

УДК 630*232.4

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОДРОСТА ЕЛИ ОБЫКНОВЕННОЙ В КОРЕННЫХ СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКАХ¹

© 2024 г. А. В. Кикеева^{1,*}, И. В. Ромашкин¹, А. М. Крышень¹¹ Институт леса Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, Петрозаводск, 185910, Россия

* E-mail: avkikeeva@mail.ru

Поступила в редакцию 26.02.2024

После доработки 11.03.2024

Принята к публикации 12.04.2024

Исследовано горизонтальное распределение подроста ели европейской (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) в трех типах сообществ: ельнике черничном, ельнике чернично-кисличном с участием березы повислой (*Betula pendula*) и осины обыкновенной (*Populus tremula* L.) в древостое и ельнике чернично-кисличном с содоминированием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Древесный детрит в качестве микроместообитания представлен не только валежными стволами/пнями (от 37 до 72 % подроста), но и прилегающим к ним пространством (10–27 %), а также визуальными не определяемыми в почве древесными остатками (1–11 %). В ельнике черничном межкроновые пространства занимают 1/3 площади (здесь произрастает 46 % подроста), прикрановая зона — почти половину площади и 41 % подроста. Встречаемость подроста высокая во всех зонах (84, 73, 68 %), подрост группируется на валеже (37 %) и в непосредственной близости от него (40 %). Густота зависит от совместного влияния факторов — наибольшие значения на валеже в межкроновом пространстве (1.0 шт/м²), средние значения в межкроновом пространстве рядом с валежом (0.6), в прикрановой зоне на валеже (0.5) и рядом (0.5), под пологом на участках без валежа (0.5), самые низкие — на «скрытых» в почве древесных остатках (0.1–0.2). В ельнике кислично-черничном с осинкой обыкновенной и березой повислой в составе древостоя организация полога усложняется, подрост практически равномерно распределен по зонам проекции полога при их соотношении 12:33:55 %. Максимальные значения встречаемости и густоты подроста (на валеже в межкроновом пространстве (39 % и 0.7 шт/м²)) снижаются под пологом (18 % и 0.3 шт/м²). В ельнике кислично-черничном с содоминированием сосны обыкновенной распределение подроста случайное: во всех зонах проекции полога одинаково низкие значения встречаемости (31, 33, 30 %) и густоты (0.6, 0.5, 0.6 шт/м²), при этом наибольшие значения густоты здесь отмечены на валеже под кронами (0.5 шт/м²). Распределение подроста в коренных среднетаежных ельниках определяется сочетанием факторов: лесорастительными условиями, составом древостоя, разнообразием микроместообитаний, в т. ч. сформированных мертвой древесины на разных стадиях разложения.

Ключевые слова: естественное возобновление, подрост, ель европейская, микроместообитание, ксилитический субстрат, фитогенное поле, древесный детрит

DOI: 10.31857/S0024114824030029, EDN: PEIITL

На территории европейской части России преобладают еловые леса, которые представляют собой важнейший объект лесопользования. В естественных условиях формирование коренных хвойных насаждений зависит от состояния подроста (Eerikäinen et al., 2007; Волков и др., 2021) и является обязательным условием сохранения и поддержания экосистем таежной зоны (Бобкова, Бессонов, 2009). Естественное возобновление в старовозрастных еловых лесах зависит от очень сложного набора взаимозависимых факторов, каждый из которых демонстрирует большую временную и пространственную изменчивость.

В целом численность, состояние, состав и структура возобновления ели европейской зависят от внешних условий, лесорастительной зоны и структуры самих древостоев (Грязькин, 1998). Распределение древостоя и подрост ельника характеризуется сложной горизонтальной структурой (Ильчуков, 2008; Манов, Кутявин, 2018; Манов, 2019). Являясь сильным эдификатором, ель европейская значительно меняет условия среды, определяя состав и пространственное распределение подчиненных ярусов (Дыренков, 1984; Карпачевский и др., 2007). Приводящие к полной или частичной замене древостоя нарушения, а также непрерывные выпадения отдельных деревьев формируют неоднородность размещения ресурсов и структуры напочвенного покрова (Lundqvist et al., 2007; Shorohova et al., 2009; Kuuluvainen et al.,

¹ Исследование выполнено при финансовой поддержке РНФ в рамках научного проекта № 23-24-00371.

2014; Евстигнеев, Горнова, 2017; Семенюк и др., 2020; и др.). Отдельные разрывы в пологе древостоя в сочетании с различными углами падения солнечного света могут создавать разнообразную мозаику освещения в прикромовой и подпологовой зонах. В результате отдельные микроместообитания при одинаковой общей интенсивности фотосинтетически активного излучения в течение вегетационного периода могут иметь разные временные характеристики его доступности (Battles, Fahey, 2000). Возобновление ели европейской в «окнах» зависит, прежде всего, от размеров создаваемых в пологе просветов и влечет за собой изменение интенсивности прямого и рассеянного освещения, а также влажностно-температурного режима (Poulson, Platt, 1989; Hammond, Pokorný, 2020; Liu et al., 2022). Среда открытых межкромовых участков также неоднородна из-за влияния окружающих деревьев, которые перераспределяют ресурсы вдоль зоны границы крон (Matlack, Litvaitis, 1999).

Распределение подроста теневыносливых видов зависит не только от сомкнутости материнского полога (Leemans, 1991; Возмищева и др., 2012), а скорее, определяется урожайными годами (Воронова, 1959) и наличием участков, свободных от плотного напочвенного покрова (Harmon, Franklin, 1989). Выпадение деревьев увеличивает доступность питательных веществ в лесной подстилке, высвобождая ресурсы для жизнедеятельности многих видов, а также создает нарушения в напочвенном покрове (Уланова, 2000). Кроме того, мертвая древесина в зависимости от стадии разложения создает микроместообитания, различные по набору химических и физических свойств (Стороженко, 2011; Ромашкин, 2021). По общему мнению, древесный детрит в значительной степени определяет восстановление древесного яруса ели европейской (Hofgaard, 1993; Бобкова, Бессонов, 2009; Červenka et al., 2014; Ефименко, Алейников, 2019; и др.). При изучении возобновления на разлагающейся древесине основное внимание уделяют микроместообитаниям, созданным видимой частью древесного детрита, то есть визуально идентифицируемым валежными стволами, пнями и их фрагментами. В то же время роль крупных фракций древесных остатков, прежде всего, сильно разложившегося валежа, скрытого в верхних горизонтах почвы (Стороженко, 2011),

а также формируемого валежным стволом особого микроклимата (Сафонов и др., 2017), в возобновлении ели европейской явно недооценены. По данным А. Хофгаард (Hofgaard, 1993), валежные стволы могут влиять на еловое возобновление в течение 150 лет после падения.

Цель нашей работы заключалась в выявлении закономерностей горизонтального распределения подростов ели европейской в коренных среднетаежных ельниках. В задачи исследования входило изучение встречаемости и густоты подростов (1) в различных зонах проекции полога (подкромовое и межкромовое пространство, край кроны) и (2) в зависимости от условий микроместообитания (микрорельеф и субстрат).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в подзоне средней тайги на территории государственного заповедника «Кивач» (Республика Карелия), на стационарных пробных площадях (ПП) Института леса КарНЦ РАН, в ельниках с различным составом древостоя: ельнике черничном, ельнике кислично-черничном с осиною в составе древостоя и ельнике кислично-черничном с сосной в составе древостоя (табл. 1). Почвы на ПП относятся к подзолам иллювиально-железистым (ПП 1) и элювиально-метаморфическим глееватым почвам (ПП 2 и ПП 3) (Федорец и др., 2006).

Учитывали только живой подрост высотой до 2 м. Учет проводили методом трансект, расположенных через 10–12 м. Описание выполняли на учетных площадках (УП), расположенных сплошь, каждая УП представляла собой прямоугольник размером 1×2 м. Для каждой УП отмечали зону проекции полога древостоя, а для каждого экземпляра елового подростка — тип микрорельефа и субстрат произрастания. На ПП 1 было заложено восемь трансект размером 25×2 м (всего 200 УП), на ПП 2 — восемь трансект 50×2 м (400), на ПП 3 — шесть трансект 50×2 м (300).

По положению в проекции полога каждой УП присваивались следующие характеристики: «окно» — УП целиком расположена вне горизонтальной проекции крон деревьев; «край кроны» — проекция края кроны (крон) пересекает границу площадки или проходит по ней, не более 50–60 % площади УП

Таблица 1. Основные характеристики древостоя на трех пробных площадях

Пробная площадь	Состав и возраст древостоя	Полнота	Запас древостоя, м ³ /га	Запас крупных древесных остатков, м ³ /га
1. Ельник черничный	8Е _{140–180} 1Б _{40–60} 1Ос _{70–80}	0.8	340	97
2. Ельник чернично-кисличный	6Е _{40–160} 3Ос _{70–80} 1Б _{70–80}	0.8	319	162
3. Ельник чернично-кисличный	6Е _{40–120} 4С _{120–220} + Б _{10–50}	0.8	478	147

находится под проекцией кроны; «крона» — от 60 до 100 % площади УП находится под проекцией кроны. В случае перекрытия крон нескольких видов деревьев указывали древесную породу и взаимное расположение крон по вертикали.

Распределение вариантов проекции полога учитывали для каждой пробной площади (табл. 2). В тексте обсуждаются межкрупная («окно»), прикрупная («край кроны») и подкрупная («крона») зоны проекции полога материнского древостоя.

При описании *типа микроместообитания* в работе используется термин ксилитический субстрат (КС). Под ксилитическим (греч. *xylon* — дерево и *lysis* — разложение, распад) мы понимаем субстрат, образованный в результате многоэтапной биогенной, преимущественно ферментативной трансформации древесины, в естественных условиях осуществляемой ксилитическим сообществом, включающим в себя грибы, бактерии, археи, насекомых и другие организмы, которые изменяют структуру и химический состав исходного древесного субстрата.

В зависимости от характеристик субстрата все варианты микроместообитаний объединили в пять типов:

1) ненарушенное микроместообитание без изменения микрорельефа и без КС (далее в тексте «ровное, без КС»);

2) микроповышения, не связанные с КС: а) покрытый лесной подстилкой валун, б) покрытые лесной подстилкой крупные корни живых деревьев, в) насыпь из перемешанных почвенных горизонтов, созданная падением дерева;

3) микроповышения, образованные КС: валежные стволы разной степени разложения, пни разной степени разложения;

4) микроместообитания с ровной поверхностью и со зрительно не определяемым (погребенным в почве) КС («скрытая» часть КС): а) почвенный покров с присутствием в толще гумифицированной валежной древесины [валеж 6-й стадии разложения по В. Г. Стороженко (2011)], б) почвенный покров с присутствием в толще разлагающихся корней деревьев в разной степени разложения;

5) микроместообитание в зоне влияния КС — пространство в непосредственной близости от валежного ствола и/или пня 3—6-й стадии разложения, корневая система подростка ели европейской находится в контакте с КС («зона влияния КС»).

Статистическая обработка проведена в пакете Statistica 10.0. В работе приведены результаты применения методов описательной статистики: среднего арифметического, стандартной ошибки среднего. Обсуждаемые в тексте результаты значимы при $p > 0.05$.

Таблица 2. Распределение зон проекции полога и подростка ели европейской на трех пробных площадях

ПП	Зона проекции полога	Варианты организации	Доля площади, %	Доля подростка, %
ПП 1	Межкрупное пространство		34.2	44.7
	Прикрупное пространство	Хвойное: <i>P. abies</i>	39.6	37.4
		Хвойно-лиственное: <i>P. abies</i> + <i>B. pendula</i>	8.1	4.3
		Хвойное: <i>P. abies</i>	15.4	11.8
	Подкрупное пространство	Хвойно-лиственное: <i>P. abies</i> + <i>B. pendula</i>	2.0	1.8
		Лиственное: <i>B. pendula</i>	0.7	0.0
ПП 2	Межкрупное пространство		12.2	17.6
	Прикрупное пространство	Хвойное: <i>P. abies</i>	16.7	20.9
		Хвойно-лиственное: <i>P. abies</i> + <i>B. pendula</i> (1.1 %) <i>P. abies</i> + <i>P. tremula</i> (2.6 %) <i>P. tremula</i> ↑ + <i>P. abies</i> (3.7 %) <i>B. pendula</i> ↑ + <i>P. abies</i> ↓ (2.2 %)	9.6	11.3
		Лиственное: <i>B. pendula</i> (1.1 %) <i>P. tremula</i> (4.8 %)	5.9	3.0
	Подкрупное пространство	Хвойное: <i>P. abies</i>	17.8	16.5
		Хвойно-лиственное: <i>P. abies</i> ↓ + граница <i>P. tremula</i> ↑ (1.5 %) <i>P. abies</i> ↓ + граница <i>B. pendula</i> (1.1 %) <i>B. pendula</i> ↑ + <i>P. abies</i> ↓ (5.9 %) <i>B. pendula</i> ↑ + граница <i>P. abies</i> (1.1 %) <i>P. tremula</i> ↑ + <i>P. abies</i> ↓ (6.7 %) <i>P. tremula</i> ↑ + граница <i>P. abies</i> ↓ (5.6 %)	21.9	24.7
		Лиственное: <i>P. tremula</i> (13.7 %) <i>B. pendula</i> (1.5 %)	15.2	6.0

Таблица 2. Окончание

ПП	Зона проекции полога	Варианты организации	Доля площади, %	Доля подроста, %
ПП 3	Межкروновое пространство		4.7	5.5
	Прикroновое пространство	Хвойное: <i>P. abies</i> (8.4 %) Подрост <i>P. abies</i> * (0.3 %) Сухостой <i>P. abies</i> (0.3 %) <i>P. sylvestris</i> (10.4 %) <i>P. sylvestris</i> + <i>P. abies</i> (2.7 %) <i>P. sylvestris</i> ↑ + <i>P. abies</i> ↓ (10.0 %) <i>P. sylvestris</i> ↑ + подрост <i>P. abies</i> * ↓ (2.3 %) <i>P. sylvestris</i> ↑ + сухостой <i>P. abies</i> ↓ (0.3 %)	34.8	30.6
		Хвойно-лиственное: <i>B. pendula</i> + <i>P. sylvestris</i> (0.7 %) <i>B. pendula</i> + <i>P. abies</i> (2.3 %) <i>B. pendula</i> ↑ + <i>P. abies</i> ↓ (1.3 %) <i>B. pendula</i> ↑ + <i>P. sylvestris</i> ↑↓ + <i>P. abies</i> ↓ (1.7 %) <i>B. pendula</i> ↑ + <i>P. sylvestris</i> ↑↓ + подрост <i>P. abies</i> * (0.3 %)	6.4	7.8
		Лиственное: <i>B. pendula</i> (1.3 %)	1.3	1.4
	Подкroновое пространство	Хвойное: <i>P. abies</i> (0.3 %) Подрост <i>P. abies</i> * (2.7 %) <i>P. abies</i> + граница <i>P. sylvestris</i> (10.4 %) Сухостой <i>P. abies</i> (0.7 %) Подрост <i>P. abies</i> *↓ + граница <i>P. sylvestris</i> ↑ (2.0 %) Подрост <i>P. abies</i> *↓ + граница <i>P. abies</i> ↑ (0.7 %) <i>P. sylvestris</i> (3.3 %) <i>P. sylvestris</i> ↑ + <i>P. abies</i> ↓ (11.7 %) <i>P. sylvestris</i> ↑ + граница <i>P. abies</i> ↓ (5.7 %) <i>P. sylvestris</i> ↑ + сухостой <i>P. abies</i> ↓ (0.3 %) <i>P. sylvestris</i> ↑ + подрост <i>P. abies</i> *↓ (0.3 %) <i>P. sylvestris</i> ↑ + граница подроста <i>P. abies</i> *↓ (0.3 %)	38.4	37.3
		Хвойно-лиственное: <i>P. abies</i> + граница <i>B. pendula</i> (2.0 %) Подрост <i>P. abies</i> *↓ + граница <i>B. pendula</i> ↑ + граница <i>P. abies</i> ↑ (0.7 %) <i>P. sylvestris</i> ↑ + граница <i>B. pendula</i> ↑ + граница <i>P. abies</i> ↓ (1.0 %) <i>B. pendula</i> ↑ + <i>P. abies</i> ↓ (0.3 %) <i>B. pendula</i> + граница <i>P. sylvestris</i> (1.7 %) <i>B. pendula</i> ↑ + граница <i>P. abies</i> ↓ (0.3 %) <i>B. pendula</i> ↑ + граница <i>P. sylvestris</i> ↑ + граница <i>P. abies</i> ↓ (3.0 %) <i>B. pendula</i> + подрост <i>P. abies</i> *↓ (4.0 %) <i>B. pendula</i> ↑ + подрост <i>P. abies</i> *↓ + граница <i>P. abies</i> (0.7 %)	13.7	15.3
		Лиственное: <i>B. pendula</i> (0.7 %)	0.7	2.0

Примечание. * — подрост *P. abies* выше 2 м; ↑ — верхнее положение кроны, ↓ — нижнее положение кроны; *Betula pendula* Roth — *B. pendula*, *Populus tremula* L. — *P. tremula*, *Pinus sylvestris* L. — *P. Sylvestris*.

Изучение горизонтального распределения подростa проводили на основании анализа выборок встречаемости и густоты — важнейших параметров естественного возобновления (Мелехов, 1975; Грязькин, 1998). Встречаемость подростa ели европейской рассчитана как доля (%) учетных площадок с его присутствием от общего числа площадок. Выборка встречаемости подростa представляет собой последовательность значений оценки (0 — подрост отсутствует, 1 — присутствует). Густоту подростa рассчитывали как число живых растений ели европейской до 2 м высотой на 1 м² площади. Тип пространственной структуры естественного

возобновления определяли с помощью индекса рассеяния Фишера (Свалов, 1985). Влияние зоны проекции полога и типа микроместообитания на встречаемость (отсутствие / присутствие) и густоту (число растений на 1 м²) подростa определено с помощью дисперсионного анализа. Размерность выборки соответствует количеству учетных площадок на каждой пробной площади. Достоверность различий между значениями в разных вариантах оценивали с помощью критерия Фишера. Взаимосвязь площади зон проекции полога и количества подростa в ней проанализировано с помощью ранговой корреляции Спирмена (*R*).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение подростка ели европейской по зонам проекции полога материнского древостоя. Фитоценозы имеют разную организацию полога древостоя и различное процентное соотношение площади проекций межкроновой, прикроновой и подкроновой зон и количества подростка в каждой из них (табл. 2). Организация полога усложняется в ряду ПП 1 — ПП 2 — ПП 3. Наибольшая численность подростка ели европейской (19933 шт/га) отмечена на ПП 1. Встречаемость и густота подростка здесь высокие и значимо не различаются по зонам проекции полога: 84 % и 2.1 шт/м² — в межкроновом пространстве, 73 % и 1.6 шт/м² — по краю кроны, 68 % и 1.5 шт/м² — под кронами. Численность подростка на ПП 2 ниже в 2.6 раза. Встречаемость и густота подростка высокие в межкроновом пространстве (70 % и 1.1 шт/м² соответственно), последовательно снижаются в прикроновой (60 % и 0.9 шт/м²) и подкроновой (43 % и 0.6 шт/м²) зонах. На ПП 3 самая низкая численность подростка, в 3.7 раза ниже по сравнению с ПП 1. Встречаемость и густота елового подростка здесь во всех зонах одинаково низкие (31, 33 и 30 % и 0.6, 0.5, 0.6 шт/м² соответственно). Усложнение состава полога увеличивает разнообразие условий микростообитаний под пологом и должно приводить к увеличению количества елового подростка (Стороженко, 2017). В нашем случае наблюдается обратная картина, отмеченная также в исследованиях Н. В. Беляевой (2013). Результаты свидетельствуют о сложности и многофакторности процессов формирования структуры естественных лесных сообществ.

На ПП 1 на долю межкроновой зоны приходилось 34 % исследуемой площади, на которой сосредоточена самая большая часть (46 %) всего встреченного подростка (табл. 2). Площадь, находящаяся под непосредственным влиянием лиственных пород, была мала и, вероятно, не оказывала существенного влияния на структуру растительного покрова нижнего яруса фитоценоза. В прикроновой зоне находилось 48 % исследуемой площади, здесь же был размещен 41 % возобновления ели европейской. Прикроновая зона сложена в большей степени еловым древостоем и в меньшей степени — елово-березовым, подрост распределяется соответственно. Подкроновая зона образована в основном еловым древостоем, малые площади — под влиянием елово-березового и березового древостоя. Здесь находилось 18 % площади и пропорциональная ей часть подростка — 14 %.

На ПП 2 организация полога усложняется. Процентное соотношение площадей межкроновой, прикроновой и подкроновой зон выглядит следующим образом — 12:33:55 %. При этом распределение подростка по зонам — 31, 36 и 33 % соответственно. Прикроновое пространство образовано большей частью еловым древостоем, участие хвойно-лиственного и лиственного древостоя меньшее. Подкроновое пространство поделено между еловым,

хвойно-лиственным и лиственным древостоем. Большие доли подростка сосредоточены под кронами елового и хвойно-лиственного древостоя. Можно предположить, что перераспределение ресурсов, мозаичная структура напочвенного покрова здесь определяются в том числе влиянием лиственных пород.

На ПП 3 отмечена наиболее сложная организация полога, прежде всего, по составу пород и положению их крон относительно друг друга. Практически равное соотношение по запасу ели европейской и сосны обыкновенной, а также более значимое участие березы повислой в составе древостоя создают большее количество вариантов пространственного сочетания крон деревьев. Площадь прикроновой зоны складывается в большей степени из хвойного (разные варианты сочетаний ели европейской и сосны обыкновенной) древостоя, в гораздо меньшей степени — из хвойно-лиственного (ель европейская, сосна обыкновенная, береза повислая, осина обыкновенная) и березового древостоя. Подрост распределяется соответственно — большая часть сосредоточена по «границе крон» хвойного древостоя. Подкроновое пространство и распределение в нем подростка в целом организовано так же. На этой пробной площади наименьшая доля межкроновой зоны — 5 % и самая высокая доля подкроновой зоны — 53 %. Распределение количества подростка в основном повторяет тенденцию распределения долей зон проекции полога — 5:40:55 % соответственно, что указывает на независимое от структуры полога распределение подростка по площади. Возможно, это связано с высоким участием сосны в составе древостоя, которая, в отличие от ели и лиственных пород, своими ажурными кронами не создает сильного затенения и не столь активно перераспределяет осадки. Важно также отметить относительно равномерное распределение сосны.

Сложность организации полога в смешанных по составу древостоях создает неоднородность физико-химических характеристик лесной подстилки (Prescott, 2002), что, в свою очередь, может оказывать влияние на распределение подростка даже в пределах одной зоны проекции полога. Наши исследования, однако, не подтвердили зависимость между густотой подростка и площадью межкроновой и подкроновой зон проекции полога (независимо от видовой принадлежности). Статистически достоверная корреляция отмечена только для количества подростка и площади прикроновой зоны ($R = 0.68$). Условия местообитаний по границам крон на фоне разнообразия условий освещенности и при более высокой концентрации осадков (Уфимцев и др., 2016) более благоприятны, в то же время можно ожидать усиления влияния корневой конкуренции за воду и питательные вещества со стороны взрослых деревьев (Matlack, Litvaitis, 1999) именно в этой зоне.

Распределение подростка ели европейской по типам микростообитаний на ПП представлено на рис. 1.

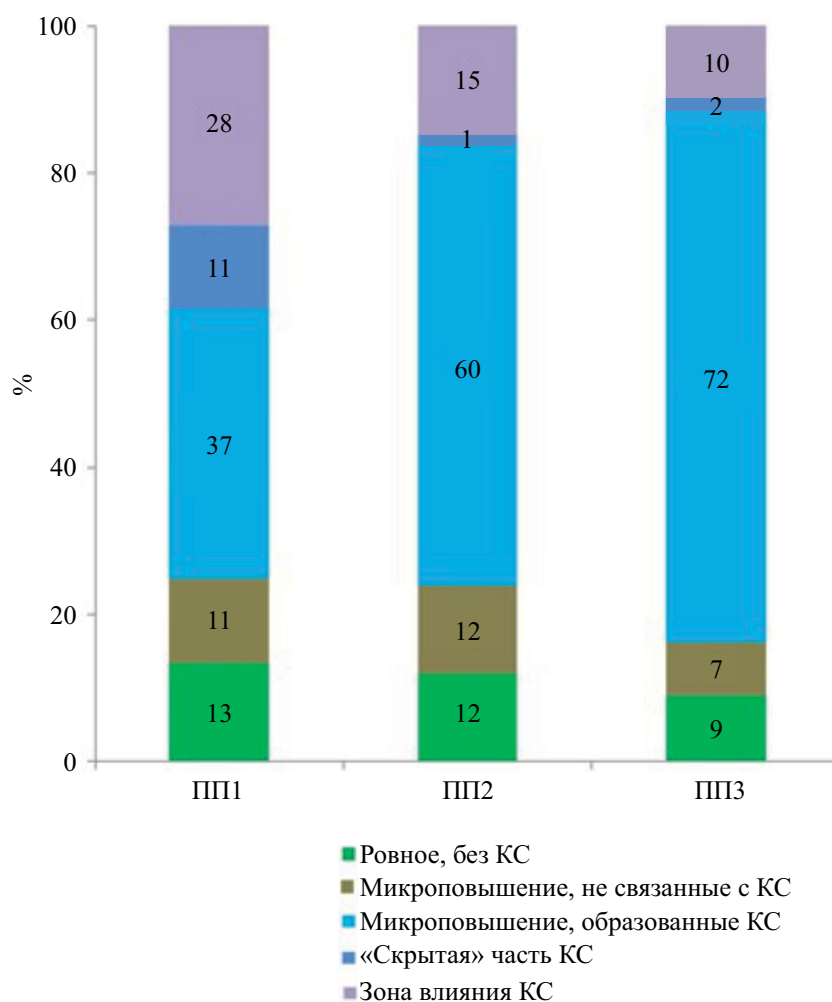


Рис. 1. Распределение подроста *P. abies* по типам микроместообитаний на трех ПП. По оси абсцисс — ПП; по оси ординат — доля подроста, размерность — %.

На ровных участках без КС и микроповышениях, не связанных с КС, сконцентрирована примерно одинаковая доля подроста. В условиях микроместообитаний, образованных древесным детритом, сосредоточено 75 % (ПП 1 и ПП 2) и 84 % (ПП 3) подроста. Считается, что преимущества этого субстрата заключаются в большей аэрации и относительно стабильной влажности, сглаженном температурном режиме, отсутствии корневой конкуренции древесного яруса и угнетения со стороны напочвенного покрова, а также в большей доступности минерального питания (Harmon et al., 1986; Пегов, 1992; Ромашкин, 2021). Ранее исследования по естественному возобновлению ели европейской под пологом материнского древостоя учитывали подрост в основном на валежных стволах и пнях, то есть на видимой части КС (Kathke, Bruelheide, 2010; Ефименко, Алейников, 2019). В бореальных лесах древесные остатки поздних стадий разложения часто погребены под слоем почвы (Stokland et al., 2016) или сплошь прикрыты мхом. На микроместообитаниях, образованных

«скрытой», визуально неопределяемой частью КС, найдено от 1 (ПП 2 и ПП 3) до 11 % (ПП 1) подроста (рис. 1). В литературе также редки упоминания о подросте, произрастающем в непосредственной близости от разлагающихся стволов или пней (Kurferschmid, Bugmann, 2005). Между тем, в этой зоне может создаваться особый микроклимат (Сафонов и др., 2017; Vujoczek, Vujoczek, 2022), который поддерживает благоприятные условия для роста ели европейской. По нашим результатам, от 10 (ПП 3) до 27 % (ПП 1) естественного возобновления сосредоточено в непосредственной близости от разлагающихся стволов или пней

Распределение подроста ели европейской на трех ПП

Распределение подроста по типам микроместообитания в зонах проекции полога представлено в табл. 3. Встречаемость подроста в каждом варианте сочетания микроместообитания и зоны проекции полога не превышает 50 %. Высокие значения индекса рассеяния Фишера свидетельствуют о групповом его размещении. Для мелкого подроста характерна

Таблица 3. Основные характеристики распределения подроста ели европейской на трех пробных площадях

Пробная площадь	Зона проекции полога	Тип микроместообитания	P , %	ρ , шт/м ²	I
ПП 1	Межкروновое пространство	Ровное, без КС	18.1±5.0	0.2±0.1	2.1
		М/п, не связанные с КС	13.2±4.4	0.1±0.05	2.3
		М/п, образованные КС	49.1±6.5	1.0±0.5	4.2
		«Скрытая» часть КС	16.0±4.8	0.2±0.1	6.0
		Зона влияния КС	48.5±6.4	0.6±0.2	3.9
	Край кроны	Ровное, без КС	16.4±4.2	0.3±0.1	3.0
		М/п, не связанные с КС	22.7±4.7	0.3±0.1	3.2
		М/п, образованные КС	32.3±5.3	0.5±0.2	2.4
		«Скрытая» часть КС	13.1±3.8	0.2±0.1	3.2
		Зона влияния КС	38.1±5.5	0.5±0.2	3.8
	Подкroновое пространство	Ровное, без КС	21.7±7.0	0.5±0.3	4.2
		М/п, не связанные с КС	21.5±7.0	0.2±0.1	2.1
		М/п, образованные КС	26.1±7.7	0.3±0.1	5.5
		«Скрытая» часть КС	12.0±5.6	0.1±0.05	6.3
		Зона влияния КС	29.0±7.9	0.4±0.2	4.8
ПП 2	Межкroновое пространство	Ровное, без КС	21.4±4.6	0.2±0.1	2.0
		М/п, не связанные с КС	11.5±3.4	0.1±0.05	3.2
		М/п, образованные КС	39.6±5.5	0.7±0.3	3.9
		«Скрытая» часть КС	1.2±1.0	0.02±0.02	7.1
		Зона влияния КС	13.4±3.9	0.1±0.05	5.1
	Край кроны	Ровное, без КС	11.1±2.8	0.1±0.05	2.3
		М/п, не связанные с КС	7.3±2.3	0.1±0.05	2.4
		М/п, образованные КС	34.4±4.2	0.5±0.2	3.5
		«Скрытая» часть КС	2.0±0.8	0.004±0.004	4.3
		Зона влияния КС	20.4±3.6	0.2±0.1	4.1
	Подкroновое пространство	Ровное, без КС	13.1±2.5	0.1±0.001	2.4
		М/п, не связанные с КС	11.6±2.3	0.1±0.001	3.0
		М/п, образованные КС	18.7±2.8	0.3±0.002	3.2
		«Скрытая» часть КС	2.1±0.9	0.01±0.01	6.2
		Зона влияния КС	12.1±2.4	0.1±0.01	5.5
ПП 3	Межкroновое пространство	Ровное, без КС	13.0±9.7	0.4±0.3	10.1
		М/п, не связанные с КС	6.5±7.1	0.03±0.01	-
		М/п, образованные КС	25.5±12.5	0.2±0.1	2.1
		«Скрытая» часть КС	—		
		Зона влияния КС	—		
	Край кроны	Ровное, без КС	6.2±2.0	0.04±0.02	2.1
		М/п, не связанные с КС	4.2±1.9	0.04±0.02	2.3
		М/п, образованные КС	22.0±3.8	0.3±0.1	4.0
		«Скрытая» часть КС	1.3±0.8	0.03±0.03	5.6
		Зона влияния КС	8.2±2.7	0.06±0.01	3.8
	Подкroновое пространство	Ровное, без КС	4.2±1.5	0.02±0.02	2.3
		М/п, не связанные с КС	5.7±1.8	0.04±0.03	3.2
		М/п, образованные КС	23.0±3.4	0.5±0.2	8.4
		«Скрытая» часть КС	—		
		Зона влияния КС	7.1±2.1	0.05±0.03	5.3

Примечание. P — встречаемость подроста, ρ — густота подроста, I — индекс рассеяния Фишера.

сгруппированность, которая по мере роста и развития деревьев снижается (Манов, 2019). Возраст подроста варьирует от 1 года до 45—50 лет, единично встречаются растения старше 50 лет, самое старшее растение ели европейской в подросте отмечено в возрасте 89 лет на ПП 1. В целом половина (медиана) исследованного подроста на ПП 1 и ПП 2 младше 12 лет и ниже 35 см, на ПП 3 — младше 17 лет и ниже 42 см.

Влияние полога и условий микроместообитания на встречаемость и густоту подроста ели европейской.

На трех ПП параметры горизонтального распределения подроста могут проявлять или не проявлять зависимости от зоны проекции полога влияния полога и микроместообитания (табл. 4).

На исследованных ПП отмечены различные варианты размещения подроста ели европейской. Вопреки господствующим представлениям о всегда большем количестве подроста в окнах, по сравнению с подкроновым пространством, и на валежных стволах, по сравнению с другими микроместообитаниями, мы отмечаем большее количество вариантов его размещения, которое зависит от лесорастительных условий и организации древостоя. На ПП 1 *встречаемость* подроста не проявляет зависимости от зоны проекции полога (табл. 4). Подрост встречается с высокой частотой во всех зонах проекции полога: на 84 % учетных площадок — в межкроновой зоне, 73 % площадок — прикроновой зоне и 68 % площадок — в подкроновой зоне. *Встречаемость* подроста здесь проявляет зависимость только от типа микроместообитания. На валежных стволах и пнях (37 % учетных площадок) и в непосредственной близости от них (40 %) подрост встречается чаще всего. Самая низкая *встречаемость* подроста отмечена на скрытом в почве КС (14 %). *Густота* подроста также не зависит от зоны проекции полога и значимо не различается в межкроновой, прикроновой и подкроновой зонах (2.1, 1.6 и 1.5 шт/м² соответственно) (рис. 2). Влияние полога проявляется только совместно с типом микроместообитания — наибольшая густота подроста отмечена на валежных стволах и пнях

в межкроновых пространствах. Важно отметить, что статистически не различающиеся, средние значения густоты подроста отмечены в непосредственной близости от валежа в межкроновой зоне, на валеже и в непосредственной близости от него в прикроновой зоне и на почве в подкроновой. Самые низкие значения отмечены на «скрытом» в почве КС (рис. 2).

Встречаемость елового подроста на ПП 2 проявляет зависимость от зоны проекции полога и типа микроместообитания (табл. 4). *Встречаемость* высокая в межкроновой зоне (70 %), последовательно снижается в прикроновой (60 %) и подкроновой (43 %) зонах. Подрост встречается чаще всего на валежных стволах и пнях в межкроновом пространстве (39 %) и по границе крон (34 %). Также с одинаковой частотой (21 %) подрост встречается на почве в межкроновом пространстве, в зоне КС в прикроновой зоне (20 %) и на валежных стволах под кронами (18 %). *Густота* подроста также зависит от двух факторов (рис. 2), она достоверно выше на валежных стволах и пнях, последовательно снижается от межкроновой к подкроновой зоне.

Встречаемость елового подроста на ПП 3 не зависит от зоны проекции полога (табл. 4). В межкроновой, прикроновой и подкроновой зонах древостоя *встречаемость* подроста одинаково низкая (31, 33 и 30 % соответственно). Тип микроместообитания определяет *встречаемость* подроста. Наибольшая частота *встречаемости* подроста наблюдается на валежных стволах и пнях. *Густота* подроста не проявляет зависимости от зоны проекции полога, одинаково низкая (0.6, 0.5, 0.6 шт/м² соответственно) в межкроновом, прикроновом и подкроновом пространствах. Самые высокие значения густоты подроста отмечены на валежных стволах и пнях под кронами древостоя и в прикроновой зоне. Важно отметить, что густота подроста на почве в межкроновом пространстве сопоставима с густотой подроста на валежных стволах в прикроновой и подкроновой зонах (рис. 2).

Таблица 4. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа, характеризующие значимость различий параметров горизонтального распределения подроста ели европейской на трех пробных площадях

Признак	ПП	N	Зона проекции полога			Тип микроместообитания			Взаимодействие факторов		
			df	F	p	df	F	p	df	F	p
Встречаемость, %	ПП 1	855	2	1.86	0.16	4	11.10	0.00	8	1.39	1.19
	ПП 2	1985		5.75	0.00		40.16			4.41	0.00
	ПП 3	1480		0.55	0.57		13.65			0.50	0.85
Густота, шт/м ²	ПП 1	855		1.52	0.22		7.98			3.01	0.00
	ПП 2	1985		5.69	0.00		43.46			3.76	
	ПП 3	1480		0.16	0.84		6.47			1.75	0.08

Примечание. N — объем выборки, df — число степеней свободы, F — критерий Фишера, p — уровень значимости.

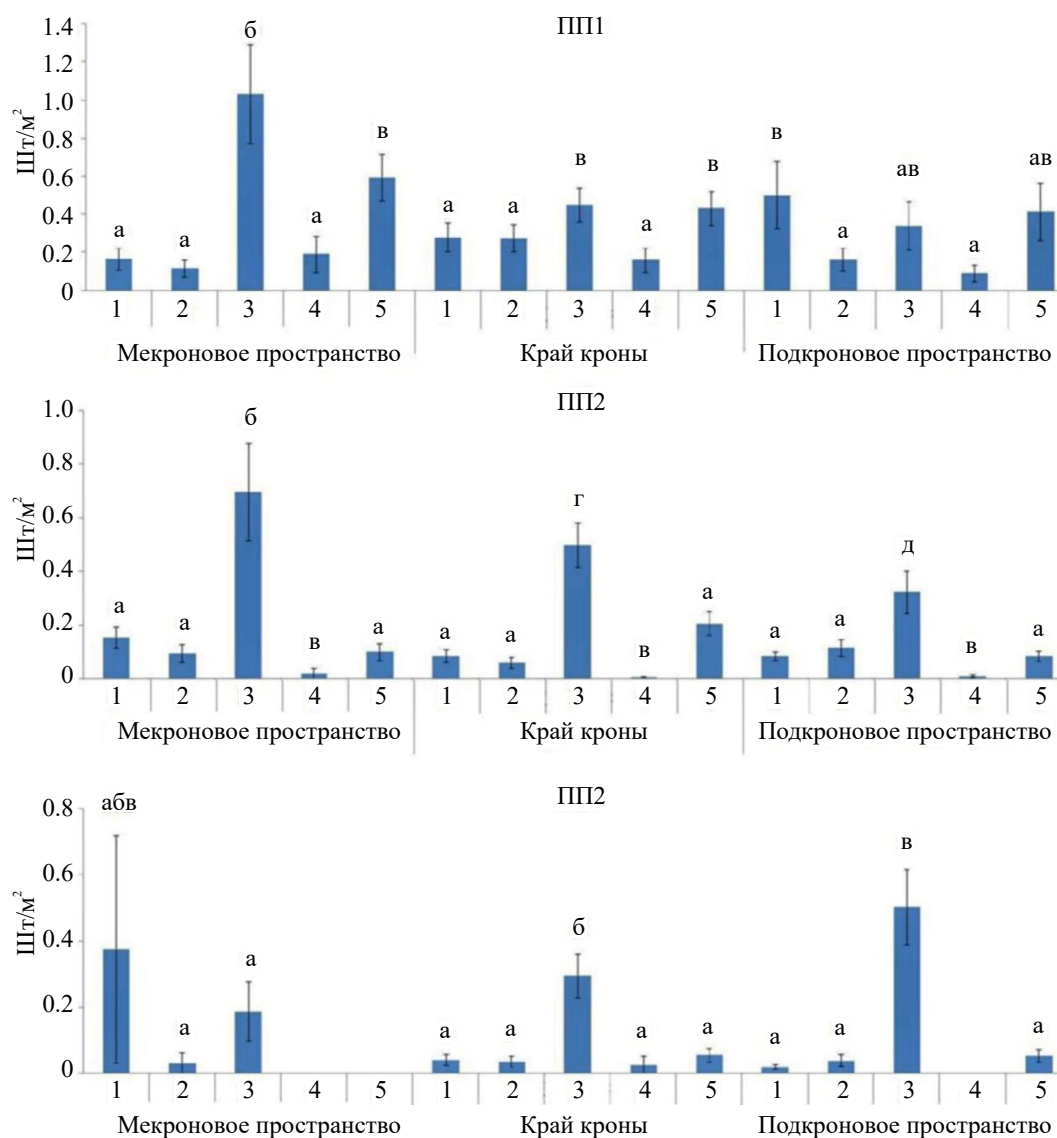


Рис. 2. Густота подроста *P. abies* в условиях разных микроместообитаний (1 — Ровное, без КС; 2 — Микроповышения, не связанные с КС; 3 — Микроповышения, образованные КС; 4 — «Скрытая» часть КС; 5 — Зона влияния КС) и зон проекции полога на трех ПП. По оси абсцисс — тип микроместообитания и зона проекции полога; по оси ординат — густота подроста, размерность — шт/м². Разные буквы обозначают статистически значимые различия между микроместообитаниями ($p \leq 0.05$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Распределение подроста в коренных среднетаежных ельниках зависит от сочетания нескольких факторов: лесорастительных условий, состава древостоя, разнообразия микроместообитаний, в т. ч. сформированных мертвой древесиной на разных стадиях разложения.

Исследованы три типа сообщества: ельник черничный с относительно однородным по составу древесным ярусом, ельник чернично-кисличный с активным участием в древостое березы и осины и ельник чернично-кисличный с сосной. Зависимость встречаемости и густоты подроста от зоны проекции

кроны обнаружена только в сообществе с высокой долей лиственных пород в древесном ярусе — максимально высокая в межкрупном пространстве и последовательно снижается в направлении к подкрупной зоне. При этом влияние полога на густоту подроста проявляется совместно с типом микроместообитаний, образованных древесным детритом, — наиболее высокие значения отмечаются на валеже в межкрупном и прикрупном пространствах. В последнем случае закономерность наблюдается во всех исследованных сообществах. По краю кроны создаются благоприятные условия по увлажнению и обогащению субстрата питательными веществами, но здесь же концентрируются питающие корни

взрослых деревьев — произрастание подроста на валеже может быть хорошим вариантом использования преимущества прикроновой зоны с одновременным уходом от конкуренции с деревьями первого яруса.

В целом же около 80 % подроста во всех исследованных сообществах связано с древесными остатками разной степени разложения. Связанные с древесным детритом микроместообитания представлены валежными стволами/пнями (здесь на разных ПП произрастает от 37 до 72 % подроста), прилегающим к ним пространством (10—27 %), а также визуально не определяемыми в почве древесными остатками (1—11 %).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляева Н. В. Закономерности изменения структуры и состояния молодого поколения ели в условиях интенсивного хозяйственного воздействия: дис. ... доктора сельскохозяйственных наук: 06.03.02. Архангельск, 2013. 43 с.
- Бобкова К. С., Бессонов И. М. Естественное возобновление в среднетаежных ельниках Европейского северо-востока // Лесоведение. 2009. № 5. С. 10—16.
- Возмищева А. С., Лонкина Е. С., Крестов П. В. Размещение подроста в микрогруппировках и окнах северных широколиственно-кедровых лесов // Вестник КрасГАУ. 2012. № 3. С. 135—140.
- Волков С. Н., Мухин А. С., Чистяков С. А., Налепин В. П., Кондрашина Е. С. Особенности естественного лесовозобновления в условиях южной тайги на примере ельников заповедника «Кологривский лес» // Лесохозяйственная информация. 2021. № 2. С. 39—48.
- Воронова В. С. Естественное возобновление под пологом еловых лесов // Труды Карельского филиала Академии наук СССР. Выпуск ХВИ. Исследования по лесовозобновлению в Карелии. Петрозаводск: Госиздат Карел. АССР, 1959. С. 30—37.
- Грязькин А. В. Экологические факторы регулирования возобновительных свойств таежных ельников: На примере преобладающих типов леса: дис. ... доктора биологических наук: 03.00.16. Сыктывкар, 1998. 41 с.
- Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
- Евстигнеев О. И., Горнова М. В. Микросайты и поддержание флористического разнообразия высокотравных ельников (на примере памятника природы «Болото Рыжуха», Брянская область) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Т. 2. № 2. С. 1—21.
- Ефименко А. С., Алейников А. А. Роль микросайтов в естественном возобновлении деревьев в темнохвойных высокотравных лесах Северного Предуралья // Известия РАН. Серия биологическая. 2019. № 2. С. 204—214. doi.org/10.1134/C000233291902005X
- Ильчуков С. В. Горизонтальная структура подроста ели в спелых среднетаежных ельниках // Лесной журнал. 2008. № 1. С. 64—68.
- Карпачевский Л. О., Зубкова Т. А., Ташинова Л. Н., Руденко Р. Н. Почвенный покров и парцеллярная структура лесного биогеоценоза // Лесоведение. 2007. № 6. С. 107—113.
- Манов А. В. Горизонтальная структура древостоя и подроста ельника разнотравно-черничного средней тайги Республики Коми // Лесоведение. 2019. № 4. С. 286—293.
- Манов А. В., Кутявин И. Н. Горизонтальная структура древостоев и подроста северотаежных коренных ельников чернично-сфагновых в Приуралье // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2018. № 6. С. 78—88. doi:10.17238/иссн0536-1036.2018.6.78
- Мелехов И. С. Биология, экология и география возобновления леса // Возобновление леса. М., 1975. С. 4—22.
- Пегов Л. А. Исследование точности выборочного учета подроста под пологом древостоев // Лесоведение. 1992. № 4. С. 51—59.
- Ромашкин И. В. Динамика биогенных элементов в процессе разложения валежа в среднетаежных ельниках: дис. ... канд. биол. наук: 1.5.15. Петрозаводск, 2021. 23 с.
- Сафонов М. А., Остапенко А. В., Уварова А. И. Специфика экотопов, формируемых древесным детритом в лесных экосистемах Южного Предуралья // Современные проблемы науки и образования. 2017. № 6.
- Свалов С. Н. Применение статистических методов в лесоводстве // Итоги науки и техники: Лесоведение и лесоводство. 1985. № 4. С. 1—164.
- Семенюк О. В., Телеснина В. М., Богатырев Л. Г., Бенедиктова А. И., Кузнецова Я. Д. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях // Почвоведение. 2020. № 1. С. 31—43.
- Стороженко В. Г. Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 122 с.
- Стороженко В. Г. Естественное возобновление в коренных разновозрастных ельниках европейской тайги России // Сибирский лесной журнал. 2017. № 3. С. 87—92.
- Уфимцев В. И., Беланов И. П., Куприянов О. А. Эколого-ценотическая роль фитогенных полей сосны обыкновенной на отвалах угольной промышленности // Сибирский экологический журн. 2016. № 1. С. 164—175.
- Федорец Н. Г., Морозова Р. М., Бахмет О. Н., Солодовников А. Н. Почвы и почвенный покров заповедника «Кивач» // Труды Карельского НЦ РАН. 2006. № 10. С. 131—152.
- Battles J. J., Fahey T. J. Gap dynamics following forest decline: a case study of red spruce forests // Ecological Applications. 2000. № 10. P. 760—774.

- Bujoczek L., Bujoczek M. Factors influencing the diversity of deadwood, a crucial microhabitat for many rare and endangered saproxylic organisms // *Ecological Indicators*. 2022. № 142. P. 109197. doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109197
- Červenka J., Bače R., Svoboda M. Stand-replacing disturbance does not directly alter the succession of Norway spruce regeneration on dead wood // *Journal of Forest Science*. 2014. V. 60 (10). P. 417–424. doi.org/10.17221/43/2014-JFS
- Eerikäinen K., Miina J., Valkonen S. Models for the regeneration establishment and the development of established seedlings in uneven-aged, Norway spruce dominated forest stands of southern Finland // *Forest Ecology and Management*. 2007. V. 242. P. 444–461.
- Hammond M. E., Pokorný R. Preliminary assessment of effect of disturbance on natural regeneration in gaps of different sizes // *Journal of Forest Science*. 2020. V. 66. № 5. P. 185–196.
- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack K., Cummins K. W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems // *Advances in Ecological Research*. 1986. № 15. P. 133–263. doi.org/10.1016/s0065-2504(03)34002-4
- Harmon M. E., Franklin J. F. Tree Seedlings on Logs in *Picea-Tsuga* Forests of Oregon and Washington // *Ecology*. 1989. V. 70. P. 48–59. <https://doi.org/10.2307/1938411>
- Hofgaard A. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in Northern Sweden // *Journal of Vegetation Science*. 1993. № 4. P. 601–608. <https://doi.org/10.2307/3236125>
- Kathke S., Bruelheide H. Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies* // *Forest Ecology and Management*. 2010. V. 259. P. 1597–1605.
- Kupferschmid A. D., Bugmann H. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest // *Forest Ecology and Management*. 2005. V. 205. P. 251–265.
- Kuuluvainen T., Wallenius T. H., Kauhanen H., Aakala T., Mikkola K., Demidova N., Ogibin B. Episodic, patchy disturbances characterize an old-growth *Picea abies* dominated forest landscape in northeastern Europe // *Forest Ecology and Management*. 2014. V. 320. P. 96–103.
- Leemans R. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden // *Vegetatio*. 1991. V. 93. P. 157–165. <https://doi.org/10.1007/BF00033209>
- Liu F., Tan C., Yang Z., Li J., Xiao H., Tong Y. Regeneration and growth of tree seedlings and saplings in created gaps of different sizes in a subtropical secondary forest in southern China // *Forest Ecology and Management* 511 (2022) 120143.
- Lundqvist L., Chrimes D., Elfving B., Mörling T., Valinger E. Stand development after different thinnings in two uneven-aged *Picea abies* forests in Sweden // *Forest Ecology and Management*. 2007. V. 238. P. 141–146.
- Matlack G. R., Litvaitis J. A. Forest edges. // *Maintaining Diversity in Forest Ecosystems*. Cambridge, 1999. P. 210–233.
- Poulson T. L., Platt W. J. Gap light regimes influence canopy tree diversity // *Ecology*. 1989. V. 70. P. 553–555.
- Prescott C. E. The influence of the forest canopy on nutrient cycling // *Tree Physiol*. 2002. V. 22 (15–16). P. 193–200. doi.org/10.1093/treephys/22.15-16.1193
- Shorohova E., Kuuluvainen T., Kangur A., Jogiste K. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies // *Annals of Forest Science*. 2009. V. 66. P. 201.
- Stokland J. N., Woodall C. W., Fridman J., Ståhl G. Burial of downed deadwood is strongly affected by log attributes, forest ground vegetation, edaphic conditions, and climate zones // *Canadian Journal of Forest Research*. 2016. V. 46 (12). P. 1451–1457. doi.org/10.1139/cjfr-2015-0461
- Ulanova N. G. The effects of windthrow on a forest at different spatial scales: a review // *Forest Ecology and Management*. 2000. V. 135. P. 155–167.

Distribution of European Spruce in Undergrowth of Mid-Boreal Spruce Stand

A. V. Kikeeva^{1,*}, I. V. Romashkin¹, A. M. Kryshen¹

¹ Forest Research Institute of the KarRC RAS
Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, 185910, Russia

* E-mail: avkikeeva@mail.ru

The distribution of *Picea abies* (L.) H. Karst. undergrowth in three types of communities was studied: blueberry spruce forest with a relatively homogeneous tree composition, wood-sorrel-blueberry spruce forest with birch and aspen, and wood-sorrel-blueberry spruce forest with pine. Woody detritus as a microhabitat is represented not only by dead trunks and stumps (37 to 72 % of the undergrowth grows there), but also by the adjacent space (10–27 %), as well as by visually undetectable woody remains in

the soil (1–11 %). In the blueberry spruce forest, the gaps occupy one third of the area with 46 % of the undergrowth, while the inter-crown zone occupies half of the area with 37 % of the undergrowth. The occurrence of the undergrowth is high in all zones (84, 73, 68 %), with clusters on dead wood (37 %) and in adjacent microhabitats (40 %). The density of undergrowth depends on the joint influence of factors — the highest values on deadwood in the gap space (1.0 specimen/m²), the average values — in the gap space near deadwood (0.6), in the inter-crown space on deadwood (0.5) and near it (0.5), as well as in the under-crown areas without deadwood (0.5), the lowest values — on “hidden” in the soil wood remnants (0.1–0.2). In wood-sorrel-blueberry spruce forest with aspen as part of the stand, the canopy organisation becomes more complicated, the undergrowth is almost evenly distributed across the canopy projection space categories with their ratio being 12:33:55 %. The maximum values of undergrowth occurrence and density are found on deadwood in the gap space (39 % and 0.7 pcs/m²), decreasing under the canopy (18 % and 0.3 pcs/m²). In wood-sorrel-blueberry spruce-pine forest the distribution of undergrowth is random: in all space categories the values of occurrence (31, 33, 30 %) and density (0.6, 0.5, 0.6 pcs/m²) are equally low, with the highest values of density found on deadwood under crowns (0.5 pcs/m²). Thus, the distribution of undergrowth in native middle taiga spruce forests is determined by a combination of factors: forest growing conditions, stand composition, diversity of microhabitats, including those formed by dead wood at different stages of decomposition.

Keywords: natural regeneration, spruce, *Picea abies*, microsite, xylolytic substrate, phytogenic field, woody detritus.

Acknowledgements: The study was financially supported by RSF under scientific project No. 23-24-00371.

REFERENCES

- Battles J. J., Fahey T. J., Gap dynamics following forest decline: a case study of red spruce forests, *Ecological Applications*, 2000, no. 10, pp. 760–774.
- Belyaeva N. V., *Zakonomernosti izmeneniya struktury i sostoyaniya molodogo pokoleniya eli v usloviyakh intensivnogo khozyaistvennogo vozdeystviya. Dis. ... doktora sel'skokhozyaistvennykh nauk* (Patterns of changes in the structure and condition of the young generation of spruce under conditions of intensive economic impact. Doctor's agric. sci. thesis), Arkhangelsk, 2013, 43 p.
- Bobkova K. S., Bessonov I. M., Estestvennoe vozobnovlenie v srednetaezhnykh el'nikakh Evropeiskogo severo-vostoka (Natural regeneration in southern taiga spruce forests of the European North-East), *Lesovedenie*, 2009, no. 5, pp. 10–16.
- Bujoczek L., Bujoczek M., Factors influencing the diversity of deadwood, a crucial microhabitat for many rare and endangered saproxylic organisms, *Ecological Indicators*, 2022, no. 142, pp. 109197. doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109197
- Červenka J., Bače R., Svoboda M., Stand-replacing disturbance does not directly alter the succession of Norway spruce regeneration on dead wood, *Journal of Forest Science*, 2014, vol. 60 (10), pp. 417–424. doi.org/10.17221/43/2014-JFS
- Dyrenkov S. A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.
- Eerikäinen K., Miina J., Valkonen S., Models for the regeneration establishment and the development of established seedlings in uneven-aged, Norway spruce dominated forest stands of southern Finland, *Forest Ecology and Management*, 2007, vol. 242, pp. 444–461.
- Efimenco A. S., Aleinikov A. A., Rol' mikrosaitov v estestvennom vozobnovlenii derev'ev v temnokhvoinnykh vysokotravnykh lesakh Severnogo Predural'ya (The role of the microsites in natural regeneration of trees in boreal tall herb dark-needled forests of the Northern Urals), *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*, 2019, no. 2, pp. 204–214. doi.org/10.1134/C000233291902005X
- Evstigneev O. I., Gornova M. V., Mikrosaity i podderzhanie floristicheskogo raznoobraziya vysokotravnykh el'nikov (na primere pamyatnika prirody “Boloto Ryzhukha”, Bryanskaya oblast') (Microsites and maintenance of floristic diversity of tall-herb spruce forest (on the example of the Ryzhukha swamp natural monument, Bryansk region)), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2017, vol. 2, no. 2, pp. 1–21.
- Fedorets N. G., Morozova R. M., Bakhmet O. N., Solodovnikov A. N., Pochvy i pochvennyi pokrov zapovednika “Kivach” (Soils and the soil cover of the Kivach stict nature reserve), *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii nauk*, 2006, no. 10, pp. 131–152.
- Gryaz'kin A. V., *Ekologicheskie faktory regulirovaniya vozobnovitel'nykh svoistv taezhnykh el'nikov: Na primere preobladayushchikh tipov lesa. Dis. doktora biologicheskikh nauk* (Ecological factors regulating the regenerative properties of taiga spruce forests: based on the example of the predominant forest types. Doctor's biol. sci. thesis), 1998, 41 p.
- Hammond M. E., Pokorný R., Preliminary assessment of effect of disturbance on natural regeneration in gaps of different sizes, *Journal of Forest Science*, 2020, vol. 66, no. 5, pp. 185–196.
- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack K., Cummins K. W., Ecology of coarse woody

- debris in temperate ecosystems, *Advances in Ecological Research*, 1986, no. 15, pp. 133–263. doi.org/10.1016/s0065-2504(03)34002-4
- Harmon M. E., Franklin J. F., Tree Seedlings on Logs in Picea-Tsuga Forests of Oregon and Washington, *Ecology*, 1989, vol. 70, pp. 48–59.
https://doi.org/10.2307/1938411
- Hofgaard A., Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in Northern Sweden, *Journal of Vegetation Science*, 1993, no. 4, pp. 601–608.
https://doi.org/10.2307/3236125
- Il'chukov S. V., Gorizontāl'naya struktura podrosta eli v spelykh srednetaezhnykh el'nikakh (Horizontal structure of spruce undergrowth in mature middle-taiga spruce forests), *Lesnoi zhurnal*, 2008, no. 1, pp. 64–68.
- Karpachevskii L. O., Zubkova T. A., Tashninova L. N., Rudenko R. N., Pochvennyi pokrov i partsellyarnaya struktura lesnogo biogeotsenoza (The soil cover and parcel structure of a forest biogeocenosis), *Lesovedenie*, 2007, no. 6, pp. 107–113.
- Kathke S., Bruelheide H., Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies*, *Forest Ecology and Management*, 2010, vol. 259, pp. 1597–1605.
- Kupferschmid A. D., Bugmann H., Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest, *Forest Ecology and Management*, 2005, vol. 205, pp. 251–265.
- Kuuluvainen T., Wallenius T. H., Kauhanen H., Aakala T., Mikkola K., Demidova N., Ogibin B., Episodic, patchy disturbances characterize an old-growth *Picea abies* dominated forest landscape in northeastern Europe, *Forest Ecology and Management*, 2014, vol. 320, pp. 96–103.
- Leemans R., Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden, *Vegetatio*, 1991, vol. 93, pp. 157–165.
https://doi.org/10.1007/BF00033209
- Liu F., Tan C., Yang Z., Li J., Xiao H., Tong Y., Regeneration and growth of tree seedlings and saplings in created gaps of different sizes in a subtropical secondary forest in southern China, *Forest Ecology and Management*, 2022, no. 511 (2022), 120143.
- Lundqvist L., Chrimes D., Elfving B., Mörling T., Valinger E., Stand development after different thinnings in two uneven-aged *Picea abies* forests in Sweden, *Forest Ecology and Management*, 2007, vol. 238, pp. 141–146.
- Manov A. V., Gorizontāl'naya struktura drevostoya i podrosta el'nika raznotravno-chernichnogo srednei taigi Respubliki Komi (Lateral structure of stand and undergrowth in herbaceous-blueberry spruce forest in middle taiga, the Republic of Komi), *Lesovedenie*, 2019, no. 4, pp. 286–293.
- Manov A. V., Kut'yavin I. N., Gorizontāl'naya struktura drevostoev i podrosta severotaezhnykh korennykh el'nikov chernichno-sfagnovykh v Priural'e (Horizontal structure of forest stands and new growth of Northern taiga virgin blueberry-sphagnum spruce forests in Cisurals), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2018, no. 6, pp. 78–88. doi.org/10.17238/иссн0536-1036.2018.6.78.
- Matlack G. R., Litvaitis J. A., Forest edges, In: *Maintaining Diversity in Forest Ecosystems*, Cambridge, 1999, pp. 210–233.
- Melekhov I. S., Biologiya, ekologiya i geografiya vozobnovleniya lesa (Biology, ecology and geography of reforestation), In: *Vozobnovlenie lesa* (Reforestation), Moscow: Kolos, 1975, pp. 4–22.
- Pegov L. A., Issledovanie tochnosti vyborochnogo ucheta podrosta pod pologom drevostoev (The study of the accuracy of selective accounting of undergrowth under the canopy of tree stands), *Lesovedenie*, 1992, no. 4, pp. 51–59.
- Poulson T. L., Platt W. J., Gap light regimes influence canopy tree diversity, *Ecology*, 1989, vol. 70, pp. 553–555.
- Prescott C. E., The influence of the forest canopy on nutrient cycling, *Tree Physiol*, 2002, vol. 22 (15–16), pp. 193–200. doi.org/10.1093/treephys/22.15-16.1193
- Romashkin I. V., *Dinamika biogennykh elementov v protsesse razlozheniya valezha v srednetaezhnykh el'nikakh. Dis. kand. biol. nauk* (Dynamics of nutrients during the decomposition of dead wood in mid-taiga spruce forests. Candidate's biol. sci. thesis), Petrozavodsk, 2021, 23 p.
- Safonov M. A., Ostapenko A. V., Uvarova A. I., Spetsifika ekotopov, formiruemykh drevesnym detritom v lesnykh ekosistemakh Yuzhnogo Predural'ya (The specificity of the ecotopes generated by woody detritus in forest ecosystems of the Southern Urals), *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*, 2017, no. 6.
- Semenyuk O. V., Telesnina V. M., Bogatyrev L. G., Benediktova A. I., Kuznetsova Y. D., Assessment of intra-biogeocenotic variability of forest litters and dwarf shrub-herbaceous vegetation in spruce stands, *Eurasian Soil Science*, 2020, vol. 53, no. 1, pp. 27–38.
- Shorohova E., Kuuluvainen T., Kangur A., Jogiste K., Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies, *Annals of Forest Science*, 2009, vol. 66, p. 201.
- Stokland J. N., Woodall C. W., Fridman J., Ståhl G., Burial of downed deadwood is strongly affected by log attributes, forest ground vegetation, edaphic conditions, and climate zones, *Canadian Journal of Forest Research*, 2016, vol. 46 (12), pp. 1451–1457. doi.org/10.1139/cjfr-2015-0461
- Storozhenko V. G., *Drevesnyi otpad v korennykh lesakh Russkoi ravniny* (Woody debris in primary forests of the East European plain), Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2011, 122 p.
- Storozhenko V. G., Estestvennoe vozobnovlenie v korennykh raznovozrastnykh el'nikakh evropeiskoi taigi Rossii (Natural regeneration in native uneven-aged spruce forests of the European Russian taiga), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2017, no. 3, pp. 87–92.
- Svalov S. N., Primenenie statisticheskikh metodov v lesovodstve (Application of statistical methods in silviculture), *Itogi nauki i tekhniki. Seriya: Lesovedenie i lesovodstvo*, 1985, vol. 4, pp. 164.

- Ufimtsev V. I., Kupriyanov O. A., Belanov I. P., Ecological-cenotic role of phytogenous fields of Scots pine on coal dumps, *Contemporary Problems of Ecology*, 2016, vol. 9, no. 1, pp. 140—149.
- Ulanova N. G., The effects of windthrow on a forest at different spatial scales: a review, *Forest Ecology and Management*, 2000, vol. 135, pp. 155—167.
- Volkov S. N., Mukhin A. S., Chistyakov S. A., Nalepin V. P., Kondrashina E. S., Osobennosti estestvennogo lesovozobnovleniya v usloviyakh yuzhnoi taigi na primere el'nikov zapovednika "Kologrivskii les" (Forest regeneration in the conditions of the southern taiga on the example of the spruce stands of the "Kologrivsky Forest" Nature Reserve), *Lesokhozyaistvennaya informatsiya*, 2021, no. 2, pp. 39—48.
- Voronova V. S., Estestvennoe vozobnovlenie pod pologom elovykh lesov (Natural regeneration under the canopy of spruce forests), *Trudy Karel'skogo filiala Akademii nauk SSSR*, 1959, Issue XVI. Research on reforestation in Karelia, pp. 30—37.
- Vozmishcheva A. S., Lonkina E. S., Krestov P. V., Razmeshchenie podrosta v mikrogruppировках i oknakh severnykh shirokolistvenno-kedrovyykh lesov (Young growth distribution in the microcommunities and openings of the northern broadleaved-Korean pine forests), *Vestnik KrasGAU*, 2012, no. 3, pp. 135—140.