

УДК 581.522

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ЭКОТОННОМ КОМПЛЕКСЕ «ЛЕС – ОПУШКА – ВЫРУБКА» В УСЛОВИЯХ ЕЛЬНИКА ЧЕРНИЧНОГО ЧЕРЕЗ 10 ЛЕТ ПОСЛЕ РУБКИ

Н. В. Геникова¹, Е. В. Торопова², А. М. Крышень¹, В. Н. Мамонтов^{2,3}

¹ Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

² Институт биогеографии и генетических ресурсов ФИЦКИА РАН, Архангельск, Россия

³ Водлозерский национальный парк, Петрозаводск, Россия

Приведены данные о видовом составе сосудистых растений в экотонном комплексе «лес – опушка – вырубка» через десять лет после рубки ельника черничного в Архангельской области (подзона северной тайги). Выявлены различия в проективном покрытии и встречаемости видов напочвенного покрова в разных зонах экотонного комплекса. Рассмотрены изменения показателей обилия видов напочвенного покрова по сравнению с более ранними стадиями восстановления (2–5 лет после рубки). Виды сгруппированы по реакции на рубку и последующее восстановление древесного яруса с учетом изменения их обилия в ряду «лес – опушка – вырубка». Первую группу составляют типичные лесные виды, фитоценотический оптимум которых соответствует условиям ельников черничных (*Goodyera repens*, *Listera cordata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Hylocomium splendens*). Вторая группа включает в себя лесные виды, отрицательно реагирующие на рубку и активно восстанавливающие обилие уже с момента формирования древесного яруса на вырубке (*Carex globularis*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Oxalis acetosella*, *Pleurozium schreberi*, *Rubus arcticus*, *Trientalis europaea*). В третью группу вошли опушечно-лесные виды (*Empetrum nigrum* и *Orthilia secunda*). Четвертая группа – это типичные лесные апофиты, положительно реагирующие на рубку, но по мере формирования древесного яруса снижающие обилие (*Avenella flexuosa*, *Chamaenerion angustifolium*, *Polytrichum commune*). Отдельную группу составляют виды, реакция которых на рубку и последующее формирование древесного яруса не обнаруживается геоботаническими методами и не подтверждается статистически. Показано, что и через 10 лет после рубки, несмотря на формирование древесного яруса, в трех зонах экотонного комплекса (лес, опушка, вырубка) сохранились характерные особенности структуры напочвенного покрова.

Ключевые слова: вырубка; ельник черничный; опушка леса; экотонный комплекс; структура растительного сообщества; напочвенный покров.

N. V. Genikova, E. V. Toropova, A. M. Kryshen', V. N. Mamontov.
CHANGES IN THE GROUND COVER STRUCTURE IN THE “FOREST – FOREST EDGE – CUTOVER” ECOTONE IN A BILBERRY SPRUCE STAND TEN YEARS AFTER LOGGING

Data of the vascular plant species composition in the ecotone “forest – forest edge – cutover” ten years after logging of a bilberry spruce stand in the north-taiga subzone

of the Arkhangelsk Region are reported. Differences among zones of the ecotone complex regarding species percent covers and frequency of occurrence were revealed. Changes in the ground cover species abundance compared to earlier reforestation stages (2–5 years after logging) are discussed. Plant species were grouped according to their response to logging and subsequent tree layer restoration. The first group consists of typically forest-dwelling species whose phytosociological optimum corresponds to bilberry spruce forest conditions (*Goodyera repens*, *Listera cordata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Hylocomium splendens*). The second group includes the forest species that have demonstrated a negative response to logging and have been actively recovering their abundance since the time of tree layer formation in the cutover site (*Carex globularis*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Oxalis acetosella*, *Pleurozium schreberi*, *Rubus arcticus*, *Trientalis europaea*). The third group is made up of forest edge species (*Empetrum nigrum* and *Orthilia secunda*). The fourth group comprised typically forest-dwelling apophytes, which responded positively to logging, but declined in abundance as the tree layer was forming (*Avenella flexuosa*, *Chamaenerion angustifolium*, *Polytrichum commune*). A separate group consists of the species whose response to logging and subsequent tree layer formation could not be detected by geobotanical, and has no statistic proof. It is shown that 10 years after logging, although the tree layer has formed, each zone of the ecotone complex has preserved their specific traits of the ground cover structure.

Key words: cutover; bilberry spruce stand; forest edge; ecotone complex; plant community structure; ground cover.

Введение

Таежные леса европейской части России в настоящее время представляют собой для каждого типа лесорастительных условий мозаику сообществ на различных стадиях восстановления после рубок. При этом последствия рубки сказываются и на прилегающих к вырубке лесных сообществах. Изменения, происходящие в переходной от леса к вырубке зоне (опушке), интересны не только с теоретической, но и с практической точки зрения. Опушки являются местом концентрации как крупных, так и мелких растительноядных животных [Andrén, Angelstam, 1993; Kollmann, Buschor, 2002; Мамонтов, 2010], здесь могут быть выше запасы ресурсных видов напочвенного покрова, а также грибов [Bergstedt, Milberg, 2001; Siitonen et al., 2005; Marozas et al., 2005]. Кроме того, естественное возобновление древесных пород в опушечной зоне отличается от такового в центральной части вырубке [Harper et al., 2015], что важно с точки зрения восстановления и ускоренного выращивания леса.

Статья продолжает цикл публикаций об изменениях структуры растительных сообществ в экотонном комплексе «лес – опушка – вырубка» в условиях северотаежных ельников черничных. Ранее публиковались [Геникова и др., 2016] результаты исследования изменения проективного покрытия и встречаемости видов сосудистых растений через 2–5 лет после рубки древостоя. В условиях ельников черничных формирование

древесного яруса из поросли березы и осины может происходить уже к 5-му году [Крышень, 2006]. Именно этот период очень важен для понимания закономерностей восстановления древостоя на вырубках – вслед за развитием древесного яруса идет перестройка напочвенного покрова. Сравнение структуры динамических формирующихся на вырубке сообществ с таковыми в зоне опушки и леса в условиях отсутствия после рубки антропогенного влияния приближает нас к пониманию закономерностей развития лесных растительных сообществ.

В данной работе с целью изучения механизмов восстановления лесного растительного сообщества на вырубках в период коренной его перестройки на начальных стадиях формирования древесного яруса ставилась задача сравнить состав и обилие видов растений в экотонном комплексе (далее – ЭК) «лес – опушка – вырубка» через десять лет после рубки ельника черничного. Кроме этого ставился вопрос: сохраняются ли через 10 лет после рубки древостоя фитоценотические различия зон ЭК, выявленные на 2–5-летних вырубках?

Объекты и методы

Исследование проводилось в подзоне северной тайги на юго-западной окраине Беломорско-Кулойского плато (Холмогорский район Архангельской области) в 2016 году. В условиях ельников черничных на альфегумусовых подзолах изучался видовой состав и структура расти-

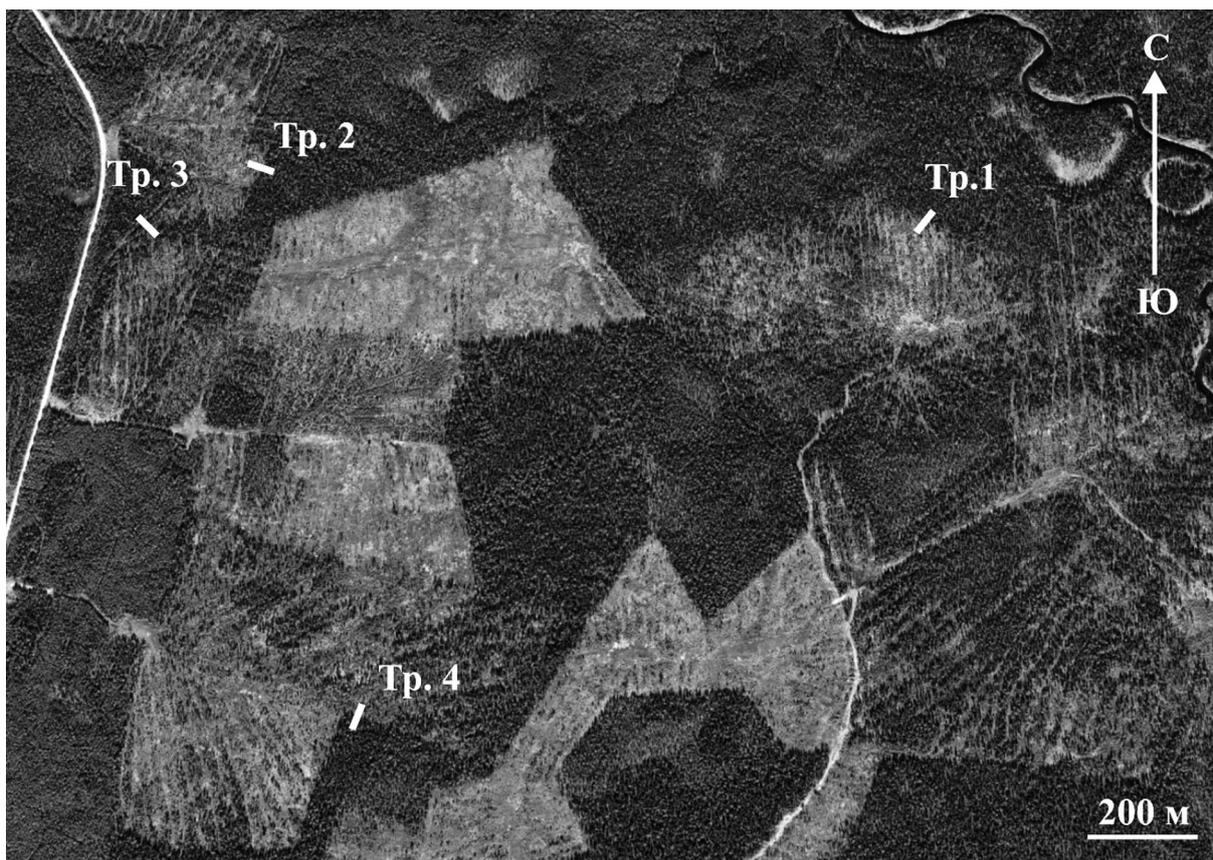


Рис. 1. Схема расположения трансект (отмечены белыми линиями) на пробных участках

Fig. 1. A scheme of transects location (shown by white lines) at sampling sites

тельных сообществ на границе леса и вырубке (рубка проводилась зимой 2006–2007 гг.). Всего было исследовано четыре пробных участка на трех вырубках, расположенных в непосредственной близости друг к другу (рис. 1).

В составе древостоев ель (*Picea abies* s. l.) представлена 8–9 единицами, ее средний возраст составлял от 140 до 180 лет. Примесь березы (*Betula* sp.) в древостоях не превышала 1–2 единицы, единично встречалась сосна (*Pinus sylvestris* L.). Средняя высота ели составляла 18 м, березы – 20 м и сосны – 15 м. Обследованные насаждения можно отнести к среднеполнотным (относительная полнота – 0,6–0,7) и низкобонитетным (V класс бонитета). Подрост средней густоты представлен угнетенной елью в возрасте 60–90 лет и отдельными деревьями березы. В редком подлеске встречаются *Sorbus aucuparia* L. и *Rosa acicularis* Lindl., единично – *Juniperus communis* L. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов составляло 70 % при абсолютном доминировании *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L., зеленых (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.) и сфагновых мхов.

Вырубки общей площадью около 50 га образовались в результате зимней заготовки древесины механизированным способом. Восстановление древостоя происходит естественным образом в результате зарастания вырубок березой с незначительной примесью ели. На момент обследования высота березы достигала 2,5 м. При заготовке древесины оставался еловый подрост, и во время обследования на вырубке присутствовали деревья ели (высотой до 6–7 м), расположенные группами по 5–8 штук. Густота подроста березы на исследованных участках варьирует от 4800 до 34 600 шт./га, ели – от 600 до 3000 шт./га. В куртинах подрост образует сомкнутый полог, что позволяет отнести данные вырубки к ранней стадии формирования молодняков [Крышень, 2010].

Для изучения напочвенного покрова на относительно ровных участках перпендикулярно краю леса закладывались трансекты шириной 0,5 м и длиной 50 м (по 25 м в обе стороны от края леса). Всего были заложены 4 трансекты, пересекающие границу леса (рис. 1). Все трансекты были разделены на три зоны по 16 м: «лес», «опушка», «вырубка». Размеры указанных зон обоснованы в предыдущих публика-

циях и опираются на объективные данные изменения обилия видов напочвенного покрова через 2–5 и 10 лет после рубки [Геникова и др., 2016, 2018]. Между зонами оставались переходные участки по 1 м.

На каждой учетной площадке размером 50×50 см отмечалось проективное покрытие (ПП) видов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов. Всего было описано 400 учетных площадок. Для оценки влияния рубки леса на основные ресурсные виды напочвенного покрова на каждой учетной площадке выявлялась средняя высота черники и брусники на основе измерения высоты трех побегов.

С целью краткой характеристики динамических процессов, происходящих в ЭК, в статье приводятся данные о состоянии напочвенного покрова на более ранних стадиях восстановления растительности (2–5 лет после рубки древостоя). Эти исследования выполнены на вырубках ельников черничных, расположенных вблизи от 10-летних в сходных экологических условиях [Геникова и др., 2016]. Для выявления приуроченности видов напочвенного покрова к определенным зонам ЭК в программной среде для статистической обработки данных R был проведен однофакторный дисперсионный анализ варьирования проективного покрытия видов. При выполнении дисперсионного анализа использовался непараметрический критерий Краскела – Уоллиса с учетом поправки на множественные сравнения. Также был проведен анализ встречаемости видов в разных зонах ЭК с использованием критерия хи-квадрат.

С целью выявления закономерностей формирования видового состава ельников мы провели анализ ценотического предпочтения видов напочвенного покрова. Все виды, произраставшие на исследованной территории, были разделены на пять групп по реакции на рубку древостоя и последующее формирование древесного яруса (молодняка) с учетом местопрорастания (лес, опушка, вырубка). В первую группу вошли типичные лесные виды, фитоценотический оптимум которых соответствует условиям ельников черничных. Их реакция на рубку леса была отрицательна и не наблюдалось статистически достоверной положительной реакции на формирование древесного яруса из молодых деревьев березы и ели. Ко второй группе отнесены виды, отрицательно реагирующие на рубку снижением обилия и достоверно положительно – на восстановление древесного яруса на вырубке. Это также лесные виды, но их фитоценотический оптимум «сдвинут» в сторону молодняков. Третью группу мы определили как опушечные виды – их покрытие

и встречаемость значительно выше у границы леса, чем на вырубке и в лесу, и мало изменились даже при формировании молодняка на вырубке. Четвертая группа состоит из типичных лесных апофитов, положительно реагирующих на рубку, но по мере формирования древесного яруса снижающих обилие. Виды, реакция которых на рубку и последующее формирование древесного яруса не обнаруживалась геоботаническими методами и не подтверждена статистически, отнесены в отдельную группу.

Результаты и обсуждение

Всего в исследованных сообществах выявлено 32 вида сосудистых растений, в том числе деревья (*Betula* sp., *Picea abies* s. l., *Pinus sylvestris*), кустарники (*Juniperus communis*, *Rosa acicularis* Lindl., *Salix caprea* L., *Sorbus aucuparia*) и 25 видов травяно-кустарничкового яруса (табл. 1), 18 видов мхов (*Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., *Dicranum majus* Turner, *D. polysetum* Sw., *D. scoparium* Hedw., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst., *Plagiothecium laetum* Bruch et al., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., *Polytrichum commune* Hedw., *P. juniperinum* Hedw., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. J. Kop., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Sciuro-hypnum starkei* (Brid.) Ignatov & Huttunen, *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *S. centrale* C. E. O. Jensen, *S. girgensohnii* Russow), 3 вида печеночников (*Barbilophozia barbata* (Schmidel ex Schreb.) Loeske, *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dumort., *Tritomaria quinque-dentata* (Huds.)) и 3 вида лишайников (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *Cl. rangiferina* (L.) F. H. Wigg, *Peltigera aptosa* L. Willd.).

Число видов сосудистых растений на исследованных участках практически не отличается: на вырубке – 23, на опушке – 21, в лесу – 20. Сравнение зон ЭК с помощью коэффициента флористического сходства Жаккара показало большое сходство видового состава леса, опушки и вырубки – значения коэффициента составляют не менее 0,74. Такая ситуация характерна для участков, удаленных от населенных пунктов, сельскохозяйственных угодий, дорог, и объясняется отсутствием вблизи вырубки видов, способных быстро (до формирования сомкнутого покрова) распространиться на освободившееся место.

Во всех зонах экотонного комплекса отмечается высокое ПП мохово-лишайникового яруса. В зоне опушки и леса ПП яруса практичес-

Таблица 1. Встречаемость и среднее проективное покрытие видов сосудистых растений в зонах экотонного комплекса через 10 лет после рубки древостоя

Table 1. Occurrence frequency and projective cover of vascular plant species in the ecotone complex zones in 10 years after logging

Виды травяно-кустарничкового яруса Herb-dwarf shrubs cover species	лес forest	опушка forest margin	вырубка clear-cut
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej. (Луговик извилистый)	33* + (a**)	44 1 (a)	59 6 (b)
<i>Calamagrostis phragmitoides</i> C. Hartm. (Вейник тростниковидный)	<u>2</u> + (a)	<u>2</u> + (a)	<u>2</u> + (a)
<i>Carex globularis</i> L. (Осока шаровидная)	60 2 (a)	59 3 (ab)	77 5 (b)
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop. (Иван-чай узколистый)	1,5 + (a)	6 + (a)	41 2 (b)
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i> (L.) Aschers. & Graebn. (Дерен шведский)	–	<u>3</u> + (a)	10 + (a)
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs (Щитовник картузианский)	–	–	<u>0,8</u> +
<i>Empetrum nigrum</i> L. s. l. (Водяника черная)	20 + (a)	22 2 (a)	2 + (a)
<i>Equisetum sylvaticum</i> L. (Хвощ лесной)	15 1 (a)	30 + (a)	35 + (a)
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br. (Гудайера ползучая)	<u>0,8</u> +	–	–
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm. (Голокучник трехраздельный)	–	<u>0,8</u> + (a)	11 2 (a)
<i>Linnaea borealis</i> L. (Линнея северная)	65 3 (a)	77 3 (a)	48 3 (a)
<i>Listera cordata</i> (L.) R. Br. (Тайник сердцевидный)	20 + (a)	<u>9</u> + (a)	–
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd. (Ожика волосистая)	<u>12</u> + (a)	<u>9</u> + (a)	<u>19</u> + (a)
<i>Lycopodium annotinum</i> L. (Плаун годичный)	<u>6</u> + (a)	<u>1</u> + (a)	<u>2</u> + (a)
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt (Майник двулистный)	14 3 (a)	21 + (a)	21 1 (a)
<i>Melampyrum pratense</i> L. (Марьяник луговой)	23 2 (a)	22 + (a)	49 1 (a)
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L. (Марьяник лесной)	<u>5</u> + (a)	<u>4</u> + (a)	<u>6</u> + (a)
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House (Ортилия однобокая)	7 + (a)	12 + (a)	1 + (a)
<i>Oxalis acetosella</i> L. (Кислица обыкновенная)	12 + (a)	5 + (a)	44 + (a)
<i>Rubus arcticus</i> L. (Княженика)	–	–	<u>7</u> +
<i>Rubus chamaemorus</i> L. (Морошка приземистая)	28 + (a)	8 + (a)	17 1 (a)
<i>Trientalis europaea</i> L. (Седмичник европейский)	31 + (a)	48 1 (a)	69 3 (a)
<i>Vaccinium myrtillus</i> L. (Черника обыкновенная)	99 22 (a)	95 15 (b)	67 6 (c)
<i>Vaccinium uliginosum</i> L. (Голубика)	–	–	<u>1,5</u> +
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. (Брусника обыкновенная)	99 21 (a)	100 20 (a)	94 13 (b)

Примечание. В числителе приведены средние значения встречаемости видов (% от общего количества учетных площадок), в знаменателе указано среднее проективное покрытие для зоны экотонного комплекса (%), «+» – проективное покрытие вида меньше 1 %, прочерком обозначено отсутствие вида.

*Жирным шрифтом отмечены показатели встречаемости, достоверно отличающиеся от ожидаемых; **одинаковыми буквами обозначены значения проективного покрытия вида, не имеющие достоверного отличия на 5% уровне значимости; отсутствие символов – анализ не проводился из-за недостаточности данных.

Note. The numerator represents the average frequency values (as a percentage of all plots number), in the denominator the average projective cover for the ecotone complex zone is shown (%), «+» – the species projective cover is less than 1 %, a dash indicates the species absence.

*The bold typeface marks the frequency values that statistically differ from the theoretical values; ** the same letters mark the projective cover values that do not statistically differ from the other group (significance lever – 5 %); the absence of symbols means that the analysis was not carried out due to a lack of the data.

Таблица 2. Участие видов мхов в напочвенном покрове в разных зонах экотонного комплекса через 10 лет после рубки

Table 2. Mosses participation in ground cover in the different zones of ecotone complex in 10 years after logging

	лес forest		опушка forest margin		вырубка clear-cut	
	ПП, % projective cover	доля, % proportion	ПП, % projective cover	доля, % proportion	ПП, % projective cover	доля, % proportion
<i>Dicranum</i> spp.	6	8,6	6	7,7	6	10,7
<i>Hylocomium splendens</i>	10	14,3	5	6,4	5	8,9
<i>Pleurozium schreberi</i>	15	21,4	19	24,4	21	37,5
<i>Polytrichum commune</i>	5	7,1	10	12,8	9	16,1
<i>Sphagnum</i> spp.	34	48,6	38	48,7	15	26,8
Всего: Total:	70	100	78	100	56	100

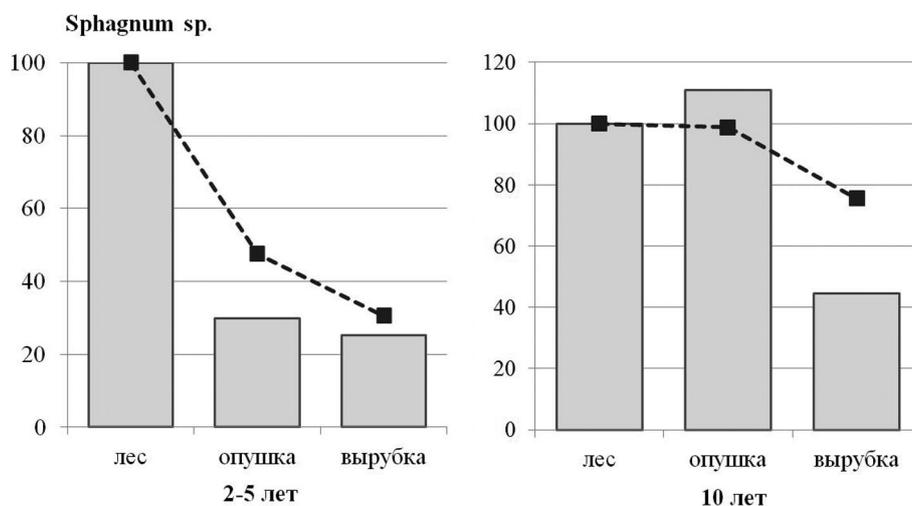


Рис. 2. Обилие *Sphagnum* sp. в экотонном комплексе «лес – опушка – вырубка» разной давности нарушения. Здесь и на рис. 3–5 показано среднее проективное покрытие вида по отношению к лесу (100 %), пунктирной линией отмечена относительная встречаемость вида по сравнению с лесным участком (среднее по всем исследованным трансектам)

Fig. 2. *Sphagnum* sp. abundance in the ecotone complex “forest – forest margin – clear-cut” of different disturbance age. Here and in Fig. 3–5 the average projective cover of species in relation to forest (100 %) is shown, the dotted line shows relative frequency of species compared with forest (average of all explored transects)

ки одинаковое и в среднем составляет 76 ± 5 и 72 ± 5 % соответственно. ПП мохово-лишайникового яруса на вырубке значительно меньше (57 ± 7 %). Ранее мы отмечали, что в первые годы после рубки древостоя обилие видов мохово-лишайникового яруса резко снижается [Торопова, 2016] и через 10 лет еще не происходит их восстановление до исходного состояния, несмотря на сформированный древесный ярус. Отличие зон экотонного комплекса проявляется не только в сокращении общего проективного покрытия мхов, но и в изменении соотношения видов. На исследованных участках мохово-лишайниковый ярус исходных лесных сообществ сформирован в равной мере сфаг-

новыми (среднее ПП 34 ± 10 %) и зелеными мхами (37 ± 8 %). Такое соотношение наблюдается и в зоне опушки (38 ± 8 и 40 ± 10 % соответственно). В зоне вырубки структура мохового покрова существенно меняется, а именно сокращается участие сфагновых (15 ± 6 %) и возрастает обилие зеленых (42 ± 8 %) мхов (табл. 2).

Таким образом, на вырубках десятилетней давности покрытие **видов рода *Sphagnum*** не восстановилось, несмотря на формирование древесного яруса. Другая динамика описана нами в зоне опушки. Здесь сразу после рубки ПП сфагнов снизилось так же, как и на вырубке, но уже через десять лет восстановилось

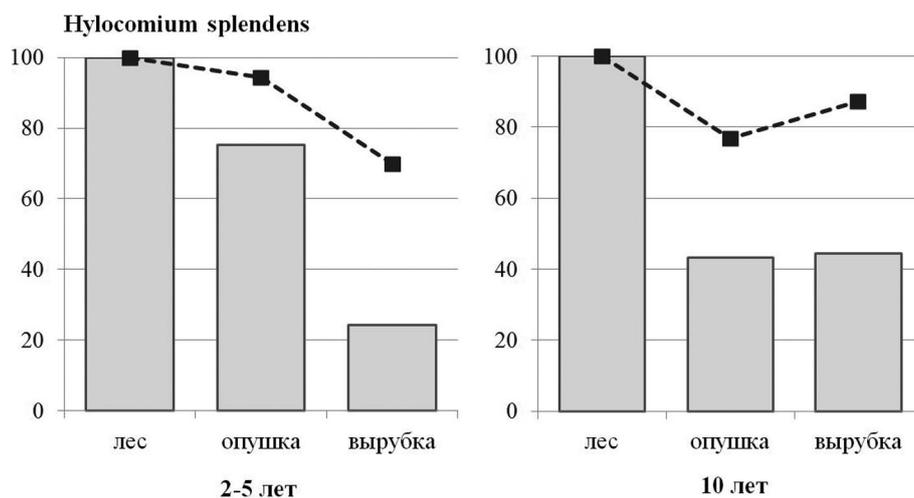


Рис. 3. Обилие *Hylocomium splendens* в экотонном комплексе «лес – опушка – вырубка» разной давности нарушения

Fig. 3. *Hylocomium splendens* abundance in the ecotone complex “forest – forest margin – clear-cut” of different disturbance age

до уровня, который был до рубки (рис. 2). Встречаемость сфагновых мхов на вырубках десятилетней давности также ниже, чем в лесу: 51 и 67 % соответственно. Но учитывая, что на свежих вырубках встречаемость была в три раза ниже, чем на лесном участке, через десять лет после рубки древостоя мы наблюдаем достаточно быстрое восстановление структуры мохового яруса под пологом сформировавшегося древесного яруса. Приведенные данные свидетельствуют об однозначно отрицательной реакции лесных сфагновых мхов на осветление и, возможно, на снижение почвенной влажности на вырубках. Восстановление древесного яруса делает обстановку для сфагновых мхов более благоприятной с точки зрения влияния прямого солнечного освещения, но, с другой стороны, быстрому восстановлению их покрова может препятствовать опад лиственных пород [Малышева, 1983; Рысин, Полякова, 1987].

Виды зеленых мхов реагируют на рубку древостоя по-разному. Наиболее чувствительным к изменению условий местообитания является *Hylocomium splendens*. В первые годы после рубки его обилие в 3–4 раза ниже, чем в соседнем лесу (рис. 3). Через 10 лет разница с лесным участком сокращается, но все равно внушительная – более чем в 2 раза (табл. 2). Эти данные могут свидетельствовать о сильной зависимости *Hylocomium splendens* от древесного яруса.

Pleurozium schreberi менее чувствителен к изменению условий после рубки. В тех случаях, когда рубка древостоя ведет к резким изменениям условий в сторону снижения влажности (опушка южной и юго-западной экспозиции),

покрытие *Pleurozium schreberi* может сильно сокращаться (в 2 и более раз) – повсеместно наблюдаются пятна погибших (выгоревших от избыточной инсоляции) мхов. Через десять лет после рубки, когда формируется древесный ярус, ПП вида в лесу уже немного ниже, чем на опушке и на вырубке (рис. 4). И, несмотря на то что в данном случае различия несущественны и могут объясняться как естественными причинами (взаимоотношения растений, более густой древесный ярус и т. п.), так и методическими моментами (точностью глазомерного учета), можно с уверенностью утверждать, что данный вид проявляет высокую экологическую пластичность и быстро восстанавливается после уничтожения древостоя.

Для *Polytrichum commune* уничтожение древесного яруса, если оно не приводит к иссушению почвы, создает благоприятные условия для роста [Крышень, 2006]. Разрастание светолюбивого *Polytrichum commune* и образование долгомошных типов вырубков на месте влажного ельника черничного отмечалось в работах И. С. Мелехова и В. Г. Чертовского для территории Архангельской области [1959]. Наши исследования показали, что через десять лет после рубки древостоя ПП данного вида на опушке и вырубке в среднем в 2 раза выше, чем в лесу (рис. 5).

Из прочих видов мохово-лишайникового яруса *Dicranum polysetum*, *D. scoparium* и *Pohlia nutans* отмечены во всех зонах с невысоким обилием, не позволяющим судить об их реакции на изменение природной среды. *Ptilium crista-castrensis*, *Aulacomium palustre*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Cladonia* spp.

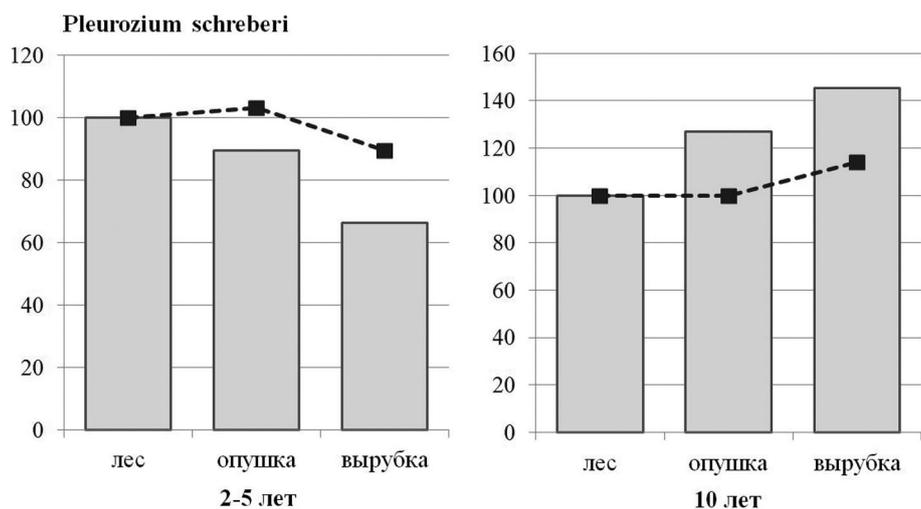


Рис. 4. Обилие *Pleurozium schreberi* в экотонном комплексе «лес – опушка – вырубка» разной давности нарушения

Fig. 4. *Pleurozium schreberi* abundance in the ecotone complex “forest – forest margin – clear-cut” of different disturbance age

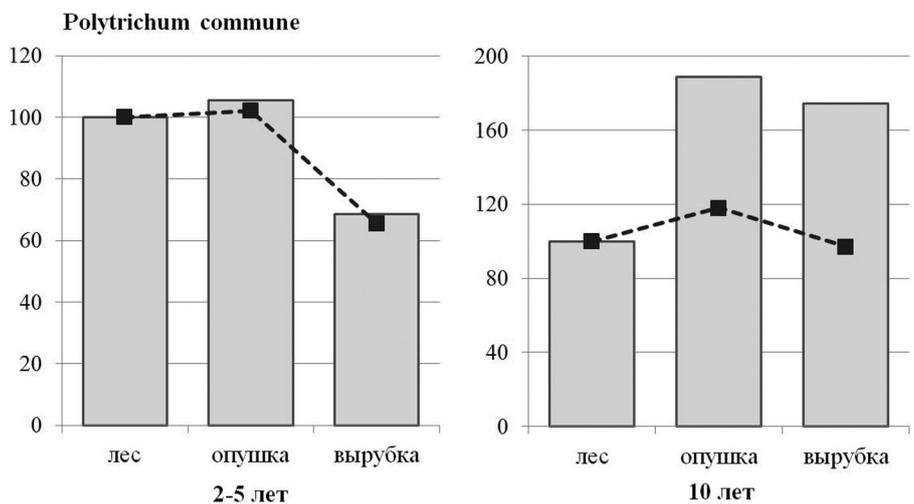


Рис. 5. Обилие *Polytrichum commune* в экотонном комплексе «лес – опушка – вырубка» разной давности нарушения

Fig. 5. *Polytrichum commune* abundance in the ecotone complex “forest – forest margin – clear-cut” of different disturbance age

и виды *Herpaticae* отмечены преимущественно на вырубке и опушке. Эти виды практически не встречались в лесу. Проективное покрытие данной группы видов ничтожно мало, они не оказывают существенного влияния на структуру растительных сообществ и интересны только с точки зрения видового разнообразия сообществ вырубок и опушек.

Через десять лет после рубки травяно-кустарниковый ярус также претерпевает существенные структурные изменения. Общее ПП яруса не восстановилось за 10 лет ни на вырубках ($41 \pm 4\%$), ни на опушках ($44 \pm 4\%$) до значения ПП травяно-кустарникового яруса в лесу ($53 \pm 3\%$). При этом на вырубках преоб-

ладают травянистые растения, а относительная доля кустарничков составляет лишь около 47%, в то время как в лесу – 82%. На опушке структура травяно-кустарникового яруса значительно ближе к лесному сообществу, здесь относительное участие кустарничков в сложении травяно-кустарникового яруса достигает 78%.

Среди кустарничков *Vaccinium myrtillus* наиболее резко и негативно реагирует на рубку [Геникова и др., 2016]. И даже через десять лет после рубки в начале формирования древесного яруса ее ПП на вырубке втрое ниже, чем в лесу (6 ± 2 и $22 \pm 5\%$ соответственно). На опушке, несмотря на смягчающее действие стены леса, ПП вида ($15 \pm 2\%$) также существ-

венно ниже, чем в лесу. При этом встречаемость как на вырубках десятилетней давности, так и на свежих составляет около 65–70 % от встречаемости в исходном лесном сообществе. О неблагоприятном влиянии сплошной рубки древостоя на рост черники наряду со снижением обилия свидетельствует также уменьшение высоты побегов на вырубке и в зоне опушки. На вырубках десятилетней давности и их опушках высота кустарничка почти в полтора раза меньше, чем в лесу (рис. 6).

Через десять лет после рубки ПП *Vaccinium vitis-idaea* на вырубках существенно ниже, чем в лесу (13 ± 1 и 21 ± 3 % соответственно), при этом среднее покрытие вида на опушке (20 ± 4 %) практически не отличается от такового в лесу (рис. 7). Высота кустарничка, так же

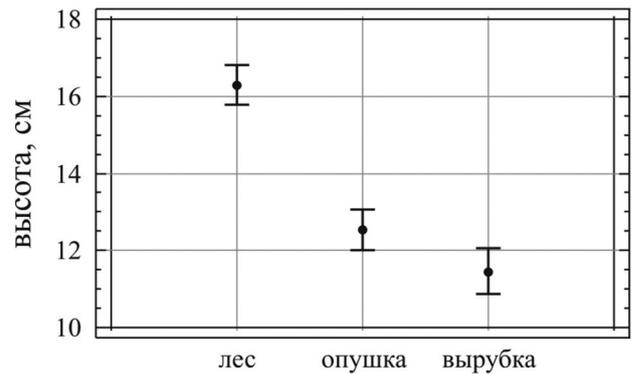


Рис. 6. Средняя высота побегов черники в сообществах экотонного комплекса вырубок десятилетней давности

Fig. 6. Average height of bilberry plants in the 10-year-old ecotone complex

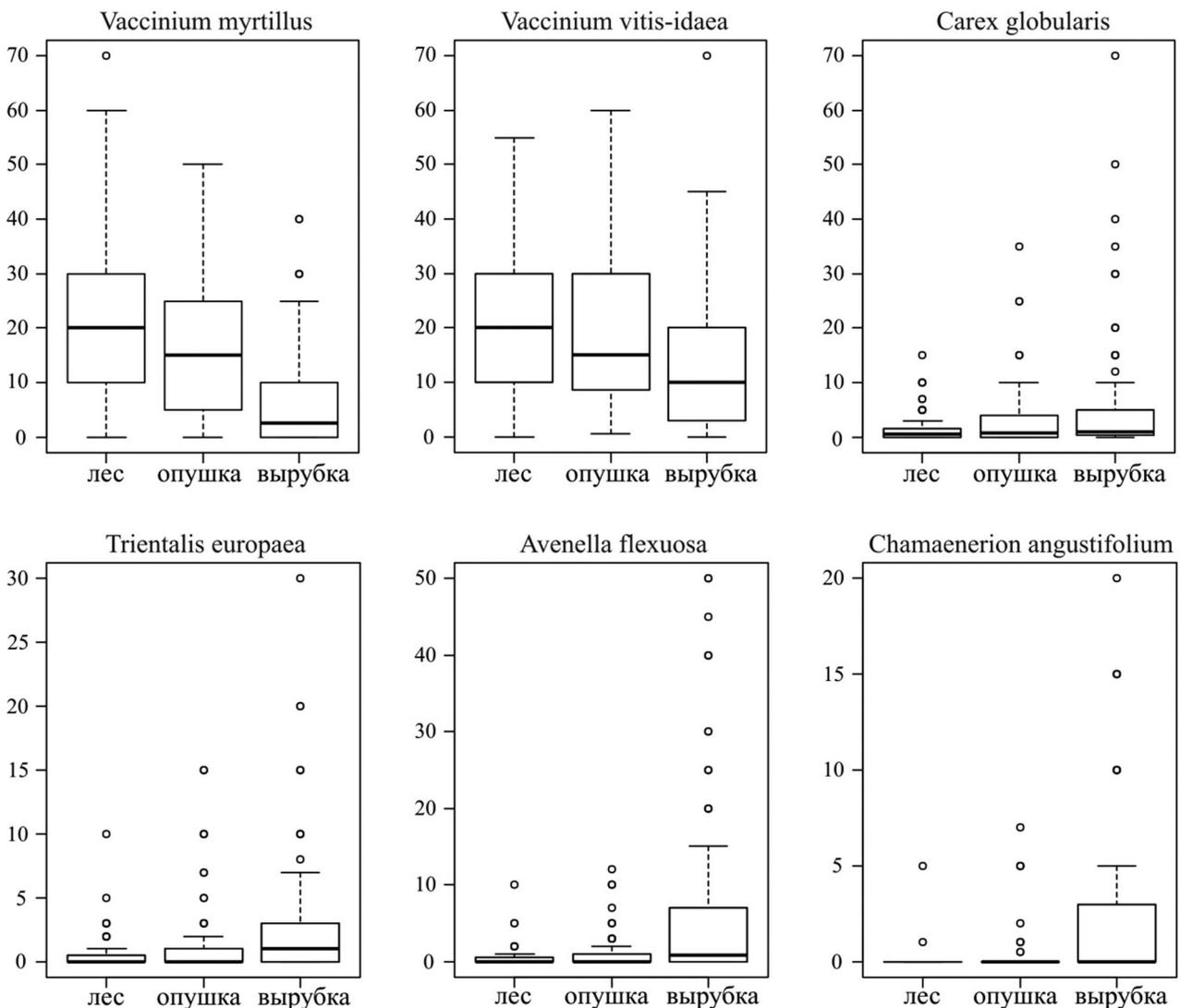


Рис. 7. Графики варьирования проективного покрытия видов сосудистых растений в сообществах экотонного комплекса вырубок десятилетней давности (жирной линией показана медиана значений)

Fig. 7. Box-plots of vascular plant species projective cover distribution in the 10-year-old ecotone complex (the median is shown by the bold line)

как и у *V. myrtillus*, на вырубке и опушке в полтора раза ниже, чем в лесу (рис. 8). Возможно, это обусловлено гибелью части побегов в процессе рубки и появлением новых молодых побегов.

Listera cordata заселяет еловые и сосновые влажные леса [Шмидт, 2005] и является индикатором ненарушенных лесов [Кравченко, Тимофеева, 2007; Выявление..., 2009], что подтверждается и нашими исследованиями. Так, в зоне опушки его встречаемость на учетных площадках вдвое ниже, чем в лесу, на 10-летней вырубке вид не отмечен. Ранее на свежих вырубках нами отмечались единичные встречи на опушке и в зоне вырубке в пятнах сфагновых мхов, и это косвенно указывает, что под пологом ели складываются стабильно влажные условия, обеспечивающие произрастание вида.

Goodyera repens – еще одна орхидея, которая считается показателем ненарушенных местообитаний [Кравченко, Тимофеева, 2007]. В наших исследованиях вид единично отмечен только в лесу, что подтверждает индикаторные свойства вида.

Покрытие **Carex globularis** невелико, но все же на вырубках оно немного больше, чем на опушках и в лесу. На отдельных учетных площадках на вырубке ПП вида достигало 7 % (рис. 7). Значения встречаемости осоки близки на учетных площадках в лесу и на опушке, на вырубке этот показатель несколько выше. Ранее на свежих вырубках было отмечено почти полное отсутствие вида на вырубке и более высокая его встречаемость в лесу по сравнению с опушкой. Вероятно, эти различия обусловлены более влажными условиями на участке вырубок десятилетней давности. Высокая влажность почвы способствовала сохранению вида после уничтожения древостоя, а высокая освещенность была благоприятна для увеличения ПП.

Equisetum sylvaticum также имеет низкое обилие, его ПП на отдельных учетных площадках редко превышает 1 %, только на небольшой группе площадок в лесу покрытие вида достигает 10 %. При этом встречаемость хвоща на учетных площадках в лесу вдвое ниже, чем на опушке и вырубке. В ранее исследованных более молодых экотонных комплексах его встречаемость примерно одинакова во всех зонах. Изменения обилия хвоща, так же как и осоки шаровидной, определяются изменениями условий увлажнения [Bergstedt, Milber, 2001; Крышень, 2006].

Chamaepericlymenum suecicum редко встречается в исследованных сообществах.

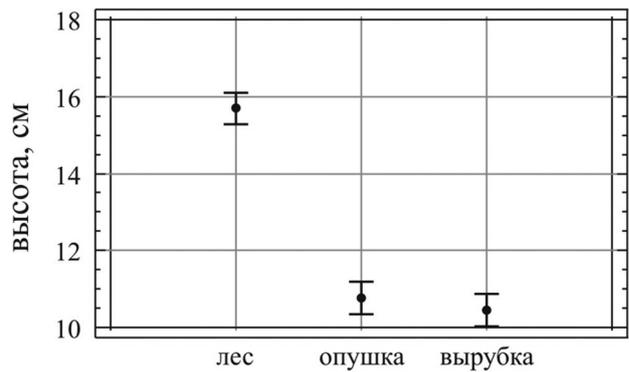


Рис. 8. Средняя высота побегов брусники в сообществах экотонного комплекса вырубок десятилетней давности

Fig. 8. Average height of cowberry plants in the 10-year-old ecotone complex

Ранее он единично был отмечен в лесном сообществе. В десятилетних экотонных комплексах дерен также фиксировался только на одной трансекте в зоне опушки и вырубке, в лесу вид не обнаружен. На вырубке он встречается втрое чаще, чем на опушке. Его ПП изменяется от единичных встреч до 30 %.

Gymnocarpium dryopteris – редкий в данных сообществах вид. Так же, как дерен, ранее отмечен только в лесу. В десятилетних экотонных комплексах голокучник встречается преимущественно на вырубках. В основном это единичные растения, лишь на одном участке на вырубке его покрытие варьирует от 20 до 50 %.

Покрытие **Melampyrum pratense** крайне неравномерно. В лесу на учетных площадках отмечены преимущественно одиночные растения, но на нескольких площадках ПП превышает 10 %. На опушке ПП вида не превышает 2–3 %, на вырубке часто составляет от 7 до 15 %. При этом встречаемость вида на учетных площадках на вырубке вдвое выше, чем в лесу и на опушке. На ранних стадиях восстановления напочвенного покрова ПП вида не превышало 2 % при значительно более высокой встречаемости на вырубке. Ранее мы также отмечали закономерное увеличение обилия марьяника лугового в молодняках и средневозрастных сосновых насаждениях по сравнению с вырубками. Этот вид быстро заселяет вырубку после уничтожения древостоя и постепенно увеличивает свое обилие на ранних стадиях формирования древесного яруса.

Maianthemum bifolium на опушке и вырубке встречается в полтора раза чаще, чем в лесу, но с низким ПП, только на отдельных учетных площадках в этих зонах обилие вида составляло 10 %. В лесу же его ПП нередко достигало

30–70 %. Ранее для свежих вырубок мы отмечали значительно более высокую встречаемость майника в зоне вырубки. На 10-летней вырубке вид отмечен только под куртинами подроста. Это может объясняться слабой конкурентоспособностью вида при высокой мобильности – он достаточно быстро распространяется на освободившееся пространство, но не способен конкурировать с другими видами, разросшимися на вырубке.

Trientalis europaea – опушечно-лесной вид, растет как в различных типах леса, так и на вырубках и гарях [Шмидт, 2005]. При относительно низком ПП демонстрирует положительную реакцию на уничтожение древостоя (рис. 7). Его ПП на всех трансектах стабильно выше на вырубке, чем в других зонах экотонного комплекса, при этом на опушке больше, чем в лесу. Встречаемость на учетных площадках в лесу примерно в два раза ниже, чем на вырубках, и более чем в полтора раза ниже, чем на опушке (табл. 1). Ранее для этого вида отмечалась равномерность встречаемости во всех зонах экотонного комплекса.

Три вида – ***Luzula pilosa***, ***Oxalis acetosella*** и ***Lycopodium annotinum*** – довольно часто встречаются на учетных площадках в зоне леса и вырубки и несколько реже на опушке. Их среднее ПП не превышает 1 %, лишь на отдельных учетных площадках в лесу покрытие *Oxalis acetosella* достигает 15–20 %, *Luzula pilosa* – 5–7 %, *Lycopodium annotinum* – 5–10 %. В более молодых экотонных комплексах *Luzula pilosa* и *Lycopodium annotinum* немного чаще, а *Oxalis acetosella* значительно чаще встречались в лесу. Повышение встречаемости этих видов на вырубке, вероятно, связано с началом формирования древесного яруса, а также большей сохранностью крупномерного подроста ели, оставшегося от лесного сообщества.

Распространение лесного вида ***Linnaea borealis***, отнесенного А. В. Кравченко [2007] к олигоапофитам – видам, способным заселять нарушенные местообитания, в нашем случае не зависит от зон экотонного комплекса (табл. 1). Максимальное обилие (ПП 10–20 %) отмечено на площадках с заросшими пнями и валежом независимо от зоны.

Empetrum nigrum показал резкое снижение обилия на открытой вырубке [Геникова и др., 2016], которое не восстанавливается и на стадии молодняка (табл. 1). Он имеет невысокое обилие в напочвенном покрове во всех зонах исследованных участков, где встречается преимущественно в увлажненных местах и пятнами. Именно мозаичностью объясняется то, что

ПП сильно варьирует – от 0 до 70 %, при этом площадки с максимальным покрытием вида отмечены в зоне опушки.

Проективное покрытие ***Orthilia secunda*** на отдельных учетных площадках в зоне опушки достигает 7 %, в лесу – не более 1 %, на вырубке вид отмечен только на одной учетной площадке.

Chamaenerion angustifolium – типичный апофит, активно заселяет нарушенные местообитания: вырубки, гари, обочины дорог, железнодорожные насыпи [Шмидт, 2005; Кравченко, 2007]. На вырубках предпочитает захламленные порубочными остатками участки. Среднее ПП вида максимально в зоне вырубки, на опушке и в лесу встречаются в основном единичные растения, лишь на отдельных учетных площадках покрытие близко к 5 % (рис. 7). Встречаемость *Chamaenerion angustifolium* на вырубке значительно выше, чем на опушке и в лесу, и даже на 10-й год, когда уже сформировался древесный ярус.

Встречаемость ***Avenella flexuosa*** – еще одного типичного апофита – не так сильно различается в разных зонах экотонного комплекса, как у *Chamaenerion angustifolium*: на вырубке вид в полтора раза чаще встречается, чем на опушке, и в два раза чаще, чем в лесу. На отдельных трансектах в лесу луговик встречается на большинстве учетных площадок, но его ПП лишь на единичных площадках достигает 10 % (рис. 7).

Распространение последних двух видов в экотонном комплексе демонстрирует влияние стены леса на прилегающую к нему полосу вырубки шириной около 8 метров. В этой полосе, входящей в зону опушки, указанные травянистые растения встречаются значительно реже, не образуя высокого ПП, что способствует сохранению типично лесной структуры напочвенного покрова с абсолютным доминированием кустарничков.

Различия структуры напочвенного покрова в разных зонах экотонного комплекса обусловлены разной реакцией видов на резкое изменение экологических условий в результате уничтожения и последующего восстановления древесного яруса на вырубках.

Большинство лесных видов проявляют негативную реакцию на изменение условий: снижается их проективное покрытие, высота побегов, в результате гибели растений уменьшается их встречаемость на учетных площадках. Отрицательно реагируют на уничтожение древесного яруса *Sphagnum* spp., *Hylocomium splendens*, *Vaccinium myrtillus*, *Listera cordata* и *Goodyera repens*. На вырубке десятилетней давности

наиболее чувствительные к трансформации местообитаний растения семейства Orchidaceae отсутствуют, а проективное покрытие остальных видов в 2–3 раза ниже, чем в лесу. Даже на опушке эти виды имеют меньшее покрытие и, в случае *Vaccinium myrtillus*, меньшую высоту побегов. Их встречаемость на вырубке снижается еще на ранних стадиях восстановления напочвенного покрова, по-видимому, в результате гибели от избыточной инсоляции или механического уничтожения в период рубки, возможно также конкурентное вытеснение типичными апофитами. Через десять лет после рубки встречаемость этих видов на вырубке остается меньшей, чем в исходном лесном сообществе. Подобные результаты, говорящие о снижении обилия *Vaccinium myrtillus* и *Hylocomium splendens* на вырубках, получены и в работах других исследователей через 10–15 лет после нарушения в сосновых и еловых лесах [Neippola, 1992; Bergstedt et al., 2008; Johnson et al., 2014 и др.].

Pleurozium schreberi довольно быстро восстанавливается на вырубках. Для него характерно даже увеличение проективного покрытия после депрессии первых лет после рубки. Среди доминирующих мхов лесного напочвенного покрова *Pleurozium schreberi* считается менее чувствительным к нарушениям по сравнению с *Hylocomium splendens*. Он более устойчив к сухим условиям произрастания и быстро восстанавливает способность к фотосинтезу после засушливого периода [Mäkipää, Heikkinen, 2003].

Empetrum nigrum s. l. и *Orthilia secunda*, сразу после уничтожения древесного яруса встречавшиеся только в лесу, через десять лет после рубки стали наиболее обильны на опушках. *Maianthemum bifolium*, на свежих вырубках положительно отреагировавший на повышение освещенности, и через десять лет после рубки сохранил относительно высокую встречаемость на вырубке. *Carex globularis*, ранее встречавшаяся только в лесу, стала обычна и на вырубке. Вероятно, все эти изменения распределения видов в экотонном комплексе связаны с развитием березового и елового подроста на вырубках.

Polytrichum commune, *Chamaenerion angustifolium* и *Avenella flexuosa* однозначно положительно реагируют на уничтожение древостоя. Их встречаемость и проективное покрытие существенно выше на вырубке по сравнению с лесным сообществом. В зоне опушки обилие *Chamaenerion angustifolium* и *Avenella flexuosa* немного выше, чем в лесу, но заметно ниже, чем на вырубке.

Заключение

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о сохранении характерных особенностей структуры напочвенного покрова в трех зонах экотонного комплекса (лес, опушка, вырубка) через 10 лет после рубки древостоя, несмотря на сформировавшийся на вырубке древесный ярус и переход сообщества вырубке в стадию молодняка.

С учетом ранее проведенных исследований структуры напочвенного покрова 2–5-летних вырубок все виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов распределены по 5 группам по динамике их обилия.

1. Типичные лесные виды, фитоценотический оптимум которых соответствует условиям ельников черничных. Эти виды резко снизили обилие после рубки и не восстанавливают его даже под пологом лиственных пород, при этом в зоне опушки их ПП близко к лесному сообществу. К этой группе относятся как индикаторы малонарушенных лесов *Goodyera repens*, *Listera cordata*, так и доминанты напочвенного покрова ельника черничного на всех лесных стадиях его восстановления *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Hylocomium splendens*.

2. В отличие от первой группы во вторую вошли лесные виды, которые однозначно положительно реагируют на начальные стадии формирования лесной среды на вырубке. Это *Carex globularis*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Oxalis acetosella*, *Pleurozium schreberi*, *Rubus arcticus*, *Trientalis europaea*.

3. Два вида, *Empetrum nigrum* и *Orthilia secunda*, можно назвать опушечными – их покрытие и встречаемость в переходной зоне всегда значительно выше, чем на вырубке и в лесу.

4. Типичные лесные апофиты, положительно реагирующие на рубку, но по мере формирования древесного яруса снижающие обилие. При этом встречаемость видов на вырубленном участке остается высокой, но при формировании древесного яруса уменьшается проективное покрытие и ухудшается жизненное состояние растений (уменьшаются размеры, снижается количество цветущих растений и т. п.). Это *Avenella flexuosa*, *Chamaenerion angustifolium* и *Polytrichum commune*.

5. Виды, реакция которых на рубку и последующее формирование древесного яруса преимущественно из лиственных пород не обнаруживается геоботаническими методами и не подтверждается статистически из-за низ-

кого обилия во всех зонах ЭК: *Calamagrostis phragmitoides*, *Dicranum* spp., *Dryopteris carthusiana*, *Hylocomium splendens*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Melampyrum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum* spp., *Vaccinium uliginosum*.

В целом изменения в структуре напочвенного покрова на вырубке сразу после уничтожения древесного яруса были резкими: снизились ПП и встречаемость кустарничков, большинства видов мхов. В первые годы после рубки быстро увеличилось обилие травянистых растений с доминированием *Avenella flexuosa* и *Chamaenerion angustifolium*. Постепенное естественное формирование древесного яруса в течение 10 лет после рубки древостоя повлекло за собой изменения, связанные с увеличением обилия теневыносливых видов (2-я группа), резко снизивших обилие в первые годы, и, напротив, снижение обилия лесных апофитов (4-я группа), разрастание которых на вырубке можно охарактеризовать как «взрывное». Исследованный участок отличался тем, что здесь не было заноса растений на вырубки и сообщества всех трех зон ЭК сформированы видами, произрастающими в лесу до рубки. То есть в исходном сообществе присутствовали виды, которые по-разному реагируют не только на локальные разрушения, но и на последующее восстановление древесного яруса. Такой механизм устойчивости естественных ельников оказался реализуемым и при масштабных антропогенных изменениях, обеспечивая максимально возможную продуктивность сообщества на всех стадиях сукцессии.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (№АААА-А17-117011210086-4) и ФИЦКИА РАН (№АААА-А17-117122990042-2).

Литература

Выявление и обследование биологически ценных лесов на северо-западе европейской части России. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов. Т. 2 / Отв. ред. Л. Андерссон, Н. М. Алексеева, Е. С. Кузнецова. СПб.: Победа, 2009. 258 с.

Геникова Н. В., Торопова Е. В., Крышень А. М. Реакция видов напочвенного покрова ельника черничного на рубку древостоя // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 4. С. 92–99. doi: 10.17076/eco292

Геникова Н. В., Крышень А. М. Динамика напочвенного покрова северотаежного ельника черничного в первые годы после рубки // Ботанический журнал. 2018. № 103(3). С. 364–381.

Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 403 с.

Кравченко А. В., Тимофеева В. В. Разнообразие видов сосудистых растений лесов ландшафтного заказника «Кожозерский» (Архангельская область) и проблемы выявления видов-индикаторов девственных лесов // Актуальные проблемы геоботаники: материалы 3-й всеросс. школы-конф. 2-я часть (Петрозаводск, 23–29 сент. 2007 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 330–334.

Крышень А. М. Растительные сообщества вырубков Карелии. М.: Наука, 2006. 262 с.

Крышень А. М. Типы лесорастительных условий на автоморфных почвах в Карелии // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 3. С. 281–297.

Малышева Т. В. Моховой покров в широколиственных лесах // Антропогенные изменения широколиственных лесов Подмосквья. М.: Наука, 1983. С. 70–85.

Мамонтов В. Н. Экологические основы сохранения охотничьих животных при ведении промышленных рубок лесов европейской тайги (на примере бассейна реки Онега): Автореф. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2010. 23 с.

Мелехов И. С. Основы типологии вырубков // Основы типологии вырубков и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск: АН СССР, 1959. С. 5–33.

Рысин Л. П., Полякова Г. А. Влияние рекреационного лесопользования на растительность // Природные аспекты рекреационного использования леса. М.: Наука, 1987. С. 4–26.

Торопова Е. В. Реакция бривофлоры ельника черничного на сведение древостоя // Экологические проблемы Арктики северных территорий: межвуз. сб. науч. трудов. Архангельск: САФУ, 2016. Вып. 19. С. 141–145.

Чертовской В. Г. Образование долгомошных вырубков на месте влажных ельников-черничников // Основы типологии вырубков и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск: АН СССР, 1959. С. 34–51.

Шмидт В. М. Флора Архангельской области. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005. 346 с.

Andérn H., Angelstam P. Moose browsing on Scots pine in relation to stand size and distance to forest edge // J. Appl. Ecol. 1993. No. 30. P. 133–142.

Bergstedt J., Hanger M., Milberg P. Composition of vegetation after a modified harvesting and propagation method compared with conventional clear-cutting, scarification and planting: evaluation 14 years after logging // Appl. Veg. Sci. 2008. No 11. P. 159–168.

Bergstedt J., Milber P. The impact of logging intensity on field-layer vegetation in Swedish boreal forests // Forest Ecol. Manag. 2001. No. 154. P. 105–115.

Harper K., Macdonald S., Mayerhofer M., Biswas S., Essen P., Hylander K., Stewart K., Mallik A., Drapeau P., Jonsson B., Lesieur D., Kouki J., Bergeron Y. Edge influence on vegetation at natural and anthropogenic edges of boreal forests in Canada and Fennoscandia // J. Ecol. 2015. No. 103. P. 550–562.

Johnson S., Strengbom J., Kouki J. Low levers of tree retention do not mitigate the effects of clearcutting on ground vegetation dynamics // Forest Ecol. Manag. 2014. Vol. 330. P. 67–74. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.031

Kollmann J., Buschor M. Edges effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland // *Plant Ecol.* 2002. No. 164. P. 249–261.

Mäkipää R., Heikkinen J. Large-scale changes in abundance of terricolous bryophytes and macrolichens in Finland // *J. Veg. Sci.* 2003. No. 14. P. 497–508.

Marozas V., Grigaitis V., Brazaitis G. Edge effect on ground vegetation in clear-cut edges of pine-dominated forests // *Scand. J. Forest Res.* 2005. No. 20 (Suppl. 6). P. 43–48.

References

Chertovskoi V. G. Obrazovanie dolgomoshnykh vyrubok na meste vlazhnykh el'nikov-chernichnikov [Formation of long-moss felling in situ the wet fir groves bilberries]. *Osnovy tipologii vyrubok i ee znachenie v lesnom khozyaistve* [The foundations of a typology of cuttings and its value in forestry]. Arkhangel'sk: AN SSSR, 1959. P. 34–51.

Genikova N. V., Toropova E. V., Kryshen' A. M. Reaktsiya vidov napochvennogo pokrova el'nika chernichnogo na rubku drevostoya [The response of species in the ground cover in a bilberry type spruce stand to logging]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS], 2016. No. 4. P. 92–99. doi: 10.17076/eco292

Genikova N. V., Kryshen' A. M. Dinamika napochvennogo pokrova severotaezhnogo el'nika chernichnogo v pervye gody posle rubki [Early post-logging succession in the ground cover of a north-taiga bilberry spruce forest]. *Botanicheskii zhurnal* [Bot. J.]. 2018. No. 103(3). P. 364–381.

Kravchenko A. V. Konspekt flory Karelii [Synopsis of the flora of Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 403 p.

Kravchenko A. V., Timofeeva V. V. Raznoobrazie vidov sosudistyykh rastenii lesov landshaftnogo zakaznika "Kozhozerskii" (Arkhangel'skaya oblast') i problemy vyavleniya vidov-indikatorov devstvennykh lesov [Species diversity of vascular plants in the forests of landscape reserve "Kozhozersky" (Arkhangelsk region) and problems of identifying the indicator species of virgin forests]. *Aktual'nye problemy geobotaniki: materialy 3-i vseross. shkoly-konf. 2-ya chast' (Petrozavodsk, 23–29 sent. 2007 g.)* [Topical problems of geobotany: Proc. 3rd All-Union workshop-conf. Part 2 (Petrozavodsk, Sept. 23–29, 2007)]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. P. 330–334.

Kryshen' A. M. Rastitel'nye soobshchestva vyrubok Karelii [Plant communities in felled areas in Karelia]. Moscow: Nauka, 2006. 262 p.

Kryshen' A. M. Tipy lesorastitel'nykh uslovii na avtomorfnykh pochvakh v Karelii [Types of forest sites over automorphic soils in Karelia]. *Bot. zhurn.* [Bot. J.]. 2010. Vol. 95, no. 3. P. 281–297.

Malysheva T. V. Mokhovoi pokrov v shirokolistvennykh lesakh [Moss cover in the broad-leaved woods]. *Antropogennyye izmeneniya shirokolistvennykh lesov Podmoskov'ya* [Anthropogenic changes of the broad-leaved woods of the Moscow area]. Moscow: Nauka, 1983. P. 70–85.

Mamontov V. N. Ekologicheskie osnovy sokhraneniya okhotnich'ikh zhitovnykh pri vedenii promyshlennykh rubok lesov evropeiskoi taigi (na primere basseina

Neippola J. Long-term vegetation changes in stands of *Pinus sylvestris* in southern Finland // *J. Veg. Sci.* 1992. No. 3. P. 475–484.

Siitonen P., Lehtinen A., Siitonen M. Effects of forest edges on the distribution, abundance, and regional persistence of wood-rotting fungi // *Conserv. Biol.* 2005. Vol. 19, no. 1. P. 250–260.

Поступила в редакцию 28.05.2018

reki Onega) [Ecological bases of preservation of hunting animals when maintaining the production cabins of the woods of the European taiga (on the example of the Onega river basin)]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Syktyvkar, 2010. 23 p.

Melekhov I. S. Osnovy tipologii vyrubok [The basics of the typology of the felling]. *Osnovy tipologii vyrubok i ee znachenie v lesnom khozyaistve* [The foundations of a typology of cuttings and its value in forestry]. Arkhangel'sk: AN SSSR, 1959. P. 5–33.

Rysin L. P., Polyakova G. A. Vliyaniye rekreatsionnogo lesopol'zovaniya na rastitel'nost' [The impact of recreational forest vegetation]. *Prirodnye aspekty rekreatsionnogo ispol'zovaniya lesa* [Natural aspects of the recreational use of forests]. Moscow: Nauka, 1987. P. 4–26.

Toropova E. V. Reaktsiya brioflory el'nika chernichnogo na svedenie drevostoya [The response of brioflora in a bilberry spruce forest stand to deforestation]. *Ekologicheskie problemy Arktiki i severnykh territorii: mezhvuz. sbornik nauch. trudov* [Ecological problems of the Arctic and northern territories: interuniversity collected papers]. Arkhangel'sk: SAFU, 2016. Iss. 19. P. 141–145.

Shmidt V. M. Flora Arkhangel'skoi oblasti [Flora of Arkhangelsk Oblast]. St. Petersburg: SPbGU, 2005. 346 p.

Vyavlenie i obsledovanie biologicheski tsennykh lesov na severo-zapade evropeiskoi chasti Rossii. Posobie po opredeleniyu vidov, ispol'zuemykh pri obsledovanii na urovne vydelov [Identification and survey of biologically valuable forests in the North-Western European Russia. Guidelines for identification of species used at management unit level]. St. Petersburg: Pobeda, 2009. Vol. 2. 258 p.

Andérn H., Angelstam P. Moose browsing on Scots pine in relation to stand size and distance to forest edge. *J. Appl. Ecol.* 1993. No. 30. P. 133–142.

Bergstedt J., Hanger M., Milberg P. Composition of vegetation after a modified harvesting and propagation method compared with conventional clear-cutting, scarification and planting: evaluation 14 years after logging. *Appl. Veg. Sci.* 2008. No. 11. P. 159–168.

Bergstedt J., Milber P. The impact of logging intensity on field-layer vegetation in Swedish boreal forests. *Forest Ecol. Manag.* 2001. No. 154. P. 105–115.

Harper K., Macdonald S., Mayerhofer M., Biswas S., Essen P., Hylander K., Stewart K., Mallik A., Drapeau P., Jonsson B., Lesieur D., Kouki J., Bergeron Y. Edge influence on vegetation at natural and anthropogenic edges of boreal forests in Canada and Fennoscandia. *J. Ecol.* 2015. No. 103. P. 550–562.

Johnson S., Strengbom J., Kouki J. Low levers of tree retention do not mitigate the effects of clearcutting on ground vegetation dynamics. *Forest Ecol. Manag.* 2014. Vol. 330. P. 67–74. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.031

Kollmann J., Buschor M. Edges effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. *Plant Ecol.* 2002. No. 164. P. 249–261.

Mäkipää R., Heikkinen J. Large-scale changes in abundance of terricolous bryophytes and macrolichens in Finland. *J. Veg. Sci.* 2003. No. 14. P. 497–508.

Marozas V., Grigaitis V., Brazaitis G. Edge effect on ground vegetation in clear-cut edges of pine-dom-

inated forests. *Scand. J. Forest Res.* 2005. No. 20 (Suppl. 6). P. 43–48.

Neippola J. Long-term vegetation changes in stands of *Pinus sylvestris* in southern Finland. *J. Veg. Sci.* 1992. No. 3. P. 475–484.

Siitonen P., Lehtinen A., Siitonen M. Effects of forest edges on the distribution, abundance, and regional persistence of wood-rotting fungi. *Conserv. Biol.* 2005. Vol. 19, no. 1. P. 250–260.

Received May 28, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Геникова Надежда Васильевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: genikova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Торопова Елена Владимировна

младший научный сотрудник
Институт биogeографии и генетических ресурсов
ФИЦКИА РАН
наб. Северной Двины, 23, Архангельск,
Архангельская область, Россия, 163002
эл. почта: toropova_e.v@list.ru
тел.: (818) 2287002

Крышень Александр Михайлович

директор, д. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: kryshen@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Мамонтов Виктор Николаевич

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биogeографии и генетических ресурсов
ФИЦКИА РАН
наб. Северной Двины, 23, Архангельск,
Архангельская область, Россия, 163002
руководитель научного отдела
Водлозерский национальный парк
ул. Парковая, 44, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185002
эл. почта: mamont1965@list.ru
тел.: (8142) 764379

CONTRIBUTORS:

Genikova, Nadezhda

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: genikova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Toropova, Elena

Institute of Biogeography and Genetic Resources of
the Federal Center for Integrated Arctic Research,
Russian Academy of Sciences
23 Nab. Severnoy Dviny, 163002 Arkhangelsk,
Arkhangelsk Region, Russia
e-mail: toropova_e.v@list.ru
tel.: (818) 2287002

Kryshen', Alexander

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: kryshen@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Mamontov, Viktor

Institute of Biogeography and Genetic Resources of
the Federal Center for Integrated Arctic Research,
Russian Academy of Sciences
23 Nab. Severnoy Dviny, 163002 Arkhangelsk,
Arkhangelsk Region, Russia
Vodlozersky National Park
44 Parkovaya St., 185002 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: mamont1965@list.ru
tel.: (8142) 764379