

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ДРЕВОСТОЕВ НЕМОРАЛЬНЫХ ЕЛЬНИКОВ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА

© 2020 г. М. Ю. Пукинская

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

Поступила в редакцию 06.03.2020 г.

После доработки 05.08.2020 г.

Принята к публикации 25.08.2020 г.

В работе определено происхождение древостоев в распадающихся неморальных ельниках Центрально-Лесного заповедника. Показано, что около 80% неморальных ельников заповедника сформировались после крупных разрушений древостоя (гари, вывалы, вырубки). На 18 пробных площадях в последние 150 лет произошло по 1–2 крупных нарушения. Сокращение площадей неморальных ельников обусловлено снижением антропогенного влияния (в связи с заповедным режимом) и изменением климата, благоприятствующего в последние десятилетия развитию широколиственных пород. В современных условиях неморальные ельники Центрально-Лесного заповедника не являются заключительной стадией динамики древостоя, более 75% их сменяется широколиственным лесом с примесью ели.

Ключевые слова: ель европейская, динамика еловых лесов, Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, дендроиндикация

DOI: 10.31857/S0006813620120157

Неморальные ельники¹ давно привлекали к себе внимание, как исчезающие леса. Они занимают наиболее плодородные земли, которые осваиваются в первую очередь (Alekhin, 1947). В Европейской России они сохранились главным образом в заповедниках или небольшими сильно нарушенными фрагментами. Эти ельники вызывают наибольшие разногласия среди геоботаников по поводу того, являются ли они заключительной или промежуточной стадией в развитии коренного леса (Kononov, 1929; Kurnaev, 1968; Kiseleva, 1971; Razumovskiy, 1999).

Термин “неморальный ельник” был распространен в геоботанике 20-го века, в том числе использовался исследователями Центрально-Лесного заповедника (ЦЛЗ) (Карпов, Shaposhnikov, 1983; Shaposhnikov et al., 1988; Kurayeva et al., 1999). Термин был близок к понятию “рамень”, то есть лес на достаточно богатых почвах с хорошим дренажем (Morozov, 1930). В наши дни “неморальный ельник” зачастую понимают, как географическое понятие (как ельник в зоне широко-

лиственных лесов). Тем не менее, мы используем этот термин, как объединяющий группы сообществ еловых лесов таежной зоны одного динамического ряда. Напочвенный покров не статичен и переходы неморальнотравного ельника в ельник сложный могут происходить на протяжении жизни дерева (100–150 лет). Это подтверждается данными постоянных пробных площадей Центрально-Лесного заповедника. Так, например, постоянная пробная площадь № 46, заложенная В.Г. Карповым и Е.С. Шапошниковым в 1984 г. представляла собой ельник неморальнотравный² (по Vasilevich, Bibikova, 2004), с проективным покрытием неморальных трав 22% и без широколиственных деревьев в древостое. К 2015 г. фитоценоз стал ельником сложным (перестав быть неморальнотравным), с проективным покрытием неморальных трав менее 15% и с клеом, липой и вязом в древостое.

Центрально-Лесной заповедник расположен в подзоне южной тайги (Isachenko, 1980) или елово-широколиственных лесов (Semenova–Tyun-Shanskaya, Sochava, 1956). По мнению одних авторов, сложные (неморальные) ельники – корен-

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 кислочно-папоротниковый, ельник зеленчуково-кисличный) (Карпов, Shaposhnikov, 1983).

² Фитоценозы считаются неморальнотравными, если количество неморальных видов составляет не менее двух, а суммарное проективное покрытие – не менее 15% (Vasilevich, Bibikova, 2004).

ные в ЦЛЗ (Kuraeva et al., 1999). По мнению других – вся современная лесная растительность Европейской России определяется настоящей и прошлой хозяйственной деятельностью человека (Vostochnoevropeyskie..., 1994), а неморальные ельники – результат зарастания заброшенных пашен и сенокосов (Sennov, 1992). Процесс зарастания елью заброшенных сельхозугодий во многих местах очень наглядно проявляется и в настоящее время, в связи с массовым запустением с/х земель. Пример формирования неморального ельника на старых покосах был прослежен в Центральном-Лесном заповеднике. На основании архивных материалов и данных лесоустройства была восстановлена история зарастания смешанным лесом заброшенного луга площадью 900 га, в дальнейшем ставшего неморальным ельником (Goncharuk et al., 1999).

Неморальные ельники еще 30 лет назад составляли в ЦЛЗ 17% еловых лесов (Kuraeva et al., 1999). С конца 1980-х гг. начался интенсивный распад старовозрастных лесов, в первую очередь высокобонитетных ельников, который ускорили повторяющиеся ураганные ветры. В неморальных ельниках основной причиной отпада в спелых древостоях, наравне с ветровалами, является очаговое усыхание. Распад старшего поколения ели не восполняется еловым возобновлением. Образовавшиеся прогалины заповоляет подрост широколиственных пород, который впоследствии выходит в древесный ярус. В настоящее время мы имеем последнюю возможность выяснить происхождение перестойных древостоев неморальных ельников, используя керны сохранившихся деревьев.

В мировой практике реконструкции истории древостоев по кернам обычно используют “освобождения от угнетения” (release) деревьев верхних ярусов (Lorimer, Frelich, 1989; Nowacki, Abrams, 1997; Ichikawa et al., 1999; Абатуров, Меланхолин, 2004; Zielonka et al., 2009; Svoboda et al., 2012). Освобождения проявляются в резком увеличении приростов дерева в толщину, связанном с улучшением условий роста после гибели конкурентов. По единовременным освобождениям у разных деревьев на одном участке выявляются крупные нарушения, но природу нарушений можно только предполагать. Использование начальных приростов ели расширяет возможности идентификации условий произрастания в прошлом, но в каждом конкретном месте необходимо разрабатывать шкалы, отражающие развитие деревьев в местных условиях. Ранее нами были получены сравнительные данные по развитию современного подростка ели в ЦЛЗ в разных лесорастительных условиях (которые в кратком варианте приведены в табл. 2). В настоящей статье мы использовали эти данные в сочетании с методи-

кой освобождений для выяснения происхождения перестойных еловых древостоев.

Задачей исследования было установление происхождения распадающихся неморальных ельников Центрально-Лесного заповедника.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Основной материал был собран автором в Центральном-Лесном заповеднике в период с 2011 по 2019 гг. Для выяснения происхождения старовозрастных неморальных ельников было использовано 18 пробных площадей в спелых и перестойных неморальных ельниках. Пробные площади (ПП) закладывались в естественном контуре (как в случае очага усыхания), и в нем учетные площадки для пересчета на га, либо по 400 м². Год закладки пробной площади указан в ее номере (последние две цифры) (например, ПП-2-19 заложена в 2019 г.). На пробных площадях проводилось описание травяно-кустарничкового яруса (Ipatov, Mirin, 2008), краткое описание мохового покрова. Бурение деревьев верхних ярусов (в том числе сухостоя и свежевывавших елей I–II ярусов) осуществлялось сплошное или выборочное – пропорционально доле деревьев разной высоты, толщины и возраста. В работе использовано 206 кернов елей. Предварительно возраст елей определялся на месте визуально, по коре (Khaustov, 1955) (для того, чтобы в выборку модельных деревьев попали ели разных возрастов). По возможности, бурение елей проводилось на двух высотах – на уровне пня (30 см) (у.п.) и на уровне груди (130 см) (у.г.), поскольку взятие кернов на двух высотах расширяет получаемый набор признаков, характеризующих начальный рост ели (например, позволяет выяснить приросты в высоту в диапазоне от 30 до 130 см и др.). У лиственных деревьев определялись высота, диаметр и возраст по кернам.

Для выяснения происхождения старовозрастных ельников мы использовали следующие признаки:

1) наличие, количество и размер углей в почве и между корней у живых или выпавших деревьев. Для выявления углей на пробных площадях делались прикопки на ветровальных буграх и в западинах. Древостои пробных площадей с наличием в верхнем слое почвы большого количества крупных углей мы отнесли к послепожарным. Участие в них елей до и послепожарного происхождения выяснялось посредством анализа кернов. Пробные площади с небольшим количеством мелких углей (угольной крошки) в почве мы относим к старым гарям.

По наблюдениям на 10-летней гари в ЦЛЗ 70% березы и осины (как семенной, так и порослевой) появляется в первые три года после пожара, а в

Таблица 1. Травяно-кустарничковый ярус, подлесок и подрост широколиственных пород на пробных площадях. В таблице приведены все неморальные виды*, остальные — со встречаемостью более 0,3
Table 1. Herb — dwarf shrub layer, undergrowth and regrowth on the sample plots. The table shows all nemoral species, and the other species only with the frequency more than 0.3

Признаки сообщества (виды)/ номер пробной площади Attributes of community (species)/ Sample plot number	Типы местообитаний/Types of conditions															
	Гари 100–140 лет Burns 100–140 years old				Гари старше 150 лет Burns over 150 years old				Неморальные ельники непожарного происхождения Nemoral spruce forests of non-fire origin							
	2–19	5–19	1–14	3–15	9–12	2–15	8–13	1–17	3–19	5–17	2–17	4–17	1–18	6–19	7–12	4–12
ПП неморальных видов травяно-кустарничкового яруса, % Projective cover of nemoral herbs, %	31	47	22	30	32	30	54	57	7	33	26	61	63	22	89	66
Количество неморальных видов травяно-кустарничкового яруса Number of nemoral species of the herb — dwarf shrub layer	4	11	5	3	6	4	12	6	3	5	4	7	10	6	9	8
% неморальных видов травяно-кустарничкового яруса % of nemoral species of herb — dwarf shrub layer	27	55	26	33	26	40	41	55	33	45	29	35	71	27	31	32
Количество видов травяно-кустарничкового яруса Number of species of herb — dwarf shrub layer	15	20	19	9	23	10	29	11	9	11	14	20	14	22	29	25
Количество видов подлеска Number of undergrowth species	3	4	5	6	5	5	8	8	7	6	3	8	6	6	5	6
Количество неморальных видов подлеска Number of nemoral undergrowth species	2	3	2	5	2	4	6	5	3	4	2	5	5	5	4	5
ОПП подлеска, % Projective cover of undergrowth, %	50	30	75	20	70	15	80	95	40	40	80	45	85	55	20	70
ПП широколиственного подлеска Projective cover of broad-leaved undergrowth	30	21	35	17	65	10	75	90	24	33	30	37	31	46	20	69
ОПП, % Total projective coverage, %	50	50	50	75	80	40	85	75	40	35	50	85	87	70	85	85
ПП трав, % Projective cover of herbs, %	50	45	45	70	75	40	85	70	15	35	45	85	85	65	85	85
ПП мхов, % Projective cover of mosses, %	5	10	20	15	30	15	5	10	35	15	10	15	7	10	10	15
Травяно-кустарничковый ярус (проективное покрытие, %)/Herb — dwarf shrub layer (projective cover, %)																
	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anemone ranunculoides</i> L.	0	0.5	0.5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Asarum europaeum</i> L.	5	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0.5
<i>Carex digitata</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cinna latifolia</i> (Trevir.) Griseb.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>Ficaria verna</i> Huds.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker Gawl.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Galeobdolon luteum</i> Huds.	10	5	15	10	10	7	15	15	3	10	7	8	15	5	35	30
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	0	10	0	0	3	0	5	25	0	10	0	25	10	2	30	20

Таблица 1. Окончание

Признаки сообщества (виды)/ номер пробной площади Attributes of community (species)/ Sample plot number	Типы местообитаний/Types of conditions															
	Гари 100–140 лет Burns 100–140 years old				Гари старше 150 лет Burns over 150 years old				Неморальные ельники непожарного происхождения Nemoral spruce forests of non-fire origin							
	2–19	5–19	1–14	3–15	9–12	2–15	8–13	1–17	3–19	5–17	2–17	4–17	1–18	6–19	7–12	4–12
	0	3	0	0	0	3	4	0	0	0	0	0	10	2	0	0
<i>Hepatica nobilis</i> Mill.	0	3	0	0	0	3	4	0	0	0	0	0	10	2	0	0
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Mercurialis perennis</i> L.	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	5	0
<i>Milium effusum</i> L.	0	1	2	5	2	5	4	2	0	3	0	3	3	0	0.5	1
<i>Paris quadrifolia</i> L.	0	1	0	0	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	2	2
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	0.5	10	1	0	1	0	4	8	0	5	2	4	1	5	2	2
<i>Stachys sylvatica</i> L.	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stellaria holostea</i> L.	15	10	3	15	15	8	8	5	2	5	15	15	10	10	8	8
<i>Stellaria nemorum</i> L.	0	3	0	0	0	0	4	2	0	0	0	7	7	2	2	0
Остальные виды со встречаемостью более 0.3/Other species with frequency more than 0.3																
<i>Oxalis acetosella</i> L.	20	10	8	40	35	20	55	20	5	0	30	35	25	40	25	30
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	5	1	0.5	5	3	2	1	2	2	0	2	0	0	3	3	2
<i>Anemone nemorosa</i> (L.) Holub	0	15	0	0	0	0	20	70	10	25	45	80	75	15	0	0
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	0	2	1	0	8	0	2	0	1	0	3	10	0	8	1	25
<i>Angelica sylvestris</i> L.	1	0	0.5	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0.5	0
<i>Festuca altissima</i> All.	2	2	10	0	3	5	3	0	0	0	2	2	0	8	2	0
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	0	0.5	3	0	0	0	0	0	0	3	0	1	5	0	3	1
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Will.) H. P. Fuchs	10	0	1	0	15	0	0	0	4	0	0	0	0	0	10	3
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	5	0	0.5	15	5	2	5	0	4	0	15	0	0	15	0	0
<i>Solidago virgaurea</i> L.	0.5	1	0.5	0	8	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Rubus idaeus</i> L.	0	0	4	0	15	0	2	0	0	0	0	5	0	0	1	2
Неморальный подлесок и подрост широколиственных пород и рябина (%) / Nemoral undergrowth and broad-leaved regrowth, and <i>Sorbus aucuparia</i> (%)																
<i>Corylus avellana</i> L.	15	10	0	3	10	2	30	30	10	7	0	10	7	15	0	2
<i>Daphne mezereum</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	0	0	0	3	0	0	1	5	0	2	0	2	3	3	2	2
<i>Viburnum opulus</i> L.	0	0.5	0	0	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	30	10	15	15	10	10	5	10	12	10	70	10	10	10	2	1
<i>Acer platanoides</i> L.	15	10	5	10	55	7	30	20	10	4	20	10	15	10	8	30
<i>Tilia cordata</i> Mill.	0	0	30	0.5	0	0.5	40	40	4	20	10	10	0	10	8	30
<i>Ulmus scabra</i> Mill.	0	0	0	0.5	0	0.5	20	5	0	0	0	5	5	8	2	5

* К неморальным видам травяно-кустарничкового яруса мы отнесли виды неморальных свит А.А. Ниценко (Nitsenko, 1969). Nemoral species of herb – dwarf shrub layer are nemoral accompanying species according to Nitsenko (1969).

Таблица 2. Параметры роста елового подроста в разных лесорастительных условиях. В графах приведены средние значения, в скобках — диапазон значений от минимального до максимального
Table 2. Parameters of growth of spruce undergrowth in different forest growing conditions; average (minimum–maximum)

Типы местообитаний Types of habitats	Средний прирост главной оси в высоту от у.п. до у.г., см Average 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)
поляны, зарастающие елью, как пионерной породой forest meadows with spruce	31, $n = 30$	2.5 (0.9–6.0), $n = 30$	4.8 (2.0–6.6), $n = 29$
поляны, зарастающие елью и березой одновременно forest meadows with spruce and birch	16, $n = 23$	1.1 (0.4–2.8), $n = 22$	2.6 (1.3–4.8), $n = 31$
окна и пологом разреженного леса gaps and under canopy of sparse forest	11, $n = 26$	0.6 (0.3–1.1), $n = 26$	1.2 (0.5–2.0), $n = 27$
сплошные вывалы и вырубki total windfalls and cuttings	18, $n = 148$	1.2 (0.2–4.3), $n = 155$	2.2 (0.5–5.0), $n = 156$

целом возобновление их продолжается 6 лет (Pukinskaya, 2012). Высоты 130 см подрост осины достигает в среднем за 4 года ($n = 36$). Поэтому мы датировем гари возрастом осины на у.г.³ с прибавлением 5–10 лет. Основное поколение ели складывается из предварительного подроста, уцелевшего куртинами на обойденных огнем участках и последующего возобновления (рис. 1а). При этом предварительный подрост ели в первые годы после пожара имеет пониженные приросты, а затем они увеличиваются, как на сплошном вывале;

2) породный и возрастной состав древесного яруса. К древостою мы относили ели, березы и осины от 15 м и выше (25–35 м – 1 ярус, 15–24 м – 2 ярус), липу, клен и вяз – от 12 м и выше (по-скольку при такой высоте они уже плодоносят);

3) скорость роста главной оси ели в высоту в диапазоне от 30 до 130 см (от у.п. до у.г.). У елей верхних ярусов она вычислялась по формуле:

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

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;

³ В дальнейшем, для краткости изложения, мы будем употреблять выражение “возраст на у.г.”, имея в виду возраст ствола на высоте 130 см и определенный по керну, взятому у дерева на у.г. Аналогично – “возраст на у.п.” – определен по керну, взятому на высоте 30 см. При этом, истинный возраст дерева больше на число лет, потребовавшихся особи для достижения ею высоты у.п. и у.г.

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

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

5) изменения скорости роста в толщину у елей, входящих в древесный ярус: наличие в течение жизни резких увеличений приростов по радиусу – признаков освобождения от угнетения (release) (Lorimer, Frelich, 1989). Как нами было установлено (Pukinskaya, 2006), в ЦЛЗ у половины модельных елей I–II ярусов ($n = 73$) радиальный прирост резко увеличивается после вывала соразмерного соседнего дерева (росшего на удалении 1–4 м). Для выявления крупных нарушений прошлого нами учитывались величина и кратность изменения приростов, их синхронность у разных деревьев одного древостоя, количество увеличившихся приросты елей;

б) изменения диапазона возраста группы деревьев при подсчете его по годовичным кольцам на у.п. и у.г. (наличие унификации возраста на у.г.). Под возрастным диапазоном мы понимаем разницу в возрасте между старшей и младшей елями

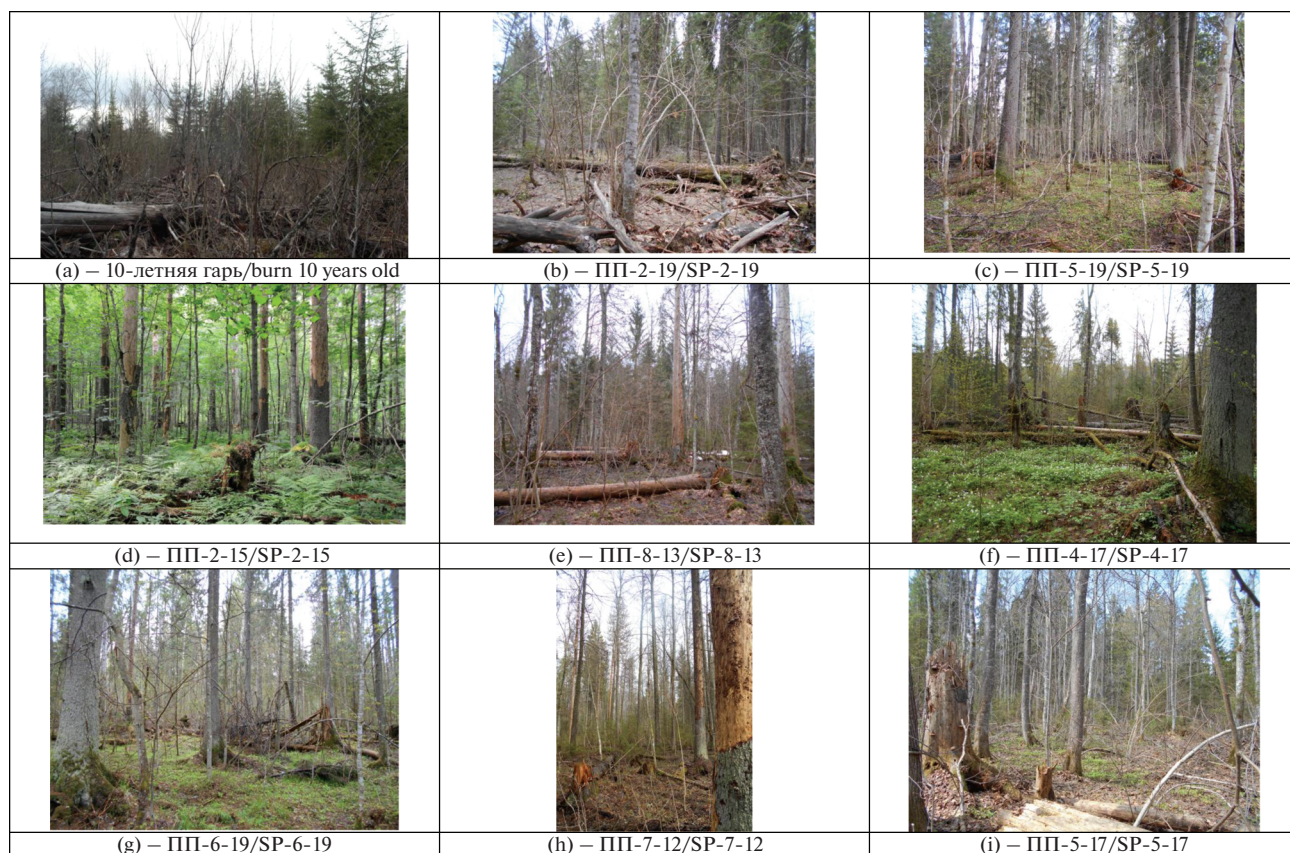


Рис. 1. Пробные площади в Центрально-Лесном заповеднике

a – 10-летняя гарь; b – ПП 2-19; c – ПП 5-19; d – ПП 2-15; e – ПП 8-13; f – ПП 4-17; g – ПП 6-19; h – ПП 7-12; i – ПП 5-17.

Fig. 1. Sample plots (SP) in the Central Forest Reserve

a – burn 10 years old; b – SP 2-19; c – SP 5-19; d – SP 2-15; e – SP 8-13; f – SP 4-17; g – SP 6-19; h – SP 7-12; i – SP 5-17.

одного или двух последовательных 20-летних классов возраста на пробной площади; за период роста от уровня пня до уровня груди эта разница обычно изменяется из-за неодинаковой скорости роста елей. Обычно, при общем улучшении лесорастительных условий диапазон уменьшается, а при усилении конкуренции – увеличивается.

Основные характеристики роста подростка ели, указывающие на условия произрастания, приведены в табл. 2. Наибольшими 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. Наименьшие начальные приросты имеют ели под разреженным пологом древостоя и в окнах (11 см/год, 0.6 мм/год и 1.2 мм/год соответственно). На вырубках или сплошных вывалах близкий по возрасту подрост ели имеет широкую амплитуду начальных приростов на уровне пня (от 0.2 до 4.3 мм/год). Для выявления различий условий произрастания наиболее информативны средние приросты по нескольким моделям на одной пробной площади. Особенно это касается

приростов в высоту, их средние величины могут отличаться более чем в 3 раза.

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

При отнесении к неморальным видам растений травяно-кустарничкового яруса мы придерживались в основном системы свит А.А. Ниценко (Nitsenko, 1969), разработанной им для северо-запада Европейской России.

РЕЗУЛЬТАТЫ

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

На 18 пробных площадях в старовозрастных и распавшихся древостоях было отмечено от 9 до

29 видов травяно-кустарничкового яруса, из них от 3 до 10 неморальных видов. В подлеске произрастало от 3 до 8 видов, из них от 2 до 5 неморальных видов. Наибольшая встречаемость (больше 0.45) среди видов неморальных свит отмечена у *Galeobdolon luteum* Huds., *Stellaria holostea* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Milium effusum* L., *Galium odoratum* (L.) Scop. Встречаемость *Oxalis acetosella* L. – 0.9. Наибольшее проективное покрытие (среднее проективное покрытие больше 10%) имеют *Anemoides nemorosa* (L.) Holub, *Oxalis acetosella*, *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins, *Galium odoratum*, *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea*. В подлеске наибольшая встречаемость (более 0.45) отмечена у *Acer platanoides* L., *Sorbus aucuparia* L. *Corylus avellana* L. *Tilia cordata* Mill. и *Lonicera xylosteum* L. Эти же виды (кроме *Lonicera xylosteum*) имеют наибольшее проективное покрытие (среднее проективное покрытие больше 10%).

Древостой на пробных площадях

На 18 пробных площадях древостой находится на разных стадиях распада – от начальной до заключительной. В первую очередь усыхают и выпадают наиболее крупные ели. Средний диаметр погибших и живых елей I–II ярусов составил 41 и 35 см соответственно ($t = 3.18$, различия статистически достоверны). Сопоставление возраста живых, сухостойных или выпавших зелеными елей I–II ярусов показывает, что в неморальных ельниках происходит возрастной отпад. Средний возраст усохших елей составил 143 года на у.г. ($n = 65$), живых – 112 лет на у.г. ($n = 61$); различия достоверны, $t = 4.82$. Средний возраст ветровальных елей, выпавших зелеными, составил 120 лет на у.г. ($n = 13$). Наибольший возраст пригодных для бурения (без стволовой гнили) елей на пробных площадях составил 240 лет, осин – 130 лет, берез – 95 лет. Большинство распадающихся неморальных ельников сменяется елово-широколиственными древостоями.

Определяя условия, в которых развивались в начальный период жизни ели разных возрастных групп исследуемых древостоев, мы опирались на полученные нами ранее данные (табл. 2). Основной фактор, влияющий на величину приростов елового подростка – это наличие или отсутствие полога леса над ним.

1. Послегаревые древостои

ПП-2-19 (рис. 1b). Площадка расположена в осино-ельнике с участием клена и липы кислотно-неморальнотравном. Ель представлена одним поколением, 99–110 лет на у.п. Начальные радиальные приросты ели составляют в среднем 1.7 мм/год на у.п. ($n = 3$). Скорость роста главной оси в высоту от 30 до 130 см составила в среднем 22 см/год. Осины 100-летние на у.г. Начальные приросты ели в высоту и по радиусу на у.п. соответствуют приростам в отсутствие полога леса

(табл. 2), то есть древостой представлен первым послегаревым поколением. Возраст осины позволяет датировать гарь около 1910–1915 гг. В последние 100 лет крупных нарушений в древостое не было (радиальные приросты елей без выраженных общих подъемов и спадов).

Обеспеченность еловым подростом в целом хорошая, в среднем 2600 экз./га, но благонадежного подростка очень мало. В современном древостое ель сохраняет доминирующее положение. В подлеске много рябины (проективное покрытие 30%) и орешника (проективное покрытие 20%).

ПП-5-19 (рис. 1c). В осино-березо-ельнике неморальнотравном распад древостоя только начался. Еловая часть древостоя представляет собой непрерывный возрастной ряд. Старшие ели (132–145 лет), имеют небольшие начальные приросты, в среднем 0.4 мм/год на у.п. и 0.9 мм/год на у.г. ($n = 2$), как деревья, выросшие под пологом ельника. Большинство елей имеет глубокую депрессию приростов 90–100 лет назад, а затем общий подъем их 80–90 лет назад. Такая депрессия и последующее резкое увеличение приростов характерно для елей, переживших пожар (рис. 2a). Основное поколение ели (по числу стволов), возрастом 102–124 года на у.г., имеет начальные приросты 1.0 мм/год на у.п. и 2.6 мм/год на у.г. ($n = 7$). Начальные приросты младших елей (79–95 лет на у.г.) составили 2.7 мм/год на у.п. и у.г. ($n = 3$). Судя по возрасту осины (95–100 лет на у.г.) и березы (90–95 лет на у.г.), гарь возникла около 100 лет назад, в конце 1910-х годов. То есть, как старшее, так и основное поколения ели появились еще до пожара. В течение жизни у некоторых елей происходили разновременные подъемы и спады приростов, а одновременно они увеличились у большинства деревьев 20 лет назад (а у 3 елей из 7 более чем вдвое). По времени это совпадает с сильным изреживанием соседних участков древостоя ураганом.

Довольно большие начальные приросты на у.п. основного поколения могут объясняться сильным отпадом в древостое до пожара. Так происходило в ЦЛЗ перед 1999 г. По данным Т.И. Житлухиной с соавт. (Zhitlukhina et al., 2002), выгоранию предшествовали сплошные вывалы и усыхание древостоя, явившиеся предпосылкой пожара.

В настоящее время древостой по-прежнему остается ельником, с минимальным количеством широколиственных пород. Еловый подрост отсутствует.

ОУ-1-11. Пробная площадь была заложена в очаге усыхания ельника с примесью осины и березы зеленчуково-щитовниково-кисличного. В древостое представлено два поколения ели. Малочисленное старшее поколение представляет 200-летняя ель, имевшая в первые 50 лет на у.г.

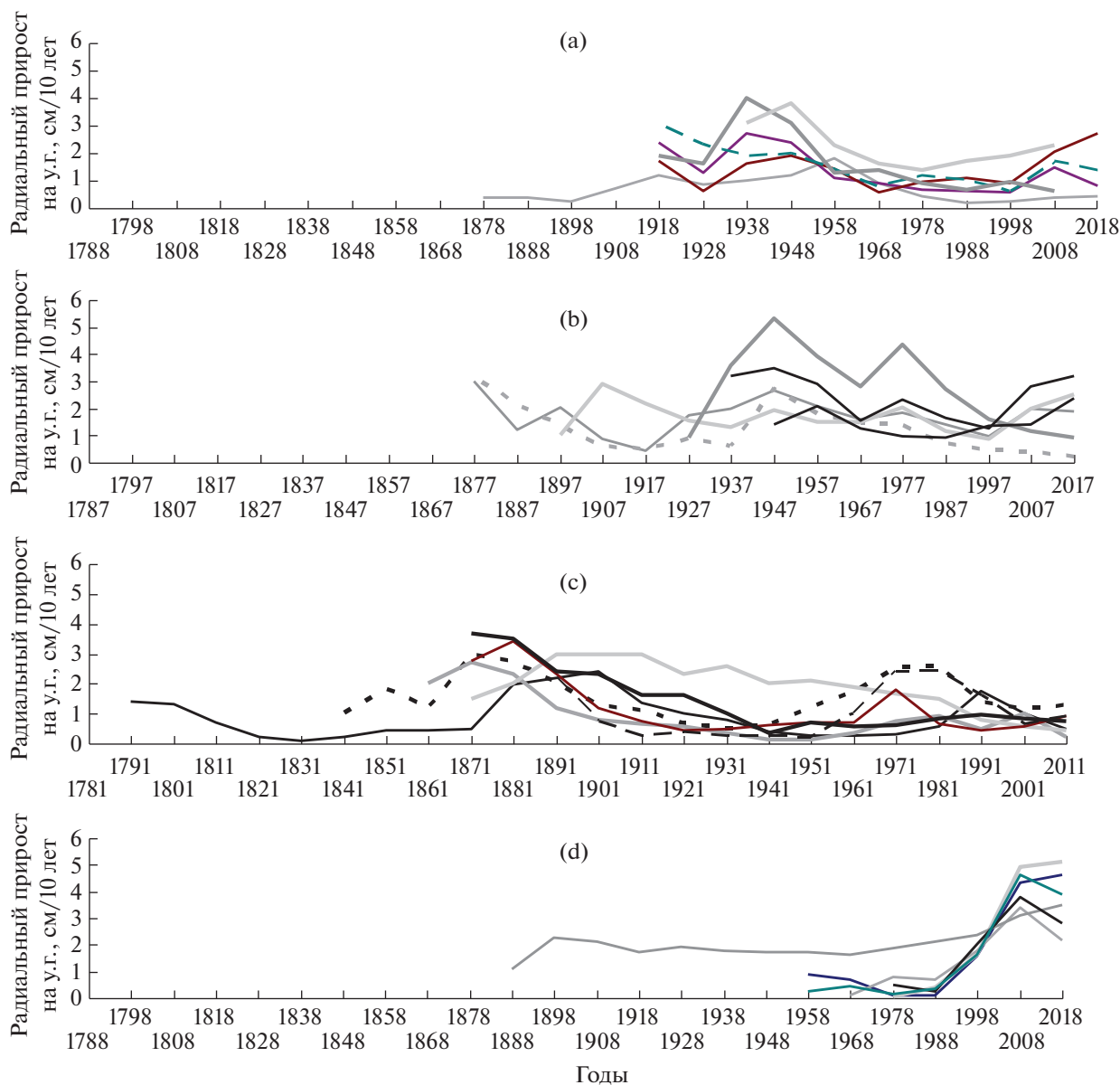


Рис. 2. Ход роста елей верхнего яруса на пробных площадях: а – ели, пережившие пожар (ПП 5-19), б – ели, выросшие на поляне (ПП 1-18), с – ели, выросшие на сплошном вывале или вырубке (ПП 7-12), д – ели, выросшие под пологом леса (ПП 3-19).

Fig. 2. Spruce growth on sample plots: а – spruces survived a fire (SP-5-19), б – spruce trees grown in the forest meadow (SP 1-18), с – spruce trees grown on total windfalls or cuttings (SP 7-12), д – spruce trees grown under a forest canopy (SP 3-19).

очень мелкие радиальные приросты (0.13–0.8 мм/год), и бывшая на момент пожара крупным подростом (диаметром 3 см на у.г.). 140–150 лет назад она резко увеличила прирост по радиусу до 2 мм/год. Начальные радиальные приросты следующего, основного поколения ели (114–136 лет на у.г) свидетельствуют об открытии полога. Они составляют в среднем 2.5 мм/год на у.г. ($n = 6$). В дальнейшем, после одновременных подъемов и спадов приростов в течение жизни ели синхронно увеличили приросты по радиусу в последнее десятилетие на фоне происшедшего

распада древостоя. Возраст осины I яруса составил 130 лет на у.г. Поэтому мы считаем, что гарь приблизительно 140-летней давности на 2011 г., то есть участок выгорел в 1870-х годах. В данном случае, послепожарное происхождение осин на этом участке было установлено нами в 2011 г. (клоны № 47–53; Pukinskaya, 2012). Численность крупного елового подростка составляет в среднем 3800 экз./га и он хорошей жизнеспособности. В подлеске рябина до 5 м высотой и клен (проективное покрытие обоих видов по 20%).

После вывала сухостоя, древостой продолжает оставаться ельником.

ПП-1-14. Площадка заложена на месте древостоя, выпавшего в 1987 г. Судя по единично сохранившимся деревьям прежнего древостоя, это был разреженный березняк с елью. По данным лесоустройства в 1939 г. здесь был 60-летний березняк с осинкой и единичной елью, с подлеском из рябины, жимолости, липы. То есть, можно датировать гарь 1880-ми годами. Современный древостой представляет собой липо-ельник неморальнотравный. Численность подроста ели 2000 экз./га, в основном слабой жизненности.

ОУ-3-15. Пробная площадь была заложена в очаге усыхания осино-ельника неморальнотравного. К 2019 г. 80% елей и все осины верхнего яруса уже выпали. До распада еловый древостой был представлен двумя поколениями. Ель старшего поколения, возрастом 213 лет на у.г., характеризуется мелкими начальными радиальными приростами на у.г. (0.2–0.5 мм/год в первые 70 лет), а скачки прироста у нее приходится на 1875 и 1895 гг. (140 и 120 лет назад). Средняя по возрасту ель (143 года на у.г.) характеризуется небольшими начальными приростами (0.6–0.8 мм) и резким их увеличением через 20 лет (120 лет назад). Основное поколение ели представлено 3 елями 120–125 лет на у.г с хорошими начальными приростами (в среднем 2 мм/год на у.г.). Поскольку свежесвыпавшие осины I яруса были гнилыми, мы можем ориентироваться только на возраст и приросты елей, и предположительно датировем гарь началом 1890-х годов. Сейчас на пробной площади елово-кленовник неморальнотравный. Количество елового подроста составляет в среднем 1500 экз./га, причем 2/3 — экземпляры хорошей жизненности. В подлеске преобладают рябина и клен.

ОУ-28-16. В осино-ельнике неморальнотравном выпало более 80% ели I яруса и вся осина I яруса. О послегаревом происхождении, за неимением кернов, здесь можно судить только по большому количеству крупных углей. Древостой превратился в елово-кленовник неморальнотравный, с примесью березы и липы. Подрост ели в количестве 2000 экз./га и он хорошей жизненности. В подлеске преобладает клен, липа встречается единично.

ОУ-9-12. Пробная площадь была заложена в очаге усыхания ельника неморальнотравно-кисличного. К 2019 г. в ельнике выпало 80% елей верхнего яруса и все осины. До распада еловый древостой представлял собой непрерывный возрастной ряд от 98 до 208 лет на у.г. ($n = 19$). Осины и березы верхнего яруса были многочисленны и располагались по периферии елового участка, возраст осины — 120 лет на у.г. Начальные радиальные приросты на у.г. составили в среднем у

старших елей (возрастом 120–208 лет) 1.5 мм/год, у младших (98–116 лет) — 2.3 мм/год. При этом единовременных скачков прироста, указывающих на открытие полога, у них не прослеживается.

Поскольку у старших елей единовременных увеличений приростов нет, а начальные радиальные приросты меньше, чем у подростка на свежих гарях, то мы считаем, что возраст гари превышает 200 лет. Мы относим древостой этой пробной площади к послепожарным по формальному признаку — наличию в почве мелких углей. Однако мы полагаем, что старшие ели относятся к первому послепожарному поколению (к сожалению, кернов на у.п. на этой пробной площади получить не удалось). Дальнейшее развитие древостоя (его основной части) связано с последующими нарушениями.

Появление осины 130 лет назад и хорошие приросты елей моложе 130 лет в сочетании с непрерывностью возрастного ряда, а также отсутствие единовременных скачков прироста, свидетельствуют о сильном изреживании древостоя 130–100 лет назад, не связанном с пожарами.

Сплошной вывал 2017 г. превратил участок в редкостойный елово-кленовник. Численность елового подростка 600 экз./га, он хорошей жизненности. Подрост осины в количестве 1400 экз./га, порослевого происхождения, высотой до 2 м. В подлеске преобладает клен, значительное участие также орешника и рябины.

ОУ-2-15 (рис. 1d). Пробная площадь была заложена в очаге усыхания ельника с осинкой и березой кислично-щитовниково-неморальнотравного. К 2019 г. 75% ели, осины и березы выпало. До усыхания ель была представлена 3 возрастными группами. У двух старших елей (235 и 240 лет), начальные приросты составляют 0.6 и 2.5 мм/год на у.г. Обе они имеют скачок прироста 150 лет назад, указывающий на нарушение полога. Основное поколение ели возрастом 118–137 лет моложе старших елей на 100 лет. Начальные радиальные приросты на у.г. этих елей составляют в среднем 2.1 мм/год (на у.п. 1.8 мм/год), что соответствует развитию подростка в отсутствие полога; у елей возрастом 104–114 лет на у.г. — 2.5 мм/год на у.г. То есть, ели каждой следующей возрастной группы росли лучше предыдущей.

Скачки прироста у обеих елей старшего поколения свидетельствуют об открытии полога 150 лет назад. Это подтверждают хорошие начальные приросты младших елей. Исходя из динамики радиальных приростов можно предположить, что происхождение этого участка древостоя связано с пожаром 150–160-летней давности.

В настоящее время древостой представлен рябино-кленовником, с небольшими фрагментами прежнего древостоя из ели, осины (110 лет на у.г.)

и березы. Подрост ели немногочисленный (400 экз./га) и слабой жизненности.

ОУ-8-13 (рис. 1е). Пробная площадь была заложена в очаге усыхания ельника неморально-травного, уже частично распавшегося. К 2019 г. все ели и половина осин выпали. На время первого обследования еловый древостой был представлен непрерывным возрастным рядом от 119 до 175 лет на у.г. Ели на пробной площади имели хорошие и средние начальные радиальные приросты на у.г.: в старшей возрастной группе (171–175 лет) – 2.3 мм/год, в средней (138–157 лет) – 2.1 мм/год, в младшей (119–124 года) – 1.4 мм/год. Судя по депрессии радиального прироста старших елей перед единовременным увеличением прироста, можно предположить образование гари в 1840-х годах. Однако, на старые нарушения многократно накладывались новые и однозначно утверждать это сложно.

В настоящее время на месте ельника располагается смешанный лиственный древостой с преобладанием липы и клена. Подрост ели низкой жизненности, в количестве 800 экз./га.

2. Древостой неморальных ельников пробных площадей, угли на которых не найдены (табл. 3)

ПП-2-17. Ельник кислично-неморально-травный с участием березы, осины, липы. Из древостоя выпало 20% ели. В сохранившемся древостое ель представлена двумя возрастными группами: 146–150 и 85–106 лет на у.г. Начальные радиальные приросты у старшего поколения составляют 0.5 мм/год за первые 10 лет на у.п. и 1.1 мм/год на у.г., как у елей, выросших под пологом леса (табл. 2); у младшего – 1.5 и 2.0 мм/год соответственно. Увеличения радиального прироста у старших елей происходили неодновременно и свидетельствует об оконной динамике под пологом леса. В дальнейшем, единовременный скачок радиального прироста выражен у всех елей после ветровала 1996 г., а у половины – также и после ветровала 1987 г. В современном древостое ель продолжает доминировать. Подрост ели многочисленный (в среднем 2700 экз./га) и треть его хорошей жизненности. В подлеске (проективное покрытие 80%) доминирует рябина.

ПП-4-17 (рис. 1ф). В ельнике неморально-травном с участием осины, липы и клена выпало 70% ели и вся осина. До распада в древостое было два поколения ели: 213 лет и 139–147 лет на у.п. (основное поколение). Возраст осины составил более 100 лет (в центре гниль). У всех елей были большие начальные приросты уже на у.п. (1.5–1.9 мм/год), то есть они развивались в отсутствие полога леса. Около 140 лет назад у большинства елей произошли резкие увеличения радиального прироста, свидетельствующие о сильных нарушениях древостоя. Эти данные (большие начальные приросты, значительная разница в возрасте меж-

ду старшим и одновозрастным младшим поколением и резкое улучшение роста 140 лет назад) свидетельствуют в пользу формирования древостоя на сплошном вывале или вырубке в 1880-х гг. 20 лет назад ели резко увеличили прирост (после урагана 1996 г.).

В современном изреженном древостое преобладает клен. Еловый подрост малочисленный (в среднем 160 экз./га). В подлеске (проективное покрытие 45%) преобладают клен, липа, рябина, орешник.

ПП-1-18. Площадка заложена в редкостойном ельнике неморально-травном. К 2019 г. в нем выпало 30% ели верхних ярусов, половина берез и все осины. Ель была представлена в древостое непрерывным возрастным рядом от 75 до 150 лет на у.г. Большинство елей ($n = 10$) имели хорошие начальные радиальные приросты. Рост главной оси в высоту от 0.3 до 1.3 м у елей этой пробной площади в среднем составил 18 см/год. Радиальные приросты старших елей, 117–150-летних, составляли 1.6 мм/год на у.п. ($n = 5$), то есть, были хорошими уже на уровне пня, и 2.3 мм/год на у.г. У младших елей (75–96 лет на у.г.) радиальные приросты также высокие. В первые 50 лет жизни елей единовременные скачки приростов отсутствуют (рис. 2б). По мере роста старших елей диапазон возраста почти не изменился: на у.п. он составлял 36 лет, а на у.г. – 33 года. Все эти данные свидетельствуют о неизменно благоприятных условиях для роста ели на протяжении 75 лет, что подтверждает независимый характер кривых хода роста елей. Таким образом, параметры роста елей, отсутствие основного поколения ели, независимый характер кривых хода роста, длительность зарастания местообитания соответствуют древостоям, выросшим на полянах (при длительном зарастании).

Единовременное резкое увеличение прироста произошло у 7 из 10 елей около 20 лет назад. В современном древостое численно клен немного превосходит ель. Подрост ели немногочисленный (в среднем 400 экз./га), размещен неравномерно (по старому валежу), при этом, перспективного подроста – 20%. В подлеске (85%) преобладают клен и рябина.

ПП-6-19 (рис. 1г). Пробная площадь расположена в березо-ельнике чернично-неморально-травно-кисличном с примесью осины, липы, клена. На момент обследования около 30% елей и половина осин выпало. Ель представлена тремя возрастными группами: 173, 130–147 и 90–108 лет на у.г. Начальные радиальные приросты старших елей (130–173 года на у.г., $n = 3$) составляют 1.8 мм/год на у.п. и 2.4 мм/год на у.г., младших (93–108 лет на у.г., $n = 3$) – 1 мм/год на у.п. и 1.4 мм/год на у.г. Приросты главной оси в высоту от 0.3 до 1.3 м у старших елей составили 23 см/год,

Таблица 3. Характеристика роста в начале жизни елей древостоев неморальных ельников Центрально-Лесного заповедника (реконструкция по кернам). Условные обозначения: СрКрпир. — средний радиальный прирост; у.п. — уровень пня (30 см), у.г. — уровень груди (130 см); н.д. — нет данных
Table 3. Characteristics of spruce growth in nemoral spruce stands of Central Forest Reserve (reconstruction by core samples). The notation: arg — average radial growth; s.l. — stump level (30 cm), b.h. — breast height (130 cm); n.d. — no data

№ пробной площади	Происхождение	Высота, м	n (кол-во значений на у.п.)	Возраст на у.п., лет ⁵ minimum-maximum (средий)	Возраст на у.г., лет minimum-maximum (средий)	Средний прирост в высоту от у.п. до у.г. (см/год)	СрКрпир. на у.п. (мм/год)	СрКрпир. на у.г. в 1-е десятилетие (мм/год)	Во сколько раз СрКрпир на у.г. больше СрКрпир на у.п.	Плотность пионерных погод I яр., экз./га	Плотность подраста ели, экз./га
2–17	средние окна/ middle gaps	25–35	2 3	150 103–111 (107)	146–150 (148) 85–106 (97)	25 н.д. / n.d.	0.5 1.5	1.1 2.0	2.2 1.3	160	2720
4–17	вывал или вырубка/ windfall or cutting	25–35	1 3	213 139–147 (144)	н.д./n.d. 138	н.д. / n.d. н.д. / n.d.	0.3 1.7	н.д./n.d. 1.8	н.д. / n.d. н.д. / n.d.	80	160
1–18	поляна/ forest meadow	15–35	5 5	119–155 (140) 77–99 (85)	117–150 (136) 75–96 (84)	20 14	1.8 1.9	2.3 2.4	1.3 1.3	33	400
6–19	поляна/ forest meadow	25–35	3 3	137–175 (154) 97–117 (105)	130–173 (150) 93–108 (97)	25 13	1.8 1.0	2.4 1.4	1.3 1.4	267	2067
7–12	вывал/ windfall	25–35	2 5	н.д./n.d. н.д./n.d.	177–230 (204) 129–153 (145)	н.д./n.d. н.д./n.d.	н.д./n.d. н.д./n.d.	1.2 2.4	н.д./n.d. н.д./n.d.	24	1200
4–12	вырубка или вывал/ cutting or windfall	15–35	3 8	н.д./n.d. н.д./n.d.	173–232 (200) 115–147 (136)	н.д./n.d. н.д./n.d.	н.д./n.d. н.д./n.d.	1.4 2.5	н.д./n.d. н.д./n.d.	н.д./n.d.	300
1–17	край вырубки/ cutting edge	15–35	5	80–150 (108)	136	н.д./n.d.	1.6	н.д. / n.d.	н.д./n.d.	200	200
5–17	поляна/ forest meadow	25–35	3	125–140 (133)	н.д./n.d.	н.д./n.d.	2.0	н.д. / n.d.	н.д./n.d.	160	1120

⁵ Модельные ели были разделены на возрастные группы, если разница в возрасте была не менее 20 лет / Model spruce trees were divided into age groups if the age difference was at least 20 years.

у младших — 13 см/год. То есть ели старшего возраста в начальный период жизни росли в отсутствии полога леса. У 3 из 4 старших елей отмечается скачок прироста около 100 лет назад. Это примерно совпадает с возрастом сохранившихся березы и осины (90 лет на у.г.). Диапазон возраста старших елей от у.п. к у.г. увеличился, у младших — сократился. Таким образом, большие начальные приросты на у.п. старших елей, значительный возрастной диапазон и его увеличение к у.г. свидетельствуют в пользу древостоев, возникших на полянах. В дальнейшем на древостой наложилось нарушение 90–100-летней давности. Кроме того, у половины елей отмечается единовременный скачок прироста около 20 лет назад, соответствующий изреживанию древостоя ветровалом 1996 г.

Древостой на пробной площади продолжает оставаться ельником. Подроста ели в среднем 2000 экз./га, из них 20% хорошей жизнеспособности. В подлеске (проективное покрытие 55%) преобладают орешник, клен, липа, рябина.

ОУ-7-12 (рис. 1h). Пробная площадь была заложена в очаге усыхания ели в осино-ельнике с липой зеленчуково-ясенниковом. В последние десятилетия в древостое усохло и выпало 60% ели и большинство осин. Судя по количеству старых еловых пней, до усыхания плотность елового древостоя составляла около 500 экз./га. Ель была представлена в древостое отдельными старыми деревьями (230 и 177 лет на у.г.), основным поколением 128–153 года и единичными молодыми елями (61 год). Начальные радиальные приросты у старших елей составляют 1.2 мм/год, у елей основного поколения — 2.4 мм/год на у.г. (что соответствует приростам в отсутствии полога). У старших елей резко увеличились радиальные приросты 140–150 лет назад (рис. 2с). Это свидетельствует об открытии полога и исключает зарастание полян. То есть, основное поколение ели сформировалось на сплошном вывале или на вырубке 150 лет назад (около 1860 г.).

В современном древостое преобладает липа. Подроста ели в среднем 1200 экз./га, но он сильно угнетенный. В подлеске (проективное покрытие 20%) преобладает липа.

ОУ-4-12. Пробная площадь заложена в очаге усыхания ели в разреженном ельнике с участием широколиственных пород неморальнотравном (большая часть ели выпала раньше). Плотность ели составляла 184 экз./га. В еловом древостое были представлены единичные ели старшего возраста (173, 196, 232 года на у.г.), основное поколение 137–147 лет и отдельные ели младшего возраста (115 и 125 лет). Начальные радиальные приросты у старших елей составляют 1.4 мм/год, у елей основного поколения — 2.8 мм/год (что соответствует развитию в отсутствии полога), у

младших — 1.4 мм/год на у.г. У всех трех старших елей произошло резкое увеличение радиальных приростов 160 лет назад, что совпадает с возрастом преобладающей породы этого выдела по данным лесоустройства 1939 г. — осина 80-ти лет (к настоящему времени она выпала). То есть, 150–160 лет назад древостой испытал крупное нарушение полога. Это означает, что основное поколение древостоя выросло не на поляне, а на ветровале или вырубке 1850-х гг.

Современный древостой представляет собой елово-липняк с участием клена, ольхи серой и вяза. Подрост ели малочисленный (в среднем 300 экз./га) и угнетенный. В подлеске (проективное покрытие 70%) доминируют клен и липа.

ПП-1-17. В осино-ельнике неморальнотравном к 2019 г. выпало более 70% ели верхних ярусов и вся осина. До распада еловый древостой был представлен двумя возрастными группами — немногочисленной 125–150-летней и основной — 85–93-летней. Возраст осины составлял 130 лет. К пробной площади примыкает участок осинника, также 130-летнего возраста. Начальные приросты почти у всех елей большие (в среднем 1–2 мм/год на у.п.). Синхронные скачки радиального прироста отмечаются только 30 и 20 лет назад у всех модельных елей ($n = 5$), что соответствует вывалам 1987 и 1996 гг. и подтверждается состоянием валежа. Говоря о происхождении данного древостоя, по параметрам начального роста елей можно исключить поляны, зарастающие елью, как пионерной породой, и окна в пологе леса или разреженный полог. Учитывая наличие рядом вырубки (по данным лесоустройства), по возрасту совпадающей с возрастом основного поколения ели, по видимому, они выросли на краю вырубки.

В современном древостое преобладает клен. Подроста ели мало и он низкой жизнеспособности. В подлеске (проективное покрытие 95%) преобладают липа, орешник, клен, рябина (10%).

ПП 3-19. Пробная площадь заложена на месте ельника чернично-крупнопоротниково-кисличного. К 2019 г. более 90% прежнего древостоя ели выпало, в основном в 1996 г.

В современном древостое ель представлена двумя возрастными группами: 140 лет и 41–67 лет на у.г. Старшая ель имела начальный радиальный прирост на у.г. 1.5 мм/год и резкое увеличение прироста 130 лет назад. Основное поколение ели, судя по начальным приростам (в среднем 0.7 мм/год на у.г.) выросло в лесу (рис. 2d). Подвзвешивающее большинство модельных елей ($n = 7$) синхронно увеличивали радиальный прирост 20 и 30 лет назад, что соответствует ураганным вывалам 1996 и 1987 гг. Младшая из модельных елей (24 года на у.г., с начальными приростами 3.6 мм/год) выросла после ветровала 1996 г.

В настоящее время ель распределена неравномерно, так, что на пробной площади соседствуют два пятна мозаики: молодой ельник мертвopокровно-кисличный и кленовник с рябиной и орешником мертвopокровный.

То есть, на половине пробной площади ель сохранила доминирование в древостое, а на другой – сменилась кленовником. Численность елового подростa в среднем 800 экз./га, половина его хорошей жизнeнности. В подлеске (проективное покрытие 40%) преобладают клен, орешник, рябина.

ПП-5-17 (рис. 1i). Пробная площадь расположена на участке распавшегося редкостойного ельника неморальнотравного с примесью осины и березы. Ко времени обследования из древостоя выпало около 90% елей и берез и половина осин.

В современном древостое ель представлена одним поколением (125–140 лет на у.п.). О происхождении этого участка сложно судить, поскольку подавляющее большинство елей исходного древостоя уже выпало. Но, учитывая большие начальные приросты на у.п. (1.1–2.7, в среднем 2.0 мм/год) и независимый характер хода роста сохранившихся елей, мы считаем, что ельник сформировался на поляне. Единовременное увеличение прироста выражено у елей только около 20 лет назад (реакция на сплошной вывал 1996 г.). Сейчас участок представляет собой клено-липняк с примесью ели неморальнотравный. Количество подростa ели 1120 экз./га, но размещен он неравномерно и только треть его хорошей жизнeнности. В подлеске (проективное покрытие 40%) преобладает липа.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показало исследование, около 80% неморальных ельников ЦЛЗ возникли в результате крупных разрушений древостоя (гари, вывалы, вырубki). Соотношение естественных и антропогенных причин в возникновении крупных нарушений прошлого не известно. 90-летний опыт существования заповедника показывает, что и в отсутствие антропогенных причин крупных нарушений древостоя неморальные ельники усыхают или подвергаются сплошному вывалу, не достигнув разновозрастной структуры.

По нашим оценкам возраста пожаров получается, что в 19 веке и в начале 20-го они происходили в ЦЛЗ раз в 10 лет. По материалам лесостроительства 1939 г. леса заповедника часто горели в 1936–1938 гг. и всего выгорело около 4% площади. После этого пожары стали редки. В 1992 г. был небольшой пожар, а в 1999 г. довольно значительный. Очевидно, что заповедный режим свел к минимуму частоту пожаров. Рубка леса прекратилась, а сельскохозяйственные земли внутри заповедника уже заросли. То есть, значительная часть прежних условий формирования неморальных ельников перестала существовать.

Причины сокращения площадей неморальных ельников не ограничиваются уменьшением антропогенно обусловленных возможностей их возникновения. Очевидна и климатическая составляющая – благоприятствование развитию широколиственных пород, подавляющих развитие елового возобновления. Доля неморальных ельников, в которых сохраняется доминирование ели после очагового усыхания или сплошного вывала составляет в настоящее время менее 1/4, остальные сменяются липо-кленовниками с елью. Так, если судить о смене доминантов древостоя по 15 пробным площадям, на которых выпало 30% елей верхних ярусов и более, то смена ельника на липо-кленовники происходит в 77% случаев. Если же учитывать только пробные площади ($n = 12$), на которых из древостоя выпало 60% елей и более, то получается, что смена пород охватывает 88% пробных площадей неморальных ельников.

Однако, после разрушения каких именно ельников в прошлом возникли современные неморальные ельники пробных площадей, мы не знаем. Потепление климата, по-видимому, является причиной неморализации ельников (Maslov, 1995). Поэтому, правомерно предположить, что те же климатические изменения могут обуславливать сдвиг в сторону более богатых сообществ после разрушения древостоя и в других типах ельников, то есть, стать источником неморальных ельников.

Однако, после разрушения каких именно ельников в прошлом возникли современные неморальные ельники пробных площадей, мы не знаем. Потепление климата, по-видимому, является причиной неморализации ельников (Maslov, 1995). Поэтому, правомерно предположить, что те же климатические изменения могут обуславливать сдвиг в сторону более богатых сообществ после разрушения древостоя и в других типах ельников, то есть, стать источником неморальных ельников.

Возможно, липняки являются временной стадией в естественной динамике неморальных ельников. На эту мысль наводит то, что высокобонитетные 30-метровые ельники ЦЛЗ сменяются 20-метровыми липо-кленовниками. Можно предположить, что даже единичные сохранившиеся ели, прорвавшись сквозь полог липы и клена, получают преимущества и вероятно облегчат продвижение в верхний ярус елового подростa, усиливая тем самым позиции ели. Как временную стадию, липняки рассматривал еще Б.Д. Жилкин, работавший в Татарской республике (Zhilkin, 1928), основываясь на соотношении господствующих и угнетенных стволов в древостое, а также на том, что порослевая способность липы после 60 лет сильно снижается. Л.П. Рысин липняки, сменившие ельники сложные в Подмоскoвье считает длительно устойчивым производным типом леса (Rysin, 1979). Однако, по данным А.В. Абатурова и П.Н. Меланхолина, в Московской области под пологом распадающихся старовозрастных липняков, сменивших 130–160 лет назад неморальные ельники, отсутствует подрост древесных пород, и в перспективе доминирование перейдет к лещине

(Abaturov, Melankholin, 2004). Таким образом, будущее липняков и их статус (временный или постоянный) пока не ясен.

В ЦЛЗ смена ельников липо-кленовниками — явление последнего столетия. Участки старого широколиственного леса или распадающихся липняков нам нигде не встречались. В настоящее время липняки ЦЛЗ по возрасту не старше 80 лет и находятся в хорошем состоянии. По-видимому, смена неморальных ельников липо-кленовниками — результат климатических изменений и возврат к ельнику можно ожидать при похолодании.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования 18 пробных площадей показали, что 53% старовозрастных неморальных ельников Центрально-Лесного заповедника имеют послепожарное происхождение; 24% — возникли в результате непожарных крупных разрушений древостоя — ураганного вывала или вырубки, 6% сформировались в условиях оконной динамики елового леса и 17% — после сельскохозяйственного использования земель.

Оценивая частоту крупных нарушений древостоя по дендрохронограммам сохранившихся елей, можно сказать, что на 18 пробных площадях в последние 150 лет произошло по 1–2 крупных нарушения (в среднем 1.5). То есть, такие нарушения на каждой ПП происходили в среднем 1 раз в 100 лет. Очевидно, что крупные нарушения для неморальных ельников — естественное явление.

В современных условиях неморальные ельники ЦЛЗ не являются заключительной стадией динамики древостоя, более 75% их сменяется широколиственным лесом с примесью ели.

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 Подмосковье. Тула. 336 с.

- [Alekhin] Алехин В.В. 1947. Растительность и геоботанические районы Московской и сопредельных областей. М. 70 с.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 992 с.
- [Goncharuk et al.] Гончарук Н.Ю., Желтухина В.И., Карпачевский Л.О., Коробов Е.Д., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С., Трофимов С.Я., Тюлин С.Я. 1999. Формы антропогенной динамики южнотаежных лесных сообществ — Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб. С. 400–416.
- [Ipatov, Mirin] Ипатов В.С., Мирин Д.М. 2008. Описание фитоценоза: Методические рекомендации. Учебно-методическое пособие. СПб. 71 с.
- [Isachenko] Исаченко Т.И. 1980. Южнотаежные леса — Растительность европейской части СССР. Л. С. 93–96.
- Ishikawa Y., Krestov P.V., Namikawa K. 1999. Disturbance history and tree establishment in old-growth Pinus koraiensis-hardwood forests in the Russian Far East — J. Veg. Sci. 10: 439–448.
- [Karpov, Shaposhnikov] Карпов В.Г., Шапошников Е.С. 1983. Еловые леса территории — Факторы регуляции экосистем еловых лесов. С. 7–31.
- [Khaustov] Хаустов Л.В. 1955. Определение возраста ели по виду коры — Лесное хозяйство. 8: 82–84.
- [Kiseleva] Киселева К.В. 1971. Динамика восточноевропейских хвойно-широколиственных лесов — Флора и растительность европейской части СССР. Тр. Бот. Сада МГУ. 7: С. 114–131.
- [Konovalov] Коновалов Н.А. 1929. Типы леса подмосковных опытных лесничеств ЦЛОС. М.—Л. 5: 159 с.
- [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.
- [Kurnaev] Курнаев С.Ф. 1968. Основные типы леса средней части Русской равнины. М. 354 с.
- 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.
- [Maslov] Маслов А.А. 1995. Динамический тренд в заповедных лесах центра Русской равнины и анализ причин сукцессионной динамики популяций растений — Экология популяций: структура и динамика. 2: 643–655.
- [Morozov] Морозов Г.Ф. 1930. Учение о лесе. М.—Л. 440 с.
- [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. 2006. К восстановлению еловых древостоев на участках ветровальных окон. — Бот. журн. 91 (6): 879–891.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2012. Участие осины в еловых древостоях на разных стадиях их динамики. — Бот. журн. 97 (5): 636–649
- [Razumovskiy] Разумовский С.М. 1999. Избранные труды. М. 559 с.
- [Rysin] Рысин Л.П. 1979. Типы леса. — Леса Восточного Подмосковья. М. С. 39–125.
- [Semenova-Tyan-Shanskaya, Sochava] Семенова-Тян-Шанская А.М., Сочава В.Б. 1956. Хвойно-широколиственные леса — Растительный покров СССР. М.—Л. С. 346–364.
- [Sennov] Сеннов С.Н. 1992. Динамика еловых древостоев разного происхождения. — Лесоведение. 1: 3–10.
- [Shaposhnikov et al.] Шапошников Е.С., Коротков К.О., Минаева Т.Ю. 1988. К синтаксономии еловых лесов Центрально-Лесного заповедника. Ч. 1. Неморальные и травяно-болотные ельники. М. ДЕП ВИНТИ 4083-В88. 71 с.
- Svoboda M., Janda P. Nagel T.A., Fraver S., Rejaek J., Bace R. 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest Czech Republic — J. Veg. Sci. 23: 86–97.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л. 232 с.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибилова Т.В. 2004. Ельники кисличные Европейской России. — Бот. журн. 89 (10): 1573–1587.
- [Vostochnoevropeiskie ...] Восточноевропейские широколиственные леса. 1994. М. 364 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 гарях и управление пожарами в заповедниках. М. С. 137–149.
- 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. 11: 1–12.
- [Zhilkin] Жилкин Б.Д. 1928. Лубяное учебно-опытное лесничество Татарской Республики. Казань. 252 с.

ON THE ORIGIN OF NEMORAL SPRUCE FOREST STANDS IN THE CENTRAL FOREST RESERVE

M. Yu. Pukinskaya

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

The article ascertains the origin of stands in decaying nemoral spruce forests (*Picea composita*) of the Central Forest Reserve. It is shown that about 80% of nemoral spruce forests of the reserve were created as a result of large-scale destruction of the forest stand (burning, falling out, cutting down). In each of the 18 sample plots, 1–2 major disturbances occurred during the last 150 years. The reduction of the area of nemoral spruce forests is due to decrease of anthropogenic influence (due to the protected regime) as well as climate changing that favours the development of broad-leaved species. In modern conditions, the nemoral spruce forests of the Central Forest Reserve are not the final stage of the forest stand dynamics, more than 75% of them being replaced by broad-leaved forest with an admixture of spruce.

Keywords: European spruce, dynamics of spruce forests, origin of nemoral spruce forests, Central Forest Reserve, dendroindication

ACKNOWLEDGMENTS

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

The work was carried out within the research project “Diversity, Dynamics and Organization Principles of Plant Communities of European Russia” No. AAAA-A19-119030690058-2.

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.).
- Alekhin V.V. 1947. *Rastitel'nost' i geobotanicheskiye raiony Moskovskoi i sopredel'nykh oblastei* [Vegetation and geobotanical areas of Moscow and neighboring regions]. Moscow. 70 p. (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1995. *Plantae Vasculares Rossicae et Civitatum Collimitanearum (in limicis USSR olim)*. St. Petersburg. 992 p. (In Russ. and Latin).

- Goncharuk N.Yu., Zheltukhina V.I., Karpachevskii L.O., Korobov Ye.D., Minayeva T.Yu., Shaposhnikov Ye.S., Trofimov S.Ya., Tyulin S.Ya. 1999. Formy antropogennoi dinamiki yuzhnotayezhnykh lesnykh soobshchestv [Forms of anthropogenic dynamics of southern taiga forest communities]. — Suktsessionnyye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya. St. Petersburg. P. 400–416 (In Russ.).
- Ipatov V.S., Mirin D.M. 2008. Opisaniye fitotsenoza: Metodicheskiye rekomendatsii. Uchebno-metodicheskoye posobiye [Description of phytocenosis: Guidelines. Educational and methodological guide]. St. Petersburg. 71 p. (In Russ.).
- Isachenko T.I. 1980. Yuzhnotayezhnyye lesa — Rastitel'nost' Yevropeiskoi chasti SSSR [Southern taiga forests-Vegetation of the European part of the USSR]. Leningrad. P. 93–96 (In Russ.).
- Ishikawa Y., Krestov P.V., Namikawa K. 1999. Disturbance history and tree establishment in old-growth *Pinus koraiensis*-hardwood forests in the Russian Far East — *J. Veg. Sci.* 10: 439–448.
- Karpov V.G., Shaposhnikov E.S. 1983. Yelovyie lesa territorii [Spruce forests of the territory]. — Factory regulyatsii ekosistem yelovykh lesov. P. 7–31 (In Russ.).
- Khaustov L.V. 1955. Opredeleniye vozrasta yeli po vidu kory [Determining the age of spruce by the type of bark]. — *Lesnoye khozyaistvo*. 8: 82–84 (In Russ.).
- Kiseleva K.V. 1971. Dinamika vostochnoyevropeyskikh khvoyno-shirokolistvennykh lesov [Dynamics of Eastern European coniferous-deciduous forests]. — *Flora i rastitel'nost' Evropeyskoy chasti SSSR. Tr. Bot. Sada MGU*. 7: 114–131 (In Russ.).
- Konovalov N.A. 1929. Tipy lesa podmoskovnykh opytnykh lesnichestv TSLOS [Forest types of experimental forest districts of Moscow region CLOS]. *Moscow-Leningrad*. 5: 159 (In Russ.).
- Kurayeva Ye.N., Minayeva T.Yu., Shaposhnikov Ye.S. 1999. Tipologicheskaya struktura i floristicheskoye raznoobraziye soobshchestv [The typological structure and the floristic diversity of the communities]. — Suktsessionnyye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya. St. Petersburg. P. 314–317 (In Russ.).
- Kurnaev S.F. 1968. Osnovnyye tipy lesa sredney chasti Russkoy ravniny [Main types of forest in the middle part of the Russian plain]. *Moscow*. 354 p. (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.
- Maslov A.A. 1995. Dinamicheskiiy trend v zapovednykh lesakh Russkoy ravniny i analiz prichin suktsessionnoy dinamiki populyatsiy rasteniy [Dynamic trend in the protected forests of the center of the Russian plain and analysis of the causes of successional dynamics of plant populations]. — *Ekologiya populyatsiy: struktura i dinamika*. 2: 643–655 (In Russ.).
- Morozov G.F. 1930. Ucheniye o lese [Teaching about the forest]. *Moscow-Leningrad*. 440 p. (In Russ.).
- 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*. 2-ye izd. [Biometrics. Second edition] *Moscow*. 368 p. (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu. 2006. To restore spruce stands on wind-screen window sites. — *Botanicheskii zhurnal*. 91 (6): 879–891 (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu. 2012. Participation of aspen in spruce stands at different stages of their dynamics. — *Botanicheskii zhurnal*. 97 (5): 636–649 (In Russ.).
- Razumovskiy S.M. 1999. *Izbrannyye trudy* [Selected works]. *Moscow*. 559 p. (In Russ.).
- Rysin L.P. 1979. Tipy lesa [Forest types]. — *Lesa Vostochnogo Podmoskov'ya* *Moscow*. P. 39–125 (In Russ.).
- Semenova-Tyan-Shanskaya A.M., Sochava V.B. 1956. Khvoino-shirokolistvennyye lesa [Coniferous and deciduous forests]. — *Rastitel'nyi pokrov SSSR. Moscow-Leningrad*. P. 346–364 (In Russ.).
- Sennov S.N. 1992. Dinamika yelovykh drevostoyev raznogo proiskhozhdeniya [Dynamics of spruce stands of different origin]. — *Lesovedeniye*. 1: 3–10 (In Russ.).
- Shaposhnikov E.S., Korotkov K.O., Minaeva T.Yu. 1988. K sintaksonomii yelovykh lesov Tsentral'no-Lesnogo zapovednika. Ch. 1. Nemoral'nyye i travyano-bolotnyye yel'niki [The syntaxonomy of spruce forests in the Central Forest reserve. Part 1. Nemoral and grass-swamp spruce]. *Moscow. DEP VINITI 4083-V88*. 71 p. (In Russ.).
- Svoboda M., Janda P. Nagel T.A., Fraver S., Rejaek J., Bace R. 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest Czech Republic — *J. Veg. Sci.* 23: 86–97.
- Vasilevich V.I. 1969. *Statisticheskiye metody v geobotanike* [Statistical methods in geobotany]. *Leningrad*. 232 p. (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2004. Sour spruce forests of European Russia. — *Botanicheskii zhurnal*. 89 (10): 1573–1587 (In Russ.).
- Vostochnoyevropeyskiye shirokolistvennyye lesa [Eastern European broadleaf forests]. 1994. *Moscow*. 364 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.* 11: 1–12.
- Zhilkin B.D. 1928. *Lubyanskoye uchebno-opytnoye lesnichestvo Tatrespubliki* [Lubyanka training and experimental forestry of the electoral Committee of tatrespublic]. *Kazan'*. 252 p. (In Russ.).