

DOI 10.31509/2658-607x-2019-2-4-1-27

УДК 630

АНАЛИЗ ФАКТОРОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО ПОДМОСКОВЬЯ

© 2019 г. Г.Г. Фролова^{1*}, П.В. Фролов¹, В.Н. Шанин^{1,2,3}, Н.В. Иванова³

¹*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра “Пушкинский научный центр биологических исследований РАН”*

Россия, Московская обл., 142290, Пушкино, ул. Институтская, д. 2, корп. 2

²*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН*

Россия, 117997, Москва, ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14

³*Институт математических проблем биологии РАН – филиал Федерального государственного учреждения «Федеральный исследовательский центр Институт прикладной математики им. М.В. Келдыша Российской академии наук»*

Россия, Московская обл., 142290, Пушкино, ул. проф. Виткевича, д. 1

*E-mail: gulfina.frolova@gmail.com

Поступила в редакцию 30.08.2019

Проведен количественный анализ зависимости жизненности и видового состава древесного подроста в сосновых лесах южного Подмоскovie от комплекса биотических, абиотических и эдафических факторов. На каждом участке парных пробных площадей (с подростом и без него) были определены характеристики древостоя, доминанты живого напочвенного покрова, измерена освещенность, мощность подстилки и ее влажность, проведено определение концентрации углерода и азота в подстилке и органо-минеральном горизонте почвы. При обработке данных использовался анализ главных компонент, попарное сравнение экологических факторов на участках с подростом и без него, а также многомерный многофакторный корреляционный анализ. Результаты исследования показали, что основными факторами, влияющими на естественное лесовозобновление, являются характеристики богатства почвы и освещенность, в то время как зависимости возобновления деревьев от доминантов живого напочвенного покрова не выявлено.

Ключевые слова: *древесный подрост, естественное лесовозобновление, экологические факторы, живой напочвенный покров.*

Важность изучения функционирования лесных экосистем определяется их глобальным значением для биосферы (Демаков, 2000; Уткин и др., 2001). Важнейшим показателем устойчивого развития лесов, особенно в условиях, далеких от экологического оптимума, является успешное естественное возобновление древостоя (Денисов и др., 2009). Данный процесс продолжителен по времени (Восточноевропейские..., 2004) и зависит от множества взаимодействующих факторов. Так, Г.Ф. Морозов (1912) выделяет 5 групп

факторов, влияющих на естественное лесовозобновление: (1) биологические и экологические; (2) лесорастительные условия; (3) ценогенные; (4) антропогенные; (5) историко-географические. Среди множества факторов можно выделить основные, влияющие на формирование подроста.

Факторы, влияющие на прорастание семян. Наличие семян на поверхности почвы в большей степени зависит от близости к генеративным деревьям. Большая часть упавших семян сосны (*Pinus sylvestris* L.) располагается в пределах 18–20 м от родительского дерева (Booth, 1984). Менее 2% семян ели (*Picea abies* (L.) H.Karst.), *P. sylvestris* и березы (*Betula* spp.) прорастают в естественных условиях, при этом всхожесть семян прямо пропорциональна их размеру (Yazdani, Lindgren, 1990; Beland et al., 2000). Высота и плотность подроста отрицательно коррелируют с близостью деревьев верхних ярусов в сосновых лесах (Siipilehto, 2006), поскольку конкуренция за ресурсы препятствует развитию подроста (Montes, Canellas, 2007; Ruuska et al., 2008).

Влияние освещенности на выживание подроста. Освещенность под пологом является одним из ведущих факторов, влияющих на выживание проросших семян *Betula* spp., *P. sylvestris* и *Quercus robur* L. Было обнаружено, что семена могут прорасти при слабом освещении, но их выживание зависит от наличия достаточного количества света (Кобак, Алексеев, 1965; Алексеев, 1975; Евстигнеев, 2012; Gill, 1992; Nilsson et al., 1996; Poorter, De Jong, 1999; Poorter et al., 2012; Wyka et al., 2012). Наблюдается заметное снижение прироста биомассы и отношения массы подземных органов к массе надземных при низкой интенсивности света, что может влиять на долгосрочную выживаемость проростков (Gong, 1992). При этом Кобан с соавторами (Coban et al., 2016) показали, что проростки *P. sylvestris* могут выживать в течение 10–12 лет при низкой освещенности, а формирование окон в пологе и увеличение освещенности может инициировать активный рост соснового подроста (Полякова, 1971; Рязанов, Кабанов, 2011). Подрост *P. abies*, являющийся позднесукцессионным, теневыносливым видом (Восточноевропейские..., 2004; Niinemets, Valladares, 2006), обычно проявляет еще более высокую устойчивость к затенению, чем взрослые деревья, что связано с особенностями соотношения масс органов, продуцирующих и потребляющих углеводы (Dyderski et al., 2018).

Влияние почвенного богатства. Известно, что успешность естественного возобновления сосны также зависит от локальных характеристик почвы (Wittich, 1955). Например, толстый слой подстилки может замедлить или даже подавить появление проростков, предотвращая контакт между семенами и минеральной почвой (Чучалина, Мищикина, 2013). В литературных источниках встречаются противоречивые данные о влиянии почвенного богатства на естественное возобновление *P. abies*. Так, в некоторых

работах приводятся данные о том, что подрост *P. abies* встречается чаще в более бедных местообитаниях (Miina, Saksa, 2013). В то же время, в других исследованиях отмечается более активное возобновление ели в более богатых местообитаниях (Szydlarski, Modrzyński, 2015). Подобные различия, однако, могут быть связаны с климатическими факторами. Естественное возобновление *Q. robur* может происходить в различных по богатству почв условиях (Aas, 2002), но наиболее активно оно происходит на богатых суглинистых и глинистых почвах (Annighöfer et al., 2015).

Влияние влажности почвы. В большинстве работ отмечается приуроченность подроста *P. abies* и *Q. robur* к местообитаниям с высокой влажностью (Ellenberg, Leuschner, 2010; Gutowski, Jaroszewicz, 2015; Caudullo et al., 2016; Čater, Batič, 2006). Корневая конкуренция за воду и минеральное питание с деревьями верхних ярусов и растениями живого напочвенного покрова (ЖНП) может быть ведущим лимитирующим фактором, оказывающим влияние на процесс возобновления на разных его этапах (Грязькин, 2001; Цветков, 2009; Дружинин, 2007; Смирнов, 2007; Шаньгина, 2010; Kielland-Lund, 1981; Kuuluvainen, Ylläsjärvi, 2011; Axelsson et al., 2014).

Влияние напочвенного покрова. Выделяют 4 типа воздействий, которые оказывает ЖНП на лесовозобновительные процессы: механическое (например, плотный мохово-лишайниковый покров может препятствовать проникновению корней проростков в почву); физическое (формирование напочвенного микроклимата, неподходящего для развития проростков деревьев); физиологическое (растения создают конкуренцию за элементы питания, влагу); биохимическое (влияние, опосредованное выделением некоторыми видами ЖНП фитонцидов и колинов) (Денисов и др., 2009). Эти воздействия могут комбинироваться разным образом и в результате оказывать как положительный, так и отрицательный эффект на начальные этапы возобновления леса (Санников, Санникова, 1985).

Процессы, регулирующие динамику возобновления, и их взаимодействие, по своей сути сложны, и определить вклад конкретного фактора в общий процесс возобновления древостоя без комплексного мониторинга экологических условий под пологом не представляется возможным.

Целью данного исследования является выявление взаимосвязи жизненности и видового состава древесного подроста в сосновых лесах с комплексом экологических факторов.

Под жизненностью понимается степень процветания особи в ценозе и перспектив ее дальнейшего развития (Гатцук, Ермакова, 1987; Жукова, 2001). Среди факторов рассмотрены следующие: абиотические (освещенность под пологом), биотические (структура ЖНП) и

эдафические (влажность почвы, мощность подстилки и верхнего минерального горизонта почвы, концентрация биофильных элементов в них).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сосновые леса широко распространены в Подмоскowie, их площадь составляет 427 тыс. га (Лесной план Московской области, 2018). В южном Подмоскowie наиболее распространены сосняки кустарничково-зеленомошные, зеленомошные, вейниково-черничные и долгомошно-сфагновые (Сулова, 2019), произрастающие на дерново-слабо- и среднеподзолистых почвах супесчаного и песчаного гранулометрического состава, сформировавшихся на моренных и покровных суглинках и аллювиальных отложениях террас Оки (Экологический мониторинг, 1989). Для данных почв характерно пониженное содержание органического вещества, азота, основных катионов и большинства микроэлементов (Комаров и др., 2006). Полевые исследования были проведены в весенне-летний период 2018–2019 годов в сложных сосняках опытного лесничества «Русский лес» и Приокско-Террасного государственного природного биосферного заповедника (Серпуховский район Московской области), в составе которых представлены дуб черешчатый, липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.), береза, осина обыкновенная (*Populus tremula* L.) и ель европейская. Согласно материалам таксации 1999 г., средний возраст древостоя – 53 года; средняя полнота – 0.73; средний класс бонитета – 1.4. Подлесок представлен рябиной обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.), крушиной ломкой (*Frangula alnus* Mill.). Схема расположения ПП приведена на рисунке 1.

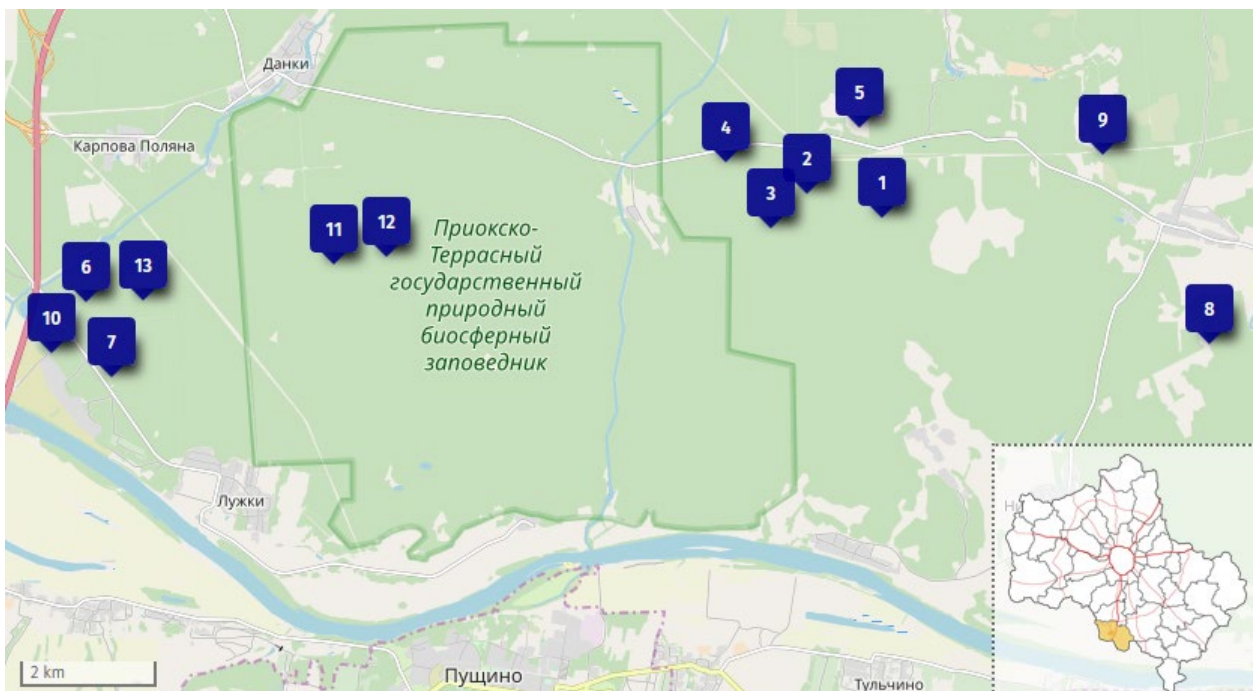


Рисунок 1. Схема расположения пробных площадей

Описание пробных площадей. Заложено 13 временных пробных площадей (ПП), каждая из которых состояла из двух смежных участков (табл. 1): на одном участке подрост присутствовал (учитывались особи видов деревьев семенного происхождения, начиная с ювенильного онтогенетического состояния, высотой до 1.5 м), а на прилегающем участке подраста не было. Пробные площади выбирались таким образом, чтобы высота древостоя визуально не различалась, и группа возраста соответствовала средневозрастным или приспевающим древостоям. Участок с наличием подраста (не менее 40 особей) учитывался как «опыт», а участок без подраста – как «контроль». Размер каждого участка составлял 10×10 м.

Таблица 1. Краткое описание пробных площадей

№ ПП	Наличие подраста	Формула древостоя	Полнота древостоя, м ² га ⁻¹	Тип леса
1	-	6С4Б	36.1	Сосняк голубичный сфагновый
	+	6Б4С	27.8	Березняк кустарничково-осоковый сфагновый
2	-	9С1Б	31.6	Сосняк черничный
	+	8С2Б	30.7	Сосняк черничный
3	-	10С	23.8	Сосняк чернично-орляковый
	+	10С+Б	28	Сосняк черничный
4	-	9С1Б	22	Сосняк зеленомошный
	+	10С	25.8	Сосняк кустарничково-зеленомошный
5	-	10С	24	Сосняк зеленомошный
	+	10С	22.8	Сосняк зеленомошный
6	-	10С	26	Сосняк зеленомошный
	+	10С	16.8	Сосняк зеленомошный
7	-	10С	19.1	Сосняк зеленомошный
	+	10С+Б	20	Сосняк зеленомошный
8	-	6С4Б+Ос	16.6	Сосняк чернично-вейниковый
	+	5С5Б+Ос	26.2	Сосняк вейниковый
9	-	5С3Б2Е	25.5	Сосняк мертвопокровный
	+	6С2Е2Б	24.8	Сосняк мертвопокровный
10	-	10С	26.5	Сосняк зеленомошный
	+	10С	28	Сосняк зеленомошный
11	-	5Е3С2Б	25.2	Ельник мертвопокровный
	+	6С3Е1Б	23.2	Сосняк кустарничково-зеленомошный
12	-	7С2Е1Б+Д	25.7	Сосняк вейниковый
	+	8С1Е1Д+Б	25.3	Сосняк вейниковый
13	-	10С	24.5	Сосняк зеленомошный
	+	10С	21.8	Сосняк зеленомошный

На каждом участке были определены абсолютная полнота и формула древостоя с помощью цепного реласкопа. В связи с отсутствием выраженной ярусности на большинстве ПП, полнота и формула древостоя отдельно по ярусам не выделялись. Были определены доминанты травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, измерена мощность подстилки (по 5 измерений на каждом участке) и ее влажность (по 60 измерений на каждом участке), произведен отбор образцов органогенного (подстилка) и органо-минерального горизонтов почвы для определения концентрации углерода и азота: по одной смешанной пробе (метод конверта) с каждого участка. Для определения освещенности на каждом участке была произведена съемка в зенит при помощи фотоаппарата Canon D600 с циркулярным полусферическим объективом Sigma AF 4.5/2.8 EX DC HSM Fisheye Canon, угол обзора которого равен 180 градусам (одна фотография выполнялась в центре участка и 4 – на расстоянии 1 м от углов участка по направлению к его центру). На участках с подростом была определена жизненность каждой особи подроста (3 балла – повышенная, 2 балла – нормальная и 1 балл – пониженная жизненность) в соответствии с методикой Г.Г. Жилиева (2005). Характеристика пробных площадей приведена в таблице 2.

Методика расчета освещенности. Фотографирование проводилось в зенит (выравнивание фотоаппарата проводилось при помощи карданова подвеса), верх кадра ориентировался на истинный север с учетом магнитного склонения, которое вычислялось для района съемки по всемирной модели геомагнитного поля Земли WMM (Chulliat et al., 2015).

Для выявления порогового значения для разделения пикселей, относящихся к небу и к древесному пологу, и, таким образом, получения бинарного изображения (Wagner, 1998; Jonckheere et al., 2004; Jonckheere et al., 2005; Cescatti, 2007) использовался синий канал цветовой модели RGB. Это связано с тем, что элементы листвы имеют гораздо меньшую отражающую способность и коэффициент пропускания в синей области видимого электромагнитного спектра (Macfarlane et al., 2000; Leblanc et al., 2005; Zhang et al., 2005), в то время как различие яркости облаков и голубого неба в данной области спектра минимально. В связи с тем, что пороговое значение, подобранное вручную, может являться источником ошибок из-за его субъективности (Rich, 1990; Jonckheere et al., 2004; Cescatti, 2007; Jarčuška et al., 2010), был применен автоматический метод вычисления порога бинаризации Нобиса-Хунцикера (Nobis, Hunziker, 2005), не зависящий от оператора.

Таблица 2. Характеристика пробных площадей. С – *P. sylvestris*, Е – *P. abies*, Д – *Q. robur*, Б – *Betula spp.*

№ ПП	Наличие подроста	Преобладающая жизненность подроста, С Е Д Б	GLI, %±SD (n=5)	Об. влажность в слое 0–6 см, %±SD (n=60)	Мощность подстилки, см±SD (n=5)	Сорг подстилки, %±SD (n=5)	Лобч подстилки, %±SD (n=5)	Сорг мин. горизонт, %±SD (n=5)	Лобч мин. горизонт, %±SD (n=5)
1	-	- - - -	23.59±10.38	19.43±5.18	10.00±4.54	41.93±5.60	43.37±6.03	1.45±0.18	1.54±0.24
	+	2 3 2 2	23.20±7.12	20.84±9.53	9.80±2.67	32.38±3.78	25.16±2.64	1.19±0.17	0.86±0.12
2	-	- - - -	19.21±7.79	26.07±10.94	6.60±1.38	37.11±6.44	5.78±0.93	1.41±0.16	0.24±0.04
	+	2 3 2 2	25.60±12.05	9.31±3.68	11.80±2.92	38.18±4.48	8.99±1.58	1.47±0.25	0.31±0.05
3	-	- - - -	19.49±9.15	17.50±7.39	6.20±1.47	40.29±7.58	3.84±0.74	1.41±0.24	0.16±0.02
	+	1 3 3 -	25.00±8.57	10.61±3.18	7.80±1.87	38.51±3.86	5.47±0.88	1.33±0.16	0.21±0.03
4	-	- - - -	14.59±7.21	28.73±11.51	11.20±4.94	39.51±6.98	5.46±0.88	1.29±0.18	0.20±0.03
	+	1 3 2 -	29.52±12.55	11.48±3.77	6.60±2.84	41.78±7.79	5.16±0.67	1.44±0.18	0.19±0.03
5	-	- - - -	6.50±2.64	25.68±9.04	3.80±1.66	32.54±5.60	8.21±0.91	1.09±0.19	0.32±0.05
	+	- - 2 -	21.86±7.48	4.60±2.00	6.80±2.15	42.42±7.45	11.04±1.42	1.47±0.25	0.42±0.05
6	-	- - - -	4.84±1.74	21.84±6.74	3.20±1.40	37.56±4.71	8.30±1.28	1.51±0.20	0.32±0.06
	+	1 - 3 2	27.72±12.55	4.61±2.06	2.00±0.51	32.25±5.18	4.08±0.72	1.39±0.23	0.20±0.04
7	-	- - - -	8.10±2.73	16.52±7.03	2.60±0.94	38.61±5.47	10.78±1.98	1.54±0.17	0.47±0.09
	+	3 2 2 2	16.54±5.65	5.98±2.87	3.60±0.99	41.21±5.25	10.94±1.91	1.60±0.28	0.47±0.05
8	-	- - - -	23.68±8.42	17.65±3.96	7.40±3.53	37.00±5.25	5.02±0.63	1.54±0.18	0.25±0.04
	+	2 3 2 -	19.85±4.00	12.61±3.23	5.40±1.87	34.15±3.81	5.39±0.69	1.30±0.18	0.27±0.03
9	-	- - - -	21.11±7.67	11.62±4.38	3.00±1.26	36.04±5.37	2.93±0.41	1.58±0.17	0.16±0.03
	+	- 2 2 -	10.59±2.36	17.31±6.49	1.80±0.83	32.86±5.71	3.98±0.77	1.41±0.21	0.22±0.04
10	-	- - - -	9.20±3.56	21.45±5.72	2.60±0.69	30.46±3.44	6.26±0.69	1.15±0.13	0.28±0.05
	+	2 3 3 2	21.71±8.44	7.67±2.27	3.80±1.64	20.86±3.88	3.31±0.59	0.95±0.17	0.17±0.02
11	-	- - - -	14.42±3.82	9.47±1.95	4.80±1.44	36.92±6.12	5.91±1.17	1.52±0.28	0.23±0.04
	+	- 2 2 -	9.72±2.77	9.73±2.23	8.60±3.57	38.16±7.48	3.50±0.48	1.50±0.24	0.13±0.02
12	-	- - - -	11.73±4.52	13.41±6.51	5.20±2.12	32.13±4.88	2.22±0.35	1.33±0.22	0.11±0.02
	+	- 2 2 -	8.06±3.56	7.61±3.54	8.40±2.41	34.27±6.84	2.42±0.30	1.58±0.22	0.12±0.02
13	-	- - - -	7.05±2.96	27.78±8.37	5.50±1.25	40.97±5.38	5.18±0.73	1.61±0.18	0.20±0.02
	+	2 - 2 2	25.73±8.72	6.66±2.82	6.40±2.55	36.13±7.15	3.64±0.58	1.53±0.16	0.14±0.03

Полученное черно-белое изображение использовалось в качестве маски для расчета того, какая доля поступающего света пропускается через эту маску, то есть определяет пропускание диффузного и прямого излучения. Световой режим под пологом определяется не только количеством и размером просветов в пологе, но и тем, насколько расположение их проекций совпадает с траекторией Солнца на небосклоне. Приходящее на полог излучение варьирует в соответствии с суточным и годовым циклом, а также зависит от условий облачности. Для вычисления надпологовой прямой и рассеянной радиации используются климатические данные, полученные из радиационной модели PVGIS (Šúri et al., 2005). Объединение этой модели с маской пропускания излучения (бинаризованным полусферическим изображением) позволяет прогнозировать мощность излучения, доступную растениям живого напочвенного покрова на конкретной территории за вегетационный период (установленный для изучаемой территории по датам перехода среднесуточной температуры через +5 градусов, со 102 по 289 день года (Николаев, Аблеева, 2015)) и средневзвешенный показатель пропускания излучения GLI. Для автоматизации обработки фотографий в соответствии с данным алгоритмом использовался программный продукт Hemisfer (Thimonier et al., 2010).

Вычисление объемной влажности почвы по показаниям влагомера. Для измерений влажности почвы использовался влагомер грунта МГ-44, предназначенный для измерения влажности почвы в слое 0–6 см при помощи чувствительного радиочастотного датчика. Принцип работы прибора основан на зависимости диэлектрических свойств пористой среды от ее влажности. Для измерений использовалась заводская градуировка «Абсолют» (дающая наиболее детализированную шкалу показаний: 0–100), показания которой рассматривались как промежуточные «условные единицы», с последующим пересчетом по дополнительной («корректирующей») кривой связи фактических значений объемной влажности исследуемой почвы с «условными» показаниями прибора по упомянутой шкале. «Корректирующая» кривая строилась по лабораторным измерениям. Измерения прибором МГ-44 проводились в 10-литровом пластиковом ведре, заполненном исследуемой почвой слоем 15 см (объем около 6 л). Объем и плотность определялись по высоте слоя (уровню) почвы в сосуде. Измерения прибором проводились в центральной части сосуда в 5-кратной повторности. После выполнения измерений к сухой почве добавляли определенную порцию воды (200 мл), пробу перемешивали, уплотняли, выдерживали 20 мин., производили отсчеты по прибору, и цикл «долив – перемешивание – выдержка – измерение» повторяли вплоть до полного насыщения почвы водой. После этого сосуд оставляли открытым, а измерения повторяли по мере высыхания почвы с интервалом от 2–3 дней в начале, до 1 недели в конце эксперимента, до достижения постоянного веса. Перед измерениями почву перемешивали (т.к. высыхание шло

преимущественно с поверхности), уплотняли, выдерживали 20 мин. и взвешивали. Потерю влаги оценивали по потере массы.

В значительной части рассматриваемого диапазона объемной влажности различия между показаниями прибора для исследуемых почв оказались невелики, что допускает использование «универсальной» кривой, с помощью которой был проведен пересчет показаний влагомера в объемную влажность:

$$y = \frac{-62.57 \times x}{x - 187.2},$$

где y – объемная влажность, x – показания влагомера, $R^2 = 0.97$.

Обработка почвенных проб. Первичные почвенные пробы высушивали в сушильном шкафу при температуре 90 °С до абсолютно сухого состояния. Достижение постоянной массы образцов контролировали посредством взвешивания на электронных лабораторных весах с точностью до 0.001 г. Постоянная масса образца считалась достигнутой, если разность трех последовательных измерений не превышала погрешности взвешивания. Высушенные пробы были уменьшены квартованием (делением пробы по диагоналям на 4 части). Две противоположно расположенные части были использованы в качестве средней лабораторной пробы. Среднюю лабораторную почвенную пробу разделяли на квадраты, и из каждого квадрата шпателем отбирали небольшое количество почвы. Полученную таким образом аналитическую пробу измельчали в ступке и просеивали через сито с отверстиями диаметром 0.25 мм. Измельчение и просеивание осуществлялось до тех пор, пока все почвенные частицы не прошли сквозь сито. В подготовленных пробах проводили измерения концентраций углерода и азота при помощи CHN анализатора CHNS-932 фирмы LECO (США).

Анализ полевых данных. Типы сообществ определяли по доминанту ЖНП. Анализировали видовое разнообразие древесного подроста в сообществах разных типов.

Для выделения основных факторов, влияющих на успешность возобновления, использовали анализ главных компонент (РСА). Непрямую ординацию участков по физико-химическим характеристикам почвы, ее влажности, а также оценке освещенности исследованных древостоев выполняли с помощью функции *prcomp* пакета *stats* в среде статистического программирования R (R Core Team, 2019). Интерпретацию осей ординации давали на основе значений коэффициентов корреляции с рассматриваемыми факторами.

Затем проводили попарные сравнения объемной влажности органогенных горизонтов, GLI, мощности подстилки, соотношения C:N в органогенных и органоминеральных горизонтах в парах «контроль – опыт». Для этого выполняли проверку статистической гипотезы о равенстве средних значений двух выборок. Для проверки гипотезы о равенстве

средних использовали парный критерий Стьюдента (для выборок, распределение которых соответствовало нормальному распределению) и парный критерий Вилкоксона (для выборок, распределение которых не соответствовало нормальному распределению). Предварительно была проведена проверка всех выборок на нормальность распределения при помощи критерия Шапиро-Вилка при уровне значимости 0.05.

Для выявления взаимосвязей между анализируемыми факторами использовался многомерный многофакторный корреляционный анализ с использованием коэффициента корреляции Пирсона.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние типа сообщества. Исследованные площадки были объединены в группы, выделенные по доминантам ЖНП: зеленомошную (5 площадок), черничную (2 площадки), кустарничково-зеленомошную (2 площадки), вейниковую (2 площадки), кустарничково-осоковую сфагновую (1 площадка) и мертвопокровную (1 площадка). В связи с тем, что число площадок в каждой группе недостаточно для количественного анализа разнообразия подроста, его оценка была проведена на качественном уровне. Видовой состав подроста различался между выделенными типами сообществ (рис. 2). Наибольшим видовым разнообразием (4 вида) характеризовались черничные, кустарничково-осоковые сфагновые и зеленомошные леса. В кустарничково-зеленомошных и вейниковых (из *Calamagrostis arundinacea* Roth) сообществах отсутствовал подрост березы. В мертвопокровных лесах в подросте отмечено два вида, при этом выше была доля *P. abies*, участие дуба было незначительным.

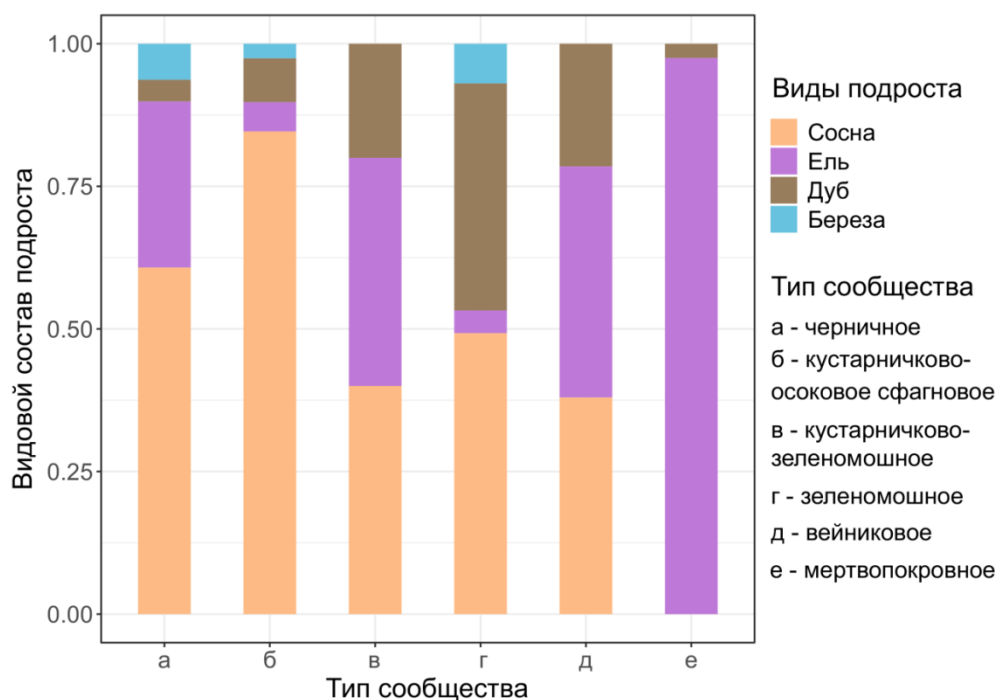


Рисунок 2. Видовой состав подроста в разных типах исследованных сообществ

Однако отметим, что зачастую экологические условия и корневая конкуренция с растениями верхнего яруса оказывают более существенное влияние на выживание древесного подроста, чем конкуренция с растениями ЖНП (Санников, Санникова, 2014).

Влияние экологических факторов на наличие подроста. Проведенный анализ главных компонент показал, что первые две оси объясняют 76.5% вариации между площадками с присутствием подроста и без него (рис. 3). Наибольший вклад в 1-ю ось вносят факторы, определяющие почвенное богатство (соотношение C:N в органических и органоминеральных горизонтах почвы, а также мощность подстилки), во 2-ю ось – освещенность под пологом и влажность почвы в слое 0–6 см.

Участки с подростом расположены в нижней части ординационной диаграммы, в области более высоких значений освещенности и меньшей влажности. При этом характер зависимости доли подроста от рассматриваемых факторов различался для разных видов. Для сосны определяющими являлись освещенность и влажность: высокая доля подроста *P. sylvestris* отмечена на хорошо освещенных сухих участках. Наибольшая доля подроста ели наблюдалась на участках с высокими показателями почвенного богатства. Участки с высокой долей дубового и березового подроста характеризовались высокой освещенностью и низкой влажностью, а также высокими показателями почвенного богатства. Основными факторами, влияющими на жизненность подроста, были освещенность и влажность. Подрост всех рассматриваемых видов характеризовался более высокой жизненностью при более высоких значениях GLI и низкой влажности.

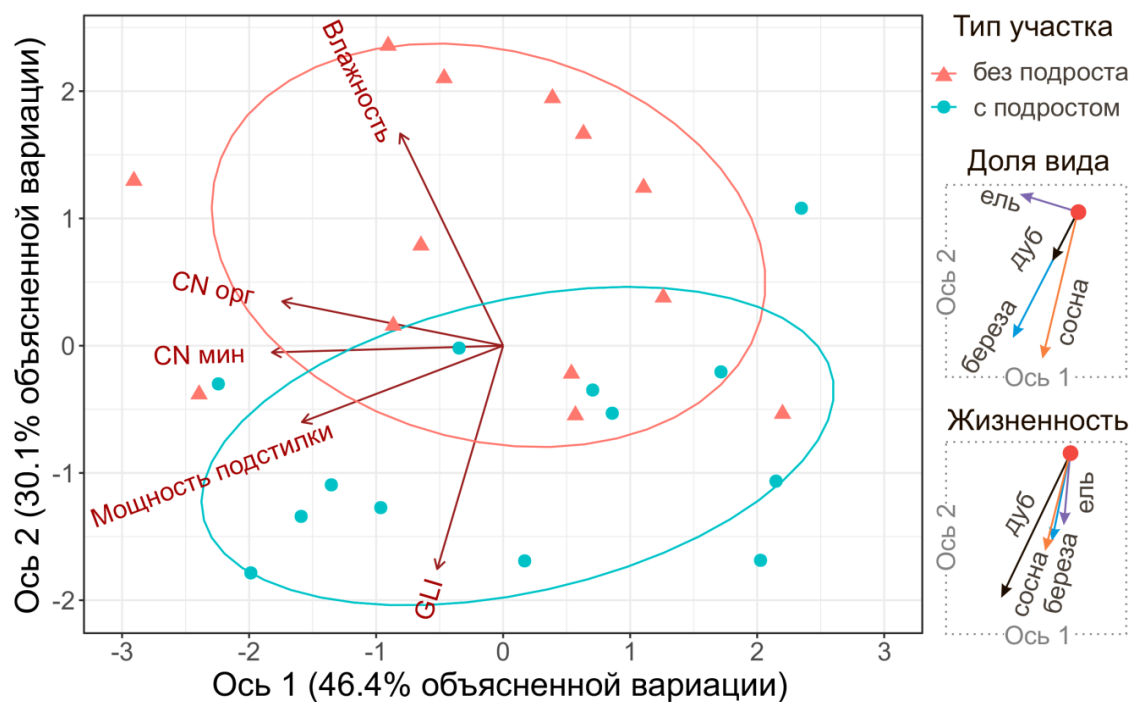


Рисунок 3. Результаты ординации исследованных участков методом анализа главных компонент (PCA)

Таким образом, результаты ординационного анализа согласуются с выявленными ранее (Evstigneev, 2018) видоспецифичными особенностями древесного подроста. Для возобновления светолюбивой сосны принципиальным является высокий уровень освещенности, и, в то же время, ее подрост способен выживать в местообитаниях с бедными почвами (табл. 2). Напротив, основным фактором успешного возобновления теневыносливой ели является почвенное богатство, тогда как освещенность не оказывала влияния в пределах изученного диапазона (рис. 3). Береза и дуб, согласно ординации, занимают промежуточное положение, но освещенность и влажность оказывают большее влияние, по сравнению с почвенным богатством. Ввиду очевидной зависимости влажности подстилки от инсоляции можно считать уровень освещенности фактором, определяющим наличие подроста большинства видов деревьев. Также об этом может свидетельствовать выявленная нами зависимость жизненности подроста только от влажности почв и освещенности. Однако следует отметить, что в рамках данной работы мы изучали факторы, влияющие на жизненность подроста, в то время как на вероятность заноса и прорастания семян могут влиять другие факторы (например, возникновение нарушений ЖНП).

Экологические факторы на пробных площадях. Средние значения GLI, мощности подстилки, а также соотношения C:N органического-минерального горизонта, как правило, были выше на площадках с подростом, а средние значения объемной влажности почвы в слое 0–6 см и соотношения C:N подстилки на них были ниже (рис. 4). При этом попарное сравнение экологических условий в парах «контроль – опыт» показало наличие статистически значимых различий только для объемной влажности почвы в слое 0–6 см ($p = 0.002$).

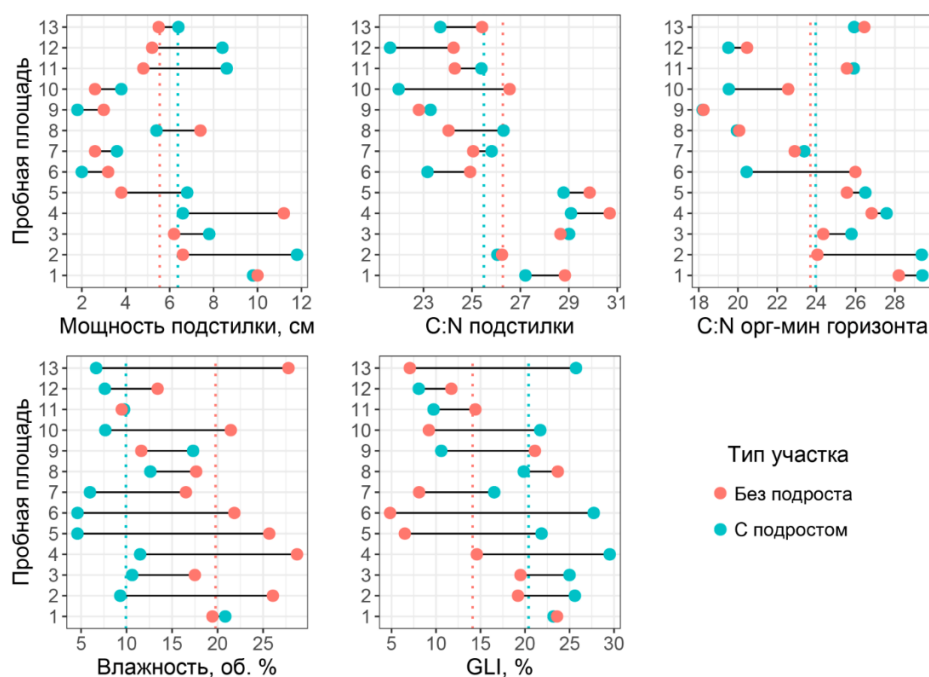


Рисунок 4. Значения исследованных экологических факторов в парах «контроль – опыт»
Примечание: пунктирными линиями показаны средние значения.

Взаимосвязь экологических факторов. Анализ комплекса экологических факторов показал наличие статистически значимых взаимосвязей между всеми исследованными почвенными характеристиками (рис. 5), кроме влажности и соотношения C:N органических и органико-минеральных горизонтов почвы; наиболее сильная взаимосвязь наблюдалась между соотношением C:N в органических и органико-минеральных горизонтах почвы.

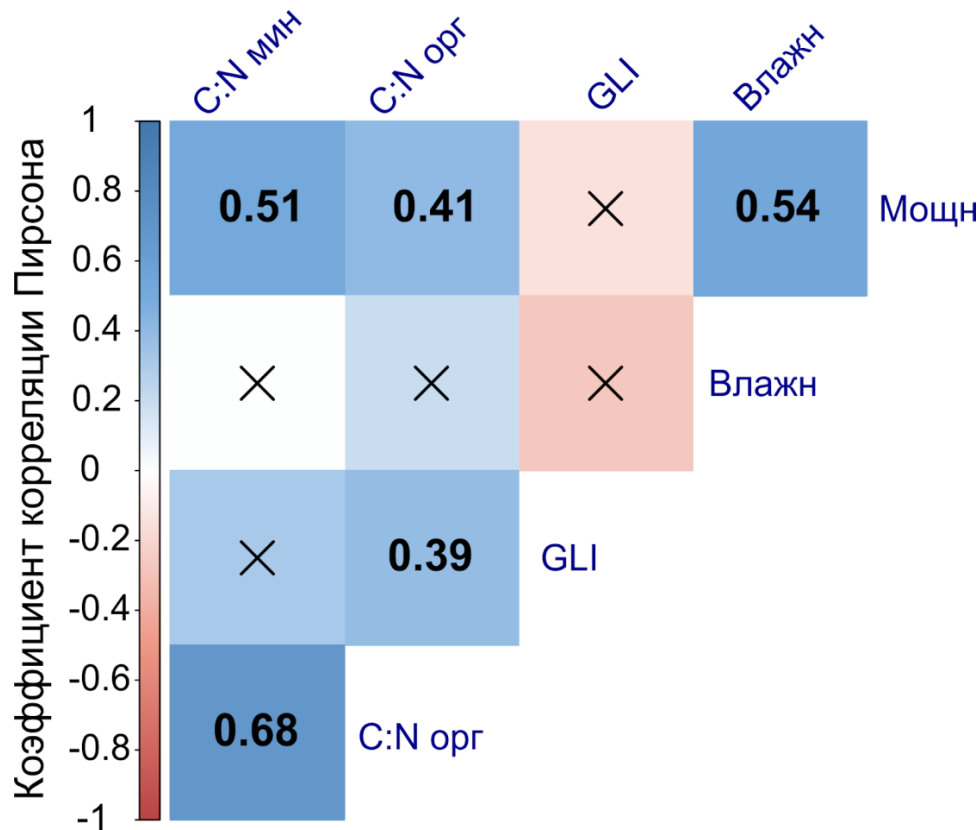


Рисунок 5. Коррелограмма взаимосвязей между исследованными экологическими факторами
Примечание: числами обозначены статистически значимые коэффициенты корреляции Пирсона (при уровне значимости 0.05)

Положительную корреляцию между влажностью и мощностью органических горизонтов можно объяснить тем, что более мощная подстилка замедляет процесс испарения влаги. Тесная взаимосвязь между соотношением C:N органических и органико-минеральных горизонтов почвы объясняется тем, что в процессе гумификации, а также под действием почвенной фауны, опад постепенно переходит из органических в органико-минеральные горизонты и, таким образом, запасы углерода и азота в органико-минеральных горизонтах напрямую определяются его химическими свойствами. Положительная корреляция между мощностью подстилки и соотношением C:N в органических и органико-минеральных горизонтах может быть связана с более медленными процессами минерализации и гумификации опада, имеющего меньшую концентрацию азота, что в свою очередь приводит к накоплению подстилки.

Взаимосвязь между значениями GLI и различными характеристиками богатства почвы не была установлена, однако наблюдалась обратная линейная зависимость разности влажности почвы от разности GLI в парах «контроль – опыт» (рис. 6).

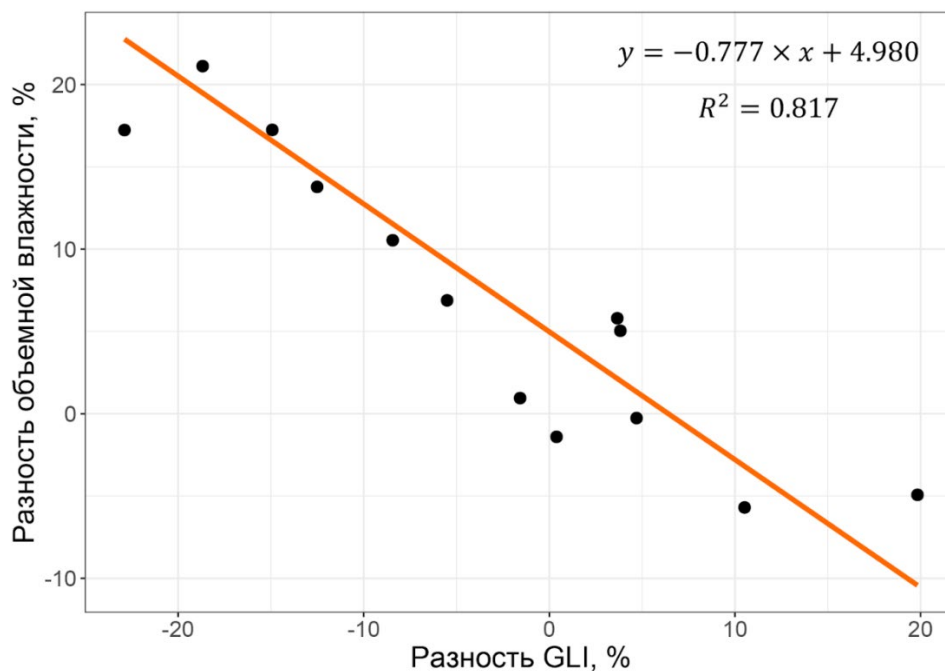


Рисунок 6. Зависимость разности объемной влажности органоминеральных горизонтов почвы от разности GLI в парах «контроль – опыт»

Наличие зависимости разности объемной влажности почвы в слое 0–6 см от разности GLI в парах «контроль–опыт» при отсутствии зависимости между абсолютными значениями этих факторов можно объяснить тем, что на влажность почвы, помимо инсоляции, оказывают влияние другие факторы, такие как микрорельеф, близость грунтовых вод и другие. При сравнении участков одной площадки с подростом и без него, измерения на которых проводились одновременно, влияние этих факторов было минимальным, и основным действующим фактором, влияющим на испарение влаги с поверхности почвы, и, как следствие, изменение объемной влажности в слое 0–6 см, являлась инсоляция. Это позволяет сказать, что, несмотря на статистическую значимость различий объемной влажности в парах «контроль–опыт», ключевую роль в наличии или отсутствии подроста среди абиотических факторов играет именно освещенность под пологом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведенного исследования проанализированы зависимости жизнестойкости и видового состава древесного подростка от комплекса биотических, абиотических и эдафических факторов. Нами не было выявлено зависимости возобновления деревьев от доминантов живого напочвенного покрова. Результаты исследования показали, что при всем многообразии и комплексности экологических факторов, влияющих на естественное

лесовозобновление, можно установить их взаимозависимость и выделить ведущие. В исследованных сосновых сообществах такими факторами являются характеристики почвенного богатства и освещенность. При том, что видовой состав древесного подроста зависит от разных групп факторов (*P. abies* от почвенного богатства, а *P. sylvestris* – от влажности почвы и освещенности), жизненность подроста вне зависимости от вида, зависит в первую очередь от освещенности.

Анализ результатов позволяет количественно установить диапазоны толерантности видов по отношению к факторам среды и использовать результаты данного исследования при моделировании естественного лесовозобновления.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 18-34-00556) в рамках тем государственного задания ИФХиБПП РАН № АААА-А18-118013190176-2, ИМПБ РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН № 0017-2019-0009 и ЦЭПЛ РАН № АААА-А18-118052590019-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 228 с.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Отв. ред. *О.В. Смирнова*. М.: Наука, 2004. Книга 1. 479 с.

Гатцук Л.Е., Ермакова И.М. Общие представления о жизненном состоянии особи и ценопопуляции // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. М.: МГПИ, 1987. С. 3-7.

Грязькин А.В. Возобновительный потенциал таежных лесов (На примере ельников Северо-Запада России). СПб.: СПбГЛТА, 2001. 188 с.

Демаков Ю.П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты). Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 2000. 416 с.

Денисов С.А., Демичева Н.В., Егоров В.М. Теория и практика естественного возобновления леса. Режим доступа: <http://csfm.vlgatech.net/elearning/vozobnovlenie/text/> (дата обращения 15.07.2019).

Дружинин Н.А., Дружинин Ф.Н., Королева Н.С., Шушарин А.П. Лесовосстановительные процессы на торфяных почвах в естественных, осушаемых, пройденных рубками насаждениях // Лесопользование и гидролесомелиорация: материалы Всероссийского симпозиума. Ч. 1. СПб.; Вологда., 2007. С. 82-91.

Евстигнеев О.И. Световой минимум подроста деревьев хвойно-широколиственного леса // Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова. 2012. С. 181-184.

Жиляев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений / отв. ред. К.А. Малиновский. Львов, 2005. 304 с.

Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169-176.

Кобак К.И., Алексеев В.А. Световой и углекислотный режимы под пологом сосновых насаждений как условие произрастания подроста // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. Л., 1965. С. 23-24.

Комаров А.С., Припутина И.В., Михайлов А.В., Чертов О.Г. Биогеохимический цикл углерода в лесных экосистемах центра Европейской России и его техногенные изменения // Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. М.: Наука, 2006. С. 362-377.

Лесной план московской области на 2019-2028 годы: утвержден постановлением Губернатора Московской области от 21.03.2019 № 116-ПГ. Книга 1. 160 с.

Морозов Г.Ф. Учение о лесе. Вып. 1. Введение в биологию леса. СПб, 1912. 183 с.

Николаев Н.С., Аблеева В.А. Характеристика климатических показателей территории Приокско-террасного заповедника за период наблюдений 1973-2014 гг. // Труды Приокско-Террасного заповедника. Вып. 6. Тула: Аквариус, 2015. С. 11-23.

Рязанов Р.И., Кабанов С.В. Подпологовая освещенность в старовозрастных сосняках естественного происхождения южной части Приволжской возвышенности и ее влияние на жизненность подроста сосны // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2011. Т. 77. №. 3. С. 54-60.

Санников С.Н., Санникова Н.С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М.: Наука, 1985. 152 с.

Санников С.Н., Санникова Н.С. Лес как подземно-сомкнутая дендроценоэкосистема // Сибирский лесной журнал. 2014. №. 1. С. 25-34.

Смирнов Е.Г., Беленец Ю.Е. Состояние лесовосстановления в условиях черничниковой группы типов леса Ленинградской области // Лесопользование и гидролесомелиорация: материалы Всероссийского симпозиума. СПб.; Вологда: СевНИИЛХ, 2007. С. 76-78

Суслова Е.Г. Леса Московской области // Экосистемы: экология и динамика. 2019. Т. 3. №. 1. с. 119-190

Уткин А.И., Замолодчиков Д.Г., Честных О.В., Коровин Г.Н., Зукерт Н.В. Леса России как резервуар органического углерода биосферы // Лесоведение. 2001. № 5. С. 8-23.

Цветков В.Ф. Проблемы лесовозобновления на европейском севере России. Лесные ресурсы таежной зоны России: проблемы лесопользования и лесовосстановления //

Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 153-156.

Чучалина А.А., Мицихина Ю.Д. Численность, возрастная структура и жизненность подроста сосны в контрастных экотопах подзон предлесостепи и средней тайги // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2013. №. 1. С. 14-17

Шаньгина Н.П., Феклистов П.А. Возобновление коренных ельников и влияние экологических факторов на формирование подроста под пологом древостоев // Проблемы экологии в современном мире в свете учения В.И. Вернадского: материалы межд. конф. Тамбов.: Дом ТГУ, 2010. Т. 2. С.118-122.

Экологический мониторинг Серпуховского района. Отчет о работе по договору о научно-техническом сотрудничестве между ИПФС АН СССР и ПТЗ. 1989.

Aas G. *Quercus petraea* (Mattuschka) Lieblein, 1784. Traubeneiche. In: Roloff A, Weisgerber H, Lang U, Stimm B, Schütt P, editors. Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie: Wiley-VCH, 2002. P. 1-16.

Aas G. *Quercus robur* L., 1753. Stieleiche. In: Roloff A, Weisgerber H, Lang U, Stimm B, Schütt P, editors. Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie: Wiley-VCH, 2002. P. 17-29.

Annighöfer P., Beckschäfer P., Vor T., Ammer C. Regeneration patterns of European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L.) in dependence of environment and neighborhood // PloS one. 2015. Vol. 10. No. 8. P. 1-16.

Axelsson E., Lundmark T., Högberg P., Nordin A. Belowground competition directs spatial patterns of seedling growth in boreal pine forests in Fennoscandia // Forests. 2014. Vol. 5. No. 9. P. 2106-2121.

Beland M., Agestam E., Ekö P.M., Gemmel P., Nilsson U. Scarification and seedfall affects natural regeneration of Scots pine under two shelterwood densities and a clear-cut in southern Sweden // Scandinavian Journal of Forest Research. 2000. Vol. 15. No. 2. P. 247-255.

Booth T.C. Natural regeneration in the native pinewoods of Scotland. A review of principles and practice // Scottish Forestry. 1984. Vol 38. P. 33-42.

Čater M., Batič F. Groundwater and light conditions as factors in the survival of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) seedlings // European Journal of Forest Research. 2006. Vol. 125. No. 4. P. 419-426.

Caudullo G., Tinner W., de Rigo D. *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats // European Atlas of Forest Tree Species. San-Miguel-Ayanz J., de Rigo D., Caudullo G., Houston Durrant T.; Mauri A. (eds.). 2016. P. 114-116.

Cescatti A. Indirect estimates of canopy gap fraction based on the linear conversion of hemispherical photographs: Methodology and comparison with standard thresholding techniques // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2007. Vol. 143. No. 1-2. P. 1-12.

Chulliat A., Macmillan S., Alken P., Beggan C., Nair M., Hamilton B., Woods A., Ridley V., Maus S., Thomson A. The US/UK World Magnetic Model for 2015-2020: Technical Report, National Geophysical Data Center, NOAA, 2015.

Coban S., Colak A.H., Rotherham I.D. Interactions between canopy cover density and regeneration cores of older saplings in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands // *Forest systems*. 2016. Vol. 25. No. 3. P. 1-14.

Dyderski M.K., Paź S., Frelich L.E., Jagodziński A.M. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? // *Global Change Biology*. 2018. Vol. 24. No. 3. P. 1150-1163.

Ellenberg H., Leuschner C. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Utb, 2010. Vol. 8104. 1095 p.

Evstigneev O.I. Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of Eastern European forests) // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018. No. 3. P. 1-18.

Gill R.M.A. A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests // *Forestry: An International Journal of Forest Research*. 1992. Vol. 65. No. 4. P. 363-388.

Gong Y. Studies on the regeneration of *Pinus sylvestris* and *Betula pendula*: Diss. University of Aberdeen, 1992. 234 p.

Gutowski J.M., Jaroszewicz B. Zmiany udziału świerka pospolitego w drzewostanach Puszczy Białowieskiej w kontekście dynamiki liczebności kornika drukarza // *Wikło A* (ed.) Stan ekosystemów leśnych Puszczy Białowieskiej. 2015. P. 87-108.

Jarčuška B., Kucbel S., Jaloviar P. Comparison of output results from two programmes for hemispherical image analysis: Gap Light Analyser and WinScanopy // *Journal of Forest Science*. 2010. Vol. 56. No. 4. P. 147-153.

Jonckheere I., Fleck S., Nackaerts K., Muys B., Coppin P., Weiss M., Baret F. Review of methods for in situ leaf area index determination: Part I. Theories, sensors and hemispherical photography // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2004. Vol. 121. No. 1-2. P. 19-35.

Jonckheere I., Nackaerts K., Muys B., Coppin P. Assessment of automatic gap fraction estimation of forests from digital hemispherical photography // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2005. Vol. 132. No. 1-2. P. 96-114.

Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO-Norwegens // *Phytocoenologia*. 1981. P. 53-250.

Kuuluvainen T., Ylläsjärvi I. On the natural regeneration of dry heath forests in Finnish Lapland: a review of VT Aaltonen (1919) // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2011. Vol. 26. No. S10. P. 34-44.

Leblanc S.G., Chen J.M., Fernandes R., Deering D.W., Conley A. Methodology comparison for canopy structure parameters extraction from digital hemispherical photography in boreal forests // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2005. Vol. 129. No. 3-4. P. 187-207.

Macfarlane C., Coote M., White D.A., Adams M.A. Photographic exposure affects indirect estimation of leaf area in plantations of *Eucalyptus globulus* Labill // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2000. Vol. 100. No. 2-3. P. 155-168.

Miina J., Saksa T. Predicting establishment of tree seedlings in regeneration areas of *Picea abies* in southern Finland // *Baltic Forestry*. 2013. Vol. 19. No. 2. P. 187-200.

Montes F., Cañellas I. The spatial relationship between post-crop remaining trees and the establishment of saplings in *Pinus sylvestris* stands in Spain // *Applied Vegetation Science*. 2007. Vol. 10. No. 2. P. 151-160.

Niinemets Ü., Valladares F. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs // *Ecological Monographs*. 2006. Vol. 76. No. 4. P. 521-547.

Nilsson U., Gemmel P., Löf M., Welander T. Germination and early growth of sown *Quercus robur* L. in relation to soil preparation, sowing depths and prevention against predation // *New Forests*. 1996. Vol.12. P. 69-86.

Nobis M., Hunziker U. Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2005. Vol. 128. No. 3-4. P. 243-250.

Poorter H., Niklas K.J., Reich P.B., Oleksyn J., Poot P., Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control // *New Phytologist*. 2012. Vol. 193. No. 1. P. 30-50.

Poorter H., De Jong R.O.B. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity // *New Phytologist*. 1999. Vol. 143. No. 1. P. 163-176.

R Core Team R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2019. URL: <https://www.R-project.org> (accessed October 31, 2019).

Rich P.M. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs // *Remote Sensing Reviews*. 1990. Vol. 5. No. 1. P. 13-29.

Ruuska J., Siipilehto J., Valkonen S. Effect of edge stands on the development of young *Pinus sylvestris* stands in southern Finland // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2008. Vol. 23. No. 3. P. 214-226.

Siipilehto J. Height distributions of Scots pine sapling stands affected by retained tree and edge stand competition // *Silva Fennica* 2006. Vol. 40. No 3. P. 473-486.

Šuri M., Huld T.A., Dunlop E.D. PV-GIS: a web-based solar radiation database for the calculation of PV potential in Europe // *International Journal of Sustainable Energy*. 2005. Vol. 24. No. 2. P. 55-67.

Szydlarski M., Modrzyński J. Increase of natural regeneration area of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) in the Kaszuby Lake District during the decade 2002-2012 // *Forest Research Papers*. 2015. Vol. 76. No. 1. P. 66-72.

Thimonier A., Sedivy I., Schleppe P. Estimating leaf area index in different types of mature forest stands in Switzerland: a comparison of methods // *European Journal of Forest Research*. 2010. Vol. 129. No. 4. P. 543-562.

Wagner S. Calibration of grey values of hemispherical photographs for image analysis // *Agricultural and Forest Meteorology*. 1998. Vol. 90. No. 1-2. P. 103-117.

Wittich W. Die standörtlichen Bedingungen für die natürliche Verjüngung der Kiefer und für ihre Erziehung unter Schirm // *Allgemeine Forst-und Jagdzeitung*. 1955. Vol. 126. P. 109-117.

Wyka T.P., Oleksyn J., Żytkowiak R., Karolewski P., Jagodziński A.M., Reich P.B. Responses of leaf structure and photosynthetic properties to intra-canopy light gradients: a common garden test with four broadleaf deciduous angiosperm and seven evergreen conifer tree species // *Oecologia*. 2012. Vol. 170. No. 1. P. 11-24.

Yazdani R., Lindgren D. Hur tallens gener sprids vid naturlig förnygring under fröträd. // *SLU. Skogsfakta. Biologi och skogsskötsel*. 1990. 74 p.

Zhang Y., Chen J.M., Miller J.R. Determining digital hemispherical photograph exposure for leaf area index estimation // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2005. Vol. 133. No. 1-4. P. 166-181.

REFERENCES

Aas G., *Quercus petraea* (Mattuschka) Lieblein, 1784, Traubeneiche,. In: Roloff A, Weisgerber H, Lang U, Stimm B, Schütt P, editors. *Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie*: Wiley-VCH., 2002, pp. 1-16.

Aas G., *Quercus robur* L., 1753, Stieleiche,. In: Roloff A, Weisgerber H, Lang U, Stimm B, Schütt P, editors. *Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie*: Wiley-VCH. 2002, pp. 17-29.

Alekseyev V.A., *Svetovoy rezhim lesa* (The light regime of the forest), Leningrad: Nauka, 1975, 228 p.

Annighöfer P., Beckschäfer P., Vor T., Ammer C., Regeneration patterns of European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L.) in dependence of environment and neighborhood, *PloS one*, 2015, Vol. 10, No. 8, pp. e0134935. 1-16.

Axelsson E., Lundmark T., Högberg P., Nordin A., Belowground competition directs spatial patterns of seedling growth in boreal pine forests in Fennoscandia, *Forests*, 2014, Vol. 5, No. 9, pp. 2106-2121.

Beland M., Agestam E., Ekö P.M., Gemmel P., Nilsson U., Scarification and seedfall affects natural regeneration of Scots pine under two shelterwood densities and a clear-cut in southern Sweden, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2000, Vol. 15, No. 2, pp. 247-255.

Booth T.C., Natural regeneration in the native pinewoods of Scotland. A review of principles and practice, *Scottish Forestry*, 1984, Vol – 38, pp. 33-42.

Čater M., Batič F., Groundwater and light conditions as factors in the survival of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) seedlings, *European Journal of Forest Research*, 2006, Vol. 125, No. 4, pp. 419-426.

Caudullo G., Tinner W., de Rigo D., *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats., San-Miguel-Ayanz J., de Rigo D., Caudullo G., Houston Durrant T., Mauri A. (eds.) *European Atlas of Forest Tree Species*, 2016, pp. 114-116 .

Cescatti A., Indirect estimates of canopy gap fraction based on the linear conversion of hemispherical photographs: Methodology and comparison with standard thresholding techniques, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, Vol. 143, No. 1-2, pp. 1-12.

Chuchalina A.A., Mishchikhina YU.D., Chislennost', vozrastnaya struktura i zhiznennost' podrosta sosny v kontrastnykh ekotopakh podzon predlesostepi i sredney taygi (The abundance, age structure, and vitality of pine undergrowth in contrasting ecotopes of sub-steppes and middle taiga subzones), *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2013, No. 1 (39), pp.14–17.

Chulliat A., Macmillan S., Alken P., Beggan C., Nair M., Hamilton B., Woods A., Ridley V., Maus S., Thomson A., The US/UK World Magnetic Model for 2015–2020: Technical Report, National Geophysical Data Center, NOAA, 2015.

Coban S., Colak A.H., Rotherham I.D., Interactions between canopy cover density and regeneration cores of older saplings in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands, *Forest systems*, 2016, Vol. 25, No. 3, pp. 1-14.

Cvetkov V.F., Problemy lesovozobnovleniya na evropejskom severe Rossii (Reforestation problems in the European North of Russia), In: *Lesnye resursy taezhnoj zony Rossii: problemy lesopol'zovanija i lesvosstanovlenija* (Forest resources of the taiga zone of Russia: problems of forest management and reforestation), Petrozavodsk: KarNC RAN, 2009, pp. 153-156.

Demakov Ju.P., Diagnostika ustojchivosti lesnyh jekosistem (metodologicheskie i metodicheskie aspekty) Diagnostics of the sustainability of forest ecosystems (methodological and methodological aspects), Joshkar-Ola: Periodika Marij Jel, 2000, 416 p.

Druzhinin N.A., Druzhinin F.N., Koroleva N.S., Shusharin A.P., Lesovosstanovitel'nye processy na torfjanyh pochvah v estestvennyh, osushaemyh, projdennyh rubkami nasazhdenijah (Reforestation processes on peat soils in natural, drained, felled stands), In: *Lesopol'zovanie i Gidrolesomeliioracija* (Forest management and forest reclamation), St. Petersburg; Vologda: Sankt-Peterburgskij nauchno-issledovatel'skij institut lesnogo hozjajstva, Vologodskaja GMH akademija im. N.V. Vereshhagina., 2007, pp. 82-91.

Dyderski M.K., Paż S., Frelich L.E., Jagodziński A.M., How much does climate change threaten European forest tree species distributions?, *Global Change Biology*, 2018, Vol. 24, No. 3, pp. 1150-1163.

Ellenberg H., Leuschner C., Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht, Utb, 2010, Vol. 8104, 1095 p.

Evstigneev O.I., Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of Eastern European forests), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2018, No. 3, pp. 1-18.

Gattsuk L.Ye., Yermakova I.M., Gattsuk L.Ye., Obshchiye predstavleniya o zhiznennom sostoyanii osobi i tsenopopulyatsii (General ideas about the life state of an individual and cenopopulation), / Gattsuk L.Ye., Yermakova I.M. // *Podkhody k izucheniyu tsenopopulyatsiy i konsortsiy.*, –Moscow: MGPI, 1987, pp. 3-7.

Gill R.M.A., A review of damage by mammals in north temperate forests: 3, Impact on trees and forests, *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 1992, Vol. 65, No. 4, pp. 363-388.

Gong Y., Studies on the regeneration of *Pinus sylvestris* and *Betula pendula*: Diss, University of Aberdeen, 1992, 234 p.

Grjaz'kin A.V., Vozobnovitel'nyj potencial taezhnyh lesov (Na primere el'nikov Severo-Zapada Rossii) (Rejuvenation potential of taiga forests (On the example of spruce forests of the North-West of Russia)), St. Petersburg: SPbGLTA, 2001, 188 p.

Gutowski J.M., Jaroszewicz B., Zmiany udziału świerka pospolitego w drzewostanach Puszczy Białowieskiej w kontekście dynamiki liczebności kornika drukarza, Wikło A. (ed.) Stan ekosystemów leśnych Puszczy Białowieskiej, 2015, pp. 87-108.

<http://csfm.volgatech.net/elearning/vozobnovlenie/text/> (2019, 15 July).

Jarčuška B., Kucbel S., Jaloviar P., Comparison of output results from two programmes for hemispherical image analysis: Gap Light Analyser and WinScanopy, *Journal of Forest Science*, 2010, Vol. 56, No. 4, pp. 147-153.

Jekologičeskij monitoring Serpuhovskogo rajona. Otchet o rabote po dogovoru o nauchno-tehnicheskom sotrudničestve mezhdju IPFS AN SSSR i PTZ (Environmental monitoring of the Serpukhov district. Report on the work under the agreement on scientific and technical cooperation between the IPFS of the Academy of Sciences of the USSR and the Prioksko-Terrasny biosphere reserve), 1989.

Jonckheere I., Fleck S., Nackaerts K., Muys B., Coppin P., Weiss M., Baret F., Review of methods for in situ leaf area index determination: Part I. Theories, sensors and hemispherical photography, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, Vol. 121, No. 1-2, pp. 19-35.

Jonckheere I., Nackaerts K., Muys B., Coppin P., Assessment of automatic gap fraction estimation of forests from digital hemispherical photography, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, Vol. 132, No. 1-2, pp. 96-114.

Kielland-Lund J., Die Waldgesellschaften SO-Norwegens, *Phytocoenologia*, 1981, pp. 53-250.

Kobak K.I., Alekseyev V.A., Svetovoy i uglekislotnyy rezhimy pod pologom sosnovykh nasazhdeniy kak usloviye proizvodstaniya podrocta (Light and carbon dioxide regimes under the canopy of pine forests as a condition for the growth of undergrowth), *Svetovoy rezhim, fotosintez i produktivnost' lesa*, Saint-Petersburg, 1965, pp. 23-24.

Komarov A.S., Pripulina I.V., Mihajlov A.V., Chertov O.G., Biogeochemičeskij cikl ugljeroda v lesnyh jekosistemah centra Evropejskoj Rossii i ego tehnogennye izmenenija (Biogeochemical carbon cycle in forest ecosystems of the center of European Russia and its technogenic changes), In: *Pochvennyye Processy i Prostranstvenno-Vremennaja Organizacija Pochv* (Soil processes and spatio-temporal organization of soils), Kudeyarov V.N. (ed), Moscow: Nauka, 2006, pp. 362-377.

Kuuluvainen T., Ylläsjärvi I., On the natural regeneration of dry heath forests in Finnish Lapland: a review of VT Aaltonen (1919), *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2011, Vol. 26, No. S10, pp. 34-44.

Leblanc S.G., Chen J.M., Fernandes R., Deering D.W., Conley A., Methodology comparison for canopy structure parameters extraction from digital hemispherical photography in boreal forests, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, Vol. 129, No. 3-4, pp. 187-207.

Macfarlane C., Coote M., White D.A., Adams M.A., Photographic exposure affects indirect estimation of leaf area in plantations of *Eucalyptus globulus* Labill, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, Vol. 100, No. 2-3, pp. 155-168.

Miina J., Saksa T., Predicting establishment of tree seedlings in regeneration areas of *Picea abies* in southern Finland, *Baltic Forestry*, 2013, Vol. 19, No. 2, pp. 187-200.

Montes F., Cañellas I., The spatial relationship between post-crop remaining trees and the establishment of saplings in *Pinus sylvestris* stands in Spain, *Applied Vegetation Science*, 2007, Vol. 10, No. 2, pp. 151-160.

Morozov G.F., *Ucheniye o lese. Vyp. 1, Vvedeniye v biologiyu lesa* (The doctrine of the forest. Issue 1, Introduction to forest biology) / G.F. Morozov, Saint-Petersburg, 1912, 183 p.

Niinemets Ü., Valladares F., Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs, *Ecological Monographs*, 2006, Vol. 76, No. 4, pp. 521-547.

Nikolayev N.S., Ableyeva V.A., Kharakteristika klimaticheskikh pokazateley territorii Prioksko-territorial'nogo zapovednika za period nablyudeniya 1973–2014 gg. (Characteristics of climatic indicators of the territory of the Prioksko-territorial reserve for the observation period 1973–2014), *Trudy Prioksko-Terrasnogo zapovednika*, Tula: Akvarius, 2015, Vol. 6, pp. 11-23.

Nilsson U., Gemmel P., Löf M., Welander T., Germination and early growth of sown *Quercus robur* L. in relation to soil preparation, sowing depths and prevention against predation, *New Forests*, 1996, Vol. 12, pp. 69-86.

Nobis M., Hunziker U., Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, Vol. 128, No. 3-4, pp. 243-250.

Poorter H., De Jong R.O.B., A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity, *New Phytologist*, 1999, Vol. 143, No. 1, pp. 163-176.

Poorter H., Niklas K.J., Reich P.B., Oleksyn J., Poot P., Mommer L., Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control, *New Phytologist*, 2012, Vol. 193, No. 1, pp. 30-50.

R Core Team R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2019, //URL: <https://www.R-project.org> (2019, October 31)..

Rich P.M., Characterizing plant canopies with hemispherical photographs, *Remote Sensing Reviews*, 1990, Vol. 5, No. 1, pp. 13-29.

Ruuska J., Siipilehto J., Valkonen S., Effect of edge stands on the development of young *Pinus sylvestris* stands in southern Finland, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2008, Vol. 23, No. 3, pp. 214-226.

Ryazapov R.I., Kabanov S.V., Podpologovaya osveshchennost' v starovozrastnykh sosnyakakh yestestvennogo proiskhozhdeniya yuzhnoy chasti Privolzhskoy vozvyshechnosti i yeye vliyaniye na zhiznennost' podrosta sosny (Illumination under canopy in old-aged pine trees of natural origin in the southern part of the Volga Upland and its effect on the vitality of pine

undergrowth), *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2011, Vol. 77, No. 3, pp. 54-60.

Sannikov S.N., Sannikova N.S., *Ekologiya yestestvennogo vozobnovleniya sosny pod pologom lesa* (Ecology of natural regeneration of pine under the forest canopy). Moscow: Nauka, 1985, 152 p.

Sannikov S.N., Sannikova N.S., Les kak podzemno-somknutaya dendrotsenoekosistema (Forest as an underground-closed dendrocene ecosystem), *Sibirskiy lesnoy zhurnal*, 2014, No. 1, pp. 25-34.

Shan'gina N.P., Feklistov P.A., Vozobnovlenie korennyh el'nikov i vliyanie jekologicheskikh faktorov na formirovanie podrosta pod pologom drevostoev (The resumption of spruce forests and the influence of environmental factors on the formation of undergrowth under the canopy of stands), In: *Problemy jekologii v sovremennom mire v svete ucheniya V.I. Vernadskogo* (Ecological problems in the modern world in the light of the teachings of V.I. Vernadsky), Tambov: Dom TGU, 2010, Vol. 2, pp. 118-122.

Siipilehto J., Height distributions of Scots pine sapling stands affected by retained tree and edge stand competition, *Silva Fennica*, 2006, Vol. 40, No 3, pp. 473-486.

Smirnov E.G., Belenec Ju.E., Sostojanie lesvosstanovlenija v uslovijah chernichnikovoj gruppy tipov lesa Leningradskoj oblasti (The state of reforestation under the conditions of the bilberry group of forest types of the Leningrad Region), In: *Lesopol'zovanie i Gidrolesomelioracija* (Forest management and forest reclamation), St. Petersburg; Vologda: Sankt-Peterburgskij nauchno-issledovatel'skij institut lesnogo hozjajstva, Vologodskaja GMH akademija im. N.V. Vereshhagina., 2007, pp. 76-78.

Smirnova O.V., Vostochnoevropskie lesa: istorija v golocene i sovremennost' (Eastern European forests: history in the Holocene and modernity), Moscow: Nauka, 2004, Book 1, 479 p.

Šúri M., Huld T.A., Dunlop E.D., PV-GIS: a web-based solar radiation database for the calculation of PV potential in Europe, *International Journal of Sustainable Energy*, 2005, Vol. 24, No. 2, pp. 55-67.

Suslova E.G., Lesa Moskovskoj oblasti (Forests of the Moscow region), *Jekosistemy: jekologija i dinamika*, 2019, Vol. 3, No. 1., pp. 119-190

SZ RF (Forest plan of the Moscow Region), 2018, Book 1, 160 p.

Szydlarski M., Modrzyński J., Increase of natural regeneration area of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) in the Kaszuby Lake District during the decade 2002–2012, *Forest Research Papers*, 2015, Vol. 76, No. 1, pp. 66-72.

Thimonier A., Sedivy I., Schleppe P., Estimating leaf area index in different types of mature forest stands in Switzerland: a comparison of methods, *European Journal of Forest Research*, 2010, Vol. 129, No. 4, pp. 543-562.

Utkin A.I., Zamolodchikov D.G., Chestnykh O.V., Korovin G.N., Zukert N.V., Lesa Rossii kak rezervuar organicheskogo ugleroda biosfery (Russian forests as a reservoir of organic carbon of the biosphere), *Lesovedeniye*, 2001, No. 5, pp. 8-23.

Wagner S., Calibration of grey values of hemispherical photographs for image analysis, *Agricultural and Forest Meteorology*, 1998, Vol. 90, No. 1-2, pp. 103-117.

Wittich W., Die standörtlichen Bedingungen für die natürliche Verjüngung der Kiefer und für ihre Erziehung unter Schirm, *Allgemeine Forst und Jagdzeitung*, 1955, Vol. 126, pp. 109-117.

Wyka T.P., Oleksyn J., Żytkowiak R., Karolewski P., Jagodziński A.M., Reich P.B., Responses of leaf structure and photosynthetic properties to intra-canopy light gradients: a common garden test with four broadleaf deciduous angiosperm and seven evergreen conifer tree species, *Oecologia*, 2012, Vol. 170, No. 1, pp. 11-24.

Yazdani R., Lindgren D., Hur tallens gener sprids vid naturlig förnygring under fröträäd., *SLU. Skogsfakta. Biologi och skogsskötsel*, 1990, – 74 p.

Yevstigneyev O.I. Svetovoy minimum podrosta derev'yei khvoyno-shirokolistvennogo lesa (Light minimum of undergrowth of trees of coniferous-deciduous forest), *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya i dinamika rastitel'nogo pokrova*, 2012, pp. 181-184.

Zhang Y., Chen J.M., Miller J.R., Determining digital hemispherical photograph exposure for leaf area index estimation, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, Vol. 133, No. 1-4, pp. 166-181.

Zhilyayev G.G., *Zhiznesposobnost' populyatsiy rasteniy* (Viability of plant populations), G.G. Zhilyayev; editor in chief. K.A. Malinovskiy (ed.), L'vov Lviv, 2005, 304 p.

Zhukova L.A., Mnogoobraziye putey ontogeneza v populyatsiyakh rasteniy (The diversity of ontogenesis pathways in plant populations), *Ekologiya*, 2001, No. 3, pp. 169-176.

ANALYSIS OF FACTORS AFFECTING THE REGENERATION OF MAJOR FOREST-FORMING SPECIES IN THE PINE FORESTS OF THE SOUTHERN MOSCOW REGION

G.G. Frolova^{1*}, P.V. Frolov¹, V.N. Shanin^{1,2,3}, N.V. Ivanova³

¹ *Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Science*

Institutskaya st., 2, Puschino, Russia, 142290

² *Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS*

Profsoyuznaya st. 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997, Russia

³ *Institute of Mathematical Problems of Biology RAS - the Branch of Keldysh Institute of Applied*

Mathematics of Russian Academy of Sciences

Prof. Vitkevich st., 1, Puschino, Russia, 142290

*E-mail: gulfina.frolova@gmail.com

Received 30 August 2019

We carried out a quantitative analysis of the dependence of the vitality and species composition of tree undergrowth in pine forests of the southern Moscow region on a complex of biotic, abiotic, and edaphic factors. The paired sampling plots were established (consisting of sub-plots with and without undergrowth). The stand characteristics, the dominating species of the ground layer vegetation were determined, and the light intensity, the thickness and moisture of forest floor, the concentration of carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil were measured on each of sub-plots. We used the principal component analysis, a pairwise comparison of environmental factors on sub-plots with and without undergrowth, as well as multiple multivariate correlation analysis for data processing. The results of the study showed that the main factors affecting natural regeneration are soil characteristics and light regime, while the influence of the forest ground vegetation on tree regeneration was not identified.

Key words: *tree undergrowth, natural reforestation, ecological factors, forest ground vegetation*

Рецензент: к.б.н., в.н.с. Тихонова Е.В.