

УДК 581.526.426.2(470.22)

© С. А. Комолова, Д. М. Мирин

**ОСОБЕННОСТИ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ ДИНАМИКИ ЕЛЬНИКОВ  
КИСЛИЧНОГО И НЕМОРАЛЬНО-КИСЛИЧНОГО ТИПОВ**S. A. KOMOLOVA, D. M. MIRIN. PATTERN OF REESTABLISHMENT DYNAMICS OF PICEETUM  
OXALIDOSUM AND P. NEMORALIOSO-OXALIDOSUM

Изучены разнообразные пути восстановления ельников кисличного и неморально-кисличного типов и их производных на северо-западе России после всех нарушений. Показано, что восстановление ельника кисличного идет с участием 10 промежуточных древесных видов в качестве эдификаторов и созидификаторов, а ельника неморально-кисличного — 6. Представлена характеристика трех типов демутиационных рядов: нормального, слабоаберрационного и сильноаберрационного.

Ключевые слова: ельник-кисличник, ельник неморально-кисличный, восстановительная динамика.

Еловые леса кисличной группы (*Piceetum oxalidosum*) представляют зональный тип растительности европейской южной тайги и отражают особенности ее восстановительной динамики. Восстановительная динамика в ельниках кисличной группы после различного рода нарушений в настоящее время мало изучена, но это важный вопрос для понимания механизмов устойчивости экосистем таежной зоны и принципов автогенной динамики лесов вообще.

С. И. Коржинский еще в 1891 г. заметил (Основы..., 1964), что современное состояние растительности какой-либо страны есть лишь одна из стадий непрерывных изменений ее растительного покрова, результат минувших условий, зачаток будущих. Первый обзор данных по динамике растительности сделал F. Clements в 1916 г. (Основы..., 1964), и в течение XX в. интерес к этой проблеме постепенно увеличивался. Это в первую очередь связано с усилением воздействия человека на природные экосистемы (Bonap et al., 1989). Динамика лесных биогеоценозов проявляется в разных формах. В. Н. Сукачев (Основы..., 1964) предложил классификацию, в которой выделил 2 уровня динамики биогеоценозов. Автогенные сукцессии, или биогеоценогенез, по этой классификации подразделены по преобладающим факторам развития (сингенез, эндогенез, филоценогенез). В любой системе развитие никогда не проявляется в чистом виде, всегда осложняясь рядом случайностей. Соотношение закономерности и случайности различно на стадиях сукцессии растительности. Для всех автогенных сукцессий закономерно усиление преобразования экотопа биоценозом и увеличение длительности существования сообществ (Разумовский, 1981).

Проблема восстановления древостоев темнохвойных лесов рассматривается давно. В ходе восстановительных сукцессий в таких лесах происходит закономерная смена состава и доминирования древесных пород (Колесников, 1979). Подробная схема восстановительной динамики темнохвойно-кедровых лесов предложена в работах В. Н. Седых и Е. П. Смолоногова (1975). Большинство еловых лесов кисличной группы северо-запада России сформировалось на заброшенных пашнях (Сеннов, 1992). Признаками древостоев первого этапа восстановительной смены после сельскохозяйственного пользования являются: смешанный состав с преобладанием березы или осины, сложная форма, низкая полнота первого яруса при хорошем росте и высоком бонитете, постепенное увеличение класса бонитета всего древостоя (Siren, 1955; Schmidt-Vogt, 1991).

Некоторые особенности восстановительной динамики растительности связаны с характером окружающих данный участок биогеоценозов. В ландшафтах с преобладанием еловых местообитаний смена сосны и березы елью протекает более интенсивно (Волков, Шелехов, 1985). Во многих работах показана поливариантность ранних стадий восстановления таежных лесов (Кузьменко, 1991; Ильина, 1991; Сеннов, 1992). Поливариантность связана как со случайностью соотношения различных промежуточных древесных пород, так и с различиями в плотности и сроках вселения коренной породы (Попов, 1988; Ипатов, 1990; Сеннов, 1992). По мере приближения к климаксовой стадии сукцессии поливариантность динамических рядов снижается. В одних и тех же эдафических условиях в разных климатических зонах возобновление хвойных пород на вырубках происходит по-разному. Исследования на Южном Урале показали, что лесовосстановление под пологом насаждений и на вырубках в подзоне южной тайги протекает значительно активнее, чем в хвойно-широколиственных лесах (Исаева, Луганский, 1975).

Цель данного исследования — выявление особенностей восстановительной динамики в еловых лесах кисличного и неморально-кисличного типов на северо-западе России.

### Характеристика районов исследования

Исследования восстановления еловых лесов кисличной группы проводили в Ленинградской обл., Карелии и Центральном лесном биосферном государственном заповеднике (ЦЛБГЗ). Ленинградская обл. расположена на северо-западе Восточно-Европейской равнины. Основным типом рельефа является холмистая равнина с хорошо развитой гидрологической сетью. Во всех районах исследований в пределах Ленинградской обл. почвообразующими породами являются различные по механическому составу четвертичные отложения в основном ледникового происхождения. В Республике Карелия исследования проводили в пределах Приладожской низменности, которая представляет собой всхолмленную равнину. Климат Ленинградской обл. и Республики Карелия субокеанический (Агроклиматический..., 1959). ЦЛБГЗ находится на западе Тверской обл. в пределах Верхне-Волжского возвышенно-равнинного геоморфологического района. Климат этой территории умеренно-континентальный.

Вся исследованная территория относится к подзоне южной тайги, и только небольшая часть описаний растительности выполнена в южной части подзоны средней тайги (Ниценко, 1958). В Ленинградской обл. преобладают мелколиственные леса и еловые леса группы зеленомошных. В составе лесов незначительное участие принимают широколиственные породы. Их роль возрастает в нижних частях речных долин, на выходах ордовикских, силурийских и девонских известняков и по южному берегу Финского залива (Ниценко, 1955, 1959; Давыдов, 1966). ЦЛБГЗ расположен в южной части подзоны южной тайги. На территории заповедника преобладают еловые леса кисличной группы, характерно устойчивое доминирование *Oxalis acetosella* и значительное участие *Dryopteris expansa*, высокая встречаемость некоторых неморальных видов, лесного разнотравья и таежного мелкотравья (Жуков, Шиманюк, 1966, Шапошников, 1988). Во всех регионах исследования преобладают вторичные леса.

### Материал и методика

В качестве основного метода исследования автогенных сукцессий был выбран метод установления сукцессионных связей на основе пространственных фитоценологических рядов сообществ. Хотя это и не прямой метод, но правильно подобранная совокупность косвенных доказательств может в высокой степени обеспечить достоверность вывода (Александрова, 1969).

Материал для исследований был собран в полевые сезоны 1994—1997 гг. Пробные площади (20 × 20 м) были заложены в различных типах травяных ельников и фитоценозах, являющихся стадиями восстановления травяных ельников после раз-



личных нарушений. Геоботанические описания выполнены по стандартной методике (Сукачев, Зонн, 1961; Понятовская, 1964). Общее число описаний фитоценозов, относящихся к экотопическим системам ельников кисличного и неморально-кисличного, составило 118. Описания включают в себя характеристику положения пробной площади в рельефе, положение описываемого фитоценоза в растительном покрове, подробные параметры древостоя: распределение пород по ярусам, число стволов каждой породы на пробной площади, средние и максимальные значения высоты и окружности ствола деревьев каждого вида по пологам, возраст господствующих деревьев для всех пород, площадь сечения стволов для каждой породы на 1 га. Было оценено общее проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохового ярусов, измерено проективное покрытие и высота каждого вида подростка, изучены характеристики подроста и возобновления для каждой древесной породы: число особей каждого вида дерева на 1 га, высота подроста для каждой породы и возраст подроста ели; плотность возобновления для каждой породы. Для определения возраста деревьев были взяты керны 5 господствующих в фитоценозе елей и 2 деревьев каждой из остальных пород с помощью бура. В качестве количественной характеристики жизненности компонентов древостоя использовали бонитет, рассчитанный по открытой 10-балльной бонитировочной шкале для ели, осины, березы и сосны (Ипатов, Герасименко, 1988; Ипатов и др., 1995). При анализе использовали общий бонитет по площади сечения ствола как наиболее показательный.

Сумкнутость крон оценивали визуально, сквозистость определяли с помощью сквозистомера (Ипатов и др., 1979). На пробных площадях сделали морфологические описания почвенных разрезов и взяли образцы почв для анализов из гумусовоаккумулятивного горизонта и нижнего горизонта почвенного профиля. Определение механического состава мелкозема произведено по методу Качинского.

Для оценки биоразнообразия использовали индекс Шеннона ( $H' = -\sum p_i \ln p_i$ , где  $p_i$  — доля проективного покрытия  $i$ -го вида от суммарного проективного покрытия), число видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов (Мэгарран, 1992).

### Результаты и их обсуждение

Описанные ельники кисличной группы и их производные сообщества произрастают на разных по механическому составу почвах — от песков до тяжелых суглинков. Кислотность нижних горизонтов почв варьирует от 4.9 до 6.0, гумусово-аккумулятивных горизонтов — от 4.2 до 5.5.

Восстановительные ряды подразделены по плотности основного поколения ели на нормальные (плотность близка к максимально возможной в данных условиях для данной возрастной группы), слабоабберрационные (плотность популяции ели понижена, но при развитии леса в течение одного поколения деревьев она постепенно достигнет «нормальных» значений) и сильноабберрационные (через устойчиво производные сообщества с сильно пониженной плотностью популяции ели).

Описания растительности были распределены по 5 основным и 4 переходным стадиям динамических рядов. 1-я стадия — до дифференциации кустарничкового и древесного ярусов — содержит описания, относящиеся к 11 социациям кисличного ряда. Переходная стадия — молодой лиственный лес 20—35 лет — 4 социации. 2-я стадия — развитый лиственный или мелколиственно-сосновый лес — 23 социации. 3-я стадия — лиственно-еловый лес с елью в первом ярусе — 10 социаций. 4-я стадия — одновозрастный еловый лес с незначительной примесью других пород в древостое — 9 социаций. Переходная стадия — распад одновозрастного леса (ветровал) с доминированием древесных пород нижних ярусов — 1 социация. 5-я стадия — разновозрастный ельник — 2 социации. Климаксовый цикл динамики растительности представляет собой внутрифитоценозную динамику, обусловленную самовозобновительным процессом. Участки растительного покрова, различающиеся своим положением в климаксовом цикле, нельзя считать разными ассоциациями, так как они образуют фитогенную мозаику, не обусловленную какими-либо

ТАБЛИЦА 1

Характеристика строения фитоценозов стадий восстановления ельника кисличного (среднее  $\pm$  стандартная ошибка)

Характеристика	Стадия				
	1-я	2-я	3-я	4-я	5-я
Сквозистость древостоя, %		25.9 $\pm$ 2.0	29.7 $\pm$ 2.4	21.2 $\pm$ 2.4	24.0 $\pm$ 8.8
Проективное покрытие, %					
кустарникового яруса	17 $\pm$ 8.2	13 $\pm$ 2.5	11 $\pm$ 2.8	10 $\pm$ 2.1	12 $\pm$ 0.3
травяно-кустарничкового яруса	58 $\pm$ 8.5	53 $\pm$ 3.7	58 $\pm$ 5.1	65 $\pm$ 5.6	69 $\pm$ 2.7
мохового яруса	7.1 $\pm$ 1.4	7.7 $\pm$ 1.1	10 $\pm$ 2.3	32.4 $\pm$ 6.4	20.5 $\pm$ 4.6
Число видов трав и кустарничков на пробную площадь, шт.	28 $\pm$ 2.2	28 $\pm$ 1.6	26 $\pm$ 1.6	28 $\pm$ 1.9	32 $\pm$ 1.1

внешними по отношению к растительности факторами (Beatty, Stone, 1986; Schmidt-Vogt, 1991).

В ходе автогенных сукцессий в ельниках кисличной группы происходит увеличение среднего возраста елового древостоя (70 лет на второй стадии, 80 лет на третьей, 95 лет на четвертой стадии). При переходе к разновозрастному ельнику увеличения среднего возраста не происходит (средний возраст ели на пятой стадии — 90 лет). На второй стадии значения среднего бонитета ели ниже, чем на стадиях развития сообществ, в которых ель участвует в сложении первого яруса древостоя. Снижение бонитета ели на ранних стадиях восстановления, скорее всего, связано с ее подчиненным положением в данных фитоценозах и большей зависимостью от ценотических условий.

В случае сильноабerrационных рядов одновозрастные ельники не образуются, а в течение нескольких поколений деревьев, по-видимому, формируется разновозрастный еловый древостой, увеличение доли ели в древостое происходит не ступенчато, как в нормальных рядах, а постепенно. После несплошного ветроповала сообщество 3-й стадии может сразу переходить в 5-ю стадию, которая, вероятно, должна отличаться большим участием вторичных пород в древостое.

В ходе сукцессии изменяются ярусность и мозаичность растительных сообществ. После нарушения до формирования развитого вторичного леса мощность растительного покрова возрастает. Вследствие большей потенциальной высоты ели по сравнению с большинством вторичных древесных пород в условиях южной тайги во время стадий лиственнично-елового леса и одновозрастного ельника мощность растительного покрова продолжает увеличиваться более медленными темпами. На разных стадиях демутации хорошо выражен только один или два древесных яруса. Единый древесно-кустарниковый ярус 1-й стадии сменяется либо двумя хорошо развитыми ярусами древостоя, либо (в случае aberrационных рядов) одноярусным древостоем и довольно хорошо развитым ярусом подлеска на 2-й стадии демутации. На 3-й и 4-й стадиях демутации хорошо развит только один ярус древостоя. При переходе к стадиям климаксового цикла ярусная структура древостоя и подлеска в ельнике кисличном усложняется. В древостое обычно хорошо выражен второй ярус, иногда есть намечающийся третий ярус. Подлесок в разновозрастных ельниках также часто дифференцирован по высоте на два подъяруса.

На второй стадии восстановления ельника кисличного травяно-кустарничковый ярус развит наиболее слабо по сравнению с другими стадиями (табл. 1). Максимальное развитие кустарничкового яруса наблюдается на 1-й стадии демутации. Общее покрытие мохового яруса возрастает к стадии одновозрастного елового леса, что, видимо, связано с развитием биогеоценотического горизонтального подстилки и особенно с уменьшением доли лиственных пород в древостое и соответственно уменьшением слоя ежегодного опада.



ТАБЛИЦА 2

Плотность возрастных групп ели в разных типах восстановительных рядов ельника кисличного на 2-й стадии

Ряды	Плотность древостоя, экз./га			
	1-й ярус	2-й ярус	Подрост	Возобновление
Нормальные	$\frac{40 \pm 13}{56}$	$\frac{396 \pm 141}{596}$	$\frac{1513 \pm 281}{1190}$	$\frac{624 \pm 345}{1466}$
Слабоабerrационные	$\frac{16 \pm 12}{35}$	$\frac{116 \pm 38}{108}$	$\frac{744 \pm 143}{405}$	$\frac{763 \pm 383}{1083}$
Сильноабerrационные	$\frac{0}{0}$	$\frac{90 \pm 46}{102}$	$\frac{400 \pm 84}{187}$	$\frac{275 \pm 128}{287}$

Примечание. Над чертой — среднее  $\pm$  стандартная ошибка; под чертой — стандартное отклонение.

Основная часть популяции ели на стадии мелколиственных молодняков представлена возрастной группой подроста (10—30 лет) преимущественно предварительного возобновления.

В нормальном ряду плотность подроста ели на 1-й стадии составляет около 1000 экз./га, в слабоабerrационном ряду — 300—600, в сильноабerrационном ряду — менее 250 экз./га и подрост может вовсе отсутствовать. Возобновление ели на вырубке затруднено и его плотность в нормальном и слабоабerrационном рядах составляет 200—600 экз./га, а в сильноабerrационном — менее 100, а может отсутствовать.

На стадии лиственного леса ель в сложении первого яруса древостоя не участвует. Лишь в некоторых случаях встречаются единичные особи в количестве до 50 экз./га, происходящие из предварительного подроста. В зависимости от сохранности предварительного подроста и времени вселения основной генерации ели ее количество во втором ярусе древостоя варьирует в нормальном ряду в среднем от 200 до 600 экз./га, в слабоабerrационном ряду — от 50 до 200 и не превышает 100 экз./га или вовсе отсутствует в составе древостоя в сильноабerrационном ряду (табл. 2). Плотность подроста ели на этой стадии в нормальном ряду достигает больших величин (в среднем 1000—1800 экз./га, а иногда и больше). Его количество снижается к слабоабerrационному ряду и очень невелико в сильноабerrационном. Количество возобновления ели на второй стадии варьирует в очень широких пределах даже в одном типе восстановительного ряда.

В сильноабerrационном ряду возобновление ели во вторичном лесу происходит слабо и его количество меньше, чем елового подроста.

При переходе к 3-й стадии восстановления — выходу ели в первый ярус древостоя — структура популяции ели существенно меняется. Это связано с переходом ели в генеративное состояние и переходом эдификаторной роли от вторичных древесных пород к ели. Плотность елового древостоя на этой стадии в нормальном ряду составляет обычно 250—500 экз./га в первом ярусе и 150—300 — во втором (табл. 3), 800—1000 экз./га для подроста и 300—800 для возобновления. В слабоабerrационном ряду на этой стадии резко усиливается процесс возобновления ели, и при невысокой плотности древостоя ели (100—200 экз./га в первом ярусе и 50—150 — во втором) количество подроста достигает 1500—2500 экз./га. В зависимости от плотности старших возрастных групп ели количество возобновления на этой стадии в слабоабerrационном ряду варьирует от 0 до более 2000 экз./га. В сильноабerrационном ряду восстановления ельника кисличного усиления возобновления ели на этой стадии не происходит.

ТАБЛИЦА 3

Плотность возрастных групп ели в разных типах восстановительных рядов ельника кисличного на 3-й стадии

Ряды	Плотность древостоя, экз./га			
	1-й ярус	2-й ярус	Подрост	Возобновление
Нормальные	$\frac{325 \pm 28}{75}$	$\frac{175 \pm 44}{117}$	$\frac{950 \pm 158}{419}$	$\frac{568 \pm 276}{730}$
Слабоабerrационные	$\frac{153 \pm 23}{65}$	$\frac{100 \pm 29}{82}$	$\frac{1819 \pm 39}{1102}$	$\frac{1888 \pm 1301}{3680}$
Сильноабerrационные	$\frac{167 \pm 44}{76}$	$\frac{92 \pm 58}{101}$	$\frac{167 \pm 94}{163}$	$\frac{400 \pm 236}{409}$

При распаде лиственной части древостоя в связи с появлением благоприятных микроместообитаний для поселения и развития проростков и некоторым ослаблением влияния древостоя на нижние ярусы растительного покрова процесс возобновления ели значительно усиливается. На этой стадии слабоабerrационные ряды с большой плотностью высокого подростка на предыдущей стадии при выходе подростка в древостой сливаются с нормальными рядами. Плотность елового древостоя в нормальных рядах на этой стадии составляет 400—650 экз./га в первом ярусе и до 400 во втором ярусе (табл. 4). Второй ярус ели образован большей частью угнетенными особями того же поколения, что и в первом ярусе. Иногда второй ярус может быть не выражен.

Соотношение между еловым подростом и возобновлением на этой стадии нормального ряда изменяется, количество возобновления превышает количество подростка и достигает более 100 экз./га. В слабоабerrационных рядах с большим запозданием появления основного поколения ели при низкой плотности старших возрастных групп плотность возобновления ели составляет от 3000 до 10 000 экз./га.

ТАБЛИЦА 4

Плотность возрастных групп ели в разных типах восстановительных рядов ельника кисличного на 4-й и 5-й стадиях

Стадия	Плотность древостоя, экз./га			
	1-й ярус	2-й ярус	Подрост	Возобновление
Нормальные ряды				
4-я	$\frac{539 \pm 41}{142}$	$\frac{231 \pm 94}{327}$	$\frac{663 \pm 149}{517}$	$\frac{867 \pm 429}{1485}$
Слабоабerrационные ряды				
4-я	$\frac{313 \pm 133}{18}$	$\frac{63 \pm 38}{53}$	$\frac{438 \pm 438}{619}$	$\frac{6063 \pm 3938}{5568}$
5-я (ветровая)	$\frac{99 \pm 24}{33}$	$\frac{159 \pm 59}{83}$	$\frac{1463 \pm 1188}{1679}$	$\frac{3350 \pm 2950}{4172}$
5-я	$\frac{405 \pm 27}{53}$	$\frac{69 \pm 45}{90}$	$\frac{1508 \pm 412}{823}$	$\frac{1714 \pm 756}{1512}$



ТАБЛИЦА 5

Характеристика строения фитоценозов стадий восстановления ельника неморально-кисличного (среднее  $\pm$  стандартная ошибка)

Характеристика	Стадия				
	1-я	2-я	3-я	4-я	5-я
Сквозистость древостоя, %		20.5 $\pm$ 4.2	31.2 $\pm$ 3.3	25.1 $\pm$ 4.8	17.5 $\pm$ 3.2
Проективное покрытие, %					
подлеска	80	9.5 $\pm$ 3.0	12.8 $\pm$ 3.0	40.1 $\pm$ 7.6	20.5 $\pm$ 5.1
травяно-кустарничкового яруса	61	58 $\pm$ 10.4	71 $\pm$ 6.1	71 $\pm$ 7.6	71 $\pm$ 2.4
мохового яруса	1	4.8 $\pm$ 2.2	11.6 $\pm$ 4.2	21.9 $\pm$ 7.5	10.0 $\pm$ 2.0
Число видов трав и кустарничков на пробную площадь	48	29 $\pm$ 4	29 $\pm$ 2.4	37 $\pm$ 4	30 $\pm$ 1.9

В процессе распада относительно одновозрастного елового древостоя при значительном снижении количества взрослых елей, особенно в первом ярусе, количество подростов возрастает в среднем до 1000—2000 экз./га, а возобновления — до 2000—5000.

При становлении условно коренных разновозрастных ельников кисличных плотность древостоя ели вновь возрастает, но количество елового подростов и возобновления сохраняется на высоком уровне, в среднем по 1000—2500 экз./га в каждой группе.

Динамические ряды в экотопической системе ельника неморально-кисличного, так же как и ельника кисличного, были подразделены по плотности основного поколения ели на 3 типа.

Описания растительности распределены по 5 основным и 4 переходным стадиям динамических рядов. 1-я стадия — до дифференциации кустарничкового и древесного ярусов — содержит описания, относящиеся к 4 социациям неморально-кисличного ряда. Переходная стадия — молодой лиственный лес 20—35 лет — 1 социация. 2-я стадия — развитый лиственный лес — 7 социаций. 3-я стадия — лиственно-еловый лес с елью в первом ярусе — 7 социаций. 4-я стадия — одновозрастный еловый лес с незначительной примесью других пород в древостое — 4 социации. Переходная стадия — распад одновозрастного леса (ветровал) с доминированием древесных пород нижних ярусов — 1 социация. 5-я стадия — разновозрастный ельник — 2 социации.

В ходе восстановления ельника неморально-кисличного происходит повышение среднего возраста древостоя ели на отдельных стадиях по сравнению с ельником кисличным. Средний возраст ели на 2-й и 3-й стадиях составляет около 60 лет, на 4-й — 85, на 5-й — около 100 лет. После выхода ели в первый ярус древостоя ее бонитет практически не меняется и колеблется в районе 10—12 баллов по шкале Ипатова. На стадии вторичного леса средний бонитет ели существенно ниже (около 6 баллов), что связано с сильным влиянием конкуренции со стороны господствующих лиственных пород. Необходимо отметить, что в сообществах экотопической системы ельника неморально-кисличного варьирование бонитетов ели очень велико, по-видимому, это обусловлено сильным варьированием ценотических условий (разнообразием структуры ценочеек).

На второй стадии восстановления ельника неморально-кисличного нижние ярусы фитоценоза развиты наиболее слабо по сравнению с другими стадиями (табл. 5). Сомкнутость подлеска возрастает к 4-й стадии. Максимальное развитие кустарничкового яруса наблюдается на 1-й стадии демутации. Общее покрытие мохового яруса возрастает в стадии одновозрастного елового леса, что, видимо, связано с развитием

ТАБЛИЦА 6

Плотность возрастных групп ели в ельниках неморально-кисличных разного сукцессионного статуса

Статус	Плотность древостоя, экз./га			
	1-й ярус	2-й ярус	Подрост	Возобновление
Нормальный ряд, 4-я стадия	1000	100	0	2700
Слабоабerrационный ряд, 4-я стадия	194±18	97±9	745±418	548±246
	31	16	23	426
Сильноабerrационный ряд, 4-я стадия	250	75	0	100
Сильноабerrационный ряд, 5-я стадия	150	200	2450	900

биогеоценотического горизонта подстилки, с уменьшением доли лиственных пород в древостое и уменьшением слоя ежегодного опада.

В восстановительном ряду ельника неморально-кисличного преобладают сообщества с пониженной плотностью популяции ели. Даже в нормальном ряду восстановления ельника неморально-кисличного плотность ели во всех ярусах меньше, чем в сообществах динамического ряда ельника кисличного. По-видимому, данное явление в первую очередь связано с большей гибелью ели в сообществах этой экотопической системы в первые годы своей жизни. С улучшением богатства почв масса всходов ели заметно уменьшается, также уменьшается их жизнеспособность (Абражко, Абражко, 1996). Кроме того, с усложнением синузальной и ярусной структуры сообществ ухудшаются и световые условия для семян. В густых травяно-кустарничковых синузиях освещенность часто бывает ниже компенсационного пункта ели, что приводит к массовой гибели проростков (Абражко, Абражко, 1996). Большое количество опада лиственных пород, кустарников и трав в неморально-кисличном ельнике приводит к погребению под слоем листьев почти всех проростков ели, доживших до осени, что также приводит к их массовой гибели. При улучшении почвенных условий чувствительность всходов ели к почвенному увлажнению существенно повышается вследствие снижения коэффициента водного обслуживания хвои корнями (Абражко, Абражко, 1996). Снижение в нормальных рядах плотности древостоя ели может быть связано с усилением конкуренции на разных этапах развития деревьев со стороны трав, кустарников, липы или клена.

На стадиях демуляции в нормальном ряду структура популяций ели не полночленна. На начальных стадиях ель отсутствует в верхнем пологе древостоя. На стадии лиственно-елового леса ель отсутствует во втором пологе древесного яруса. На стадии одновозрастного ельника неморально-кисличного при обильном возобновлении ели почти не выражены группы подроста и деревьев второго полога древостоя.

При распаде одновозрастного елового древостоя структура популяции ели постепенно становится полночленной. В сообществах климаксового цикла ельников как кисличных, так и неморально-кисличных возобновление и подрост ели обильны во всех возрастных парцеллах (табл. 6).

### Выводы

1. Рассмотренные типы леса — ельник кисличный и ельник неморально-кисличный — отличаются устойчивым доминированием в древостое коренных сообществ ели, средним развитием подлеска, доминированием или содоминированием в травяно-кустарничковом ярусе кислицы, слабой степенью развития мохового покрова, в котором преобладают *Rhytidiadelphus triquetrus*, виды родов *Brachythecium*, *Plagiot-*



ТАБЛИЦА 7

Сравнительная характеристика динамических типов леса  
ельник кисличный и ельник неморально-кисличный

Характеристика	Ельник кисличный		Ельник неморально-кисличный	
	А	Б	А	Б
Бонитет ели	6.6±0.3	3.6	11.0±1.5	8.6
Проективное покрытие, %				
подлеска	12.4±1.5	14.6	23.3±3.9	21.5
травяно-кустарничкового яруса	58.0±2.4	24.0	68.3±3.6	20.3
Общее покрытие мхов, %	15.5±2.6	25.5	12.7±2.9	15.9
Число видов трав и кустарничков на пробную площадь	28.1±0.8	8.3	31.9±1.8	9.9
Биоразнообразие травяно-кустарничкового яруса*	2.60±0.05	0.5	2.82±0.07	0.4

Примечание. А — среднее ± стандартная ошибка, Б — стандартное среднеквадратичное отклонение, ( $\sigma_n = 1$ ); \* — индекс Шеннона.

*hecium* при высокой встречаемости и низком проективном покрытии *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Plagiocchilla porelloides*, видов родов *Cirriphyllum*, *Plagiomnium* и *Rhizomnium*. Данные типы леса предпочитают мезофильные условия и наиболее характерны для подзоны южной тайги.

Ельник неморально-кисличный произрастает в условиях большего богатства почвы кальцием. Для него характерно участие в нижних ярусах древостоя широколиственных пород, в основном липы и клена. По сравнению с ельником кисличным в ельнике неморально-кисличном травяно-кустарничковый и особенно кустарничковый ярусы развиты сильнее (табл. 7).

2. Для автогенных сукцессий, приводящих к ельникам кисличного и неморально-кисличного типов, отмечены варианты с участием от одного до десяти промежуточных видов-эдикаторов для восстановительных рядов ельника кисличного и из шести промежуточных видов деревьев для восстановительных рядов ельника неморально-кисличного. В целом наибольшую роль в качестве промежуточной породы при восстановлении ельников кисличной группы играет осина. Почти такую же по значению роль при восстановлении ельника кисличного играет береза. В динамических рядах ельника неморально-кисличного береза принимает несколько меньшее участие, и в этом типе значительную роль как в демулационных рядах, так и в климаксовом цикле играет липа. При наиболее раннем переходе эдикаторной роли от промежуточных пород к ели (в нормальных рядах) структура и состав основных синузий коренных ельников кисличной группы восстанавливаются к 70—80 годам развития без нарушений. При небольшой задержке перехода эдикаторной функции к ели (слабоабerrационные ряды) в зависимости от состава и строения окружающих фитоценозов состав и структура основных синузий коренных ельников кисличной группы восстанавливаются через 80—200 лет после нарушения (при отсутствии зачатков доминантов каких-либо ярусов). В сильноабerrационных рядах восстановление ельников сильно затруднено. В ходе восстановления ельников кисличной группы происходит изменение биотопа, состава и строения всех ярусов фитоценоза. Сообщества вырубок 5—15-летнего возраста имеют недифференцированный древесно-кустарничковый ярус и слабодифференцированный по высоте травяно-кустарничковый ярус. В случае нормальных рядов на стадии развитого вторичного леса сообщества имеют выраженный второй ярус древостоя, состоящий преимущественно из ели, обычно хорошо развиты подлесок и травяно-кустарничковый ярус и слабо

развит моховый ярус. На стадии мелколиственно-елового или сосново-елового леса в рядах восстановления ельников кисличной группы в древостое второй ярус слабо выражен, иногда имеется слабо развитый третий ярус древостоя. Степень развития подлеска и травяно-кустарничкового яруса сильно варьирует. Моховой ярус развит чуть лучше, чем на предыдущей стадии. На стадии одновозрастного ельника в древостое есть только один хорошо развитый ярус; подлесок и травяно-кустарничковый ярусы, как правило, хорошо развиты и дифференцированы на подъярусы. Моховой ярус на стадиях одновозрастного и разновозрастного ельников достигает наибольшего развития, но сплошного покрова он не образует. На стадии разновозрастного ельника кисличного или неморально-кисличного фитоценоз представляет собой подвижную мозаику парцелл, каждая из которых проходит цикл возрастного развития.

3. Выделено 3 типа восстановительных рядов по особенностям изменения структуры популяции ели и связанными с ними особенностями изменения биотопа, состава и строения нижних ярусов фитоценоза (нормальный, слабоабберационный и сильноабберационный). В нормальных демутационных рядах основное накопление подростов ели происходит на первых стадиях и до нарушения. В ходе демутации возобновление ели относительно слабое, оно усиливается при переходе к климаксовому циклу. В слабоабберационных рядах основное накопление подростов ели происходит на 2-й—3-й стадиях демутации, и к моменту формирования спелого елового древостоя слабоабберационные ряды сливаются с нормальными. В сильноабберационных рядах периода массового возобновления ели не отмечено.

4. Для ельника кисличного по сравнению с ельником неморально-кисличным характерно большее развитие мохового яруса, меньшее развитие подлеска и нижних ярусов древостоя. Средний бонитет ели для экотопической системы ельника кисличного составляет 5—6 баллов по шкале Ипатова, для экотопической системы ельника неморально-кисличного — 9—10 баллов. В сообществах ельника неморально-кисличного бонитет варьирует сильнее. Это может быть связано с большим варьированием строения синузид древостоя. В то же время разнообразие путей восстановления, обнаруженных для экотопической системы ельника кисличного, выше, что, вероятно, связано с благоприятными условиями для развития большого числа конкурентно сильных видов.

5. В ходе восстановления ельников кисличной группы биоразнообразие травяно-кустарничкового яруса снижается от первых стадий к 3-й—4-й стадиям и вновь возрастает к стадии разновозрастного леса.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и ГНП «Биологическое разнообразие».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абражко В. И., Абражко М. А. К характеристике роста всходов ели (*Picea abies*, *Pinaceae*) в коренных сообществах южной тайги // Бот. журн. 1996. Т. 1. № 7. С. 101—108.
- Агроклиматический справочник по Ленинградской области. Л., 1959. 184 с.
- Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.
- Волков А. Д., Шелехов А. М. Биогеоценотическая структура лесов различных типов ландшафта подзоны средней тайги // Структура и динамика лесных ландшафтов Карелии. Петрозаводск, 1985. 184 с.
- Давыдов А. В. Леса Ленинградской области // Леса СССР. М., 1966. Т. 1. С. 218—233.
- Жуков А. Б., Шиманюк А. П. Леса Калининской области // Там же. С. 261—285.
- Ильина И. С. Отражение пространственно-временных категорий растительности на крупномасштабных геоботанических картах // Геоботаническое картографирование 1991. Л., 1991. С. 22—23.
- Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1388.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Таблицы бонитирования деревьев и древостоев. Л., 1988. 63 с.



- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Комолова С. А.* Новые бонитировочные шкалы для оценки жизненности деревьев и древостоев // *Вестн. СПбГУ. Сер. 3.* 1995. Вып. 4. С. 42—48.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибииков В. Н.* Сквозистость древостоев (измерение и возможность использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса) // *Бот. журн.* 1979. Т. 64. № 1. С. 1615—1625.
- Исаева Р. П., Луганский Н. А.* Естественные лесовосстановительные процессы в подзонах южной тайги и темнохвойно-широколиственных лесов Урала // *Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье.* Свердловск, 1975. С. 94—128.
- Колесников Б. П.* Некоторые результаты работы и ближайшие перспективы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценотического стационара // *Темнохвойные леса Среднего Урала.* Свердловск, 1979. С. 3—11.
- Кузьменко Е. И.* Восстановительная динамика лесных экосистем нижнего Прииртышья и Притоболья // *География и природ. ресурсы.* 1991. № 4. С. 80—86.
- Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 184 с.
- Ниценко А. А.* Растительность Ленинградской области и пути ее преобразования: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1955. 814 с.
- Ниценко А. А.* К вопросу о границе среднетаежной и южнотаежной подзон в пределах Ленинградской области // *Бот. журн.* 1958. Т. 43. № 5. С. 684—694.
- Ниценко А. А.* Очерки растительности Ленинградской области. Л., 1959. 141 с.
- Основы лесной биогеоценологии /* Под ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса: М., 1964. 210 с.
- Понятовская В. М.* Учет обилия и характера размещения растений в сообществах // *Полевая геоботаника.* М; Л., 1964. Т. 3. С. 209—299.
- Попов Л. В.* О некоторых вопросах современного понимания динамики растительности // *Флора и растительность южной тайги.* Калинин, 1988. С. 80—86.
- Разумовский С. М.* Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 232 с.
- Седых В. Н., Смолоногов Е. П.* Восстановительная динамика темнохвойных кедровых лесов низовой реки Назым // *Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье.* Свердловск, 1975. С. 146—168.
- Сеннов С. Н.* Динамика еловых древостоев разного происхождения // *Лесоведение.* 1992. № 1. С. 3—10.
- Сукачев В. Н., Зонн С. В.* Методические указания к изучению типов леса. М., 1961. 142 с.
- Шапошников Е. С.* Ассоциация еловых лесов Центрально-лесного государственного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 21 с.
- Beatty S. W., Stone E. L.* The variety of soil microsites created by tree falls // *Can. J. For. Res.* 1986. N 16. P. 539—548.
- Bonan G. B., Kozzuhin M. D., Shugart H. H.* Environmental factors and ecological processes in boreal forests // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1989. N 20. P. 1—28.
- Schmidt-Vogt H.* Die Fichte. Hamburg; Berlin, 1991. Bd 2/3. 781 S.
- Siren G.* The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology // *Acta For. Fenn.* 1955. N 62. P. 1—408.

Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 15 I 1998

#### SUMMARY

The process of the natural reestablishment *Piceetum oxalidosum* and *Piceetum nemoralioso-oxalidosum* was investigated in NW Russia. Ten woody species can be edificators or co-edificators in the secondary vegetation of the dynamic forest type *Piceetum oxalidosum* and six woody species — in *Piceetum nemoralioso-oxalidosum*. The main secondary woody plants in both types are birch and aspen. Lime-tree is an edificator or co-edificator in 27 % of the secondary vegetation of *Piceetum nemoralioso-oxalidosum*. The demutation series are divided into normal, slightly aberrant and strongly aberrant.