

УДК 630*228.81+630*231.1(1–924.93)

РОЛЬ МИКРОСАЙТОВ В ЕСТЕСТВЕННОМ ВОЗОБНОВЛЕНИИ ДЕРЕВЬЕВ В ТЕМНОХВОЙНЫХ ВЫСОКОТРАВНЫХ ЛЕСАХ СЕВЕРНОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

© 2019 г. А. С. Ефименко*, А. А. Алейников*.*

*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Россия, 117997 Москва, Профсоюзная ул., 84/32

@E-mail: aaacastor@gmail.com

Поступила в редакцию 07.04.2017 г.

После доработки 01.02.2018 г.

Принята к публикации 22.03.2018 г.

Представлены результаты исследования роли микросайтов разных типов: выровненных подкороновых и межкороновых участков; пней, валежин, бугров и ям в естественном возобновлении деревьев в абсолютно разновозрастных темнохвойных бореально-высокотравных лесах Северного Предуралья. Определены площади микросайтов разных типов, дана общая характеристика естественного возобновления, выявлена приуроченность подроста деревьев разных видов к микросайтам разных типов и оценено его распределение по онтогенетическим состояниям. Отмечено, что самая низкая плотность подроста обнаружена на выровненных участках, которые занимают наибольшую площадь сообщества, а самая высокая — на микросайтах, приподнятых над поверхностью почвы: валежинах, пнях и буграх, площадь которых мала. Наибольшая плотность подроста всех видов деревьев отмечена на пнях, а на буграх и валежинах она меньше в 4.3 и 3 раза соответственно. Показано, что для успешного приживания подроста деревьев разных видов в бореально-высокотравных лесах необходимы микросайты, приподнятые над поверхностью земли (пни, валежины и бугры).

DOI: 10.1134/S000233291902005X

В настоящее время в мировой литературе успешно развиваются представления о микромозаичной структуре лесных экосистем. Элементарная единица этой структуры — микросайт, который образуется в процессе жизни и смерти деревьев. Наличие в естественных лесах микросайтов повышает гетерогенность среды и увеличивает биологическое разнообразие (Stephens, 1956; Harmon, 1988; McCarthy, 2001; Simon *et al.*, 2011; Евстигнеев, Горнова, 2017). В литературе многократно отмечались значение отдельных микросайтов в возобновлении деревьев и важность роли разложившихся валежин и пней в приживаемости подростов хвойных видов деревьев (Обновленский, 1935; Чумин, 1965; Hofgaard, 1993; Zielonka, 2006; Bace *et al.*, 2011; Рипа, 2017). Значение остальных микросайтов остается малоизученным из-за отсутствия лесных экосистем с четко выраженной микромозаичной структурой, которая свойственна природным лесам.

Детальные исследования микромозаичной структуры старовозрастных лесов в верховьях р. Печоры выявили особую роль микросайтов в поддержании биологического разнообразия рас-

тений и животных разных групп (Смирнова и др., 2011; Lugovaya *et al.*, 2013; Гончаров и др., 2014; Tsyganov *et al.*, 2015). В то же время, несмотря на высокую значимость микросайтов в возобновлении деревьев разных видов, работ по оценке их площадей в разных типах леса очень мало. В литературе есть сведения о размерах микросайтов отдельных типов и их числе на единицу площади. Преобладают данные о валеже (Szewczyk, Szewczyk, 1996; Narukawa, Yamamoto, 2003), значительно меньше их о площадях микросайтов других типов (Kuuluvainen, Juntunen, 1998; Bace *et al.*, 2011). В ходе нашего исследования впервые определены размеры микросайтов разных типов и их число на пробной площади (ПП) в бореально-высокотравных пихто-ельниках.

Несмотря на длительные исследования естественного возобновления в бореальных лесах Северного Предуралья (Коренные..., 2006; Бобкова, Бессонов, 2009), практически не изучены в этом отношении уникальные бореально-высокотравные пихто-ельники. Эти леса отличаются длительным спонтанным развитием, абсолютно разновозрастным древостоем, сложной парцеллярной ор-

Таблица 1. Характеристика древостоя на пробных площадях (ПП)

Вид	ПП 1		ПП 2		ПП 3		ПП 4	
	<i>n</i>	<i>s</i>	<i>n</i>	<i>s</i>	<i>n</i>	<i>s</i>	<i>n</i>	<i>s</i>
<i>Picea obovata</i>	288	15.1796	152	15.7534	340	16.5357	268	18.0123
<i>Abies sibirica</i>	252	6.1824	184	7.1539	508	9.065	400	10.6119
<i>Pinus sibirica</i>	24	4.2204	0	0	32	8.5378	12	3.3202
<i>Betula pubescens</i>	16	0.0389	16	0.0933	36	1.0023	4	0.005
Итого	580	25.6214	352	23.0006	916	35.1409	684	31.9495

Примечание. *n* — число деревьев на 1 га, *s* — сумма площадей поперечного сечения, м²/га.

ганизацией, высоким видовым разнообразием и господством в напочвенном покрове мощно развитого полога высоких (1–1.5 м) трав (Алейников, Лазников, 2012; Aleinikov *et al.*, 2016).

Цель исследования — оценить значение микросайтов разных типов в возобновлении деревьев разных видов в темнохвойных бореально-высокотравных лесах Северного Предуралья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в лесном массиве, расположенном в верховьях р. Печоры, на территории Печоро-Ильчского заповедника (60°02' с. ш., 58°59' в. д.). По лесорастительному районированию (Смолоногов, 1995) эта территория отнесена к Западно-Уральской предгорной увалисто-равнинной провинции Уральской горно-увалисто-равнинной области. Район исследования характеризуется умеренно континентальным климатом: среднегодовая температура воздуха равна –0.4°C; средние температуры января и июля составляют –15 ... –17.5°C и 15.5–16.5°C соответственно. Сумма температур выше +5°C составляет 1600–1800°C, сумма осадков за год — 627 мм. Увлажнение избыточное, гидротермический коэффициент Селянинова равен 1.5–1.8. Снежный покров устанавливается в конце октября—начале ноября и сохраняется 180–190 сут, его мощность 1.5–2 м. Продолжительность вегетационного периода 140–150, безморозного периода 80–110 сут (Атлас..., 1997).

Для достижения поставленной цели мы использовали разработанную ранее классификацию микросайтов бореальных лесов (Смирнова и др., 2013) из двух уровней организации: положения микросайтов под кронами и между кронами деревьев и происхождения микросайтов. К микросайтам отнесены элементы ветровально-почвенного

(валежины, ямы, бугры) и ветровального (пни, валежины) комплексов (ВПК, ВК соответственно). В качестве отдельного микросайта выделены ровные участки, на которых нет элементов ВПК или ВК. Такое подразделение, с одной стороны, позволяет оценить воздействие кроны дерева (затенение и опад) или его отсутствие, а с другой — положение по отношению к поверхности почвы: ровная поверхность (выровненные участки), понижение (яма) и повышение (пень, бугор, валежина).

Для оценки роли микросайтов в естественном возобновлении деревьев в пихто-ельнике бореально-высокотравном были заложены четыре смежные ПП (по 0.25 га каждая), расположенные на слабопологом склоне (уклон 3°) восточной экспозиции. Абсолютные высоты — 310–320 м над уровнем моря.

Древесный ярус сложен четырьмя видами: пихтой сибирской *Abies sibirica* Ledeb., елью сибирской *Picea obovata* Ledeb., кедром сибирским *Pinus sibirica* Du Tour or (Loudon) Mayr, березой пушистой *Betula pubescens* Ehrh. На трех ПП по числу стволов доминируют пихты, а по суммам площадей поперечного сечения (СППС) — ели. Берез и кедров по числу стволов приблизительно одинаково (за исключением ПП 2, где кедров отсутствуют), а по СППС преобладает кедр (табл. 1). Древостой на всех ПП абсолютно разновозрастный (присутствуют все возрастные поколения, максимальный возраст растущих елей и пихт 230–250, а кедров ~450 лет). Древостой очень неравномерен как по сомкнутости, так и по структуре. Распределение деревьев групповое, сомкнутость древесного полога небольшая (30–50%), характерны вертикальная сомкнутость и отсутствие четких ярусов. Это значительно затрудняет использование стандартных методик для определения таксационных показателей. Внутри- и межвидовая конкуренция, свойственная таким ле-

Таблица 2. Число и площади микросайтов разных типов на пробных площадях (ПП)

ПП	Типы микросайтов								
	валежина		пень		яма*		бугор		выровненный участок**
	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>S</i>
ПП 1	131	118.34	55	3.15	16	10.64	16	10.64	2357.2
ПП 2	133	153.54	61	2.94	16	6.9	16	6.9	2329.7
ПП 3	144	196.06	54	4.7	10	4.13	10	4.13	2291
ПП 4	159	169.97	70	4.22	16	9.35	16	9.35	2307.1
Среднее	142 ± 6	159.5 ± 16.3	60 ± 4	3.7 ± 0.4	14 ± 1	7.7 ± 1.4	14 ± 1	7.7 ± 1.4	2321.3 ± 14.4

Примечание. *n* — число микросайтов на участке; *S* — площадь микросайтов, м². После “±” — стандартная ошибка среднего, для табл. 2–4. * — горизонтальные проекции ям приняты равными горизонтальным проекциям бугров. ** — выровненные участки не считали.

сам, приводит к сильным различиям в основных морфологических характеристиках деревьев. Популяции ели и пихты в этих сообществах характеризуются наиболее широкими диапазонами диаметров и высот и полночленными онтогенетическими спектрами.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 70–90%. Этот ярус состоит из трех подъярусов. В верхнем подъярусе преобладают виды бореального высокотравья (*Aconitum septentrionale* Koelle, *Actaea erythrocarpa* Fish., *Cacalia hastata* L., *Crepis sibirica* L., *Delphinium elatum* L., *Paeonia anomala* L. и др.), в среднем — неморальные, нитрофильные и лугово-опушечные виды (*Milium effusum* L., *Stellaria holostea* L., *St. nemorum* L., *Ranunculus propinquus* C. A. Mey., *Vicia sepium* L. и др.), в нижнем — бореальные кустарнички (*Vaccinium myrtillus* L.) и бореальное мелкотравье (*Trifolium europaeum* L., *Maianthemum bifolium* L.). Высота травяного покрова достигает 1.5 м. Преобладающие почвы — буроземы грубогумусные на элювиоделювиальных горных породах (Смирнова и др., 2013).

На каждой из четырех ПП были проведены сплошной учет и картирование особей подроста и микросайтов с помощью измерительного комплекса Field-Map (<http://www.fieldmap.cz>). К подросту относили растения с $D_{1.3\text{ м}} < 2$ см, где $D_{1.3\text{ м}}$ — диаметр ствола на высоте 1.3 м. У каждой особи определяли вид, онтогенетическое состояние и тип микросайта, на котором она произрастает. У валежин измеряли длину, максимальный и минимальный диаметры, у пней — высоту и диаметр основания. Площадь поверхности валежин рассчитали по формуле площади трапеции:

$$S = 1/2 (D_{\min} + D_{\max})L,$$

где $D_{\max}$ — диаметр основания валежины, $D_{\min}$ — диаметр вершины валежины, L — длина валежины. Площадь поверхности пня рассчитывали по формуле площади круга: $S_{\text{п}} = \pi R^2$, где R — 1/2 диаметра основания пня. Площади горизонтальных проекций бугров были рассчитаны по формуле площади эллипса: $S = \pi R_1 R_2$, где R_1 и R_2 — длины большой и малой полуосей соответственно. Площади горизонтальных проекций западин (ям) условно приняты равными площади вертикальной проекции бугров. Плотность подроста на микросайтах пересчитана на 100 м², для сообщества в целом — на 1 га.

Зависимость жизненного состояния подроста от расположения в меж- и подкроновом пространстве оценивали с помощью критерия Пирсона χ^2 . Общую плотность подроста на участках, плотность подроста разных видов деревьев, плотность подроста на микросайтах разных типов, в том числе с учетом онтогенетических состояний, сравнивали с помощью непараметрического критерия Краскела–Уоллиса (H), попарное сравнение данных проводили по критерию Колмогорова–Смирнова. Во всех критериях за уровень значимости принята вероятность $p < 0.05$. В тексте приведены средние значения (M) и (после знака “±”) стандартная ошибка средней (m). Статистическая обработка данных проведена в программном пакете Statistica 9.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Микромозаичная структура. В исследованном сообществе выявлены микросайты всех типов: выровненные участки, валежины, пни, ямы и бугры. Наибольшую площадь занимают выровненные участки (93% общей площади). В качестве особенностей этих участков следует отметить мощный травяной покров, в котором доминиру-

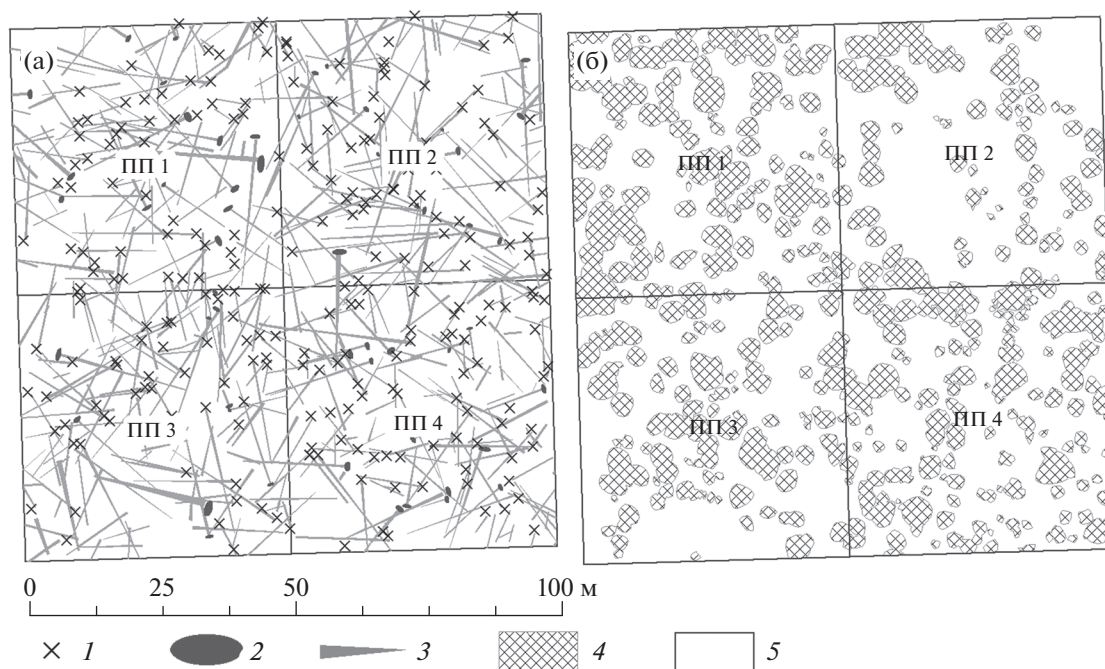


Рис. 1. Карта пространственного размещения микросайтов (а) и горизонтальных проекций крон деревьев (б) на исследуемых участках. ПП 1–ПП 4 – пробные площади, 1 – пни, 2 – бугры, 3 – валежины, 4 – горизонтальные проекции крон живых деревьев, 5 – выровненные участки.

ют виды бореально-высокотравной эколого-ценотической группы. Высота этого покрова достигает 1.5–2 м. На долю остальных микросайтов приходится ~7% общей площади, 6% которой занимают валежины. Плотность и проективное покрытие валежин мало различаются на участках. Площади пней, бугров и ям также мало различаются, а их совокупная доля составляет <1% (рис. 1а, табл. 2). Значительное преобладание пней над буграми и западинами, т.е. элементов ветровальных комплексов над элементами ветровально-почвенных комплексов – следствие сильного поражения древостоя грибными болезнями, в ре-

зультате которых деревья ломаются, а не вываливаются (Алейников и др., 2017).

Анализ поверхности относительно горизонтальных проекций крон деревьев показал, что большая часть поверхности ПП – межкronовые (открытые) пространства (65.8%), площадь, занимаемая подкronовыми пространствами, значительно меньше (34.2%) (рис. 1б, табл. 3). Сравнение микро мозаичной структуры четырех участков выявило их значительное сходство: на каждой ПП преобладают выровненные поверхности, значительно меньшую площадь занимают валежины, ямы, бугры и пни. Длительное спонтанное развитие этого сообщества (450–500 лет и более) привело к накоплению большого количества валежа. В то же время небольшое число ям и бугров – следствие более частого слома деревьев с образованием пней и валежин по сравнению с вывалами. Это обусловлено несколькими факторами, и в первую очередь поражённостью деревьев грибными заболеваниями. Вполне вероятно, что наиболее частый слом деревьев в сообществе – одна из главных причин высокой разреженности древесного яруса с преобладанием межкronовых пространств.

Характеристика естественного возобновления и приуроченность подроста к микросайтам разных типов. В пихто-ельнике бореально-высокотрав-

Таблица 3. Характеристика меж- и подкronовых пространств на пробных площадях (ПП)

ПП	Площадь пространства, м ²		
	подкronового	межкronового	общая
ПП 1	822.3	1677.7	2500
ПП 2	623.2	1876.8	2500
ПП 3	900.8	1599.2	2500
ПП 4	1076.3	1423.7	2500
Среднее	855.6 ± 93.9	1644.3 ± 93.9	10000

Таблица 4. Плотность подроста на пробных площадях (ПП), особей/га

Вид	ПП 1	ПП 2	ПП 3	ПП 4	Всего	$M \pm m$
<i>Picea obovata</i>	504	884	608	1400	3396	849 ± 200
<i>Abies sibirica</i>	140	120	140	144	544	136 ± 5
<i>Pinus sibirica</i>	36	16	20	60	132	33 ± 10
<i>Betula pubescens</i>	104	72	88	76	340	85 ± 7
Итого	784	1092	856	1680	4412	1103 ± 203

Примечание. M – среднее, m – стандартная ошибка среднего, для табл. 4–7.

ном подрост представлен елью, пихтой, кедром и березой. Средняя плотность подроста всех видов – 1103 ± 203 особей/га, она незначительно варьирует по ПП. Средние плотности подроста разных видов статистически значимо различаются ($H = 14.13$, $p = 0.003$): наибольшая плотность подроста ели 849 ± 200 особей/га, пихты и березы в 6.2 и 10 раз меньше соответственно, плотность подроста кедра составляет всего 33 ± 10 особей/га (табл. 4).

Выявлено сходство онтогенетического состава подроста всех видов деревьев: в подросте ели, пихты и кедра преобладают im1-растения, их плотность статистически значимо превышает плотность im2- и v1-растений (ель – $H = 9.846$, $p = 0.007$; пихта – $H = 9.073$, $p = 0.011$; кедр – $H = 8.481$, $p = 0.014$). Плотность v1-растений ели в 5 раз меньше плотности im2-растений ($p < 0.05$), а плотности im2- и v1-растений пихты ($p < 0.05$) и кедра ($p < 0.05$) примерно одинаковы. Плотность подроста бере-

зы одинаково низкая во всех трех онтогенетических состояниях ($H = 2.036$, $p = 0.361$) (рис. 2).

На первом этапе исследования оценена встречаемость подроста деревьев разных видов в меж- и подкروновых пространствах без учета его приуроченности к микросайтам. В межкroновых пространствах отмечено 73% подроста всех видов деревьев, в подкroновых – 27%. И в меж-, и в подкroновых пространствах преобладает подрост ели, подрост пихты и березы значительно меньше. Подрост кедра везде встречается крайне редко. Наибольшая плотность подрост ели и березы отмечена в межкroновых пространствах, при этом отличия статистически значимы только для березы. Плотности подрост пихты и кедра как в меж-, так и в подкroновых пространствах примерно одинаковы. Суммарные плотности подроста всех видов в меж- и подкroновых пространствах статистически значимо различаются (табл. 5). Кроме этого мы оценили зависимость распределения

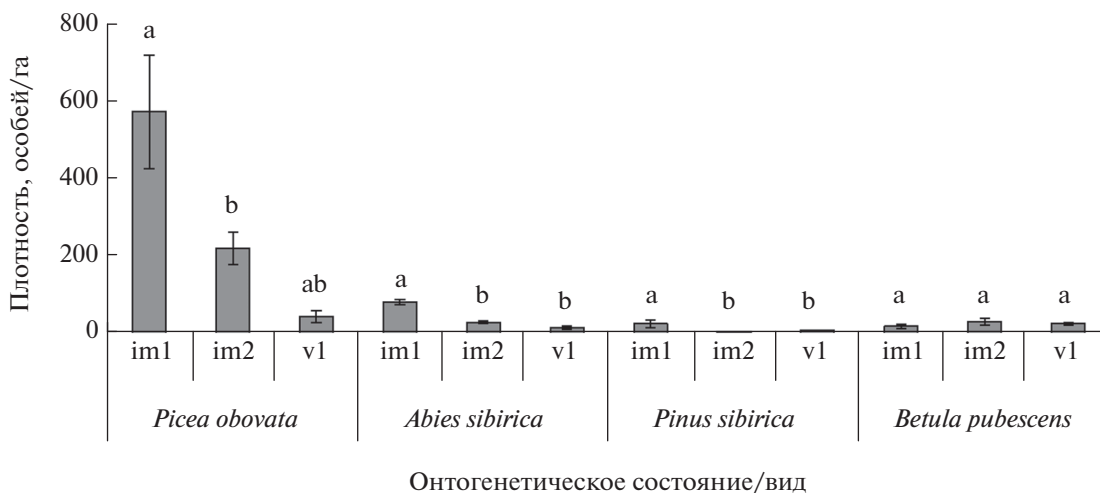


Рис. 2. Онтогенетический состав подрост в пихто-ельнике высокотравном. Разными буквами обозначены статистически значимо различающиеся микросайты; для рис. 2 и 3.

Таблица 5. Плотность подроста в меж- и подкроновых пространствах (тест Краскела–Уоллиса)

Вид	Плотность подроста в пространстве, особей/га						<i>H</i>	<i>p</i>
	межкroновом			подкroновом				
	<i>M</i> ± <i>m</i>	min	max	<i>M</i> ± <i>m</i>	min	max		
<i>Picea obovata</i>	1134 ± 388	584	2241	366 ± 85	225	611	3	0.083
<i>Abies sibirica</i>	161 ± 22	125	225	94 ± 28	37	167	2.08	0.149
<i>Pinus sibirica</i>	39 ± 22	12	105	27 ± 20	0	85	0.34	0.5614
<i>Betula pubescens</i>	107 ± 14	80	143	45 ± 12	24	78	5.33	0.021
Весь подрост	1441 ± 429	844	2683	532 ± 126	337	877	4.08	0.043

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые отличия; для табл. 5–7.

Таблица 6. Плотность подроста (особей/га) на микросайтах разных типов (тест Краскела–Уоллиса)

Вид	Типы микросайтов													<i>H</i>	<i>p</i>
	валежина			пень			бугор			выровненные участки					
	$M \pm m$	min	max	$M \pm m$	min	max	$M \pm m$	min	max	$M \pm m$	min	max			
<i>Picea obovata</i>	185 ± 48	106	311	14 ± 3	8	22	5 ± 3	1	13	9 ± 5	2	23	10.587	0.014	
<i>Abies sibirica</i>	25 ± 1	22	28	1	1	2	3 ± 0	3	4	6 ± 2	1	10	10.231	0.017	
<i>Pinus sibirica</i>	8 ± 3	4	15	2 ± 1	1	2	0	0	0	0	0	0	3.529	0.06	
<i>Betula pubescens</i>	19 ± 1	16	22	2 ± 1	1	5	2	0	0	1	1	1	7.519	0.057	
Итого	235 ± 51	155	372	18 ± 4	9	24	8 ± 3	1	16	15 ± 7	3	34	9.872	0.02	

подроста разных видов по уровням жизненности от произрастания в меж- и подкroновых пространствах. Для подроста ели, кедрa и березы такая зависимость обнаружена не была ($\chi^2 = 1.85$, 2.068, 4.319, $dF = 2$; $p > 0.05$): доли особей нормальной жизненности в меж- и подкroновых пространствах не различаются. Для пихты зависимость оказалась статистически значимой ($\chi^2 = 8.12$, $dF = 2$; $p < 0.05$): в межкroновом пространстве доля особей нормальной жизненности в 2 раза больше, чем в подкroновом, а доли особей понижен-

ной и низкой жизненности примерно одинаковы. Дальнейший анализ учета приуроченности подроста разных видов к микросайтам проведен без разделения на меж- и подкroновые пространства.

На втором этапе исследования на каждой ПП рассмотрена приуроченность подроста к микросайтам. В исследованном сообществе подрост деревьев встречается на микросайтах разных типов. Большая часть подроста произрастает на валежинах (85%), значительно меньшая — на пнях и выровненных участках (по 6% соответственно).

Таблица 7. Некоторые статистические показатели плотности подроста на микросайтах разных типов (особей/100 м² микросайта, тест Краскела–Уоллиса)

Вид	Типы микросайтов												<i>H</i>	<i>p</i>
	валежина			пень			бугор			выровненные участки				
	$M \pm m$	min	max	$M \pm m$	min	max	$M \pm m$	min	max	$M \pm m$	min	max		
<i>Picea obovata</i>	130 ± 48	54	263	396 ± 105	234	698	59 ± 25	11	122	0.38 ± 0.21	0.09	1	12.639	0.006
<i>Abies sibirica</i>	16 ± 3	11	24	26 ± 10	21	47	42 ± 20	28	97	0.26 ± 0.09	0.04	0.43	11.033	0.012
<i>Pinus sibirica</i>	6 ± 3	2	13	17 ± 10	24	43	0	0	0	0	0	0	3.429	0.064
<i>Betula pubescens</i>	12 ± 1	9	15	43 ± 26	21	118	48	0	0	0.02 ± 0.01	0.04	0.04	7.939	0.047
Итого	163 ± 54	80	314	481 ± 103	306	730	113 ± 45	11	218	0.66 ± 0.29	0.13	1.47	9.551	0.023

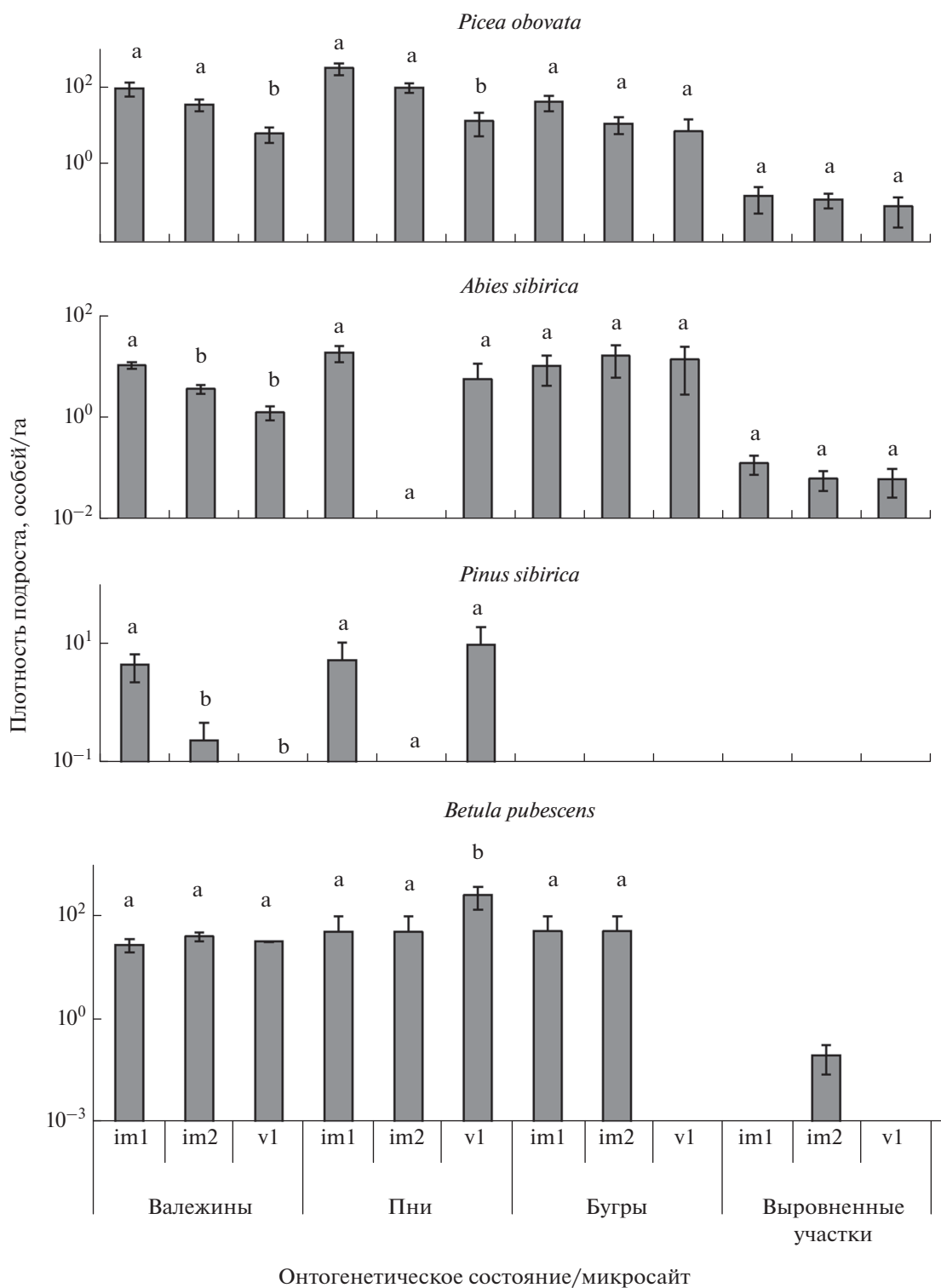


Рис. 3. Онтотипический состав подроста деревьев на микросайтах разных типов.

Крайне редко подрост встречается на буграх. В ямах подрост не обнаружен (табл. 6).

Плотность и онтогенетический состав подроста на микросайтах разных типов. Анализ про-

странственного размещения подроста на участках выявил его крайне неравномерное распределение. Средние плотности подроста всех видов на микросайтах разных типов статистически значи-

мо различаются. При этом наибольшая плотность подроста отмечена на пнях; на буграх и валежинах она соответственно в 4.2 и 3 раза меньше, чем на пнях, а самая низкая — на выровненных участках. В ямах подрост не обнаружен (табл. 7).

Подрост ели, пихты и березы встречается на микросайтах всех типов, а подрост кедра — только на валежинах и пнях. Наибольшая плотность ели отмечена на пнях, валежинах и буграх, наименьшая — на выровненных участках (табл. 7). Наибольшая плотность подроста пихты отмечена на буграх, на пнях и валежинах она в 1.6 и 2.6 раза меньше соответственно, на выровненных участках плотность крайне низкая. Наибольшая плотность подроста березы отмечена на пнях, валежинах и буграх, наименьшая — на выровненных участках. Плотности подроста кедра на микросайтах примерно одинаковы и статистически значимо не различаются.

Онтогенетический состав и плотность подроста деревьев четырех видов на микросайтах разных типов различаются. На микросайтах всех типов плотность подроста уменьшается от $im1$ к $v1$, что наиболее четко проявляется у ели. Минимальная плотность у ели, пихты и березы отмечена на выровненных участках, максимальная — у ели и березы на пнях, а у пихты — на буграх (рис. 3), причем если плотности $im1$ - и $im2$ -растений ели на всех микросайтах чаще всего не различаются, то плотность $v1$ -растений на валежинах и пнях значительно ниже ($p < 0.05$). Плотности особей пихты каждого онтогенетического состояния на каждом микросайте примерно одинаковы, за исключением валежин, на которых плотность $im1$ -растений значительно выше плотности $im2$ - и $v1$ -растений ($p < 0.05$). У кедра подрост есть только на валежинах и пнях. При этом наибольшие примерно одинаковые ($p > 0.05$) плотности $im1$ - и $v1$ -растений кедра отмечены на пнях (рис. 3). На валежинах подрост кедра размещен неравномерно, преобладают $im1$ -растения ($p < 0.05$) (рис. 3). Плотности подроста березы разных онтогенетических состояний на микросайтах одинаковы ($p > 0.05$), за исключением $v1$ -растений: их наибольшая плотность отмечена на пнях, а на валежинах она в 8.2 раза меньше.

Таким образом, подрост всех видов деревьев представлен особями трех онтогенетических состояний, которые встречаются на микросайтах практически всех типов, но наиболее важно для жизни ценопопуляций наличие $v1$ -растений, которые впоследствии выйдут в ярус деревьев. Несмотря на то что наибольшие плотности $v1$ -растений ели и березы в бореально-высокотравном пихто-ельнике отмечены на валежинах, а пихты и

кедра — на выровненных участках и пнях, максимальные плотности $v1$ -растений ели, кедра и березы с учетом площади микросайтов выявлены на пнях, а пихты — на буграх.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Восполнены отсутствующие данные по естественному возобновлению в высокотравных лесах. Несмотря на множество исследований подрост в Северном Предуралье, большинство из них было проведено в сообществах наиболее распространенных типов леса (Коренные..., 2006; Ильчуков, 2008; Бобкова, Бессонов, 2009 и др.). Бореально-высокотравные леса, фрагментарно встречающиеся по всему Северному Предуралью, остались неизученными. Комплексные исследования этих лесов выявили их сложную структурную организацию и их принципиальное отличие от более широко распространенных зеленомошных и сфагновых — в развитии мощного травяного покрова, затрудняющего возобновление деревьев. Подобные примеры взаимодействия травяной и древесной синузид были описаны на других территориях (Генсирук, 1958; Горшенин и др., 1972; Лашинский и др., 1991). В исследованном сообществе при крайне низкой плотности успешно возобновляется подрост ели и пихты, значительно меньше — березы. Кедр практически не возобновляется. Похожие результаты были получены и в крупнопоротниковых лесах Северного Предуралья (Леонтьев, 1963; Алейников, Ефименко, 2012; Ефименко, Алейников, 2014). Вероятно, отмеченная плотность подроста достаточна для самоподдержания ценопопуляций основных видов деревьев.

Ранее (Карпачевский и др., 1999; Грязькин, 2001) было предположено, что благоприятные условия для приживания подроста существуют как в меж-, так и в подкроновых пространствах. Однако наши исследования показывают, что в межкроновых пространствах существенно больше подрост ели и березы, чем в подкроновых, а подрост пихты и кедра почти не различаются. Максимальные плотности подрост ели, пихты, кедра и березы отмечены на микросайтах, поднятых над поверхностью земли: валежинах, буграх и пнях, которые могут располагаться как в травяном ярусе, так и над ним. Подобная приуроченность была отмечена во многих старовозрастных лесах (Narukawa, Yamamoto, 2002; Bellingham, Richardson, 2006). Она связана прежде всего с увеличением экологической емкости сообщества — присутствием новых благоприятных местообитаний. Согласно ранее приведенным дан-

ным разлагающиеся валежины и пни на всех стадиях разложения более благоприятны для прорастания семян и дальнейшего роста деревьев, чем ровные пространства (Harmon, 1988; Zielonka, 2006; Vase *et al.*, 2011, 2012). Некоторые авторы объясняют избирательность подростом микросайтов, приподнятых над поверхностью земли, следующими особенностями: снижением конкуренции подроста со мхами и травами (Harmon, Franklin, 1989), удержанием семян видов хвойных деревьев (Szweczyk, Szwagrzyk, 1996). Надо отметить, что максимальная плотность v_1 -растений — резерва будущего древостоя — также обнаружена на приподнятых микросайтах (пнях, валежинах и буграх). Именно эти микросайты определяют возможность успешного возобновления деревьев разных видов. Подрост ели и пихты одинаково успешно возобновляется на пнях, валежинах и буграх. На этих микросайтах его плотность значительно выше, чем на выровненных участках. Подрост березы одинаково редко встречается на валежинах, пнях и буграх, а подрост кедра — на валежинах и пнях.

Результаты исследований особенностей возобновления деревьев разных видов в уникальных высокотравных лесах Северного Предуралья существенно меняют представления о роли микросайтов и особенностях развития подроста в ненарушенных лесах с мощным травяным покровом. Такие леса представляют собой рефугиумы биологического разнообразия, и поэтому исследования состояния в них подроста необходимы для оценки возможности их длительного самоподдержания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представлены результаты исследований микромозаичной структуры пихто-ельника высокотравного. Дана общая характеристика естественного возобновления деревьев четырех видов, а также оценена плотность подроста на микросайтах разных типов и выровненных участках с учетом онтогенетических состояний растений. Получены количественные данные о площади микросайтов в бореально-высокотравном пихто-ельнике. Несмотря на малую площадь микросайтов, приподнятых над поверхностью почвы, в совокупности они создают необходимые условия для успешного возобновления видов деревьев, увеличивают гетерогенность среды и способствуют повышению биоразнообразия. Полученные данные — один из шагов к познанию структурной организации сообществ разных типов леса на разных сукцессионных стадиях.

Мощный травяной покров влияет и на плотность подроста, и на его пространственное распределение. Несмотря на большую площадь выровненных участков, на них отмечена минимальная плотность подроста. Максимальная же плотность подроста обнаружена на валежинах, пнях и буграх — микросайтах, значительно возвышающихся над выровненными участками. Основная причина отсутствия подроста деревьев на выровненных участках в высокотравном сообществе — затенение подроста крупными травами.

Полученные результаты составляют основу для прогноза развития прижившегося на микросайтах подроста. Вероятно, подрост, достигший виргинильного состояния, будет основой древостоя. В связи с этим необходим дальнейший мониторинг его роста и развития на модельных микросайтах. Судя по полученным данным, значительный интерес представляют дальнейшие углубленные исследования возобновления деревьев в высокотравных и крупнопоротниковых таежных лесах, поскольку они позволят оценить устойчивость этих уникальных лесов.

Работа выполнена в рамках госзадания ЦЭПЛ РАН и при финансовой поддержке РФФИ (гранты 15-34-20967, 16-04-00395).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алейников А.А., Ефименко А.С. Характеристика естественного возобновления кедра сибирского (*Pinus sibirica*) в крупнопоротниковых и высокотравных лесах Северного Предуралья // Вестник МГУЛ — Лесной вестник. 2012. Т. 92. № 9. С. 52–57.
- Алейников А.А., Лазников А.А. Популяционная структура древесных видов разновозрастных елово-пихтарников Северного Предуралья // Вестник МГУЛ — Лесной вестник. 2012. № 2. С. 32–37.
- Алейников А.А., Тюрин А.В., Ефименко А.С. Особенности формирования микромозаичной структуры темнохвойных лесов Северного Предуралья // Лесотехн. журн. 2017. № 2. С. 42–54.
- Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М.: Дрофа, 1997. 115 с.
- Бобкова К.С., Бессонов И.М. Естественное возобновление в среднетаежных ельниках Европейского северо-востока // Лесоведение. 2009. № 5. С. 10–16.
- Генцирук С.А. Естественное возобновление ели в горных условиях Карпат // Лес. журн. 1958. № 5. С. 3–12.
- Гончаров А.А., Храмова Е.В., Тиунов А.В. Микростациональные различия трофической структуры сообществ почвенных беспозвоночных в лесах Печоро-Илычского заповедника // Почвоведение. 2014. № 5. С. 571–579.
- Горшенин Н.М., Кривицкий Г.Т., Савич И.П. Влияние травяного покрова вырубок на возобновление бука европейского и методы определения жизнестойкости подроста // Лесоведение. 1972. № 4. С. 41–49.

- Грязькин А.В. Возобновительный потенциал таежных ельников (на примере ельников Северо-Запада России). СПб.: СПбГЛТА, 2001. 188 с.
- Евстигнеев О.И., Горнова М.В. Микросайты и поддержание флористического разнообразия высоко-травных ельников (на примере памятника природы "Болото Рыжуха", Брянская обл.) // Russ. J. Ecosyst. Ecol. 2017. V. 2 (2). doi 10.21685/2500-0578-2017-2-2
- Ефименко А.С., Алейников А.А. Приуроченность подроста деревьев к микросайтам в крупнопоротниковых лесах Северного Предуралья // Матер. Всерос. науч. конф. "Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика". Красноярск: Изд-во СО РАН, 2014. С. 271–274.
- Ильчуков С.В. Горизонтальная структура подроста ели в спелых среднетаежных ельниках // Лес. журн. 2008. № 1. С. 64–68.
- Карпачевский Л.О., Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С. Демутационные процессы в нарушенных сплошными ветровалами лесах // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. Смирновой О.В., Шапошниковой Е.С. СПб.: РБО, 1999. С. 380–387.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Лашинский Н.Н., Махатков И.Д., Лашинский Н.Н.-мл. Влияние травостоя на возобновление древесных пород в черневых лесах Салаира // Лесоведение. 1991. № 1. С. 66–69.
- Леонтьев А.М. Плодоношение ели сибирской на верхней Печоре // Тр. Печоро-Илычского заповедника. 1963. Вып. X. С. 5–87.
- Обновленский В.М. О влиянии микрорельефа на возобновление ели // Сов. ботаника. 1935. № 3. С. 90–95.
- Рипа С.И. Роль ветровально-почвенных комплексов в возобновлении древесных видов и в поддержании биологического разнообразия природных буковых и темнохвойно-буковых лесов Украинских Карпат // Russ. J. Ecosyst. Ecol. 2017. V. 2(2). doi 10.21685/2500-0578-2017-2-3
- Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А., Бовкунов А.Д., Запрудина М.В., Смирнов Н.С. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике // Лесоведение. 2011. № 6. С. 67–78.
- Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А., Бовкунов А.Д., Запрудина М.В., Смирнов Н.С. Типологическое и структурное разнообразие среднетаежных лесов Урала // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. Кн. 2 / Под ред. Исаева А.С. М.: КМК, 2013. С. 42–66.
- Смолоногов Е.П. Комплексное районирование Урала // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург: УГЛТА, 1995. Вып. 18. С. 24–41.
- Чумин В.Т. Роль валежа в процессе возобновления ельников // Сб. тр. ДальНИИЛХ. 1965. Вып. 7. С. 135–148.
- Aleynikov A.A., Smirnov N.S., Smirnova O.V. Tall-Herb Boreal Forests on North Ural // Russ. J. Ecosyst. Ecol. 2016. V. 1(3). doi 10.21685/2500-0578-2016-3-3
- Bace R., Svoboda M., Janda P. Density and height structure of seedlings in subalpine spruce forests of Central Europe: logs vs. stumps as a favorable substrate // Silva Fennica. 2011. V. 45. № 5. P. 1065–1078.
- Bace R., Svoboda M., Pouska V., Janda P., Cervenka J. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? // Forest Ecol. Manag. 2012. V. 266. P. 254–262.
- Bellingham P.J., Richardson S.J. Tree seedling growth and survival over 6 years across different microsites in a temperate rain forest // Can. J. Forest Res. 2006. V. 36. № 4. P. 910–918.
- Harmon M. Retention of needles and seeds on logs in *Picea sitchensis*–*Tsuga heterophylla* forests of coastal Oregon and Washington // Can. J. Bot. 1988. V. 67. P. 1833–1837.
- Harmon M., Franklin J. Tree seedlings on logs in *Picea*–*Tsuga* forests of Oregon and Washington // Ecology. 1989. V. 70. № 1. P. 48–59.
- Hofgaard A. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden // J. Veget. Sci. 1993. V. 4. P. 601–608.
- Kuuluvainen T., Juntunen P. Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest // J. Veget. Sci. 1998. V. 9. № 4. P. 551–562.
- Lugovaya D.L., Smirnova O.V., Zaprudina M.V., Aleynikov A.A., Smirnov V.E. Micromosaic structure and phytomass of ground vegetation in main types of dark conifer forests in the Pechora-Ilych state nature reserve // Russ. J. Ecol. 2013. V. 44. № 1. P. 1–8.
- McCarthy J. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests // Environ. Rev. 2001. V. 9. P. 1–59.
- Narukawa Y., Yamamoto S. Effects of dwarf bamboo (*Sasa* sp.) and forest floor microsites on conifer seedling recruitment in a subalpine forest, Japan // Forest Ecol. Manag. 2002. V. 163. № 1. P. 61–70.
- Narukawa Y., Yamamoto S. Development of conifer seedlings roots on soil and fallen logs in boreal and subalpine coniferous forests of Japan // Forest Ecol. Manag. 2003. V. 175. № 1–3. P. 131–139.
- Simon A., Gratzner G., Sieghardt M. The influence of windthrow microsites on tree regeneration and establishment in an old growth mountain forest // Forest Ecol. Manag. 2011. V. 262. № 7. P. 1289–1297.
- Stephens E.P. Tree uprooting of trees: a forest process // Proc. Soil Sci. Soc. Amer. 1956. V. 20. № 1. P. 113–116.
- Szewczyk J., Szwagrzyk J. Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand // Vegetatio. 1996. V. 122. P. 37–46.
- Tsyganov A.N., Komarov A.A., Mitchell E.A.D., Shimano S., Smirnova O., Aleynikov A., Mazei Y. Soil testate amoeba diversity is determined primarily by vegetation and habitat type in pristine taiga // Europ. J. Protistol. 2015. V. 51. P. 42–54.
- Zielonka T. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? // J. Veget. Sci. 2006. V. 17. P. 739–746.

The Role of the Microsites in Natural Regeneration of Trees in Boreal Tall Herb Dark-Needled Forests of the Northern Urals

A. S. Efimenko¹ and A. A. Aleinikov^{1, #}

¹*Centre for Problems of Ecology and Productivity of Forests RAS, ul. Profsoyuznaya 84/32, Moscow, 117997 Russia*

[#]*e-mail: aaacastor@gmail.com*

The results of researches on the role of different types of microsites: flat areas of under-crown and inter-crown microsites; stumps, fallen logs, mounds, and pits in the natural regeneration of trees in different age-tall boreal spruce-fir forests of the Northern Urals is presented in the article. Areas of microsites of different types are determined, general description of natural regeneration is given, its distribution by ontogenetic states is evaluated and attribution of the tree species undergrowth to different microsites is detected. It is shown that the lowest density of undergrowth in the flat areas, which occupy the largest area of the community (93%), and the highest density of undergrowth on microsites, that elevated above the ground: fallen logs, stumps and mounds, the area of which is small (7%). The highest density of undergrowth of all species trees was identified on the stumps (481 ± 103 ind./100 m²), on the mounds and fallen logs – in 4.3 and 3.0 times lower (113 ± 45 ind./100 m² and 163 ± 54 ind./100 m², respectively), while the lowest – on the flat areas (0.66 ± 0.29 ind./100 m²). It is ascertained that microsites relatively elevated above the ground (stumps, fallen logs, mounds) play a significant role in of the undergrowth take in tall-herb communities.