyclic, pseudocyclic and noncyclic photophosphorylation: new links in the chain / J. F. Allen // Trends in plant science. — 2003. — Vol. 8. — № 1. — P. 15–19.
126. Armour, K. The Earths energy budget, climate feedbacks, and climate sensitivity / K. Armour [et al.] // AGU Fall Meeting Abstracts. — 2021. — Vol. 2021. — P. U13B-07.
127. Arnon, D. I. The discovery of photosynthetic phosphorylation / D. I. Arnon // Trends in Biochemical Sciences. — 1984. — Vol. 9. — № 6. — P. 258–262.
128. Aubinet, M. Eddy covariance: a practical guide to measurement and data analysis / M. Aubinet, T. Vesala, D. Papale (ed.). — Springer Science & Business Media, 2012. — P. 425–438.
129. Baker, N. R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo / N. R. Baker // Annual Review of Plant Biology. — 2008. — Vol. 59. — № 1. — P. 89–113.
130. Baldocchi, D. D. Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future / D. D. Baldocchi // Global Change Biology. — 2003. — Vol. 9. — № 4. — P. 479–492.
131. Bassham, J. A. Mapping the carbon reduction cycle: a personal retrospective / J. A. Bassham // Photosynthesis Research. — 2003. — Vol. 76. — № 1. — P. 35–52.

132. Bauhus, J. Silviculture for old-growth attributes / J. Bauhus, K. Puettmann, C. Messier // *Forest Ecology and Management*. — 2009. — Vol. 258. — № 4. — P. 525–537.

133. Bilger, W. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis* / W. Bilger, O. Bjorkman // *Photosynthesis Research*. — 1990. — Vol. 25. — P. 173–185.

134. Birdsey, R. Forest carbon management in the United States: 1600–2100 / R. Birdsey, K. Pregitzer, A. Lucier // *Journal of Environmental Quality*. — 2006. — Vol. 35. — № 4. — P. 1461–1469.

135. Blankenship, R. E. Molecular mechanisms of photosynthesis / R. E. Blankenship. — John Wiley & Sons, 2021. — 352 p.

136. Brockley, R. P. Effects of post-thinning density and repeated fertilization on the growth and development of young lodgepole pine / R. P. Brockley // *Canadian Journal of Forest Research*. — 2005. — Vol. 35. — № 8. — P. 1952–1964.

137. Bugmann, H. A review of forest gap models / H. Bugmann // *Climatic Change*. — 2001. — Vol. 51. — № 3. — P. 259–305.

138. Calvin, M. The photosynthesis of carbon compounds / M. Calvin. — New York : W.A. Benjamin, 1962. — 156 p.

139. Chave, J. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests / J. Chave [et al.] // *Oecologia*. — 2005. — Vol. 145. — № 1. — P. 87–99.

140. Critchfield, W. B. Geographic distribution of the pines of the World / W. B. Critchfield, E. L. Little Jr. — Washington, D.C. : U.S. Department of Agriculture, Forest Service Misc, 1966. — 116 p.

141. Deng, S. Estimating forest aboveground biomass by combining ALOS PALSAR and WorldView-2 data: A case study at Purple Mountain National Park, Nanjing, China / S. Deng [et al.] // *Remote Sensing*. — 2014. — Vol. 6. — № 9. — P. 7878–7910.

142. Dengler, A. Waldbau auf ökologischer Grundlage. Ein Lehr- und Handbuch / A. Dengler. — Springer-Verlag, 1944. — № XII. — S. 596.

143. Douville, H. Water Cycle Changes / H. Douville [et al.] // Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. — Cambridge : Cambridge University Press, 2021. — P. 1055–1210. — DOI: 10.1017/9781009157896.010.

144. Eberhard, S. The dynamics of photosynthesis / S. Eberhard, G. Finazzi, F. A. Wollman // Annual Review of Genetics. — 2008. — Vol. 42. — № 1. — P. 463–515.

145. Eggleston, H. S. 2006 IPCC guidelines for national greenhouse gas inventories / H. S. Eggleston [et al.]. — Hayama, Japan : Institute for Global Environmental Strategies (IGES) on behalf of the IPCC, 2006. — 2000 p.

146. Fowler, A. Earth observation for sustainable development: Using space-based technology for monitoring Canada's forests / A. Fowler, K. Low, J. Stone // Information Forestry. — April 2002. — P. 6.

147. Genty, B. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence / B. Genty, J. M. Briantais, N. R. Baker // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – General Subjects. — 1989. — Vol. 990. — № 1. — P. 87–92.

148. Gert Schansker. Chlorophyll Fluorescence and Photosynthesis: Simple Experiments with the JUNIOR-PAM Chlorophyll Fluorometer / Gert Schansker. — 1st ed. — Effeltrich, Germany : Heinz Walz GmbH, 2020. — 130 p.

149. Giertych, M. Genetics of Scots Pine / M. Giertych, C. Mátyás. — Budapest : Akadémiai Kiadó és Nyomda Vállalat, 1991. — 280 p.

150. Heinz Walz GmbH. junior-PAM chlorophyll fluorometer Operator's Guide / Heinz Walz GmbH. — 1st ed., December 07 / Erhard Pfündel. — Effeltrich, Germany : Heinz Walz GmbH, 2007. — 62 p.

151. Henry, M. Estimating tree biomass of sub-Saharan African forests: a review of available allometric equations / M. Henry [et al.] // Silva Fennica. — 2011. — Vol. 45, no. 3B. — P. 477–569.

152. Hultén, E. Atlas of the distribution of vascular plants in northwestern Europe / E. Hultén. — Stockholm : Generalstabens Litografiska Anstalt, 1950. — 512 p.

153. Ikonen, V.-P. Sawn timber properties of Scots pine as affected by initial stand density, thinning and pruning: A simulation based approach / V.-P. Ikonen, S. Kellomoki, H. Peltola // *Silva Fennica*. — 2009. — Vol. 43. — № 3. — P. 411–431.

154. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) [Электронный ресурс] — Режим доступа: <https://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/2019rf/index.html> (дата обращения: 17.02.2026).

155. Jassby, A. D. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton / A. D. Jassby, T. Platt // *Limnology and Oceanography*. — 1976. — Vol. 21. — № 4. — P. 540–547.

156. JUNIOR-PAM Teaching Chlorophyll Fluorometer Manual. — 2nd ed. — Effeltrich, Germany : Heinz Walz GmbH, 2020. — 77 p.

157. Kalaji, H. M. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues / H. M. Kalaji [et al.] // *Photosynthesis Research*. — 2014. — Vol. 122. — № 2. — P. 121–158.

158. Kautsky, H. Neue versuche zur kohlenensäureassimilation / H. Kautsky, A. Hirsch // *Naturwissenschaften*. — 1931. — Vol. 19. — № 48. — P. 964.

159. Keith, H. Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests / H. Keith, B. G. Mackey, D. B. Lindenmayer // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2009. — Vol. 106. — № 28. — P. 11635–11640.

160. Kitajima, M. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone / M. Kitajima, W. L. Butler // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*. — 1975. — Vol. 376. — № 1. — P. 105–115.

161. Kivimäenpää, M. Methyl Salicylate and Sesquiterpene Emissions Are Indicative for Aphid Infestation on Scots Pine / M. Kivimäenpää [et al.] // *Forests*. — 2020. — Vol. 11. — P. 573.

162. Klughammer, C. Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method / C. Klughammer, U. Schreiber // PAM Application Notes. — 2008. — Vol. 1. — № 2. — P. 201–247.

163. Kramer, D. M. New flux parameters for the determination of QA redox state and excitation fluxes / D. M. Kramer, G. Johnson, O. Kiirats, G. E. Edwards // Photosynthesis Research. — 2004. — Vol. 79. — P. 209–218.

164. Krause, G. H. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis. The basics / G. H. Krause, E. Weis // Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology. — 1991. — Vol. 42. — P. 313–349.

165. Kuuluvainen, T. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review / T. Kuuluvainen // *Annales Zoologici Fennici*. — 1994. — P. 35–51.

166. Lal, R. Forest soils and carbon sequestration / R. Lal // *Forest Ecology and Management*. — 2005. — Vol. 220. — № 1-3. — P. 242–258.

167. Landsberg, J. Physiological ecology of forest production: principles, processes and models / J. Landsberg, P. Sands. — Amsterdam, 2011. — Vol. 4. — 352 p.

168. Little, E. L. Jr. Subdivisions of the genus *Pinus* (pines) / E. L. Little Jr., W. B. Critchfield. — Washington : U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, 1969. — 74 p.

169. Massonnet, D. Imaging with synthetic aperture radar / D. Massonnet, J. C. Souyris. — EPFL Press, 2008. — 298 p.

170. Medlyn, B. E. Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance / B. E. Medlyn [et al.] // *Global Change Biology*. — 2011. — Vol. 17. — № 6. — P. 2134–2144.

171. Mirov, N. T. The genus *PINUS* / N. T. Mirov. — New York : The Ronald Press Company, 1967. — 602 p.

172. Munekage, Y. Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photosynthesis / Y. Munekage [et al.] // *Nature*. — 2004. — Vol. 429. — № 6991. — P. 579–582.

173. Noormets, A. Effects of forest management on productivity and carbon sequestration: A review and hypothesis / A. Noormets [et al.] // *Forest Ecology and Management*. — 2015. — Vol. 355. — P. 124–140.

174. Nyland, R. D. *Silviculture: concepts and applications* / R. D. Nyland. — Waveland Press, 2016. — 680 p.

175. Olson, J. S. *Carbon in live vegetation of major world ecosystems* / J. S. Olson. — US Department of Energy, 1983. — 164 p.

176. Onuchin, A. A. Ways to Create Forest Carbon Farms to Achieve Carbon Neutrality and Climate Regulation / A. A. Onuchin, I. M. Danilin, V. E. Aryasov // *Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics*. — 2024. — Vol. 60. — Suppl. 3. — P. S422–S427.

177. Pan, Y. A large and persistent carbon sink in the world's forests / Y. Pan [et al.] // *Science*. — 2011. — Vol. 333. — № 6045. — P. 988–993.

178. Papale, D. Towards a standardized processing of Net Ecosystem Exchange measured with eddy covariance technique: algorithms and uncertainty estimation / D. Papale [et al.] // *Biogeosciences*. — 2006. — Vol. 3. — № 4. — P. 571–583.

179. Paul Karrer. *Lehrbuch der organischen chemie* / Paul Karrer. — Neubeahbeitete und erweiterte auflage. — Stuttgart : Oeoro thieme verlao, 1959. — 1241 p.

180. Peltola, H. Effects of early thinning regime and tree status on the radial growth and wood density of Scots pine / H. Peltola, A. Kilpeläinen, K. Sauvala, T. Räsänen, V.P. Ikonen // *Silva Fennica*. — 2007. — Vol. 41. — P. 489–505.

181. Photosynthesis of widespread lichen species in pine forests of Central Siberia / D. A. Polosukhina [et al.] // *Lesovedenie*. — 2023. — № 6. — P. 690–696. — DOI: 10.31857/S002411482305008X. — EDN MXSNJV.

182. Platt, T. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton / T. Platt, C. L. Gallegos, W. G. Harrison // *Journal of Marine Research*. — 1980. — Vol. 38. — P. 687–701.

183. Prishchepov, A. V. Determinants of agricultural land abandonment in post-Soviet European Russia / A. V. Prishchepov [et al.] // *Land Use Policy*. — 2013. — Vol. 30. — № 1. — P. 873–884.

184. Raines, C. A. The Calvin cycle revisited / C. A. Raines // *Photosynthesis Research*. — 2003. — Vol. 75. — P. 1–10.

185. РМК – Центр управления государственными лесами в Эстонии [Электронный ресурс] — Режим доступа: <https://rmk.ee/orghanizatsiia/priess-tsientr/novosti/2016/zavorazhivaiushchieie-vidieo-v-estonii-rastiet-samaia-vysokaia-sosna-v-mirie> (дата обращения: 05.03.2021).

186. Ruban, A. V. Evolution under the sun: optimizing light harvesting in photosynthesis / A. V. Ruban // *Journal of Experimental Botany*. — 2015. — Vol. 66. — № 1. — P. 7–23.

187. Ruban, A. V. The photosynthetic membrane: molecular mechanisms and biophysics of light harvesting / A. V. Ruban. — John Wiley & Sons, 2012. — 288 p.

188. Schierhorn, F. Post-Soviet cropland abandonment and carbon sequestration in European Russia, Ukraine, and Belarus / F. Schierhorn [et al.] // *Global Biogeochemical Cycles*. — 2013. — Vol. 27. — № 4. — P. 1175–1185.

189. Schimel, D. Observing terrestrial ecosystems and the carbon cycle from space / D. Schimel [et al.] // *Global Change Biology*. — 2015. — Vol. 21. — № 5. — P. 1762–1776.

190. Schreiber, U. Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview / U. Schreiber // *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*. — 2004. — P. 279–319.

191. Schreiber, U. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer / U. Schreiber, U. Schliwa, W. Bilger // *Photosynthesis Research*. — 1986. — Vol. 10. — № 1. — P. 51–62.

192. Schreiber, U. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis / U. Schreiber, W. Bilger, C. Neubauer // *Ecophysiology of photosynthesis*. — Springer, 1994. — P. 49–70.

193. Seidl, R. Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe / R. Seidl, M. J. Schelhaas, M. J. Lexer // *Global Change Biology*. — 2011. — Vol. 17. — № 9. — P. 2842–2852.
194. Seneviratne, S. I. Weather and Climate Extreme Events in a Changing Climate / S. I. Seneviratne [et al.] // *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. — Cambridge : Cambridge University Press, 2021. — P. 1513–1766. — DOI: 10.1017/9781009157896.013.
195. Sharkey, T. D. Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: physics, physiology and rate limitations / T. D. Sharkey // *The Botanical Review*. — 1985. — Vol. 51. — P. 53–105.
196. Sofronova, V. E. Seasonal changes in primary photosynthetic events during low temperature adaptation of *Pinus sylvestris* in Central Yakutia / V. E. Sofronova [et al.] // *Russian Journal of Plant Physiology*. — 2018. — Vol. 65. — P. 658–666.
197. Spreitzer, R. J. Rubisco: structure, regulatory interactions, and possibilities for a better enzyme / R. J. Spreitzer, M. E. Salvucci // *Annual Review of Plant Biology*. — 2002. — Vol. 53. — № 1. — P. 449–475.
198. Stein, N. Coniferen im Westlichen Malayischen Archipel / N. Stein. — Deutsch : Springer, 1978. — 168 p.
199. Stitt, M. Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular ecophysiology / M. Stitt, D. Schulze // *Plant, Cell & Environment*. — 1994. — Vol. 17. — № 5. — P. 465–487.
200. Taiz, L. *Plant physiology and development* / L. Taiz [et al.]. — 6th ed. — Sunderland, Massachusetts : Sinauer Associates, 2015. — 761 p.
201. Tchebakova, N. M. Agroclimatic potential across central Siberia in an altered twenty-first century / N. M. Tchebakova [et al.] // *Environmental Research Letters*. — 2011. — Vol. 6. — № 4. — 11 p.
202. Valinger, E. Factors affecting the probability of windthrow at stand level as a result of Gudrun winter storm in southern Sweden / E. Valinger, J. Fridman // *Forest Ecology and Management*. — 2011. — Vol. 262. — № 3. — P. 398–403.

203. Van Kooten, O. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology / O. Van Kooten, J. F. H. Snel // *Photosynthesis Research*. — 1990. — Vol. 25. — P. 147–150.

204. Weiskittel, A. R. Long-term effects of precommercial thinning on the stem dimensions, form and branch characteristics of red spruce and balsam fir crop trees in Maine, USA / A. R. Weiskittel [et al.] // *Silva Fennica*. — 2009. — Vol. 43. — № 3. — P. 397–409.

205. Wermelinger, B. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research / B. Wermelinger // *Forest Ecology and Management*. — 2004. — Vol. 202. — № 1-3. — P. 67–82.

206. Wulder, M. A. Lidar sampling for large-area forest characterization: A review / M. A. Wulder [et al.] // *Remote Sensing of Environment*. — 2012. — Vol. 121. — P. 196–209.

207. Yoshimoto, A. Evaluation of carbon sequestration and thinning regimes within the optimization framework for forest stand management / A. Yoshimoto, R. Marušák // *European Journal of Forest Research*. — 2007. — Vol. 126. — P. 315–329.

208. Zolkos, S. G. A meta-analysis of terrestrial aboveground biomass estimation using lidar remote sensing / S. G. Zolkos, S. J. Goetz, R. Dubayah // *Remote Sensing of Environment*. — 2013. — Vol. 128. — P. 289–298.

209. Zotino Tall Tower Observatory [Электронный ресурс] — Режим доступа: <https://www.zottoproject.org/> (дата обращения: 14.08.2023).