

На правах рукописи

ПУКИНСКАЯ МАРИЯ ЮРЬЕВНА

**ДИНАМИКА ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ
В СВЯЗИ С ОБРАЗОВАНИЕМ ОКОН**

03.00.05 – «Ботаника»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2007

Работа выполнена в лаборатории растительности лесной зоны
Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН

Научный руководитель

доктор биологических наук,
профессор Василевич В. И.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор Ипатов В.С.

кандидат биологических наук,
Потокин А. Ф.

Ведущая организация

Институт леса Карельского
Научного Центра РАН

Защита состоится « 21 » марта 2007 г. в 14 часов на заседании диссертационного
совета К 002.211.01 при Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН
по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2. Факс: (812) 234-45-12

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического
института им. В. Л. Комарова РАН.

Автореферат разослан « 15 » февраля 2007 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук



О. С. Юдина

Общая характеристика работы

Актуальность темы. В последние сто лет в северном полушарии наблюдается общая тенденция уменьшения площадей хвойных древостоев и длительной замены их лиственными в основном в результате широкомасштабных рубок (Parshall, 1995; Алексеев, Марков, 2003; и др.). Для сохранения и восстановления лесов необходимо понимание их естественного развития. Поэтому исследование естественной динамики слабо нарушенных лесов приобретают особую актуальность.

Работа посвящена динамике еловых лесов, связанной с ветровалами. Основным объектом исследования был выбран Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник (ЦЛЗ), как наиболее старый и обширный резерват еловых лесов южной тайги. В течение последних 400 лет лесная территория заповедника была предоставлена процессам естественного развития (Минаева, Шапошников, 1999).

До 80-х годов прошлого века было принято считать, что ельники ЦЛЗ находятся в устойчивом, близком к климаксу состоянии (Карпов и др., 1983). Однако, ветровальные разрушения лесов, начавшиеся в конце 1960-х годов изменили такое представление. За 40 лет на разных участках заповедника выпало от 30 до 70% древостоев. Разрушение охраняемых ельников ЦЛЗ поставило много вопросов. В частности, были ли сплошные распады древостоя и раньше; в каких фитоценологических условиях сформировалось современное старшее поколение ели; каковы причины вывала за короткий срок столь обширной территории; как изменяется структура растительности в связи с окнами и ураганными вывалами.

Цели и задачи исследования.

- Описания лесовозобновления в окнах разного возраста на базе ЦЛЗ и сравнительных данных по материалам Ленинградской и Псковской областей.
- Анализ роста елей в течение жизни
- Выявление признаков древостоев оконного происхождения.
- Сравнение лесорастительных условий развития современного младшего поколения ели и старшего в соответствующем возрасте.

Научная новизна и практическая значимость работы. Изучены и описаны отличительные признаки ельников, растущих в разных типах окон. Определена роль предварительного возобновления в динамике еловых древостоев. На основании изучения ельников Центрально-Лесного заповедника впервые созданы методические разработки по индикации еловых древостоев, сформировавшихся в окнах разного размера. По индикаторным признакам обнаружены участки ельников в ЦЛЗ, выросших на месте сплошных вывалов, произошедших 90–130 лет назад. Сравнение современного елового подростка со старыми особями в молодом возрасте не выявило улучшения роста ели в последние сто лет. В отношении скорости роста в высоту и по радиусу показано определяющее влияние фитоценологических условий.

Апробация работы. Основные положения и результаты работы были представлены на Всероссийской молодежной конференции «Растение и почва» (Санкт-Петербург, 1999), VII молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге (С.-Петербург, 2000), I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2006).

Публикации. Основные результаты и положения диссертации отражены в 6 публикациях.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 180 страницах и состоит из введения, 6 глав, заключения, списка литературы и приложения. Работа иллюстрирована 15 рисунками и 15 таблицами; в приложении 7 рисунков и 7 таблиц. Список литературы содержит 109 наименований, в т.ч. 20 на иностранных языках.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Глава I. Методы исследования и обработки материала

Для решения поставленных задач были заложены 2 модельных участка в ельнике кислично-чернично-щитовниковом (0,42 га) в ЦЛЗ (56°27' с. ш., 32°58' в. д., юго-западная часть Валдайской возвышенности, Нелидовский район Тверской области) и чернично-зеленомошном ельнике (0,36 га) в Нижнесвирском заповеднике (60°42' с. ш., 32°57' в. д., юго-восточное Приладожье, Лодейнопольский район Ленинградской области). Единичные вывалы изучались на 20 пробных площадях в разных типах ельников в ЦЛЗ, Себежском районе Псковской области, Бокситогорском и Всеволожском районах Ленинградской области; средние окна – на 50 площадках по 100–150 м² в ЦЛЗ. Еще 20 пробных площадей по 400 м² были заложены в ЦЛЗ для выявления древостоев оконного происхождения. Сравнительный материал по развитию подростка ели получен в Псковской и Ленинградской областях.

На пробных площадях выполнялось стандартное геоботаническое описание, сплошной пересчет деревьев и картирование, сплошное или выборочное бурение. Для сравнения взяты керны у 10 свободно растущих елей верхнего яруса и у 22 свежеспавших елей. Выборочно взяты спилы модельных экземпляров подростка ели, в том числе на трех вырубках вблизи ЦЛЗ и в Псковской области. Подрост для подсчетов и обмеров выбирался среди особей хорошей жизнеспособности. Возраст валежа определялся по степени разложения по методике В.Г. Стороженко (1990). Помимо перечисленных работ, проводились маршрутные обследования ельников и вторичных лесов в ЦЛЗ, в прилегающих районах, а также в Ленинградской и Псковской областях.

Для оценки изменения прироста модельных деревьев после вывала соседнего использовалась величина максимального прироста по кольцу в период не превышающий 20 лет после вывала. Основные, отмеченные мной изменения, происходили именно в этот период, когда, по данным Скворцовой (1983), проявляются не только ближайшие, но и отдаленные последствия вывала. Относительный прирост по кольцу вычислялся как отношение максимального прироста за 20 лет после вывала к максимальному приросту до вывала. При статистической обработке данных использовались коэффициент корреляции (r), ошибка коэффициента корреляции (m_r), ошибка средней арифметической (m) и нормированное отклонение (t – критерий Стьюдента). Уровень значимости достоверных различий определялся по таблице стандартных значений критерия Стьюдента (Плохинский, 1970); корреляция считалась достоверной при $r^2 > m_r$ (Василевич, 1969).

Глава II. Растительные сообщества ельников в районах исследования

В главе дана характеристика материала, собранного в период с 1998 по 2006 год. Геоботанические описания представлены по типам леса и по месту сбора. Проведен краткий сравнительный анализ видового состава фитоценозов на пробных площадях в ЦЛЗ и в Себежском районе Псковской области – в районах исследования, наиболее сопоставимых по количеству пробных площадей и разнообразных типам леса. ЦЛЗ

находится в юго-западной части Валдайской возвышенности и в геоморфологическом отношении представляет собой слабо расчлененную и заболоченную водораздельную равнину (Минаева, Шапошников, 1999). Обе точки сбора материала расположены на одной широте (56° с. ш.), но Себежский район на 3 градуса западнее, чем ЦЛЗ.

В отличие от Псковской области, на пробных площадях ЦЛЗ присутствуют восточноевропейско-азиатские виды (Цвелев, 2000): *Aconitum lycoctonum* L., *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb; кроме того, для ЦЛЗ характерны нитрофильные и гигрофитные виды (*Impatiens noli-tangere* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth и др), а также встречаются олиготрофно-болотные виды (*Equisetum palustre* L., *Carex globularis* L.). Помимо этого, ЦЛЗ характеризуется значительно большим обилием *Linnea borealis* L., *Dryopteris carthusiana* (Will.) Н.Р.Fuchs и *Dryopteris expansa* (C.Presl) Fraser-Jenkins et Jermy, что связано с вывалами древостоя, приводящими к обилию валежа и осветлению. В Псковской области присутствие таких видов, как *Equisetum pratense* L., *Tussilago farfara* L обусловлено антропогенным влиянием. Видовой состав древесных и кустарниковых пород на пробных площадях ЦЛЗ характеризуется малочисленностью *Frangula alnus* Mill., *Padus avium* Mill. и отсутствием *Quercus robur* L.

Видовой состав и проективное покрытие травяно-кустарничкового, мохового ярусов и подлеска на пробных площадях представлены в таблицах.

Глава III. Образование и зарастание окон

Под окном я подразумеваю прогалину в верхнем ярусе древостоя, считая окно заросшим, когда полог взрослого древостоя смыкается или формирующийся в нем подрост выходит в верхний ярус (то есть достигает 20–25 м).

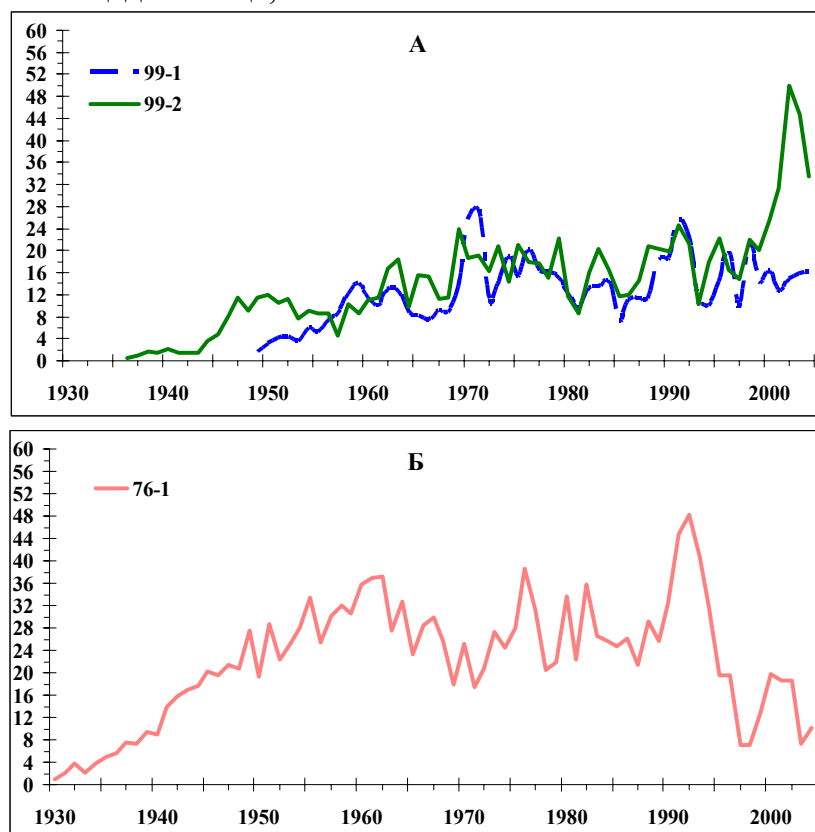
В своей работе я выделяю:

- единичные вывалы (или малые окна) – прогалины, образовавшиеся после вывала 1–2 деревьев I яруса, диаметром 8–12 м, площадью около 0,01 га;
- окна (или средние окна) – участки на месте выпадения группы деревьев, по размеру сопоставимые с высотой верхнего яруса древостоя, диаметром около 30–40 м площадью 0,05–0,15 га;
- сплошные вывалы (или большие окна), по размерам превышающие предыдущие в два и более раз, площадью более 0,3 га.

Образование единичных вывалов связано с возрастным изреживанием древостоев. Средние окна образуются постепенно. Большинство средних окон в ЦЛЗ разновозрастные, возраст валежа в них различался в пределах 30–60 лет. За этот время в какой-то период совокупность вывалов суммарно создает эффект осветления и уменьшения корневой конкуренции со стороны взрослых деревьев, приводящий к увеличению численности елового возобновления и улучшению жизненности подроста. Большие окна в ЦЛЗ в последние 40 лет образовывались в результате ураганных ветров (со скоростью ветра от 20–23 до 35–40 м/сек (Георгиевский, 1992; Карпачевский и др., 1999).

Зарастание окон. Перераспределение ресурсов после единичных вывалов приводит как к разрастанию кроны соседних деревьев в сторону прогалины, так и к общему улучшению жизненности, отражающемуся на приростах в толщину. У половины модельных деревьев наблюдается резкое увеличение приростов в толщину после гибели соседнего дерева (Рис.1А).

Рис.1. Ход роста модельных деревьев: А - модельное 99-2 вблизи единичного вывала 1999 года и контрольное дерево 99-1 (Псковская обл.); В - модельное дерево 76-1, развивавшееся по типу замещающего (ЦЛЗ). По оси абсцисс – годы, по оси ординат – площадь кольца, см².



Реже в южнотаежных ельниках встречаются примеры подеревного восстановления древостоя (Рис.1Б), когда молодое дерево, не пострадавшее при вывале близко стоящего, занимает его место. В этом случае минимальный срок замещающего восстановления древостоя до фонового состояния составляет 40 лет. Однако прогалина может и не зарастать неопределенно длительное время, способствуя расширению окна и возобновлению ели.

В средних окнах общее осветление, эвтрофикация, наличие выворотней и западин способствуют

улучшению условий как для светлюбивых, так и для теневыносливых видов. ОПП нижнего яруса увеличивается. Наиболее заметно увеличение проективного покрытия *Rubus idaeus* L., с 1–2% (макс. 8%) в фоновых участках до 5–40% (макс. 70%) в окнах ельников кисличного и неморального. *Dryopteris expansa* (C.Presl) Fraser-Jenkins увеличивал проективное покрытие от 0–6% в коренном лесу до 36% (макс. 65%) в окнах. *Athyrium filix-femina* (L.) Roth увеличивал проективное покрытие от 0–1% (макс. 20%) в фоновых участках до 2–20% (макс. 40%) в окнах. *Urtica dioica* L., *Ranunculus repens* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub встречаются в окнах спорадично, но там, где присутствуют, обильны. Изменения условий в результате образования средних окон благоприятны и для типичных таежных видов. В окнах черничных ельников *Vaccinium myrtillus* L. сохраняет доминирующее положение и увеличивает проективное покрытие (до 5–55%, в среднем 32%) по сравнению с фоном (17–35%, в среднем 25%). В окнах ельника кислично-крупнопапоротникового разрастается *Oxalis acetosella* L., ее проективное покрытие увеличивается от 1–15% в лесу до 10–60% (в среднем 33%). Из 65 видов травяно-кустарничкового яруса, выявленных на пробных площадях, 30 увеличили проективное покрытие в окнах, 11 из них значительно: *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Circaea alpina* L., *Dryopteris expansa* (C.Presl) Fraser-Jenkins, *Equisetum sylvaticum* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Linna borealis* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Oxalis acetosella* L., *Phegopteris*

connectilis (Michx.) Watt, *Rubus idaeus* L., *Vaccinium myrtillus* L. Большинство из них характерные виды елового леса.

Увеличение влажности, наличие западин с водой и обилие гниющего валежа в окнах положительно влияют на развитие яруса мхов. Большинство представленных в ельниках видов увеличивают проективное покрытие. В первую очередь это относится к *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., а также *Dicranum polysetum* Sw. и *Plagiomnium undulatum* (Hedv.) T. Кор. Значительное разрастание *Polytrichum commune* Hedw. (ПП до 8–20%) отмечено на 4 из 11 площадок в окнах ельника кисличного. Из сфагновых мхов повсеместно преобладал *Sphagnum girgensohnii* Russ. При этом в окнах сфагнового ельника его проективное покрытие было меньше, чем в фоновых участках, в среднем 45% в окнах и 52% в фоне. То есть в этом типе ельника усиления заболачивания после вывала не происходило. Изменение в покрытии сфагнумов связано с тем, что западины составляют небольшую часть от площади окон, а общие условия в окне меняются скорее в сторону улучшения дренажа.

Можно сказать, что в окнах всех ельников минимизация влияния древостоя приводит к улучшению условий для развития половины имеющихся в лесу видов напочвенного покрова. В результате в черничном, кисличном и неморальном ельнике общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса увеличивалось с 30–70% до 55–98%. В сфагновом ельнике оно не изменялось или немного уменьшалось. Основным направлением в соотношении видов является переход от монодоминантных сообществ к полидоминантным.

В ЦЛЗ первая стадия зарастания средних окон, травяно-кустарничково-малиновая, продолжается не менее 20 лет с начала их образования при отсутствии предварительного возобновления ели, а при наличии его не менее 10 лет. Разновременность вывалов с одной стороны сдерживает разрастание пионерных видов, с другой – продлевает их существование в окне. По мере развития молодого поколения ели в окне возрастает его влияние на травяно-кустарничковый ярус и подлесок.

Наибольшее количество подроста оказалось в окнах ельников чернично-зеленомошного, чернично-сфагнового, кислично-зеленомошного и кислично-папоротникового. В черничных ельниках возобновление хорошо идет и под пологом древостоя средней сомкнутости. Под пологом кислично-папоротникового ельника ель возобновляется плохо: по данным В.Г. Карпова (1969) численность елового подроста здесь составляет 120 шт./га. В зарастающих окнах (по моим данным) этого же типа леса она составляет от 400 до 3700 шт./га.

Количество подроста вторичных пород в средних окнах мало и восстановление ельника идет без смены на них, за исключением ельника неморального, где конкурентом молодого поколения ели является *Tilia cordata* Mill. В таких окнах формируется смешанный липо-еловый древостой, с участием *Acer platanoides* L. и *Ulmus glabra* Huds.

В больших окнах выраженность и длительность травяно-кустарничковой стадии зависят от нарушенности напочвенного покрова и от обилия подлеска до урагана. В зависимости от типа леса, численности, качества и распределения по площади подроста ели предварительной генерации на исследованных пробных площадях формируется смешанный березо-еловый древостой, березняк или осинник с елью, липняк с примесью ели.

Характерной чертой формирующегося на сплошных вывалах ельника является унификация возраста на уровне груди ели предварительной генерации. Это связано с тем, что разновозрастный и разновысотный подрост при единовременном осветлении по-разному реагирует на изменившиеся условия – елочки меньшего размера (0,5-1 м) адаптируются быстрее (Извеков, 1962; мои данные). В результате у мелких особей начальный период медленного роста значительно сокращается, высоты груди они достигают быстрее. В итоге возрастная разница в 50 лет на уровне корневой шейки сокращается до 10 лет на уровне груди.

Общим для сплошных вывалов (по сравнению со средними окнами) является: высокая скорость зарастания вывала (за 25 лет формируется ельник на участках без смены, за 20 лет вторичный лиственный лес); унификация возраста ели предварительного возобновления на уровне груди; большой временной разрыв между основным разновозрастным на уровне груди поколением ели (предварительного возобновления) и разновозрастными последующими.

Глава IV. Еловый подрост на пробных площадях

К подросту я условно отношу деревья от 0,5 м (что по моим материалам соответствует приблизительно 10 годам) до 15 м (при высоте верхнего яруса до 30 м). Количество подроста ели (экз./га) в разных типах ельников ЦЛЗ представлено в Таблице 1. Вверху графы – минимальное и максимальное значения, внизу – средняя численность. Таблица 1.

	Чернично-сфагновый	Чернично-зеленомошный	Кислично-чернично-щитовниковый	Кислично-крупнопоротниковый	Неморальный
Полог	1725-2725 2094	250-2575 1413	575-4100 2312	175-2125 925	825
Окно	3300-6500 4400	1500-7300 4000		400-3700 1775	400-2600 1570
Сплошной вывал	4500-4900 4700	4500-7200 5600		2200	2600

Можно отметить двукратное увеличение численности подроста в окнах по сравнению с древостоями небольшой сомкнутости.

На сплошных вывалах доветровальная плотность подроста была близка к максимальным значениям в средних окнах и составляла 7000–8000 экз./га.

Успешное зарастание елью вывалов отмечалось при численности подроста 4500 экз./га и более. Это показывает, что для сохранения доминирования ели при зарастании сплошных вывалов необходима предшествующая стадия окон.

Измерение приростов в высоту показало, что скорость роста елочек в средних окнах и вторичных лесах сходна. На сплошных вывалах они растут значительно быстрее, чем в окнах (t от 2,84 до 6,56, достоверность различий на 0,1–1% уровне значимости), но уступают в росте возобновлению на вырубках (t от 2,29 до 4,73, различия достоверны на 0,1–5% уровне значимости). На высоте от 2 до 4 м приросты в высоту достоверно отличаются на 0,1% уровне значимости между всеми вариантами лесорастительных условий (фон, окна, сплошные вывалы, рубка, вторичный лес), за исключением пары окно–вторичный лес, где различия не достоверны.

Средний прирост подроста ели 2–5 м высотой по радиусу (мм/год) представлен в Таблице 2. Вверху графы – минимальное и максимальное значения, внизу – средний прирост.

Таблица 2.

	Средний прирост подроста ели по радиусу	
	На уровне пня (0,2 м)	В 1-ые 10 лет на уровне груди (1,2 м)
Ельник сомкнутостью 0,4-0,5 (фон)	0,3-1,0 0,5 (n=91; m=0,02)	0,2-1,1 0,6 (n=22; m=0,05)
Окна	0,4-1,2 0,7 (n=10; m=0,10)	1,0-2,7 1,6 (n=20; m=0,12)
Сплошные вывалы	0,7-1,5 1,0 (n=5; m=0,16)	1,4-4,9 3,4 (n=31; m=0,15)

На уровне пня ширина годичных колец у подроста в разных местообитаниях отличается слабо. Однако, приросты молодых елей на вывалах уже на этой высоте достоверно отличается от приростов под материнским пологом ($t=3,08$, 1% уровень значимости). В дальнейшем, в лесу узкие годичные кольца характерны для подроста и на уровне груди, в то время как в окнах и на вывалах они увеличиваются в 2–3 раза. В результате разница в толщине годичных колец в лесу и на вывалах увеличивается от 0,5 на уровне пня до 2,8 мм на уровне груди.

Таблица 3. Сравнение по t-критерию радиального прироста подроста ели в разных лесорастительных условиях.

Сравниваемые пары	t-критерий	
	На уровне пня (0,2 м)	На уровне груди (1,2 м)
Окно–фон	1,91	7,56
Окно–сплошной вывал	1,56	9,42
Сплошной вывал–фон	3,08	18,09

Как видно из Таблицы 3, по t-критерию различия средней ширины годичных колец на уровне груди достоверны на 0,1% уровне значимости между всеми тремя вариантами лесорастительных условий. Таким образом, ширину центральных годичных колец на уровне груди можно рассматривать как хороший индикатор лесорастительных условий в прошлом.

Отдельные деревья и вне сплошных вывалов могут достигать больших приростов. Однако, если в качестве пробы берется несколько деревьев на одной площадке (20x20 м), то величина их приростов соответствует общим условиям их произрастания.

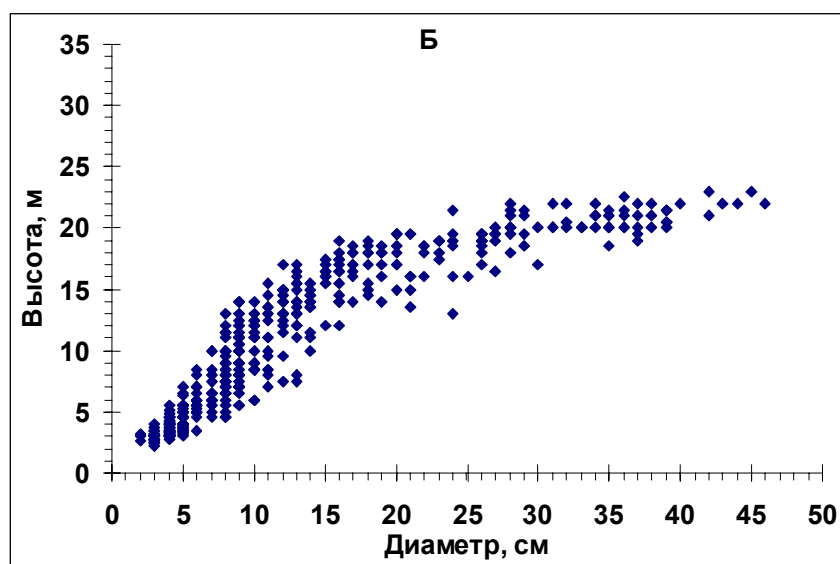
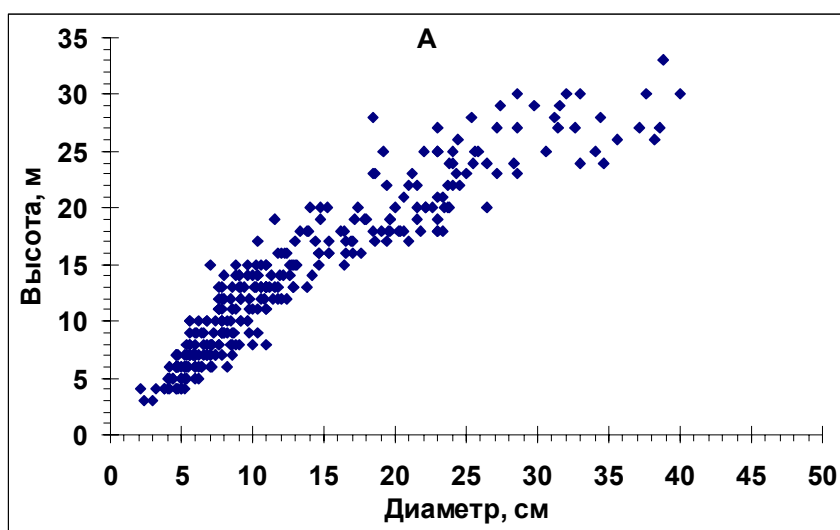
Обсуждая количество и качество возобновления ели в заповеднике, нужно отметить адаптированность ели к любому из вариантов смены поколений – подеревной на месте единичных вывалов, групповой в окнах и массовой на сплошных вывалах. Однако, наилучшие лесорастительные условия и качество растущего елового или смешанного леса достигается на участках, где «подготовленные» постепенным изреживанием и образованием окон ельники полностью вываливаются ветром.

Глава V. Верхние ярусы древостоя на пробных площадях

На модельном участке ЦЛЗ еловый древостой разновозрастный, возрастной ряд непрерывный, с постепенным уменьшением количества особей от младших возрастов к старшим. Максимальный возраст ели 210 лет, средний – 110 лет. В Нижнесви́рском заповеднике древостой также разновозрастный, максимальный возраст ели 260 лет, средний 123 года.

Рассматривая зависимость диаметра на уровне груди и высоты елей в двух заповедниках (Рис. 2А,Б) можно отметить значительные различия.

Рис. 2. Зависимость диаметра елей от высоты: А – модельный участок ЦЛЗ ($r=0,94$; $m_r=0,007$; $n=302$), Б – Нижнесви́рский заповедник ($r=0,89$; $m_r=0,010$; $n=459$).



В Нижнесви́рском заповеднике, достигнув высоты около 18 м, деревья замедляют рост в высоту, продолжая увеличивать диаметр. В итоге, максимальная высота ели здесь 23 м при диаметре 46 см. Небольшая высота верхнего яруса по-видимому объясняется постоянными ветрами с Ладожского озера, угнетающими дальнейший рост елей в высоту. На отрицательное влияние ветров на рост деревьев указывает А.А. Молчанов (1970). В сочетании с хорошим почвенным дренажем, это способствует поддержанию елового древостоя путем подременной замены.

В ЦЛЗ ели постоянно растут в высоту по мере увеличения диаметра, они достигают 30–33 м при диаметре 40 см. При плохом почвенном дренаже, характерном для ЦЛЗ, деревья верхнего яруса, обладающие высокой парусностью, очень незначительной толщиной корневых дисков и их большой площадью (Алексеев, 1935), вываливаются рано и группами. То есть в древостоях ЦЛЗ ели выпадают еще не достигнув кульминации своего роста в высоту (конечный период замедленного роста отсутствует, Рис. 2А).

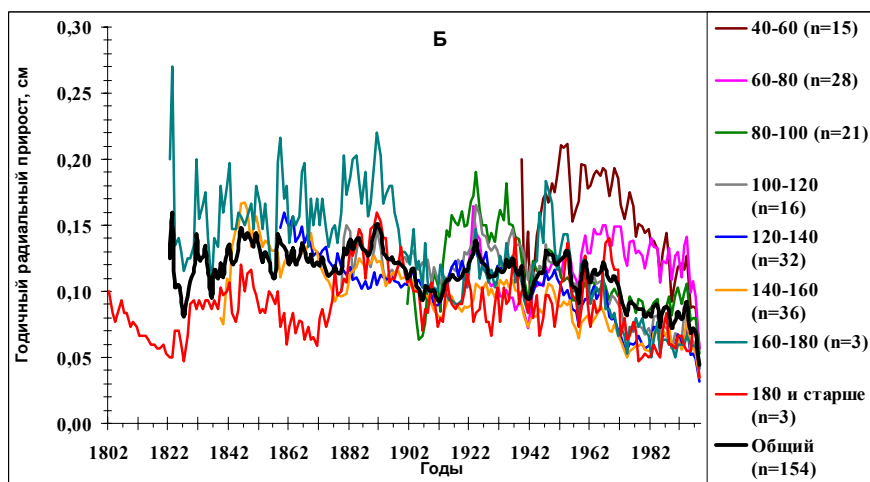
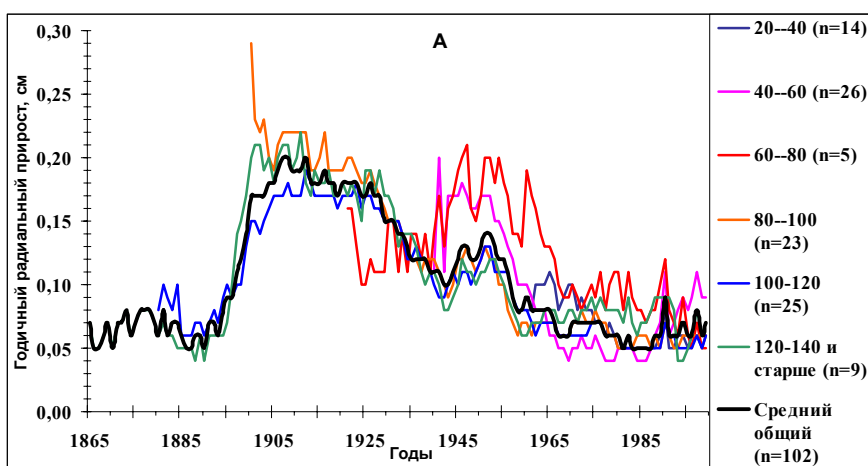
В ЦЛЗ погодичная динамика приростов по радиусу (средних по каждому классу возраста) представлена на Рис. 3А. Здесь и на рис. 3Б классы возраста указаны по кернам на уровне груди. В рисунке использованы все взрослые ели, а из двух младших возрастных групп выбраны модельные в случайном порядке.

В период до 1885 года две сохранившиеся до настоящего времени возрастные группы елей имели низкие приросты по радиусу (0,4–1,0 мм/год) и слабую положительную корреляцию приростов ($r=0,54$, $r^2=0,29$, $m_r=0,223$).

В период 1890–1900 годов, после предполагаемого образования окна, эти же деревья синхронно увеличили прирост более чем вдвое. При этом коэффициент корреляции составил 0,90 ($r^2=0,82$, $m_r=0,055$).

В последующие 40 лет (1901–1940) древостой пополнился четвертой и третьей возрастными группами ели. Четвертая (сейчас это 80–100-летние деревья) отличается большими начальными приростами по радиусу, около 3 мм/год, и хорошей положительной корреляцией приростов со старшими возрастными группами: $r=0,75$; 0,80; 0,90; $r^2 > m_r$. Третья возрастная группа достигла уровня груди не менее чем через 30 лет после образования окна.

Рис. 3. Средний радиальный прирост елей разных классов возраста; А – модельный



участок ЦЛЗ (0,42 га), Б – Нижнесвирицкий заповедник (0,36 га).

Она характеризуется малочисленностью, небольшими начальными приростами по радиусу (около 1,5 мм/год) и отсутствием корреляции приростов со старшими елями (r от -0,01 до -0,05, $r^2 < m_r$). С моей точки зрения эти признаки типичны для возрастных групп, формирующихся в конечный период зарастания окна, когда основные ресурсы (валеж, пространство, освещение) уже использованы старшими поколениями ели.

В следующее 20-летие (1941–1960 гг.) развитие древостоя на модельном

участке определялось, по-видимому, возникновением второго окна. В этот период радиальные приросты вновь скачкообразно увеличиваются. При этом коэффициенты

корреляции у всех возрастных групп, в том числе третьей, составляют от 0,55 до 0,88 ($r^2 > m_r$).

Последний период (1961–1995 гг.) характеризуется малыми, как и до образования окон, радиальными приростами елей (0,4–1,2 мм/год). У большинства возрастных групп достоверная корреляция изменений радиальных приростов отсутствует.

Таким образом, на модельном участке в ЦЛЗ, на фоне, в основном, независимых колебаний радиального прироста елей разного возраста, выделяется общий период хорошего роста, продолжавшийся с 1890 по 1940 год, а затем благоприятные для большинства деревьев 1941–1960-е годы. Периоды увеличения радиальных приростов елей на модельном участке можно объяснить только внутрифитоценоотическими причинами, доминирующими над остальными, поскольку на других пробных площадях (в том же ЦЛЗ) они не совпадают по времени. На основании динамики годичных приростов я предполагаю оконное происхождение древостоя на модельном участке и датирую образование окон концом 80-х годов 19 века и концом 30-х годов 20 века (Рис. 3А).

Кривые радиального прироста елей по Нижнесвирскому заповеднику представлены на Рис. 3Б. В целом, динамика среднего прироста деревьев разного возраста в Нижнесвирском заповеднике, по сравнению с ЦЛЗ, отличается выравненностью во времени, отсутствием значительных общих подъемов.

До 1900 г. радиальные приросты елей колебались в пределах 0,05–0,23 см/год. Достоверной корреляции этих колебаний у елей от 5 до 9 классов возраста не наблюдается ($r^2 < m_r$), за исключением отрицательной корреляции приростов деревьев 6 и 9 классов возраста ($r = -0,80$, $r^2 > m_r$), причины которого неясны.

На протяжении прошлого столетия достоверная положительная корреляция ($r^2 > m_r$), радиальных приростов обнаруживается у елей всех возрастных групп, за исключением третьей (сейчас этим елям 60–80 лет), развивавшейся независимо ($r^2 < m_r$). Положительная корреляция приростов елей разных возрастов наблюдается на фоне уменьшения приростов (от 0,10–0,12 до 0,05–0,07 см/год), то есть в XX веке происходило общее ухудшение роста елей на модельном участке. Подробнее ельники Нижнесвирского заповедника мной не изучались. По визуальных наблюдениям, сравнительно большие окна для Нижнесвирского заповедника не характерны.

Глава VI. Динамика еловых лесов в связи с образованием окон

Сравнение фитоценоотических условий в прошлом и настоящем. Возвращаясь к древостою модельного участка в ЦЛЗ можно сказать, что по густоте насаждения, возрастной структуре, приростам в первое десятилетие на уровне груди и дендрохронограммам лесорастительные условия в выявленных окнах были промежуточными между современными большими и средними окнами. Вывалы были довольно большие по площади (по крайней мере 40×50 м), но разновременные, с образованием большого количества загущенного и не совсем одновозрастного подроста (в пределах 40 лет). Радиальные приросты в 1-ое 10-летие на уровне груди в среднем около 2 см. На значительные размеры окон указывает большая примесь мелколиственных пород в окне 1940-х годов.

В ЦЛЗ для выявления условий формирования еловых древостоев в прошлом были заложены пробные площади на территории, охватывающей около 10 км², в наиболее

сохранившихся древостоях, недалеко от современных сплошных вывалов (Таблица 4).

Таблица 4. Радиальные приросты в первое десятилетие на уровне груди (см) модельных елей на пробных площадях; n – количество деревьев, m – ошибка средней арифметической.

тип ельника	№пл.	H(м)	n	Диаметр (см)	возраст по керну	1-ые 10 лет на уровне груди	m
Чернично-сфагновый	1	30	1	33	165	1,5	0,38
		22–29	4	18–31	91–107	2,2	
Черничный	17	28	1	29	192	2,2	0,31
		18–30	4	21–40	98–116	2,0	
Черничный	107	25–30	3	25–45	92–98	3,1	0,69
		5–7	4	4–7	16–33	1,1	0,31
Кислично-щитовниковый	68-71	16–35	6	15–44	121–171	0,9	0,34
		8–30	10	8–31	50–72	1,6	0,29
Кислично-щитовниковый	63	28–34	3	21–43	120–135	3,0	0,88
		5–17	6	5–21	33–56	1,3	0,10
Кислично-щитовниковый	64-65	30–34	4	30–44	139–162	1,9	0,47
		8–24	7	8–24	35–54	2,1	0,23
Неморальный	106	18–33	4	24–46	107–129	1,9	0,37
		17	1	17	70	1,5	
Чернично-кислично-щитовниковый	66	16–31	3	18–50	92–143	1,4	0,50
		5–24	5	6–21	50–57	1,0	0,31
Чернично-зеленомошный	18	20–29	2	29–32	115–150	1,5	0,24
		15–27	3	9–25	43–62	1,6	
Чернично-сфагновый	2-5	25–28	3	20–34	210–250	0,6	0,13
		8–30	13	7–36	90–170	0,8	0,05
Чернично-сфагновый	6	17–25	5	15–35	121–141	1,4	0,25
Чернично-сфагновый	7-8	29	1	35	168	0,5	0,38
		28–32	5	23–38	122-137	2,7	
		8–17	8	8–16	38–52	1,3	

Из 20 площадок на 4 (пл. №107, 63, 7-8) имеются явные признаки древостоя, сформировавшегося на сплошных вывалах (унификация возраста на уровне груди, радиальные приросты в 1-ые 10 лет на уровне груди, возрастной интервал между одновозрастным старшим и разновозрастными младшими поколениями, большая примесь лиственных пород).

По t-критерию (Таблица 5) начальные приросты деревьев на площадках №107, 63, 7-8 достоверно отличаются от фоновых участков древостоя на 0,1–5% уровне значимости. Приросты на двух площадках (№107 и 7-8) достоверно отличаются также от средних окон на 5% уровне значимости. Отличия от сплошных вывалов на всех трех площадках недостоверны, а на двух из них $t < 1$.

Таблица 5. Сравнение по t-критерию радиальных приростов в первое десятилетие модельных елей на предполагаемых сплошных вывалах прошлого с современными приростами

Сравниваемые пары	t-критерий	Уровень значимости достоверности различий (%)
Пл. №107–фон	3,61	1
Пл. №63–фон	2,72	5
Пл. №7-8–фон	5,53	0,1
Пл. №107–окно	2,14	5
Пл. №63–окно	1,58	–
Пл. №7-8–окно	2,75	5
Пл. №107–сплошной вывал	0,42	–
Пл. №63–сплошной вывал	0,45	–
Пл. №7-8–сплошной вывал	1,71	–

Таким образом, древостой на пробных площадках 107, 63, 7-8 сформировался, по всей видимости, на сплошных вывалах. Приблизительное время образования этих вывалов – 1900-е и 1870-е годы.

На заросшие средние окна наиболее похожи площадки №66 и 68-71. Происхождение древостоев на остальных пробных площадках четко не идентифицируется. В прошлом, вероятно, средние окна преобладали, судя по приростам на большинстве проб, но из-за меньшего размера, «попасть» в них и выявить характерные для них параметры, сложнее.

Столетние окна визуально слабо различимы в составе древостоя. Поэтому, уже то, что в трех из двенадцати проб обследованного массива выявлены разновозрастность и большие начальные приросты, характерные для больших вывалов, говорит об их распространенности в прошлом. При этом по выше перечисленным индикаторным признакам на небольших пробах выявляются только участки сплошных вывалов, зарастающие без смены. В современных больших окнах они занимают около половины площади.

Вывал древостоя при образовании выявленных больших окон в ЦЛЗ в прошлом не был, по-видимому, столь тотальным. В двух (из трех) заросших больших окнах, единично присутствуют деревья (№2-пл.63, №3-пл.8, №1-пл.7), на 10–40 лет старше основного поколения, на момент образования окна бывшие тонкомером диаметром 3,6–5,6 см на уровне груди. Это наводит на мысль о том, что большие окна могли образоваться не обязательно при урагане, а возможно просто при сильных ветрах.

О неравномерности процесса разрушения древостоя в ЦЛЗ свидетельствует увеличение среднего возраста ельников до переломного 1987 года. В 1939 году в южном лесничестве средний возраст ельников составлял 83 года, а к 1984 он достиг 131 года. После урагана 1987 года средний возраст снизился до 116 лет (Пугачевский, Шапошников, 1999). Эти данные указывают на широкомасштабное обновление ельников ЦЛЗ в конце 19-го века. Таким образом, сплошные вывалы являются нормальным, а не исключительным явлением в динамике ельников ЦЛЗ.

Повышенной ветровальности ельников ЦЛЗ способствуют: поверхностная корневая система при крупных размерах елей и монодоминантность древостоя на большой площади. Представляет интерес также следующее. По данным P.J. Burton (2002), наи-

более уязвимы к ветру деревья с соотношением высоты к диаметру более 71; именно они выпадают первыми. На модельном участке в ЦЛЗ у елей верхних ярусов индекс Бёртона составил 68–164, в среднем 100. При этом только у 3 елей из 114 (2,6%) он не превысил 71. В Нижнесвирском заповеднике, для которого большие окна не характерны, соотношение высоты и диаметра составило 35–163, в среднем 89, а количество ветроустойчивых елей – 61 из 214 (28,5%).

Подверженность территории сильным, дестабилизирующим ветрам, в сочетании с предрасположенностью деревьев к вывалу, может приводить к синхронизации ураганами циклической динамики еловых древостоев на большой территории – от формирования близких по возрасту молодняков до спелых ельников, и, возможно, поддерживаться неопределенно долго близким по времени распадом старших генераций и в отсутствие урагана. В этой связи, при зарастании больших вывалов немало важное значение имеют смены на вторичные породы, задерживающие формирование ельника и частично компенсирующие синхронность, заданную ураганными вывалами.

Выводы

1. Изучение оконной динамики показало, что в настоящее время обновление еловых лесов в ЦЛЗ осуществляется тремя основными путями:

- подеревной заменой на месте единичных вывалов;
- пятнами возобновления на месте групповых вывалов в средних окнах;
- зарастанием сплошных вывалов предварительным еловым подростом и вторичными породами.

2. В ходе работы выявлены особенности формирования лесов, восстанавливающихся в разных типах окон.

При подеревной замене поддерживается разновозрастная структура древостоя.

В средних окнах создаются благоприятные условия для развития подростка ели и формируется еловый древостой с разновозрастным старшим поколением (диапазон возраста 30–50 лет).

В больших окнах формируются ельники, близкие к абсолютно одновозрастным (в пределах 10–15 лет) на уровне груди на участках без смены пород. Такие участки маркируют большие окна прошлого вплоть до распада старшего поколения ели. Преимущественно в больших окнах возобновляются береза и осина, а также переходит в древесную форму липа. В случае малочисленности или неравномерности размещения предварительного подростка ели на момент сплошного вывала, они образуют вторичные леса с примесью ели. По мере разреживания листовенного полога, возобновление ели продолжается. На участках со сменой формируется относительно разновозрастный ельник с большой примесью листовенных пород. В результате, на месте сплошных единовременных вывалов создается мозаика из пятен ельника с разной возрастной структурой.

3. Установлены достоверные различия скорости роста главной оси подростка ели в высоту с уровня груди и по радиусу на уровне груди в фоновых участках, средних и больших окнах. Наибольшими приростами по радиусу в первое десятилетие на уровне груди отличается подрост в больших окнах – 3,4 мм/год; в средних окнах приросты составляют 1,6 мм/год; в фоновых участках ельников – 0,6 мм/год.

4. Выявленные отличительные признаки ельников, растущих в больших окнах, позволили обнаружить участки, сформировавшиеся по типу больших окон 90–130 лет назад. Полученные результаты свидетельствуют о том, что большие вывалы в ЦЛЗ были и раньше.

5. Сравнение современного подростка со старыми особями в молодом возрасте не выявило улучшения роста ели в последние сто лет. Скорость роста ели в высоту и по радиусу зависит преимущественно от фитоценологических условий (главным образом размера окон).

6. Ветровальные окна всех типов, включая ураганные вывалы, обеспечивают преемственность поколений на конкретной территории благодаря сохранению предварительного подростка. Поэтому для приближения лесовозобновления на вырубках ельников к естественному процессу зарастания окон непременным условием должно быть сохранение предварительного подростка ели.

Список публикаций по теме диссертации

1. Пукинская М.Ю. К восстановлению еловых древостоев на участках ветровальных «окон» // Бот. журн. 2006. Т.91. №6. С.879-891.
2. Пукинская М.Ю. Возобновление ели на сплошных ветровальных вывалах в Центрально-Лесном Биосферном государственном заповеднике // Материалы I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге. СПб, 2006. С. 96–97.
3. Герасименко Г.Г., Пукинская М.Ю. Особенности формирования лесных климаксовых сообществ на примере разных типов ельников // Бот. журн. 2002. т. 87. №12. С. 58–72
4. Пукинская М.Ю. Формирование пространственной структуры елового древостоя в процессе климаксовой динамики // Тезисы докладов VII Молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге. СПб: изд. "Буслай", 2000. С. 200.
5. Pukinski M. The forming of spatial spruce wood structure in climax dynamics // Abstracts for conference "Disturbance Dynamics in Boreal Forests". Helsinki, Yliopistopaino, 2000. P. 43.
6. Мирин Д.М., Пукинская М.Ю. О взаимовлиянии растительности и почвы в коренных таежных лесах // Тезисы докладов Всероссийской молодежной конференции «Растение и почва». СПб: НИИХ СПбГУ, 1999. С. 151-152.