

РОСТ *PICEA ABIES* НА НАЧАЛЬНЫХ СТАДИЯХ ФОРМИРОВАНИЯ НЕМОРАЛЬНЫХ ЕЛЬНИКОВ В УСЛОВИЯХ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА

© 2020 г. М. Ю. Пукинская

*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, д. 2, Санкт.-Петербург, 197376, Россия
e-mail: pukinskaya@gmail.com*

Поступила в редакцию 25.03.2020 г.

После доработки 12.06.2020 г.

Принята к публикации 15.06.2020 г.

В работе приведены параметры роста ели в разных местообитаниях в Центральном-Лесном заповеднике. Обсуждаются варианты формирования древостоев кислично-неморальных ельников на заброшенных лугах, на гарях, сплошных ветровалах, в мелколиственных лесах, в окнах елового леса. Показано, что ели, выросшие на полянах в качестве пионерной породы имеют начальные радиальные приросты в среднем 2.5 мм/год на высоте 30 см и 4.8 мм/год на высоте 130 см. Ели, растущие под разреженным пологом древостоя и в окнах пологого леса, имеют начальные радиальные приросты в среднем 0.6 мм/год на высоте 30 см и 1.2 мм/год на высоте 130 см. Начальные приросты елей в этих условиях роста достоверно отличаются. Ели, выросшие на вырубках и сплошных вывалах, характеризуются широкой амплитудой начальных приростов на одной пробной площади (от 0.2 до 4.3 мм/год), но по среднему приросту не идентифицируются.

Ключевые слова: ель европейская, подрост ели, скорость роста, Центрально-Лесной заповедник

DOI: 10.31857/S0006813620100075

Центрально-Лесной заповедник (ЦЛЗ) является одним из немногих сохранившихся малонарушенных лесных массивов в европейской части России (Vostochnoyevropeiskiy..., 2004). Основную площадь его занимают еловые леса. Территория ЦЛЗ относится к полосе южной тайги (Lavgenko, Isachenko, 1976), однако, как отмечают все исследователи, в заповеднике преобладают смешанные типы ельников, в то время как типичные кисличники встречаются редко (Alekseev, 1935; Карпов, Shaposhnikov, 1983; Kurayeva et al., 1999). В последние 40 лет в еловых лесах ЦЛЗ происходит распад древостоев, связанный в основном с сильными ветрами и ураганами. В одних типах ельников (например, ассоциация сфагново-черничный ельник (Карпов, Shaposhnikov, 1983)), после сплошного вывала древостоя, ель успешно возобновляется и продолжает доминировать. В неморальных ельниках¹ распад елового древостоя сопровождается его сменой на липо-кленовник.

¹ Под неморальными ельниками мы понимаем группу ассоциаций, включающую подгруппу ельники липняковые (ассоциации: ельник липняково-ясенниковый, ельник кленово-зеленчуковый, ельник ильмово-пролесниковый) и подгруппу ельники неморально-кисличные (ассоциации: ельник кислично-папоротниковый, ельник зеленчуково-кисличный) (Карпов, Shaposhnikov, 1983).

Чтобы понять закономерность или исключительность происходящей в настоящее время смены лесобразующих пород в ельниках неморальной группы ЦЛЗ необходимо выяснить лесорастительные условия, при которых возникли и росли современные перестойные ельники.

Метод реконструкции истории лесов по годичным кольцам применяется, в том числе при изучении ельников (Lorimer, Frelich, 1989; Nowacki, Abrams, 1997; Abaturov, Melankholin, 2004; Fraver et al., 2008; Zielonka et al., 2009). Однако, для его применения необходимы местные шкалы приростов, поскольку величина их имеет значительные региональные отличия. Целью исследования было не только адаптивное существование методов к условиям ЦЛЗ, но и расширение возможностей их применения.

Основной задачей исследования было изучение развития елового подростка и еловых молодняков в разных лесорастительных условиях Центрально-Лесного заповедника с тем, чтобы в дальнейшем использовать эти параметры для выяснения происхождения ельников неморальной группы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Основной материал был собран автором в Центрально-Лесном заповеднике в период с 2005 по 2019 г., дополнительно привлечены данные из Ленинградской и Псковской областей. 34 пробные площади (по 400 м²) были заложены в еловых и смешанных молодняках с неморальными видами в травяном покрове и подлеске; в окнах², на сплошных вывалах³ и под пологом леса; а также на 10-летней гари и 10–75-летних вырубках. На пробных площадях проводилось описание травяно-кустарничкового яруса, краткое описание мохового покрова. Численность подроста на пробной площади определялась как среднее по 5–10 учетным площадкам по 25 м². Особи для обмеров выбирались среди благонадежного подроста (Metodičeskie..., 2011). Для измерения параметров развития подроста ели у модельных экземпляров были взяты керны, либо спилы, либо промеры штангенциркулем диаметра главной оси на уровне пня (у.п., на высоте 30 см) и уровне груди (у.г., на высоте 130 см). Были также взяты керны у 8 свободно растущих (выросших в редианах и на полянах, не имеющих конкурентов в радиусе 5–6 м) елей верхнего яруса. Всего в работе использовано 459 кернов, 64 спила елового подроста, промерены приросты в высоту и по радиусу 100 экземпляров елового подроста.

У подроста ели высотой 1.5–3.5 м скорость роста в высоту определялась по кольцевым рубцам от почечных чешуй; у крупного подроста ели скорость роста главной оси в высоту в диапазоне от 30 до 130 см (от у.п. до у.г.) вычислялась по формуле:

$$V = \frac{100}{A_{30} - A_{130}} \text{ см/год,}$$

где V – скорость роста в высоту, A_{30} – возраст, равный числу годовичных колец по керну на уровне пня, A_{130} – то же, на уровне груди.

Величина начальных радиальных приростов ели (мм/год) на уровне пня (а) и уровне груди (б) определялась как:

а – средняя ширина центральных годовичных колец (считая от сердцевины ствола) на высоте 30 см (например, если ель росла 10 лет от у.п. до у.г., то мы подсчитывали среднюю по 10 центральным кольцам; если 5 лет – то по 5 центральным кольцам, и т.д.; если же скорость роста в вы-

соту не была известна, то среднюю рассчитывали по 10 центральным кольцам);

б – средняя ширина 10 центральных годовичных колец на высоте 130 см.

Измерение радиальных приростов елей по кернам проводилось при помощи бинокля (с точностью до 0.1 мм). При статистической обработке данных использовался t -критерий Стьюдента (различия приняты на 5% уровне значимости) (Vasilevich, 1969, Plohinskii, 1970). Названия сосудистых растений приведены по С.К. Черепанову (Cherepanov, 1995).

В тексте мы называем елями предварительного возобновления (на месте вывала, вырубки, гари) ели, достигшие уровня пня до нарушения, а следующего – после него. Точно установить, были ли всходы на момент нарушения, спустя много лет для большого числа взрослых елей не представляется возможным.

Недавние вырубки определялись визуально, старые – по материалам лесоустройства.

Под возрастным диапазоном мы понимаем разницу в возрасте между старшей и младшей елями одного или двух последовательных 20-летних классов возраста на пробной площади; за период роста елей от уровня пня до уровня груди эта разница обычно изменяется из-за неординарной скорости роста елей. Обычно, при общем улучшении лесорастительных условий диапазон уменьшается, а при усилении конкуренции – увеличивается.

При отнесении к неморальным видам растений травяно-кустарничкового яруса мы придерживались в основном системы свит Ниценко (включая виды неморальной теневой, неморальной весенней и неморальной высокотравной полянной свит), разработанной им для северо-запада Европейской России.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассматривая возможности формирования кислично-неморальных ельников в современных условиях в ЦЛЗ можно выделить следующие варианты их происхождения: на полянах и лугах, зарастающих елью, как пионерной породой (рис. 1а, б); на полянах, зарастающих одновременно березой и елью (рис. 1с, д); в мелколиственных лесах с подростом ели; на сплошных вывалах (рис. 1е), вырубках и гарях (рис. 1ф) кислично-неморальных ельников, в окнах в других типах ельников.

Травяной покров и подлесок на пробных площадях (табл. 1).

Неморальные виды заселяются в травяной покров полян в течение первых 20–30 лет зарастания их лесом. На этой стадии в травяном покрове преобладают *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub, луговое разнотравье (*Hypericum maculatum* Crantz,

² Окна – прогалины в пологе ельника, площадью приблизительно 0.1–0.4 га.

³ Сплошные вывалы – участки с выпавшим древостоем (на 80–100% от числа стволов), площадью более 0.5 га, образуются под воздействием сильных ветров или ураганов.



Рис. 1. Пробные площади в Центрально-Лесном заповеднике: а – ПП-5-18; б – ПП-4-19; в – ПП-645; д – ПП-4-18; е – сплошной вывал; ф – 10-летняя гарь.

Fig. 1. Sample plots in Central Forest Nature Reserve: а – SP-5-18; б – SP-4-19; в – SP-645; д – SP-4-18; е – total windfall; ф – burn 10 years old.

Angelica sylvestris L. и др.) и злаки (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Poa pratensis* L.). *Oxalis acetosella* L. в травостое отсутствует. Из неморальных видов в первую очередь поселяется *Stellaria holostea* L. Так, пробная площадь № 645 насчитывает 12 видов травяно-кустарничкового яруса, из них всего один неморальный – *Stellaria holostea*.

В 40–50-летних древостоях, выросших на полянах общее количество лесных видов травяно-кустарничкового яруса увеличивается по сравнению с 20–30-летними молодняками, а параллельно возрастает число и доля неморальных видов (до 1/3 видов: 6 видов на пробной площади 4-19, 5 видов на пробной площади 3-18). *Oxalis acetosella*

Таблица 1. Травяно-кустарничковый ярус и подлесок на пробных площадях. В таблице приведены все неморальные виды*, остальные – со встречаемостью более 0.3. Пустая ячейка означает отсутствие видов на пробной площадке
Table 1. Herb – dwarf shrub layer and the undergrowth on the sample plots. The table shows all nemoral species, the rest ones – only with frequency more than 0.3. An empty cell indicates the absence of species in the trial plot

Признаки сообщества (виды)/ Attributes of community (species)	Лесорастительные условия/Forest growing conditions															
	Поляны с елью/ Forest meadows with spruce				Поляны с елью и березой/Forest meadows with spruce and birch				Сплошные вывалы/ Total windfalls				Вырубки/ Cuttings			
	5-18	2-18	4-19	55	4-18	3-18	645	6у-14	3-14	5-14	6-14	8-14	2у-14	6-18	8-18	9-18
Средний возраст 1-го поколения древостоя/ Average age of the 1st generation of tree stand	15	9	43	52	52	45	21	31	31	31	31	31	28	24	47(60)	76
Количество неморальных видов т/к яруса/ Number of nemoral species of herb – dwarf shrub layer			6	4	2	5	1	4	8	6	7	6	6	6	11	6
% неморальных видов травяно-кустарничкового яруса/ % of nemoral species of herb – dwarf shrub layer			33	25	33	29	8	44	42	38	54	35	30	43	50	43
Количество видов травяно-кустарничкового яруса/ Number of species of herb – dwarf shrub layer	13	17	18	16	6	17	12	9	19	16	13	17	20	14	22	14
Количество видов подлеска/ Number of undergrowth species			5	5	6	6	4	6	5	4	2	5	7	9	6	5
Количество неморальных видов подлеска/ Number of nemoral undergrowth species			3	2	3	2	1	4	4	3	1	3	4	4	4	4
ОПП подлеска, %/ Projective cover of undergrowth, %			6	8	15	65	55	80	4	3	3	45	70	95	30	10
ПП широколиственного подлеска/ Projective cover of broad-leaved undergrowth			4	2	9	4	5	68	7	2	2	41	63	62	29	13
ОПП, %/ Total projective coverage, %	100	100	75	65	65	80	30	20	20	40	80	45	55			80
ПП трав, %/ Projective cover of herbs, %	100	100	75	50	65	80	20	15	15	20	25	40	45	45	70	80
ПП мхов, % Projective cover of mosses, %	1	1	2	25	3	3	15	10	5	20	80	15	30	15	10	10

Таблица 2. Характеристика развития ели в разных лесорастительных условиях
 Table 2. Characteristics of spruce growth under different forest growing conditions

Тип леса Forest type	№ пробной площади № of sample plots	Примечания Notes	Высота, м Height, m	п (кол-во значений на у.п.) number of trees	Возраст на у.п., лет минимум-максимум (средний) minimum-maximum (average)	Возраст на у.п., лет минимум-максимум (средний) minimum-maximum (average)	Средний прирост по высоте от у.п. до у.г. (см/год) Average growth at height from stump to breast (cm/year)	Ср.прир. на у.п. (мм/год) Arg at s.l. Arg at s.l.	Ср.прир. на у.г. в 1-ое десятилетие (мм/год) Arg at b.h. in the 1st decade (mm / year)	Во сколько раз Ср.прир на у.г больше Ср.прир на у.п. Arg at b.h. / arg at s.l. ratio	Плотность пионерных пород Лр., экз./га (нет данных) Density of pioneer trees of the upper layer, trees/ha (no data)	Плотность подроста ели, экз./га Density of spruce undergrowth, trees/ha
луг/meadow	ЦЛЗ / CFR	свободн. / free	21–30	6	34–106(70)	34–106(70)	н.д./n.d.	3.9	4.0	1.0	н.д./n.d.	н.д./n.d.
луг/meadow	Лен. обл. / free	свободн. / free	25–35	2	74–75	74–75	н.д./n.d.	н.д./n.d.	5.6	н.д./n.d.	н.д./n.d.	н.д./n.d.
луг/meadow	Пск. рег. Лен. рег.	свободн. / free	18–20	7	40–52 (45)	25–45 (37)	н.д./n.d.	2.3	4.2	1.8	н.д./n.d.	н.д./n.d.
луг/meadow	5–18	Еловый подрост и молодняки на полянах, зарастающих елью/Spruce young growth in forest meadows overgrowing with spruce										
луг/meadow	2–18		2.3–10	9	8–20(15)	3–15 (10)	26	2.5	5.4	2.2	0	210
нем-кисл	4–19		0.7–6	18	2–11(9)	1–7 (4)	24	2.0	4.4	2.2	70	150
нем-сор кисл/soг	55		20–26	3	40–43 (42)	39–41 (40)	50	5.4	5.3	1.0	100	н.д./n.d.
черн-кисл bil-сог	4–14	Еловый подрост и молодняки на полянах, зарастающих елью и березой/Spruce young growth at forest meadows overgrowing with spruce and birch										
нем	3–18		7–17	8	41–52(46)	34–43 (39)	21	1.1	1.9	1.7	1000	1100
нем	3–18		2–6	3	н.д./n.d.	14–45(31)	н.д./n.d.	н.д./n.d.	3.3	н.д./n.d.	600	350
нем-мертв нем-less	645		0.8–8	11	6–21(16)	2–15 (8)	14	0.9	2.5	2.8	1900	1270
кисл-нем сог-нем	2–15–18 1,2–05 9,10–14	Еловый подрост в окнах изреженного ельника/Spruce undergrowth in the gaps of a thin spruce forest										
черн-кисл bil-сог	6–19		1.5–3.5	5	15–20(18)	3–12 (8)	10	0.5	1.1	2.2	н.д./n.d.	до17500
черн-нем-кисл bil-нем-сог	ОУ-3–15 1–11		1.5–14	4	47–72 (60)	38–65 (53)	13	0.8	1.3	1.6	н.д./n.d.	400–1700
кисл-нем сог-нем			2.5–8	18	27–56 (34)	13–31 (20)	7	0.5	1.4	2.8	н.д./n.d.	8000
черн-нем-кисл bil-нем-сог		Еловый подрост под пологом изреженного ельника/Spruce undergrowth under a canopy of thin spruce forest										
кисл-нем сог-нем			2.5–4.8	5	16–39(27)	9–24(16)	12	0.8	1.3	1.6	н.д./n.d.	2067
кисл-нем сог-нем			0.4–4.5	5	14–29(20)	1–14 (7)	10	0.6	1.4	2.3	н.д./n.d.	1500
кисл-нем сог-нем			4.5–12	7	31–58(45)	12–50(29)	6	0.5	1.1	2.2	н.д./n.d.	1200– 6400

Таблица 2. Продолжение

Тип леса Forest type	№ пробной площадки № of sample plots	Примечания Notes	Высота, м Height, m	n (кол-во значений на у.п.) number of trees	Возраст на у.п., лет Age at stump level, years	минимум-максимум (средний) minimum-maximum (average)	Возраст на у.г., лет Age at breast height, years	минимум-максимум (средний) minimum-maximum (average)	Средний прирост по высоте от у.п. до у.г. (см/год) Average growth at height from stump to breast (cm/year)	СрКприр. на у.п. (мм/год) Arg at s.l. (mm/year)	СрКприр. на у.г. в 1-ое десятилетие (мм/год) Arg at b.h. in the 1st decade (mm/year)	Во сколько раз СрКприр на у.г. больше СрКприр на у.п. Arg at b.h. / arg at s.l. ratio	Плотность пионерных пород Ipr, экз./га (нет данных) Density of pioneer trees of the upper layer, trees/ha (no data)	Плотность подроста ели, экз./га Density of spruce undergrowth, trees/ha	
черн-КП-кисл bil-fern-sog	3-19		13-18	6	27-80 (57)	24-67 (51)	10	1.0	1.2	1.2	1.2	1.2	н.д./n.d.	800	
черн-кисл bil-sog	10-18		5-6	2	29	15-18 (17)	8	0.3	1.9	1.9	6.3	6.3	н.д./n.d.	1600	
черн-сфагн bil-sph	11-18		1.6-5.5	13	17-38(22)	3-21 (11)	8	0.4	1.7	1.7	4.3	4.3	н.д./n.d.	н.д./n.d.	
нем nem	6у-14, 3,5,6,8-14	Еловый подрост и молодняки на сплошных вывалах / Spruce young growth on total windfall areas	5-18	67	19-58 (31)	14-44 (23)	13	1.2	2.3	2.3	1.9	1.9	0	0	
нем nem	6у-14, 3,5,6,8-14		5-18	31	31-58 (40)	16-44 (27)	9	0.7	2.2	2.2	3.1	3.1	3600	400-1600	
нем nem	6у-14, 3,5,6,8-14		5-18	36	19-30 (24)	14-28(19)	13	1.6	2.3	2.3	1.4	1.4	0	0	
нем nem	3,5,6,8-14		15-16	4	21-37 (28)	15-26 (21)	31	2.3	3.5	3.5	1.5	1.5	600	400	
нем nem	2у-14		3.8-7.7	2	20-27 (24)	11-15 (13)	9	0.6	1.8	1.8	3.0	3.0	н.д./n.d.	н.д./n.d.	
нем nem	27-06		2.6-15	3	14-70 (43)	5-49 (29)	7	0.3	1.5	1.5	5.0	5.0	н.д./n.d.	2600	
мертв-зелен less-moss	5у-14, 1,2,7-14		15-16	61	18-66 (36)	13-45(25)	10	1.0	2.2	2.2	2.2	2.2	н.д./n.d.	н.д./n.d.	
нем nem	9-18	Еловый подрост и молодняки на вырубках / Spruce undergrowth and young growth on cuttings	15-30	4	75-76 (76)	73-74 (73)	55	3.4	3.5	3.5	1.0	1.0	480	160	
нем nem	9-18		3.5-6	4	30-48(38)	16-31 (23)	6	0.3	1.3	1.3	4.3	4.3	0	480	
нем nem	8-18		0.5-14	7	19-47(35)	4-35 (23)	8	0.5	1.5	1.5	3.0	3.0	1600	1300	
нем nem	6-18		8.5-10	2	16-24(20)	10-13 (12)	13	0.6	3.9	3.9	6.5	6.5	4400	50	
нем nem	51		Еловый подрост под сосняком / Spruce undergrowth under pine forest	4-14	12	22-60 (37)	13-57 (27)	10	0.7	1.4	1.4	2.0	2.0	1800	6000
нем nem	52			7-15	7	40-57 (48)	20-35 (28)	5	0.3	1.1	1.1	3.7	3.7	3000	н.д./n.d.

Условные обозначения: нем – неморальный, кисл – кисличный, КП – крупнопороготиновый, черн – черничный, зелен – зеленомошный, сфагн. – сфагновый, мертв. – мертвопокровный; свободн. – свободно растущие ели; СрКприр. – средний радиальный прирост; у.п. – уровень пня (30 см), у.г. – уровень груди (130 см); н.д. – нет данных.
 Note: nem – nemoral, sog – wood sorrel, bil – bilberry, sph – sphagnum, moss – green mosses, less – herbless spruce forest; free – free-growing spruce; arg – average radial growth; s.l. – stump level (30 cm), b.h. – breast level (130 cm); n.d. – no data; Psk. reg. – Pskov Region; Len. reg. – Leningrad Region; CFR – Central Forest Reserve.

присутствует на всех пробных площадях, с проективным покрытием до 40%. Из наиболее часто встречающихся в перестойных неморальных ельниках видов позже других поселяются *Galeobdolon luteum* Huds. и *Milium effusum* L., а *Pulmonaria obscura* Dumort. и *Galium odoratum* (L.) Scop. в молодняках отсутствуют. Общее количество видов, в том числе неморальных, зависит также от густоты молодняков и сомкнутости полога (на пробной площади 4–18 плотность древостоя наибольшая и количество видов минимально). Та же тенденция заселения зарастающих ельником полян прослеживается и на пробной площади на юге Псковской обл. (пробная площадь 55). В 40–52-летнем ельнике, выросшем на поляне, из неморальных видов присутствуют *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea*, *Milium effusum*, *Stellaria nemorum*, с суммарным проективным покрытием 20%.

Таким образом, молодняки на зарастающих полянах становятся неморальнотравными (по: Vasilevich, Bibikova, 2004) примерно к 40 годам, когда количество неморальных трав достигает 5–6 видов, а их проективное покрытие 15% и более. В дальнейшем, проективное покрытие неморальных видов трав может снижаться с увеличением сомкнутости молодняка (пробная площадь 4–18).

На вырубках (пробные площади 6–18, 8–18, 9–18) и сплошных вывалах (пробные площади 2у,6у–14, 3,5,6,8–14) неморальных типов леса⁴ участие неморальных видов в целом выше, чем на зарастающих полянах и определяется сохранением лесного напочвенного покрова.

Формирование послепожарного растительного покрова (рис. 1f) мы наблюдали в ЦЛЗ на гари 1999 г., возникшей вследствие “сухой” грозы в аномально сухое лето (Zhitlukhina et al., 2002). Часть площади, затронутой пожаром (около 144 га) включала, в числе других типов, осино-ельник кислично-неморальный. Через 10 лет после пожара в травяном покрове преобладали: *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Cirsium oleraceum* (L.) Scop., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth. Кроме того, присутствовали луговые виды: *Lathyrus pratensis* L., *Vicia cracca* L., *Knautia arvensis* (L.) Coult, *Deschampsia cespitosa*. Из неморальных видов были отмечены *Pulmonaria obscura*, *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Vicia sylvatica* L., *Epipogium aphyllum* Sw. Из кустарников преобладают виды рода *Salix*, встречаются *Lonicera xylosteum* L., *Ribes nigrum* L., *Rubus idaeus* L., *Viburnum opulus* L., *Daphne mezereum* L. То есть, на осмотренной гари спустя 10 лет наблюдается преимущество при-

сутствия неморальных видов в травяном покрове и подлеске.

Основным отличием молодняков на полянах от вырубок и вывалов является малое участие в подлеске подрост широколиственных пород: липа и вяз отсутствуют, а клен встречен только на 2 из 5 площадей с проективным покрытием 1–5%. На зарастающих вырубках и вывалах клен и липа присутствуют на 78% площадей (с проективным покрытием 1–30%).

Подрост ели на пробных площадях

Из древесных пород на полянах первыми появляются *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L., *Salix caprea* L. и *Picea abies* (L.) H. Karst. На сплошных вывалах и вырубках неморальных типов леса с самого начала присутствуют также и широколиственные породы. Наиболее разнообразный породный состав (10 видов) был отмечен нами на гари, где в результате неравномерности выгорания местами присутствует предварительный еловый подрост, поросль липы и клена, а также подрост последующего поколения. Общая характеристика развития ели в разных условиях представлена в табл. 2.

Поляны, зарастающие елью, как пионерной породой. Численность ели небольшая, 150–210 экз./га. Лиственные породы отсутствуют. Подрост ели находится здесь в условиях наиболее благоприятных для его развития (пробные площади 5–18, 2–18). Приросты максимальные по всем трем показателям⁵: скорость роста главной оси в высоту 24–50 см/год (средние значения на разных пробных площадях); начальные радиальные приросты (ширина центральных годовичных колец) на у.п. 2.0–5.4 мм/год; а в первые 10 лет на у.г. 4.4–5.4 мм/год; за 5 лет радиальные приросты увеличиваются здесь в полтора раза. На полянах молодые ели развиваются в отсутствие конкуренции, что подтверждается сходными приростами одиночных елей, растущих на открытых местах.

Зарастание полей и залежей в составе полога березы. При численности березы от 600 до 1900 экз./га, количество ели составляло от 700 до 1270 экз./га. Значимой корреляции между численностью подрост лиственных пород и численностью ели в смешанных молодняках (из табл. 2), сформировавшихся на месте сельскохозяйственных земель, нет ($r = 0.32$, $m_r = 0.22$, $n = 16$). В этих условиях скорость роста главной оси в высоту от 30 до 130 см составила 13–21 см/год (средние значения на раз-

⁴ На 15–70-летних заросших вырубках определить более точно ассоциацию исходного леса не представляется возможным

⁵ Характеризуя параметры развития современного подрост, мы обсуждаем только те из них, которые возможно получить и для взрослых деревьев, стоящих или недавно выпавших, выясняя условия их роста в молодом возрасте. Это радиальные приросты на уровне пня и груди и скорость роста главной оси в высоту в интервале высоты от 30 до 130 см.

ных пробных площадях), ширина центральных годовичных колец — 0.9–1.2 мм на у.п. и 1.9–3.3 мм на у.г.

Поселение ели под пологом пионерных лиственных пород или сосны небольшой сомкнутости. Численность лиственных пород верхнего яруса и сосны составляла от 480 до 3000 экз./га, подрост ели — от 480 до 6000 экз./га. Береза, осина и сосна старше ели на 25–35 лет. Здесь прирост главной оси ели на высоте от 30 до 130 см составляет в среднем 5–10 см/год; ширина центральных годовичных колец на у.п. 0.3–0.7 мм, а на у.г. — 1.1–1.5 мм.

Заращение окон и возобновление под пологом ели. Численность елового подрост в окнах ельника составляет до 17500 экз./га. Параметры роста елового подрост в окнах и под пологом современных изреженных ельников ЦЛЗ сходны. Скорость роста главной оси на высоте 30–130 см составляет в среднем 6–13 см/год. Начальный радиальный прирост в окнах и под пологом ельника в разных типах леса составляет в среднем 0.3–1 мм/год на у.п. и 1.1–1.9 мм/год на у.г. Небольшие различия по приростам на у.г. между особями елового подрост в неморальных и других типах леса — не достоверны.

Нужно сказать, что распад древостоев ЦЛЗ в последние десятилетия сильно изменил лесорастительные условия для подрост. Еще 20 лет назад условия в окнах и под пологом леса отличались. Под пологом леса (сомкнутостью 0.4–0.5) начальные радиальные приросты елового подрост составляли на у.п. 0.3–1.0 (в среднем 0.5) мм/год, на у.г. — 0.2–1.1 (в среднем 0.6) мм/год; в окнах ельников — на у.п. 0.4–1.2 (в среднем 0.7) мм/год, на у.г. — 1.0–2.7 (в среднем 1.6) мм/год. Приросты на у.г. достоверно отличались ($t = 7.56$) (Pukinskaya, 2009). При этом окна (по диаметру сопоставимые с высотой древостоя), были основным источником елового подрост, который обеспечивал сохранение доминирования ели при крупных нарушениях.

На сплошных вывалах и вырубках неморальных ельников численность лиственных пород составила от 480 до 4400 экз./га, подрост ели — от 50 до 2600 экз./га. Оценивая развитие подрост ели, можно отметить, что здесь наблюдаются самые большие различия начальных приростов на у.п., что связано в основном с различиями в условиях роста до нарушения — после нарушения, а также высотой подрост на момент открытия полога. Например, на месте кислотно-неморального ельника, полностью разрушенного ураганом в 1987 г. (пробные площади бу-14, 3,5,6,8-14, вся выборка) средние радиальные приросты на у.п. составляют 1.2 мм/год ($n = 67$). При этом, радиальные приросты на у.п. предварительного подрост ели (ель старше вывала) составили 0.3–1.6, в среднем

0.7 мм/год; у последующего возобновления (ель младше вывала) — 0.6–4.3, в среднем 1.6 мм/год. Начальные радиальные приросты на уровне пня достоверно отличаются у предварительного и последующего елового подрост ($n = 67$, $t = 6.2$). К уровню груди приросты увеличиваются и выравниваются и составляют 0.6–4.5 (в среднем 2.2) мм/год у предварительного и 1.4–5.0 (в среднем 2.3) у последующего возобновления, различия не достоверны. В целом по 15 пробным площадям в молодняках на месте неморальных ельников прирост главной оси в высоту в диапазоне 30–130 см составляет 6–55 см/год. Ширина центральных годовичных колец на у.п. составила 0.3–3.4 мм, на у.г. — 1.3–3.9 мм (на сплошных вывалах 1996 г. — до 4.9 мм на у.г. (Pukinskaya, 2009)).

Оценивая возможность использования различий начальных приростов ели (табл. 3, 4) для идентификации лесорастительных условий в период формирования еловых древостоев неморальных ельников можно сказать следующее. По начальным приростам хорошо определяются ели, растущие на полянах в качестве пионерной породы. Они характеризуются максимальными приростами в высоту и по радиусу, которые достоверно отличаются от приростов елей, растущих в других условиях. Значимо отличаются также приросты елей, растущих в окнах и под пологом разреженного леса. Ели в таких условиях имеют минимальные приросты в высоту и по радиусу, которые достоверно отличаются от приростов в других условиях.

Наибольшую трудность идентификации представляют еловые древостои, выросшие на полянах, зарастающих березой с елью, и древостои, выросшие на сплошных вывалах и вырубках, при совместном заращении березой и елью. Средние приросты ели в смешанных молодняках на них не различаются. На вырубках и вывалах подрост ели имеет широкую амплитуду начальных приростов. Начальные радиальные приросты ели здесь свидетельствуют только о наличии или отсутствии полога древостоя (хвойного или лиственного) на тот момент, когда этот подрост был высоты пня. Когда мы бурим взрослый древостой, выросший на вывале или вырубке, на уровне пня, мы получаем очень неоднородную выборку с разными начальными приростами, поскольку в выборке оказываются ели и предварительного и последующего возобновления (при этом, начальные приросты предварительного и последующего возобновления ели достоверно отличаются). То есть, широкая амплитуда начальных приростов на у.п. близких по возрасту елей на одной пробной площадке характеризует еловые древостои, выросшие на месте вырубки или сплошного вывала. Кроме того, чтобы раз-

Таблица 3. Параметры роста елового подроста в разных лесорастительных условиях. 1 – на полянах, напрямую зарастающих елью; 2 – на полянах, зарастающих елью и березой одновременно; 3,4 – в окнах и под пологом разреженного леса; 5 – на сплошных вывалах и вырубках. В графах приведены средние значения, в скобках – диапазон значений

Table 3. Parameters of growth of spruce undergrowth in different forest growing conditions. 1 – at meadows with spruce, 2 – at meadows with spruce and birch, 3,4 – in the gaps and under a canopy of sparse spruce, 5 – on storm windthrow and on cuttings. Average (minimum-maximum)

	Прирост главной оси в высоту от у.п. до у.г., см Growth in height from stump to breast (cm/year)	Радиальный прирост в первые 10 лет на у.п., мм/год Radial growth in the 1st decade at stump height (mm/year)	Радиальный прирост в первые 10 лет на у.г., мм/год Radial growth in the 1st decade at breast height (mm/year)
1	31 (15–50). n = 30	2.47 (0.93–6.00). n = 30	4.75 (2.00–6.61). n = 29
2	16 (8–50). n = 23	1.07 (0.44–2.80). n = 22	2.57 (1.30–4.80). n = 31
3, 4	11 (3–50). n = 26	0.63 (0.30–1.10). n = 26	1.22 (0.49–2.00). n = 27
5	18 (6–55). n = 148	1.19 (0.15–4.30). n = 155	2.24 (0.50–5.00). n = 156

Таблица 4. Сравнение по *t*-критерию Стьюдента начальных приростов елового подроста в разных лесорастительных условиях. При $t \geq 2$ различия достоверны

Table 4. Comparison by *t*-Student test of the initial growth of spruce undergrowth in different forest conditions. The differences are considered significant at $t \geq 2$

Сравниваемые пары Compare pairs	<i>t</i> -критерий <i>t</i> -test		
	прирост в высоту от у.п. до у.г. Growth in height from stump level to breast level	Радиальный прирост в первые 10 лет на у.п. Radial growth in the 1st decade at stump level	Радиальный прирост в первые 10 лет на у.г. Radial growth in the 1st decade at breast level
1–2	3.66	4.86	7.83
1–3, 4	4.94	6.79	14.63
2–3, 4	1.94	3.89	7.19
2–5	0.84	1.49	1.85
3, 4–5	3.05	6.96	9.10
1–5	3.31	4.63	10.72

личить ели, выросшие в смешанных молодняках на полянах, и ели, выросшие на вывалах и вырубках, стоит использовать также кратность увеличения радиальных приростов от у.п. до у.г. Увеличение ширины центральных годовичных колец на у.г. по сравнению с у.п. в 3 раза и более⁶ соответствует развитию предварительного

подроста на вывалах и вырубках (табл. 2). Для успешной идентификации сплошных вывалов и вырубков желательно иметь не менее 10 моделей и точные парные керны от них на двух высотах – у.п. и у.г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в современных условиях Центрально-Лесного заповедника, еловые молодняки с неморальными видами в травостое и подлеске формируются на гарях, на полянах (лугах), под пологом ели или пионерных лиственных по-

⁶ Увеличение радиальных приростов от у.п. до у.г. в 2–2.5 раза не является доказательством открытия полога (пробные площади 5-18, 2-18 и 4-14). В период интенсивного прироста главной оси такое увеличение встречается у подроста ели на полянах, где полог над ним отсутствует.

род, в окнах ельников, на сплошных вывалах и вырубках.

Максимальными приростами в высоту (в среднем 31 см/год) и по радиусу (2.5 мм/год на уровне пня и 4.8 мм/год на уровне груди) характеризуются ели, выросшие на полянах в качестве пионерной породы. Минимальные начальные приросты (11 см/год, 0.6 мм/год и 1.2 мм/год соответственно) у елей, растущих под разреженным пологом древостоя и в окнах. Еловые древостои, выросшие на месте вырубки или сплошного вывала, характеризуются широкой амплитудой начальных приростов на уровне пня близких по возрасту елей на одной пробной площади (от 0.2 до 4.3 мм/год).

Для определения исходных условий формирования древостоя наиболее информативны средние приросты по нескольким моделям на одной пробной площади. Особенно это касается приростов в высоту, амплитуда величины которых практически не отличается в разных лесорастительных условиях, в то время как средние величины приростов отличаются более чем в 3 раза. С учетом сложности выявления по приростам ели участков старых сплошных вывалов и вырубок, желательно брать керны на двух высотах (уровне пня и уровне груди) не менее чем от 10 модельных елей. Дальнейшие исследования в этом направлении позволят более точно определять происхождение еловых древостоев.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам Центрально-Лесного заповедника и его директору Николаю Александровичу Потемкину за содействие в проведении исследования; д.б.н. Владиславу Ивановичу Василевичу за ценные научные консультации и полезные советы.

Работа выполнена по плановой теме “Разнообразие, динамика и принципы организации растительных сообществ Европейской России” № АААА-А19-119030690058-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abaturov, Melankholin] Абатуров А.В., Меланхолин П.Н. 2004. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмоскowie. Тула. 336 с.
- [Alekseyev] Алексеев Я.Я. 1935. Очерк растительности Центрального лесного заповедника – Труды Центрального лесного государственного заповедника. 1: 14–46.
- [Cherapanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 992 с.
- Fraver S., Jonsson B.G., Jönsson M., Esseen P. 2008. Demographics and disturbance history of a boreal old-growth *Picea abies* forest. – *J. Veg. Sci.* 19: 789–798.
- [Karpov, Shaposhnikov] Карпов В.Г., Шапошников Е.С. 1983. Еловые леса территории – Факторы регуляции экосистем еловых лесов. С. 7–31.
- [Kurayeva et al.] Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С. 1999. Типологическая структура и флористическое разнообразие сообществ. – Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб. С. 314–317.
- [Lavrenko, Isachenko] Лавренко Е.М., Исаченко Т.Г. 1976. Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение европейской части СССР // Изв. ВГО. Т. 108. № 6. С. 469–483.
- Lorimer C.G., Frelich L.E. 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. – *Can. J. For. Res.* 19: 651–663.
- [Metodicheskie...] Методические рекомендации по проведению государственной инвентаризации лесов. Утверждены приказом РосЛесхоза от 10.11.2011. С. 119–120.
<http://www.forestforum.ru/info/gil.pdf>
- Nowacki G.J., Abrams M.D. 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks – *Ecol. Monogr.* 67 (2): 225–249.
- [Nitsenko] Ниценко А.А. 1969. Об изучении экологической структуры растительного покрова – *Бот. журн.* 54 (7): 1002–1014.
- [Plokhinskii] Плохинский Н. А. 1970. Биометрия. 2-е изд. М.: 368 с.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2009. Формирование еловых древостоев на сплошных вывалах Центрально-Лесного заповедника и проблема естественного восстановления ельников – *Бот. журн.* 94 (11): 1657–1672.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л. 232 с.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2004. Ельники кисличные Европейской России – *Бот. журн.* 89 (10): 1573–1587.
- [Vostochnoyevropeiskiy...] Восточноевропейские леса. 2004. 2: 575 с.
- [Zhitlukhina et al.] Житлухина Т.И., Добриденев А.И., Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С. 2002. Пожары и их изучение в Центрально-Лесном биосферном заповеднике – Мониторинг сообществ на горях и управление пожарами в заповедниках. М. С. 137–149.
- Zielonka T., Holeska J., Fleischer P., Kapusta P. 2009. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians – *J. Veg. Sci.* II: 1–12.

PICEA ABIES GROWTH AT INITIAL STAGES OF FORMATION OF NEMORAL SPRUCE FORESTS (PICEETA COMPOSITA) IN THE CENTRAL FOREST NATURE RESERVE

M. Yu. Pukinskaya

*Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
e-mail: pukinskaya@gmail.com*

The paper presents the results of the investigation of parameters of spruce growth in different habitats in the Central Forest Nature Reserve. The variants of stand formation in nemoral spruce forests (*Piceeta composita*) are discussed, namely in abandoned meadows, on burns, total windfall areas, in small-leaved forests and gaps in spruce forests. It was shown that average radial increments of spruce trees growing in the meadows as a pioneer species were 2.5 mm/year at a height of 30 cm above the ground and 4.8 mm/year at a height of 130 cm. The initial radial increments of spruce trees growing under the thin canopy and in the gaps were 0.6 and 1.2 mm/year respectively. The difference in initial radial increments was significant under those growth conditions. The spruce trees growing on cuttings and total windfalls are characterized by a wide amplitude of initial growth on the same sample plot (0.2 to 4.3 mm/year), but are not identified by average increments.

Keywords: European spruce, spruce regrowth, growth rate, Central Forest Reserve

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is grateful to the staff of the Central Forest Reserve and its director Nikolai Alexandrovich Potemkin for their assistance in conducting the study; to Dr. Vladislav Vasilevich for valuable scientific discussion and useful advice.

The work was carried out within the framework of the institutional research project "Diversity, dynamics and organization principles of plant communities of European Russia" (No. AAAA-A19-119030690058-2) of the Komarov Botanical Institute.

REFERENCES

- Abaturov A.V., Melankholin P.N. 2004. Estestvennaya dinamika lesa na postoyannykh probnykh ploshchadyakh v Podmoskov'ye [Natural dynamics of the forest on permanent trial areas in the Moscow region]. Tula. 336 p. (In Russ.).
- Alekseyev Ya.Ya. 1935. Oчерк rastitel'nosti Tsentral'no-Lesnogo zapovednika [Outline of vegetation in the Central Forest reserve]. – Trudy Tsentral'no-Lesnogo gosudarstvennogo zapovednika. 1: 14–46 (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1995. Plantae vasculares Rossicae et civitatum collimitanearum. S. Petropolis. 992 p. (In Russ.).
- Fraver S., Jonsson B.G., Jönsson M., Esseen P. 2008. Demographics and disturbance history of a boreal old-growth *Picea abies* forest. – *J. Veg. Sci.* 19: 789–798.
- Karpov V.G., Shaposhnikov E.S. 1983. Yelovyie lesa territorii [Spruce forests of the territory]. – In: Faktory regulyatsii ekosistem yelovykh lesov. P. 7–31 (In Russ.).
- Kurayeva Ye.N., Minayeva T.Yu., Shaposhnikov Ye.S. 1999. Tipologicheskaya struktura i floristicheskoye raznoobrazie soobshchestv [The typological structure and the floristic diversity of the communities]. – In: Suktsessionnyye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya. St. Petersburg. P. 314–317 (In Russ.).
- Lavrenko E.M., Isachenko T.G. 1976. Zonal'noye i provincial'noye botaniko-geograficheskoye razdeleniye evropeyskoy chasti SSSR [Zonal and provincial botanical-geographical division of the European part of the USSR]. – *Izvestiya VGO.* 108 (6): 469–483 (In Russ.).
- Lorimer C.G., Frelich L.E. 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. – *Can. J. For. Res.* 19: 651–663.
- Metodicheskie rekomendatsii po provedeniyu gosudarstvennoy inventarizatsii lesov [Guidelines for conducting the state forest inventory]. Utverzhdeny prikazom RosLeskhoza ot 10.11.2011. P. 119–120 (In Russ.). <http://www.forestforum.ru/info/gil.pdf>
- Nowacki G.J., Abrams M.D. 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. – *Ecol. Monogr.* 67 (2): 225–249.
- Nitsenko A.A. 1969. On studying the ecological structure of vegetation cover. – *Botanicheskii zhurnal.* 54 (7): 1002–1014 (In Russ.).
- Plokhinskii N.A. 1970. Biometriya [Biometrics]. 2-nd ed. Moscow. 368 p. (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu. 2009. Formation of test stands on solid fallouts of the Central Forest reserve and problems of

- modern restoration of spruce forests. — *Botanicheskii zhurnal*. 94 (11): 1657–1672 (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 1969. *Statisticheskiye metody v geobotanike* [Statistical methods in geobotany]. Leningrad. 232 p. (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2004. *Yel'niki kislichnyye Yevropeiskoi Rossii* [Wood sorrel spruce forests of European Russia]. — *Botanicheskii zhurnal*. 89 (10): 1573–1587 (In Russ.).
- Vostochnoyevropeiskiy lesa [Eastern European forests]. 2004. Moscow. Part 2. 575 p. (In Russ.).
- Zhitlukhina T.I., Dobridenev A.I., Kurayeva Ye.N., Minayeva T.Yu., Shaposhnikov Ye.S. 2002. *Pozhary i ikh izucheniye v Tsentral'no-Lesnom biosfernom zapovednike* [Fires and their study in the Central Forest biosphere reserve]. — *Monitoring soobshchestv na garyakh i upravleniye pozharami v zapovednikakh*. Moscow. P. 137–149 (In Russ.).
- Zielonka T., Holeksa J., Fleischer P., Kapusta P. 2009. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. — *J. Veg. Sci.* 2: 1–12.