

ВАРЬИРОВАНИЕ ЗАПАСОВ БИОМАССЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА И ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ НА АВТОМОРФНЫХ ПОЧВАХ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

© 2025 г. Н. В. Геникова*, А. Ю. Карпечко, Г. В. Ахметова

Институт леса Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, Россия

**e-mail: genikova@krc.karelia.ru*

Поступила в редакцию 27.05.2024 г.

После доработки 27.09.2024 г.

Принята к публикации 12.11.2024 г.

Исследовано влияние продуктивности местообитания и крон деревьев сосны на параметры лесной подстилки (мощность, запасы, актуальную кислотность) и фитомассу компонентов живого напочвенного покрова в среднетаежных сосняках зеленомошных на автоморфных почвах в условиях Республики Карелия. Наибольшие значения запаса фитомассы напочвенного покрова (абсолютно-сухая масса) отмечены в сосновых лесах на песчаных почвах (596 ± 67 г/м²), наименьшие — в сосняках на двучленных отложениях (460 ± 83 г/м²). Во всех группах сообществ средние значения общей надземной фитомассы живого напочвенного покрова (травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы) превышали величины подземной фитомассы. При этом, подземная фитомасса травяно-кустарничкового яруса превышала надземную массу в среднем в 1.4–2.6 раза в зависимости от продуктивности местообитания. Наиболее низкие показатели мощности и запаса лесной подстилки отмечены в наиболее сухих и менее продуктивных сообществах сосняков (4.9 ± 0.3 см и 39.6 ± 2.9 т/га), а наиболее высокие (7.4 ± 0.5 см и 58.1 ± 5.6 т/га) — в высокопродуктивных сосняках на двучленных отложениях. Наименьшие значения величины рН подстилки характерны для менее продуктивных сообществ, в средне- и высокопродуктивных сообществах она является более высокой. Выявлены различия в фитомассе разных компонентов живого напочвенного покрова в межкроновом и подкroновом пространствах. Под кроной сосны подземная масса растений травяно-кустарничкового яруса, надземная масса кустарничков и, в частности, черники, меньше, а масса зеленых мхов больше по сравнению с межкroновыми участками.

Ключевые слова: сосновые леса, травяно-кустарничковый ярус, мохово-лишайниковый ярус, фитомасса, лесная подстилка, мощность, запас, актуальная кислотность, средняя тайга, Республика Карелия

DOI: 10.31857/S0033994625010017, **EDN:** EHNIOO

Живой напочвенный покров и лесная подстилка играют важную роль в лесных биогеоценозах [1–3]. Напочвенный покров является необходимым компонентом цикла обмена вещества и энергии в лесных экосистемах [4–6], влияет на почвенные процессы, состав и активность почвенной микробиоты [7, 8], участвует в формировании лесной подстилки [3]. Согласно Н. И. Казимирову с соавторами [9] лесные кустарнички содержат примерно столько же элементов питания, как и хвоя ели. Указывается, что напочвенный покров использует не востребуемые древостоем элементы питания, связывает их и вовлекает в малый биологический круговорот [10–12].

Условия местопроизрастания существенно влияют на видовое разнообразие, рост и развитие растений, соотношение масс их надземных и подземных частей. Это относится как к деревьям-эдификаторам, так и к растениям, составляющим живой напочвенный покров [9, 13–18]. Связующим звеном между фитоценозом и почвой в таежных лесах служит лесная подстилка, которая является продуктом функционирования экосистемы и компонентом круговорота веществ, оказывая влияние на процессы их миграции и аккумуляции [19, 20]. Морфологические и физико-химические характеристики лесной подстилки очень изменчивы и связаны с разнообразием микроместообитаний

в пределах сообществ, особенностями состава и структуры древостоя [13, 21, 22] и живого напочвенного покрова [3, 16]. В лесных сообществах древесный ярус через опад влияет на мощность и запасы лесной подстилки, во многом определяет ее физико-химические свойства. Кроны затевают поверхность, способствуют перераспределению осадков, что приводит к изменению свойств почв, особенно их верхних горизонтов, и характеристик нижних ярусов лесного сообщества [23–29].

Данная работа продолжает ряд исследований, посвященных вопросу взаимодействия разных компонентов лесных сообществ в условиях таежной зоны [3, 9, 14]. Ее цель состоит в изучении влияния продуктивности местообитания и крон деревьев сосны на фитомассу напочвенного покрова и характеристики лесной подстилки в сосняках зеленомошных на автоморфных почвах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в заповеднике “Кивач”, расположенном в среднетаежной подзоне Республики Карелия. Для данной территории характерен умеренно континентальный климат с чертами морского. Среднегодовая температура воздуха по многолетним наблюдениям составляет $+2.0...+2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, средняя температура января $-9...-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, июля $+16...+17\text{ }^{\circ}\text{C}$. Средняя многолетняя сумма осадков составляет 578...618 мм в год [30, 31].

Исследования проводили на 15 пробных площадях (ПП), заложенных в сосняках зеленомошных (рис. 1) в рамках исследований по проекту “РИТМ углерода”. Все ПП разделены на три группы по продуктивности местообитания, определенной на основе характеристик почв и таксационных характеристик древостоев (табл. 1). Почвы выделенных групп сообществ статистически достоверно ($p \leq 0.05$) различаются по содержанию органического вещества (ОВ) и азота (N) в альфегумусовом горизонте BFH. Эти различия в обеспеченности почв главными биофильными элементами, с учетом параметров древесного яруса и напочвенного покрова, характеризуют пробные площади по уровню трофности. Первая группа объединяла сосновые леса, произрастающие на подзолах песчаных иллювиально-железистых малогумусовых (C1), вторая группа – сосняки на подзолах песчаных иллювиально-среднегумусовых (C2) и третья группа – сосняки на подзолах иллювиально-сильногумусовых на двучленных отложениях (C3). Всего было заложено 3 ПП, относящихся к C1, 9 ПП – C2, 3 ПП – C3. Размер каждой ПП составлял $50 \times 50\text{ м}$.

В напочвенном покрове представлены виды растений типичные для сосняков зеленомошных (табл. 1). В ряду C1–C2–C3 происходит уменьшение обилия брусники и увеличение участия злаков и разнотравья. Характерной особенностью каждой группы ПП являлось соотношение доминантов мохово-лишайникового яруса. Так,



Рис. 1. Примеры сообществ, относящихся к разным группам по продуктивности местообитаний: А – C1, В – C2, С – C3.
Fig. 1. Examples of communities belonging to groups of different habitat productivity: А – C1, В – C2, С – C3.

Таблица 1. Характеристика исследованных групп сообществ сосновых лесов
Table 1. Characteristics of the studied groups of Scots pine forest communities

Характеристики Characteristics	Группы Groups		
	C1	C2	C3
Количество ПП Number of sample plots	3	9	3
Подтип почвы Soil subtype	Подзол иллювиально-железистый Ferric illuvial podzol	Подзол иллювиально-железистый Ferric illuvial podzol	Подзол иллювиально-гумусовый Humic illuvial podzol
Почвообразующая порода Parent rock	Флювиогляциальные песчаные отложения Glaciofluvial sand	Флювиогляциальные песчаные отложения Glaciofluvial sand	Двучленные отложения Two-layered deposits
Содержание ОБ / N* в альфегумусовом горизонте BFH, % OM / N content in spodic horizon BFH, %	$1.4 \pm 0.1 / 0.020 \pm 0.003$	$2.1 \pm 0.2 / 0.038 \pm 0.004$	$3.0 \pm 0.4 / 0.060 \pm 0.008$
Средний состав древостоя Forest stand composition (average)	10C ₁₈₀	10C ₁₈₀₋₁₉₀ + ЕедБ	8C ₁₈₀₋₁₉₀ 2Е+Б
Средний бонитет Stand quality class (average)	III,3	II,4	I,3
Относительная полнота (мин.—макс.) Relative stand density (min—max)	0.6 – 0.9	0.8 – 1	1
Сумма площадей поперечных сечений стволов, м ² /га Basal area, m ² /ha	20.5 – 30.2	27.7 – 40.3	41.4 – 50.1
Средняя высота преобладающей породы (сосна обыкновенная), м Average height of the predominant tree species (Scots pine), m	21.8 – 24.9	24.3 – 31.4	30.2 – 32.5
Средний диаметр преобладающей породы (сосна обыкновенная), см Average diameter of the predominant tree species (Scots pine), cm	27.3 – 30.8	28.7 – 42.0	37.9 – 43.4
Средняя сомкнутость крон, % Average canopy density, %	35	35	55
Количество видов травяно-кустарничкового яруса Number species in herb-dwarf-shrubs layer	4	3 – 12	19 – 21
Доминанты травяно-кустарничкового яруса (проективное покрытие) Dominant species of herb-dwarf-shrubs layer (projective cover)	<i>Vaccinium myrtillus</i> (25%) <i>V. vitis-idaea</i> (15%)	<i>Vaccinium myrtillus</i> (25%) <i>V. vitis-idaea</i> (12%)	<i>Vaccinium myrtillus</i> (35%) <i>V. vitis-idaea</i> (8%) <i>Calamagrostis arundinacea</i> (6%)

Таблица 1. Окончание

Доминанты мохово-лишайникового яруса (проективное покрытие) Dominant species of mosses-lichen layer (projective cover)	<i>Pleurozium schreberi</i> (60%) <i>Cladonia rangiferina</i> (12%)	<i>Pleurozium schreberi</i> (70%) <i>Hylocomium splendens</i> (13%)	<i>Hylocomium splendens</i> (35%) <i>Pleurozium schreberi</i> (25%) <i>Dicranum</i> spp. (12%)
---	--	--	--

Примечание: С1 – сосняки, произрастающие на подзолах песчаных иллювиально-малогумусовых, С2 – сосняки на подзолах песчаных иллювиально-среднегумусовых, С3 – сосняки на подзолах иллювиально-сильногумусовых на двучленных отложениях.

* ОВ – органическое вещество.

Note: C1 – Scots pine forests growing on sandy illuvial-low-humic podzols, C2 – Scots pine forests on sandy illuvial-medium-humic podzols, C3 – Scots pine forests on illuvial-high-humic podzols on two-layered deposits.

* OM – organic matter.

при переходе от относительно бедных условий С1 к богатым С3 снижается проективное покрытие кустистых лишайников и возрастает доля *Hylocomium splendens* и мхов р. *Dicranum*.

На каждой ПП с помощью рамки размером 25 × 25 см закладывали 3–4 учетные площадки в зависимости от разнообразия растительных микрогруппировок в напочвенном покрове (согласно методике проекта “РИТМ углерода”). На каждой ПП одна учетная площадка размещалась в межкروновом пространстве (мк), остальные – под кроной сосны (пк) на расстоянии 1–2 метров от ствола дерева. В сообществах группы С1 было заложено 10 учетных площадок (3 – в межкроновом пространстве, 7 – в подкroновом), в сообществах группы С2 – 29 учетных площадок (9 – в мк, 20 – в пак), в сообществах группы С3 – 10 учетных площадок (3 – в мк, 7 – в пак).

На учетной площадке срезали все растения, входящие в мохово-лишайниковый и травяно-кустарничковый ярусы. Далее укос разбирали по видам и взвешивали в воздушно-сухом состоянии, и после высушивания при 105°C – в абсолютно-сухом состоянии. Для определения подземной фитомассы растений травяно-кустарничкового яруса отбирали почвенный монолит размером 25 × 25 см и глубиной до 30 см, из которого выбирали все корни сосудистых растений без разбора на виды. Корни промывали в дистиллированной воде и взвешивали в воздушно-сухом и абсолютно-сухом состоянии. Таким образом, получали значения воздушно-сухой и абсолютно-сухой массы надземных и подземных частей растений для каждой учетной площадки размером 625 см² (0.0625 м²). Затем для получения запаса фитомассы эти данные пересчитывали на 1 м².

На каждой учетной площадке после отбора надземной части растений был проведен отбор образцов лесной подстилки для оценки морфологических (мощности и запаса) и физико-химических (кислотность) показателей. Для определения запасов подстилки, также как и для определения запаса фитомассы, использовали рамку площадью 625 см² (25 × 25 см). Лесную подстилку делили на подгоризонты в соответствии со степенью разложения растительных остатков. В большинстве случаев выделяли 2 слоя: OL, представляющий собой слаборазложившийся опад растений, и OFH – ферментативный слой, состоящий из полуразложившегося опада.

Для определения запасов образцы подстилки высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Для пересчета на абсолютно-сухую массу определяли содержание гигроскопической влаги в образцах. Определение актуальной кислотности (рН вод.) проводили потенциометрическим методом при помощи рН-meter HANNA (Германия). Лабораторные аналитические исследования выполняли на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

Статистический анализ проводили в программе R [32]. Изучали следующие компоненты покрова и параметры: запас общей надземной фитомассы (мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов), запас надземной и подземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса, запас фитомассы мохово-лишайникового яруса, запасы фитомассы групп видов и отдельных видов (кустарнички, разнотравье, черника, брусника, зеленые мхи и лишайники), мощность

и запас лесной подстилки, кислотность подгоризонтов OL и OFH лесной подстилки.

Для обработки количественных данных применяли методы описательной статистики. Большая часть данных не соответствовала нормальному распределению (тест Шапиро–Уилка) и равенству дисперсий (тест Левена), поэтому для оценки различий и связей использовали непараметрический критерий Краскела–Уоллиса и коэффициент корреляции Спирмена. В качестве факторов, влияющих на фитомассу разных компонентов живого напочвенного покрова и параметров лесной подстилки, были выбраны: продуктивность местообитания (C1, C2, C3) и положение относительно кроны дерева (межкрупное пространство и пространство под кроной сосны). Всего в статистическом анализе использовали данные с 49 учетных площадок. При анализе влияния продуктивности местообитания на рассматриваемые показатели живого напочвенного покрова и лесной подстилки все учетные площадки, заложенные в сообществах одной группы, объединялись. Таким образом, в статистический анализ вошли данные 10 учетных площадок C1, 29 учетных площадок C2 и 10 учетных площадок C3. Анализ варьирования запасов фитомассы в зависимости от положения относительно кроны сосны проводили, объединяя все пробные площади в одну группу. Таким образом, из 49 учетных площадок 15 располагалось в межкрупном пространстве, 34 – под кроной сосны.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние продуктивности местообитания

Среднее значение общей фитомассы растений напочвенного покрова составило 555 ± 51 г/м². Во всех трех группах ПП средние значения запаса надземной фитомассы превышали запасы подземной (рис. 2). При рассмотрении запасов фитомассы напочвенного покрова по ярусам выявлено, что в группах сообществ C1 и C2 запас фитомассы мхов и лишайников преобладал над запасом трав и кустарничков. Соотношение запаса подземной и надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса уменьшалось от сосняков группы C1 (2.6 раза) к соснякам группы C3 (1.4 раза) (рис. 2B).

Влияние продуктивности местообитания удалось выявить только для запаса фитомассы мохово-лишайникового яруса и лишайников (табл. 2). Достоверные различия наблюдались в группах ПП, наиболее контрастных по трофности почв и производительности древостоя (C1 и C3).

Несмотря на высокое варьирование параметров лесной подстилки в изучаемых сообществах, установлено увеличение ее мощности и запасов от сосняков группы C1 к соснякам группы C3 (рис. 3). Наименьшие значения мощности (от 1 до 5 см) и запаса (39.6 ± 2.9 т/га) подстилки отмечены в наиболее сухих условиях сообществ C1, а наиболее высокие (соответственно 10 см и 58.1 ± 5.6 т/га) – в группе C3. Наибольшими значениями pH характеризовалась лесная

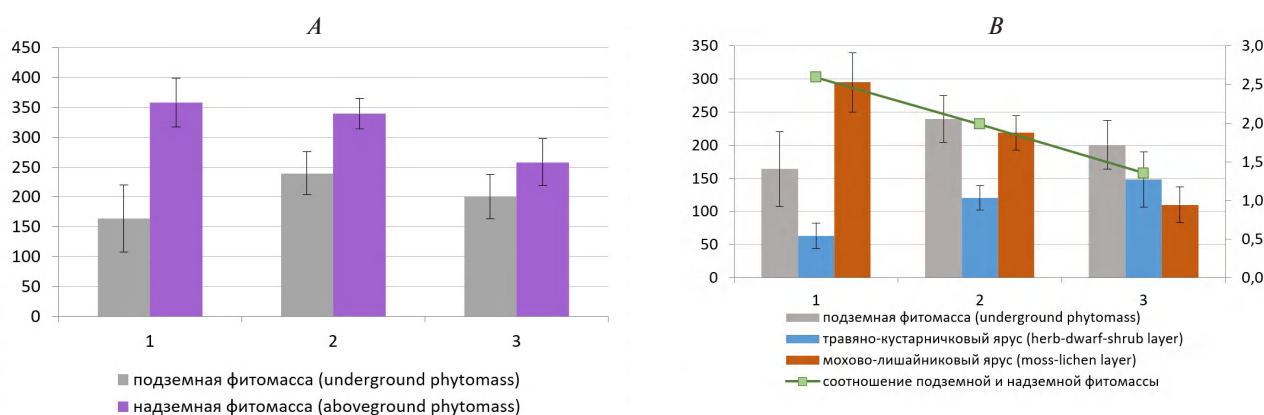


Рис. 2. Запас подземной и надземной фитомассы (среднее значение и стандартная ошибка) живого напочвенного покрова (A) и разных ярусов напочвенного покрова (B) в исследованных группах сообществ.

По горизонтали: группы сообществ (1 – C1, 2 – C2, 3 – C3); по вертикали: слева – запас абсолютно-сухой массы, г/м²; справа – соотношение запасов подземной и надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса.

Fig. 2. The stock of underground and aboveground phytomass (mean value and standard error) of the living ground cover (A) and different layers of the ground cover (B) in the studied community groups.

Horizontally – community groups (1 – C1, 2 – C2, 3 – C3); y-axis – left scale – the stock of absolutely dry phytomass, g/m²; right scale – the ratio of the underground and aboveground phytomass stocks in the herbaceous-dwarf shrub layer.

подстилка в группе сообществ С3 (рис. 4). Все параметры лесной подстилки имели достоверные различия в зависимости от продуктивности местообитания (табл. 2).

Влияние крон деревьев

Средние значения запаса **общей фитомассы** живого напочвенного покрова в межкроновом пространстве и под кроной дерева составляли,

соответственно, 608 ± 60 и 514 ± 41 г/м² и достоверно не различались (табл. 2).

Результаты анализа средних значений **запаса подземной фитомассы** растений напочвенного покрова в разных позициях относительно крон деревьев показали, что в межкроновом пространстве он составлял 215 ± 29 г/м² и являлся достоверно более высоким по сравнению с запасом под кроной сосны (табл. 2, рис. 5). Средние

Таблица 2. Результаты статистического сравнения данных (критерий Краскела–Уоллиса, H)

Table 2. Results of Kruskal–Wallis test (H) of statistical data

Параметры Parameters	Разные группы сообществ Different community groups		Различия между группами* Differences between groups* (Dunn's test)	Подкروновые и межкروновые участки Under-crown and inter-crown areas	
	H	p-value		H	p-value
Запас фитомассы: Stock of phytomass:	1.725	0.422	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	2.112	0.146
Общий Total					
Надземный Aboveground	2.920	0.232	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	0.207	0.648
Подземный Underground	1.749	0.417	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	5.799	0.016
Травяно-кустарничкового яруса Herb-dwarf-shrubs layer	3.899	0.142	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	7.005	0.008
Кустарничков Dwarf-shrubs	3.468	0.176	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	7.121	0.007
Черники European blueberry	2.648	0.266	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	4.273	0.038
Брусники Lingonberry	0.115	0.944	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	3.551	0.059
Мохово-лишайникового яруса Moss-lichen layer	10.394	0.005	C1 ^a –C2 ^{ab} –C3 ^b	6.442	0.011
Зеленых мхов Mosses	3.731	0.154	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	4.612	0.031
Лишайников Lichens	13.146	0.001	C1 ^a –C2 ^{ab} –C3 ^b	0.047	0.827
Лесная подстилка: Forest floor:	10.248	0.006	C1 ^a –C2 ^b –C3 ^b	0.466	0.494
Мощность Thickness					
Запас Stock	9.420	0.009	C1 ^a –C2 ^b –C3 ^b	1.084	0.297
Кислотность OL Acidity OL	18.000	<0.001	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^b	3.253	0.071
Кислотность OF Acidity OF	11.092	0.004	C1 ^{ab} –C2 ^a –C3 ^b	1.200	0.273

Примечание. * латинскими буквами показаны различия между группами сообществ: одинаковые буквы означают, что исследованные группы достоверно не различаются между собой, разные буквы означают, что есть достоверное различие между группами.

Note. * Differences between community groups are shown in Latin letters: the same letters mean that the groups do not differ significantly from each other, different letters mean that there is a significant difference between the groups.

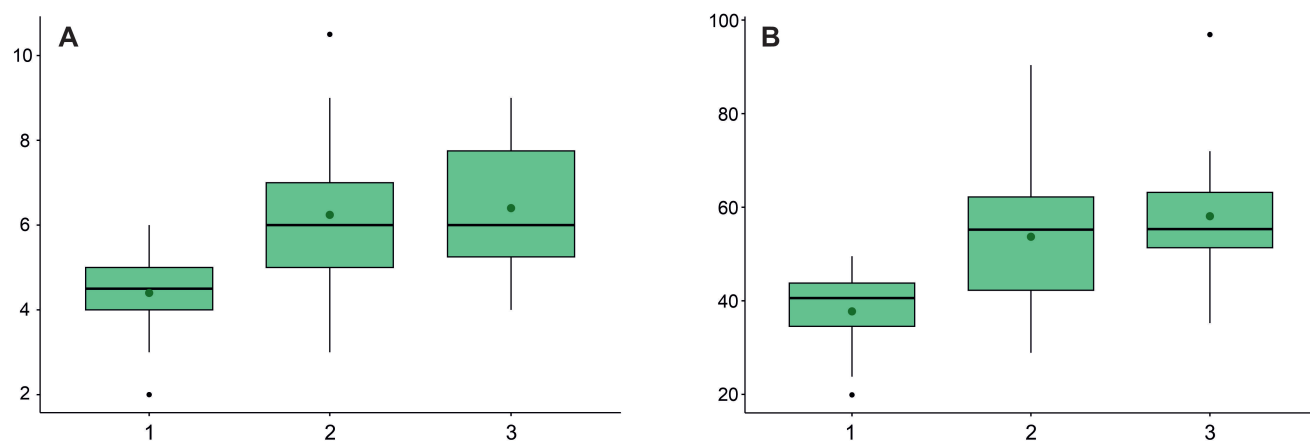


Рис. 3. Мощность (A) и запас (B) лесной подстилки в исследованных группах сообществ.

По горизонтали: группы сообществ (1 – C1, 2 – C2, 3 – C3); по вертикали: A – толщина (см); B – запас абсолютно-сухой массы, т/га.

Fig. 3. Thickness (A) and stock (B) of forest floor in the studied groups of forest communities.

Horizontally – community groups (1 – C1, 2 – C2, 3 – C3); y-axis: A – thickness, cm; B – stock of the absolute dry mass, t/ha.

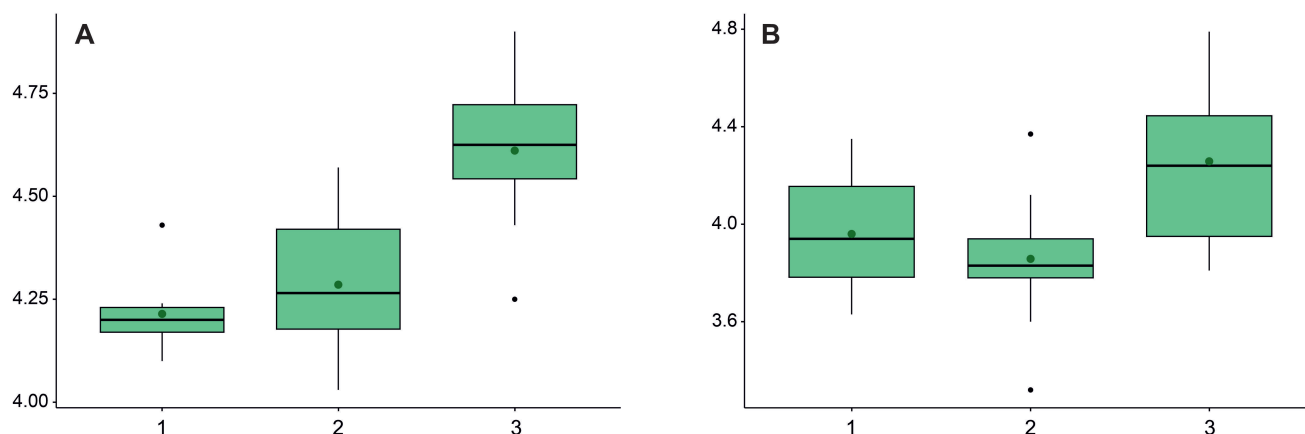


Рис. 4. Актуальная кислотность лесной подстилки в исследованных группах сообществ.

A – подгоризонт OL; B – подгоризонт OFH.

По горизонтали – группы сообществ (1 – C1, 2 – C2, 3 – C3); по вертикали – величина $pH_{вод}$.

Fig. 4. Actual acidity of forest floor in the studied community groups.

A – OL subhorizon; B – OFH subhorizon. Horizontally – community groups (1 – C1, 2 – C2, 3 – C3); y-axis – pH_{water} value.

значения **запаса надземной фитомассы** напочвенного покрова в межкروновом и подкroновом пространствах достоверно не различались (табл. 2). Однако величина запаса фитомассы травяно-кустарничкового яруса в межкroновом пространстве была достоверно выше, а запаса фитомассы мохово-лишайникового яруса достоверно ниже, чем в подкroновом пространстве (рис. 6, табл. 2).

Основу напочвенного покрова в изученных лесных сообществах составляли лесные кустарнички (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*) и зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, виды рода *Dicranum* и др.). Запас фитомассы зеленых мхов под кронами деревьев был

достоверно выше по сравнению с межкroновыми участками (табл. 2). Средние значения запаса фитомассы лишайников достоверно не различались на площадках под кроной деревьев и в межкroновом пространстве (табл. 2). Кустарнички составляли почти 99% от общего запаса травяно-кустарничкового яруса. При этом запас надземной массы основного доминанта – *Vaccinium myrtillus* был достоверно выше в межкroновых пространствах по сравнению с участками под кронами деревьев (табл. 2).

Мощность, запас и показатели кислотности лесной подстилки на межкroновых и подкroновых участках достоверно не различались (табл. 2).

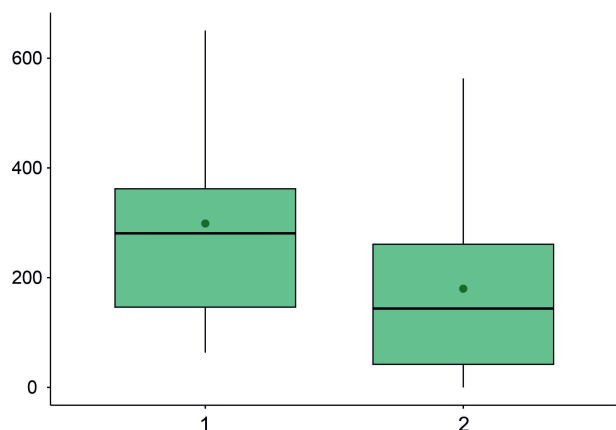


Рис. 5. Запас подземной фитомассы в подкроновом и межкroновом пространстве деревьев сосны.

По горизонтали: 1 — межкroновые участки, 2 — участки под кроной сосны; по вертикали — запас абсолютно-сухой массы, г/м².

Fig. 5. Stock of underground phytomass in the under-crown and inter-crown areas of Scots pine trees.

X-axis: 1 — inter-crown plots, 2 — under-crown plots; y-axis — absolute dry mass, g/m².

Взаимодействие факторов

Для некоторых параметров живого напочвенного покрова (запас общей и надземной фитомассы) и лесной подстилки (запас, pH слоя OL), соответствующих нормальному распределению, был проведен двухфакторный дисперсионный анализ для выявления взаимодействия между факторами (“продуктивность местообитания” и “позиция относительно крон деревьев”). Выявить взаимодействие факторов не удалось. Это говорит о том, что реакция параметра

на действие одного фактора проявляется вне зависимости от другого фактора. Несмотря на отсутствие статистического подтверждения этот вывод справедлив и для других параметров, для которых не проводился двухфакторный дисперсионный анализ из-за их несоответствия закону нормального распределения. Так, например, уменьшение запаса надземной и подземной массы живого напочвенного покрова и увеличение запаса массы мохово-лишайникового яруса под кроной сосны по сравнению с межкroновыми участками наблюдалось в сообществах всех изученных типов леса (рис. 7).

Проведенный корреляционный анализ (рис. 8) показателей запаса фитомассы живого напочвенного покрова и характеристик лесной подстилки показал следующее. Величины запаса надземной (суммарно мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов) и подземной фитомассы напочвенного покрова не связаны между собой. Масса корней растений травяно-кустарничкового яруса положительно связана с их надземной массой ($r = 0.87$, $p = 0.001$) и отрицательно связана с массой мохово-лишайникового яруса ($r = -0.47$, $p = 0.001$). Кроме того, запас подземной фитомассы характеризуется слабо выраженной, но достоверной положительной связью с мощностью ($r = 0.32$, $p < 0.05$) и запасом ($r = 0.28$, $p < 0.05$) лесной подстилки. Между запасами фитомассы травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов выявлена статистически значимая отрицательная связь ($r = -0.51$, $p = 0.001$).

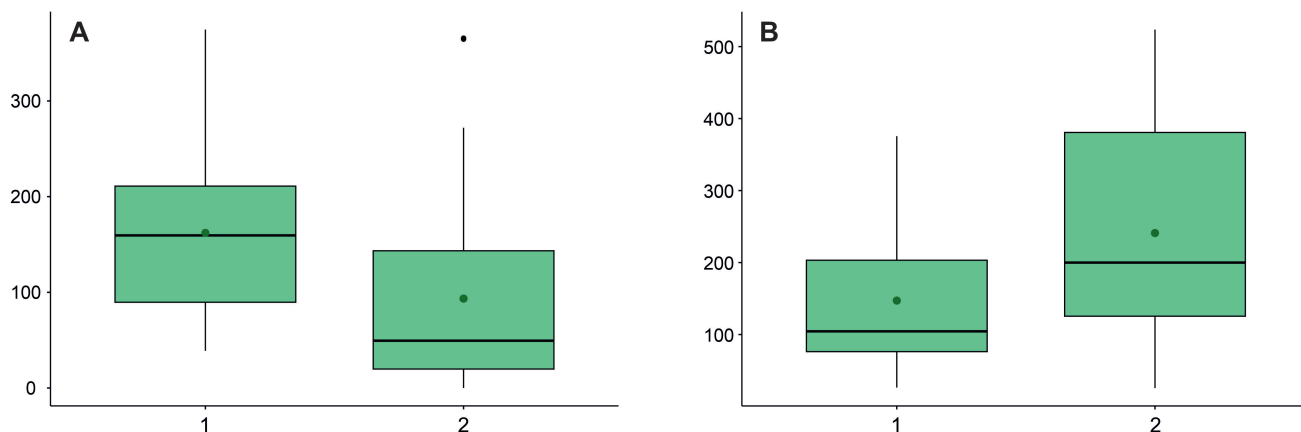


Рис. 6. Запас надземной фитомассы травяно-кустарничкового (А) и мохово-лишайникового (В) ярусов в подкroновом и межкroновом пространстве деревьев сосны.

По горизонтали: 1 — межкroновые участки, 2 — участки под кроной сосны; по вертикали — запас абсолютно-сухой массы, г/м².

Fig. 6. Stock of the grass-shrub (A) and moss-lichen (B) layers phytomass in the under-crown and inter-crown areas of Scots pine trees.

Horizontally: 1 — inter-crown plots, 2 — under-crown plots; y-axis — absolute dry mass, g/m².

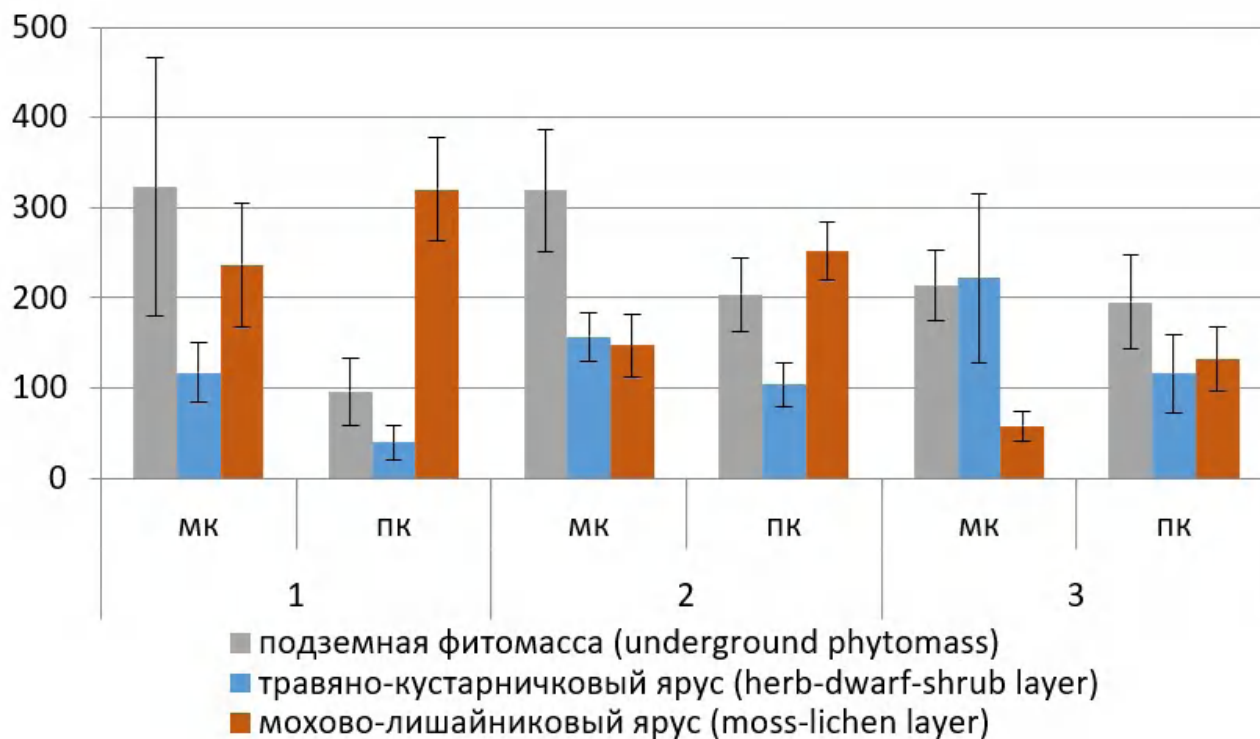


Рис. 7. Запас фитомассы разных компонентов напочвенного покрова.

По горизонтали: группы сообществ (1 – СБ, 2 – СЧ1, 3 – СЧ2), межкروновые (МК) и подкروновые (ПК) участки; по вертикали – запас абсолютно-сухой массы, г/м².

Fig. 7. The phytomass stock of different components of the ground cover.

Horizontally: community groups (1 – C1, 2 – C2, 3 – C3), inter-crown plots (МК) and under-crown plots (ПК); y-axis: absolute dry mass, g/m².

Фитомасса травяно-кустарничкового яруса и фитомасса черники положительно связаны с кислотностью подгоризонта OL ($r = 0.60$ и 0.68 , соответственно, $p = 0.001$). Запас фитомассы мохово-лишайникового яруса отрицательно связан с кислотностью подгоризонта OL ($r = -0.68$, $p = 0.001$).

Условия окружающей среды определяют обилие и разнообразие растений живого напочвенного покрова, в связи с чем запас фитомассы напочвенного покрова может варьировать в разных типах леса [9, 33–35]. В работе В. И. Казиминова и др. [13] было отмечено более низкое значение фитомассы растений напочвенного покрова в сосняке брусничном по сравнению с сосняком черничным. Авторы работы связывали это с увеличением влажности. В настоящем исследовании не удалось выявить достоверные различия запаса фитомассы напочвенного покрова между сосняками, различающихся по трофности почв и производительности древостоя.

В нашем исследовании выявлено, что подземная фитомасса травяно-кустарничкового яруса превышает его надземную массу в среднем в 1.4–2.6 раза в зависимости от продуктивности местообитания (рис. 1В), что соответствует литературным данным, согласно которым в лесных сообществах, и в сосняках в частности, масса корневых систем растений напочвенного покрова может превышать массу надземных органов более чем в 2 раза [36–38]. В то же время, как следует из рис. 2А, общий запас надземной фитомассы напочвенного покрова (травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы) превышает запас подземной, что объясняется обилием мхов и лишайников, не имеющих подземных органов.

В работе Т. В. Белоноговой [39] было отмечено, что относительная величина массы корней лесных кустарничков, а именно *Vaccinium vitis-idaea*, повышается по мере увеличения сухости почвы. Так, в сосняках черничных ее корни составляли 195% от массы надземной части,

древостоя, с другой с небольшим количеством опада хвойных видов деревьев, что было отмечено в некоторых исследованиях [22].

Плодородие лесных почв в регионах с гумидным климатом во многом определяют их кислотно-щелочные свойства [46, 47]. Растительный покров оказывает существенное влияние на кислотность лесной подстилки и ее пространственное и временное варьирование [42, 48, 49]. В таежных экосистемах кислотность лесной подстилки во многом определяется видовым составом напочвенного покрова [50]. В исследованных сообществах наблюдается закономерное повышение величины pH, особенно верхнего подгоризонта OL, в ряду сосняков С1–С2–С3. Выявлено, что значения pH верхнего подгоризонта подстилки положительно связаны с долей черники в составе травяно-кустарничкового яруса. Это обусловлено особенностями химического состава опада этого вида, богатого кальцием [43, 50, 51]. Обнаружена также значимая отрицательная связь величины pH подгоризонта OL с запасом фитомассы мохово-лишайникового яруса, т.е. чем больше масса мхов и лишайников, тем ниже значение pH верхнего подгоризонта подстилки. Влияние растительности на кислотность подгоризонта OFH прослеживается в меньшей степени. Кроме того, повышение величины pH верхних подгоризонтов подстилки в ряду трофности С1–С2–С3 может происходить вследствие повышения доли участия в древостое деревьев ели и лиственных пород, опад которых отличается большим содержанием кальция по сравнению с хвоей сосны [43, 44, 47, 52].

Древесный ярус является эдификатором лесных экосистем, воздействует на среду и изменяет ее, оказывает влияние на напочвенный покров [53–55]. В. С. Ипатовым и соавторами [56] было выявлено, что ель полностью определяет структуру напочвенного покрова в зоне своего фитогенного поля, что объясняется строением ее кроны. Сосна имеет относительно равномерное распределение листового аппарата по всей кроне и характеризуется плавным небольшим снижением освещенности от края кроны к стволу [57, 58], в связи с чем сосновые фитоценозы отличаются более однородными условиями освещенности.

По результатам нашей работы запас фитомассы компонентов живого напочвенного покрова различался на подкروновых и межкروновых

участках. При рассмотрении запаса подземной массы напочвенного покрова, массы лесных кустарничков и, в частности, *Vaccinium myrtillus* установлено, что эти взаимосвязанные показатели достоверно выше в межкроновом пространстве по сравнению с участками под кроной деревьев. Для массы растений мохово-лишайникового яруса в целом и массы зеленых мхов в частности отмечена противоположная тенденция, эти показатели достоверно выше под кроной сосен. В наших предыдущих исследованиях сосняков черничных на автоморфных почвах выявлена та же особенность изменения обилия зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*), а именно уменьшение их проективного покрытия от ствола сосны к межкроновым участкам [59]. Уменьшение мощности мохового покрова при удалении от ствола дерева в сосновом сообществе отмечено и в работе А. А. Маслова [60]. В работе И. В. Лянгузовой и П. А. Примака [38] получены результаты, не совпадающие с нашими. Вероятно, причина заключается в том, что их исследование проводилось в средневозрастных загущенных сосняках, мы же изучали 180-летние сосновые леса с выраженной горизонтальной структурой древесного полога. Учитывая менее выраженные эдификаторные свойства сосны по сравнению с елью, осинкой и березой в отношении изменения светового режима и количества опада [61], можно предположить, что ведущую роль в распределении кустарничков в напочвенном покрове соснового леса играет корневая конкуренция со стороны деревьев [60].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При изучении влияния продуктивности местообитания и крон деревьев сосны на запас фитомассы напочвенного покрова и характеристики лесной подстилки в условиях сосняков зеленомошных на автоморфных почвах выявлен ряд закономерностей. Подтверждено влияние продуктивности местообитания на мощность, запасы и кислотность лесной подстилки, запас фитомассы растений мохово-лишайникового яруса. Для менее продуктивных сообществ характерны более низкие значения мощности и запасов подстилки по сравнению со средне- и высокопродуктивными. Более высокими значениями pH, т.е. менее кислой реакцией, отличается лесная подстилка высокопродуктивных сосняков, для которых также характерно наименьшее, по сравнению с другими изученными

группами сообществ участие зеленых мхов и лишайников в напочвенном покрове.

Выявлены различия в запасе фитомассы подземных частей травяно-кустарничкового яруса, запасе надземной фитомассы травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, зеленых мхов, кустарничков и черники в межкроновом и подкroновом пространствах. Под кроной сосны масса кустарничков меньше, а масса зеленых мхов больше по сравнению с межкroновыми участками. Не удалось выявить связи мощности и запасов лесной подстилки с запасом фитомассы напочвенного покрова.

Таким образом, различия параметров лесных подстилок установлены только для групп сосновых лесов, различающихся по трофности почв и производительности древостоя, но не выявлены на подкroновых и межкroновых участках. Компоненты напочвенного покрова, являясь более чувствительным индикатором, реагируют на влияние кроны сосны.

Полученные выводы дополняют представления о взаимодействии нижних ярусов сообществ и органогенного горизонта почв в синэкологии светлохвойных таежных лесов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках государственного задания Института леса КарНЦ РАН (рег. № 121061500082-2), а также по теме “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации; обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах” (рег. № 123030300031-6) в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения (ВИПГЗ) “Единая национальная система мониторинга климатически активных веществ”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Базилевич Н. И., Гребенщиков О. С., Тишков А. А. 1986. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М. 297 с.
2. Cornelissen J. H. C., Lang S. I., Soudzilovskaia N. A., During H. J. 2007. Comparative cryptogam ecology: a review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. — *Ann. Bot.* 99(5): 987–1001. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm030>
3. Сергеева О. В., Мухомтова Л. В., Кривобоков Л. В. 2020. Распределение запасов подстилки и биомассы живого напочвенного покрова в северной тайге Центральной Эвенкии в зависимости от рельефа. — *Сибирский лесной журнал*. 1: 38–46. <https://doi.org/10.15372/SJFS20200104>
4. Turetsky M. R. 2003. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. — *The Bryologist*. 106(3): 395–409. <https://doi.org/10.1639/05>
5. Gilliam F. S. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. — *BioScience*. 57(10): 845–858. <https://doi.org/10.1641/B571007>
6. Кузнецова А. И. 2021. Влияние растительности на запасы почвенного углерода в лесах (обзор). — *Вопросы лесной науки*. 4(4): 1–54. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-2021-44-95>
7. Ehrenfeld J. G., Kourtev P., Huang W. 2001. Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. — *Ecol. Appl.* 11(5): 1287–1300. <https://doi.org/10.2307/3060920>
8. Sedia E. G., Ehrenfeld J. G. 2005. Differential effects of lichens, mosses and grasses on respiration and nitrogen mineralization in soils of the New Jersey Pinelands. — *Oecologia*. 144(1): 137–147. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0037-0>
9. Казимиров Н. И., Морозова Р. М. 1973. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Ленинград. 173 с.
10. Сеннов С. Н. 1984. Уход за лесом. Экологические основы. М. 128 с.
11. Мельников Е. С. 1999. Лесоводственные основы теории и практики комплексного ухода за лесом: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. СПб. 42 с.

12. *Смирнов А. П., Чыонг В. В., Потокин А. Ф., Смирнов А. А.* 2016. Динамика живого напочвенного покрова в разновозрастных осушаемых сосняках, пройденных рубками. — Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 217: 57–70.
<https://doi.org/10.21266/2079-4304.2016.217.57-70>
13. *Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С., Иванчиков А. А., Морозова Р. М.* 1977. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Ленинград. 304 с.
14. *Бобкова К. С.* 1987. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л. 156 с.
15. *Осипов А. Ф., Кутявин И. Н.* 2016. Биологическая продуктивность растений живого напочвенного покрова в среднетаежных сосняках. — В сб.: Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы докл XXIII Всерос. молодеж. науч. конф. (с элементами научной школы). Сыктывкар. С. 114–116.
<https://www.elibrary.ru/zbuxdr>
16. *Семенюк О. В., Телеснина В. М., Богатырев Л. Г., Бенедиктова А. И., Кузнецова Я. Д.* 2020. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях. — Почвоведение. 1: 31–43.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X2001013X>
17. *Karpechko Y., Karpechko A., Tuuninen A.* 2022. The effect of growth conditions on the relationship between fine root and foliage biomass. — J. For. Res. 33: 1585–1591.
<https://doi.org/10.1007/s11676-021-01444-3>
18. *Коновалова И. С., Коновалов Д. Ю.* 2023. Динамика живого напочвенного покрова на начальных этапах формирования лесных культур средней подзоны тайги. — Лесной вестник. — Forestry Bulletin. 27(2): 27–37.
<https://doi.org/10.18698/2542-1468-2023-2-27-37>
19. *Богатырёв Л. Г., Свентицкий И. А., Шарафутдинов Р. Н., Степанов А. А.* 1998. Лесные подстилки и диагностика современной направленности гумусообразования в различных географических зонах. — Почвоведение. 7: 864–875.
20. *Богатырев Л. Г., Демин В. В., Матышак Г. В., Сапожникова В. А.* 2004. О некоторых теоретических аспектах исследования лесных подстилок. — Лесоведение. 4: 17–29.
21. *Карпачевский Л. О., Зубкова Т. А., Ташнинова Л. Н., Руденко Р. Н.* 2007. Почвенный покров и парцеллярная структура лесного биогеоценоза. — Лесоведение. 6: 107–113.
<https://www.elibrary.ru/ibjwqn>
22. *Соломатова Е. А., Красильников П. В., Сидорова В. А.* 1999. Строение и пространственная вариабельность лесной подстилки в ельнике черничном зеленомошном Средней Карелии. — Почвоведение. 6: 764–773.
23. *Карпачевский Л. О., Зубкова Т. А., Пройслер Т., Кеннел М., Гитл Г., Горчарук Н. Ю., Минаева Т. Ю.* 1998. Воздействие полога ельника сложного на химический состав осадков. — Лесоведение. 1: 50–59.
24. *Арчегова И. Б., Кузнецова Е. Г.* 2011. Влияние древесных растений на химический состав атмосферных осадков в процессе восстановления среднетаежных лесов. — Лесоведение. 3: 34–43.
<https://www.elibrary.ru/nueinb>
25. *Карпечко Ю. В., Лозовик П. А., Потапова И. Ю.* 2015. Трансформация химического состава атмосферных осадков лесной растительностью. — В сб.: Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов: тр. IV Всерос. науч. конф. М. С. 155–158.
26. *Карпечко Ю. В., Лозовик П. А., Федорец Н. Г.* 2018. Баланс химических элементов в сосняке и ельнике Карелии. — Лесоведение. 2: 107–118.
<https://doi.org/10.7868/S0024114818020031>
27. *Бахмет О. Н., Медведева М. В., Мошкина Е. В., Ткаченко Ю. Н., Мамай А. В., Новиков С. Г., Мошников С. А., Тимофеева В. В., Карпечко А. Ю.* 2022. Пространственная вариабельность свойств подзолов в зависимости от растительных микрогруппировок в сосняке брусничном. — Лесоведение. 1: 47–60.
<https://doi.org/10.31857/S002411482105003X>
28. *Мошкина Е. В., Бахмет О. Н., Медведева М. В., Карпечко А. Ю., Мамай А. В.* 2022. Пространственно-временная динамика биологической активности почв в фитогенном поле сосны обыкновенной в средней тайге Карелии. — Лесоведение. 4: 351–363.
<https://doi.org/10.31857/S0024114822040076>
29. *Hokkanen T. J., Järvinen E., Kuuluvainen T.* 1995. Properties of top soil and the relationship between soil and trees in a boreal Scots pine stands. — Silva Fenn. 29(3): 189–203.
<https://doi.org/10.14214/sf.a9207>

30. Назарова Л. Е. 2014. Изменчивость средних многолетних значений температуры воздуха в Карелии. — Известия Русского географического общества. 146(4): 27–33.
<https://www.elibrary.ru/sjbxsf>
31. Назарова Л. Е. 2015. Атмосферные осадки в Карелии. — Труды КарНЦ РАН. 9: 114–120.
<https://www.elibrary.ru/ummfyl>
32. R Core Team. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
<https://www.R-project.org/>
33. Mölder A., Bernhardt-Römermann M., Schmidt W. 2008. Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? — For. Ecol. Manag. 256(3): 272–281.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.012>
34. Sciama D., Augusto L., Dupouey J.-L., Gonzalez M., Dominguez C. M. 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. — For. Ecol. Manag. 258(5): 600–608.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.027>
35. Geraskina A. P., Smirnova O. V., Korotkov V. N., Kudrevatykh I. Yu. 2020. Productivity and content of macro- and microelements in the phytomass of ground vegetation of typical and unique taiga forests of the Northern Urals (example of spruce-fir forests of the Pechora-Ilych nature reserve). — Russ. J. Ecosys. Ecol. 5(2).
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-2-1>
36. Белоногова Т. В. 1974. Продуктивность живого покрова черничных и брусничных сосняков южной Карелии. — В кн.: Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск. 135 с.
37. Грозовская И. С., Ханина Л. Г., Смирнов В. Э., Бобровский М. В., Романов М. С., Глухова Е. М. 2015. Биомасса напочвенного покрова в еловых лесах Костромской области. — Лесоведение. 1: 63–76.
<https://elibrary.ru/tkizdj>
38. Лягузова И. В., Примак П. А. 2019. Пространственное распределение запасов напочвенного покрова и лесной подстилки в средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова. — Раст. ресурсы. 55(4): 473–489.
<https://doi.org/10.1134/S003399461904006X>
39. Белоногова Т. В. 1973. Биологическая продуктивность нижних ярусов растительности сосновых фитоценозов южной Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 23с.
40. Карпачевский Л. О. 1981. Лес и лесные почвы. Москва. 264 с.
41. Федорец Н. Г., Бахмет О. Н. 2003. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск. 240 с.
<https://elibrary.ru/oudwjt>
42. Карпачевский Л. О. 1977. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М. 312 с.
43. Лукина Н. В., Полянская Л. М., Орлова М. А. 2008. Питательный режим почв северотаежных лесов. М. 342 с.
44. Орлова М. А., Лукина Н. В., Смирнов В. Э. 2015. Методические подходы к отбору образцов лесной подстилки с учетом мозаичности лесных биогеоценозов. — Лесоведение. 3: 214–221.
<https://elibrary.ru/uahmnh>
45. Kristensen T., Ohlson M., Bolstad P., Nagy Z. 2015. Spatial variability of organic layer thickness and carbon stocks in mature boreal forest stands — implications and suggestions for sampling designs. — Environ. Monit. Assess. 187: 521.
<https://doi.org/10.1007/s10661-015-4741-x>
46. Лукина Н. В., Горбачева Т. Т., Никонов В. В., Лукина М. А. 2002. Пространственная изменчивость кислотности AL-Fe-гумусовых подзолов. — Почвоведение. 2: 163–173.
47. Лукина Н. В., Никонов В. В., Исаева Л. Г. 2006. Кислотность и питательный режим почв еловых лесов. Коренные еловые леса: биоразнообразие, структура, функции. СПб. 298 с.
48. Кислотные осадки и лесные почвы. Апатиты. 1999. 320 с.
49. Соколова Т. А., Дронова Т. Я., Артюхов Д. Б., Коробова Н. Л. 1997. Пространственное и временное варьирование величин pH в подзолистых почвах Центрально-лесного биосферного заповедника. — Почвоведение. 11: 1339–1348.
50. Ахметова Г. В. 2022. Пространственная неоднородность химического состава лесных подстилок сосновых насаждений средней тайги Восточной Фенноскандии. — Лесоведение. 3: 250–261.
<https://elibrary.ru/clsnodn>

51. Ахметова Г. В. 2021. Особенности распределения макро-и микроэлементов в системе “почва-растение” в среднетаежных условиях Восточной Фенноскандии. — Труды КарНЦ РАН. 5. Сер. Экологические исследования: 5–19.
<https://elibrary.ru/wunadq>
52. Орлова М. А., Лукина Н. В., Смирнов В. Э., Артемкина Н. А. 2016. Влияние ели на кислотность и содержание элементов питания в почвах северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных. — Почвоведение. 11: 1355–1367.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X16110071>
53. Уранов А. А. 1965. Фитогенное поле. — В сб.: Проблемы современной ботаники. 1. М., Л. С. 251–254.
54. Ястребов А. Б., Лычаная Н. В. 1993. Исследование фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках. — Бот. журн. 78(5): 78–92.
55. Крышень А. М. 2000. Фитогенное поле: теория и проявления в природе. — Известия АН: Серия биологическая. 4: 437–443.
56. Ипатов В. С., Журавлева Е. Н., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. 2009. Фитогенное поле *Picea abies*, *P. obovata* (Pinaceae). — Бот. журн. 94(4): 558–568.
<https://elibrary.ru/oifmwn>
57. Тиходеева М. Ю., Лебедева В. Х. 2008. Оценка влияния древостоя на структуру лесного сообщества. — В сб.: Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Ч. 5: Геоботаника. Петрозаводск. С. 304–307.
58. Горелов А. М. 2013. Особенности освещения во внутрикроновом пространстве древесных растений. — Известия СамНЦ РАН. 15(3): 135–140.
<https://elibrary.ru/rcmdkz>
59. Геникова Н. В. 2012. Структура и динамика лесных растительных сообществ на автоморфных песчаных почвах на территории Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург. 2012. 21 с.
60. Маслов А. А. 1986. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном. — Бот. журн. 71(12): 1646–1652.
61. Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. 2003. Взаимоотношения видов напочвенного покрова на разных стадиях развития ельника чернично-зеленомошного. — Вестник СПбУ. Сер. 3. Биология. 1: 30–47.

Variation of Ground Cover and Forest Litter Phytomass Stocks in Pine Forests on Automorphic Soils (Republic of Karelia)

© 2025. N. V. Genikova*, A. Yu. Karpechko, G. V. Akhmetova

Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

*e-mail: genikova@krc.karelia.ru

Abstract. The influence of the type of forest vegetation and the phytogenic field of pine on the parameters of forest litter (thickness, stock, actual acidity) and phytomass of the components of the ground cover in lingonberry and bilberry pine forests on automorphic soils is studied. The highest values of phytomass (absolute dry mass) were found in communities of bilberry pine forests on sandy soils (596 ± 67 g/sq.m.), and the lowest in bilberry pine forests on two-layered deposits (460 ± 83 g/sq.m.) due to a lower presence of mosses in the ground cover. In all types of forest, the average values of aboveground phytomass (in total, herb-dwarf shrub and moss-lichen layers) exceeded the underground one. At the same time, the underground phytomass was on average 1.4–2.6 times higher than the mass of the herb-dwarf shrub layer, depending on the type of forest. The type of forest influenced the phytomass of the moss-lichen layer and the characteristics of the forest floor. The lowest indicators of litter thickness and stock were observed in the driest conditions of lingonberry pine forests (less than 5 cm and 39.6 ± 2.9 t/ha), and the highest (5–10 cm and 58.1 ± 5.6 t/ha) — in bilberry pine forests on two-layered deposits. The pH value of the forest floor also depends on the forest type: the lowest values are typical for lingonberry pine, and the highest — for bilberry forest. Differences in the phytomass of the underground parts of the herb-dwarf shrub layer, aboveground phytomass, mass of green mosses, dwarf shrubs and bilberry in the inter-crown and under-crown areas were revealed. Under the Scots pine crowns, the mass of dwarf shrubs is lower and the mass of green mosses is higher, compared to the inter-crown areas.

Keywords: Scots pine forests, herb-dwarf shrub layer, moss-lichen layer, thickness and stock of forest floor, actual acidity, phytomass, Republic of Karelia

ACKNOWLEDGMENTS

The research were carried out as part of the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (registration numbers 121061500082-2), and as part of the major innovative project of national importance “Development of a system for ground-based and remote monitoring of carbon pools and greenhouse gas fluxes in Russian Federation, ensuring the creation of recording data systems on the fluxes of climate-active substances and the carbon budget in forests and other terrestrial ecological systems” (Registration number: 123030300031-6).

REFERENCES

1. *Bazilevich N. I., Grebenshchikov O. S., Tishkov A. A.* 1986. [Geographical regularities of structure and functioning of ecosystems]. Moscow. 297 p. (In Russian)
2. *Cornelissen J. H. C., Lang S. I., Soudzilovskaia N. A., During H. J.* 2007. Comparative cryptogam ecology: a review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. — *Ann. Bot.* 99(5): 987–1001.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcm030>
3. *Sergeeva O. V., Mukhortova L. V., Krivobokov L. V.* 2020. Distribution of forest litter and live ground cover biomass in northern taiga of the Central Evenkia depending on relief. — *Sibirskij Lesnoj Zhurnal*. 1: 38–46.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20200104> (In Russian)
4. *Turetsky M. R.* 2003. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. — *The Bryologist*. 106(3): 395–409.
<https://doi.org/10.1639/05>
5. *Gilliam F. S.* 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. — *BioScience*. 57(10): 845–858.
<https://doi.org/10.1641/B571007>
6. *Kuznetsova A. I.* 2021. Influence of vegetation on soil carbon stocks in forests (review). — *Forest Science Issues*. 4(4): 1–54.
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-2021-44-95>
7. *Ehrenfeld J. G., Kourtev P., Huang W.* 2001. Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. — *Ecol. Appl.* 11(5): 1287–1300.
<https://doi.org/10.2307/3060920>
8. *Sedia E. G., Ehrenfeld J. G.* 2005. Differential effects of lichens, mosses and grasses on respiration and nitrogen mineralization in soils of the New Jersey Pinelands. — *Oecologia*. 144(1): 137–147.
<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0037-0>
9. *Kazimirov N. I., Morozova R. M.* 1973. [Biological cycle of substances in spruce forests of Karelia]. Leningrad. 175 p. (In Russian)
10. *Sennoy S. N.* 1984. [Forest management practices. Ecological basis]. Moscow. 218 p. (In Russian)
11. *Mel'nikov E. S.* 1999. [Complex care of forests: theoretical and practical aspects of forestry techniques: Abstr. ... Dis. Doct. (Agricultural) Sci.]. Saint Petersburg. 42 p. (In Russian)
12. *Smirnov A. P., Truong W. W., Potokin A. F., Smirnov A. A.* 2016. The dynamic of live ground vegetation in different pine plantations of drained, passed by felling. — *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii*. 217: 57–70.
<https://doi.org/10.21266/2079-4304.2016.217.57-70> (In Russian)
13. *Kazimirov N. I., Volkov A. D., Zhabchenko S. S., Ivanchikov A. A., Morozova R. M.* 1977. [Community metabolism and energy flows in pine forests of European North]. Leningrad. 304 p. (In Russian)
14. *Bobkova K. S.* 1987. [Biological productivity of coniferous forests of the European Northeast]. Leningrad. 156 p. (In Russian)
15. *Osipov A. F., Kutyavin I. N.* 2016. [Ground vegetation productivity in middle-taiga pine forests]. — In: [Contemporary problems in biology and ecology. Proceedings of XXIII All-Russian conference and scientific school of youth researchers]. Syktyvkar. P. 114–116.
<https://www.elibrary.ru/zbuxdr> (In Russian)
16. *Semenyuk O. V., Telesnina V. M., Bogatyrev L. G., Benediktova A. I., Kuznecova YA. D.* 2020. Assessment of intra-biogeocenotic variability of forest litters and dwarf shrub–herbaceous vegetation in spruce stands. — *Eurasian Soil Science*. 53(1): 27–38.
<https://doi.org/10.1134/S1064229320010135>
17. *Karpechko Y., Karpechko A., Tuyunen A.* 2022. The effect of growth conditions on the relationship between fine root and foliage biomass. — *J. For. Res.* 33(5): 1585–1591.
<https://doi.org/10.1007/s11676-021-01444-3>

18. *Konovalova I. S., Konovalov D. Yu.* 2023. Living ground cover dynamics at initial stages of forest crops formation in middle taiga subzone. — *Lesnoy Vestnik / Forestry Bulletin*. 27(2): 27–37.
<https://doi.org/10.18698/2542-1468-2023-2-27-37> (In Russian)
19. *Bogatyryov L. G., Sventitsiui I. A., Sharafutdinov R. N., Stepanov A. A.* 1998. Forest litters and the diagnostics of the modern trend in humus formation in different geographical zones. — *Eurasian Soil Science*. 31(7): 787–796.
20. *Bogatyrev L. G., Demin V. V., Matyshak G. V., Sapozhnikova V. A.* 2004. On some theoretical aspects of studying forest litters. — *Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie)*. 4: 17–29. (In Russian)
21. *Karpachevskii L. O., Zubkova T. A., Tashninova L. N., Rudenko R. N.* 2007. Soil cover and parcel structure of forest biogeocenosis. — *Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie)*. 6: 107–113.
<https://www.elibrary.ru/ibjwqn> (In Russian)
22. *Solomatova E. A., Krasil'nikov P. V., Sidorova V. A.* 1999. Intra-stand structure and variability of forest litter (case study of *Piceetum myrtillosum* forest type). — *Eurasian Soil Science*. 32(6): 692–700.
23. *Karpachevskii L. O., Zubkova T. A., Projsler T., Kennel M., Gitl G., Gorcharuk N. Yu., Minaeva T. Yu.* 1998. [Effect of complex spruce canopy on the chemical composition of sediments]. — *Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie)*. 1: 50–59. (In Russian)
24. *Archegova I. B., Kuznetsova E. G.* 2011. The influence of woody plants on the chemical composition of atmospheric precipitation in the course of restoration of middle taiga forests. — *Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie)*. 3: 34–43.
<https://www.elibrary.ru/nueinb> (In Russian)
25. *Karpechko Yu. V., Lozovik P. A., Potapova I. Yu.* 2015. [Transformation of chemical composition of atmospheric precipitations by forest vegetation]. — In: [Proceedings of IV All-Russ. sci. conf. “Fundamental problems of water and water resources”]. Moscow. P. 155–158. (In Russian)
26. *Karpechko Yu. V., Lozovik P. A., Fedorets N. G.* 2018. Balance of chemicals in pine and spruce forests of Karelia. — *Contemp. Probl. Ecol.* 11(7): 762–770.
<https://doi.org/10.1134/S1995425518070053>
27. *Bakhmet O. N., Medvedeva M. V., Moshkina E. V., Tkachenko Yu. N., Mamaj A. V., Novikov S. G., Moshnikov S. A., Timofeeva V. V., Karpechko A. Yu.* 2022. Spatial variability of podzol properties depending on the plant microgroups on the example of the cowberry pine forests. — *Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie)*. 1: 47–60.
<https://doi.org/10.31857/S002411482105003X> (In Russian)
28. *Moshkina Ye. V., Bakhmet O. N., Medvedeva M. V., Karpechko A. Yu., Mamaj A. V.* 2022. Spatio-temporal dynamics of soils' biological activity in phytogenous field of scots pine in Karelia Republic's middle taiga. — *Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie)*. 4: 351–363.
<https://doi.org/10.31857/S0024114822040076> (In Russian)
29. *Hokkanen T. J., Järvinen E., Kuuluvainen T.* 1995. Properties of top soil and the relationship between soil and trees in a boreal Scots pine stands. — *Silva Fenn.* 29(3): 189–203.
<https://doi.org/10.14214/sf.a9207>
30. *Nazarova L. E.* 2014. [Variability of average long-term air temperature values in Karelia]. — *Proceedings of the Russian Geographical Society*. 146(4): 27–33.
<https://www.elibrary.ru/sjbxsf> (In Russian)
31. *Nazarova L. E.* 2015. Precipitation over the territory of Karelia. — *Trudy KarNC RAN*. 9: 114–120.
<https://www.elibrary.ru/ummfyl> (In Russian)
32. *R Core Team.* 2023. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
<https://www.R-project.org/>
33. *Mölder A., Bernhardt-Römermann M., Schmidt W.* 2008. Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? — *For. Ecol. Manag.* 256(3): 272–281.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.012>
34. *Sciama D., Augusto L., Dupouey J.-L., Gonzalez M., Dominguez C. M.* 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. — *For. Ecol. Manag.* 258(5): 600–608.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.027>
35. *Geraskina A. P., Smirnova O. V., Korotkov V. N., Kudrevatykh I. Yu.* 2020. Productivity and content of macro- and microelements in the phytomass of ground vegetation of typical and unique taiga forests of the Northern Urals (example of spruce-fir forests of the Pechora-Ilych nature reserve). — *Russ. J. Ecosyst. Ecol.* 5(2).
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-2-1>

36. Belonogova T. V. 1974. [Ground vegetation productivity in *Pinetum myrtillosum* and *P. vaccinosum* forest types (Southern part of Karelia)]. — In: [Forest resources of Karelia]. Petrozavodsk. 315 p. (In Russian)
37. Grozovskaya I. S., Khanina L. G., Smirnov V. E., Bobrovskii M. V., Romanov M. S., Glukhova E. M. 2015. The ground cover biomass of a spruce forest in Kostroma Oblast. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 1: 63–76. <https://elibrary.ru/tkizdj> (In Russian)
38. Lyanguzova I. V., Primak P. A. 2019. Distribution of ground vegetation and forest litter stock in middle-aged pine forests of the Kola Peninsula. — Rastitelnye Resursy. 55(4): 473–489. <https://doi.org/10.1134/S003399461904006X> (In Russian)
39. Belonogova T. V. 1973. [Biological productivity of plants in the undergrowth layer of pine-dominated forest communities (Southern part of Karelia): Abstr. ... Diss. Cand. (Biology) Sci.]. Petrozavodsk. 23 p. (In Russian)
40. Karpachevskij L. O. 1981. [Forest and forest soils]. Moscow. 264 p. (In Russian)
41. Fedorets N. G., Bakhmet O. N. 2003. Ecological settings of carbohydrate and nitrogen transformations in forest soils. Petrozavodsk. 240 p. <https://elibrary.ru/oudwjt> (In Russian)
42. Karpachevskij L. O. 1977. [Color diversity of soil cover in forest biogeocoenosis]. Moscow. 312 p. (In Russian)
43. Lukina N. V., Polyanskaya L. M., Orlova M. A. 2008. [The supply of nutrients to soils in boreal forest]. Moscow. 342 p.
44. Orlova M. A., Lukina N. V., Smirnov V. E. 2015. Methodology of forest litter sampling taking into account the patchiness of forest biogeocoenoses. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 3: 214–221. <https://elibrary.ru/uahmnh> (In Russian)
45. Kristensen T., Ohlson M., Bolstad P., Nagy Z. 2015. Spatial variability of organic layer thickness and carbon stocks in mature boreal forest stands – implications and suggestions for sampling designs. — Environ. Monit. Assess. 187: 521. <https://doi.org/10.1007/s10661-015-4741-x>
46. Lukina N. V., Gorbacheva T. T., Nikonov V. V., Lukina M. A. 2002. Spatial variability of soil acidity in Al-Fe-humus podzols of northern taiga. — Eurasian Soil Science. 35(2): 144–155.
47. Lukina N. V., Nikonov V. V., Isaeva L. G. 2006. [Soil acidity and nutritional status of spruce forests. Primary spruce forest's biodiversity, structure, functions]. Saint Petersburg. 298 p.
48. Acidic precipitation and forest soils. 1999. Apatity. 320 p.
49. Sokolova T. A., Dronova T. Ya., Artyukhov D. B., Korobova N. L. 1997. Spatial and time variability of pH values in podzolic soils of the Central Forest Biospheric Reserve. — Eurasian Soil Science. 30(11): 1199–1206.
50. Akhmetova G. V. 2022. Forest litter in middle-taiga pine stands of Eastern Fennoscandia: Chemical composition and its spatial heterogeneity. — Contemp. Probl. Ecol. 15(7): 750–758. <https://doi.org/10.1134/S1995425522070022>
51. Akhmetova G. V. 2021. Distribution patterns of macro- and microelements in the “soil – plant” system in the middle taiga of Eastern Fennoscandia. — Trudy KarNC RAN. 5: 5–19. <https://elibrary.ru/wunadq> (In Russian)
52. Orlova M. A., Lukina N. V., Smirnov V. E., Artemkina N. A. 2016. The influence of spruce on acidity and nutrient content in soils of Northern Taiga dwarf shrub–green moss spruce forests. — Eurasian Soil Science. 49(11): 1276–1287. <https://doi.org/10.1134/S1064229316110077>
53. Uranov A. A. 1965. [Phytogenic field]. — In: [Challenges of modern botany]. Moscow, Leningrad. P. 251–254. (In Russian)
54. Yastrebov A. B., Lychanaya N. V. 1993. The study of phytogenic fields of trees in the lichen-moss pine forests. — Botanicheskii Zhurnal. 78(5): 78–92. (In Russian)
55. Kryshen' A. M. 2000. The phytogenic field: theory and manifestations in nature. — Biology Bulletin. 27(4): 364–369.
56. Ipatov V. S., Zhuravleva E. N., Lebedeva V. H., Tikhodeyeva M. Yu. 2009. Ecological field of *Picea abies* and *P. obovata* (Pinaceae). — Botanicheskii Zhurnal. 94(4): 558–568. <https://elibrary.ru/oifmwn> (In Russian)
57. Tikhodeeva M. Yu., Lebedeva V. H. 2008. [Assessment of the impact of the stand on the structure of the forest community]. — In: [Fundamental and applied problems of botany at the beginning of the XXI century. Part 5: Geobotany]. Petrozavodsk. P. 304–307. (In Russian)

58. *Gorelov A. M.* 2013. Illumination features of wooden plants intercrown space. — *Izvestiya SamNC RAN*. 15(3): 135–140.
<https://elibrary.ru/rcmdkz> (In Russian)
59. *Genikova N. V.* 2012. [Structure and dynamics of forest plant communities on automorphic sandy soils in Karelia: Abstr. ... Diss. Cand. (Biology) Sci.]. Saint Petersburg. 21 p. (In Russian)
60. *Maslov A. A.* 1986. On the interaction of phytogenic fields of trees in bilberry-cowberry pine forest. — *Botanicheskii Zhurnal*. 71(12): 1646–1652. (In Russian)
61. *Lebedeva V. Ch., Tykchodeeva M. U.* 2003. Plant interaction of living soil-cover species on different stages of development of bilberry-green moss spruce forest. — *Vestnik SPbU. Ser. 3. Biology*. 1: 30–47. (In Russian)