

УДК 630\*232.4

## ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ МИКРОМЕСТООБИТАНИЯ НА ВЫСОТНО-ВОЗРАСТНУЮ СТРУКТУРУ ПОДРОСТА ЕЛИ В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКАХ КАРЕЛИИ

© 2025 г. А. В. Кикеева<sup>а</sup>, \*, И. В. Ромашкин<sup>а</sup>, А. М. Крышень<sup>а</sup><sup>а</sup> Институт леса КарНЦ РАН, ул. Пушкинская, д. 11, Петрозаводск, 185910 Россия

\* E-mail: avkikeeva@mail.ru

Поступила в редакцию 03.06.2024 г.

После доработки 01.10.2024 г.

Принята к публикации 15.11.2024 г.

Проанализирована высотно-возрастная структура естественного возобновления ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) в условиях трех зон проекции полога (межкروновая, прикروновая, подкروновая) и пяти типов микроместообитания (ненарушенная лесная подстилка; микроповышения, не связанные с ксололитическим субстратом (КС); микроповышения, образованные КС; скрытый под подстилкой КС; зона влияния КС) в трех коренных среднетаежных ельниках. Высоты 50 см подрост достигает в возрасте 19–24 лет. Влияние лесорастительных условий отмечено на растения выше 50 см. Высоты 100 см растения достигают в возрасте 25–36 лет, 150 см — в возрасте от 31 года до 39 лет. Изменение количества подрост ели европейской с увеличением возраста лучше всего описывается экспоненциальной моделью. В условиях всех типов микроместообитаний высотной категории 51–100 см достигает 18–26% подрост (по сравнению с количеством мелкого (< 50 см) подрост). До категории 101–150 см вырастает 6–8% растений в ельнике черничном, 10–23% — в ельнике кислично-черничном с высокой долей участия березы повислой (*Betula pendula*) и осины обыкновенной (*Populus tremula* L.) в древостое, 5–25% — в ельнике кислично-черничном с содоминированием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Категории 151–200 см в ельнике черничном достигает не больше 3% подрост, который отмечен в условиях микроместообитаний, образованных КС. В ельнике с участием лиственных пород такой высоты достигает не больше 6% подрост, который произрастает во всех типах микроместообитаний (кроме скрытого под подстилкой КС). В ельнике с содоминированием сосны до этой категории вырастает не больше 6% подрост, который остается только на микроповышениях КС и в зоне его влияния. Результаты исследования свидетельствуют, что доля отпавшего подрост ели европейской в высотных категориях 51–100 и 151–200 см во всех типах микроместообитаний (в том числе образованных КС) в целом сопоставима.

**Ключевые слова:** естественное возобновление, подрост, ель европейская, микроместообитание, ксололитический субстрат, сохранность подрост.

DOI: 10.31857/S0024114825020046, EDN: FXSOQK

На территории европейской части России преобладают еловые леса, которые представляют собой важнейший объект лесопользования, с чем связано масштабное сокращение и фрагментация их площадей. Устойчивость их определяется сложностью структуры и способностью к самовоспроизводству (Морозов, 1970; Сукачев, 1972; Стороженко и др., 1992; Стороженко, 2007; Бобкова, Бессонов, 2009). Малонарушенные коренные ельники характеризуются разновозрастным древостоем (Rouvinen, Kuuluvainen, 2005; Стороженко, 2022), который обеспечивается непрерывным процессом естественного возобновления (Казимиров, 1971; Дыренков, 1984; Бобкова, Бессонов, 2009; Стороженко, 2022). Процесс

естественного возобновления ели европейской зависит от множества факторов (Jonášová, Prach, 2004; Kupferschmid, Bugmann, 2005; Dovčiak et al., 2008; Grenfell et al., 2011; Stroheker et al., 2018), особенно подвержен внешнему воздействию в течение первых двух десятилетий его жизни (Злобин, 1961). При этом в естественных условиях даже одновозрастный подрост ели европейской характеризуется значительной гетерогенностью размерных показателей, скорости роста и жизненного состояния (Романовский, 2001; Давыдычев, 2003; Мишко и др., 2018; Мишко и др., 2019), что во многом определяется локальными условиями произрастания (Jäderlund et al., 2011; Рубцов и др., 2014). Результаты исследований

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

выживаемости и роста естественного возобновления ели европейской в условиях различных субстратов противоречивы. Ряд авторов отмечает, что выживаемость подроста выше на разлагающейся древесине, по сравнению с лесной подстилкой или минеральным слоем почвы (Szewczyk, Szwagrzyk, 1996; Gray, Spies, 1997; Macek et al., 2017). К противоположным выводам пришли другие авторы, которые отмечали, что, наоборот, смертность молодых растений выше на гниющих стволах, по сравнению с ненарушенной почвой (Harmon, Franklin, 1989; Kathke, Bruelheide, 2010; Holeksa et al., 2021). Кроме того, отмечается, что количество мелкого подроста и на почве, и на валеже почти одинаковое, а количество подроста высотой более 3 м на валежных стволах меньше, по сравнению с таковым на почве (Стороженко, 2022). При этом для естественного возобновления сильно разложившегося валежа, произрастающего под лесной подстилкой, а также в непосредственной близости от валежных стволов и пней, в литературе нет сведений по выживаемости и росту.

Ель европейская является доминантом-эдификатором в естественных лесных сообществах таежной зоны на супесчаных и суглинистых почвах (Дыренков, 1984; Крышень, 2010). Подрост находится под влиянием определяемых материнским древостоем экологических факторов. Древесный полог оказывает влияние на распределение подчиненных ярусов (Уранов, Михайлова, 1974), доступность для них света (Chrimes, Nilson, 2005; Metslaid et al., 2007), корневую конкуренцию (Карпов, 1969; Petritan et al., 2011), физико-химические характеристики почвы (Prescott, 2002; Paluch et al., 2019), состав микробценозов и подземных взаимодействий (Гончаров, 2014). Среда открытых межкрупных участков также неоднородна из-за влияния окружающих деревьев, которые перераспределяют ресурсы по границам крон (Örlander et al., 1996; Cadenasso et al., 1997). Поэтому при анализе состояния подроста важно также учитывать его положение по отношению к кронам деревьев.

Цель настоящей работы заключалась в исследовании высотно-возрастной структуры подроста ели европейской в коренных среднетаежных ельниках в зависимости от условий микроместообитания. В задачи исследования входило изучение (1) хода роста подроста, а также (2) изменение количества с увеличением высоты и возраста.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Работы проведены в подзоне средней тайги, на территории Государственного природного заповедника “Кивач” (Республика Карелия), на трех постоянных пробных площадях (ПП) в коренных малонарушенных ельниках со схожей полнотой: ельнике черничного типа с единичным участием лиственных пород (береза повислая и осина обыкновенная) в составе древостоя (далее ельник черничный), ельнике кислично-черничного типа с большим участием осины обыкновенной в составе древостоя (далее — ельник кислично-черничного типа с высокой долей участия лиственных пород) и ельнике кислично-черничного типа с содоминированием сосны обыкновенной (табл. 1). На момент проведения исследования в древостоях отсутствовали крупномасштабные природные и антропогенные нарушения, лишь периодически выпадали отдельные деревья. Закладку постоянных ПП, таксационные работы и камеральную обработку данных производили с использованием общепринятых в лесной таксации методов (Третьяков и др., 1965; Анучин, 1982). Запасы крупных древесных остатков определяли в соответствии с методикой, предложенной Е. В. Шороховой с соавторами (Капица и др., 2012). Описание ПП и их таксационная характеристика представлены в табл. 1.

В данном исследовании мы учитывали только живой подрост высотой до 2 м и возрастом до 39–40 лет (единичные случаи более 50 лет), поскольку у более крупных растений старшего возраста субстрат произрастания определить сложно, в частности из-за полного разложения валежной древесины. Для каждого растения отмечали зону проекции полога древостоя (межкрупная, край кроны (прикрупная), подкрупная). Около каждого растения осторожно снимали лесную подстилку, оголяя корневую шейку. На основании субстрата и микрорельефа произрастания определяли тип микроместообитания. При описании типа микроместообитания в работе используется термин ксилитический субстрат (КС). Под ксилитическим (греч. *xylon* — дерево и *lysis* — разложение, распад) мы понимаем субстрат, образованный в результате многоэтапной биогенной, преимущественно ферментативной трансформации древесины, в естественных условиях осуществляемой ксилотрофным сообществом, включающим в себя грибы, бактерии, археи, насекомых и другие

**Таблица 1.** Основные характеристики исследуемых ПП

Тип леса	Состав и возраст древостоя	Полнота	Запас древостоя, м <sup>3</sup> /га	Запас крупных древесных остатков, м <sup>3</sup> /га			
				Валеж	Пни	Сухостой	Итого
Ельник черничный	8Е <sub>140–180</sub> 1Б <sub>40–60</sub> 1Ос <sub>70–80</sub>	0.8	322	87	4	6	97
Ельник чернично-кисличный	6Е <sub>40–160</sub> 3Ос <sub>70–80</sub> 1Б <sub>70–80</sub>	0.8	354	148	4	16	168
Ельник чернично-кисличный	6Е <sub>40–120</sub> 4С <sub>120–220</sub> + Б <sub>10–50</sub>	0.9	478	121	1	31	153

организмы, которые изменяют структуру и химический состав исходного древесного субстрата. Всего мы выделили пять типов микроместообитания: (1) ровный участок без КС, с ненарушенной лесной подстилкой (РУ); (2) микроповышения, не связанные с КС (М); (3) микроповышения, образованные КС (МКС); (4) скрытый подстилкой, разложившийся валеж (СКС);

(5) зона влияния КС (ВКС). Рулеткой измеряли высоту и определяли возраст по годичным рубцам на стволике растения до корневой шейки. Всего было обнаружено и измерено растений ели европейской: на ПП 1—657, на ПП 2—640, на ПП 3—348. Проанализировано для построения кривых хода роста— 612, 627 и 347 растений соответственно (табл. 2).

**Таблица 2.** Число исследованных растений ели европейской и их средняя высота ( $\pm$ ошибка средней), см в возрастном ряду от 1 года до 39 лет на трех ПП

Возраст, лет	Ельник черничный			Ельник кислично-черничного типа с высокой долей участия лиственных пород			Ельник кислично-черничного типа с содоминированием сосны обыкновенной		
	n	M $\pm$ m	CV,%	n	M $\pm$ m	CV,%	n	M $\pm$ m	CV,%
1	3	3.7 $\pm$ 0.33	15.7	28	6.5 $\pm$ 0.61	49.9	3	5.3 $\pm$ 0.25	21.7
2	26	8.4 $\pm$ 0.45	27.1	38	9.6 $\pm$ 0.45	28.7	3	7.8 $\pm$ 1.01	27.1
3	32	11.6 $\pm$ 0.27	27.4	40	11.4 $\pm$ 0.41	22.7	8	10.5 $\pm$ 0.87	16.5
4	28	14.9 $\pm$ 0.86	41.0	27	14.3 $\pm$ 0.97	35.4	6	12.5 $\pm$ 0.50	5.7
5	18	15.5 $\pm$ 1.20	24.6	24	17.1 $\pm$ 0.83	23.9	3	16.0 $\pm$ 2.31	25.0
6	33	20.5 $\pm$ 1.64	45.8	20	19.4 $\pm$ 0.74	22.9	10	16.8 $\pm$ 1.41	25.0
7	25	21.3 $\pm$ 1.21	28.4	21	20.8 $\pm$ 1.07	17.5	9	17.8 $\pm$ 1.29	21.7
8	25	23.2 $\pm$ 1.28	31.2	23	21.7 $\pm$ 1.07	22.6	17	19.3 $\pm$ 1.03	22.1
9	29	24.2 $\pm$ 1.51	29.6	18	23.3 $\pm$ 1.62	19.7	10	22.6 $\pm$ 0.95	13.2
10	35	26.7 $\pm$ 0.94	20.7	23	26.1 $\pm$ 1.61	29.6	11	23.5 $\pm$ 1.23	17.4
11	25	29.1 $\pm$ 1.61	27.7	19	29.6 $\pm$ 1.10	16.1	9	29.0 $\pm$ 1.77	25.8
12	32	30.7 $\pm$ 1.43	26.4	34	30.7 $\pm$ 1.66	31.5	20	29.8 $\pm$ 2.57	27.2
13	21	33.8 $\pm$ 1.86	25.3	9	32.8 $\pm$ 1.89	17.3	16	30.9 $\pm$ 1.62	20.9
14	39	37.8 $\pm$ 1.84	30.3	18	38.4 $\pm$ 1.42	15.7	20	35.9 $\pm$ 1.43	17.9
15	13	38.9 $\pm$ 1.89	16.2	14	39.4 $\pm$ 1.89	17.1	17	37.5 $\pm$ 1.50	23.3
16	31	40.8 $\pm$ 1.84	27.1	22	40.5 $\pm$ 1.85	22.5	14	40.4 $\pm$ 2.28	14.9
17	14	45.6 $\pm$ 2.28	24.3	20	48.5 $\pm$ 2.53	23.4	8	44.4 $\pm$ 2.66	15.9
18	16	48.7 $\pm$ 3.16	19.9	19	49.5 $\pm$ 2.69	23.7	22	47.2 $\pm$ 2.94	20.9
19	16	54.6 $\pm$ 3.40	24.9	8	52.6 $\pm$ 7.03	35.4	12	50.1 $\pm$ 2.24	21.6
20	13	55.8 $\pm$ 6.51	24.2	25	56.6 $\pm$ 3.52	31.0	12	53.1 $\pm$ 2.75	17.9
21	8	60.9 $\pm$ 4.08	27.1	11	68.4 $\pm$ 8.85	34.2	4	71.5 $\pm$ 6.91	19.3
22	15	63.5 $\pm$ 2.88	17.6	10	52.8 $\pm$ 7.21	40.9	16	59.8 $\pm$ 3.74	24.9
23	16	69.7 $\pm$ 6.51	37.4	10	71.9 $\pm$ 5.24	23.1	11	65.4 $\pm$ 4.67	23.7
24	8	66.7 $\pm$ 5.34	21.2	3	83.0 $\pm$ 13.00	22.2	4	80.0 $\pm$ 6.38	15.9
25	9	90.5 $\pm$ 11.10	34.8	8	74.0 $\pm$ 9.30	33.3	4	77.8 $\pm$ 5.66	14.6
26	12	73.3 $\pm$ 4.66	26.2	20	80.8 $\pm$ 5.86	30.8	10	85.6 $\pm$ 9.04	33.4
27	3	68.6 $\pm$ 5.68	38.6	5	78.1 $\pm$ 8.2	31.8	5	84.2 $\pm$ 8.20	23.5
28	12	71.9 $\pm$ 7.45	35.9	21	95.1 $\pm$ 4.86	23.4	17	83.4 $\pm$ 3.71	18.4
29	13	107.2 $\pm$ 7.73	25.9	7	121.4 $\pm$ 8.18	17.8	8	87.8 $\pm$ 5.80	18.7
30	4	124.3 $\pm$ 21.88	30.5	26	132.2 $\pm$ 8.81	32.6	4	115.0 $\pm$ 8.66	15.1
31	7	97.8 $\pm$ 7.47	18.7	3	135.0 $\pm$ 25.00	26.2	3	118.0 $\pm$ 11.10	10.6
32	5	89.0 $\pm$ 4.65	10.5	8	122.8 $\pm$ 10.28	22.1	3	120.8 $\pm$ 6.87	18.2
33	4	105.3 $\pm$ 28.67	47.1	3	134.1 $\pm$ 11.30	41.5	4	136.3 $\pm$ 8.51	12.5
34	3	100.2 $\pm$ 12.26	43.2	3	143.3 $\pm$ 8.20	36.2	3	95.1 $\pm$ 12.50	33.8
35	3	117.0 $\pm$ 11.00	13.3	20	145.1 $\pm$ 7.30	22.5	7	142.8 $\pm$ 6.06	11.2
36	6	118.5 $\pm$ 10.02	20.7	8	151.8 $\pm$ 9.82	18.3	3	110.0 $\pm$ 9.91	42.2
37	3	135.5 $\pm$ 25.50	26.6	5	148.5 $\pm$ 12.40	38.2	3	140.8 $\pm$ 10.10	46.8
38	4	122.8 $\pm$ 19.23	31.3	3	168.6 $\pm$ 8.32	38.5	4	150.0 $\pm$ 10.80	14.4
39	3	143.0 $\pm$ 12.66	15.3	3	179.0 $\pm$ 10.20	45.1	4	161.3 $\pm$ 12.97	16.1

Примечание. n — количество подростов ели европейской указанного возраста, M — средняя высота, m — ошибка среднего арифметического, CV — коэффициент вариации.

## Статистическая обработка данных

Трехлетние возрастные группы подроста (1—3... 49—51 год) применялись для анализа роста, влияния лесорастительных условий, а также изменения количества подроста с увеличением возраста. Объединение данных в трехлетние группы позволило несколько выровнять объемы выборок. Кривые хода роста построены для средних значений высоты, объемом выборки составляет от 3 до 42 растений в каждом варианте. Влияние лесорастительных условий на высоту подроста оценено с помощью пакета Statistica 10.0. Поскольку количество вариантов в выборках для трех ельников могло быть разным и не соответствовать нормальному распределению, то использовали непараметрический критерий Краскела-Уоллиса, достоверность различий в разных вариантах оценивали с помощью критерия Данна. Обсуждаемые в тексте результаты признавали значимыми при  $p < 0.05$ . Изменение количества подроста с увеличением возраста проанализировано с помощью методов регрессионного анализа.

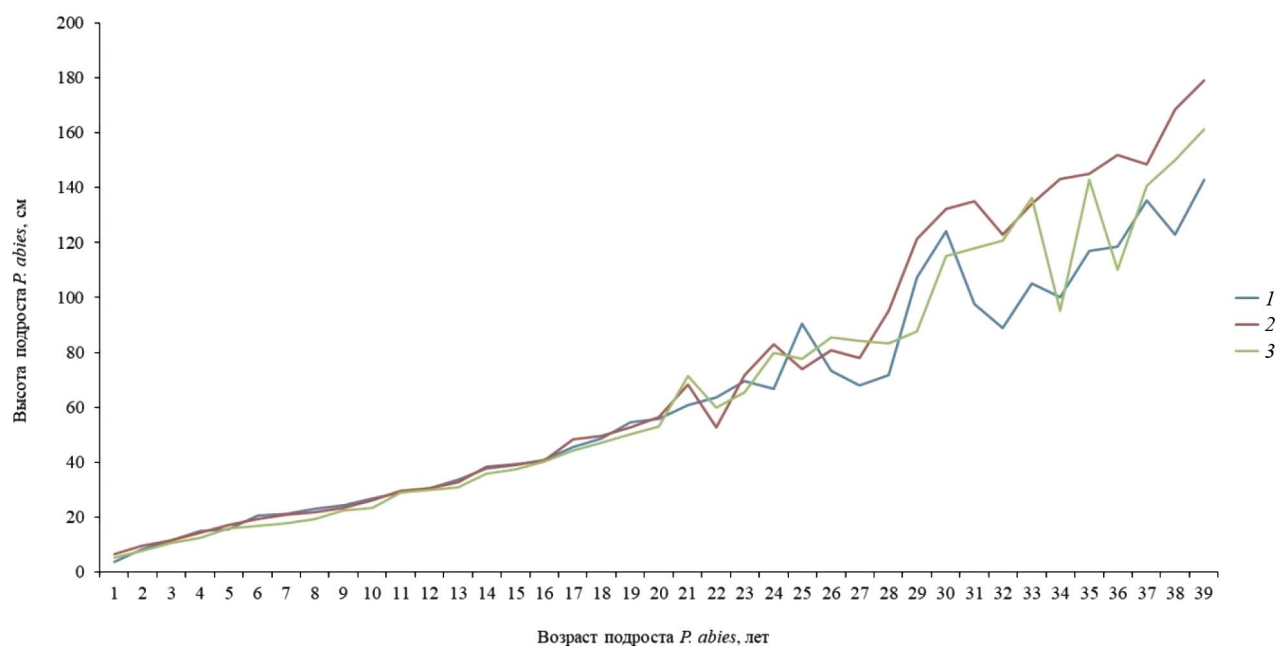
Изменение количества подроста с увеличением высоты оценивали косвенно, путем сравнения количества подроста в высотных категориях 51—100 см, 101—150 см и 151—200 см, по сравнению с количеством мелкого (<50 см) подроста. Мы оценили изменение количества подроста только в условиях разных типов микроместообитаний, т. к. зона проекции полога для каждого растения ели европейской могла меняться в течение его жизни.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Возрастная структура подроста ели европейской высотой до 2 м представлена непрерывным возрастным рядом от 1 года до 39 лет (рис. 1). Ежегодно пополняющийся «банк возобновления» позволяет оперативно реагировать на образовавшийся разрыв в структуре полога древостоя при выпадении взрослого дерева — это признанный механизм устойчивости темнохвойной тайги (Leemans, 1991). Встречаются растения до 45—50 лет, единично — старше 50 лет, самое старое растение ели европейской в подросте отмечено в возрасте 89 лет в ельнике черничном. Ель европейская способна пережить затенение пологом в течение долгого времени — до момента выхода в первый ярус (Дыренков, 1984; Canham, 1988; Lundqvist, Fridman, 1996). В целом половина (медиана) найденного подроста в ельнике черничном и в ельнике кислично-черничного типа с высокой долей участия лиственных пород младше 12 лет и ниже 35 см, в ельнике кислично-черничного типа с содоминированием сосны — младше 17 лет и ниже 42 см.

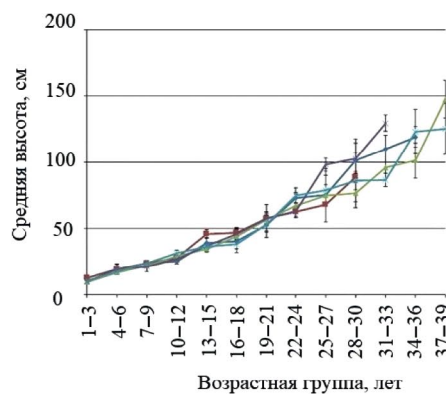
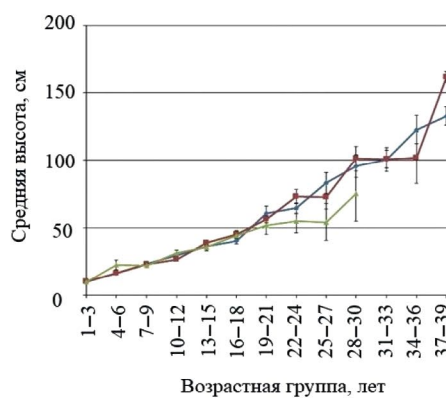
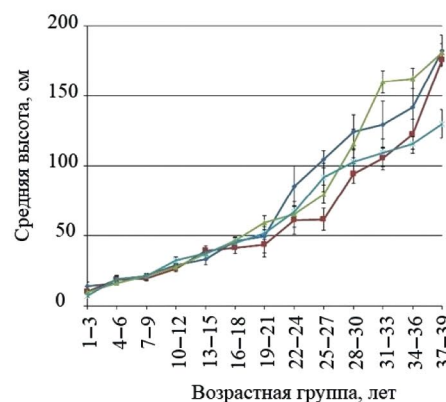
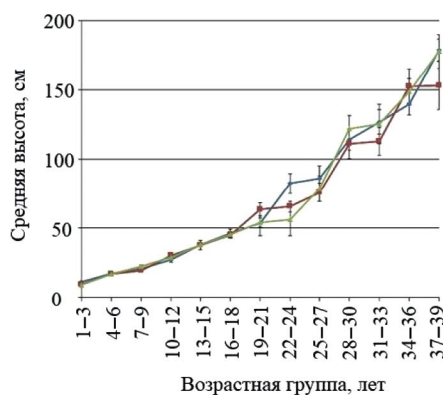
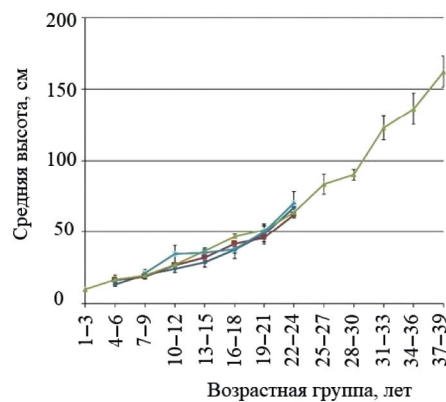
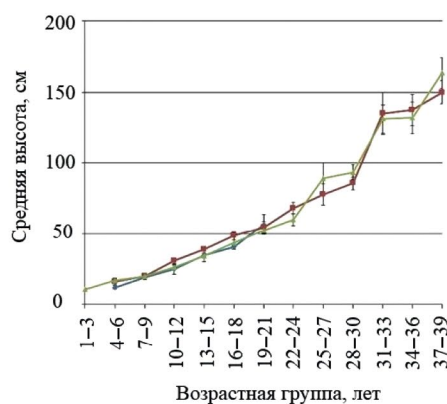
## Рост подроста ели европейской

В возрастном ряду от 1 года до 39 лет средняя высота подроста последовательно и практически прямо пропорционально увеличивается до 20 лет (рис. 1). После 20 лет происходят значительные колебания — средняя высота старшего подроста может быть даже



**Рис. 1.** Высота подроста ели европейской в возрастном ряду от 1 года до 39 лет в трех ельниках: 1 — ельник черничный, 2 — ельник кислично-черничного типа с высокой долей участия лиственных пород, 3 — ельник кислично-черничного типа с содоминированием сосны обыкновенной. По оси абсцисс — возрастная группа подроста от 1 года до 39 лет; по оси ординат средняя высота — см.

## Ельник черничный

Ельник кислично-черничного типа  
с высокой долей участия лиственных породЕльник кислично-черничного типа  
с содоминированием *Pinus sylvestris*

— Межкروновая зона — Край кроны  
— Подкروновая зона

— РУ — М — МКС — СКС — ВКС

**Рис. 2.** Кривые хода роста подроста ели европейской в разных зонах проекции полога (А) (межкروновая, край кроны, подкروновая) и типах микрорастительности (Б) (РУ, М, МКС, СКС, ВКС) в трех ельниках. По оси абсцисс — трехлетние возрастные группы; по оси ординат — средняя высота подростка, размерность — см; на точках кривых роста указана ошибка среднего значения.

ниже, по сравнению с младшим, что объясняется гибелью растений высотой выше среднего.

Мы проследили ход роста подроста в каждой зоне проекции полога (рис. 2, А) и в каждом типе микроместообитания (рис. 2, Б). Однако мы не обнаружили статистически значимых различий медианного возраста достижения подростом 50 и 100 см в разных зонах проекции полога и в разных типах микроместообитаний. Таким образом, в трех среднетаежных ельниках черничного и кислично-черничного типа подрост ели европейской достигает высоты 50 см в период 19–24 лет вне зависимости от положения полога и типа микроместообитания (рис. 2). Считается, что мелкий подрост ели европейской не так требователен к освещенности, как более высокие растения (Lieffers et al., 1996; Jonášová, Prach, 2004; Metslaid et al., 2005; Dovčiak et al., 2008; Jagodziński et al., 2017; Dyderski et al., 2018). Для сравнения, в пихто-еловом чернично-зеленомошном лесу Южного Урала подрост ели сибирской (*Picea obovate*) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) достигает высоты 50 см в возрасте 32–33 лет (Юсупов, 2011), в осочково-зеленомошном лесу Уфимского плато подрост ели сибирской — в возрасте 27 лет, подрост пихты сибирской — в возрасте 31 года (Давыдычев, 2003).

Высоты 100 см подрост ели европейской достигает в период 25–36 лет (рис. 2). Подрост такой высоты отсутствует в подкроновой зоне ельника черничного и межкроновой зоне ельника кислично-черничного типа с содоминированием сосны. Подрост высотой 150 см отмечен не во всех вариантах проекции полога и типов микроместообитания. В ельнике черничном подрост отмечен только на МКС в прикроновой зоне в возрасте 37–39 лет. В ельнике кислично-черничного типа с высокой долей участия лиственных пород такой высоты подрост достигает в возрасте от 31 года до 39 лет. В ельнике кислично-черничного типа с содоминированием сосны подрост высотой 150 см отмечен только на МКС в прикроновой и подкроновой зонах в возрасте от 31 года до 33 лет.

Несмотря на достаточно большой размах возраста достижения 100 и 150 см молодыми растениями, нам не удалось оценить влияние зоны проекции полога и типа микроместообитания. Отсутствие четких закономерностей влияния полога и микроместообитания на высоту подроста свидетельствует о множестве факторов, определяющих рост ели европейской на начальных этапах ее развития. Это не только качество субстрата и освещенность, но и множество других одновременно действующих факторов, которые трудно учесть в рамках небольших пробных площадей (Kupferschmid, Bugmann, 2005; Dyderski et al., 2018). Молодые растения ели европейской даже при достаточном количестве ресурсов часто не дают значительного прироста

в высоту, что может объясняться перераспределением доли биомассы на формирование хвои (Metslaid et al., 2007) или корней (Грозин, 2003). Еще один механизм описан для молодых растений ели сибирской и пихты сибирской — формирование ксилоризома вследствие погружения базальной части стволика растения в лесную подстилку или обрастания его моховым покровом, в связи с чем приросты бывают незначительны (Давыдычев, 2003; Юсупов, 2011).

Влияние лесорастительных условий на высоту проявляется у подроста ели европейской старше 21 года (таб. 3). Медианное значение высоты больше у растений, произрастающих в ельнике кислично-черничного типа с высокой долей участия лиственных пород во всех зонах проекции полога, а также на РУ, МКС и ВКС. Ранее было отмечено, что породный состав полога важен для роста молодых растений ели европейской, а увеличение доли ели европейской в основном пологе и снижение уровня освещенности неблагоприятно действуют на рост подроста (Pukkala et al., 1994; Миленин, Арбузов, 2011; Pukkala et al., 2013; Laiho et al., 2014). Здесь, по-видимому, сыграла свою роль и осина, которая традиционно считается лесоводами породой, создающей при небольшом ее количестве благоприятные условия для развития подроста ели европейской (Мелехов, 1980).

Изменение количества подроста ели европейской с увеличением высоты оценено в высотных категориях 51–100 см, 101–150 см и 151–200 см, по сравнению с количеством мелкого (<50 см) подроста (таб. 4). В разных типах микроместообитания высотной категории 51–100 см достигает не больше четверти подроста: в ельнике черничном — 19–24%, в ельнике кислично-черничного типа с высокой долей участия лиственных пород — 18–26%, в ельнике кислично-черничного типа с содоминированием сосны — 18–26%. В условиях разных микроместообитаний выше 100 см вырастает 6–8% подроста в ельнике черничном, 10–23% — в ельнике кислично-черничного типа с высокой долей участия лиственных пород, 5–25% — в ельнике кислично-черничного типа с содоминированием сосны. Выше 150 см вырастает не больше 3% подроста в ельнике черничном, 6% — в ельниках кислично-черничного типа. Причем в разных ельниках подрост достигает данной высотной категории в условиях разных микроместообитаний. В ельнике черничном подрост этой категории сохраняется на микроместообитаниях, связанных КС (МКС, СКС, ВКС), в ельнике кислично-черничного типа с высокой долей участия лиственных пород — во всех типах, кроме ВКС, в ельнике кислично-черничного типа с содоминированием сосны подрост остается только на МКС и ВКС.

**Таблица 3.** Результаты непараметрического анализа Краскела-Уоллиса, характеризующие значимость различий медианы высоты у подростка ели европейской между тремя ельниками

Фактор		Возрастная группа, лет	Медианное значение высоты в сообществе			Статистические показатели		
			1	2	3	<i>N</i>	<i>H</i>	<i>p</i>
Зона проекции полога	Межкروновая зона	1—3	9.5 а	10.0 а	—	51	3.46	0.06
		4—6	17.0 а	18.0 а	12.0 а	48	3.34	0.19
		7—9	22.0 а	20.0 а	18.0 а	64	6.26	0.06
		10—12	29.5 а	26.0 а	21.0 а	54	5.63	0.06
		13—15	37.0 а	36.0 а	34.5 а	51	0.28	0.87
		16—18	39.0 а	49.5 а	40.0 а	49	3.38	0.19
		19—21	64.0 а	48.0 а	46.0 а	32	4.30	0.12
		22—24	<b>59.0 а</b>	<b>76.0 б</b>	<b>60.0 а</b>	28	6.38	<b>0.04</b>
		25—27	75.0 а	80.0 а	—	27	0.57	0.45
		28—30	91.0 а	100.0 а	—	36	1.49	0.22
		31—33	<b>91.0 а</b>	<b>130.0 б</b>	—	16	4.96	<b>0.03</b>
		34—36	<b>124.5 а</b>	<b>147.5 б</b>	—	24	8.22	<b>0.00</b>
		37—39	<b>123.0 а</b>	<b>170.0 б</b>	—	21	12.43	<b>0.00</b>
	Край кроны	1—3	10.0 а	9.0 а	—	55	2.23	0.14
		4—6	16.0 а	17.0 а	16.5 а	60	0.60	0.74
		7—9	20.0 а	20.0 а	20.0 а	64	1.94	0.38
		10—12	26.0 а	30.0 а	30.0 а	67	5.12	0.08
		13—15	40.0 а	38.0 а	37.0 а	62	2.31	0.32
		16—18	46.0 а	46.0 а	50.0 а	56	0.83	0.66
		19—21	52.0 а	58.0 а	56.0 а	50	0.14	0.93
		22—24	70.0 а	62.0 а	66.0 а	38	1.82	0.40
		25—27	74.5 а	71.0 а	81.0 а	30	0.53	0.77
		28—30	99.5 аб	<b>105.0 а</b>	<b>80.0 б</b>	35	6.46	<b>0.04</b>
		31—33	97.0 а	120.0 а	—	21	2.56	0.11
		34—36	110.5 а	159.0 а	—	21	2.56	0.11
		37—39	162.0 а	146.0 а	—	9	0.10	1.00
	Подкروновая зона	1—3	10.0 а	8.0 а	—	53	2.53	0.11
		4—6	16.0 а	15.5 а	16.5 а	55	0.25	0.88
		7—9	19.0 а	22.0 а	19.5 а	56	5.98	0.06
		10—12	30.0 а	28.0 а	25.0 а	64	5.78	0.06
		13—15	37.0 а	38.5 а	33.5 а	74	3.25	0.19
		16—18	42.0 а	46.0 а	40.0 а	50	2.37	0.30
		19—21	54.0 а	53.0 а	49.0 а	39	0.25	0.88
		22—24	52.0 а	69.5 а	62.0 а	41	2.91	0.23
		25—27	97.0 а	79.0 а	150.0 а	26	5.34	0.07
		28—30	<b>65.5 а</b>	<b>100.0 б</b>	95.0 аб	42	9.11	<b>0.01</b>
		31—33	<b>50.0 а</b>	<b>150.0 б</b>	—	12	6.23	<b>0.01</b>
		34—36	<b>90.0 а</b>	<b>130.0 б</b>	—	18	7.18	<b>0.00</b>
		37—39	<b>70.0 а</b>	<b>183.0 б</b>	—	9	5.40	<b>0.02</b>
Тип микроместообитания	РУ	1—3 года	10.0 а	13.0 а	—	20	2.98	0.08
		4—6 лет	15.5 а	16.0 а	14.5	30	0.64	0.73
		7—9 лет	22.0 а	21.5 а	22.0	34	1.48	0.48
		10—12 лет	23.5 а	28.0 а	22.0 а	32	11.89	0.06
		13—15 лет	40.5 а	31.0 а	29.0 а	26	9.14	0.06
		16—18 лет	38.0 а	46.0 а	38.0	26	5.63	0.06
		19—21 год	49.0 а	49.5 а	63.5	21	3.67	0.16
		22—24 года	70.5 аб	<b>85.5 а</b>	<b>48.0 б</b>	19	8.22	<b>0.02</b>
		25—27 лет	75.0 а	77.0 а	—	6	0.43	0.51
		28—30 лет	<b>100.5 а</b>	<b>130.0 б</b>	—	17	1.59	0.05
		31—33 года	<b>92.0 а</b>	<b>130.0 б</b>	—	12	5.42	<b>0.02</b>

Таблица 3. Окончание

Фактор		Возрастная группа, лет	Медианное значение высоты в сообществе			Статистические показатели		
			1	2	3	<i>N</i>	<i>H</i>	<i>p</i>
Тип микроместообитания	РУ	34—36 лет	128.0 а	158.0 а	—	12	0.69	0.41
		37—39 лет	110.0 а	198.0 а	—	6	3.86	0.05
	М	1—3 года	13.0 а	10.0 а	—	13	1.53	0.22
		4—6 лет	17.0 а	18.0 а	17.0 а	23	0.53	0.77
		7—9 лет	22.0 а	20.0 а	19.0 а	21	3.18	0.20
		10—12 лет	28.0 а	28.0 а	28.5 а	27	0.08	0.96
		13—15 лет	48.0 а	37.0 а	22.5 а	21	8.32	0.06
		16—18 лет	48.0 а	37.0 а	40.5 а	24	2.50	0.29
		19—21 год	54.0а	58.0 а	43.5 а	25	4.61	0.09
		22—24 года	59.0 а	46.0 а	62.5 а	18	3.91	0.14
		25—27 лет	68.0 а	70.0 а	—	10	0.66	0.42
		28—30 лет	88.0 а	105.0 а	85.5 а	21	4.60	0.10
		31—33 года	120.0 а	90.0 а	—	6	3.86	0.05
	МКС	1—3 года	9.0 а	9.0 а	—	99	0.19	0.66
		4—6 лет	16.0 а	16.0 а	17.0 а	79	0.25	0.88
		7—9 лет	20.0 а	21.0 а	19.0 а	67	3.62	0.16
		10—12 лет	29.0 а	28.0 а	25.0 а	92	3.49	0.18
		13—15 лет	33.0 а	38.0 а	37.0 а	82	1.68	0.43
		16—18 лет	41.5 а	48.5 а	45.0 а	87	1.75	0.42
		19—21 год	55.0 а	52.5 а	48.0 а	42	1.82	0.40
		22—24 года	62.0 а	71.0 а	62.0 а	46	0.52	0.77
		25—27 лет	69.0 а	82.0 а	80.0 а	35	0.06	0.97
		28—30 лет	<b>78.0 а</b>	<b>115.0 б</b>	90.5 а	48	10.34	<b>0.00</b>
		31—33 года	<b>95.5 а</b>	<b>142.0 б</b>	—	16	8.58	<b>0.00</b>
		34—36 лет	<b>97.0 а</b>	<b>160.0 б</b>	—	26	14.29	<b>0.00</b>
		37—39 лет	<b>140.5 а</b>	<b>170.0 б</b>	—	15	6.23	<b>0.01</b>
Тип микроместообитания	СКС	7—9 лет	18.0 а	17.0 а	—	9	1.12	0.29
		10—12 лет	<b>27.5 а</b>	<b>40.0 б</b>	—	19	7.21	<b>0.00</b>
		13—15 лет	38.0 а	42.0 а	33.0	17	4.47	0.11
		16—18 лет	47.5 а	50.0 а	—	9	0.15	0.70
		19—21 год	71.0 а	71.0 а	—	10	0.01	1.00
		22—24 года	57.0 а	—	71.0	9	3.27	0.07
		25—27 лет	98.0 а	65.0 а	—	6	3.86	0.05
	ВКС	1—3 года	10.0 а	8.0 а	—	25	3.36	0.07
		4—6 лет	16.0 а	22.0 а	—	32	4.61	0.06
		7—9 лет	22.0 а	20.0 а	21.0	47	1.88	0.39
		10—12 лет	30.0 а	31.0 а	26.5	35	0.68	0.71
		13—15 лет	37.0 а	38.5 а	35.5	31	0.68	0.71
		16—18 лет	38.5 а	46.0 а	39.0	29	2.80	0.25
		19—21 год	50.0 а	50.0 а	55.5	24	0.89	0.64
		22—24 года	76.0 а	69.5 а	75.5	25	2.57	0.28
		25—27 лет	80.0 а	99.0 а	116.5	26	4.36	0.11
		28—30 лет	<b>75.5 а</b>	<b>97.5 б</b>	—	18	3.32	<b>0.05</b>
		31—33 года	<b>89.5 а</b>	<b>120.0 б</b>	—	9	5.40	<b>0.02</b>
		34—36 лет	111.5 а	119.5 а	—	12	0.16	0.68
		37—39 лет	<b>98.5 а</b>	<b>135.0 б</b>	—	12	0.93	<b>0.05</b>

Примечание. 1 — ельник черничный, 2 — ельник кислично-черничного типа с высокой долей участия лиственных пород, 3 — ельник кислично-черничного типа с содоминированием сосны обыкновенной; *N* — объем выборки, *df* — число степеней свободы, *H* — критерий Краскела — Уоллиса, *p* — уровень значимости — означает отсутствие подроста; разными буквами и жирным шрифтом отмечены статистически достоверные ( $p < 0.05$ ) различия медиан высоты подроста между ельниками.



При разном количестве мелкого подроста в условиях пяти типов микроместообитаний в трех ельниках тенденции сохранения долей подроста в высотной категории 51—100 см схожие. Отмеченная исследователями более высокая смертность подроста на валеже, по сравнению с почвой (Kathke, Bruelheide, 2010; Holeksa et al., 2021), не согласуется с нашими результатами. На древесном детрите изначально произрастает большее количество подроста, по сравнению с почвой (табл. 4). При переходе в следующую высотную категорию на валеже выпадает большее количество подроста, по сравнению с почвой, но примерно та же доля (74—82%), что и на почве (от количества мелкого подроста). Большая плотность молодых растений на валежных стволах и пнях компенсируется более высоким уровнем смертности. Считается, что конкурентные взаимодействия сильнее проявляются между мелкими растениями (Манов, 2019), что, возможно, и является основной причиной смертности молодых растений на валежных стволах (Canham et al., 1990; Lundqvist, Fridman, 1996; Grassi, Bagnaresi, 2001; Jonášová, Prach, 2004; Saksa, 2004; Eerikäinen et al., 2007; Lundqvist et al., 2007). Степень агрегированности подроста снижается с увеличением размеров растений, что связывают с возрастающей потребностью в жизненном пространстве, определяющем количество ресурсов (Ипатов, Тархова, 1975; Ильчуков, 2008; Манов, 2019).

Полученные нами эмпирические данные свидетельствуют о наличии одинаковых трендов *снижения количества подроста по мере увеличения его возраста*. Изменение количества подроста с увеличением возраста в разных зонах проекции полога и в разных типах микроместообитаний (кроме «скрытого» в почве КС) лучшим образом описывается экспоненциальной функцией (рис. 3 и 4).

Мы отмечаем удовлетворительные степени соответствия трендовых моделей полученным нами данным во всех зонах проекции полога во всех ельниках ( $R^2$  в диапазоне 0.70—0.93). Для ельника чернично-го тренды снижения количества подроста во всех типах микроместообитания демонстрируют удовлетворительные степени соответствия полученным данным ( $R^2$  в диапазоне 0.84—0.94). Для ельника кислично-черничного типа с высокой долей участия листовенных пород модели снижения количества подроста на РУ, М и ВКС слабо соответствуют полученным данным ( $R^2 = 0.33—0.47$ ). Только трендовая модель снижения количества подроста на МКС удовлетворительно соответствует полученным данным ( $R^2 = 0.80$ ). Для ельника кислично-черничного типа с содоминированием сосны модели снижения количества подроста на РУ и ВКС слабо соответствуют полученным данным ( $R^2 = 0.24—0.55$ ), на МКС и М — удовлетворительно соответствуют ( $R^2 = 0.79$  и  $R^2 = 0.96$ ).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В трех исследованных ельниках независимо от условий микроместообитаний и расположения по отношению к пологу подрост ели европейской достигает 50 см в возрасте 19—24 лет, при этом его количество сокращается значительно — высоты более 50 см достигает не более 26% молодых растений. Такая закономерность может указывать на генетически обусловленные процессы роста ели европейской на ранних стадиях развития. Можно предположить, что в этот период «в приоритете» развитие корневой и фотосинтезирующей систем, которое направлено на получение максимально возможного количества ресурсов для обеспечения выхода в первый ярус молодого растения ели европейской. Этот вопрос, однако, требует дополнительного изучения.

Переход в следующую категорию высот (51—100 см) характеризуется дифференциацией подроста по ежегодному приросту, отпаду в зависимости от типа лесорастительных условий. В ельнике черничном далее наблюдается резкое снижение количества подроста, и высоты 100 см достигает не больше 8% молодых растений, в то время как в смешанных древостоях (ельники чернично-кисличного типа с осинкой и сосной) количество растений на этом этапе практически сохраняется на уровне 25%. Здесь же проявляется положительное влияние присутствия осины в составе древостоя на рост естественного возобновления во всех зонах проекции полога и независимо от условий микроместообитаний.

По отпаду ситуация в различных лесорастительных условиях выравнивается при переходе в следующую размерную категорию, и высоты 150 см во всех ельниках достигает не больше 6% подроста от начального количества мелкого (<50 см) подроста, т. е. в смешанных древостоях гибель подроста наступает позже, но происходит в более сжатые сроки.

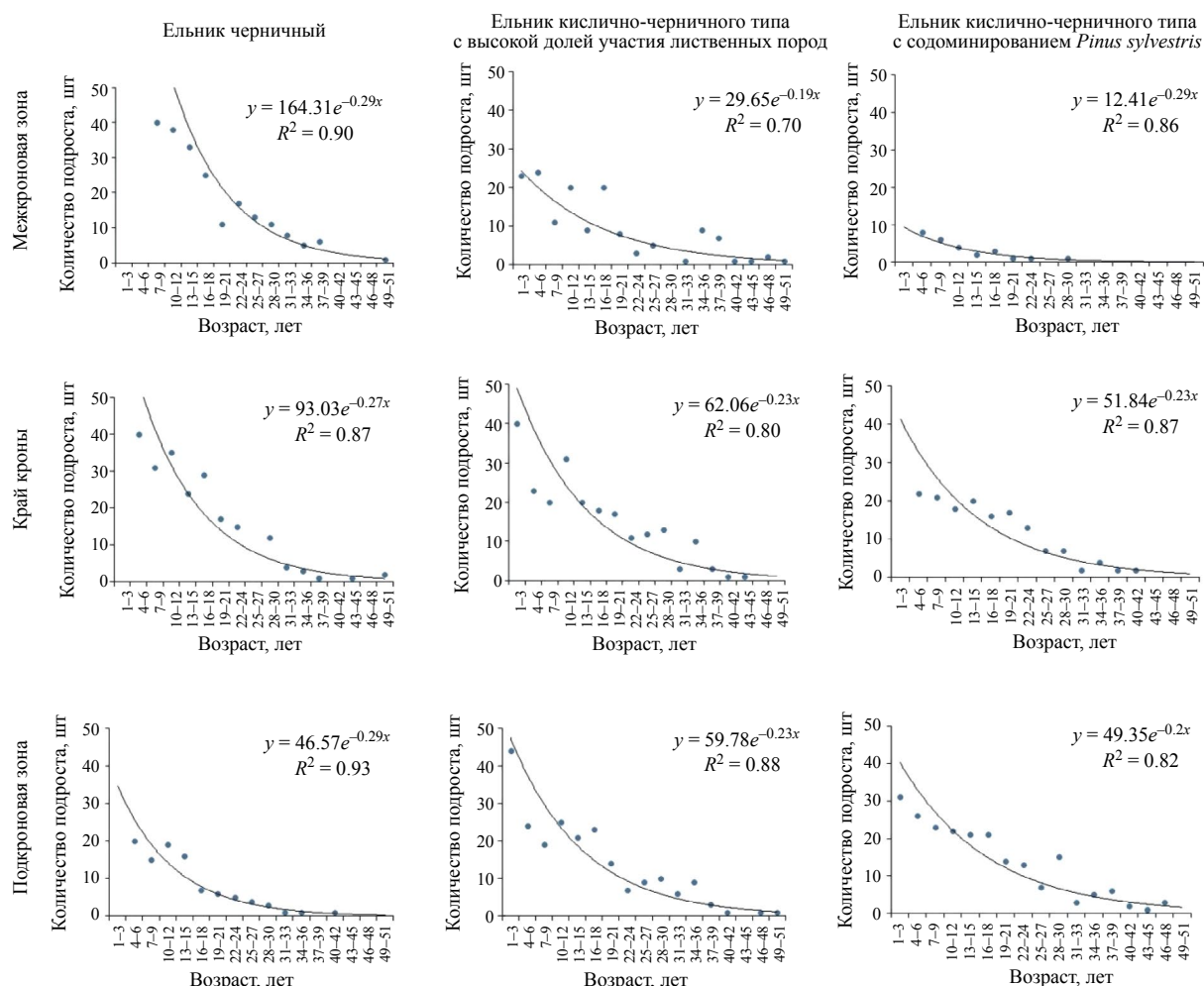
В целом изменение количества подрост ели европейской с увеличением его возраста и высоты лучше всего описывается экспоненциальной моделью вне зависимости от зоны проекции полога или от типа микроместообитания.

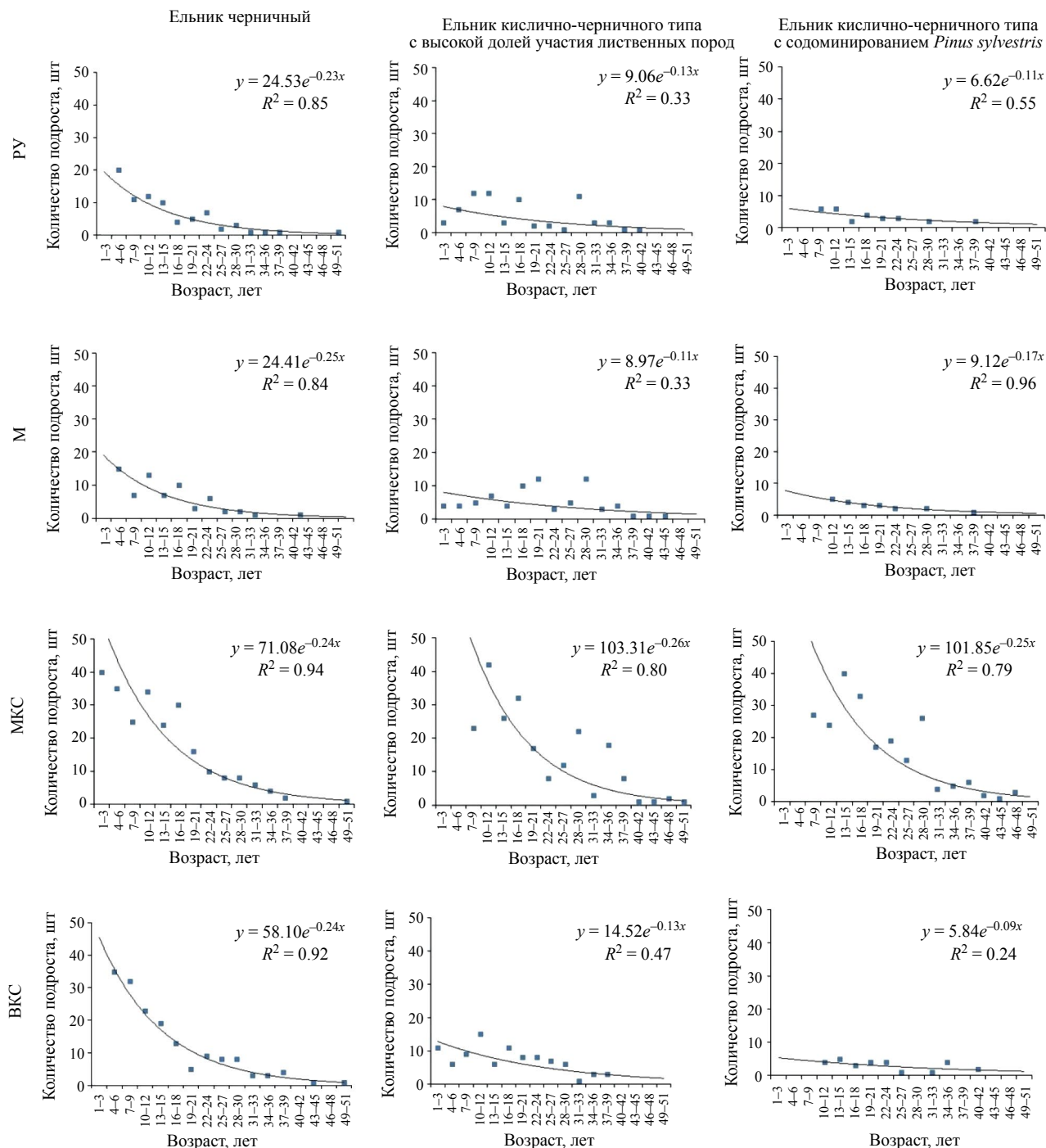
Исследования других авторов и полученные ими противоречивые результаты о роли ксилотитического субстрата в сохранности и росте молодых растений ели европейской под пологом древостоя могут быть объяснены разными методическими подходами. Наши результаты свидетельствуют, что микроместообитания, ассоциированные с ксилотитическим субстратом, более предпочтительны для прорастающих семян и всходов ели европейской. В дальнейшем же доля отпавших растений не имеет четкой привязки к условиям микрорельефа или наличию валежной древесины.

**Таблица 4.** Доля сохранности (%) подроста ели европейской разных высотных категорий (по сравнению с мелким (<50 см) подростом) в условиях разных типов микроместообитания в трех ельниках

Ельник	Тип микроместообитания	Количество мелкого (<50 см) подроста, шт/га	Доля сохранности подроста ели европейской (по сравнению с количеством мелкого (<50 см) подроста), %		
			51—100 см	101—150 см	151—200 см
Ельник черничный	РУ	1625	19	6	—
	М	1425	21	5	—
	МКС	4300	22	5	1
	СКС	1300	19	8	2
	ВКС	3000	24	8	3
Ельник кислично-черничного типа с высокой долей участия лиственных пород	РУ	600	21	17	5
	М	588	26	23	6
	МКС	3325	18	11	5
	СКС	50	25	10	5
	ВКС	988	26	15	—
Ельник кислично-черничного типа с содоминированием сосны	РУ	367	26	5	—
	М	301	22	6	—
	МКС	2655	26	13	4
	СКС	100	17	—	—
	ВКС	317	26	25	6

Примечание. «—» означает отсутствие подроста ели европейской.

**Рис. 3.** Изменение количества подроста ели европейской с увеличением возраста в разных зонах проекции полога материнского древостоя (межкروновая зона, край кроны, подкروновая зона) в трех ельниках. По оси абсцисс отложены трехлетние возрастные группы подроста (1–3, 4–6...49–51); по оси ординат отложены значения количества подроста, размерность — шт.



**Рис. 4.** Изменение количества подроста ели европейской с увеличением возраста в разных типах микроместообитаний (РУ, М, МКС, ВКС) в трех ельниках. По оси абсцисс отложены трехлетние возрастные группы подроста (1—3, 4—6...49—51); по основной оси ординат отложены значения количества подроста, размерность — шт.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анучин Н.П. Лесная таксация. М.: Лесная промышленность, 1982. 552 с.
- Бобкова К.С., Бессонов И.М. Естественное возобновление в среднетаежных ельниках европейского северо-востока // Лесоведение. 2009. № 5. С. 10—16.

- Гончаров А.А. Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных (мезофауна) лесных экосистем: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. М., 2014. 24 с.
- Грозин А.Н. Особенности распределения фитомассы подроста ели на осушаемом низинном болоте // Леса

- Урала и хозяйство в них. Вып. 23. Екатеринбург: УГЛТУ, 2003. С. 284—287.
- Давыдычев А.Н. Естественное возобновление и эколого-биологические особенности ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в водоохранно-защитных лесах Уфимского плато: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Тольятти, 2003. 19 с.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 175 с.
- Злобин Ю.А. Живой покров еловых лесов как фактор естественного возобновления ели: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. М., 1961. 20 с.
- Ильчуков С.В. Горизонтальная структура подроста ели в спелых среднетаежных ельниках // Лесной журнал. 2008. № 1. С. 64—68.
- Ипатов В.С., Тархова Т.Н. Количественный анализ ценологических эффектов в размещении деревьев по территории // Ботанический журнал. 1975. Т. 60. № 9. С. 1237—1250.
- Казимиров Н.И. Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 140 с.
- Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 335 с.
- Капица Е.А., Шорохова Е.В., Кузнецов А.А. Пул углерода крупных древесных остатков в коренных лесах северо-запада Русской равнины // Лесоведение. 2012. № 5. С. 36—43.
- Крышень А.М. Типы лесорастительных условий на автоморфных почвах в Карелии // Ботанический журнал. 2010. Т. 95. № 3. С. 281—297.
- Манов А.В. Горизонтальная структура древостоя и подроста ельника разнотравно-черничного средней тайги Республики Коми // Лесоведение. 2019. № 4. С. 286—293.
- Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесная промышленность, 1980. 408 с.
- Миленин А.И., Арбузов А.И. Освещенность и естественное возобновление ели европейской в зоне Клинско-Дмитровской возвышенности // Лесотехнический журнал. 2011. № 3. С. 58—60.
- Мишко А.Е., Ставрова Н.И., Горшков В.В. Поливариантность развития особей *Picea obovata* (Pinaceae) в средневозрастных сосново-еловых лесах Кольского полуострова // Растительные ресурсы. 2019. Т. 55. № 1. С. 56—71.
- Мишко А.Е., Ставрова Н.И., Горшков В.В. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Picea obovata* на разных стадиях послепожарных сукцессий в северотаежных сосново-еловых лесах // Ботанический журнал. 2018. Т. 103. № 9. С. 50—78.
- Морозов Г.Ф. Избранные труды. М.: Лесная промышленность, 1970. Т. 1. 559 с.
- Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 8. С. 72—85.
- Рубцов М.В., Глазунов Ю.Б., Николаев Д.К. Восстановление ели под пологом культур сосны на суглинистых почвах в центре Русской равнины // Лесной вестник. 2014. № 1. С. 64—73.
- Стороженко В.Г. Особенности горизонтальной структуры лесов еловых формаций европейской тайги России // Известия вузов. Лесной журнал. 2022. № 2. С. 39—49. DOI 10.37482/0536-1036-2022-2-39-49
- Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. М.: Гриф и К, 2007. 192 с.
- Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.
- Сукачев В.Н. Избранные труды: в трех томах. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 343 с.
- Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. М.: Лесная промышленность, 1965. 459 с.
- Уранов А.А., Михайлова Н.Ф. Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1974. Т. 79. № 5. С. 151—159.
- Юсупов И.Р. Особенности поселения и роста ели и пихты под пологом пихто-ельника чернично-зеленомошного в подзоне широколиственно-темнохвойных лесов Южного Урала // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13. № 5 (2). С. 131—134.
- Cadenasso M.L., Traynor M.M., Pickett S.T. A. Functional location of forest edges: Gradients of multiple physical factors // Canadian Journal of Forest Research. 1997. V. 27. P. 774—782.
- Canham C.D., Denslow J.S., Platt W.J., Runkle J.R., Spies T.A., White P.S. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests // Canadian Journal of Forest Research. 1990. V. 20. P. 620—631.
- Canham C.D. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: the response of *Acer saccharum* and *Fagus grandifolia* to canopy gaps // Ecology. 1988. V. 69. P. 786—795.
- Chrimes D., Nilson K. Overstorey density influence on the height of *Picea abies* regeneration in northern Sweden // Forestry. 2005. V. 78. № 4. P. 433—442.
- Dovčiak M., Hrivnák R., Ujházy K., Gömöry D. Seed rain and environmental controls on invasion of *Picea abies* into grassland // Plant Ecology. 2008. V. 194. № 1. P. 135—148. DOI 10.1007/s11258-007-9280-2
- Dyderski M.K., Gazda A., Hachułka M., Horodecki P., Kałucka I.L., Kamczyk J., Malicki M., Pielech R., Smoczyk M., Skorupski M., Wierzcholska S., Jagodziński A.M. Impacts of soil conditions and light availability on natural regeneration of Norway spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. in low-elevation mountain forests // Annals of Forest Science. 2018. V. 75. № 91. DOI 10.1007/s13595-018-0775-x
- Eerikäinen K., Miina J., Valkonen S. Models for the regeneration establishment and the development of established seedlings in uneven-aged, Norway spruce dominated forest stands of southern Finland // Forest Ecology and Management. 2007. V. 242. № 2—3. P. 444—461. DOI 10.1016/j.foreco.2007.01.078

- Grassi G., Bagnaresi U. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient // *Tree Physiology*. 2001. V. 21. P. 959–967.  
DOI 10.1093/treephys/21.12-13.959
- Gray A.N., Spies T.A. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps // *Ecology*. 1997. V. 78. № 8. P. 2458–2473.  
DOI 10.2307/2265906
- Grenfell R., Aakala T., Kuuluvainen T. Microsite occupancy and the spatial structure of understorey regeneration in three late-successional Norway spruce forests in northern Europe // *Silva Fennica*. 2011. V. 45. № 5. P. 1093–1110.
- Harmon M.E., Franklin J.F. Tree seedlings on logs in Picea–Tsuga forests of Oregon and Washington // *Ecology*. 1989. V. 70. № 1. P. 48–59.
- Holeksa J., Zywiec M., Bogdziewicz M., Kurek P., Milne-Rostkowska F., Piechnik L., Seget B. Microsite-specific 25-year mortality of Norway spruce saplings // *Forest Ecology and Management*. 2021. V. 498. № 3. P. 119572.  
DOI 10.1016/j.foreco.2021.119572
- Jäderlund A., Zackrisson O., Dahlberg A., Nilsson M.C. Interference of *Vaccinium myrtillus* on establishment, growth, and nutrition of *Picea abies* seedlings in a Northern boreal site // *Canadian Journal of Forest Research*. 2011. V. 27. № 12. P. 2017–2025.  
DOI 10.1139/x97-185
- Jagodziński A.M., Horodecki P., Rawlik K., Dyderski M.K. Do understorey or overstorey traits drive tree encroachment on a drained raised bog? // *Plant Biology*. 2017. V. 19. № 4. P. 571–583.  
DOI 10.1111/plb.12569
- Jonášová M., Prach K. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak // *Ecological Engineering*. 2004. V. 23. № 1. P. 15–27.  
DOI 10.1016/j.ecoleng.2004.06.010
- Kathke S., Bruelheide H. Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies* // *Forest Ecology and Management*. 2010. V. 259. № 8. P. 1597–1605.  
DOI 10.1016/j.foreco.2010.01.036
- Kupferschmid A.D., Bugmann H. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest // *Forest Ecology and Management*. 2005. V. 205. № 1–3. P. 251–265.  
DOI 10.1016/j.foreco.2004.06.008
- Laiho O., Pukkala T., Lähde E. Height increment of understorey Norway spruces under different tree canopies // *Forest Ecosystems*. 2014. V. 1. № 1. P. 4.  
DOI 10.1186/2197-5620-1-4
- Leemans R. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden // *Vegetatio*. 1991. V. 93. P. 157–165.
- Lieffers V.J., Stadt K.J., Navratil S. Age structure and growth of understory white spruce under aspen // *Canadian Journal of Forest Research*. 1996. V. 26. № 6. P. 1002–1007.
- Lundqvist L., Chrimes D., Elfving B., Mörling T., Valinger E. Stand development after different thinnings in two uneven-aged *Picea abies* forests in Sweden // *Forest Ecology and Management*. 2007. V. 238. № 1–3. P. 141–146.  
DOI 10.1016/j.foreco.2006.10.006
- Lundqvist L., Fridman E. Influence of local stand basal area on density and growth of regeneration in uneven-aged *Picea abies* stands // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 1996. V. 11. № 4. P. 364–369.
- Macek M., Wild J., Kopecký M., Červenka J., Svoboda M., Zenáhlíková J., Brůna J., Mosandl R., Fischer A. Life and death of *Picea abies* after bark–beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment // *Ecological Applications*. 2017. V. 27. № 1. P. 156–167. 10.1002/eap.1429
- Metslaid M., Jõgiste K., Nikinmaa E., Moser W.K., Porcar-Castell A. Tree variables related to growth response and acclimation of advance regeneration of Norway spruce and other coniferous species after release // *Forest Ecology and Management*. 2007. V. 250. № 1–2. P. 56–63.  
DOI 10.1016/j.foreco.2007.03.009
- Metslaid M., Ilisson T., Nikinmaa E., Kusmin J., Jõgiste K. Recovery of advance regeneration after disturbances: acclimation of needle characteristics in *Picea abies* // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2005. V. 20. № 6. P. 112–121.  
DOI 10.1080/14004080510043352
- Örlander G., Nilsson U., Hällgren J.-E. Competition for water and nutrients between ground vegetation and planted *Picea abies* // *New Zealand Journal of Forestry Science*. 1996. V. 26. № 1–2. P. 99–117.
- Paluch L., Bartkowiak J., Moser W.K. Interspecific effects between overstorey and regeneration in small-scale mixtures of three late-successional species in the Western Carpathians (southern Poland) // *European Journal of Forest Research*. 2019. V. 138. № 5. P. 889–905.
- Petrutan I.C., von Lüpke B., Petrutan A.M. Effects of root trenching of overstorey Norway spruce (*Picea abies*) on growth and biomass of underplanted beech (*Fagus sylvatica*) and Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) saplings // *European Journal of Forest Research*. 2011. V. 130. P. 813–828.
- Prescott C.E. The influence of the forest canopy on nutrient cycling // *Tree Physiology*. 2002. V. 22. № 15–16. P. 1193–1200.  
doi.org/10.1093/treephys/22.15-16.1193
- Pukkala T., Lähde E., Laiho O. Species interactions in even- and unevenaged boreal forests // *Journal of Sustainable Forestry*. 2013. V. 32. № 4. P. 1–33.
- Pukkala T., Vetenranta J., Kolström T., Miina J. Productivity of a mixed Scots pine – Norway spruce stand // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 1994. V. 9. P. 143–153.
- Rouvinen S., Kuuluvainen T. Tree diameter distributions in natural and managed old *Pinus sylvestris*-dominated forests // *Forest Ecology and Management*. 2005. V. 208. № 1. P. 45–61.

- Saksa T. Regeneration process from seed crop to saplings — a case study in uneven-aged Norway spruce-dominated stands in Southern Finland // *Silva Fennica*. 2004. V. 38. № 4. P. 371—381.  
DOI 10.14214/sf.405
- Stroheker S., Weiss M., Sieber T.N., Bugmann H. Ecological Factors Influencing Norway Spruce Regeneration on Nurse Logs in a Subalpine Virgin Forest // *Forests*. 2018. V. 9. № 3. P. 120.  
DOI 10.3390/f9030120
- Szewczyk J., Szwagrzyk J. Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand // *Vegetatio*. 1996. V. 122. № 1. P. 37—46.  
DOI 10.1007/BF00052814

## The Height-Age Structure of *Picea Abies* Undergrowth in a Middle Taiga Spruce Forest: the Microsite Influence

A. V. Kikeeva<sup>1, \*</sup>, I. V. Romashkin<sup>1</sup>, A. M. Kryshen<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Forest Research Institute of the KarRC RAS  
Pushkinskaya str., 11, Petrozavodsk, 185910 Russia  
\*E-mail: avkikeeva@mail.ru

We analysed the height-age structure of spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst) undergrowth in three forest canopy areas (canopy gap; crown edge; canopy) and five microsite types (undisturbed forest litter; microelevations unrelated to xylolytic substrate (XS); microelevations formed by XS; microhabitats generated by visually indiscernible, “hidden” part of XS; XS impact zone) in three old-growth middle taiga spruce forests. The *P. abies* undergrowth reaches the height of 50 cm at the age of 19—24 years. The forest growth conditions, canopy and microsite influence the young *P. abies* trees that are taller than 50 cm. The *P. abies* undergrowth reaches the height of 100 cm at the age of 28—36 years, 150 cm — at 31—39 years. An exponential model best describes the changes in the *P. abies* undergrowth abundance with age. In five microsite types, 18—26% of the undergrowth reaches the height category of 51—100 cm (compared to the amount of small (< 50 cm) undergrowth). As for the height category of 101—150 cm, it's reached by only about 6—8% of young *P. abies* trees in the bilberry spruce forest, 10—23% — in the oxalis-bilberry spruce forest with *Betula pendula* and *Populus tremula*, and 5—25% — in the oxalis-bilberry spruce forest with the co-dominance of *Pinus sylvestris*. Only 3% of the *P. abies* undergrowth from the microsites formed by the XS in the bilberry spruce forest reaches the height category of 151—200 cm. In the spruce stand with the participation of deciduous species in all microsite types (except the “hidden” parts of XS), only 6% of the *P. abies* undergrowth reaches this height category. Similarly, in the pine-spruce stand, 6% of the *P. abies* undergrowth reaches this height category, but only on microelevations formed by XS and in the XS impact zone. The results indicate that the mortality rate of the *P. abies* understory with a height more than 50 cm is generally comparable in all microsite types (including those formed by XS).

**Keywords:** natural regeneration, undergrowth, spruce, *Picea abies*, microsite, xylolytic substrate, undergrowth survival.

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

## REFERENCES

- Anuchin N.P., *Lesnaya taksatsiya* (Forest taxation), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1982, 552 p.
- Bobkova K.S., Bessonov I.M., Estestvennoe vozobnovlenie v srednetaezhnykh el'nikakh Evropeiskogo severo-vostoka (Natural regeneration in southern taiga spruce forests of the European North-East), *Lesovedenie*, 2009, No. 5, pp. 10—16.
- Cadenasso M.L., Traynor M.M., Pickett S.T. A., Functional location of forest edges: Gradients of multiple physical factors, *Canadian Journal of Forest Research*, 1997, Vol. 27, pp. 774—782.
- Canham C.D., Denslow J.S., Platt W.J., Runkle J.R., Spies T.A., White P.S., Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests, *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, Vol. 20, pp. 620—631.
- Canham C.D., Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: the response of *Acer saccharum* and *Fagus grandifolia* to canopy gaps, *Ecology*, 1988, Vol. 69, pp. 786—795.
- Chrimes D., Nilson K., Overstorey density influence on the height of *Picea abies* regeneration in northern Sweden, *Forestry*, 2005, Vol. 78, No. 4, pp. 433—442.

- Davydychev A.N., *Estestvennoe vozobnovlenie i ekologo-biologicheskie osobennosti eli sibirskoi (Picea obovata Ledeb.) i pikhty sibirskoi (Abies sibirica Ledeb.) v vodookhranno-zashchitnykh lesakh Ufimskogo plato. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Natural regeneration and ecological and biological characteristics of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) and Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in water protection forests of the Ufa plateau. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Tolyatti, 2003, 19 p.
- Dovčiak M., Hrivnák R., Ujházy K., Gömöry D., Seed rain and environmental controls on invasion of *Picea abies* into grassland, *Plant Ecology*, 2008, Vol. 194, No. 1, pp. 135–148.  
DOI 10.1007/s11258-007-9280-2
- Dyderski M.K., Gazda A., Hachułka M., Horodecki P., Kałucka I.L., Kamczyc J., Malicki M., Pielech R., Smoczyk M., Skorpinski M., Wiercholska S., Jagodziński A.M., Impacts of soil conditions and light availability on natural regeneration of Norway spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. in low-elevation mountain forests, *Annals of Forest Science*, 2018, Vol. 75, No. 91.  
DOI 10.1007/s13595-018-0775-x
- Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 175 p.
- Eerikäinen K., Miina J., Valkonen S., Models for the regeneration establishment and the development of established seedlings in uneven-aged, Norway spruce dominated forest stands of southern Finland, *Forest Ecology and Management*, 2007, Vol. 242, No. 2–3, pp. 444–461.  
DOI 10.1016/j.foreco.2007.01.078
- Goncharov A.A., *Struktura troficheskikh nish v soobshchestvakh pochvennykh bespozvonochnykh (mezofauna) lesnykh ekosistem. Dis. kand. biol. nauk*. (Structure of trophic niches in communities of soil invertebrates (mesofauna) of forest ecosystems. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Moscow: IPEE RAN, 2014, 24 p.
- Grassi G., Bagnaresi U., Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient, *Tree Physiology*, 2001, Vol. 21, pp. 959–967.  
DOI 10.1093/treephys/21.12-13.959
- Gray A.N., Spies T.A., Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps, *Ecology*, 1997, Vol. 78, No. 8, pp. 2458–2473.  
DOI 10.2307/2265906
- Grenfell R., Aakala T., Kuuluvainen T., Microsite occupancy and the spatial structure of understorey regeneration in three late-successional Norway spruce forests in northern Europe, *Silva Fennica*, 2011, Vol. 45, No. 5, pp. 1093–1110.
- Grozin A.N., Osobennosti raspredeleniya fitomassy podrosta eli na osushaemom nizinnom bolote (Peculiarities of distribution of phytomass of spruce regrowth in a drained lowland swamp), In: *Lesa Urala i khozyaistvo v nikh* (Forests of the Urals and forestry in them), Yekaterinburg: UGLTU, 2003, Issue 23, pp. 284–287.
- Harmon M.E., Franklin J.F., Tree seedlings on logs in *Picea*–*Tsuga* forests of Oregon and Washington, *Ecology*, 1989, Vol. 70, No. 1, pp. 48–59.
- Holeksa J., Zywiec M., Bogdziewicz M., Kurek P., Milne-Rostkowska F., Piechnik Ł., Seget B., Microsite-specific 25-year mortality of Norway spruce saplings, *Forest Ecology and Management*, 2021, Vol. 498, No. 3, P. 119572.  
DOI 10.1016/j.foreco.2021.119572
- Il'chukov S.V., Gorizontāl'naya struktura podrosta eli v spelykh srednetaezhnykh el'nikakh (Horizontal structure of spruce undergrowth in mature middle-taiga spruce forests), *Lesnoi zhurnal*, 2008, No. 1, pp. 64–68.
- Ipatov V.S., Tarkhova T.N., Kolichestvennyi analiz tsenoticheskikh effektov v razmeshchenii derev'ev po territorii (Coenotic contribution to distribution patterns of trees: a quantitative study), *Botanicheskii zhurnal*, 1975, Vol. 60, No. 9, pp. 1237–1250.
- Jäderlund A., Zackrisson O., Dahlberg A., Nilsson M.C., Interference of *Vaccinium myrtillus* on establishment, growth, and nutrition of *Picea abies* seedlings in a Northern boreal site // Canadian Journal of Forest Research. 2011. V. 27. № 12. P. 2017–2025.  
DOI 10.1139/x97-185
- Jagodziński A.M., Horodecki P., Rawlik K., Dyderski M.K., Do understorey or overstorey traits drive tree encroachment on a drained raised bog?, *Plant Biology*, 2017, Vol. 19, No. 4, pp. 571–583.  
DOI 10.1111/plb.12569
- Jonášová M., Prach K., Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak, *Ecological Engineering*, 2004, Vol. 23, No. 1, pp. 15–27.  
DOI 10.1016/j.ecoleng.2004.06.010
- Kapitsa E.A., Shorokhova E.V., Kuznetsov A.A., Pul ugleroda krupnykh drevesnykh ostatkov v korennnykh lesakh severo-zapada Russkoi ravniny (Carbon pool of large wood residues in native forests of the Northwestern Russian Plain), *Lesovedenie*, 2012, No. 5, pp. 36–43.
- Karpov V.G., *Eksperimental'naya fitotsenologiya temnokhvoinoi taigi* (Experimental phytocoenology of dark coniferous taiga), Leningrad: Nauka, 1969, 335 p.
- Kathke S., Bruelheide H., Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies*, *Forest Ecology and Management*, 2010, Vol. 259, No. 8, pp. 1597–1605.  
DOI 10.1016/j.foreco.2010.01.036
- Kazimirov N.I., *El'niki Karelii* (Karelian Spruce forests), Leningrad: Nauka, 1971, 140 p.
- Kryshen' A.M., Tipy lesorastitel'nykh uslovii na avtomorfnykh pochvakh v Karelii (Types of forest habitats over automorphic soils in Karelia), *Botanicheskii zhurnal*, 2010, Vol. 95, No. 3, pp. 281–297.
- Kupferschmid A.D., Bugmann H., Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest, *Forest Ecology and Management*, 2005, Vol. 205, No. 1–3, pp. 251–265.  
DOI 10.1016/j.foreco.2004.10.008



- Laiho O., Pukkala T., Lähde E., Height increment of understorey Norway spruces under different tree canopies, *Forest Ecosystems*, 2014, Vol. 1, No. 1, pp. 4. DOI 10.1186/2197-5620-1-4
- Leemans R., Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden, *Vegetatio*, 1991, Vol. 93, pp. 157–165.
- Lieffers V.J., Stadt K.J., Navratil S. Age structure and growth of understory white spruce under aspen // Canadian Journal of Forest Research. 1996. V. 26. № 6. P. 1002–1007.
- Lundqvist L., Chrimes D., Elfving B., Mörling T., Valinger E., Stand development after different thinnings in two uneven-aged *Picea abies* forests in Sweden, *Forest Ecology and Management*, 2007, Vol. 238, No. 1–3, pp. 141–146. DOI 10.1016/j.foreco.2006.10.006
- Lundqvist L., Fridman E., Influence of local stand basal area on density and growth of regeneration in uneven-aged *Picea abies* stands, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1996, Vol. 11, No. 4, pp. 364–369.
- Macek M., Wild J., Kopecký M., Červenka J., Svoboda M., Zenáhlíková J., Brůna J., Mosandl R., Fischer A., Life and death of *Picea abies* after bark–beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment, *Ecological Applications*, 2017, Vol. 27, No. 1, pp. 156–167. 10.1002/eap.1429
- Manov A.V., Gorizontálnaya struktura drevostoya i podrosta el'nika raznotravno-chernichnogo srednei taigi Respubliki Komi (Lateral structure of stand and undergrowth in herbaceous-blueberry spruce forest in middle taiga, the Republic of Komi), *Lesovedenie*, 2019, No. 4, pp. 286–293.
- Melekhov I.S., *Lesovedenie* (Forest science), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1980, 408 p.
- Metslaid M., Ilisson T., Nikinmaa E., Kusmin J., Jõgiste K., Recovery of advance regeneration after disturbances: acclimation of needle characteristics in *Picea abies*, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2005, Vol. 20, No. 6, pp. 112–121. DOI 10.1080/14004080510043352
- Metslaid M., Jõgiste K., Nikinmaa E., Moser W.K., Porcar-Castell A., Tree variables related to growth response and acclimation of advance regeneration of Norway spruce and other coniferous species after release, *Forest Ecology and Management*, 2007, Vol. 250, No. 1–2, pp. 56–63. DOI 10.1016/j.foreco.2007.03.009
- Milenin A.I., Arbuzov A.I., Osveshchennost' i estestvennoe vozobnovlenie eli evropeiskoi v zone Klinsko-Dmitrovskoi vozvyshennosti (Illumination and natural renewal of spruce forests in the area of the Klin-Dmitrov hills forests), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2011, No. 3, pp. 58–60.
- Mishko A.E., Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Ontogeneticheskaya struktura populyatsii *Picea obovata* (Pinaceae) na raznykh stadiyakh poslepozharnykh suksessii v severotaezhnykh sosново-elovykh lesakh (Ontogenetic structure of *Picea obovata* (Pinaceae) cenopopulations at different stages of post-fire successions in northern taiga forests), *Botanicheskii zhurnal*, 2018, Vol. 103, No. 9, pp. 1124–1152.
- Mishko A.E., Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Polivariantnost' razvitiya osobei *Picea obovata* (Pinaceae) v srednevozrastnykh sosново-elovykh lesakh Kol'skogo poluostrova (Polyvariety of individual development of *Picea obovata* (Pinaceae) in middle-aged pine-spruce forests of the Kola Peninsula), *Rastitel'nye resursy*, 2019, Vol. 55, No. 1, pp. 56–71.
- Morozov G.F., *Izbrannyye trudy* (Selecta), Moscow: Lesnaya prom-st', 1970, Vol. 1, 559 p.
- Paluch L., Bartkowiak J., Moser W.K., Interspecific effects between overstorey and regeneration in small-scale mixtures of three late-successional species in the Western Carpathians (southern Poland), *European Journal of Forest Research*, 2019, Vol. 138, No. 5, pp. 889–905.
- Petrutan I.C., von Lüpke B., Petrutan A.M., Effects of root trenching of overstorey Norway spruce (*Picea abies*) on growth and biomass of underplanted beech (*Fagus sylvatica*) and Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) saplings, *European Journal of Forest Research*, 2011, Vol. 130, pp. 813–828.
- Prescott C.E., The influence of the forest canopy on nutrient cycling, *Tree Physiology*, 2002, Vol. 22, No. 15–16, pp. 1193–1200. doi.org/10.1093/treephys/22.15-16.1193
- Pukkala T., Lähde E., Laiho O., Species interactions in even- and unevenaged boreal forests, *Journal of Sustainable Forestry*, 2013, Vol. 32, No. 4, pp. 1–33.
- Pukkala T., Vettenranta J., Kolström T., Miina J., Productivity of a mixed Scots pine — Norway spruce stand, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1994, Vol. 9, pp. 143–153.
- Romanovskii A.M., Polivariantnost' ontogeneza *Picea abies* (Pinaceae) v Bryanskom poles'e (Multiplicity of ontogenesis of *Picea abies* (Pinaceae) in Bryansk Polesia), *Botanicheskii zhurnal*, 2001, Vol. 86, No. 8, pp. 72–85.
- Rouvinen S., Kuuluvainen T., Tree diameter distributions in natural and managed old *Pinus sylvestris*-dominated forests, *Forest Ecology and Management*, 2005, Vol. 208, No. 1, pp. 45–61.
- Rubtsov M.V., Glazunov Y.B., Nikolaev D.K., Vosstanovlenie eli pod pologom kul'tur sosny na suglinistykh pochvakh v tsentre Russkoi ravniny (Restoration of the spruce under the canopy of pine forest plantations on loamy soils in the centre of Russian plain), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa — Lesnoi vestnik*, 2014, No. 1 (100), pp. 64–73.
- Saksa T., Regeneration process from seed crop to saplings — a case study in uneven-aged Norway spruce-dominated stands in Southern Finland, *Silva Fennica*, 2004, Vol. 38, No. 4, pp. 371–381. DOI 10.14214/sf.405
- Storozhenko V.G., Bondartseva M.A., Solov'ev V.A., Krutov V.I., *Nauchnye osnovy ustoychivosti lesov k derevorazrushayushchim gribam* (The fundamentals of forest resilience to wood-destroying fungi), Moscow: Nauka, 1992, 221 p.



- Storozhenko V.G., Osobennosti gorizontal'noi struktury lesov elovykh formatsii evropeiskoi taigi Rossii (Features of the horizontal structure of forests of spruce formations in the European taiga of Russia), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal*, 2022, No. 2, pp. 39—49.
- Storozhenko V.G., *Ustoichivye lesnye soobshchestva: teoriya i eksperiment* (Sustainable forest communities: theory and experiment), Moscow: Grif i K, 2007, 190 p.
- Stroheker S., Weiss M., Sieber T.N., Bugmann H., Ecological Factors Influencing Norway Spruce Regeneration on Nurse Logs in a Subalpine Virgin Forest, *Forests*, 2018, Vol. 9, No. 3, 120.  
DOI 10.3390/f9030120
- Sukachev V.N., *Izbrannye trudy: v trekh tomakh* (Selecta: in 3 volumes), Leningrad: Nauka, 1972, Vol. 1, 343 p.
- Szewczyk J., Szwagrzyk J., Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand, *Vegetatio*, 1996, Vol. 122, No. 1, pp. 37—46.  
DOI 10.1007/BF00052814
- Tret'yakov N.V., Gorskii P.V., Samoilovich G.G., *Spravochnik taksatora* (Desk book of taxator), Moscow: Lesnaya promyshlennost, 1965, 459 p.
- Uranov A.A., Mikhailova N.F., Iz opyta izucheniya fitogennogo polya *Stipa pennata* L. (From the experience of studying the *Stipa pennata* L. phytogenic field), *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody, Otdel biologicheskii*, 1974, Vol. LXXIX (5), pp. 151—159.
- Yusupov I.R., Osobennosti poseleniya i rosta eli i pikhty pod pologom pikhto-el'nika chernichno-zelenomoshnogo v podzone shirokolistvenno-temnokhvoinykh lesov Yuzhnogo Urala (Features of settlement and growth of a *Picea* and *Abies* under the forest canopy of blueberry-green moss fir-spruce wood in the subzone of dark coniferous-broad-leaved forests of the South Urals), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2011, Vol. 13, No. 5 (2), pp. 131—134.
- Zlobin Y.A., *Zhivoi pokrov elovykh lesov kak faktor estestvennogo vozobnovleniya eli. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Living cover of spruce forests as a factor of natural regeneration of spruce. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Moscow: 1961, 20 p.
- Örlander G., Nilsson U., Hällgren J.-E., Competition for water and nutrients between ground vegetation and planted *Picea abies*, *New Zealand Journal of Forestry Science*, 1996, Vol. 26, No. 1—2, pp. 99—117.