



DOI 10.23859/estr-230827

EDN EOIXTW

УДК 630\*182.21

**Научная статья**

**Динамика растительности и биотопа  
ельника черничного: 10 лет после вырубки  
с сохранением *Populus tremula***

Д.С. Трошин<sup>1\*</sup> , Д.М. Мирин<sup>2</sup> 

<sup>1</sup> Череповецкий государственный университет, 162600, Россия, Вологодская обл.,  
г. Череповец, пр. Луначарского, д. 5

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, 199034, Россия, г. Санкт-Петербург,  
Университетская наб., д. 7/9

\*troshin1515@mail.ru

**Аннотация.** Исследование посвящено изменениям в биотопе и спектре эколого-ценотических групп растений травяно-кустарникового яруса в течение десяти лет после рубок ельника черничного на территории Бабаевского района Вологодской области с учетом сохранения на корню осины (*Populus tremula* L.). Показано, что сплошные вырубки приводят к нарушению живого почвенного покрова. В первые годы после рубок состояние растительного покрова оказывается неустойчивым, что проявляется в его разреженности и резкой смене видов. Большое разнообразие экотопов, формирующихся в результате лесозаготовительных мероприятий, способствует быстрому появлению новых растений (луговых, опушечных и болотных видов) в нарушенных сообществах. На следующих этапах развития послерубочных участков происходит постепенное формирование древесного яруса, преимущественно представленного мелколиственными деревьями, при этом увеличивается обилие теневыносливых видов и происходит уменьшение и исчезновение луговых видов.

**Ключевые слова:** сплошные рубки, вторичная сукцессия, осина, биологическое разнообразие, восстановление леса, шкалы Элленберга, южная тайга, Вологодская область

**ORCID:**

Д.С. Трошин, <https://orcid.org/0000-0002-0719-0981>

Д.М. Мирин, <https://orcid.org/0000-0001-5876-7456>

**Для цитирования:** Трошин, Д.С., Мирин, Д.М., 2024. Динамика растительности и биотопа ельника черничного: 10 лет после вырубки с сохранением *Populus tremula*. *Трансформация экосистем* 7 (1), 237–254. <https://doi.org/10.23859/estr-230827>

Поступила в редакцию: 27.08.2023

Принята к печати: 16.12.2023

Опубликована онлайн:

**Article**

# **Vegetation and biotope dynamics in spruce-bilberry forests *Piceetum myrtillosum*: ten years after clearcutting with retention of European aspen *Populus tremula***

D.S. Troshin<sup>1\*</sup>, D.M. Mirin<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Cherepovets State University, pr. Lunacharskogo 5, Cherepovets, Vologda Oblast, 162600 Russia

<sup>2</sup> Saint-Petersburg State University, Universitetskaya emb. 7/9, Saint Petersburg, 199034 Russia

\*troshin1515@mail.ru

---

**Abstract.** The changes in the biotope and in the spectrum of ecological coenotic groups of herb and dwarf shrub tiers of vegetation have been monitored over ten years following the clearcutting of the ***Piceetum myrtillosum*** (bilberry-rich spruce forest) considering on-site retention of aspen (*Populus tremula* L.) in the Babaevsky District of Vologda Oblast. During the first years after clearcutting, the vegetation cover is unstable, sparse, is characterized by pronounced species changes. The diverse ecotopes resulting from clearcutting contribute to the rapid emergence of new plants, including meadow and swamp species, in disturbed communities. Subsequently, tree tier with the dominance of small-leaved trees forms gradually at after clearcutting site. Additionally, the abundance of the shade-tolerant species increases, while that of the meadow species decreases.

**Keywords:** clearcuts, secondary succession, aspen, biological diversity, forest restoration, Ellenberg ecological scales, southern taiga, Vologda Oblast

**ORCID:**

D.S. Troshin, <https://orcid.org/0000-0002-0719-0981>

D.M. Mirin, <https://orcid.org/0000-0001-5876-7456>

**To cite this article:** Troshin, D.S., Mirin, D.M., 2024. Vegetation and biotope dynamics in spruce-bilberry forests *Piceetum myrtillosum*: ten years after clearcutting with retention of European aspen *Populus tremula*. *Ecosystem Transformation* 7 (1), 237–254. <https://doi.org/10.23859/estr-230827>

Received: 27.08.2023

Accepted: 16.12.2023

Published online:

## Введение

Сохранение биологического многообразия и экосистемных функций лесов является одним из главных направлений устойчивого лесопользования как в России (Карпачевский и др., 2014), так и во всем мире (Aubry et al., 2004; Gustafsson and Persson, 2010; Work et al., 2003). Важным аспектом в данной проблематике является сохранение видового разнообразия и экологического равновесия на территориях лесных вырубок. В современном лесном хозяйстве возникает сложный выбор между сплошными рубками лесов с полным вырубом древостоя и рубками с сохранением живых малоценных древесных пород, например осины (*Populus tremula* L.).

В настоящее время целесообразность вырубки здоровых и больных особей осины при заготовке древесины в различных типах леса становится предметом многочисленных обсуждений (Багаев и др., 2016, 2019; Залесов и др., 2015; Fedrowitz et al., 2014; Gromtsev et al., 2010; Gustafsson et al., 2010; Rudolphi et al., 2014). Финансовые затраты на утилизацию осины часто необоснованы, при том что эта древесная порода обогащает бореальные лесные экосистемы различными видами растений, грибов, животных, для которых является специфическим субстратом или ресурсом (Caudullo and De Rigo, 2016; MacKenzie, 2010). Некоторые лесозаготовительные компании признают важность сохранения биоразнообразия, что учитывается при проведении добровольной лесной сертификации. При этом фактических данных, как меняется растительность и среда на вырубках с оставленными деревьями осины, явно недостаточно.

Целью данного исследования является описание изменений биотопа и спектра эколого-ценотических групп в травяно-кустарниковом ярусе на протяжении десяти лет после рубок ельников черничных с сохранением на корню деревьев спелой и перестойной осины на территории Бабаевского района Вологодской области. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

- определить изменение состояния древесного полога в ходе послерубочной сукцессии, в том числе сохранение оставленных на вырубках деревьев осины, развитие и обилие подроста древесных пород и подлеска;
- проанализировать изменение видового состава и спектра эколого-ценотических групп в травяно-кустарниковом ярусе в течение 10 лет после рубки;
- описать индикационными методами изменение почвенных условий существования растений в течение 10 лет после рубки.

Проведение данного исследования имеет важное значение для разработки эффективных стратегий лесоуправления, учитывающих биологическое разнообразие и устойчивость экосистем на вырубках лесных территорий. Результаты могут быть использованы для разработки рекомендаций по оптимальному использованию ресурсов при лесозаготовке и сохранению уникальных видов растений.

## Материал и методы

В ходе работы обследовались лесные массивы и различные участки датированных вырубок в одном типе леса (ельник черничный влажный с зеленомошным покровом средней сомкнутости). Изучение растительности проводилось в период пика вегетации с середины июня по начало июля 2021 г.

Исследованные вырубки имели возраст 0 (свежие вырубки) 3, 5 и 10 лет. На каждой делянке описаны по 3 пробные площади с полностью вырубленным древостоем, с оставленными отдельными осинами и с оставленными куртинами деревьев, в которые помимо осин могли входить другие древесные породы (ель, сосна, береза). Общее количество заложенных пробных площадей составило 48 (480 учетных площадок размером 1×1 м), из них 36 относились к вырубкам, 12 представляли собой прилегающий к вырубке исходный лес (контроль). Описания фитоценозов проводились на типичных участках. Площадь каждого геоботанического описания составляла 100 м<sup>2</sup> (10×10 м). Описания проводились на расстоянии не менее 30–50 м от стен прилегающего леса или соседних вырубок.

При составлении геоботанических описаний в бланки заносилась следующая информация: расстояние от границы леса и рубки, сквозистость крон, процент покрытия площади валежом, наличие эпилитной и эпиксильной растительности, состав древесного яруса, подроста, подлеска, травяно-кустарникового яруса, мохового и лишайникового покрова (учитывались напочвенные мхи, лишайники и эпифитные виды).

Относительно древесного яруса для каждой породы в каждом пологе фиксировались следующие параметры: количество деревьев на пробной площади, средняя и максимальная окружность

ствола на высоте 1.3 м, средняя и максимальная высота особей, средний балл жизненности (Андреева и др., 2002). Дополнительно отмечались патологии растений.

Для подлеска отмечались проективное покрытие и высота (преобладающая и максимальная). Для травяно-кустарничкового и мохового яруса фиксировалось общее проективное покрытие. На каждой учетной площадке определялся видовой состав и проективное покрытие (ПП, %) каждого вида растений. Для определения проективного покрытия использовалась общепринятая методика учета растений на участках размером 1×1 м (Андреева и др., 2002; Карпачевский и др., 1980).

Для оценки биотопических параметров почвы были использованы экологические шкалы, предложенные Г. Элленбергом (Булохов, 2004; Ellenberg, 1974). Оценка условий на пробной площади рассчитана как средневзвешенный балл с учетом проективных покрытий всех видов травяно-кустарничкового яруса (Орешкин и др., 2004).

Отнесение видов к укрупненным эколого-ценотическим группам проведено в соответствии с базой данных «Флора сосудистых растений Центральной России»<sup>1</sup> (Заугольнова и Ханина, 1996). Названия сосудистых растений в списке приведены по С.К. Черепанову (1995). Названия мхов и печеночников даны по М.С. Игнатову (Игнатов, 2003; Игнатов и Игнатова, 2003).

Для анализа полученных данных были использованы такие статистические методы, как попарное сравнение выборок по средним показателям, ранговый тест Краскела–Уоллиса и тест множественных сравнений на основе критерия Фишера. Для проведения статического анализа использовался программный пакет STATISTICA 10.

## **Результаты и обсуждение**

### **Анализ состояния древостоя на вырубках**

На каждой из 48 исследованных пробных площадей была оценена жизненность древесных пород. Общее количество обнаруженных особей составило 113 на вырубках различной давности и 122 в прилегающих к каждой площадке ельниках. Среднее значение жизненного состояния деревьев измерялось по шкале от 0 до 5, где 0 соответствует здоровым деревьям, а 5 – старому сухостою (Рис. 1). В ходе анализа были учтены все деревья: береза повислая (*Betula pendula* Roth), ель европейская (*Picea abies* (L.) H. Karst.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), осина (*Populus tremula*); особое внимание было уделено рассмотрению по отдельности *Populus tremula* и *Picea abies* в целях выявления их роли в лесной среде и восстановительных процессах после рубок.

На пробных площадях в прилегающих лесах преобладают здоровые деревья. На недавно вырубленных участках практически все особи *Picea abies* были удалены, а остальные деревья в первый год были такими же здоровыми, как в лесу, однако на вырубках давностью 3 и 5 лет ситуация меняется. Сохраненные деревья *Picea abies*, предназначенные для семенного размножения, подвергаются неблагоприятному влиянию окружающей среды. Под воздействием прямых солнечных лучей хвоя особей выгорает, что является основной причиной ухудшения их жизненного состояния (Мартынов, 2008). На десятилетних вырубках среди деревьев преобладает свежий сухостой, а все оставшиеся стволы *Picea abies* являются старым сухостоем. Кроме того, на вырубках встречаются ветровал и/или бурелом.

Таким образом, оставленные на вырубках деревья на свежих лесосеках почти не отличаются от деревьев в прилегающих лесах по жизненному состоянию, однако с течением времени оно падает. Для ели европейской, включенной в состав оставленных деревьев, существенное ухудшение состояния начинается через 3 года после рубки, и к 10 годам все деревья переходят в состояние сухостоя. В отношении осины снижение жизненного состояния начинается после 5 лет с момента рубки, и к 10 годам после проведения лесозаготовительных мероприятий количество живых деревьев значительно сокращается, что приводит к увеличению сухостоя.

### **Влияние сплошных рубок на подрост**

В ходе исследования было выявлено, что плотность подроста березы, ели, сосны, осины и ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) на каждой из 48 исследованных пробных площадей варьирует от 0 до 6000 экз./га в зависимости от давности вырубки (Рис. 2). В прилегающих лесах

<sup>1</sup> Флора сосудистых растений Центральной России, 1998–2023. Интернет-ресурс. URL: <https://www.impb.ru/eco/index.php> (дата обращения: 01.03.2023).

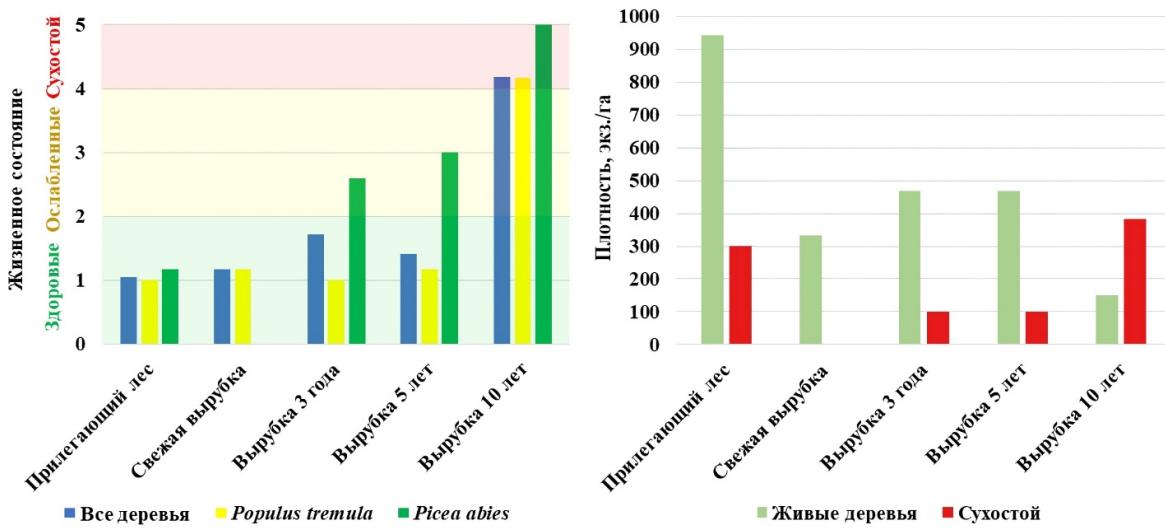


Рис. 1. Жизненное состояние и плотность компонентов древостоя на вырубках разной давности и в прилегающих лесах.

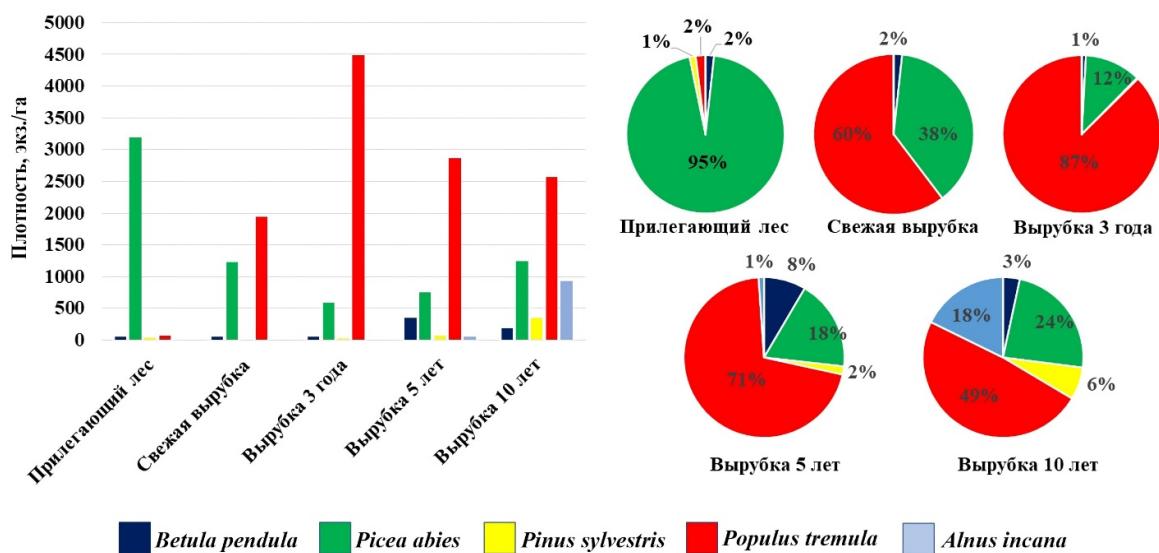


Рис. 2. Плотность подроста и соотношение видов деревьев на исследуемых вырубках и в прилегающих лесах.

общее количество подроста составляет 3350 экз./га, причем доля ели составляет 95% от общего количества (3183 экз./га), а 5% приходится на сосну, осину и березу.

На всех пробных площадках различной давности вырубок преобладает здоровый подрост. На свежих вырубках наблюдается преобладание подроста осины (60%), а количество подроста ели составляет около 38%. Ситуация меняется на вырубках давностью 3 года, когда абсолютная численность подроста *Picea abies* резко падает, составляя 12% от общего количества подроста всех видов. Причиной этого сокращения является влияние солнечной радиации, которая в первые годы после вырубки неблагоприятна для молодого подроста; кроме того, негативное воздействие оказывают заморозки, сильные ветра в зимние месяцы года, излишнее физиологическое испарение, высокая конкуренция за ресурсы и др. (Мартынов, 2008; Мелехов, 2003). С течением времени подрост адаптируется к новым условиям среды, и через 5 лет после вырубки по мере снижения доли *Populus tremula* в насаждениях увеличивается доля *Picea abies*. Стоит отметить, что на вырубках давностью 5 и 10 лет появляется ольха серая (*Alnus incana*), составляющая 1%

и 18% от общего числа подроста соответственно. Вероятно, это является следствием заболачивания на данных территориях.

### **Влияние сплошных рубок на подлесок**

Подлесок, обладая климатозащитными и почвозащитными функциями, оказывает положительное влияние на возобновление древесных растений как под пологом леса, так и на вырубках (Мелехов, 2003). Виды, выявленные в составе подлеска в ходе нашего исследования, приведены в Табл. 1. Все растения находились в хорошем жизненном состоянии без заметных повреждений и фитопатологий.

Общая сомкнутость подлеска в прилегающих ельниках черничных (контроль) составляет 17%. Наибольшее обилие и встречаемость в прилегающих лесах имеет можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.), однако на вырубках он полностью отсутствует. На свежих вырубках подлесок представлен только двумя видами – малиной (*Rubus idaeus* L.) и рябиной (*Sorbus aucuparia* L.). На вырубках давностью 3, 5 и 10 лет видовой состав подлеска становится более разнообразным: к нему присоединяются ивы (*Salix* spp.), в частности, ива козья (*S. caprea* L.), и шиповник (*Rosa majalis* Herrm.), а на 5- и 10-летних вырубках также черемуха (*Padus avium* Mill.), однако обилие этих видов небольшое, их встречаемость обычно не превышает 22%. Малина и рябина в большинстве случаев прорастают куртинами. На вырубках давностью 5 лет к соста-

**Табл. 1.** Характеристика подлеска на вырубках различной давности.

| Давность рубки  | Виды                      | Преобладающая высота породы, м | Среднее процентивное покрытие, % | Встречаемость, % |
|-----------------|---------------------------|--------------------------------|----------------------------------|------------------|
| Прилегающий лес | <i>Lonicera xylosteum</i> | 1.5                            | 1.1                              | 17               |
|                 | <i>Juniperus communis</i> | 0.8                            | 11.1                             | 83               |
|                 | <i>Sorbus aucuparia</i>   | 1.4                            | 3.7                              | 50               |
|                 | <i>Padus avium</i>        | 2                              | 1.1                              | 8                |
|                 | <i>Salix caprea</i>       | 0.5                            | 0.1                              | 8                |
| Свежая вырубка  | <i>Rubus idaeus</i>       | 0.3                            | 1.4                              | 56               |
|                 | <i>Sorbus aucuparia</i>   | 0.3                            | 4.4                              | 100              |
| 3 года          | <i>Rubus idaeus</i>       | 0.7                            | 4.7                              | 78               |
|                 | <i>Sorbus aucuparia</i>   | 0.6                            | 13.1                             | 89               |
|                 | <i>Rosa majalis</i>       | 0.4                            | 1.3                              | 33               |
|                 | <i>Salix caprea</i>       | 0.6                            | 2.4                              | 44               |
| 5 лет           | <i>Ribes spicatum</i>     | 0.3                            | 0.1                              | 11               |
|                 | <i>Rubus idaeus</i>       | 0.7                            | 2.3                              | 56               |
|                 | <i>Sorbus aucuparia</i>   | 1.1                            | 10.8                             | 78               |
|                 | <i>Padus avium</i>        | 1.9                            | 0.9                              | 22               |
|                 | <i>Rosa majalis</i>       | 0.6                            | 1.4                              | 33               |
|                 | <i>Salix caprea</i>       | 1.4                            | 1.9                              | 22               |
|                 | <i>Salix pentandra</i>    | 1.1                            | 0.7                              | 33               |
|                 | <i>Salix triandra</i>     | 0.5                            | 0.6                              | 11               |
| 10 лет          | <i>Rubus idaeus</i>       | 0.8                            | 0.4                              | 22               |
|                 | <i>Sorbus aucuparia</i>   | 1.6                            | 9.4                              | 89               |
|                 | <i>Padus avium</i>        | 3                              | 0.6                              | 11               |
|                 | <i>Rosa majalis</i>       | 1                              | 0.3                              | 11               |
|                 | <i>Salix caprea</i>       | 1.5                            | 0.3                              | 11               |

ву видов добавляются смородина колосистая (*Ribes spicatum* E. Robson), ивы пятитычинковая (*S. pentandra* L.) и трехтычинковая (*S. triandra* L.).

### **Изменение характеристик биотопа в ходе послерубочной сукцессии**

Анализ и учет разнообразных факторов окружающей природной среды является одной из важных задач фитоценологии в современной научной практике. Растения могут выступать в качестве индикаторов условий местообитания, что облегчает определение параметров среды без использования специализированных измерительных инструментов. Нами была выполнена оценка исследованных биотопов с помощью оптимальных экологических шкал Г. Элленберга по освещенности, увлажнению, кислотности и богатства почв азотом (Рис. 3).

В ельниках черничных, примыкающих к вырубкам, преобладают теневыносливые растения, в числе которых кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth), печеночница благородная (*Hepatica nobilis* Schreb.) и др. В напочвенном покрове свежих вырубок сохраняется видовой состав, схожий с фоновым ельником, однако после воздействия тяжелой лесозаготовительной техники отмечается снижение обилия видов. На вырубках 3–10 лет преобладают светолюбивые виды, включая иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hull), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), лютик едкий (*Ranunculus acris* L.), лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.) и др.; начиная с 5 лет, их доля постепенно снижается. Это согласуется с повышением освещенности на вырубках по сравнению с исходными ельниками и началом его снижения через 5 лет после рубки (Рис. 3A).

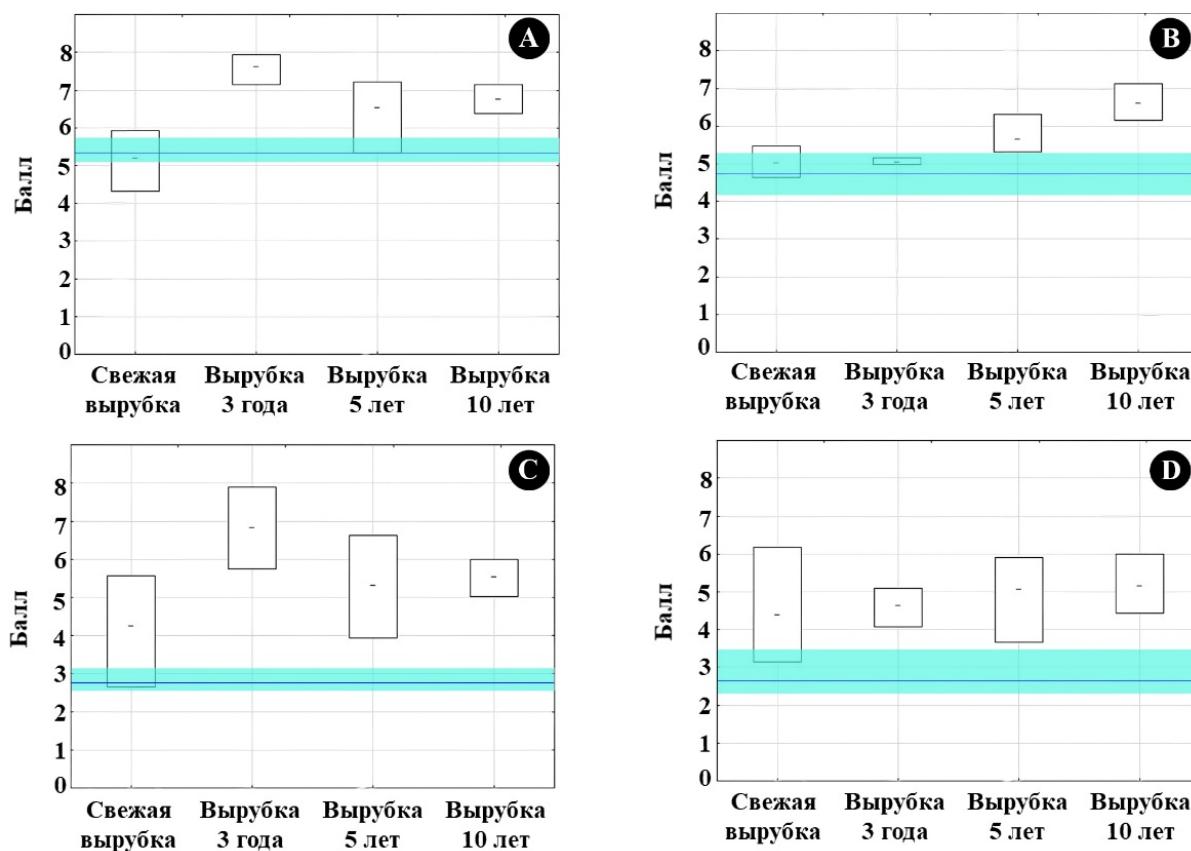
Среднее увлажнение почв постепенно возрастает, начиная с 5-го года после проведения сплошных вырубок. В прилегающем лесу, а также на участках свежих и трехлетних вырубок отмечен средний уровень увлажнения, преобладают мезофитные виды растений, такие как черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника обыкновенная (*V. vitis-idaea* L.), ландыш майский (*Convallaria majalis* L.) и др. На пятилетних вырубках отмечено появление отдельных гигромезофитных и гигрофитных видов, а на десятилетних вырубках происходит их активное расселение и увеличение обилия. Здесь доминируют влаголюбивые виды, в т.ч. *Filipendula ulmaria*, осока удлинённая (*Carex elongata* L.), осока лисья (*C. vulpina* L.), дудник лесной (*Angelica sylvestris* L.). Процесс заболачивания ярко проявляется только к 10 году после рубки (Рис. 3B).

Динамика богатства почв азотом имеет волновой характер (Рис. 3C). В ельниках черничных доминируют виды, характерные для бедных азотом почв: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum* L.) и др. Однако после проведения рубок уровень азота значительно возрастает. На трехлетних вырубках отмечается появление нитрофильных видов, таких как *Chamaenerion angustifolium*, крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), герань лесная (*Geranium sylvaticum* L.) и др. В течение 5–10 лет после вырубок обилие нитрофильных видов несколько снижается и затем сохраняется примерно на одном уровне. Вероятно, подобная динамика связана со скоростью биологического круговорота веществ, замедленного в ельниках из-за длительного сохранения продукции в древесной биомассе, а также медленного разложения опада вследствие прохладных условий и воздействия смол как ингибиторов. Однако после вырубки ельника поверхность почвы прогревается; это способствует ускорению разложения подстилки и ускорению круговорота за счет увеличения доли трав в растительном покрове, что и приводит к улучшению азотного питания растений (Бобкова и Лиханова, 2019).

В прилегающих лесах наблюдается низкий уровень pH, что демонстрируется произрастанием типичных ацидофильных растений: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, марьянник луговой (*Melampyrum pratense* L.) и др. На свежих вырубках появляются виды, характерные как для среднекислых, так и слабокислых условий: *Chamaenerion angustifolium*, сньть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), *Urtica dioica*. На протяжении 10 лет после рубки показатели кислотности почвы существенно не изменились (Рис. 3D), что указывает на стабильность данного параметра в течение первого десятилетия восстановительной сукцессии.

### **Динамика эколого-ценотических групп травяно-кустарникового яруса в процессе зарастания сплошных вырубок**

В процессе послерубочной сукцессии на вырубках разной давности происходит рост числа видов растений, обусловленный появлением новых эколого-ценотических групп. Вероятно, под



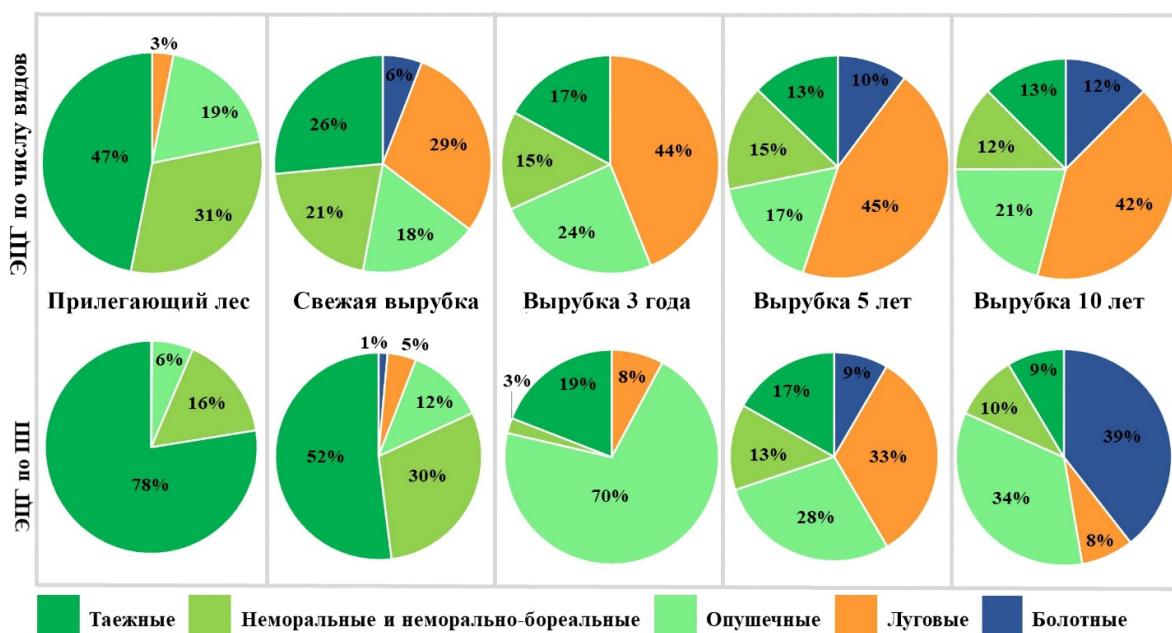
**Рис. 3.** Отношение к освещенности (А), увлажнению (В), богатству почвы азотом (С) и кислотности (Д) на участках с разной давностью рубки по шкалам Элленберга. Штрихом обозначено среднее значение; «ящик» – диапазон значений; горизонтальная линия в голубом «коридоре» – среднее значение и диапазон в прилегающих к вырубкам лесах.

воздействием тяжелой лесозаготовительной техники на волоках создаются условия для формирования плотных и измененных почв, способствующих появлению сорно-луговых видов. Луговые виды заселяют такие территории благодаря прекращению затенения древостоем, тогда как различные ямы, понижения и борозды способствуют появлению болотных растений. Наибольшее увеличение числа видов происходит там, где почва после вырубок становится более разрыхленной и примыкает к нелесным местам.

Анализ соотношения эколого-ценотических групп по числу видов и проективному покрытию (Рис. 4) в структуре травяно-кустарникового яруса фитоценозов прилегающих лесов продемонстрировал, что таежные виды занимают доминирующее положение (47% от общего числа видов). Субдоминантными являются неморальные и неморально- boreальные виды, которые в совокупности составляют 94% проективного покрытия. Несмотря на это, на лесных участках также присутствуют луговые виды (3% от общего числа видов), хотя их проективное обилие невелико (менее 1%).

На свежих вырубках преобладают луговые виды (29% от общего числа). Здесь обычны люпин многолистный (*Lupinus polyphyllus* Lindl.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* F.H. Wigg.), горошек заборный (*Vicia sepium* L.), бодяк полевой (*Cirsium arvense* (L.) Scop.) и др. Это объясняется освобождением территорий от большей части деревьев после лесозаготовительных мероприятий. Однако изменения в составе растительности не сразу заметны, поскольку требуется определенное время для реакции растительности на данное антропогенное воздействие.

Уже на трехлетних вырубках наблюдается значительное преобладание луговых видов в составе травяно-кустарникового яруса. Среди наиболее часто встречающихся видов можно выделить звездчатку злаковидную (*Stellaria graminea* L.), манжетки (*Alchemilla* sp.), полынь обыкновенную (*Artemisia vulgaris* L.), пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski) и др. Однако максимальное обилие демонстрируют опушечные виды с широкой экологической амплитудой,



**Рис. 4.** Соотношение эколого-ценотических групп (ЭЦГ) по числу видов и проективному покрытию в структуре травяно-кустарникового яруса фитоценозов на участках с разной давностью рубки и в прилегающих лесах.

такие как *Chamaenerion angustifolium*. Через 5 лет после рубки в составе сообществ появляются болотные виды, а луговые, включая хвощ полевой (*Equisetum arvense* L.), *Lupinus polyphyllus*, герань луговая (*Geranium pratense* L.), приобретают господствующее положение. К 10 годам после рубки видовой состав эколого-ценотических групп в травяно-кустарниковом ярусе остается таким же, однако в нем начинают преобладать болотные виды (*Filipendula ulmaria*, *Carex vulpina*, *C. elongata* и др.), а луговые резко сокращают свое покрытие (Рис. 4).

Изучение динамики общего числа видов и обилия каждой эколого-ценотической группы по отдельности (Рис. 5) показало, что число таежных видов в целом невелико; оно заметно уменьшается сразу после рубки и следующие 10 лет варьирует примерно на одном уровне. Заметное снижение общего проективного покрытия таежных видов также происходит в первый год после рубки, а дальше происходит его монотонное, но незначительное уменьшение. Неморальные и неморально- boreальные виды слабо представлены в исследованных сообществах; закономерностей варьирования их видового разнообразия и общего проективного покрытия не выявлено.

Луговые виды в прилегающих лесах отсутствуют. После проведения рубок происходит резкое увеличение их числа и обилия, достигающих максимума на вырубках давностью 5 лет. Однако к 10-летнему сроку наблюдается уменьшение числа видов и проективного покрытия этой группы.

Болотные виды отсутствуют в прилегающих лесах и на вырубках давностью 3 года. Существенный рост в числе видов и их обилии наблюдается на вырубках 5–10 лет, что свидетельствует о заболачивании территорий.

На прилегающих лесных участках и на свежих вырубках опушечные виды представлены в небольшом количестве и обилии. Тем не менее, уже через 3 года их проективное покрытие значительно увеличивается. Несмотря на последующее снижение покрытия после трехлетнего периода, численность опушечных видов остается значительной.

Полученные результаты демонстрируют, что увеличение числа луговых, опушечных и болотных растений приводит к возрастанию видового богатства в первые годы после рубки. Мы полагаем, что в дальнейшем при формировании полога древесно-кустарниковой растительностью спектр эколого-ценотических групп видов в травяно-кустарниковом ярусе будет стремиться к исходному типу леса.

Также нами обнаружено, что на западе Вологодской области в течение 10 лет процесса формирования полога кустарников и подроста древесных пород динамика луговых и болотных видов, с одной стороны, и неморальных, неморально- boreальных и таежных видов, с другой стороны, происходит медленнее, чем указано в работах эстонских авторов (Zobel et al., 1993).

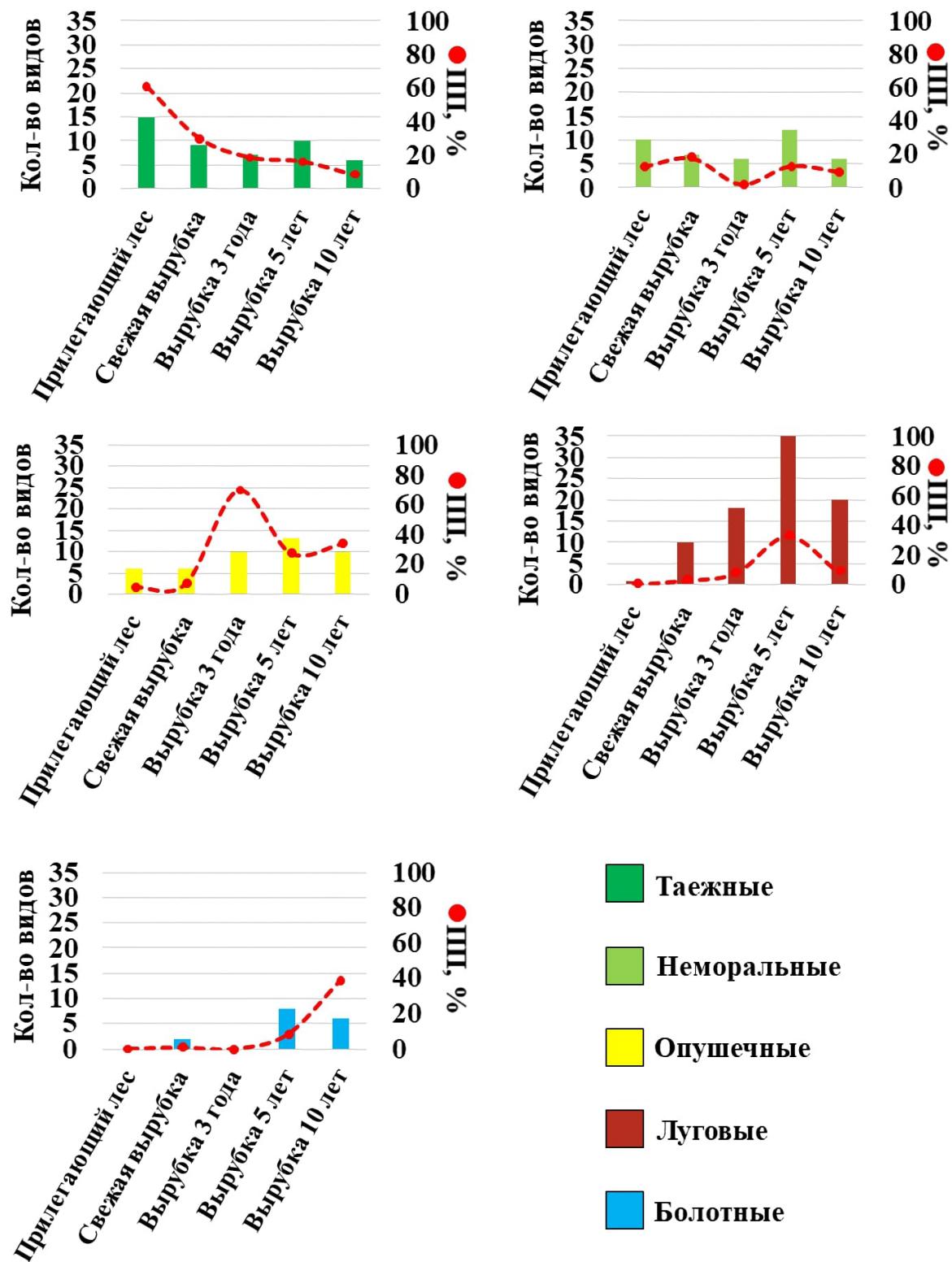


Рис. 5. Изменение общего числа видов (столбцы) и проективного покрытия (пунктирная линия) разных эколого-ценотических групп растений травяно-кустарничкового яруса после рубок ельников черничных.

## **Изменение мохового покрова в ходе послерубочного сукцессии**

В ходе исследования по полученным данным описаний в лесах, прилегающих к вырубкам, моховой покров до рубки имел сомкнутость около 50%. В нем главным доминантом почти на всех участках является гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.), содоминирует чаще всего плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt.), иногда птилиум гребенчатый (*Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.). На свежих и трехлетних вырубках покрытие мхов на почве не превышает 5%, явный доминант отсутствует. На 5- и 10-летних вырубках моховой покров имеет сомкнутость не более 10%, в нем (преимущественно на 10-летних вырубках) чаще всего наиболее обилен ритидиадельфус трёхгранный (*Rhytidadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.). Для более детального анализа изменений в моховом покрове необходим дополнительный материал.

## **Определение специфиности видового состава различных стадий послерубочной сукцессии**

Всего на вырубках разной давности и в прилегающих к ним лесах было отмечено 137 видов растений. Анализ распределения видов с учетом их обилия позволяет выделить несколько групп растений:

1) «сквозные» виды, которые обнаруживаются как в лесах, так и на всех вырубках независимо от их давности. Включает такие виды, как марьянник луговой (*Melampyrum pratense*), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), бруслица обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea*), ритидиадельфус трёхгранный (*Rhytidadelphus triquetrus*), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi*), политрихум обыкновенный (*Polytrichum commune* Hedw.), гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*), дикранум метловидный (*Dicranum scoparium* Hedw.), плагиомниум остроконечный (*Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T.J.Kor.) и политрихум можжевельниковидный (*Polytrichum juniperinum* Hedw.). Эта группа распадается на две категории: у первой доля описаний с их участием в зависимости от давности рубки возрастает (*Rhytidadelphus triquetrus*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*), у второй – уменьшается (марьянник луговой (*Melampyrum pratense*), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus*) и седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.)).

2) произрастающие только на вырубках: клевер луговой (*Trifolium pratense* L.), *Ranunculus acris*, *Equisetum arvense*, *Fragaria vesca*, *Rubus idaeus*, *Lupinus polyphyllus* и *Chamaenerion angustifolium*.

3) отмеченные как в лесах, так и на вырубках давностью не менее 5 лет: костяника (*Rubus saxatilis* L.), черемуха обыкновенная (*Padus avium*), гипнум кипарисовидный (*Hypnum cupressiforme* Hedw.) и вороний глаз четырёхлистный (*Paris quadrifolia* L.).

4) произрастающие на вырубках давностью от 2 до 10 лет: крапива двудомная (*Urtica dioica*), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.), шиповник (*Rosa majalis*), кострец безостый (*Bromopsis inertis* (Leyss.) Holub), василек луговой (*Centaurea jacea* L.), полынь (*Artemisia vulgaris*) и хвоц луговой (*Equisetum pratense* Ehrh.).

5) встречающиеся на вырубках давностью от 5 до 10 лет: камыш лесной (*Scirpus sylvaticus* L.), дудник лесной (*Angelica sylvestris*), мятылник луговой (*Poa pratensis* L.), зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.), герань луговая (*Geranium pratense*), осока лисья (*Carex vulpine*) и гравилат речной (*Geum rivale* L.).

6) отмеченные только в лесах: можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*), плаун годичный (*Lycopodium annotinum* L.), чина лесная (*Lathyrus sylvestris* L.), жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum* L.), двурядник сплюснутый (*Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub), саниония крючковатая (*Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske), любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.) и птилиум гребенчатый (*Ptilium crista-castrensis*).

На свежей вырубке наиболее обильными видами являются *Melampyrum pratense*, *Hepatica nobilis*, *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*; их проективное покрытие колеблется от 6.0 до 11.8%. Количество видов на этой стадии составляет 47. На трехлетних вырубках в травяно-кустарничковом сообществе проявляется фитоценотический и экотопический отбор; на этом этапе происходит разделение видов на доминантные и соподчиненные виды. Пионерные виды растений становятся доминантами, стремясь захватить свободную территорию. На третий год после рубок доминируют такие виды, как *Chamaenerion angustifolium*, *Sorbus aucuparia* и *Maianthemum bifolium* с диапазоном покрытий на пробных площадях от 7.8 до 62.5%. Наибольшее значение

проективного покрытия приходится на *Chamaenerion angustifolium*. На этой стадии отмечено 55 видов, что свидетельствует о повышении биоразнообразия в первые годы после нарушения.

На пятый год после сплошной рубки доминантные виды остаются прежними, однако происходит некоторое снижение проективного покрытия иван-чая, видимо, из-за вселения на вырубки новых видов, преимущественно луговой и сорной флоры, что вызывает конкуренцию за ресурсы. Количество видов на этой стадии составляет 102, что является максимальным за рассматриваемый временной диапазон.

На десятый год после рубок среди доминирующих видов представлены такие, как *Filipendula ulmaria* – самый массовый вид, *Chamaenerion angustifolium* и *Sorbus aucuparia* с диапазоном проективных покрытий от 9.4 до 32.1%. Доминирование лабазника связано с заболачиванием территории. Всего на десятилетних вырубках насчитывается 71 вид растений. Данный этап является переломным в изменении видового состава. Подрост мелколистенных древесных пород активно формирует сомкнутый непроходимый ярус, что приводит к смене доминантных видов и вытеснению луговой растительности.

В прилегающих к рубкам лесах наиболее массовыми видами являются черника *Vaccinium myrtillus* – главный доминант травяно-кустарничкового яруса, а также *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* – в моховом покрове. Общее число видов на лесных участках составляет 57, что составляет примерно 40% от общего числа видов. Результаты статистического анализа полученных данных приведены в Табл. 2.

На основе результатов анализа различий (тест Краскелла–Уоллиса) был проведен post-hoc тест (апостериорный анализ – тест множественных сравнений на основе критерия Фишера), результаты которого позволили разделить виды на пять основных групп в зависимости от давности рубки (Рис. 6). Группа растений, приуроченных к контролю, включает 11 видов. Она представлена 6 видами мхов и 5 видами травяно-кустарничкового яруса.

К свежим вырубкам явно тяготеют 4 вида (*Aegopodium podagraria*, *Hepatica nobilis*, *Melampyrum pratense*, *Trientalis europaea*). Это виды типичные для леса, и поэтому в дальнейшем с изменениями условий окружающей среды их обилие сокращается. К третьему году сукцессии максимального обилия достигают 5 видов: *Convallaria majalis*, *Artemisia vulgaris*, *Bromopsis inermis*,

**Табл. 2.** Анализ различий (тест Краскелла–Уоллиса) в обилии видов в лесах и на вырубках разной давности. Уровень значимости (*p*-value): \* – 10%; \*\* – 5%; \*\*\* – 1%. «+» – приуроченность видов к определенной рассматриваемой категории; отсутствие знака «+» означает, что вид не показал достоверной приуроченности ни к одной из рассматриваемых категорий; *H* – тестовое значение.

| Вид                               | <i>H</i> | <i>p</i> -value | Приуроченность видов |                |                |               |
|-----------------------------------|----------|-----------------|----------------------|----------------|----------------|---------------|
|                                   |          |                 | Прилегающий лес      | Свежая вырубка | Вырубка 3 года | Вырубка 5 лет |
| <i>Aegopodium podagraria</i>      | 31.328   | 0.000***        |                      | +              |                |               |
| <i>Angelica sylvestris</i>        | 7.109    | 0.130           |                      |                |                |               |
| <i>Artemisia vulgaris</i>         | 10.906   | 0.028**         |                      |                | +              |               |
| <i>Athyrium filix-femina</i>      | 11.568   | 0.021**         |                      |                |                | +             |
| <i>Bromopsis inermis</i>          | 13.686   | 0.008***        |                      |                | +              |               |
| <i>Calluna vulgaris</i>           | 18.936   | 0.001***        | +                    |                |                |               |
| <i>Carex vulpina</i>              | 22.841   | 0.000***        |                      |                |                | +             |
| <i>Centaurea jacea</i>            | 9.717    | 0.046**         |                      |                | +              |               |
| <i>Chamaenerion angustifolium</i> | 41.641   | 0.000***        |                      | +              | +              | +             |
| <i>Convallaria majalis</i>        | 14.347   | 0.006***        |                      | +              |                |               |

| Вид                              | <i>H</i> | <i>p</i> -value | Прилегающий лес | Приуроченность видов |                |               |                |
|----------------------------------|----------|-----------------|-----------------|----------------------|----------------|---------------|----------------|
|                                  |          |                 |                 | Свежая вырубка       | Вырубка 3 года | Вырубка 5 лет | Вырубка 10 лет |
| <i>Dicranum scoparium</i>        | 28.846   | 0.000***        | +               |                      |                |               |                |
| <i>Equisetum arvense</i>         | 10.149   | 0.038**         |                 |                      |                |               | +              |
| <i>Filipendula ulmaria</i>       | 40.694   | 0.000***        |                 |                      |                | +             | +              |
| <i>Fragaria vesca</i>            | 23.357   | 0.000***        |                 | +                    | +              | +             |                |
| <i>Geranium sylvaticum</i>       | 16.219   | 0.003***        |                 |                      | +              | +             |                |
| <i>Hepatica nobilis</i>          | 26.970   | 0.000***        |                 | +                    |                |               |                |
| <i>Hylocomium splendens</i>      | 28.462   | 0.000***        | +               |                      |                |               |                |
| <i>Hypericum perforatum</i>      | 15.525   | 0.004***        |                 |                      |                | +             |                |
| <i>Hypnum cupressiforme</i>      | 26.813   | 0.000***        | +               |                      |                |               |                |
| <i>Lathyrus vernus</i>           | 25.270   | 0.000***        | +               |                      |                | +             |                |
| <i>Lupinus polyphyllus</i>       | 32.070   | 0.000***        |                 |                      |                | +             |                |
| <i>Lycopodium clavatum</i>       | 30.350   | 0.000***        | +               |                      |                |               |                |
| <i>Maianthemum bifolium</i>      | 13.140   | 0.011**         |                 |                      | +              |               |                |
| <i>Melampyrum pratense</i>       | 19.461   | 0.001***        |                 | +                    |                |               |                |
| <i>Oxalis acetosella</i>         | 18.402   | 0.001***        | +               | +                    |                |               |                |
| <i>Padus avium</i>               | 3.696    | 0.449           |                 |                      |                |               |                |
| <i>Paris quadrifolia</i>         | 17.060   | 0.002***        |                 |                      |                |               | +              |
| <i>Plagiomnium cuspidatum</i>    | 30.710   | 0.000***        | +               |                      |                |               |                |
| <i>Pleurozium schreberi</i>      | 30.774   | 0.000***        | +               |                      |                |               |                |
| <i>Polytrichum commune</i>       | 24.662   | 0.000***        | +               |                      |                |               |                |
| <i>Polytrichum juniperinum</i>   | 17.966   | 0.001***        | +               |                      |                | +             | +              |
| <i>Pteridium aquilinum</i>       | 9.912    | 0.419           |                 |                      |                |               |                |
| <i>Ranunculus acris</i>          | 30.920   | 0.000***        |                 |                      |                | +             |                |
| <i>Rhytidadelphus triquetrus</i> | 22.642   | 0.000***        | +               |                      |                |               | +              |
| <i>Rosa majalis</i>              | 8.738    | 0.068*          |                 |                      | +              | +             |                |
| <i>Rubus idaeus</i>              | 19.757   | 0.001***        |                 |                      | +              | +             |                |
| <i>Rubus saxatilis</i>           | 24.067   | 0.000***        | +               |                      |                |               |                |
| <i>Salix caprea</i>              | 8.218    | 0.084*          | +               | +                    | +              | +             | +              |
| <i>Sorbus aucuparia</i>          | 16.010   | 0.003***        |                 |                      | +              | +             |                |
| <i>Trientalis europaea</i>       | 15.435   | 0.004***        |                 | +                    |                |               |                |
| <i>Urtica dioica</i>             | 15.631   | 0.004***        |                 |                      |                |               | +              |
| <i>Vaccinium myrtillus</i>       | 30.947   | 0.000***        | +               |                      |                |               |                |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i>     | 26.560   | 0.000***        | +               |                      |                |               |                |
| <i>Veronica chamaedrys</i>       | 28.622   | 0.000***        |                 |                      | +              | +             |                |

| Давность вырубок                 |                                   |                                |                                  |                |
|----------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------|----------------------------------|----------------|
| Прилегающий лес                  | Свежая вырубка                    | Вырубка 3 года                 | Вырубка 5 лет                    | Вырубка 10 лет |
| <i>Calluna vulgaris</i>          |                                   |                                |                                  |                |
| <i>Dicranum scoparium</i>        |                                   |                                |                                  |                |
| <i>Hylocomium splendens</i>      |                                   |                                |                                  |                |
| <i>Hyrtium cypressiforme</i>     |                                   |                                |                                  |                |
| <i>Lycopodium clavatum</i>       |                                   |                                |                                  |                |
| <i>Plagiomnium cuspidatum</i>    |                                   |                                |                                  |                |
| <i>Pleurozium schreberi</i>      |                                   |                                |                                  |                |
| <i>Polytrichum commune</i>       |                                   |                                |                                  |                |
| <i>Rubus saxatilis</i>           |                                   |                                |                                  |                |
| <i>Vaccinium myrtillus</i>       |                                   |                                |                                  |                |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i>     |                                   |                                |                                  |                |
| <i>Oxalis acetosella</i>         |                                   |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Aegopodium podagraria</i>      |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Hepatica nobilis</i>           |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Melampyrum pratense</i>        |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Trientalis europaea</i>        |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Chamaenerion angustifolium</i> |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Fragaria vesca</i>             |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Convallaria majalis</i>        |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Artemisia vulgaris</i>         |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Bromopsis inermis</i>          |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Centaurea jacea</i>            |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Maianthemum bifolium</i>       |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Geranium sylvaticum</i>        |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Rosa majalis</i>               |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Rubus idaeus</i>               |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Sorbus aucuparia</i>           |                                |                                  |                |
|                                  | <i>Veronica chamaedrys</i>        |                                |                                  |                |
|                                  |                                   | <i>Hypericum perforatum</i>    |                                  |                |
|                                  |                                   | <i>Lupinus polyphyllus</i>     |                                  |                |
|                                  |                                   | <i>Ranunculus acris</i>        |                                  |                |
|                                  |                                   | <i>Polytrichum juniperinum</i> |                                  |                |
|                                  |                                   | <i>Lathyrus vernus</i>         |                                  |                |
|                                  |                                   | <i>Filipendula ulmaria</i>     |                                  |                |
|                                  |                                   |                                | <i>Athyrium filix-femina</i>     |                |
|                                  |                                   |                                | <i>Carex vulpina</i>             |                |
|                                  |                                   |                                | <i>Equisetum arvense</i>         |                |
|                                  |                                   |                                | <i>Paris quadrifolia</i>         |                |
|                                  |                                   |                                | <i>Urtica dioica</i>             |                |
|                                  |                                   |                                | <i>Rhytidadelphus triquetrus</i> |                |
| <i>Rhytidadelphus triquetrus</i> | <i>Salix caprea</i>               |                                |                                  |                |

Рис. 6. Распределение видов растений по их обилию на группы в зависимости от давности рубок.

*Centaurea jacea*, *Maianthemum bifolium*. Как и на свежей вырубке, здесь присутствуют лесные виды, однако их вытесняют луговые виды. На вырубках давностью 5 лет многие луговые виды становятся наиболее обильны.

В группу видов преимущественно десятилетних вырубок вошли *Athyrium filix-femina*, *Carex vulpina*, *Equisetum arvense*, *Paris quadrifolia*, *Urtica dioica*. Кроме этого, были отмечены «смежные» виды, чье обилие достоверно значимо на вырубках двух и более сроков. «Сквозным» видом, обилие которого достоверно значимо для всех пяти групп, является ива козья (*Salix caprea*). Наблюдаемая нами реакция видов на вырубку сходна с данными из среднетаежной части Карелии (Крышень, 2006) с тремя исключениями. По нашим материалам, *Maianthemum bifolium* разрастался на ранних стадиях послерубочного сукцессии, *Salix caprea* не проявила значимых тенденций к изменению обилия, а участие злаков было крайне незначительным в сообществах вырубок. Похожие данные имеются и для среднетаежной части Республики Коми (Ильчуков, 2003).

Таким образом, при осуществлении сплошных рубок с сохранением осины происходят значительные изменения в видовом составе растений и его обилии. Всего 27 видов в нашем материале показали значимую связь с сообществами разной давности рубки (до 10 лет).

## Заключение

Анализ проведенных исследований на различных давностях вырубок ельников черничных позволил сделать следующие выводы:

1) Заметное ухудшение состояния оставленных на вырубке елей наблюдается уже через 2 года после рубки, а у осин это происходит к 10 годам. Резкое сокращение числа живых деревьев, оставленных на вырубках, происходит с 5 до 10 лет после рубки.

2) Возобновление древостоя в первые годы после рубки преимущественно происходит за счет осины, и только к 10 годам увеличивается количество подроста других пород, включая ель. Подлесок разрастается и увеличивает свое видовое разнообразие к 3–5 годам после рубки.

3) Богатство почвы основаниями и азотом на 3–10-летних вырубках превышает значения в исходном лесу, что объясняется ускорением биологического круговорота на данных территориях. Кроме того, уровень pH сменяется с кислого на слабокислый. Влажность почвы начинает возрастать после 5 лет, на десятилетних вырубках проявляются процессы заболачивания. Изменения в спектре эколого-ценотических групп растений травяно-кустарникового яруса отражают изменение биотопа: разнообразие луговых видов резко возрастает на свежих вырубках, и к 5 годам обилие этих видов увеличивается, тогда как болотные виды появляются на пятилетних вырубках и становятся обильными на десятилетних. Неморально- boreальные травы разрастаются только в первый год после рубки. Лесные виды на участках вырубок с оставлением элементов древостоя сохраняются лучше.

## Список литературы

Андреева, Е.Н., Баккал, И.Ю., Горшков, В.В., Лянгузова, И.В., Мазная, Е.А. и др., 2002. Методы изучения лесных сообществ. СПбГУ, Санкт-Петербург, Россия, 240 с.

Багаев, С.С., Багаев, Е.С., Дудин, В.А., 2016. Об оставлении на корню перестойной осины при проведении сплошных рубок в смешанных древостоях. *Лесохозяйственная информация* 3, 107–114.

Багаев, С.С., Багаев, Е.С., Чудецкий, А.И., Коршунов, Г.И., 2019. Опыт оставления осины на корню при сплошных рубках в Костромской области. *Сборник материалов по итогам Всероссийской научно-практической конференции «Лесной и химический комплексы – проблемы и решения»*. Красноярск, Россия, 20–23.

Бобкова, К.С., Лиханова, Н.В., 2019. Потоки азота и зольных элементов в системе «почва–фитоценоз» на вырубках среднетаежных ельников Республики Коми. *Лесоведение* 6, 512–523. <https://doi.org/10.1134/S0024114819060020>

Булохов, А.Д., 2004. Фитоиндикация и ее практическое применение. БГУ, Брянск, Россия, 245 с.

Громцев, А.Н., Кравченко, А.В., Курхинен, Ю.П., Сазонов, С.В., 2010. Динамика разнообразия лесных сообществ, флоры и фауны европейской тайги в естественных условиях и после антропогенных воздействий: опыт исследований и обобщения. *Труды Карельского научного центра Российской академии наук* 1, 16–33.

Залесов, С.В., Белов, Л.А., Ведерников, Е.А., Залесов, В.Н., Залесова, Е.С. и др., 2015. К вопросу о целесообразности уборки деревьев осины при заготовке древесины в спелых и перестойных еловых насаждениях. *Актуальные проблемы лесного комплекса* 43, 17–19.

Заугольнова, Л.Б., Ханина, Л.Г., 1996. Опыт разработки и использования баз данных в лесной фитоценологии. *Лесоведение* 1, 76–83.

Игнатов, М.С., Игнатова, Е.А., 2003. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 614 с.

Игнатов, М.С., Игнатова, Е.А., 2004. Флора мхов средней части европейской России. Т. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 360 с.

- Ильчуков, С.В., 2003. Динамика структуры лесного покрова на сплошных вырубках. УрО РАН, Екатеринбург, Россия, 120 с.
- Карпачевский, Л.О., Воронин, А.Д., Дмитриев, Е.А., Строганова, М.Н., Шоба, С.А., 1980. Почвенно-биогеоценотические исследования в лесных биогеоценозах. МГУ, Москва, Россия, 160 с.
- Карпачевский, М.Л., Тепляков, В.К., Яницкая, Ярошенко, А.Ю., Белякова, А.В. и др., 2014. Основы устойчивого лесоуправления: учебное пособие для вузов. Всемирный фонд дикой природы (WWF), Москва, Россия, 266 с.
- Крышень, А.М., 2006. Растительные сообщества вырубок Карелии. Наука, Москва, Россия, 262 с.
- Мартынов, А.Н., 2008. Основы лесного хозяйства и таксация леса. Лань, Санкт-Петербург, Россия, 372 с.
- Мелехов, И.С., 2003. Лесоводство. МГУЛ, Москва, Россия, 320 с.
- Орешкин, Д.Г., Мирин, Д.М., Матвеев, И.В., 2004. Полевая практика по геоботанике для студентов старших курсов. СПбГУ, Санкт-Петербург, Россия, 178 с.
- Черепанов, С.К., 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Мир и семья, Санкт-Петербург, Россия, 992 с.
- Aubry, K.B., Halpern, C.B., Maguire, D.A., 2004. Ecological effects of variable-retention harvests in the northwestern United States: the DEMO study. *Forest Snow and Landscape Research* 78 (1/2), 119–137.
- Caudullo, G., De Rigo, D., 2016. *Populus alba* in Europe: Distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayanz, J. et al. (eds.), *European Atlas of Forest Tree Species*. Publication Office of the European Union, Luxembourg 134–135.
- Ellenberg, H., 1974. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Goltze, Göttingen, Germany, 97 p.
- Fedrowitz, K., Koricheva, J., Baker, S.C., Lindenmayer, D.B., Palik, B., et al., 2014. Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 51 (6), 1669–1679.
- Gustafsson, L., Kouki, J., Sverdrup-Thygeson, A., 2010. Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: a review of ecological consequences. *Scandinavian Journal of Forest Research* 25 (4), 295–308.
- Gustafsson, L., Perhans, K., 2010. Biodiversity conservation in Swedish forests: ways forward for a 30-year-old multi-scaled approach. *Ambio* 39, 546–554.
- MacKenzie, N.A. 2010. Ecology, conservation and management of Aspen: A literature review. Scottish Native Woods, Aberfeldy, UK, 40 p.
- Rudolphi, J., Jönsson, M.T., Gustafsson, L., 2014. Biological legacies buffer local species extinction after logging. *Journal of Applied Ecology* 51 (1), 53–62.
- Work, T.T., Spence, J.R., Volney, W.J.A., Morgantini, L.E., Innes, J.L., 2003. Integrating biodiversity and forestry practices in western Canada. *The forestry chronicle* 79 (5), 906–916.
- Zobel, K., Zobel, M., Peet, R.K., 1993. Change in pattern diversity during secondary succession in Estonian forests. *Journal of Vegetation Science* 4 (4), 489–498.

## Rererences

- Andreeva, E.N., Bakkal, I.Yu., Gorshkov, V.V., Lianguzova, I.V., Maznaia, E.A. et al., 2002. Metody izucheniiia lesnykh soobshchestv [Methods of studying forest communities]. Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia, 240 p. (In Russian).
- Aubry, K.B., Halpern, C.B., Maguire, D.A., 2004. Ecological effects of variable-retention harvests in the northwestern United States: the DEMO study. *Forest Snow and Landscape Research* **78** (1/2), 119–137.
- Bagaev, S.S., Bagaev, E.S., Dudin, V.A., 2016. Ob ostavlenii na korniu perestoinoi osiny pri provedenii sploshnykh rubok v smeshannykh drevostoiakh [On leaving overmature aspen at the root during clear-cutting in mixed stands]. *Lesokhoziaistvennaia informatsiia [Forestry Information]* **3**, 107–114. (In Russian).
- Bagaev, S.S., Bagaev, E.S., Chudetskii, A.I., Korshunov, G.I., 2019. Opyt ostavlenii osiny na korniu pri sploshnykh rubkakh v Kostromskoi oblasti [Experience of leaving aspen on the root during clear-cutting in the Kostroma region]. *Sbornik materialov po itogam Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii "Lesnoi i khimicheskii kompleksy – problemy i resheniiia"* [Collection of materials on the results of the All-Russian scientific and practical conference "Forest and chemical complexes – problems and solutions"]. Krasnoyarsk, Russia, 20–23. (In Russian).
- Bobkova, K.S., Likhanova, N.V., 2019. Potoki azota i zol'nykh elementov v sisteme "pochva–fitotsenoz" na vyrubkakh srednetaezhnykh el'nikov Respubliki Komi [Fluxes of nitrogen and mineral elements between soils and phytocoenosis on the clearcuts in spruce forests of middle taiga, the Komi Republic. *Lesovedenie [Forestry]* **6**, 512–523. (In Russian). <https://doi.org/10.1134/S0024114819060020>
- Bulokhov, A.D., 2004. Fitoindikatsiia i ee prakticheskoe primenenie [Phytoindication and its practical application]. Bryansk State University, Bryansk, Russia, 245 p. (In Russian).
- Caudullo, G., De Rigo, D., 2016. *Populus alba* in Europe: Distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayanz, J. et al. (eds.), *European Atlas of Forest Tree Species*. Publication Office of the European Union, Luxembourg 134–135.
- Cherepanov, S.K., 1995. Sosudistye rasteniia Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR)]. Mir i sem'ia, St. Petersburg, Russia, 992 p. (In Russian).
- Ellenberg, H., 1974. Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Goltze, Göttingen, Germany, 97 p.
- Fedrowitz, K., Koricheva, J., Baker, S.C., Lindenmayer, D.B., Palik, B., et al., 2014. Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* **51** (6), 1669–1679.
- Gromtsev, A., Kravchenko, A., Kurhinen, Y., Sazonov, S., 2010. Dinamika raznoobraziiia lesnykh soobshchestv, flory i fauny evropeiskoi taigi v estestvennykh usloviiakh i posle antropogennykh vozdeistvi: opyt issledovanii i obobshcheniiia [Dynamics of forest communities, flora and fauna in the European taiga under natural conditions and after anthropogenic influence: an attempt of research and generalization]. *Transactions of Karelian Research Centre RAS* **1**, 16–33. (In Russian).
- Gustafsson, L., Kouki, J., Sverdrup-Thygeson, A., 2010. Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: a review of ecological consequences. *Scandinavian Journal of Forest Research* **25** (4), 295–308.
- Gustafsson, L., Perhans, K., 2010. Biodiversity conservation in Swedish forests: ways forward for a 30-year-old multi-scaled approach. *Ambio* **39**, 546–554.
- Ignatov, M.S., Ignatova, E.A., 2003. Flora mkhov srednei chasti evropeiskoi Rossii. T. 1. Sphagnaceae –

- Hedwigiaceae [Flora of mosses of the middle part of European Russia. Vol. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae]. KMK Scientific Press Ltd, Moscow, Russia, 614 p. (In Russian).
- Ignatov, M.S., Ignatova, E.A., 2004. Flora mkhov srednei chasti evropeiskoi Rossii. T. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae [Flora of mosses of the middle part of European Russia. Vol. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae]. KMK Scientific Press Ltd, Moscow, Russia, 360 p. (In Russian).
- Il'chukov, S.V., 2003. Dinamika struktury lesnogo pokrova na sploshnykh vyrubkakh [Dynamics of forest cover structure on clearcuts]. Ural Branch of RAS, Ekaterinburg, Russia, 120 p. (In Russian).
- Karpachevskii, L.O., Voronin, A.D., Dmitriev, E.A., Stroganova, M.N., Shoba, S.A., 1980. Pochvenno-biogeotsenoticheskie issledovaniia v lesnykh biogeotsenozaakh [Soil biogeocenotic studies in forest biogeocenoses]. Moscow State University, Moscow, Russia, 160 p. (In Russian).
- Karpachevskii, M.L., Tepliakov, V.K., Yanitskaia, Iaroshenko, A.Yu., Beliakova, A.V. et al., 2014. Osnovy ustoichivogo lesoupravleniiia: uchebnoe posobie dlja vuzov [Fundamentals of sustainable forest management: textbook for universities]. World Wide Fund for Nature (WWF), Moscow, Russia, 266 p. (In Russian).
- Kryshen', A.M., 2006. Rastitel'nye soobshchestva vyrubok Karelii [Plant communities of clearcuts in Karelia]. Nauka, Moscow, Russia, 262 p. (In Russian).
- Martynov, A.N., 2008. Osnovy lesnogo khoziaistva i taksatsii lesa [Fundamentals of forestry and forest inventory]. Lan', St. Petersburg, Russia, 372 p. (In Russian).
- Melekhov, I.S., 2003. Lesovodstvo [Forestry]. Moscow State Forest University, Moscow, Russia, 320 p. (In Russian).
- MacKenzie, N.A. 2010. Ecology, conservation and management of Aspen: A literature review. Scottish Native Woods, Aberfeldy, UK, 40 p.
- Oreshkin, D.G., Mirin, D.M., Matveev, I.V., 2004. Polevaiia praktika po geobotanike dlja studentov starshikh kursov [Geobotany field practice for senior students]. Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia, 178 p. (In Russian).
- Rudolphi, J., Jönsson, M.T., Gustafsson, L., 2014. Biological legacies buffer local species extinction after logging. *Journal of Applied Ecology* 51 (1), 53–62.
- Work, T.T., Spence, J.R., Volney, W.J.A., Morgantini, L.E., Innes, J.L., 2003. Integrating biodiversity and forestry practices in western Canada. *The forestry chronicle* 79 (5), 906–916.
- Zalesov, S.V., Belov, L.A., Vedernikov, E.A., Zalesov, V.N., Zalesova, E.S. et al., 2015. K voprosu o tselesoobraznosti uborki derev'ev osiny pri zagotovke drevesiny v spelykh i perestoinykh elovykh nasazhdenniakh [Toward the feasibility of harvesting aspen trees during timber harvesting in mature and overmature spruce stands]. *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa* [Actual Problems of the Forest Complex] 43, 17–19. (In Russian).
- Zaugol'nova, L.B., Khanina, L.G., 1996. Opyt razrabotki i ispol'zovaniia baz dannykh v lesnoi fitotsenologii [Experience in the development and use of databases in forest phytocenology]. *Lesovedenie* [Forestry] 1, 76–83. (In Russian).
- Zobel, K., Zobel, M., Peet, R.K., 1993. Change in pattern diversity during secondary succession in Estonian forests. *Journal of Vegetation Science* 4 (4), 489–498.