

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ
И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ОБИЛИЕ ЛЕСНЫХ КУСТАРНИЧКОВ
И МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ В ЭКОТОННОМ КОМПЛЕКСЕ
ЕЛЬНИК ЧЕРНИЧНЫЙ–ВЫРУБКА

© 2021 г. Н. В. Геникова^{1, *}, В. Н. Мамонтов², А. М. Крышень¹

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

²Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова
Уральского отделения Российской академии наук, г. Архангельск, Россия

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

Поступила в редакцию 04.08.2020 г.

После доработки 17.11.2020 г.

Принята к публикации 10.12.2020 г.

В условиях ельников черничных на территории Архангельской области (северная тайга) исследованы изменения обилия *Vaccinium myrtillus* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L. с одновременной оценкой температуры и освещенности в экотонных комплексах лес–вырубка. Обилие кустарничков резко снижается сразу после рубки древостоя как на открытом участке в центре вырубки, так и в переходных зонах экотонного комплекса. Различия в обилии кустарничков по зонам и по годам (2, 3, 5 и 10 лет после рубки) во многом могут быть объяснены физическими параметрами среды. Резкое изменение обилия черники и брусники после рубки древостоя в первую очередь связано с изменением освещенности. Однако в переходных зонах (опушках) воздействие микроклиматических факторов не столь очевидно, как на открытой вырубке и в лесу, где многое определяется структурой древесного яруса. В переходных зонах как абсолютные показатели температуры и освещенности, так и их изменчивость зависят от экспозиции границ леса. Изменения структуры напочвенного покрова в пределах переходных зон определяются влиянием древесного яруса, ослабленным по сравнению с лесными участками и значительно более сильным, чем на вырубке. Древесный ярус смягчает колебания температуры и защищает растения напочвенного покрова от заморозков, которые в северной тайге нередки на вырубках и других открытых участках. Размеры переходной зоны по данным изменения обилия кустарничков и микроклиматических параметров варьируют в зависимости от экспозиции стены леса, но в целом ее протяженность, как в сторону леса, так и в сторону вырубки примерно соответствует половине высоты деревьев первого яруса.

Ключевые слова: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, черника, брусника, микроклимат, экотон, экотонный комплекс, ельник черничный, вырубка, северная тайга

DOI: 10.31857/S0033994621020059

Усиление трансформации лесов при современных технологиях лесозаготовок ставит задачу сохранения лесной среды [1, 2], и в то же время возникает ряд вопросов о том, что такое лесная среда, как ее оценить, на какое расстояние распространяется влияние леса на вырубку. Ранее мы [3], а также ряд исследователей в других странах [1, 4] определяли зону перехода от леса к вырубке (экотонную зону) как расстояние примерно от половины до одной высоты дерева. Внешне эта зона проявляется не только в структуре древесного яруса, но и в изменении обилия видов напочвенного покрова, в количестве подроста и его параметрах [5]. Древесный ярус при этом влияет на напочвенный покров через конкуренцию за

питательные вещества и влагу, через распределение осадков, затенение и, соответственно, изменение температурного режима. Оценить влияние древесного яруса и размеры зоны влияния края леса можно по реакции доминирующих в исходном лесу видов. В северотаежных сообществах это, как правило, лесные кустарнички — черника *Vaccinium myrtillus* L. и брусника *V. vitis-idaea* L.

Рост лесных кустарничков зависит от различных факторов и меняется в зависимости от стадии восстановления леса после рубки, положения растений относительно края леса, который в свою очередь определяет микроклиматические условия. Часто напочвенный покров в еловом лесу представляет собой мозаику черничных и брус-

ничных микрогруппировок. С точки зрения выявления закономерностей формирования лесных растительных сообществ, представляет интерес, какие факторы определяют локальное преимущество каждого из этих видов. Брусника является видом с широкой экологической амплитудой, в то время как черника, осваивающая не менее широкий набор местообитаний, относится к группе растений, предпочитающих тенистые еловые леса [6].

Изучению изменения растительных сообществ после рубок посвящено большое количество публикаций [7–11 и др.]. Одним из важных аспектов взаимовлияния исходного лесного сообщества и образовавшейся вырубке является создание особой среды обитания в зоне их контакта и изменение микроклиматических условий по мере восстановления древесного яруса на вырубке [4, 12–15].

Статья продолжает цикл публикаций о структуре растительных сообществ в экотонном комплексе (ЭК) лес–вырубка в условиях северотаежных ельников черничных. Ранее нами публиковались результаты изучения изменения проективного покрытия (ПП) и встречаемости видов сосудистых растений через 2–10 лет после рубки древостоя [3, 16]. В данном исследовании мы ставили перед собой задачу оценить изменение освещенности, температуры воздуха и обилия лесных кустарничков в экотонных комплексах, возникающих после рубки древостоя, в условиях северотаежных ельников черничных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 2014–2016 гг. на территории Архангельской области в северотаежных ельниках черничных были проведены комплексные исследования микроклимата и напочвенного покрова на границе спелого ельника черничного и луговиковой вырубке.

В составе древостоев ельников черничных ель *Picea abies* s.l. представлена 8–9 единицами, ее средний возраст на разных пробных участках составлял от 110 до 180 лет. Примесь березы *Betula* sp. в древостоях не превышала 1–2 единиц, единично встречались сосна *Pinus sylvestris* L. и осина *Populus tremula* L. Средняя высота ели составляла 18 м. Исследованные древостои можно отнести к среднеполнотным (относительная полнота – 0.6–0.7) и низкобонитетным (V класс бонитета). Подрост средней густоты представлен угнетенной елью в возрасте 60–90 лет и отдельными деревьями березы. В редком подлеске произрастали *Sorbus aucuparia* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Juniperus communis* L. Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов составляло 50 и 80% соответственно при абсолютном доминировании *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*,

зеленых (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.) и сфагновых мхов (30%).

Всего было обследовано 7 участков вырубок 2006, 2011 и 2013 гг. (2, 3, 5 и 10 лет после рубки) средней площадью 50 га. Исследования на вырубках 2013 г. проводились на 2-й и 3-й год после рубки. Рубки проводились в зимний период, что способствовало сохранению почвенного и напочвенного покровов. Восстановительных мероприятий на вырубках не проводилось, древостой из *Betula* sp. с незначительной примесью *Picea abies* формировался естественным образом. Участки через 5–10 лет после рубки характеризовались наличием разреженного подроста, расположенного группами.

Исследования микроклиматических показателей включали в себя измерения освещенности и температуры приземного слоя воздуха (5 см над поверхностью почвы). Температура воздуха измерялась каждые 10 минут с помощью датчиков, установленных на границе леса и вырубке, а также на расстоянии 5, 10, 20 и 25 м в обе стороны от нее в ЭК леса и 2-летней вырубке; на расстоянии 10 и 25 м в ЭК леса, 3-летней и 5-летней вырубке и на расстоянии 5 и 10 м в ЭК леса и 10-летней вырубке. Измерения температуры воздуха проводились на трансектах северной и южной экспозиций, длительность измерений составляла 3–6 дней в течение вегетационных сезонов разных лет.

Освещенность измерялась люксметром на уровне травяно-кустарничкового яруса (0.5 м над поверхностью почвы) и на высоте 1.3 м. Замеры проводились на 3-, 5- и 10-летних вырубках в период с 13 до 14 ч. На вырубках 3-летней давности измерения на опушке северной экспозиции выполнены при облачности 80–100%, южной экспозиции – при облачности 50–60%. На 5-летних вырубках измерения выполнены при 100% облачности, на 10-летних – в ясную погоду (0% облачности). Освещенность измерялась в нескольких повторностях вдоль трансект, на которых исследовался напочвенный покров, при этом охватывался участок длиной 50 м (по 25 м в обе стороны от края леса с шагом 1 метр).

Исследования напочвенного покрова проводились на 24 трансектах, заложенных на 7 вырубках (8 трансект – на 2-летних, 4 – на 3-трехлетних, 8 – на 5-летних и 4 – на 10-летних вырубках). Трансекты длиной 50 м (по 25 м вглубь леса и к центру вырубке) располагались перпендикулярно краю леса разной экспозиции (север, юг, запад, восток) и состояли из учетных площадок размером 50 × 50 см (0.25 м²), расположенных вплотную. На каждой учетной площадке отмечалось проективное покрытие видов. На 3-й, 5-й и 10-й год после рубки древостоя определялась средняя высота *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* на

Таблица 1. Проективное покрытие и высота побегов черники в ЭК
Table 1. Bilberry projective cover and height of shoots in the ecotone complex

Зона экотонного комплекса Zone of the ecotone complex	Давность рубки Age of clearcut			
	2 года 2 years	3 года 3 years	5 лет 5 years	10 лет 10 years
Проективное покрытие, % Projective cover, %				
Лес Forest	17.9 ± 1.1 ^a	20.6 ± 1.6 ^a	22.4 ± 1.3 ^a	21.9 ± 1.5 ^a
Лес–опушка Forest edge	12.5 ± 1.2 ^b	12.7 ± 1.7 ^b	9.5 ± 1.3 ^b	16.6 ± 1.7 ^b
Вырубка–опушка Clearcut edge	5.7 ± 0.7 ^c	7.3 ± 1.2 ^c	8.0 ± 1.1 ^b	14.1 ± 1.4 ^b
Вырубка Clearcut	2.5 ± 0.3 ^d	3.8 ± 0.7 ^c	2.7 ± 0.4 ^c	6.5 ± 0.8 ^c
Высота побегов, см Shoot height, cm				
Лес Forest	—*	17.9 ± 0.4 ^a	17.2 ± 0.4 ^a	16.3 ± 0.4 ^a
Лес–опушка Forest edge	—	15.5 ± 0.5 ^b	12.4 ± 0.4 ^b	13.4 ± 0.4 ^b
Вырубка–опушка Clearcut edge	—	11.7 ± 0.6 ^c	11.7 ± 0.6 ^b	11.6 ± 0.5 ^c
Вырубка Clearcut	—	8.9 ± 0.4 ^d	8.7 ± 0.4 ^c	11.3 ± 0.4 ^c

Примечание: * – нет данных. Разные латинские буквы показывают достоверные ($p < 0.05$) различия в проективном покрытии и высоте черники в разных зонах ЭК.

Note. * – no data. Different superscript letters denote significant differences ($p < 0.05$) between the projective cover and height of bilberry in different zones of the ecotone complex.

основе измерения трех побегов на каждой учетной площадке.

Ранее нами на этих же объектах проводилось исследование протяженности переходных зон в обе стороны от границы леса: вглубь леса и в сторону вырубки. Протяженность обеих переходных зон была определена нами по признакам напочвенного покрова в 8–10 м [17], эти оценки использованы нами и в настоящей работе.

При статистической обработке данных для выявления различий между выборками применялся дисперсионный анализ с использованием непараметрического критерия Краскелла–Уоллиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение обилия кустарничков

В обследованных ельниках черничных черники и брусника являются доминантами напочвенного покрова, их проективное покрытие в среднем составляет 20–25 и 10–20% соответственно. В первые годы после рубки древостоя на вырубке

наблюдалось снижение обилия черники и уменьшение средней высоты кустарничка по сравнению с исходным лесным сообществом (табл. 1). Поскольку рубка проводилась зимой, то механические повреждения не являлись решающим фактором, однако на захламленных порубочными остатками участках вырубки наблюдалось отсутствие или резкое снижение участия кустарничков. Еще одной причиной снижения обилия кустарничков является конкуренция с типичными доминантами вырубок – лесными злаками [10, 11, 15]. Снижение проективного покрытия, прироста текущего года и количества побегов черники на вырубках бореальных лесов отмечались и другими исследователями [11, 18, 19]. По мере формирования на вырубке древесного яруса, проективное покрытие и высота побегов черники увеличивались, но и через 10 лет после рубки древостоя эти показатели оставались значимо ниже, чем в примыкающем к вырубленному участку лесном сообществе (табл. 1).

Аналогичные данные получены и по бруснике. Но так как брусника по своим экологическим ха-

Таблица 2. Проективное покрытие и высота побегов брусники в ЭК
Table 2. Projective cover and height of lingonberry shoots in the ecotone complex

Зона экотонного комплекса Zone of the ecotone complex	Давность рубки Age of the clearcut			
	2 года 2 years	3 года 3 years	5 лет 5 years	10 лет 10 years
Проективное покрытие, % Projective cover, %				
Лес Forest	14.7 ± 0.8 ^a	18.8 ± 1.3 ^a	13.3 ± 0.8 ^a	21.4 ± 1.2 ^a
Лес–опушка Forest edge	16.8 ± 1.1 ^a	24.8 ± 2.1 ^b	16.5 ± 1.1 ^b	24.7 ± 1.9 ^a
Вырубка–опушка Clearcut edge	14.5 ± 1.2 ^a	29.6 ± 2.6 ^b	14.1 ± 1.3 ^{ab}	14.3 ± 1.3 ^b
Вырубка Clearcut	8.5 ± 0.8 ^b	14.9 ± 1.3 ^a	10.8 ± 0.7 ^c	12.7 ± 1.1 ^b
Высота побегов, см Shoot height, cm				
Лес Forest	—*	15.0 ± 0.3 ^a	12.5 ± 0.3 ^a	15.7 ± 0.3 ^a
Лес–опушка Forest edge	—	14.1 ± 0.4 ^a	9.7 ± 0.2 ^b	12.1 ± 0.4 ^b
Вырубка–опушка Clearcut edge	—	10.9 ± 0.6 ^b	8.3 ± 0.3 ^c	9.3 ± 0.3 ^c
Вырубка Clearcut	—	8.2 ± 0.3 ^c	6.7 ± 0.2 ^d	10.4 ± 0.3 ^c

Примечание: * – нет данных. Разные латинские буквы показывают достоверные ($p < 0.05$) различия в проективном покрытии и высоте брусники в разных зонах ЭК.

Note. * – no data. Different superscript letters denote significant differences ($p < 0.05$) between the projective cover and height of lingonberry in different zones of the ecotone complex.

рактика является гелиофитом [20] и физиологически более, чем черника, приспособлена к условиям относительно высокой инсоляции, она восстанавливается быстрее. На 3-й год после рубки ее проективное покрытие на вырубке составляло уже 80% от исходного, при этом средняя высота – всего 55% (табл. 2).

Если покрытие и высота черники и брусники на вырубках во всех случаях заметно ниже показателей в лесу, то в двух переходных зонах: опушки со стороны леса и опушки со стороны вырубки, ситуация не может быть охарактеризована однозначно. Так, в лесной части опушки высота брусники ниже, чем в лесу, что можно считать адаптивной реакцией на повышение инсоляции, так как у кустарничка при этом наблюдаются высокие значения проективного покрытия (табл. 2). При этом у черники снижение высоты от леса к вырубке сопровождается соразмерным снижением проективного покрытия (табл. 1), а у брусники снижение высоты происходит на фоне увеличения покрытия. Поскольку проективное покрытие и высота у этих видов по-разному реагируют на

изменение условий, был вычислен комплексный показатель обилия (рис. 1 и 2: С1, С2), представляющий собой произведение средней высоты кустарничка на его проективное покрытие, характеризующий пространство, занимаемое видом. Ранее [21] он применялся нами для оценки влияния деревьев на структуру напочвенного покрова и был более чувствительным, чем каждый из исходных показателей по отдельности.

Для обоих видов вне зависимости от экспозиции края леса в целом характерно уменьшение высоты по сравнению с лесным сообществом, как на вырубке, так и в переходной зоне (рис. 1, 2: А1, А2). Однако на трансектах северной экспозиции изменения высоты кустарничков более плавные (рис. 1, 2: А1) по сравнению с трансектами южной экспозиции, где наблюдается резкое снижение высоты при переходе от леса к вырубке (рис. 1, 2: А2).

В отношении показателя проективного покрытия (рис. 1, 2: В1, В2) четких закономерностей зависимости от экспозиции не выявлено. Это свидетельствует о существенной роли ценотиче-

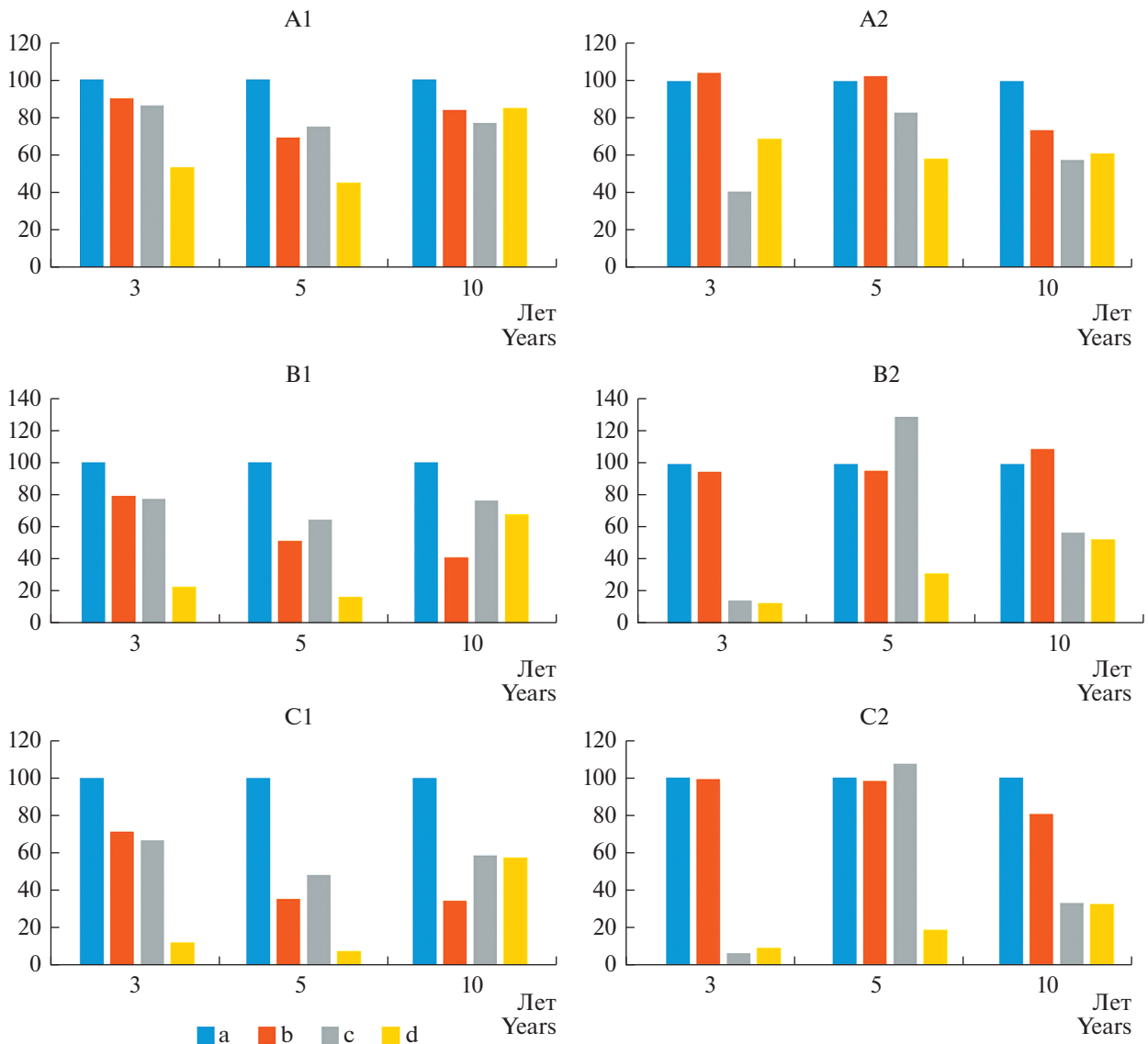


Рис. 1. Изменение высоты (А), проективного покрытия (В) и комплексного показателя, равного произведению проективного покрытия на высоту (С) черники в различных зонах экотонного комплекса на трансектах северной (1) и южной (2) экспозиции на 3-х, 5-и и 10-летних вырубках.

По горизонтали – давность рубки (лет); по вертикали – % от значений в лесу. Легенда – зоны ЭК: а – “лес”, б – “лес-опушка”, с – “вырубка-опушка”, д – “вырубка”.

Fig. 1. Changes in bilberry height (A), projective cover (B) and a composite index equal to the product of the projective cover and height (C) in different north- (1) and south-facing (2) zones of the ecotone complex in 3, 5 and 10-year-old clearcuts.

X-axis – clearcut age (years); y-axis – % of values in the forest. Legend – zones of the ecotone complex: a – forest, b – forest edge, c – clearcut edge, d – clearcut.

ского фактора в изменении обилия кустарничков наряду с влиянием микроклиматических параметров.

Ценотический фактор трудно поддается измерению, т.к. имеет множество составляющих и сложное не прямое влияние каждого из растений сообщества на все остальные, поэтому может в естественных сообществах оцениваться только косвенно (исключаем контролируемые эксперименты). Здесь интерпретация может быть следу-

ющей. На опушках северной экспозиции изменения микроклиматических показателей не столь значительны, чтобы дать преимущества чернике и бруснике в конкуренции с лесными травами, кустарниками и возобновлением древесных пород. Напротив, южная экспозиция в зоне опушки меняет условия достаточно сильно, создавая “комфортные” условия для кустарничков, а древесный ярус сдерживает при этом развитие конкурирующих лесных злаков. Все вместе дает возможность

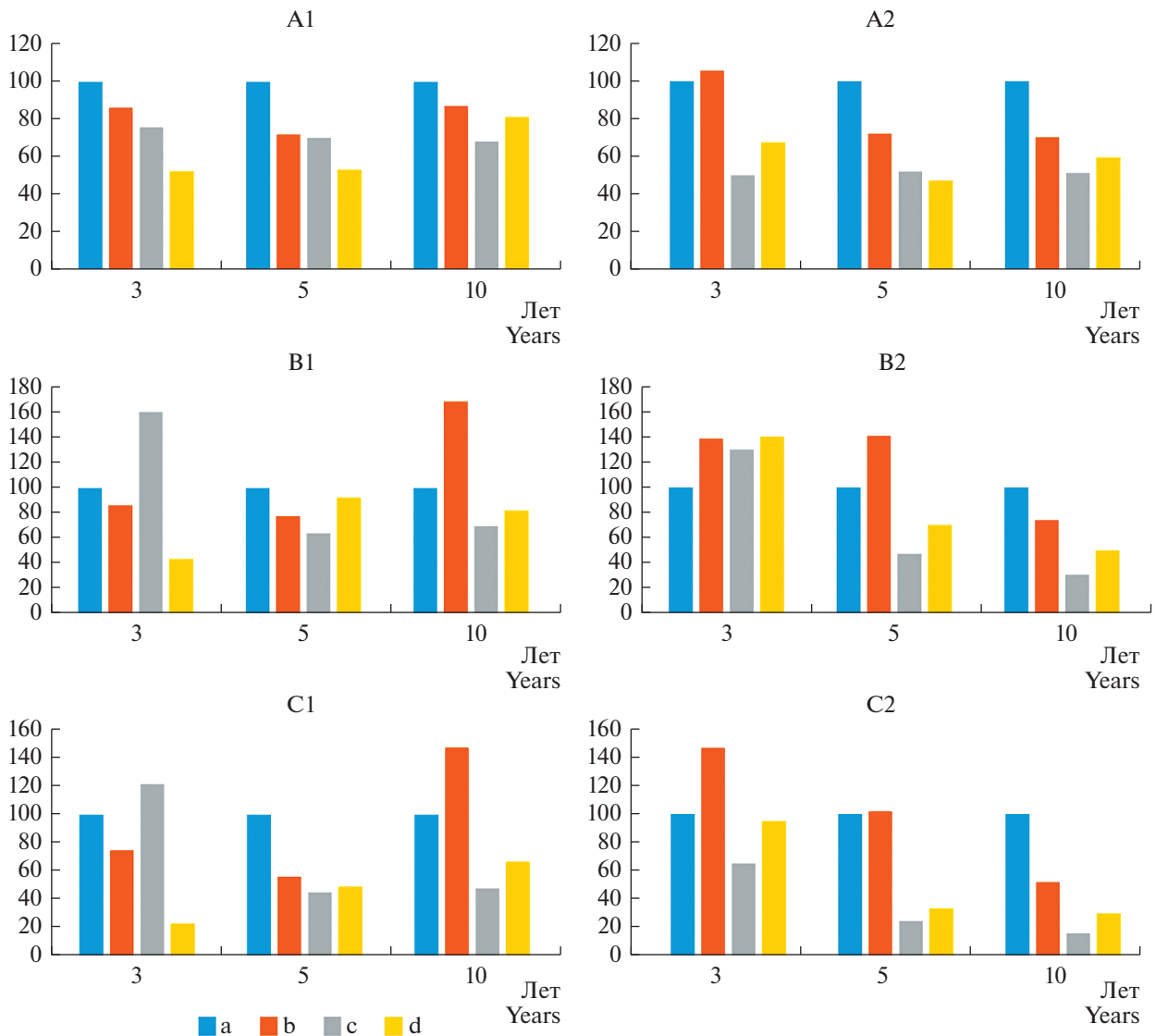


Рис. 2. Изменение высоты (А), проективного покрытия (В) и комплексного показателя, равного произведению проективного покрытия на высоту (С) брусники в различных зонах экотонного комплекса на трансектах северной (1) и южной (2) экспозиции на 3-х, 5-и и 10-летних вырубках.

По горизонтали – давность рубки (лет); по вертикали – % от значений в лесу.

Легенда – зоны ЭК: а – “лес”, б – “лес–опушка”, с – “вырубка–опушка”, д – “вырубка”.

Fig. 2. Changes in lingonberry height (A), projective cover (B) and a composite index equal to the product of the projective cover and height (C) in different north- (1) and south-facing (2) zones of the ecotone complex in 3-, 5- and 10-year-old clearcuts.

X-axis – clearcut age (years); y-axis – % of values in the forest.

Legend – zones of the ecotone complex: a – forest, b – forest edge, c – clearcut edge, d – clearcut.

бруснике и чернике реализовать свои возможности в максимальном использовании условий среды.

Исследованные вырубки сгруппированы нами по возрасту во временной ряд, но это не одни и те же вырубки, поэтому невозможно однозначно говорить о динамике обилия кустарничков в ЭК. В то же время некоторые закономерности проявляются достаточно отчетливо. На вырубках с возрастом и формированием древесного яруса в большинстве случаев постепенно восстанавливается и обилие кустарничков (рис. 1, 2; C1, C2). В обеих пе-

реходных зонах изменение высоты и проективного покрытия не столь однозначны и могут иметь противоположную тенденцию (рис. 1, C1; рис. 2, C2), что, возможно, связано с возобновлением древесных пород (табл. 3).

Переходные зоны в первые годы характеризуются слабым развитием подроста при большом количестве всходов древесных растений, которые сформируют в дальнейшем густой подрост на опушке со стороны леса [5]. На 10-летних участках по мере восстановления древесного яруса раз-

Таблица 3. Распределение подроста ели по крупности при разной давности рубки, тыс. шт./га
Table 3. Spruce undergrowth distribution by size at different cutting age, thousand ind./ha

Зона ЭК	2 года после рубки 2 years after logging			3 года после рубки 3 years after logging		
	мелкий short	средний medium	крупный tall	мелкий short	средний medium	крупный tall
Лес Forest	0.5	3	1	0.3	3.5	0.5
Лес–опушка Forest edge	0	0	0.9	0.3	1.7	0.3
Вырубка–опушка Clearcut edge	0.3	2.2	0.3	7.5	2.8	0.6
Вырубка Clearcut	0.7	4.3	0	2	5.7	0.3

Примечание: мелкий подрост (включая всходы) – до 0.5 м; средний – до 1.5 м; крупный – выше 1.5 м.
 Note. Spruce undergrowth: short (including seedlings) – up to 0.5 m; medium – up to 1.5 m; tall – taller than 1.5 m.

личия в высоте кустарничков по экспозициям сглаживаются, но остаются заметными, что говорит как о различиях в освещенности в разных зонах ЭК, так и о процессе восстановления параметров кустарничков после нарушений первых лет после рубки.

Одной из вероятных причин изменения продуктивного покрытия и высоты кустарничков после рубки древостоя является резкое изменение освещенности.

Уровень освещенности под пологом леса и на вырубке

Степень освещенности зон ЭК зависит не только от наличия древесного яруса, но и от расположения опушки по отношению к сторонам света. В безоблачную погоду на участке 10-летней вырубки южной экспозиции (рис. 3С: а, б) средняя освещенность в лесу составляет примерно 4–5 клк и возрастание освещенности начинается еще в лесной части трансекты в 8–6 м от края леса, и уже на границе со стороны вырубки достигает высоких значений (в среднем 55 клк). На участке северной экспозиции, где в дневное время солнце светит на вырубку из-за леса, картина совершенно другая (рис. 3С: с, d). В лесной части трансекты отмечены очень низкие значения освещенности (2.5 клк в среднем), затем на опушке леса начинается небольшой плавный подъем и первые высокие значения отмечены только в 8 м от края леса в сторону вырубки. При измерениях в пасмурную погоду влияние экспозиции стены леса на протяженность переходной зоны и ее смещение в ту или другую сторону менее выражено (рис. 3А, 3В). Полученные нами значения освещенности под пологом ельника и на вырубке в целом соответствуют литературным данным [15, 22, 23].

Варьирование значений освещенности под пологом леса и на вырубке

При анализе освещенности обращает на себя внимание варьирование ее показателей в различных зонах ЭК (рис. 3). Освещенность зависит от наличия вблизи точки измерения деревьев и подроста. Под пологом леса редкие пики связаны с разрывами (окнами) в пологе. Относительно выровненная освещенность на вырубке наблюдается только на самых ранних стадиях – до формирования древесного яруса. И даже в этот период сохранный на вырубке подрост, оставленные семенники, кустарник создают отдельные затененные участки (рис. 3А). Уже через пять лет после рубки на высоте 0.5 м над землей варьирование освещенности заметно выше, чем на высоте 1.3 м (рис. 3В), а через 10 лет на обеих высотах график освещенности напоминает пилу с крупными зубцами (рис. 3С) – колебания освещенности вызваны неравномерно формирующимся древесным ярусом.

Различия освещенности на высоте 0.5 и 1.3 м над поверхностью почвы

Измерение освещенности проводилось в каждой точке на двух высотах, и если в лесу различия в значениях практически не было, то на вырубке освещенность на высоте 0.5 м над поверхностью почвы в среднем на 16% ниже, чем на высоте 1.3 м (рис. 3, а и б, с и d). Наиболее высокие значения освещенности в лесу обусловлены наличием ветровальных окон, а низкие на вырубке – сформировавшимися куртинами густого подроста или отдельно стоящими деревьями, а на высоте 0.5 м также зарослями кустарничков (малина, шиповник и т.п.) и высоких трав (иван-чай, вейник лесной).

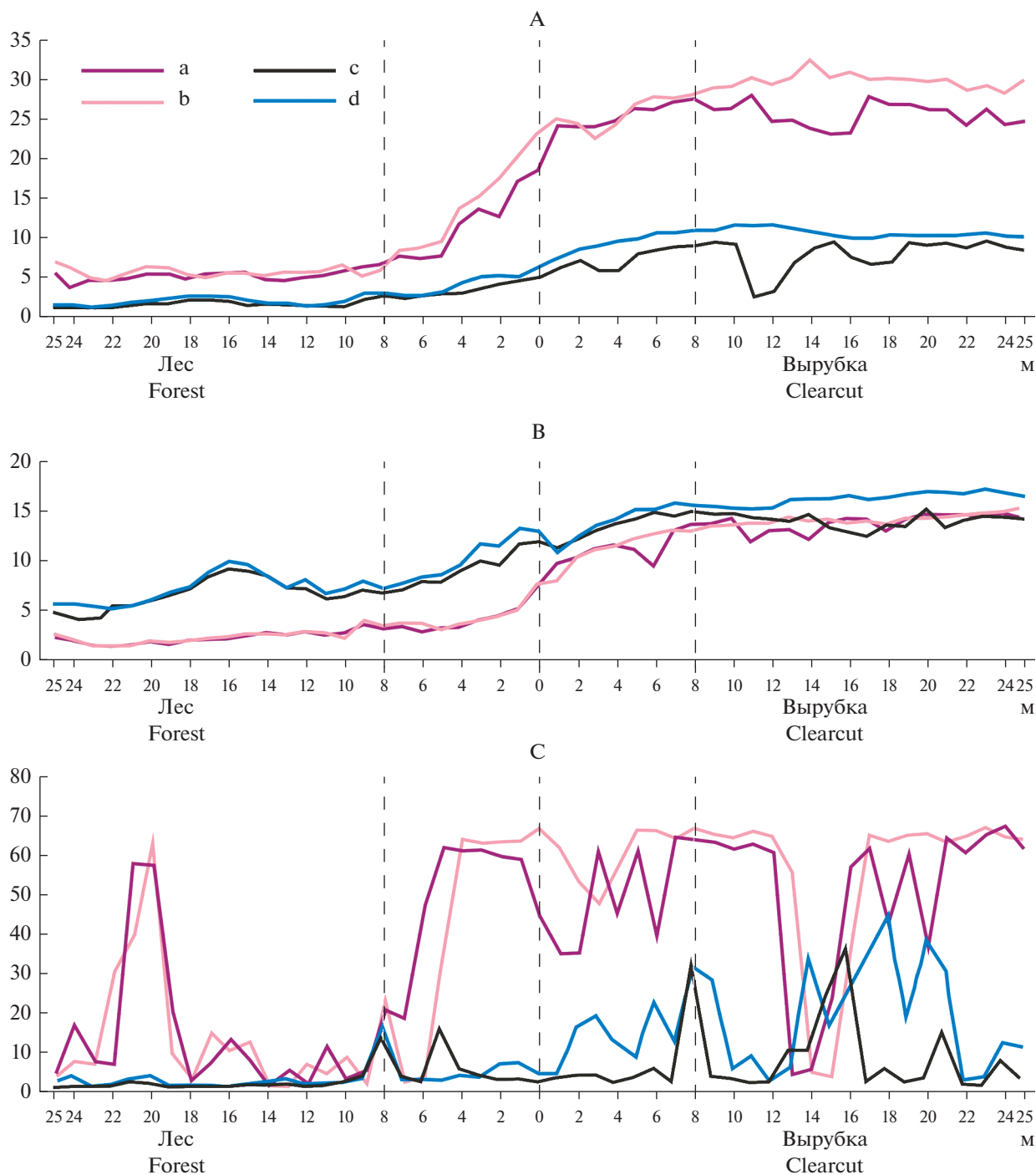


Рис. 3. Освещенность на трансектах разной экспозиции при разной давности рубки: А – 3 года после рубки, В – 5 лет после рубки, С – 10 лет после рубки; а – южная экспозиция, 0,5 м над уровнем почвы, б – южная экспозиция, 1,3 м над уровнем почвы, с – северная экспозиция, 0,5 м над уровнем почвы, d – северная экспозиция, 1,3 м над уровнем почвы. Вертикальные пунктирные линии обозначают границы зон ЭК, выделенных по изменению обилия черники и брусники (лес, опушка–лес, опушка–вырубка, вырубка).

По горизонтали – расстояния от границы леса (0 м) вглубь леса (слева) и к центру вырубки (справа), метры; по вертикали – освещенность, клк.

Fig. 3. Illuminance along transects of different orientation at different age of clearcuts: А – 3 years after logging, В – 5 years after logging, С – 10 years after felling; а – south-facing, 0.5 m above soil level, б – south-facing, 1.3 m above soil level, с – north-facing, 0.5 m above soil level, d – north-facing, 1.3 m above soil level. Vertical dashed lines mark the boundaries of the zones of ecotone complexes, distinguished by changes in the abundance of bilberries and lingonberries (forest, forest edge, clearcut edge, clearcut).

X-axis – distance from the forest border (0 m) into the forest interior (left) and to the center of the clearcut (right), meters; y-axis – illuminance, klx.

По мере роста деревьев на вырубке и смыкания их крон освещенность закономерно снижается. Так, ранее нами было показано, что в экотонном комплексе 80-летнего ельника черничного и 35-летнего осинника злаково-разнотравного значения освещенности в соседних биотопах практически не отличаются [5].

Суточные изменения температуры

Измерения температуры воздуха над поверхностью почвы под пологом леса, у края леса и на вырубке показали, что в течение суток температура на 2-летней вырубке в среднем на 1.2–1.6 °C выше, чем в лесу (табл. 4). Подобные различия (в среднем 1 °C) были получены при изучении ЭК североамериканских хвойных лесов и вырубок [4, 14].

Кроме того, на вырубке отмечены и самые высокие максимальные значения (+35.1 °C), в то время как в лесу они не превышали +23.0 °C, и минимальные ночные значения – вплоть до заморозков (–2.5 °C). На отдельных точках измерений на вырубке амплитуда колебаний температуры воздуха в течение суток достигала 32.6 °C.

Измерения проводились в разные дни, поэтому мы не имеем возможности сравнивать суточный ход температуры на различных трансектах, но во всех случаях общим является то, что независимо от экспозиции максимальная температура отмечена на вырубке на расстоянии 20 м от стены леса (табл. 4). Кроме того, под пологом леса, несмотря на различия погодных условий, средняя дневная температура воздуха достоверно ниже на 3–4 °C, чем на вырубке. В ночные часы средняя температура воздуха на вырубке зависит от погодных условий, при этом она достоверно ниже (на 0.6–2.0 °C), чем под пологом леса (табл. 4, рис. 4, a1, a2). Важно отметить, что во время ночных заморозков отрицательные температуры (абсолютный минимум, равный –2.5 °C) наблюдались преимущественно на вырубке. Низкие ночные температуры характерны и для прилегающей к вырубке границе леса, здесь во время ночных заморозков отмечена отрицательная температура воздуха (–0.5 °C) на расстоянии до 5 м вглубь леса. И еще один важный момент для роста кустарничков: на расстоянии 10 м и далее вглубь леса характерна низкая амплитуда суточных колебаний ($\max = 15.0$ °C) и отсутствие экстремально низких и высоких температур.

В процессе восстановления растительности на вырубках 3-х и 5-летней давности различия становятся менее выраженными, но описанные выше закономерности сохраняются (рис. 4, B1, B2). В период фиксации температуры на вырубке наблюдались ночные заморозки, при этом отрицательные температуры отмечались только на расстоянии далее 10 м от края леса. В связи с плотной

облачностью в период наблюдений различия средних дневных температур в лесу и на вырубке не превышали 0.5 °C, но зафиксированный абсолютный максимум на вырубке (+27.1 °C) заметно выше, чем под пологом леса (+19.2 °C). Максимальная амплитуда суточных колебаний температуры воздуха под пологом леса (10 и 25 м от края вырубке) составила 14–15 °C, на опушке (0 и 10 м от стены леса на вырубку) – 18–18.5 °C, на вырубке (25 м от края леса) до 20 °C.

На 10-летних вырубках в целом сохраняются те же закономерности, что и на более ранних стадиях восстановления: амплитуда колебаний температуры воздуха в течение суток и средняя суточная температура при переходе от вырубке к лесу снижаются. Однако средняя температура воздуха в ночной период вдоль трансекты уже практически не изменяется, различия отмечены только в дневное время суток (рис. 4C). Подобный результат был получен при сравнении дневных и ночных температур в тропическом лесу и на примыкающих к нему вырубках давностью 7 и 27 лет [24].

На трансекте южной экспозиции на 10-летней вырубке нами отмечено также, что средняя дневная температура на расстоянии 10 м вглубь леса заметно ниже, чем на остальной части трансекты, в том числе и на расстоянии 5 м вглубь леса от края вырубке (рис. 4C). Вероятно, это обусловлено снижением освещенности в дневные часы (рис. 3C), которое наблюдается на расстоянии от 5 до 10 м от края вырубке: в 10 метрах вглубь леса наблюдаются низкие значения освещенности, а в 5 метрах эти значения близки к таковым у края леса и на вырубке. Таким образом, по микроклиматическим показателям (дневная температура и уровень освещенности) переходная зона между вырубкой и лесным сообществом на трансекте южной экспозиции смещена в сторону леса и условия, характерные для вырубке, наблюдаются на расстоянии 5 м вглубь леса (рис. 3C: a, b; рис. 4C).

Таким образом, наши исследования показали, что проективное покрытие и высота лесных кустарничков, доминирующих в северотаежных ельниках черничных, значительно изменяются после рубки во всех зонах образованного ЭК. Результаты исследований показывают резкое снижение обилия черники и брусники на вырубке и последующее восстановление его в ходе формирования древесного яруса, однако в переходных зонах ЭК зависимость не столь однозначна. Она не может быть полностью объяснена изменениями освещения и температуры, хотя эти факторы являются одними из ведущих в формировании напочвенного покрова в целом. Как на вырубке, так и в переходных зонах, после рубки происходят резкие изменения напочвенного покрова, и мы не можем исключить ценотический фактор из объяснения изменения обилия таежных кустар-

Таблица 4. Средние температуры приземного слоя воздуха в экотонном комплексе “лес–2-летняя вырубка”, °C
Table 4. Average temperatures of the surface air layer in the ecotone complex “forest–cutting 2 years age”, °C

Положение логгера Temperature logger position	Ночные Night 0:00–6:00	Утренние Morning 6:00–12:00	Дневные Day 12:00–18:00	Вечерние Evening 18:00–24:00	Среднесуточные Average daily temperature
Северная экспозиция стены леса North-facing forest edge					
Лес (25 м) Forest (25 m)	6.2 ± 0.1 ^a	9.9 ± 0.2 ^a	13.4 ± 0.1 ^a	11.1 ± 0.3 ^a	10.2 ± 0.2 ^a
Лес (20 м) Forest (20 m)	6.2 ± 0.3 ^a	10.7 ± 0.2 ^{ab}	14.2 ± 0.1 ^b	11.2 ± 0.4 ^a	10.6 ± 0.3 ^{ab}
Лес (10 м) Forest (10 m)	5.8 ± 0.2 ^a	11.4 ± 0.2 ^b	13.8 ± 0.1 ^{ab}	11.0 ± 0.4 ^a	10.5 ± 0.3 ^{ab}
Лес (5 м) Forest (5 m)	6.0 ± 0.5 ^a	11.8 ± 0.2 ^b	14.5 ± 0.1 ^b	11.0 ± 0.4 ^a	10.8 ± 0.3 ^{ab}
Опушка (0 м) Edge (0 m)	4.0 ± 0.1 ^b	11.1 ± 0.5 ^{ab}	15.2 ± 0.2 ^c	10.6 ± 0.5 ^a	10.2 ± 0.4 ^a
Вырубка (5 м) Clearcut (5 m)	4.1 ± 0.2 ^b	14.0 ± 0.4 ^c	15.9 ± 0.1 ^d	10.8 ± 0.6 ^a	11.2 ± 0.4 ^{ab}
Вырубка (10 м) Clearcut (10 m)	3.7 ± 0.2 ^b	13.8 ± 0.7 ^c	17.6 ± 0.2 ^e	11.3 ± 0.6 ^a	11.6 ± 0.5 ^b
Вырубка (20 м) Clearcut (20 m)	4.2 ± 0.2 ^b	13.6 ± 0.6 ^c	19.4 ± 0.2 ^f	12.1 ± 0.7 ^a	12.3 ± 0.5 ^b
Вырубка (25 м) Clearcut (25 m)	3.6 ± 0.2 ^b	11.5 ± 0.6 ^b	18.9 ± 0.2 ^f	11.9 ± 0.7 ^a	11.5 ± 0.5 ^b
Южная экспозиция стены леса South-facing forest edge					
Лес (25 м) Forest (25 m)	9.4 ± 0.1 ^a	11.7 ± 0.2 ^{ab}	14.2 ± 0.1 ^a	12.3 ± 0.2 ^{ab}	11.9 ± 0.2 ^{ab}
Лес (20 м) Forest (20 m)	9.2 ± 0.1 ^{ab}	11.2 ± 0.1 ^a	13.5 ± 0.1 ^b	11.9 ± 0.2 ^a	11.4 ± 0.1 ^a
Лес (10 м) Forest (10 m)	9.1 ± 0.1 ^{ab}	11.3 ± 0.1 ^a	13.5 ± 0.1 ^b	11.9 ± 0.2 ^a	11.4 ± 0.2 ^a
Лес (5 м) Forest (5 m)	8.9 ± 0.1 ^b	11.2 ± 0.2 ^a	14.0 ± 0.1 ^{ab}	11.9 ± 0.2 ^a	11.5 ± 0.2 ^a
Опушка (0 м) Edge (0 m)	8.2 ± 0.2 ^c	12.1 ± 0.2 ^b	16.1 ± 0.1 ^c	12.3 ± 0.3 ^{ab}	12.2 ± 0.3 ^b
Вырубка (5 м) Clearcut (5 m)	8.6 ± 0.1 ^{bc}	12.1 ± 0.2 ^b	16.4 ± 0.2 ^c	12.5 ± 0.3 ^{ab}	12.4 ± 0.3 ^b
Вырубка (10 м) Clearcut (10 m)	9.0 ± 0.2 ^b	12.7 ± 0.2 ^{bc}	16.6 ± 0.1 ^c	13.0 ± 0.3 ^b	12.8 ± 0.2 ^{bc}
Вырубка (20 м) Clearcut (20 m)	8.3 ± 0.2 ^c	13.3 ± 0.3 ^c	17.7 ± 0.2 ^d	13.1 ± 0.4 ^b	13.1 ± 0.3 ^c
Вырубка (25 м) Clearcut (25 m)	8.4 ± 0.2 ^c	12.4 ± 0.3 ^b	17.1 ± 0.2 ^e	12.9 ± 0.4 ^b	12.7 ± 0.3 ^{bc}

Примечание: * буквами обозначены различия между средними значениями температур на разном расстоянии вдоль трансекты (в столбцах).

Note: * superscript letters denote the difference between average temperatures at different distances along the transect (in columns).

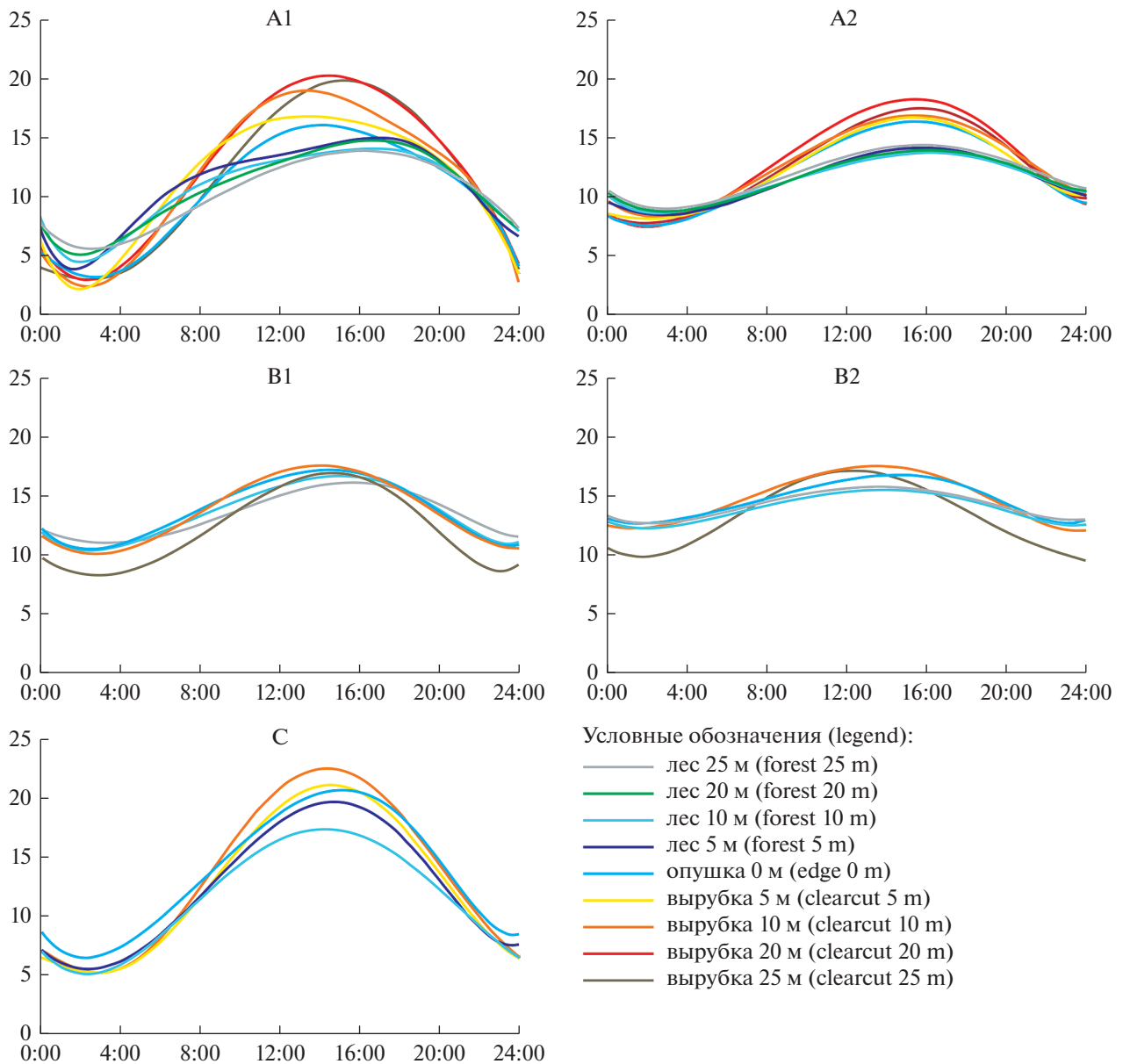


Рис. 4. Суточный ход температуры приземного слоя воздуха (5 см над поверхностью почвы) в экотонном комплексе “лес–вырубка”. А1 – 2-летняя вырубка, северная экспозиция; А2 – 2-летняя вырубка, южная экспозиция; В1 – 3-летняя вырубка, северная экспозиция; В2 – 5-летняя вырубка, южная экспозиция; С – 10-летняя вырубка, юго-западная экспозиция.

По горизонтали – время суток, чч:мм; по вертикали – температура воздуха, °С.

Fig. 4. Diurnal variation of the surface air temperature (5 cm above the soil surface) in the forest-clearcut ecotone complex. А1 – 2 years after logging, north-facing; А2 – 2 years after logging, south-facing; В1 – 3 years after logging, north-facing; В2 – 5 years after logging, south-facing; С – 10 years after logging, southwest-facing.

X-axis – time, hh:mm; y-axis – air temperature, °С.

ничков. На вырубке в первые годы эдификаторами являются злаки и иван-чай, затем по мере восстановления древостоя основную средообразующую функцию выполняет подрост древесных растений (в северотаежных ельниках главным образом береза). В переходной зоне ЭК развитие злаков не столь заметно, в результате здесь создаются благоприятные условия для развития подро-

ста ели, что находит отражение в большом количестве самосева на 3-й год после рубки древостоя (табл. 3). На 2-летней вырубке была отмечена только порослевая береза и единичные всходы березы. Уже на следующий год количество мелкого подростка березы и всходов на вырубке достигало 3 тыс. шт/га. В среднем за год количество подростка на вырубке увеличилось в 1.5 раза. По-

явление большого количества самосева березы в первые годы после рубки типично для черничного типа леса [10, 25].

Суммируя все данные (изменение обилия кустарничков, возобновление древесных пород, изменение освещенности и температуры) мы можем подтвердить ранее полученные результаты о ширине переходных зон ЭК равных 8–10 м в обе стороны от границы леса. Исследования П.А. Феклистова с соавторами [26] продемонстрировали, что низкие значения освещенности под пологом ельника черничного отмечаются на расстоянии 8–12 м от границы леса, что соответствует нашим данным. Согласно исследованию П.А. Феклистова с соавторами [26] и Е.В. Беляниной [27] температура воздуха изменяется на расстоянии в среднем 10–15 м от границы сообщества вглубь ельника черничного. Однако наши исследования микроклиматических условий показали необходимость учитывать экспозицию края леса. В связи с затенением от стены леса освещенность и температура на опушках северной экспозиции изменяется с меньшей интенсивностью, чем на опушках южной экспозиции. На трансектах южной экспозиции переходная зона примерно на 1.5 м смещена вглубь леса (рис. 3). В обзорной статье, объединяющей результаты 76 исследований со всего мира [28], приведены данные о средних значениях ширины переходной зоны между лесными сообществами и примыкающими к ним землями разного хозяйственного использования. Протяженность изменения освещенности в лесной части переходной зоны изменялась в пределах 10–60 м от края леса и зависела от высоты деревьев. Так, при высоте древостоя, состоящего преимущественно из *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, в 50–65 м, количество коротковолнового излучения резко уменьшалось по мере удаления от края леса, достигая низких значений в лесу расстоянии 30–60 м [4]. Таким образом, основываясь на собственных наблюдениях и литературных данных мы можем предположить, что ширина переходных зон ЭК лес-вырубка равна примерно половине высоты деревьев основного яруса и зависит от экспозиции опушки (положения стены леса).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование изменения обилия основных ресурсных видов кустарничков северотаежных ельников — черники и брусники показали резкое

снижение их проективного покрытия сразу после рубки древостоя на открытом участке в центре вырубки (соответственно 14 и 60% от средних значений в лесу) и снижение покрытия черники в переходных зонах экотонного комплекса (в среднем 51% от средних значений в лесу). Различия в обилии кустарничков по зонам и по годам (2, 3, 5 и 10 лет после рубки) во многом могут быть объяснены изменениями параметров среды — освещенности и температуры воздуха в приземном слое. Однако в переходных зонах воздействие микроклиматических факторов не столь очевидно, как в лесу и на открытой выручке, где все определяется наличием или отсутствием древесного яруса. В переходных зонах как абсолютные показатели температуры и освещенности, так и их изменчивость, зависят от экспозиции стены леса. Древесный ярус смягчает колебания температуры и защищает растения напочвенного покрова от заморозков, которые в северной тайге нередки на рубках и других открытых участках, максимальное расстояние от границы вглубь леса, где наблюдалась отрицательная температура, составляло 10 м. При этом в зоне опушки с обеих сторон от границы леса минимальные температуры были не столь экстремальны, как на открытых участках, и отмечались в единичных случаях.

Таким образом, наши исследования показали безусловную связь обилия черники и брусники с микроклиматическими показателями ЭК, но роль их не абсолютна. Изменчивость проективного покрытия и высоты кустарничков во времени и в зависимости от экспозиции в опушечной зоне свидетельствуют о значимости ценоотического фактора, оценить который прямыми методами не удастся.

Размеры переходной зоны варьируют в зависимости от экспозиции стены леса, но в целом их протяженность по микроклиматическим характеристикам и структуре напочвенного покрова примерно соответствует половине высоты деревьев первого яруса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН) и Института биогеографии и генетических ресурсов ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН в рамках темы ФНИР № АААА-А17-117122990042-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Beese W.J., Deal J., Dunsworth B.G., Mitchell S.J., Philpott T.J. 2019. Two decades of variable retention in British Columbia: a review of its implementation and effectiveness for biodiversity conservation. — *Ecol. Process.* 8: 33. <https://doi.org/10.1186/s13717-019-0181-9>

2. *Martínez Pastur G.J., Vanha-Majamaa I., Franklin J.F.* 2020. Ecological perspectives on variable retention forestry. — *Ecol. Process.* 9: 12. <https://doi.org/10.1186/s13717-020-0215-3>
3. *Геникова Н.В., Крышень А.М.* 2018. Динамика напочвенного покрова северотаежного ельника черничного в первые годы после рубки. — *Бот. журн.* 103(3): 364–381.
4. *Chen J., Franklin J.F., Spies T.A.* 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests. — *Ecol. Appl.* 5(1): 74–86. <https://doi.org/10.2307/1942053>
5. *Геникова Н.В., Харитонов В.А., Пеккоев А.Н., Карпечков А.Ю., Кикеева А.В., Крышень А.М., Обабко П.П.* 2020. Особенности структуры сообществ экотонного комплекса ельник черничный – осинник злаково-разнотравный в условиях республики Карелия. — *Растит. ресурсы.* 56(2): 151–164. <https://doi.org/10.31857/S0033994620020053>
6. *Раменская М.Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. 1983. Л. 216 с.
7. *Kuuluvainen T.* 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. — *Silva Fenn.* 36(1): 97–125. <https://doi.org/10.14214/sf.552>
8. *Уланова Н.Г.* 2004. Сравнительный анализ динамики растительности разновозрастного ельника-кисличника, массового ветровала и сплошной вырубке в то же типе леса. — *Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т.* 109. Вып. 6. С. 64–72. <https://elibrary.ru/item.asp?id=18345243>
9. *Marozas V.* 2005. Early succession of ground vegetation after clear-cuttings in spruce forests in a boreonemoral zone, Lithuania. — *Acta Biol. Univ. Daugavp.* 5(2): 127–136.
10. *Крышень А.М.* 2006. Растительные сообщества вырубок Карелии. М. 262 с.
11. *Bergstedt J., Hagner M., Milberg P.* 2008. Effects on vegetation composition of a modified harvesting and propagation method compared with conventional clear-cutting, scarification and planting. — *Appl. Veg. Sci.* 11(2): 159–168. <https://doi.org/10.3170/2007-7-18343>
12. *Gray A.N., Spies T.A., Easter M.J.* 2002. Microclimatic and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. — *Can. J. For. Res.* 32(2): 332–343. <https://doi.org/10.1139/x01-200>
13. *Redding T.E., Hope G.D., Fortin M.-J., Schmidt M.G., Bailey W.G.* 2003. Spatial patterns of soil temperature and moisture across subalpine forest–clearcut edges in the southern interior of British Columbia. — *Can. J. Soil Sci.* 83(1): 121–130. <https://doi.org/10.4141/S02-010>
14. *Spittlehouse D.L., Adams R.S., Winkler R.D.* 2004. Forest, edge, and opening microclimate at Sicomous Creek — Research Report 24. 43 p. <https://www.for.gov.bc.ca/hfd/pubs/Docs/Rr/Rr24.pdf>
15. *Бурова Н.В., Тараканов А.М., Дроздов И.И., Кононов О.Д., Гельфанд Е.Д.* 2012. Влияние опушечного эффекта на состояние отдельных компонентов лесных биогеоценозов // *Вестн. Моск. гос. унив. леса — Лесной вестник.* 4(87): 19–223. https://les-vest.msfu.ru/les_vest/2012/Les_vest_4_2012.pdf
16. *Геникова Н.В., Торопова Е.В., Крышень А.М.* 2016. Реакция видов напочвенного покрова ельника черничного на рубку древостоя. — *Труды КарНЦ РАН. Сер. Экологические исследования.* 4: 92–99. <https://doi.org/10.17076/eco292>
17. *Геникова Н.В., Торопова Е.В., Крышень А.М., Мамонтов В.Н.* 2018. Изменение структуры напочвенного покрова в экотонном комплексе “лес–опушка–вырубка” в условиях ельника черничного через 10 лет после рубки. — *Труды КарНЦ РАН. Сер. Экологические исследования.* 10: 1–15. <https://doi.org/10.17076/eco877>
18. *Atlegrim O., Sjöberg K.* 1996. Response of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) to clear-cutting and single-tree selection harvests in uneven-aged boreal *Picea abies* forests. — *Forest Ecol. Manag.* 86(1–3): 39–50. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03794-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03794-2)
19. *Johnson S., Strengbom J., Kouki J.* 2014. Low levels of tree retention do not mitigate the effects of clearcutting on ground vegetation dynamics. — *Forest Ecol. Manag.* 330: 67–74. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.031>
20. *Определитель растений on-line.* <http://www.plantarium.ru>.
21. *Крышень А.М.* 1998. К методике изучения фитогенных полей деревьев. — *Бот. журн.* 83(10): 133–142. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19981010&rid=pdf_0005045
22. *Brososke K.D., Chen T., Naiman R.T., Franklin T.F.* 1997. Harvesting effects on microclimatic gradients from small streams to uplands in western Washington. — *Ecol. Applic.* 7(4): 1188–1200. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[1188:HEOMGF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[1188:HEOMGF]2.0.CO;2)
23. *Соболев А.Н., Феклустов П.А.* 2017. Изменчивость микроклимата в лесных насаждениях Соловецкого архипелага. — *Arctic Environmental Research.* 17(3): 245–254. http://aer.narfu.ru/upload/iblock/6ab/245_254.pdf
24. *Baker T.P., Jordan G.J., Steel E.A., Fountain-Jones N.M., Wardlaw T.J., Baker S.C.* 2014. Microclimate through space and time: Microclimatic variation at the edge of regeneration forests over daily, yearly and decadal time scales. — *Forest*

- Ecol. Manag. 334: 174–184.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.09.008>
25. Грязькин А.В., Новикова М.А., Новиков Я.А. 2016. Особенности естественного возобновления березы на вырубках. — ИВУЗ “Лесной журнал”. 4: 81–88. <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/536/gryazkin.pdf>
26. Феклистов П.А., Филиппов Б.Ю., Болотов И.Н., Кононов О.Д., Торбик Д.Н. 2011. Экотонные зоны в лесных экосистемах северной тайги. — Вест. Сев. (Аркт.) фед. унив. Серия: Естеств. науки. 4: 102–105. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17653347>
27. Белянина Е.В. 2013. Изменение основных физических параметров среды в условиях экотон Южного Приуралья (температура и влажность воздуха). — Известия Оренбургского гос. аграрного университета. 1(39): 180–184. https://orensau.ru/ru/component/docman/doc_download/2847-izvestiya-39
28. Schmidt M., Jochheim H., Kersebaum K.-C., Lischeid G., Nendel C. 2017. Gradients of microclimate, carbon and nitrogen in transition zones of fragmented landscapes – a review. — Agr. Forest Meteorol. 323: 659–671. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.10.022>

Abundance of Forest Dwarf Shrubs and Microclimatic Conditions in the Bilberry Spruce Forest–Clear-Cut Ecotone

N. V. Genikova^{a, *}, V. N. Mamontov^b, A. M. Kryshen^a

^aForest Research Institute of the Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk, Russia

^bLaverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia

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

Abstract—Changes in the abundance of *Vaccinium myrtillus* L. and *V. vitis-idaea* L. were studied in the bilberry spruce forests of the Arkhangelsk region (Northern taiga). Simultaneously, the temperature and light in forest-clearcut ecotone communities (EC) were assessed. The abundance of shrubs drastically decreased immediately after logging, both in the open area (center) of the clearcut, and in the transition ecotone zone. Difference in the abundance of shrubs by zone and by year (2, 3, 5 and 10 years after logging) is mainly due to the physical parameters of the environment. An abrupt change in the abundance of bilberry and lingonberry after logging is primarily due to changes in light availability. However, in transition zones (edges), the impact of microclimatic factors is not as obvious as in open clearcut or forest, where the ground cover is influenced by the structure of tree layer. In transition zone, value and variability of temperature and illuminance depend on the forest edge orientation. Changes in the structure of the ground cover are determined by the influence of the tree layer. On the forest-clearcut border its effect is weaker than in the forest interior and is much stronger than in the center of the clearcut. The tree layer mitigates temperature fluctuations and protects ground cover plants against soil frost, which is common in clearcuts and other openings in the Northern taiga. According to data on variation in the dwarf shrubs abundance and microclimatic parameters, the size of the transition zone varies depending on the forest edge exposure. In most cases, its width, both towards the forest and towards the clearcut, is approximately the half the height of the trees of the first layer.

Keywords: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, microclimate, ecotone, ecotone complex, bilberry-spruce forests, clearcuts, Northern taiga

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was funded through the state research programme of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute of the KarSC RAS) and Institute of Biogeography and Genetic Resources (FECIAR UrB RAS) № AAAA-A17-117122990042-2.

REFERENCES

1. Beese W.J., Deal J., Dunsworth B.G., Mitchell S.J., Philpott T.J. 2019. Two decades of variable retention in British Columbia: a review of its implementation and effectiveness for biodiversity conservation. — Ecol. Process. 8: 33. <https://doi.org/10.1186/s13717-019-0181-9>
2. Martínez Pastur G.J., Vanha-Majamaa I., Franklin J.F. 2020. Ecological perspectives on variable retention forestry. — Ecol. Process. 9: 12. <https://doi.org/10.1186/s13717-020-0215-3>
3. Genikova N.V., Kryshen A.M. 2018. Dynamics of ground cover in Piceetum myrtillosum in northern taiga during the first years after clear-cutting. — Botanicheskij Zhurnal. 103(3): 364–381.

- <https://doi.org/10.1134/S0006813618030067> (In Russian)
4. *Chen J., Franklin J.F., Spies T.A.* 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests. — *Ecol. Appl.* 5(1): 74–86.
<https://doi.org/10.2307/1942053>
 5. *Genikova N.V., Haritonov V.A., Pekkoev A.N., Karpechkov A.Yu., Kikeeva A.V., Kryshen' A.M., Obabko R.P.* 2020. Bilberry spruce forest – aspen forest ecotone. — *Rastitelnye Resursy.* 56(2): 151–164.
<https://doi.org/10.31857/S0033994620020053> (In Russian)
 6. *Ramenskaya M.L.* 1983. [Analysis of the flora of the Murmansk region and Republic of Karelia]. Leningrad. 216 p. (In Russian)
 7. *Kuuluvainen T.* 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. — *Silva Fenn.* 36(1): 97–125.
<https://doi.org/10.14214/sf.552>
 8. *Ulanova N.G.* 2004. Comparative analysis of vegetation dynamics in uneven-aged spruce oxalis-type forest, catastrophic windthrow and clear-cutting areas in the same forest type. — *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 109(6): 64–72. <https://elibrary.ru/item.asp?id=18345243> (In Russian)
 9. *Marozas V.* 2005. Early succession of ground vegetation after clear-cuttings in spruce forests in a boreonemoral zone, Lithuania. — *Acta Biol. Univ. Daugavp.* 5(2): 127–136.
 10. *Kryshen' A.M.* 2006. [Plant communities in felled areas in Karelia]. Moscow. 262 p. (In Russian)
 11. *Bergstedt J., Hagner M., Milberg P.* 2008. Effects on vegetation composition of a modified harvesting and propagation method compared with conventional clear-cutting, scarification and planting. — *Appl. Veg. Sci.* 11(2): 159–168.
<https://doi.org/10.3170/2007-7-18343>
 12. *Gray A.N., Spies T.A., Easter M.J.* 2002. Microclimatic and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. — *Can. J. For. Res.* 32(2): 332–343.
<https://doi.org/10.1139/x01-200>
 13. *Redding T.E., Hope G.D., Fortin M.-J., Schmidt M.G., Bailey W.G.* 2003. Spatial patterns of soil temperature and moisture across subalpine forest–clearcut edges in the southern interior of British Columbia. — *Can. J. Soil Sci.* 83(1): 121–130.
<https://doi.org/10.4141/S02-010>
 14. *Spittlehouse D.L., Adams R.S., Winkler R.D.* 2004. Forest, edge, and opening microclimate at Sicamous Creek – Research Report 24. 43 p. <https://www.for.gov.bc.ca/hfd/pubs/Docs/Rr/Rr24.pdf>
 15. *Burova N.V., Tarakanov A.M., Drozdov I.I., Kononov O.D., Gel'fand E.D.* 2012. The effect of the forest edge on the state of particular components of forest biogeocoenoses. — *Forestry Bulletin.* 4 (87):19–23.
https://les-vest.msfu.ru/les_vest/2012/Les_vest_4_2012.pdf (In Russian)
 16. *Genikova N.V., Toropova E.V., Kryshen A.M.* 2016. The response of species in the ground cover of a bilberry type spruce stand to logging. — *Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra RAN.* 4: 92–99.
<https://doi.org/10.17076/eco292> (In Russian)
 17. *Genikova N.V., Toropova E.V., Kryshen A.M., Mamontov V.N.* 2018. Changes in the ground cover structure in the “forest–forest edge–cutover” ecotone in a bilberry spruce stand ten years after logging. — *Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra RAN.* 10: 1–15.
<https://doi.org/10.17076/eco877> (In Russian)
 18. *Atlegrim O., Sjöberg K.* 1996. Response of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) to clear-cutting and single-tree selection harvests in uneven-aged boreal *Picea abies* forests. — *Forest Ecol. Manag.* 86(1–3): 39–50.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03794-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03794-2)
 19. *Johnson S., Strenghom J., Kouki J.* 2014. Low levels of tree retention do not mitigate the effects of clearcutting on ground vegetation dynamics. — *Forest Ecol. Manag.* 330: 67–74.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.031>
 20. *Plantarium:* [open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries]. 2007–2020. <http://www.plantarium.ru/>
 21. *Kryshen A.M.* 1998. On the methods of tree phytogenic fields study. — *Botanicheskij Zhurnal.* 83(10): 133–142. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19981010&rid=pdf_0005045 (In Russian)
 22. *Brosofske K.D., Chen T., Naiman R.T., Franklin T.F.* 1997. Harvesting effects on microclimatic gradients from small streams to uplands in western Washington. — *Ecol. Applic.* 7(4): 1188–1200.
[https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[1188:HEOMGF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[1188:HEOMGF]2.0.CO;2)
 23. *Sobolev A.N., Feklistov P.A.* 2017. Microclimate variability in forest stands of the Solovetsky archipelago. — *Arctic Environmental Research.* 17(3): 245–254. http://aer.narf.ru/upload/iblock/6ab/245_254.pdf (In Russian)
 24. *Baker T.P., Jordan G.J., Steel E.A., Fountain-Jones N.M., Wardlaw T.J., Baker S.C.* 2014. Microclimate through space and time: Microclimatic variation at the edge of regeneration forests over daily, yearly and decadal time scales. — *Forest Ecol. Manag.* 334: 174–184.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.09.008>

25. *Gryaz'kin A.V., Novikova M.A., Novikov Ya.A.* 2016. Features of Natural Birch Regeneration in Cutting. – *Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal)*. 4: 81–88. <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/536/gryazkin.pdf> (In Russian)
26. *Feklistov P.A., Filippov B.Yu., Bolotov I.N., Kononov O.D., Torbik D.N.* 2011. Transitive zones in wood ecosystems of northern. – *Vest. Sev. (Arkt.) fed. univ. Seriya: Estestv. Nauki*. 4: 102–105. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17653347> (In Russian).
27. *Belyanina E.V.* 2013. Variations in the basic physical parameters of environment under the conditions of ecotones of South Priuralye (temperature and air humidity). – *Izvestiya Orenburg State Agrarian University*. 1(39): 180–184. https://orensau.ru/ru/component/docman/doc_download/2847-izvestiya-39 (In Russian)
28. *Schmidt M., Jochheim H., Kersebaum K.-C., Lischeid G., Nendel C.* 2017. Gradients of microclimate, carbon and nitrogen in transition zones of fragmented landscapes – a review. – *Agr. Forest Meteorol.* 323: 659–671. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.10.022>