

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

СТРУКТУРА НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА И ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В ЭКОТОННОМ КОМПЛЕКСЕ “СПЕЛЫЙ СОСНЯК ЧЕРНИЧНЫЙ–ВЫРУБКА” В ПОДЗОНЕ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

© 2023 г. Н. В. Геникова¹*, С. А. Мошников¹, Д. В. Тесля¹

¹Институт леса — обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”,
г. Петрозаводск, Россия

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

Поступила в редакцию 03.02.2023 г.

После доработки 01.03.2023 г.

Принята к публикации 23.04.2023 г.

После проведения рубки спелых насаждений, при которой часть лесного массива вырубается за один или несколько приемов, а часть сохраняется (сплошные и чересполосные постепенные рубки) образуется экотонный комплекс: лес (Л), зона перехода от леса к вырубке с древесным ярусом (край леса — КЛ), зона перехода от леса к вырубке без древесного яруса (край вырубки — КВ) и собственно вырубка (В). Изучены состав и структура напочвенного покрова и естественное возобновление древесных пород (*Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Н. Karst., *Betula* sp., *Populus tremula* L., *Sorbus aucuparia* L., *Juniperus communis* L.) в экотонном комплексе “сосняк черничный–вырубка” через 12–15 лет после рубки древостоя. Проведенные исследования показали, что каждая из четырех зон экотонного комплекса, сформированного в результате рубки спелого древостоя, обладает характерными чертами структуры напочвенного покрова, полога подроста и яруса подлеска. Типично лесные условия (зона Л) характеризуются низким количеством подроста сосны, ели, березы, осины и рябины. Обилие *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. в этой зоне, напротив, максимально, так же, как высота и количество плодов черники. По количеству подроста зона КЛ практически не отличается от зоны Л. Проективное покрытие, максимальная высота побегов, активность плодоношения черники и максимальная высота побегов брусники в зоне КЛ достоверно ниже по сравнению с зоной Л. Переходная зона со стороны вырубки (КВ) и собственно вырубка (В) резко отличаются от лесной части экотонного комплекса (зоны Л и КЛ) большим количеством подроста лиственных пород и сосны и низкими значениями показателей обилия лесных кустарничков. Вырубка (В) отличается от КВ большим обилием злаков и разнотравья и сформированным ярусом из подроста сосны, березы и осины.

Ключевые слова: экотонный комплекс, сосняк черничный, вырубка, краевой эффект, напочвенный покров, подрост, подлесок

DOI: 10.31857/S003399462302005X, **EDN:** ZMRHCR

Любые рубки существенно изменяют лесную среду. В наибольшей степени это проявляется при проведении сплошных рубок, когда весь древостой на площади до 50 га вырубается за один прием [1]. Эта форма рубок спелых и перестойных насаждений была и остается наиболее распространенной в России. Зачастую вырубки имеют весьма сложные контуры (рис. 1).

В настоящем исследовании мы рассмотрим в том числе и чересполосные постепенные рубки. Особенностью их является то, что древостой вырубается в 2–4 приема в течение одного класса возраста (20 лет для хвойных), и рубка осуществляется в полосах шириной, не превышающей по-

луторную высоту древостоя. Т.е. в некотором смысле эта разновидность постепенных рубок сочетает в себе постепенную и сплошную формы рубки. Чересполосные постепенные рубки в настоящее время широко распространены в Республике Карелия, особенно в защитных (водоохранных и пр.) лесах. Считается, что такие рубки в меньшей степени, чем сплошные, нарушают способность лесов выполнять основные экосистемные функции.

Важным компонентом лесного биогеоценоза является подрост древесных пород, способный сформировать в будущем самостоятельный (верхний) ярус и обеспечить естественное возобновление.



Рис. 1. Пример фрагментации лесного покрова — мозаика вырубок различного возраста в районе исследования (Кондопожский район, Республика Карелия). Снимок с сайта www.bing.com. Слева исходный снимок, справа — “подсвечены” границы между сообществами на разных стадиях восстановления после рубки.

Fig. 1. Forest vegetation fragmentation — a mosaic of clear-cuts of different age in the study area (Kondopozhsky district, Republic of Karelia). Image borrowed from www.bing.com. The original image is on the left; the image on the right has the “high-lighted” boundaries between communities at different stages of post-logging regeneration.

Нормативными требованиями [1] установлено, что проведение следующего приема постепенной рубки допускается только когда на вырубленных в предшествующий прием рубки полосах обеспечено надежное возобновление леса. Считается, что край леса способствует сохранению и росту подроста [2, 3]. Одной из возможных причин этого является сдерживание развития травяно-кустарничкового яруса в зоне влияния деревьев.

Ранее нами были изучены экотонные комплексы (ЭК) спелого ельника черничного и растительных сообществ, возникших после сплошных рубок разной давности (от 2 до 35 лет) и установлено, что каждая зона ЭК (лес, переходная зона со стороны леса, переходная зона со стороны вырубki, вырубка) обладают характерными особенностями [4, 5]. Различия зон ЭК проявляются в таких параметрах растительного сообщества, как количество видов и общее проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, обилие основных доминантов напочвенного покрова, участие групп растений (кустарничков, злаков, разнотравья) в сложении напочвенного покрова, средняя высота кустарничков, обилие эпифитных растений, количество древесного подроста и подлеска и радиальный прирост деревьев. Кроме того, в ЭК были отмечены различия микроклиматических показателей: средней температуры приземного слоя воздуха и освещенности на разной высоте от поверхности почвы [6].

При изучении ЭК “сосняк черничный—вырубка 12–15 лет” нами решались следующие ос-

новные вопросы: 1) есть ли различия параметров напочвенного покрова, подлеска и полога подроста древесных растений в разных зонах ЭК и в чем они проявляются, 2) сохраняется ли протяженность переходной зоны (как со стороны леса, так и со стороны вырубki) равной примерно 8 м, как это было установлено нами ранее [5, 6] и 3) каковы особенности ЭК сосняка и вырубki по сравнению с ЭК ельника и вырубki сходной давности (10 лет)?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в Кондопожском районе Республики Карелия ($62^{\circ}15'75''$ с.ш., $34^{\circ}61'36''$ в.д.). Территория относится к подзоне средней тайги [7]. За последние 10 лет среднегодовая температура в районе исследования составила $+4^{\circ}\text{C}$, средние температуры самого теплого и самого холодного месяцев (июля и января) — соответственно $+17$ и -8°C . Среднегодовое количество осадков варьировало в пределах 600–650 мм [8]. Наиболее распространенными типами леса в районе исследования являются сосняки черничные и брусничные на автоморфных почвах.

Исследования проводились на трех пробных площадях (ПП), каждая из которых состояла из двух примыкающих друг к другу участков — спелого сосняка черничного и вырубki давностью 12–15 лет (рис. 2).

Вырубki образовались в результате проведения чересполосных постепенных (ПП1 и ПП2) и сплошной (ПП3) рубок. В каждом из сосняков

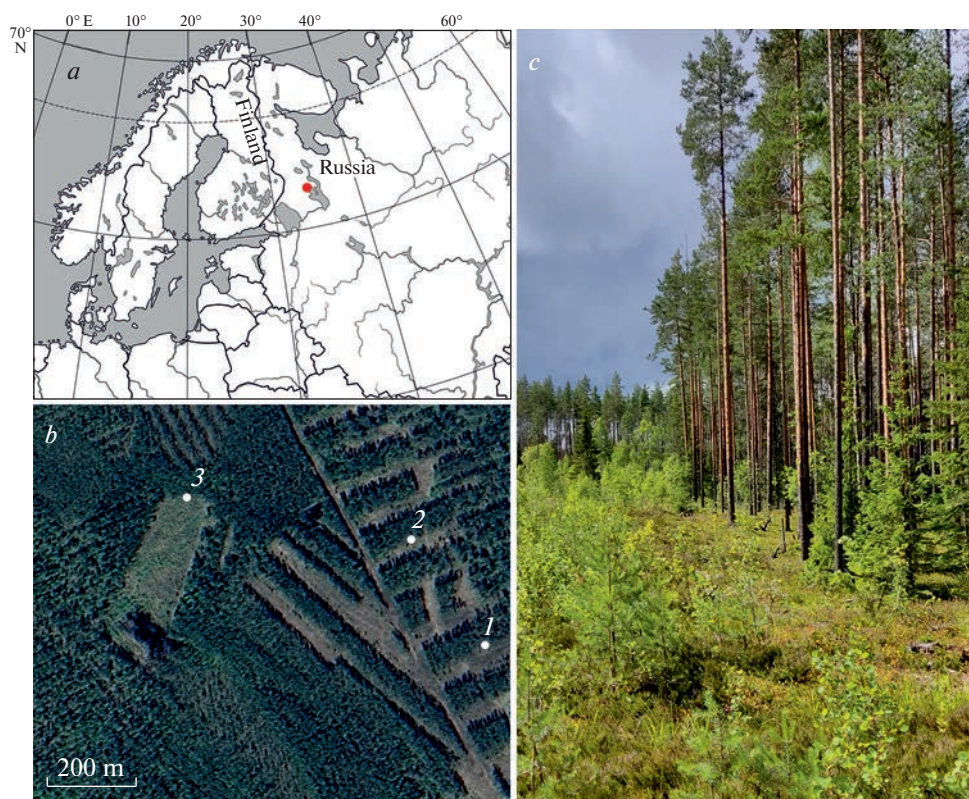


Рис. 2. Местоположение пробных площадей (*a* — расположение района исследований; *b* — расположение пробных площадей (цифрами обозначены номера ПП); *c* — фотография ПП № 1).

Fig. 2. Location of sample plots (*a* — geographic location of the study area; *b* — locations of sample plots; *c* — photo of the sample plot 1).

черничных для получения таксационного описания закладывались 3 круговых площадки постоянного радиуса (КППР) ($R = 12.6$ м, что соответствует площади круга 500 м^2), на которых проводился сплошной пересчет деревьев. У 10–15 деревьев сосны отбирались керны у основания дерева для определения возраста. У 20–25 деревьев измерялась высота. Материалы, полученные на КППР, перед окончательной обработкой объединялись для получения усредненной таксационной характеристики пробной площади. Характеристика ПП спелых сосняков и вырубок приведена в табл. 1.

ПП1Б и ПП2Б представляли собой вырубки, образованные в два приема чересполосной постепенной рубки (в зимние периоды 2009 и 2010 гг., 2016 и 2017 гг.). Ширина вырубаемой за один прием полосы леса составила 20 м, т.е. ширина вырубки после двух приемов — 40 м, ширина сохранившейся полосы леса между двумя вырубленными участками — также 40 м.

Доминантами напочвенного покрова в сосняках являются черника *Vaccinium myrtillus* L., брусника *V. vitis-idaea* L., вереск *Calluna vulgaris* (L.) Hull, марьянник луговой *Melampyrum pratense* L. На вырубках преобладают также черника и брус-

ника, кроме того, заметно участие луговика извилистого *Avenella flexuosa* (L.) Drejer, вейника лесного *Camalagrostis arundinacea* (L.) Roth, марьянника лугового.

Подрост древесных пород и подлесок изучались вдоль трансект южной экспозиции, заложенных из леса на вырубку (на ПП1Б и ПП2Б трансекта охватывала только вырубки первого приема (2009 и 2010 гг.)). Длина трансект составляла 20–25 м в обе стороны от границы двух растительных сообществ (сосняка черничного и вырубки). На каждой пробной площади было заложено 5–10 трансект, вдоль которых на учетных площадках размером $1 \times 1 \text{ м}^2$ подсчитывалось количество подроста и подлеска по породам и градациям высоты. На каждой учетной площадке выявлялся видовой состав растений, оценивалось общее проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, а также покрытие отдельных видов. Кроме того, измерялась высота трех самых высоких побегов черники и брусники и количество ягод черники.

Ранее на основе характеристик напочвенного покрова и подроста экотонного комплекса “ельник черничный–вырубка” нами было показано,

Таблица 1. Таксационные показатели древостоев и естественного возобновления на пробных площадях
Table 1. Mensurational characteristics of stands and tree regeneration on the sample plots

№ ПП Sample plot (SP)	Компонент* Component*	Состав Composition	Густота, тыс. шт./га Density, 10 ³ ind./ha	Средние Average		Полнота Density of stock	Запас, м ³ Volume, m ³ /ha	Класс бонитета Productivity class
				диаметр, см diameter, cm	высота, м height, m			
1	1А	Древостой (110) Tree stand (110)	0.82 0.1 0.04	23.1 12.0 15.6	25 10.5 15.6	1.02	402	II
	1А	Подрост Undergrowth	0.13 0.13 0.13 0.03	—	0.56 1.19 1.08 0.75	—	—	—
	1Б	Подрост (12) Undergrowth (12)	14.92 4.92 0.9 0.3	—	0.59 0.49 0.32 0.61	—	—	—
	2А	Древостой (110) Tree stand (110)	0.58 0.05 0.13 0.11	23.3 48.2 19.2 10.9	25 22.8 22.9 10	1.04	413	II
	2А	Подрост Undergrowth	0.3 0.18 0.18 0.1	—	0.48 0.53 0.81 0.80	—	—	—
2	2Б	Подрост (13) Undergrowth (13)	7.28 3.20 1.88 0.32	—	1.07 1.33 0.78 0.32	—	—	—
	3А	Древостой (120) Tree stand (120)	0.57 0.39 0.22 0.011	19.9 12.2 12.4 32.0	23.1 19.4 11 23	0.82	209	III
	3А	Подрост Undergrowth	1.8 0.32	—	1.10 1.51	—	—	—
	3Б	Подрост (15) Undergrowth (15)	5.72 3.40 1.92 1.00	—	1.91 1.69 1.23 1.6	—	—	—
	3Б	Подрост (15) Undergrowth (15)	0.80с	—	—	—	—	—

Примечание. 1, 2, 3 – номера пробных площадей, А – спелый сосняк черничный, Б – вырубка. * В скобках указан возраст, лет. С – сосна (*Pinus sylvestris* L.), Е – ель (*Picea abies* (L.) H. Karst.), Б – береза (*Betula* sp.), Ос – осина (*Populus tremula* L.).

Note. 1, 2, 3 – numbers of sample plots. А – mature bilberry pine stand, В – clear-cut. * In brackets: age, years. In the composition of the stand, the following tree species are indicated in Cyrillic letters: С – Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), Е – spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.), Б – birch (*Betula* sp.), Ос – aspen (*Populus tremula* L.).

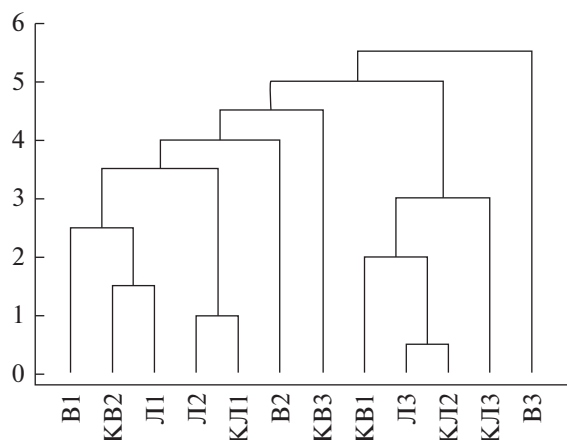


Рис. 3. Дендрограмма сходства травяно-кустарничкового яруса в экотонных комплексах исследованных пробных площадей (евклидово расстояние, метод Варда). По горизонтали — пробная площадь; по вертикали — расстояние.

Fig. 3. Clustering of ecotone complexes by the composition and projective cover of the herb-dwarf shrub layer (Euclidean distance, Ward's method). X-axis — ecotone zones; y-axis — distance.

что взаимовлияние двух смежных сообществ проявляется на расстоянии примерно 8 м в обе стороны от границы их примыкания [5, 6]. Трансекта, вдоль которой изучались характеристики лесных сообществ, разделялась на условные зоны ЭК с разной протяженностью: лес (Л) — 12–17 м, переходная зона со стороны леса (край леса — КЛ) — 8 м, переходная зона со стороны вырубki (край вырубki — KB) — 8 м, вырубка (В) — 12–17 м.

Для каждой зоны ЭК выявлялся видовой состав сосудистых растений. Структура доминирования видов сосудистых растений в разных зонах ЭК оценивалась по величине индекса выравненности Пиелу, принимающего значения от 0 до 1, где 1 означает равное участие всех видов. Исследование сходства структуры напочвенного покрова различных зон ЭК проводилось с применением кластерного анализа (евклидово расстояние, метод Варда) и NMS-ординации. Сравнение групп данных между собой проводилось с помощью дисперсионного анализа (непараметрический критерий Краскела—Уоллиса).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Напочвенный покров

Всего на трансектах обследованных пробных площадей отмечено 32 вида сосудистых растений и 12 видов мхов и лишайников. При этом на вырубке, в среднем, выявлено большее количество видов растений по сравнению со спелым сосняком и переходными зонами ЭК (табл. 2). Среднее количество видов сосудистых растений на учетной

площадке также достоверно выше в зонах В и KB по сравнению с остальными зонами ЭК (табл. 2).

С помощью коэффициента выравненности Пиелу была исследована структура доминирования видов травяно-кустарничкового яруса (табл. 2). Лес, переходные зоны и вырубка в пределах одной ПП несущественно отличаются друг от друга по структуре доминирования видов сосудистых растений в напочвенном покрове, т.к. во всех зонах преобладает несколько видов растений, а обилие остальных видов незначительно.

Результаты кластерного анализа по данным проективного покрытия видов растений травяно-кустарничкового яруса разных зон ЭК показали отсутствие ярко выраженных кластеров, что указывает на большое сходство зон ЭК между собой (рис. 3). Причинами этого являются, во-первых, относительно небольшое видовое разнообразие сосудистых растений на пробных площадях, а во-вторых, преобладание во всех зонах ЭК небольшого числа (5–6) видов. В лесу, на вырубке и в переходных зонах обследованных пробных площадей в разных соотношениях преобладают черника, брусника, вереск, марьянник луговой, луговик извилистый и вейник лесной. Таким образом, в обследованных ЭК сосняка черничного и вырубki состав и структура травяно-кустарничкового яруса слабо различается в разных зонах ЭК.

Индикаторами различий условий среды в разных зонах ЭК сосняк—вырубка выступили такие показатели, как обилие и средняя высота доминантных видов кустарничков. Среднее проективное покрытие и максимальная высота кустарничков достоверно снижаются от зоны Л к зоне В и наиболее резко это снижение проявляется у черники (табл. 3). Особым положением в ЭК отличается переходная зона со стороны леса (КЛ), которая по разным параметрам: а) отличается как от зоны Л, так и от зон KB и В (ПП и количество ягод черники); б) отличается от зоны Л, но не отличается от зон KB и В (максимальная высота побегов черники и брусники); в) не отличается от зоны Л, но отличается от зон KB и В (ПП брусники и вереска).

Сосудистые растения на изученных пробных площадях можно условно разделить на три группы: кустарнички (черника, брусника, вереск), злаки и разнотравье. В лесу (Л) и в переходной зоне леса (КЛ) преобладают кустарнички (80–90% от суммарного проективного покрытия всех видов), доля разнотравья и злаков незначительна. На вырубке доля кустарничков снижается до 60%, доля злаков и разнотравья возрастает до 15–20% от суммарного покрытия яруса. Несмотря на снижение доли кустарничков на вырубке, они остаются доминантами напочвенного покрова за счет вереска (табл. 3). Покрытие злаков на обследованных участках — луговика извилистого и вей-

Таблица 2. Характеристики напочвенного покрова в зонах экотонного комплекса сосняка черничного и вырубки
Table 2. Ground cover characteristics of zones in the border ecotone of bilberry pine forest and clear-cut

Характеристики Characteristics	ПП1 SP1				ПП2 SP2				ПП3 SP3			
	Л F	КЛ FE	КВ CE	В C	Л F	КЛ FE	КВ CE	В C	Л F	КЛ FE	КВ CE	В C
Количество видов травяно-кустарничкового яруса Herb-dwarf-shrub layer species number	11	9	13	13	5	4	12	23	10	9	12	24
Среднее количество видов травяно-кустарничкового яруса на уч. пл. Average herb-dwarf-shrub layer species number per 1 m ² plot	6,4 ± 0.3	4,4 ± 0.5	7,4 ± 0.7	8,6 ± 0.8	3,6 ± 0.1	3,0 ± 0.3	6,0 ± 0.7	10,6 ± 0.4	5,8 ± 0.4	5,9 ± 0.2	7,4 ± 0.8	12,4 ± 0.5
Коэффициент Пиелу Pielou's coefficient	0.56	0.54	0.43	0.59	0.67	0.62	0.57	0.65	0.42	0.46	0.62	0.66
Количество видов мохово-лишайникового яруса Moss-lichen layer species number	6	4	6	9	4	4	6	6	5	5	7	5
Среднее количество видов мохово-лишайникового яруса на уч. пл. Average moss-lichen layer species number per 1 m ² plot	3,6 ± 0.3	3,3 ± 0.3	4,0 ± 0.3	5,3 ± 0.4	2,9 ± 0.1	2,4 ± 0.3	3,8 ± 0.3	3,1 ± 0.2	3,6 ± 0.2	3,1 ± 0.3	4,0 ± 0.4	3,0 ± 0.2

Примечание. Здесь и в табл. 3–5: Л – лес, КЛ – край леса, КВ – край вырубки, В – вырубка.
 Note. Here and in the tables 3–5: F – forest, FE – forest edge, CE – clear-cut edge, C – clear-cut.

Таблица 3. Характеристики доминантных видов травяно-кустарничкового яруса в экотоне
Table 3. Characteristics of the dominant species in the shrub-herb layer of the ecotone zones

Характеристики Characteristics	Зоны экотонного комплекса Ecotone zones			
	Л F	КЛ FE	КВ CE	В C
Проективное покрытие <i>Vaccinium myrtillus</i> L., % <i>Vaccinium myrtillus</i> projective cover, %	36.7 ± 1.7 ^{a*} (1.0)	29.5 ± 2.4 ^b (0.80)	14.7 ± 1.7 ^c (0.40)	14.2 ± 1.9 ^c (0.39)
Максимальная высота побегов <i>Vaccinium myrtillus</i> , см Maximum height of <i>Vaccinium myrtillus</i> shoots, cm	22.9 ± 0.7 ^a (1.0)	18.8 ± 0.8 ^b (0.82)	18.5 ± 1.2 ^b (0.80)	17.5 ± 0.9 ^b (0.76)
Количество ягод <i>Vaccinium myrtillus</i> на уч. пл. <i>V. myrtillus</i> yield, number of berries per 1 m ²	36.2 ± 3.2 ^a (1.0)	18.8 ± 2.8 ^b (0.52)	6.6 ± 2.1 ^c (0.18)	2.6 ± 0.6 ^c (0.07)
Проективное покрытие <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L., % <i>V. vitis-idaea</i> projective cover, %	19.8 ± 1.2 ^a (1.0)	21.9 ± 1.5 ^a (1.11)	16.9 ± 1.7 ^{ab} (0.85)	12.9 ± 1.4 ^b (0.65)
Максимальная высота побегов <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , см Maximum height of <i>Vaccinium vitis-idaea</i> shoots, cm	14.3 ± 0.4 ^a (1.0)	12.8 ± 0.6 ^b (0.89)	11.9 ± 0.6 ^b (0.84)	12.8 ± 0.5 ^b (0.90)
Проективное покрытие <i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull, % <i>Calluna vulgaris</i> projective cover, %	2.5 ± 0.9 ^a (1.0)	2.6 ± 1.4 ^a (1.0)	26.3 ± 4.8 ^b (10.5)	14.3 ± 2.9 ^c (5.7)

Примечание. Здесь и в табл. 4 и 5: * среднее значение и ошибка среднего. Разными латинскими буквами обозначены величины, достоверно различающиеся по результатам однофакторного дисперсионного анализа в разных зонах экотонного комплекса. В скобках приведена доля от значения Л.

Note. Here and in the tables 4 and 5: * the average values and the error of the average are given. Superscript indicates the differences in the average values according to the results of a one-way ANOVA for each indicator in the different ecotone zones. In parentheses, the value relative to the value in F is stated.

ника лесного — значимо выше на вырубке, по сравнению с другими зонами ЭК.

Покрытие большинства видов разнотравья не превышает в среднем 1–5%, поэтому реакцию малообильных видов можно показать, используя показатель их встречаемости в разных зонах ЭК (табл. 4). Встречаемость иван-чая *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., седмичника *Trientalis europaea* L. и майника *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt на вырубке значимо выше по сравнению с другими зонами ЭК, а для ожики *Luzula pilosa* (L.) Willd. повышение встречаемости отмечается и для зоны КВ.

В целом, по результатам анализа параметров напочвенного покрова зона КЛ отличается от зоны Л более низкими значениями проективного покрытия и количества ягод черники, а также меньшей высотой побегов черники и брусники. Переходная зона со стороны вырубки (КВ) по сравнению с зонами Л и КЛ характеризуется большим участием злаков и разнотравья. Ординация учетных площадок по значениям проективного покрытия видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов (рис. 4) показала, что зоны Л и КЛ занимают примерно одинаковое положение в пространстве факторов

и обладают наименьшим варьированием. Описания в зоне КВ отличаются от описаний в зонах Л и КЛ только вдоль первой оси и имеют заметно больший “разброс”. Зона В отличается значительным варьированием положения учетных площадок по обеим осям, что можно объяснить участием большего количества видов в сложении напочвенного покрова по сравнению с зонами Л и КЛ, что в свою очередь вызвано неоднородностью микроценотических условий из-за сочетания куртин хвойного и лиственного подроста, порубочных остатков, участков с оголенным минеральным горизонтом и др.

Подрост и подлесок

Подрост только шести древесных пород (сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L., ель европейская *Picea abies* (L.) Н. Karst., береза *Betula* sp., осина *Populus tremula* L., ива козья *Salix caprea* L. и рябина *Sorbus aucuparia* L.) из восьми произрастающих на пробных площадях, проявил положительную реакцию на рубку древостоя: в зоне КВ и/или В его среднее количество достоверно выше, чем в зонах Л и/или КЛ (рис. 5). Отрицательную реакцию на рубку показал только можжевельник *Juniperus communis* L., его количество достоверно ни-

Таблица 4. Встречаемость и проективное покрытие видов злаков и разнотравья в экотонном комплексе сосняка черничного и вырубке**Table 4.** The occurrence and projective cover of forb and grass species in the bilberry pine forest—clear-cut ecotone complex

Виды Species	Зоны экотонного комплекса Ecotone zones			
	Л F	КЛ FE	КВ CE	В C
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	—	—	$\frac{15.0 \pm 9.2^{a*}}{0.2 \pm 0.1^a}$	$\frac{55.0 \pm 9.7^b}{1.7 \pm 0.4^b}$
<i>Trientalis europaea</i> L.	—	—	$\frac{7.5 \pm 5.0^a}{0.1 \pm 0.1^a}$	$\frac{35.0 \pm 13.8^b}{0.3 \pm 0.1^a}$
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	$\frac{1.7 \pm 1.7^a}{0.1 \pm 0.1^a}$	$\frac{2.5 \pm 2.5^a}{0.1 \pm 0.1^a}$	$\frac{5.0 \pm 3.1^a}{0.1 \pm 0.1^a}$	$\frac{40.0 \pm 17.8^b}{1.0 \pm 0.2^a}$
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	$\frac{1.7 \pm 1.7^a}{0.1 \pm 0.1^a}$	$\frac{2.5 \pm 2.5^a}{0.2 \pm 0.2^a}$	$\frac{42.5 \pm 5.0^b}{0.5 \pm 0.1^a}$	$\frac{60.0 \pm 8.5^c}{0.6 \pm 0.1^a}$
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drejer	$\frac{36.7 \pm 10.4^a}{0.3 \pm 0.1^a}$	$\frac{35.0 \pm 19.1^a}{0.3 \pm 0.1^a}$	$\frac{65.0 \pm 15.0^a}{1.2 \pm 0.5^a}$	$\frac{83.3 \pm 8.7^a}{5.5 \pm 1.0^b}$
<i>Calamagrostis</i> spp.	$\frac{38.3 \pm 17.0^a}{1.1 \pm 0.2^a}$	$\frac{30.0 \pm 17.0^a}{1.2 \pm 0.3^a}$	$\frac{57.5 \pm 16.1^a}{3.6 \pm 0.9^b}$	$\frac{68.3 \pm 12.7^a}{4.8 \pm 0.7^b}$

Примечание. * Приведены средние значения и ошибки среднего по всем трансектам (в числителе — встречаемость, %; в знаменателе — проективное покрытие, %). Разными латинскими буквами обозначены достоверные отличия средних значений между зонами экотонного комплекса.

Note. * The average values and the error of the average for all transects are given (in the numerator — occurrence, %; in the denominator — projective coverage, %). Superscript indicates the differences in the average values between different ecotone zones.

же на вырубке по сравнению с лесом. Оляха серая *Alnus incana* (L.) Moench. на пробных площадях встречалась единично, оценить ее реакцию на рубку древостоя не удалось.

Для подроста большинства древесных пород характерен резкий переход от низких значений густоты под пологом леса (зоны Л и КЛ) к высоким значениям на вырубке (зоны КВ и В). Зона КЛ по количеству подроста не отличается от зоны Л. По количеству подроста и подлеска выделяется зона КВ, отличающаяся и от лесной части трансекты и от зоны В.

Протяженность переходной зоны

В настоящей работе мы приняли протяженность переходных зон равной 8 м, т.к. ранее в исследованиях ЭК ельников черничных при такой протяженности зон КЛ и КВ характеристики напочвенного покрова и подроста древесных растений достоверно отличались от характеристик в зонах Л и В. Для сосняков черничных мы аналогичным образом, используя данные по обилию и высоте лесных кустарничков — доминантов напочвенного покрова и по количеству подроста, провели дисперсионный анализ различий между

зонами при разной протяженности переходных зон (от 3 до 12 м). В среднем по параметрам подроста и подлеска протяженность переходных зон составляет примерно 6 м. Причем изменения касаются преимущественно переходной зоны со стороны вырубки (КВ). Начиная с 6 м от границы двух растительных сообществ, на вырубке 12–15-летней давности формируется полог из подроста разных древесных пород.

По величинам проективного покрытия и максимальной высоты кустарничков протяженность переходных зон КЛ и КВ, отличающихся от зон Л и В, составляет от 4 до 7 м. В основном, отмечались различия между зоной Л и другими зонами ЭК, в частности КЛ. Учитывая, что исследовались трансекты южной экспозиции, т.е. в дневное время солнце светит со стороны вырубки и освещает стену леса, можно предположить, что основным фактором изменения обилия черники и брусники является увеличение освещенности. Наши исследования микроклиматических особенностей ЭК ельника черничного и 10-летней вырубки показали, что на участках южной экспозиции высокие значения освещенности в ясную безоблачную погоду отмечались на вырубке и на расстоянии до 6–8 м вглубь леса [6].

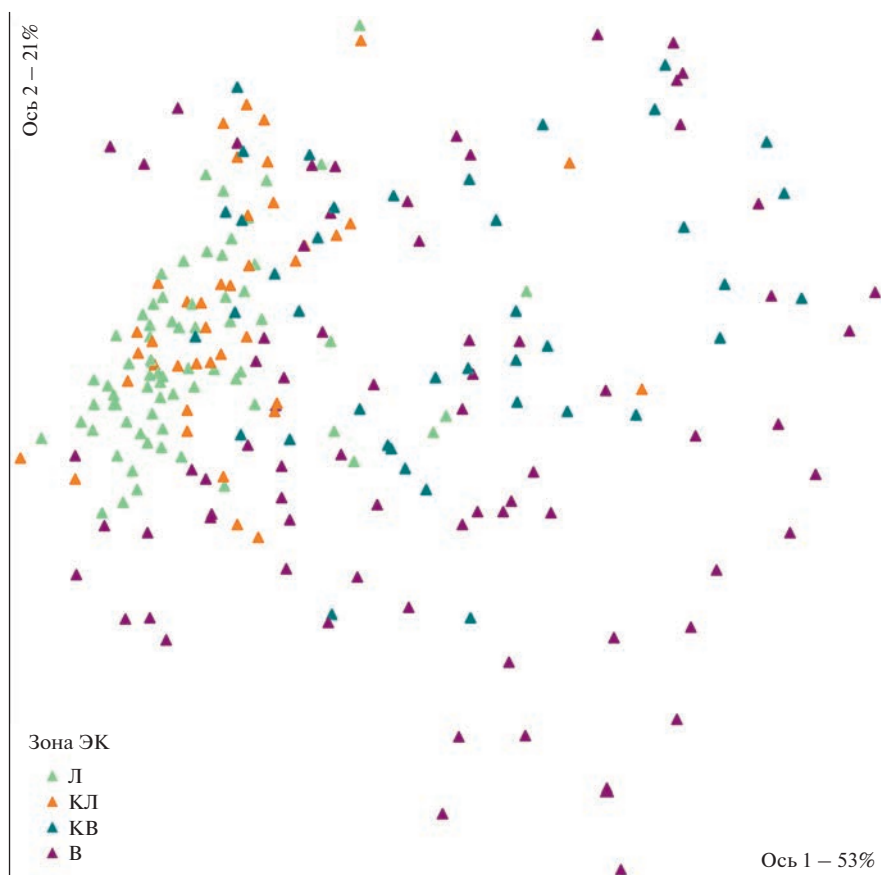


Рис. 4. Ординационная диаграмма учетных площадок по данным проективного покрытия видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

Fig. 4. Ordination diagram of sample plots according to the projective cover of the species composing herb-dwarf-shrub and moss-lichen layers.

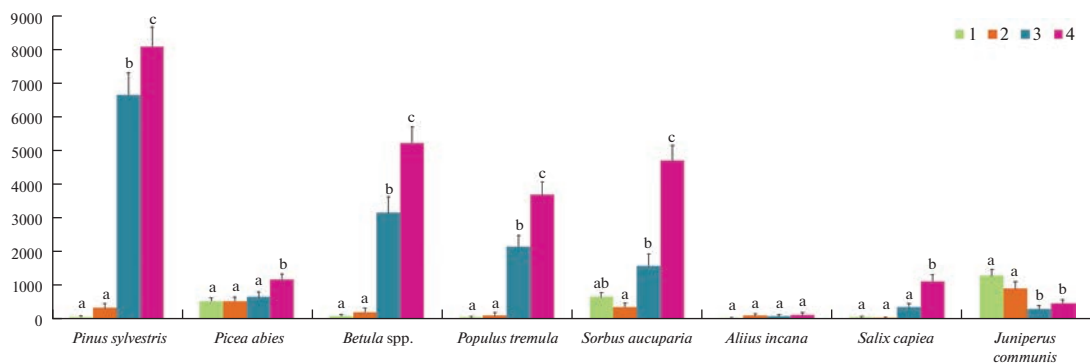


Рис. 5. Среднее количество подроста и подлеска в разных зонах экотонного комплекса, экз./га.

1 — зона Л, 2 — зона КЛ, 3 — зона КВ, 4 — зона В. Разными латинскими буквами обозначены величины, достоверно различающиеся по зонам ЭК для каждой породы.

Fig. 5. Average number of woody regeneration and understory in the different ecotone zones, ind./ha.

1 — zone F, 2 — zone FE, 3 — zone CE, 4 — zone C. Different letters indicate values of significant difference in the projective cover of each species by ecotone zones.

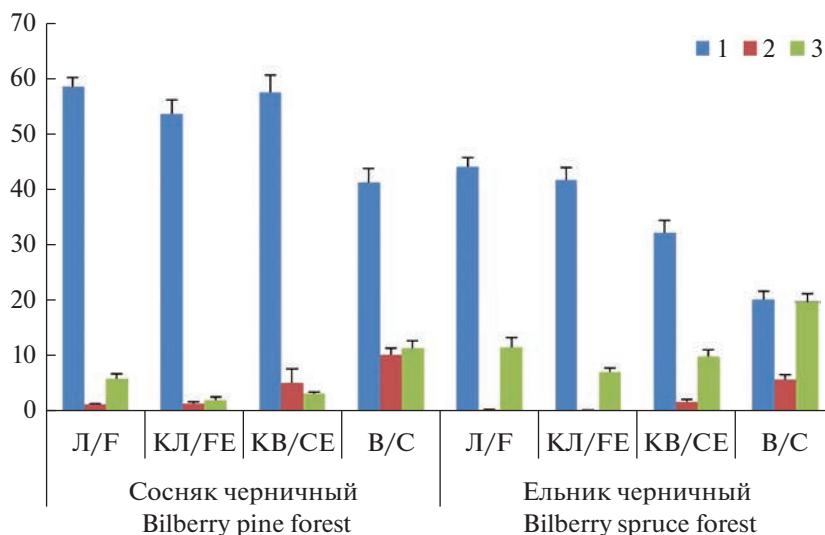


Рис. 6. Проективное покрытие групп растений в составе травяно-кустарничкового яруса в экотонных комплексах разных типов леса. Показаны средние значения и стандартные ошибки средних. 1 — кустарнички, 2 — злаки, 3 — разнотравье.

По вертикали — проективное покрытие, %.

Fig. 6. Projective cover of the species groups composing herb-dwarf shrub layer in the ecotones of different forest types. Mean values and standard errors are given. 1 — dwarf shrubs, 2 — grasses, 3 — forbs.

Y-axis — projective cover, %.

Влияние подроста и подлеска на напочвенный покров

Для выявления влияния подроста древесных пород и подлеска на параметры напочвенного покрова применялся дисперсионный анализ отдельно для лесной части трансект и для вырубке. В качестве фактора принимались градации количества древесного подроста и подлеска: отсутствие подроста и подлеска, 1–2 шт./м², 3–4 шт./м², 5 и более шт./м². Более высокое количество видов сосудистых растений и в лесу, и на вырубке, отмечено на учетных площадках с наличием подроста и подлеска ($p = 0.007$ и 0.017 соответственно). Причем в лесу это подрост хвойных пород, а на вырубке — подрост лиственных пород. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса на вырубке характеризуется более низкими значениями на учетных площадках без хвойного подроста по сравнению с площадками, где был представлен подрост хвойных ($p = 0.004$). И, напротив, покрытие травяно-кустарничкового яруса было тем ниже, чем больше было количество рябины ($p = 0.047$). Обилие кустарничков на вырубке положительно связано с количеством подроста сосны ($p = 0.048$), а проективное покрытие видов разнотравья — с количеством подроста лиственных видов ($p = 0.039$).

Сравнение ЭК в условиях ельников черничных и сосняков черничных

Для сравнения с экотонем сосняка черничного и 12–15-летней вырубке был выбран экотон

ельника черничного и 10-летней луговиковой вырубке, на которой отмечалось формирование полога подроста из березы, ели европейской и рябины. Береза, так же, как в условиях сосняков черничных, была мало представлена в зонах Л и КЛ, а в зонах КВ и В ее количество резко возрастало. В условиях ельников черничных переходные зоны (КЛ и КВ) были наиболее благоприятны для возобновления и роста ели. Количество елового подроста в зонах КЛ и КВ было выше, чем в зонах Л и В. Подрост ели в условиях сосняков черничных в целом был мало представлен, но его максимальное количество было отмечено в зоне В. Рябина в ЭК как ельника, так и сосняка преобладала в зоне В, редко встречаясь под пологом леса.

Среднее количество видов сосудистых растений на учетной площадке достоверно выше в зонах КВ и В по сравнению с зонами Л и КЛ вне зависимости от преобладающей древесной породы. Проективное покрытие и высота побегов черники снижается от зоны Л к зоне В сходным образом в условиях разных типов леса (табл. 5). Высота побегов брусники в условиях сосняка черничного при переходе от леса к вырубке меняется не так резко, как в условиях ельника черничного, однако тенденция уменьшения этих показателей отмечается в обоих типах леса.

Различия доли участия кустарничков, злаков и разнотравья в сложении травяно-кустарничкового яруса в разных зонах ЭК более ярко и контрастно проявляются в условиях ельников черничных, при этом общая направленность изменений примерно одинакова в обоих типах леса (рис. 6).

Таблица 5. Изменение характеристик доминантных видов лесных кустарничков в зонах экотонного комплекса относительно исходного лесного сообщества (зона Л)**Table 5.** Changes in the characteristics of dominant forest dwarf shrub species in the zones of the ecotone complex relative to the original forest community (zone L)

Характеристики Characteristics	Сосняк черничный Bilberry pine forest				Ельник черничный Bilberry spruce forest			
	Зоны экотонного комплекса Ecotone zones				Зоны экотонного комплекса Ecotone zones			
	Л F	КЛ FE	КЛ CE	В C	Л F	КЛ FE	КЛ CE	В C
Проективное покрытие <i>Vaccinium myrtillus</i> Projective cover of <i>Vaccinium myrtillus</i>	1.0 ^a	0.80 ^b	0.40 ^c	0.39 ^c	1.0 ^a	0.74 ^b	0.63 ^b	0.30 ^c
Максимальная высота побегов <i>Vaccinium myrtillus</i> Maximum height of <i>Vaccinium myrtillus</i> shoots	1.0 ^a	0.82 ^b	0.80 ^b	0.76 ^b	1.0 ^a	0.82 ^b	0.71 ^c	0.69 ^c
Проективное покрытие <i>Vaccinium vitis-idaea</i> Projective cover of <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1.0 ^a	1.11 ^a	0.85 ^{ab}	0.65 ^b	1.0 ^a	1.15 ^a	0.67 ^b	0.60 ^b
Максимальная высота побегов <i>Vaccinium vitis-idaea</i> Maximum height of <i>Vaccinium vitis-idaea</i> shoots	1.0 ^a	0.89 ^b	0.84 ^b	0.90 ^b	1.0 ^a	0.77 ^b	0.59 ^c	0.66 ^c

Примечание. Разными латинскими буквами обозначены величины, достоверно различающиеся по результатам однофакторного дисперсионного анализа в разных зонах экотонного комплекса.

Note. Superscript indicates the differences in the average values in the different ecotone zones (one-way ANOVA).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Напочвенный покров

После рубки части древостоя сосняка черничного формируется экотонный комплекс, представляющий собой переход от незатронутого рубкой исходного леса к нарушенному участку. Параметры растительного сообщества этой переходной зоны отличаются как от параметров исходного лесного сообщества, так и от сообщества, возникшего на вырубке. Эти отличия сохраняются и после формирования на вырубке полога подроста древесных растений. Наиболее заметны изменения в видовом составе травяно-кустарничкового яруса, разнообразие которого возрастает после рубки древостоя, что отмечено и в работах других исследователей [9, 10]. Согласно результатам нашей работы, несмотря на большее разнообразие видов сосудистых растений на вырубке сосняка черничного, структура напочвенного покрова, в целом, меняется слабо. В разных зонах ЭК наблюдается сходный состав преобладающих видов, число которых составляет примерно 5–6. Предположительно, это связано с тем, что после рубки сосняка черничного условия местообитания (освещенность, почвенные условия) меняются не так сильно, как в ельниках черничных, и,

следовательно, доминанты напочвенного покрова остаются прежними.

В работе по изучению изменения структуры напочвенного покрова после рубки в сосняках брусничных и черничных южной тайги было показано, что в период от 2 до 6 лет после рубки видовой состав напочвенного покрова и набор доминирующих видов практически не изменились [11]. Мы предполагаем, что чем более контрастными являются условия местообитания в смежных сообществах ЭК, тем более заметные различия можно ожидать в структуре их напочвенного покрова. Сообщества ЭК сосняка черничного менее контрастны по сравнению с сообществами ЭК ельника черничного не только вследствие бедности почв, а также, вероятно, из-за более слабой средообразующей способности сосны (ажурная крона, способствующая более равномерным условиям освещенности и распределения осадков; стержневая корневая система и т.п.). Это отражается в меньшем видовом разнообразии напочвенного покрова, и возобновлении преимущественно сосной и, в меньшей степени, березой. Наши исследования состава и обилия видов напочвенного покрова в растительных сообществах разного возраста на автоморфных

почвах показали, что наиболее заметные изменения после рубки происходят в условиях ельников черничных [12]. То есть в целом смежные сообщества (лес и вырубка) в условиях сосняка черничного в меньшей степени отличаются друг от друга, чем в условиях ельника черничного. В условиях сосняка черничного можно ожидать менее выраженных различий параметров напочвенного покрова и подроста в разных зонах ЭК по сравнению с еловыми лесами.

После рубки древостоя основным и самым резким изменением экологических условий для растений является многократное увеличение освещенности [13], что в первые годы сказывается на видах всех ярусов растительного сообщества. Из-за изменения микроклиматических условий наблюдается резкое снижение покрытия зеленых мхов [14], уменьшение обилия черники на открытых участках вырубки [15]. На исследованных нами вырубках наблюдалось уменьшение проективного покрытия и высоты как черники, так и брусники. Это можно объяснить, во-первых, наблюдаемым в первые годы после рубки уменьшением обилия и средней высоты этих кустарничков [6, 16], во-вторых, конкуренцией со стороны вереска, злаков и разнотравья, обилие которых после рубки увеличилось, и, в-третьих, повышением количества листового опада в куртинах древесного подроста, состоящего, кроме сосны, из березы и осины. Кроме того, отмечалось резкое уменьшение плодоношения черники на вырубке по сравнению с лесом (более, чем в десять раз), причем проективное покрытие вида уменьшилось всего в 2.5 раза. На учетных площадках в куртинах древесного подроста черника не плодоносила, несмотря на довольно высокое проективное покрытие (табл. 3).

Изменение условий произрастания после рубки древостоя угнетает одни виды растений и способствует появлению или увеличению обилия других видов. В условиях ельников черничных в первые годы после рубки в напочвенном покрове доминируют лесные злаки: луговик извилистый и вейники лесной и тростниковидный [12, 17]. На вырубках из-под сосняков черничных в зависимости от условий увлажнения и почвенного богатства могут формироваться четыре растительные ассоциации (вересковая, черничная, луговая и вейниковая) [18]. Наше исследование проводилось на относительно бедных вырубках вересковой и черничной ассоциаций, что также определило сходную с лесом структуру напочвенного покрова.

Подрост и подлесок

Видовой состав и густота подроста древесных растений на вырубке определяются типом лесорастительных условий и наличием источников

обсеменения [19, 20]. Наиболее успешно на исследованных нами вырубках возобновляется сосна, в меньшей степени — береза и осина. В работах по изучению влияния спелого древостоя на микроклимат, подрост и напочвенный покров на прилегающей вырубке, протяженность зоны влияния примерно составляла от 5 до 20 м в зависимости от давности рубки [21–23]. Например, исследование подроста *Pseudotsuga menziesii* на вырубке на разном расстоянии от края леса в Северной Америке показали, что средние значения высоты и диаметра подроста достоверно ниже на расстоянии 20 м от границы с исходным древостоем высотой 45 м [24]. Ранее в наших исследованиях ЭК ельников черничных протяженность зоны влияния спелого леса на микроклиматические условия и параметры растительного сообщества на прилегающей части вырубки составляла примерно 8 м, что примерно равнялось половине средней высоты деревьев [4, 6]. Влияние спелого сосняка черничного проявилось на расстоянии 6–8 м при средней высоте древостоя в 23–25 м. Учитывая, что условия освещенности в сосняке с редким подростом и подлеском, предположительно, не сильно отличаются от таковых на прилегающей вырубке, можно предположить, что меньшая протяженность переходной зоны со стороны вырубки связана с особенностями строения кроны и корневых систем сосны.

Влияние подроста и подлеска на напочвенный покров

Влияние куртин подроста на растения нижних ярусов на вырубке является благоприятным в отношении сохранения в них лесной среды или неблагоприятным, если подрост имеет высокую густоту и затеняет и/или заглушает напочвенный покров большим количеством опада [25–28]. Важным фактором, влияющим на изменения в травяно-кустарничковом ярусе под древесным пологом, кроме освещенности, являются почвенные условия, в частности кислотность верхних горизонтов почв и толщина лесной подстилки [29]. В куртинах хвойного подроста и группах деревьев лиственных пород почвенные условия значительно различаются [30]. При большем участии лиственных пород по сравнению с хвойными отмечается большая доступность почвенных элементов питания для растений нижних ярусов, что, в свою очередь, способствует увеличению видового разнообразия и обилия травянистых растений [31]. Вероятно, выявленная нами положительная взаимосвязь хвойного подроста и лесных кустарничков, листового подроста и видов разнотравья объясняется различиями почвенных условий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

По результатам исследования, проведенного в Кондопожском районе Республики Карелия установлено, что на границе участков сплошной и чересполосной рубок сосняков черничных и сохраненной части лесного массива образуется экотонный комплекс, имеющий следующую структуру: лес (Л), переходная зона от леса к вырубке под пологом древостоя (край леса — КЛ), переходная зона от леса к вырубке, лишенная древесного яруса (край вырубки — КВ) и собственно вырубка (В). Все четыре зоны достаточно четко различаются по комплексу характеристик напочвенного покрова, а также видовой структуре подроста и подлеска.

Изученные сообщества сосняков черничных (зона Л) отличаются низким количеством подроста сосны, ели, березы, осины и рябины. Обилие черники и брусники в этой зоне ЭК, напротив, максимально, также как высота и активность плодоношения черники. Зона КЛ по количеству подроста практически не отличается от зоны Л. В то же время проективное покрытие, максимальная высота побегов, активность плодоношения черники и максимальная высота побегов

брусники в зоне КЛ достоверно ниже по сравнению с зоной Л.

Переходная зона со стороны вырубки (КВ) и открытая вырубка (В) резко отличаются от лесной части ЭК большим количеством подроста лиственных пород и сосны и низкими обилием лесных кустарничков. Вырубка (В) отличается от зоны КВ большим обилием злаков и разнотравья. Главной характеристикой зоны В является сформированный полог из подроста сосны, березы и осины.

По результатам наших исследований в условиях сосняков черничных различия на границе спелого леса и вырубки менее выражены по сравнению с ельником черничным, что может быть связано с бедностью почвенных условий и меньшей средообразующей способностью сосны.

БЛАГОДАРНОСТИ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Правила заготовки древесины и особенности заготовки древесины в лесничествах, указанных в статье 23 Лесного кодекса Российской Федерации*: Утв. Приказом Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 01.12.2020 № 993.
<http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202012180025>
2. Kuuluvainen T., Lindberg H., Vanha-Majamaa I., Keto-Tokoi P., Punttila P. 2019. Low-level retention forestry, certification, and biodiversity: case Finland. — Ecol. Process. 8: 47.
<https://doi.org/10.1186/s13717-019-0198-0>
3. Martínez Pastur G.J., Vanha-Majamaa I., Franklin J.F. 2020. Ecological perspectives on variable retention forestry. — Ecol. Process. 9: 12.
<https://doi.org/10.1186/s13717-020-0215-3>
4. Геникова Н.В., Харитонов В.А., Пеккоев А.Н., Карпечко А.Ю., Кикеева А.В., Крышень А.М., Обабко Р.П. 2020. Особенности структуры сообществ экотонного комплекса ельник черничный—осинник злаково-разнотравный в условиях Республики Карелия. — Раст. ресурсы. 56(2): 151–164.
<https://doi.org/10.31857/S0033994620020053>
5. Genikova N.V., Mamontov V.N., Kryshen A.M., Kharitonov V.A., Moshnikov S.A., Toropova E.V. 2021. Natural regeneration of the tree stand in the bilberry spruce forest—clear-cutting ecotone complex in the first post-logging decade. — Forests. 12(11): 1542.
<https://doi.org/10.3390/f12111542>
6. Геникова Н.В., Мамонтов В.Н., Крышень А.М. 2021. Обилие лесных кустарничков и микроклиматические условия в экотонном комплексе “ельник черничный—вырубка” — Раст. ресурсы. 57(2): 99–114.
<https://doi.org/10.31857/S0033994621020059>
7. *Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР*. 1989. Л. 64 с.
8. *Архив погоды*. <https://rp5.ru>. Дата обращения: 22.09.2022.
9. Tonteri T. 1994. Species richness of boreal understorey forest vegetation in relation to site type and successional factors. — Ann. Zoo. Fennici. 31(1): 53–60.
<http://www.sekj.org/PDF/anzf31/anz31-053-060.pdf>
10. Widenfalk O., Weslien J. 2009. Plant species richness in managed boreal forests — Effects of stand succession and thinning. — For. Ecol. Manag. 257(5): 1386–1394.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.010>
11. Marozas V., Grigaitis V., Brazaitis G. 2005. Edge effect on ground vegetation in clear-cut edges of pine-dominated forests. — Scand. J. For. Res. 20(6): 43–48.
<https://doi.org/10.1080/14004080510040986>

12. Крышень А.М., Геникова Н.В., Преснухин Ю.В. 2021. Ряды восстановления ельников черничных Восточной Фенноскандии. — Бот. журн. 106(2): 107–125.
<https://doi.org/10.31857/S0006813621020071>
13. Уланова Н.Г. 2004. Сравнительный анализ динамики растительности разновозрастного ельника-кисличника, массового ветровала и сплошной вырубке в том же типе леса. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 109(6): 64–72.
http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_2004_109_6.djvu
14. Fenton N.J., Frego K.A., Sims M.R. 2003. Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. — Canad. J. Bot. 81(7): 714–731.
<https://doi.org/10.1139/b03-063>
15. Berstedt J., Milberg P. 2001. The impact of logging intensity on field-layer vegetation in Swedish boreal forests. — For. Ecol. Manag. 154(1–2): 105–115.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00642-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00642-3)
16. Altegrim O., Sjöberg K. 1996. Response of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) to clear-cutting and single-tree selection harvests in uneven-aged boreal *Picea abies* forests. — For. Ecol. Manag. 86(1–3): 39–50.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03794-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03794-2)
17. Стальская П.В. 1959. О взаимоотношениях луговика извилистого с его спутниками на луговиковых вырубках разных лет. — В сб.: Основы типологии рубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск. С. 34–51.
18. Крышень А.М., Геникова Н.В., Гнатюк Е.П., Преснухин Ю.В., Ткаченко Ю.Н. 2018. Ряды восстановления сосняков Восточной Фенноскандии на песчаных автоморфных почвах. — Бот. журн. 103(1): 5–35.
<https://doi.org/10.1134/S0006813618010015>
19. Соколов А.И. 2006. Лесовосстановление на вырубках Северо-Запада России. Петрозаводск. 215 с.
20. Беляева Н.В., Грязькин А.В. 2015. Закономерности появления подроста ели после сплошных рубок в зависимости от состава материнского древостоя. — Актуальные проблемы лесного комплекса. 41: 3–7.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=23366039>
21. Nelson C.R., Halpern C.B. 2005. Edge-related responses of understory plants to aggregated retention harvest in the Pacific North West. — Ecol. Appl. 15(1): 196–209.
<https://doi.org/10.1890/03-6002>
22. Harper K.A., Macdonald S.E., Mayerhofer M.S., Biswas S.R., Esseen P.-A., Hylander K., Stewart K. J., Mallik A.U., Drapeau P., Jonsson B.-G., Lesieur D., Kouki J., Bergeron Y. 2015. Edge influence on vegetation at natural and anthropogenic edges of boreal forests in Canada and Fennoscandia. — J. Ecol. 103(3): 550–562.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12398>
23. Harper K.A., Drapeau P., Lesieur D., Bergeron Y. 2016. Negligible structural development and edge influence on the understorey at 16–17-yr-old clear-cut edges in black spruce forest. — Appl. Veg. Sci. 19(3): 462–473.
<https://doi.org/10.1111/avsc.12226>
24. Hansen A.J., Garman S.L., Lee P., Horvath E. 1993. Do edge effects influence tree growth rates in Douglas-fir plantations? — Northwest Sci. 67(2): 112–116.
25. Лиханова Н.В. 2012. Изменение биоразнообразия и массы растений напочвенного покрова ельников средней тайги после сплошнолесосечной рубки. — Изв. СамНЦ РАН. 14(1(5)): 1309–1312.
http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2012/2012_1_1309_1312.pdf
26. Гончарова И.А., Собачкин Р.С. 2015. Структура напочвенного покрова в разнотототных культурах ели сибирской. — Экология. 4: 249–256.
<https://doi.org/10.7868/S0367059715040095>
27. Сунгурова Н.Р. 2015. Напочвенный покров в культурах сосны и ели, произрастающих в различных лесорастительных условиях. — Вестник КрасГАУ. 4: 153–156.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=23676300>
28. Татарников Д.В. 2018. Динамика живого напочвенного покрова после рубки сомкнутого подроста ели под пологом двух южнотажных березняков. — Хвойные бореальной зоны. 36(3): 238–242.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=36643079>
29. 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: 272–281.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.012>
30. Chávez V., Macdonald S.E. 2010. The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixedwood forest. — For. Eco. Manag. 259(6): 1067–1075.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.013>
31. Bartels S.F., Chen H.Y.H. 2013. Interactions between overstorey and understorey vegetation along an overstorey compositional gradient. — J. Veg. Sci. 24(3): 543–552.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01479.x>

Structure of the Ground Vegetation and Natural Regeneration of Tree Species in a 12–15-Year-Old Bilberry Pine Forest–Clear-Cut Ecotone Complex in the Middle Taiga Subzone

N. V. Genikova^a, *, S. A. Moshnikov^a, D. V. Teslya^a

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

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

Abstract—Logging in mature stands, where part of the forest is harvested in one or several cuts and part is retained (clear-cutting and alternate strip cutting) results in the formation of an ecotone complex: forest (F), transition from forest to clear-cut under the canopy (forest edge – FE), transition from forest to clear-cut outside of the canopy (clear-cut edge – CE), and the clear-cut itself (C). Strips 8 m wide on each side of the mature forest/clear-cut site border form the transitional zone. We studied the ground vegetation composition and structure, and the natural regeneration of woody species (*Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) H. Karst., *Betula* sp., *Populus tremula* L., *Sorbus aucuparia* L., *Juniperus communis* L.) in the bilberry pine forest – clear-cut ecotone complex 12–15 years after the stand removal. The studies demonstrate that each of the four zones of the ecotone complex formed after logging of the mature forest has its own structural features of ground vegetation and undergrowth (including tree regeneration). The typical forest (F) habitat is characterized by the minimum number of young regeneration of *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula* sp., *Populus tremula*, and *Sorbus aucuparia* and, on the contrary, by the highest abundance of lingonberry *V. vitis-idaea* L. and bilberry *Vaccinium myrtillus* L., and the maximum height of bilberry plants and their yield. The amount of tree regeneration in the FE is almost the same as in the F zone. The projective cover, maximum shoot height and yield of bilberry, and maximum shoot height of lingonberry in the FE zone are reliably lower than in the F zone. The transitional zone on the clear-cut side (CE) and the clear-cut itself (C) are distinguished from the forest sections of the ecotone complex (F and FE zones) by a greater number of deciduous and pine regeneration and the low abundance of dwarf shrubs. The clear-cut itself (C) differs from the CE by the higher abundance of grasses and forbs and an established tree regeneration layer composed of pine, birch, and aspen.

Keywords: ecotone complex, bilberry pine forest, clear-cut site, edge effect, ground cover, tree regeneration, understory

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was funded by the Federal budget as part of the state research assignment to the KarRC RAS (Forest Research Institute of the KarRC RAS).

REFERENCES

1. [Regulations for wood harvesting and details of wood harvesting at wood farms, as stated in the Article 23 of the Forest Code of the Russian Federation]. 2020. № 993. P. 53.
<http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202012180025> (In Russian)
2. Kuuluvainen T., Lindberg H., Vanha-Majamaa I., Keto-Tokoi P., Punttila P. 2019. Low-level retention forestry, certification, and biodiversity: case Finland. — Ecol. Process. 8: 47.
<https://doi.org/10.1186/s13717-019-0198-0>
3. Martínez Pastur G.J., Vanha-Majamaa I., Franklin J.F. 2020. Ecological perspectives on variable retention forestry. — Ecol. Process. 9: 12.
<https://doi.org/10.1186/s13717-020-0215-3>
4. Genikova N.V., Kharitonov V.A., Pekkoiev A.N., Karpechko A.Yu., Kikeeva A.V., Kryshen A.M., Obabko R.P. 2020. Structure of bilberry spruce–grass-forbs aspen forest ecotone communities in the Republic of Karelia. — Rastitelnye resursy. 56(2): 151–164.
<https://doi.org/10.31857/S0033994620020053> (In Russian)
5. Genikova N.V., Mamontov V.N., Kryshen A.M., Kharitonov V.A., Moshnikov S.A., Toropova E.V. 2021. Natural regeneration of the tree stand in the bilberry spruce forest–clear-cutting ecotone complex in the first post-logging decade. — Forests. 12(11): 1542.
<https://doi.org/10.3390/f12111542>
6. Genikova N.V., Mamontov V.N., Kryshen A.M. 2021. Abundance of forest dwarf shrubs and microclimatic conditions in the bilberry spruce forest–clear-cut ecotone. — Rastitelnye resursy. 57(2): 99–114.
<https://doi.org/10.31857/S0033994621020059> (In Russian)

7. [Geobotanical zoning of the Non-Chernozem region of the European part of the Russian Soviet Federative Socialist Republic]. 1989. Leningrad. 64 p. (In Russian)
8. *Weather* archive. <https://rp5.ru>. (Accessed: 22.09.2022)
9. *Tonteri T.* 1994. Species richness of boreal understorey forest vegetation in relation to site type and successional factors. — *Ann. Zoo. Fennici*. 31(1): 53–60.
<http://www.sekj.org/PDF/anzf31/anz31-053-060.pdf>
10. *Widenfalk O., Weslien J.* 2009. Plant species richness in managed boreal forests — Effects of stand succession and thinning. — *For. Ecol. Manag.* 257(5): 1386–1394.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.010>
11. *Marozas V., Grigaitis V., Brazaitis G.* 2005. Edge effect on ground vegetation in clear-cut edges of pine-dominated forests. — *Scand. J. For. Res.* 20(6): 43–48.
<https://doi.org/10.1080/14004080510040986>
12. *Kryshen A.M., Genikova N.V., Presnukhin Yu.V.* 2021. Reforestation series of bilberry spruce forests in Eastern Fennoscandia. — *Botanicheskii zhurnal*. 106(2): 107–125.
<https://doi.org/10.31857/S0006813621020071> (In Russian)
13. *Ulanova N.G.* 2004. Comparative analysis of vegetation dynamics in uneven-aged spruce oxalis-type forest, catastrophic windthrow and clear-cutting areas in the same forest type. — *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 109(6): 64–72.
http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_2004_109_6.djvu (In Russian)
14. *Fenton N.J., Frege K.A., Sims M.R.* 2003. Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. — *Canad. J. Bot.* 81(7): 714–731.
<https://doi.org/10.1139/b03-063>
15. *Berstedt J., Milberg P.* 2001. The impact of logging intensity on field-layer vegetation in Swedish boreal forests. — *For. Ecol. Manag.* 154(1–2): 105–115.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00642-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00642-3)
16. *Altegrim O., Sjöberg K.* 1996. Response of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) to clear-cutting and single-tree selection harvests in uneven-aged boreal *Picea abies* forests. — *For. Ecol. Manag.* 86(1–3): 39–50.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03794-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03794-2)
17. *Stalskaya P.V.* 1959. [On the interaction of *Avenella flexuosa* with its satellites in the wavy hair-grass clear-cuts of different age]. — In: [Principles of clear-cuts typology and its importance for the forest management]. Arkhangelsk. P. 110–115. (In Russian)
18. *Kryshen A.M., Genikova N.V., Gnatiuk E.P., Presnukhin Yu.V., Tkachenko Yu.N.* 2018. Reforestation series of pine forest communities in Eastern Fennoscandia on sandy automorphic soils. — *Botanicheskii zhurnal*. 103(1): 5–35.
<https://doi.org/10.1134/S0006813618010015> (In Russian)
19. *Sokolov A.I.* 2006. [Reforestation on the clear-cuts of the North-West of Russia]. Petrozavodsk. 215 p.
20. *Beliaeva N.V., Gryazkin A.V.* 2015. [Patterns of spruce undergrowth emergence after clear cutting, depending on the mother-tree stand composition]. — *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*. 41: 3–7.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=23366039>
21. *Nelson C.R., Halpern C.B.* 2005. Edge-related responses of understory plants to aggregated retention harvest in the Pacific North West. — *Ecol. Appl.* 15(1): 196–209.
<https://doi.org/10.1890/03-6002>
22. *Harper K.A., Macdonald S.E., Mayerhofer M.S., Biswas S.R., Esseen P.-A., Hylander K., Stewart K.J., Mallik A.U., Drapeau P., Jonsson B.-G., Lesieur D., Kouki J., Bergeron Y.* 2015. Edge influence on vegetation at natural and anthropogenic edges of boreal forests in Canada and Fennoscandia. — *J. Ecol.* 103(3): 550–562.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12398>
23. *Harper K.A., Drapeau P., Lesieur D., Bergeron Y.* 2016. Negligible structural development and edge influence on the understorey at 16–17-yr-old clear-cut edges in black spruce forest. — *Appl. Veg. Sci.* 19(3): 462–473.
<https://doi.org/10.1111/avsc.12226>
24. *Hansen A.J., Garman S.L., Lee P., Horvath E.* 1993. Do edge effects influence tree growth rates in Douglas-fir plantations? — *Northwest Sci.* 67(2): 112–116.
25. *Likhanova N.V.* 2012. Biodiversity and biomass changes of ground cover plants on clear felling sites of spruce forests in the middle taiga. — *Izvestia of Samara Scientific Center RAS*. 14(1(5)): 1309–1312.
http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2012/2012_1_1309_1312.pdf
26. *Goncharova I.A., Sobachkin R.S.* 2015. Structure of ground vegetation in Siberian spruce cultures planted with different densities. — *Russian Journal of Ecology*. 46(4): 309–316.
<https://doi.org/10.1134/S1067413615040098>

27. *Sungurova N.R.* 2015. The ground cover in cultures of pine and spruce growing in different forest-growth conditions. — Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 4: 153–156.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=23676300> (In Russian)
28. *Tatarnikov D.V.* 2018. The changing of the herb layers of two southern taiga birch forests after the cutting of the densitive layer of spruce young growth. — Conifers of the Boreal Area. 36(3): 238–242.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=36643079>
29. *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>
30. *Chávez V., Macdonald S.E.* 2010. The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixedwood forest. — For. Eco. Manag. 259(6): 1067–1075.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.013>
31. *Bartels S.F., Chen H.Y.H.* 2013. Interactions between overstorey and understorey vegetation along an overstorey compositional gradient. — J. Veg. Sci. 24(3): 543–552.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01479.x>