

ОРИГИНАЛЬНЫЕ  
СТАТЬИ

УДК 630\*221.2:630\*181.522

**ДИНАМИКА ПАРЦЕЛЛЯРНОЙ СТРУКТУРЫ ЛЕСНЫХ  
ФИТОЦЕНОЗОВ В ПРОЦЕССЕ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ  
ЕЛИ В ЮЖНОТАЕЖНЫХ БЕРЕЗНЯКАХ**

© 2016 г. **М. В. Рубцов**, Н. А. Рыбакова

*Институт лесоведения РАН  
143030 Московская обл., Одинцовский р-н, с. Успенское  
E-mail: root@ilan.ras.ru  
Поступила в редакцию 26.02.2016 г.*

По данным 20-летних наблюдений на 12 пробных площадях (Ярославская обл., Северная лесная опытная станция Института лесоведения) установлены закономерности динамики парцеллярной структуры березняков кисличных и черничных свежих в возрасте от 40 до 115 лет в связи с естественным восстановлением под их пологом ели. В пределах стадий возрастного развития анализ проведен по 10-летним группам возраста березового яруса-эдификатора. Представлены березняки с ранним (ель появилась в первые 20–30 лет после заселения вырубке березой) и поздним (ель появилась в более поздние сроки) возобновлением ели. Рассмотрена динамика парцеллярной структуры в пяти группах парцелл, выделенных по сходству структуры древесного яруса: Б<sub>1</sub>-Е<sub>НП</sub> (березовая с несомкнутым подростом ели), Б<sub>1</sub>-Е<sub>СП</sub> (березовая с сомкнутым подростом), Б<sub>1</sub>-Е<sub>2</sub> (березовая с сомкнутым вторым ярусом ели), Б<sub>1</sub>-Е<sub>2Н</sub> (березовая с несомкнутым вторым ярусом ели), Б<sub>1</sub> (березовая без елового яруса). В стадии возмужания березняков в возрасте 41–50 лет наблюдается высокая дробность структуры фитоценоза – до 120 участков парцелл на 1 га, доминируют парцеллы с несомкнутым и сомкнутым подростом (63%). При переходе к стадии зрелости березняка в возрасте 51–70 лет число участков парцелл постепенно уменьшается с 112 до 80, снижаясь до 11 в березняках в 71–90 лет, где доминируют парцеллы Б<sub>1</sub>-Е<sub>2</sub>. Разрушение монопарцеллярности строения древостоя наступает в стадии старения березняков в возрасте 91–115 лет, что связано с появлением молодого подроста ели. Установлена связь размеров парцелл со структурой древостоев в березняках.

*Популяция ели под пологом березняков, парцеллярная структура фитоценозов, южная тайга*

Мозаичность (парцеллярная структура) является фундаментальным свойством лесного биогеоценоза и в значительной степени обусловлена влиянием возрастной структуры слагающего его древесного яруса. Познание механизмов формирования мозаичности биогеоценозов необходимо для понимания закономерностей их функционирования и прогнозирования развития. Цель наших исследований – определить динамику парцеллярной структуры березовых древостоев в процессе восстановления популяции ели.

#### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования динамики парцеллярной структуры лесных фитоценозов в процессе восстановления популяции ели проведены в южной тайге на Северной лесной опытной станции Института лесоведения РАН (Ярославская обл., Рыбинский район), где мелколиственные насаждения зани-

мают 48% площади земель, покрытых лесной растительностью. Широко распространены березняки кисличные и черничные (68% площади березняков). Объекты исследований – березняки кисличники и черничники свежие (Орлов, 1991), в которых в процессе демутиационной смены формируются ельники. В 1993–1994 гг. были заложены 12 постоянных пробных площадей в березняках, находящихся на различных стадиях онтоценогенеза: возмужания, зрелости и старения (Рубцов, Дерюгин, 2002, 2009). Березняки образовались после сплошной рубки коренных ельников. Древостои берёзы в возрасте от 40 до 115 лет, I–IIа класса бонитета, средне- и высокополнотные (полнота 0.7–1.0) (Рубцов, Дерюгин, 2002). В составе первого яруса древостоя доминирует берёза повислая (*Betula pendula* Roth.) (84–100%), доля осины (*Populus tremula* L.) не превышает 16%, ель (*Picea abies* L.) в составе первого яруса встречается единично в березняках в возрасте более

90 лет. Ценопопуляция ели на пробных площадях представлена подростом или вторым ярусом. Ко второму ярусу относили деревья ели, высота которых составляла 25–80% средней высоты деревьев березы, к подросту – деревья, имеющие меньшую высоту. На всех пробных площадях после их закладки был проведен двукратный мониторинг с интервалом 10 лет, период наблюдений составил 20 лет. На территории Рыбинского лесничества проведено обследование парцеллярного строения березняков кислично-черничной группы на маршрутах протяженностью 11,2 км.

При внутриценотическом расчленении фитоценоза нами использовались теоретические положения о парцеллярной структуре Н.В. Дылиса (Дылис и др., 1964; Дылис, 1969) и ряд методических подходов к изучению структуры древесных ценозов (Бузыкин и др., 1985; Дыренок, 1984; Смирнова и др., 1990; Смирнова, Бобровский, 2001; Сукачев, 1972; Уткин, 1974; The mosaic-cycle..., 1991; McCarthy, J., 2001). Построение парцеллярной структуры с учетом стадий онтоценогенеза древостоев обеспечивает совместный анализ восстановительно-возрастной динамики производной и коренной ценопопуляции при демутационном процессе. Этот процесс отражает прохождение древостоем определенных стадий возрастного развития (стадий онтоценогенеза). Они отражают онтогенетическое и функциональное состояние видов – лесообразователей разного генезиса в разные периоды (фазы) морфоценогенеза (Смолоногов, 1999).

Биогеоценотические парцеллы обособлены друг от друга в пространстве на всю вертикальную толщу биогеоценоза и выделяются по структурным особенностям всех ярусов фитоценоза – древесного, кустарникового и травяно-кустарничкового (совместно с мохово-лишайниковым) (Дылис, 1969). Принятый нами объем биогеоценотической парцеллы обеспечивает изучение восстановительно-возрастной динамики лес-

ных фитоценозов на более низком, чем тип леса, биогеоценотическом уровне. Для каждого яруса фитоценоза нами определены диагностические признаки выделения парцелл. В древесном ярусе основанием для выделения парцелл является различие в следующих признаках: ярусности (первый ярус, второй ярус, подрост), стадия онтоценогенеза верхнего яруса, видовой состав (доминирующий и субдоминирующий виды) и сомкнутость полога еловой популяции. Сомкнутым считается ярус при сомкнутости полога ели более 50%, при этом в подросте учитывались экземпляры ели высотой более 0,5 м. При выделении парцелл доминирующим в ценопопуляции ели принимается ярус (подрост или второй ярус), обладающий более высокой сомкнутостью полога. Такое выделение в определенной мере условно и вместе с тем оно целесообразно при изучении парцеллярной динамики, так как позволяет выявить трансформацию вертикального строения и изменение фитоценотической роли ярусов в популяции.

Анализ зависимости сомкнутости полога подроста ели от его плотности показал, что она близка к линейной (коэффициент корреляции 0.86). Сомкнутость полога ели, превышающая 50%, наблюдается при плотности подроста ели более 3 тыс. шт. га<sup>-1</sup>, второго яруса – 0.8 тыс. шт. га<sup>-1</sup>. Это позволило нам предложить критерии выделения парцелл по плотности ценопопуляции ели в подросте и втором ярусе (табл. 1). Если подрост ели встречается единично, выделяются парцеллы без подроста.

Парцеллы с кустарниковым ярусом выделяются при сомкнутости полога кустарников более 50%, с дифференциацией по доминирующим видам. На пробных площадях в березняках и при маршрутном обследовании такие парцеллы не выявлены. Они присутствуют, как правило, на пасечных участках вырубков (Рыбакова, Рубцов, 2012).

Диагностику живого напочвенного покрова производили по характерным видам в травя-

**Таблица 1.** Критерии разделения парцелл ценопопуляции ели по морфоструктуре

Ярус древостоя	Элемент морфоструктуры древостоя ели		Сомкнутость полог а, %	Плотность ценопопуляции ели, тыс. шт. га <sup>-1</sup>
	название	обозначение		
2	Сомкнутый второй ярус ели	E <sub>2</sub>	50 и менее	0.2–0.8
	Несомкнутая ель во втором ярусе	E <sub>2н</sub>	Более 51	Более 0.8
3 (подрост)	Несомкнутый подрост ели	E <sub>нп</sub>	50 и менее	1.0–3.0
	Сомкнутый подрост ели	E <sub>сп</sub>	Более 51	Более 3.1

но-кустарничковом и моховом ярусах, имеющим наиболее высокое постоянство в синтаксоне. Такими видами (доминантами, содоминантами) являлись: кислица (*Oxalis acetosella* L.), костяника (*Rubus saxatilis* L.), черника (*Vaccinium myrtillus* L.), голокучник (*Gymnocarpium driopteris* (L.)), кукушкин лен (*Polytrichum commune* L.), сфагнум Гиргензона (*Sphagnum girgensohnii*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.) и щучка (*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.). По напочвенному покрову выделено 5 групп диагностических видов: кислично-костяничная (КК), кислично-голокучниковая (КГ), чернично-долгомошная (ЧД), чернично-сфагновая (ЧС). Парцеллы, в которых нижний ярус фитоценоза слабо выражен (проективное покрытие менее 5%) вследствие сильного влияния на его формирование густого елового древостоя, названы мертвопокровными (МП). Их появление определяется высокой плотностью (более 4 тыс. шт. га<sup>-1</sup>) и сомкнутостью полога (более 85%) ценопопуляции ели.

По напочвенному покрову в березняке кислично доминируют кислично-костяничная (58%) и кислично-голокучниковая (27%) парцеллы, в березняке черничном свежем – чернично-долгомошная (80%), в микропонижениях рельефа встречаются чернично-сфагновые (5%) парцеллы.

Названия парцелл устанавливали по доминантным видам всех ярусов фитоценоза. Каждая парцелла обозначалась формулой с указанием названия ярусов фитоценоза. В формуле парцеллы указывается название вида деревьев первого яруса ( $B_1$ ,  $Oc_1$ ,  $E_1$ ), элемент морфоструктуры древостоя ели (табл. 1), группа диагностических видов в напочвенном покрове. Например, парцелла  $B_1$ - $E_{СП}$ -КК – березовая с сомкнутым еловым подростом кислично-костяничная,  $B_1$ - $E_2$ -ЧД – березовая со вторым ярусом ели чернично-долгомошная,  $B_1$ -КГ – березовая кислично-голокучниковая.

На пробных площадях парцеллы выделены методом картирования по взаимно перпендикулярным трансектам. Минимальная площадь парцеллы принята 15 м<sup>2</sup>. Опыт изучения парцеллярной структуры на пробной площадке показал, что при увеличении площади парцеллы могут не фиксироваться разобщенные участки с разными ярусами – эдификаторами фитоценоза, которые в целом бывают значительно представлены в разные периоды наблюдений, в первую очередь, на вырубках. Границы парцелл выделялись по границе крон деревьев ели доминирующего яруса еловой популяции.

На пробной площадке проведено картирование и сплошной пересчет всех деревьев, определены их принадлежность к ярусам древостоя, возраст, биометрические показатели, в том числе параметры кроны деревьев (площадь, протяженность по

высоте дерева), а также горизонтальная сомкнутость полога древостоя ( $S_p$ ) и крон деревьев ( $S_k$ ). Разница между значениями этих показателей ( $S_k - S_p$ ) дает представление о долевом участии перекрытий крон древостоев в площади выделенного участка с древостоем. Возраст ели устанавливался в подросте по числу мутовок, в первом и втором ярусах – подсчетом годичных слоев на ядрах у 640 учетных деревьев, возраст березы – подсчетом годичных слоев на пнях модельных деревьев. Обработка данных производилась с использованием специальной программы.

При маршрутных обследованиях березняков кислично-черничной группы типов леса, заложенных в Рыбинском лесхозе, на учетных лентах выделялись границы парцелл, устанавливалась их протяженность и площадь парцеллы. В каждой парцелле определяли плотность древостоя и сомкнутость полога ценопопуляции ели, возраст и морфометрические показатели средних деревьев по ярусам древостоя. Проводили описание напочвенного покрова и подлеска. Стационарные исследования на пробных площадях предопределяют получение более детальных результатов, по сравнению, например, с маршрутным методом. При маршрутном методе площадь парцеллы может быть больше, так как не ограничена границами пробной площади. Целесообразно сочетание метода пробных площадей и маршрутного. Отметим, что любой методический подход к изучению динамики парцеллярной структуры лесных фитоценозов имеет определенную условность. Вместе с тем обоснование признаков и минимальной площади парцелл должно отвечать поставленной цели исследований и проводиться с учетом особенностей реакции популяций на антропогенные воздействия в конкретных условиях произрастания (Смирнова и др., 1988).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Парцеллярная структура лесного фитоценоза определяется пространственной неоднородностью эдафических условий, возобновительного процесса и структуры древостоя. При мониторинге на объектах стационарного наблюдения в березняках в возрасте 40–115 лет выделено 22 парцеллы (в березняке кисличном – 7, в березняке черничном свежем – 15), что значительно меньше, чем на вырубках березняков с елью предварительной генерации (39 и 49, соответственно) (Рыбакова, Рубцов, 2012). Парцеллярная дробность березняка черничного свежего по сравнению с березняком кисличным определяется большим количеством доминантных и субдоминантных видов травяно-кустарничкового яруса и связана с представленностью в черничнике двух

Таблица 2. Представленность групп парцелл в возрастных группах березняков

Стадии возраст-ного развития березняков (Рубцов, Дерюгин, 2009)	Возраст-ная группа березняков, лет	Средний возраст березы, лет	Число пробных площадей	Число участ-ков парцелл, шт. га <sup>-1</sup>	Доля групп парцелл, % численность участков парцелл, шт. га <sup>-1</sup>				
					Б1	Б1-Е <sub>НП</sub>	Б1-Е <sub>СП</sub>	Б1-Е <sub>2</sub>	Б1-Е <sub>2Н</sub>
Раннее возобновление ели									
Возмужание	41–50	45	4	120	<u>30</u>	<u>39</u>	<u>22</u>	<u>9</u>	–
Зрелость	51–60	57	3	112	<u>48</u>	<u>36</u>	<u>24</u>	<u>12</u>	–
	61–70	67	2	80	<u>15</u>	<u>20</u>	<u>22</u>	<u>43</u>	–
	71–80	74	6	11	<u>53</u>	<u>16</u>	<u>11</u>	<u>32</u>	–
Старение	81–90	85	6	11	<u>7</u>	–	<u>2</u>	<u>91</u>	–
	91–100	95	7	15	<u>32</u>	–	<u>16</u>	<u>32</u>	–
	101–110	105	1	21	–	–	–	<u>100</u>	–
	115	115	1	21	<u>11</u>	–	–	<u>11</u>	–
					<u>4</u>	–	–	<u>92</u>	<u>4</u>
				<u>3</u>	<u>1</u>	–	<u>10</u>	<u>1</u>	
				<u>7</u>	<u>5</u>	–	<u>88</u>	–	
				<u>9</u>	<u>6</u>	–	<u>6</u>	–	
				<u>9</u>	<u>6</u>	–	<u>6</u>	–	
Позднее возобновление ели									
Зрелость	61–70	64	2	112	<u>13</u>	<u>24</u>	<u>44</u>	<u>15</u>	4
	71–80	74	2	104	<u>32</u>	<u>32</u>	<u>32</u>	<u>16</u>	–
Старение	81–90	84	2	40	<u>7</u>	<u>26</u>	<u>50</u>	<u>13</u>	<u>4</u>
					<u>8</u>	<u>24</u>	<u>40</u>	<u>24</u>	<u>8</u>
					<u>5</u>	–	–	<u>95</u>	–
					<u>8</u>	–	–	<u>32</u>	–

экотопов – недостаточно дренированного и слабо-дренированного (Чертов, 1981). Дренированные местообитания приурочены к верхним частям пологих склонов крутизной 1–2°, недостаточно дренированные – к нижним частям. В западинах и на выровненных участках расположены слабо дренированные местообитания. Березняки кисличные приурочены только к дренированному экотопу, березняки черничные свежие – двум экотопам: недостаточно дренированному и слабо дренированному. Экотопы охарактеризованы показателями плодородия почвы, запасом подстилки, глубиной залегания и уклоном водоупорного горизонта, числом дней стояния верховодки.

При анализе парцеллы объединены в группы по сходству структуры древесного яруса, что позволяет выявить особенности трансформации ярусов-эдикаторов в фитоценозе в связи со стадиями возрастного развития березняков. Парцеллы объединены в 5 групп: Б<sub>1</sub>-Е<sub>НП</sub> (березовая с несомкнутым подростом ели), Б<sub>1</sub>-Е<sub>СП</sub> (березовая

с сомкнутым подростом), Б<sub>1</sub>-Е<sub>2</sub> (березовая с сомкнутым вторым ярусом ели), Б<sub>1</sub>-Е<sub>2Н</sub> (березовая с несомкнутым вторым ярусом ели), Б<sub>1</sub> (березовая без елового яруса). При анализе парцеллярной структуры пробные площади в березняках кисличных и черничных свежих были объединены, т.к. насаждения на всех пробных площадях представлены одним естественным возрастным рядом березняков (Рубцов, Дерюгин, 2007).

Динамика парцеллярной структуры древостоев рассматривается в связи с их возрастной трансформацией, сопровождающейся изменением морфоструктуры популяций. В изучаемом возрастном интервале (40–115 лет) проанализированы 3 стадии возрастного развития березняков: возмужания (интенсивного изреживания и роста березы в возрасте от 11 до 50 лет), зрелости (снижения темпов изреживания и роста, 51–80 лет) и старения (слабого изреживания и роста, 81–120 лет) (Дерюгин, Рубцов, 2013). В пределах стадий возрастного развития все пробные площади

по результатам трех обследований объединены в 10-летние группы по возрасту березового яруса-эдикатора, определяющего в каждой возрастной группе режим отношений особей и специфику формирования растительного сообщества.

Неравномерное изреживание древостоя берёзы определяет гетерогенность экологических условий (в основном светового режима) и, как следствие, разный период возобновления ели и особенности формирования структуры её популяции. 92% численности еловой популяции представлены последующей после рубки коренного ельника генерацией. Восстановление ели под пологом березняков может происходить по двум сценариям: раннему или позднему возобновлению ели под пологом березы. При раннем возобновлении ели популяция формируется, главным образом, особями, появившимися в первые 20–30 лет после заселения вырубке березой, при позднем возобновлении преобладают особи, появившиеся в более поздние сроки, что связано с наличием се-

меняющихся деревьев ели. На пробных площадях представлены березняки с ранним и поздним возобновлением ели (табл. 2).

Рассмотрим динамику парцелл в березняках с ранним возобновлением ели. В стадии возмужания березняка отмечена значительная дробность парцеллярной структуры фитоценоза – до 120 участков различных парцелл на 1 га (табл. 2); представлены все группы парцелл за исключением парцелл с несомкнутым вторым ярусом ели (Б<sub>1</sub>-Е<sub>2Н</sub>), появляющихся позднее в стадии старения березняка (табл. 2). Преобладает группа парцелл Б<sub>1</sub>-Е<sub>НП</sub> – 39%, парцеллы Б<sub>1</sub>-Е<sub>СП</sub> составляют 22%. Эти группы парцелл являются «основными» в трактовке Н.В. Дылиса (Дылис, 1969). В этот возрастной период плотность популяции ели в группе Б<sub>1</sub>-Е<sub>СП</sub> достигает максимальных значений (более 5 тыс. шт. га<sup>-1</sup>), что способствует дифференциации деревьев по высоте. В парцеллах с подростом начинается формирование второго яруса ели, который имеет низкие плотности

**Таблица 3.** Средняя площадь участков парцелл в березняках по группам возраста

Стадии возраст-ного развития березняков	Возрастная группа березы, лет	Средний возраст березы, лет	Площадь участков в группе парцелл, м <sup>2</sup>				
			Б <sub>1</sub>	Б <sub>1</sub> -Е <sub>НП</sub>	Б <sub>1</sub> -Е <sub>СП</sub>	Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub>	Б <sub>1</sub> -Е <sub>2Н</sub>
Раннее возобновление ели							
Возмужание	41–50	45	<u>20–270</u> 64	<u>39–248</u> 121	<u>16–303</u> 105	<u>55–99</u> 80	–
Зрелость	51–60	57	<u>15–42</u> 29	<u>33–308</u> 128	<u>80–264</u> 163	<u>22–428</u> 191	–
	61–70	67	<u>18–40</u> 26	–	<u>13–24</u> 18	<u>75–510</u> 338	–
	71–80	74	–	–	–	<u>625–1434</u> 939	–
Старение	81–90	85	–	–	–	<u>37–1434</u> 704	–
	91–100	95	<u>25–120</u> 65	<u>69–70</u> 70	–	<u>60–2976</u> 830	173
	101–110	107	<u>25–110</u> 62	<u>77–98</u> 88	–	<u>107–2836</u> 1472	–
	115	115	<u>25–146</u> 67	<u>55–144</u> 100	–	<u>126–2778</u> 1452	–
Позднее возобновление ели							
Зрелость	61–70	64	<u>47–107</u> 67	<u>48–101</u> 75	<u>41–398</u> 135	<u>20–168</u> 94	53
	71–80	74	43	<u>23–225</u> 107	<u>36–228</u> 104	<u>21–111</u> 55	53
Старение	81–90	83	<u>25–42</u> 34	–	–	<u>46–600</u> 296	–

Примечание. В числителе – диапазон площадей участков парцелл, в знаменателе – средняя площадь парцеллы.

**Таблица 4.** Трансформация парцеллярной структуры березняков в процессе восстановления популяции ели (на примере отдельных пробных площадей)

Пробная площадь	А <sub>Б</sub> ,* лет	Парцелла	Доля, %	А <sub>Б</sub> , лет	Парцелла	Доля, %	А <sub>Б</sub> , лет	Парцелла	Доля, %
Раннее возобновление ели									
8	50	Б <sub>1</sub> -КК	35	60	Б <sub>1</sub> -Е <sub>СП</sub> -МП	37	70	Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -КК	82
		Б <sub>1</sub> -Е <sub>НП</sub> -КК	29		Б <sub>1</sub> -Е <sub>СП</sub> -КК	29		Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	12
		Б <sub>1</sub> -Е <sub>СП</sub> -МП	19		Б <sub>1</sub> -Е <sub>НП</sub> -КК	20		Б <sub>1</sub> -КК	6
		Б <sub>1</sub> -Е <sub>СП</sub> -КК	17		Б <sub>1</sub> -КК	14			
7	70				Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -ЧД	76		Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -ЧД	48
		Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -КГ	100	80	Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -КГ	18	90	Б <sub>1</sub> -Е <sub>2Н</sub> -ЧД	28
					Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	6		Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	10
19	75							Б <sub>1</sub> -ЧД	14
		Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -ЧД	100	85	Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -ЧД	100	95	Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -ЧД	65
								Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	30
17	95	Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -ЧД	90		Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -ЧД	86		Б <sub>1</sub> -ЧД	5
		Б <sub>1</sub> -Е <sub>НП</sub> -ЧД	4		Б <sub>1</sub> -Е <sub>НП</sub> -ЧС	5		Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -ЧД	85
		Б <sub>1</sub> -ЧД	5	105	Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	3	115	Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	4
		РБ <sub>1</sub> -ЧД	1		Б <sub>1</sub> -ЧД	5		Б <sub>1</sub> -Е <sub>НП</sub> -ЧД	6
					РБ <sub>1</sub> -ЧД	1		Б <sub>1</sub> -ЧД	4
					РБ <sub>1</sub> -ЧД	1		РБ <sub>1</sub> -ЧД	1
Позднее возобновление ели									
5	60	Б <sub>1</sub> -ЧД	10	70	Б <sub>1</sub> -ЧД	7	80	Б <sub>1</sub> -ЧД	7
		Б <sub>1</sub> -Е <sub>НП</sub> -ЧД	23		Б <sub>1</sub> -Е <sub>НП</sub> -ЧД	43		Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -ЧД	81
		Б <sub>1</sub> -Е <sub>СП</sub> -МП	64		Б <sub>1</sub> -Е <sub>СП</sub> -МП	30		Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	12
		Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -ЧД	3		Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	12			
					Б <sub>1</sub> -Е <sub>2</sub> -ЧД	8			

\*А<sub>Б</sub> – возраст березы на ПП при проведении учета, лет.

(0.2–0.4 тыс. шт. га<sup>-1</sup>) и сомкнутость полога (10–18%). Около 9% популяции ели образует парцеллы с доминированием второго яруса Б<sub>1</sub>-Е<sub>2</sub>, являющиеся в этой стадии березняка «дополняющими». Возникновение таких парцелл обусловлено лидированием ели предварительной генерации в популяции в условиях ограниченной освещенности под пологом березняка. Средний возраст ели в парцеллах со вторым ярусом 59 лет, плотность 1.6 тыс. шт. га<sup>-1</sup>, высота 7.9 м. Средняя площадь участков парцелл в стадии возмужания березняка невелика и составляет 80–121 м<sup>2</sup> (табл. 3). Маршрутные обследования показали, что средняя площадь парцелл с подростом ели, не ограниченная размерами пробной площади, значительно больше (в среднем 260 м<sup>2</sup>). В березняках 41–50 лет значительно представлены березовые парцеллы с единичным подростом ели (30%) и хорошо развитым напочвенным покровом.

В стадии зрелости березняков под пологом 51–70-летних древостоев трансформация структуры популяции ели идет более интенсивно, чем в березняках другого возраста. Трансформация парцеллярной структуры насаждений на примере нескольких пробных площадей представлена в

табл. 4. На пробной площади 8, заложенной в стадии возмужания в 50-летнем березняке кисличном, доминируют парцеллы с сомкнутым (36%) и несомкнутым (29%) подростом кислично-костяничные и мертвопокровные. На значительной площади несколькими участками представлены парцеллы с единичным еловым подростом (35%), площадь которых в течение 20 лет уменьшается до 6%, за счет разрастания крон ели на пограничных участках. В начале стадии зрелости (51–60 лет) парцеллы Б<sub>1</sub>-Е<sub>СП</sub> занимают 56% пробной площади 8.

В парцеллах с преобладанием сомкнутого подростка (Б<sub>1</sub>-Е<sub>СП</sub>) начинается дифференциация деревьев, лидирующие по высоте деревья «выходят» во второй ярус древостоя. Парцеллы Б<sub>1</sub>-Е<sub>СП</sub> трансформируются в парцеллы Б<sub>1</sub>-Е<sub>2</sub>, их представленность в березняках 51–60 лет увеличивается до 43% (табл. 2). Таким образом, «дополняющие» парцеллы со вторым ярусом ели становятся доминирующими, «основными». В парцеллах Б<sub>1</sub>-Е<sub>2</sub> второй ярус ели имеет высокую плотность (1.1–1.8 тыс. шт. га<sup>-1</sup>) и сомкнутость полога (53–88%), средняя площадь увеличивается до 190 м<sup>2</sup>. Формирование второго елового яруса не завершено, о чем свидетельствует наличие в та-

ких парцеллах яруса подроста плотностью 2,6 тыс. шт. га<sup>-1</sup>. Площадь парцелл с единичным подростом ели (Б<sub>1</sub>) уменьшается за счет разрастания крон ели в пограничных парцеллах с елью. В 51–60-летних березняках численность парцелл уменьшилась незначительно (до 112 участков парцелл на 1 га) за счет сохраняющейся дробности участков с подростом, площадь которых существенно не изменяется. Представленность парцелл Б<sub>1</sub>-Е<sub>НП</sub> и Б<sub>1</sub>-Е<sub>СП</sub> около 20%. Однако, маршрутные данные показали, что в кислочно-черничной группе типов леса широко представлены парцеллы Б<sub>1</sub>-Е<sub>НП</sub> – 39% площади обследования, парцеллы Б<sub>1</sub>-Е<sub>СП</sub> – лишь 4%.

В динамике структуры еловой популяции 61–70-летних березняков наблюдается определенная тенденция: с увеличением представленности парцелл с сомкнутым вторым ярусом ели снижается число и возрастает площадь парцеллярных участков. Среднее число участков парцелл на 1 га снижается до 80. Парцеллы со вторым ярусом ели представлены 2–3 участками на каждой пробной площади, средняя площадь которых увеличивается до 340 м<sup>2</sup>. Плотность второго яруса ели 0,9–1,7 тыс. шт. га<sup>-1</sup>, сомкнутость полога 54–94%, средняя высота 10,7 м. Подрост в таких парцеллах имеет низкую сомкнутость полога (13%) и неудовлетворительное состояние. В таких березняках небольшими участками сохраняются парцеллы с сомкнутым подростом Б<sub>1</sub>-Е<sub>СП</sub> (2%), имеющие небольшую площадь 15–25 м<sup>2</sup>. В березняках 71–80 лет наблюдается резкое нарастание монопарцеллярности структуры древостоя, в результате в березняках 71–90 лет еловая популяция на пробных площадях представлена только парцеллами Б<sub>1</sub>-Е<sub>2</sub> (11 участков парцеллярных участков на 1 га), отличающимися только по доминирующим видам напочвенного покрова. Площадь таких парцелл, определенная при маршрутном обследовании, увеличилась до 350 м<sup>2</sup>. В начале стадии старения в 81–90-летних березняках формирование второго яруса завершается образованием густого древостоя ели. Однако, мертвопокровные участки парцелл, появляющиеся в условиях затенения, занимают менее 0,5% площади. В этот период в результате усиления конкуренции в первый ярус древостоя переходит 0,1 тыс. шт. га<sup>-1</sup> ели, дающие лишь 1% сомкнутости полога.

В возрасте березняков 91–115 лет наблюдается разрушение монопарцеллярности строения древостоя, увеличение численности парцелл из-за появления подроста ели на участках группового вывала берез, нарушения сомкнутости полога ели из-за снеголома и ветровала. Численность участков парцелл постепенно возрастает с 11 до 21 на 1 га. При возрасте березы более 95 лет на

ветровально-почвенных комплексах, образовавшихся при падении нескольких берез, в разрывах полога первого яруса древостоя формируются парцеллы Б<sub>1</sub>-Е<sub>НП</sub> из молодого поколения ели (6 участков парцелл на 1 га). Размер парцелл 70–140 м<sup>2</sup>. В березняке 95 лет на пробной площади 17 выделено две парцеллы Б<sub>1</sub>-Е<sub>НП</sub>-ЧД со средним возрастом ели 13 и 23 года, плотностью подроста ели, соответственно 5,1 и 5,7 тыс. шт. га<sup>-1</sup>, сомкнутостью полога 3 и 15%. Подрост ели имеет возраст 5–7 лет, господствуют особи одного онтогенетического состояния. Появление подроста связано с семеношением ели первого и, частично, второго ярусов (Рыбакова, Рубцов, 2014). Через 20 лет плотность ели на этих участках сократилась незначительно, сомкнутость полога увеличилась, соответственно, до 14 и 49%. Высота подроста увеличилась в среднем лишь на 0,6 м, так как развитие подроста ели в ветровальных окнах испытывает угнетение в окружении березового древостоя с сомкнутым вторым ярусом ели. Переход ели из подроста во второй ярус на ветровально-почвенных комплексах маловероятен. Анализ размеров окон с подростом в восточноевропейских широколиственных лесах (Смирнова и др., 1988) показал, что ни у одного вида деревьев не возможен переход подроста к генеративной стадии онтогенеза в окнах площадью менее 200 м<sup>2</sup>.

Помимо парцелл на ветровально-почвенных комплексах, парцеллы с доминированием текущего возобновления ели не выделены, так как пополнение еловой популяции возобновлением идет очень слабо. В годы с хорошим возобновлением ели под пологом березняков появляется более 10 тыс. шт. га<sup>-1</sup> всходов ели. Преобладающая часть их гибнет в первые 5 лет. До 15 лет доживают единичные особи ели, имеющие в основном ослабленное состояние. На некоторых пробных площадях отмечены парцеллы с несомкнутым вторым ярусом ели Б<sub>1</sub>-Е<sub>2Н</sub>, возникшие на участках снеголома ели (1 участок на 1 га).

Ель, вышедшая в первый ярус древостоя, не образует отдельных парцелл ввиду одиночного расположения деревьев в насаждении, что подтверждено маршрутными обследованиями. Плотность первого яруса ели в березняках старше 100 лет увеличивается до 0,08 тыс. шт. га<sup>-1</sup>, сомкнутость полога возрастает до 10%. Увеличение сомкнутости полога ели способствует увеличению площади мертвопокровных парцелл с 3 до 8,5%.

В березняках при позднем возобновлении ели, появляющемся через 30–40 лет после вырубki коренных ельников (табл. 2), наблюдается парцеллярная структура, аналогичная структуре березняков с ранним возобновлением ели в возрасте березы 41–50 лет. Доминирование парцелл Б<sub>1</sub>-Е<sub>2</sub>

наступает на 20 лет позднее, чем в березняках с ранним возобновлением ели, в возрасте березы 81–90 лет.

**Выводы.** В березняках кислично-черничной группы типов леса с естественным восстановлением популяции ели выделено 22 парцеллы, различающиеся строением всех ярусов фитоценоза. Динамика парцеллярной структуры березняков обусловлена возрастной их трансформацией, сопровождающейся изменением морфоструктуры популяции ели. В березняках 41–115 лет (стадии возрастного развития: возмужание, зрелость, старение) по сходству строения древесного яруса выявлено 5 групп парцелл:  $B_1-E_{НП}$  (березовая с несомкнутым подростом ели),  $B_1-E_{СП}$  (березовая с сомкнутым подростом),  $B_1-E_2$  (березовая с сомкнутым вторым ярусом ели),  $B_1-E_{2Н}$  (березовая с несомкнутым вторым ярусом ели),  $B_1$  (березовая с единичным еловым подростом). Во всех группах по доминированию диагностических видов в напочвенном покрове выделяются парцеллы: в березняке кисличном – кислично-костяничные и кислично-голокучниковые, в березняке черничном свежем – чернично-долгомошная, чернично-сфагновая. В березняке кисличном и черничном присутствуют мертвопокровные парцеллы, появление которых определяется высокой плотностью (более 4 тыс. шт. га<sup>-1</sup>) и сомкнутостью полога (более 85%) ценопопуляции ели. В стадии возмужания березняков в возрасте 41–50 лет наблюдается высокая дробность парцеллярной структуры – до 120 участков на га площадью 80–120 м<sup>2</sup>. Преобладают группы парцелл  $B_1-E_{НП}$  (сомкнутость полога подроста 30–40%) – до 40% парцелл, парцеллы  $B_1-E_{СП}$  (сомкнутость более 50%) – до 20%. Около 5% популяции ели образует парцеллы со вторым ярусом  $B_1-E_2$ . При переходе к стадии зрелости березняка в возрасте 51–70 лет число участков парцелл постепенно уменьшается со 112 до 80 на 1 га. В структуре еловой популяции 61–70-летних березняков наблюдается определенная тенденция: с увеличением представленности парцелл с сомкнутым вторым ярусом ели снижается число и возрастает площадь парцеллярных участков. Парцеллы со вторым ярусом ели представлены 2–3 участками на каждой пробной площади, средняя площадь которых увеличивается до 340 м<sup>2</sup>.

В последнем десятилетии стадии зрелости березняка в 71–80 лет отмечено нарастание монопарцеллярности структуры древостоя, доминируют парцеллы  $B_1-E_2$ . Численность участков парцелл снижается до 11. В березняках 71–90 лет присутствуют только парцеллы с сомкнутым вторым ярусом ели, различающиеся по доминирующим видам напочвенного покрова. Разрушение монопарцел-

лярности строения древостоя наступает в стадии старения березняков в возрасте 91–115 лет, связанное с интенсивным изреживанием второго яруса ели, появляются парцеллы с разреженным вторым ярусом  $B_1-E_{2Н}$ . Увеличение численности парцелл также связано с появлением молодого подростка ели на участках группового вывала берез. Число участков парцелл постепенно возрастает с 11 до 21 на 1 га. Ель, вышедшая в первый ярус древостоя, не образует отдельных парцеллярных участков, ввиду одиночного расположения деревьев в насаждении. Отсутствуют парцеллы с доминированием возобновления ели, так как пополнение еловой популяции идет очень слабо и преобладающая часть всходов гибнет в первые 5 лет.

Изучение структуры лесных фитоценозов на парцеллярном уровне позволит составить прогноз их дальнейшего развития, оценить возможность успешного возобновления древесных видов и качество подростка, определить минимальную площадь устойчивого существования лесного ценоза. На основе анализа парцеллярной структуры возможно с достаточной точностью оценить структурную организацию территории после вырубki верхнего полога древостоя, прогнозировать оптимальные лесохозяйственные мероприятия, направленные на ускорение формирования высокопроизводительных хвойных древостоев.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебоброс Р.Г. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 1985. 94 с.
- Дерюгин А.А., Рубцов М.В. Восстановление ели в южнотаёжных березняках русской равнины // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика. Матер. Всерос. науч. конфер. с междунар. участием, посвящ. 70-летию создания Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. (Красноярск, 16–19 сентября 2014 г.). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. С. 398–400.
- Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 4. С. 65–73.
- Дылис, Н.В. Структура лесного биогеоценоза (Комаровские чтения. Т. XXI). М.: Наука, 1969. 55 с.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. М.: Наука, 1984. 174 с.
- Орлов А.Я. Почвенно-экологические основы лесоводства в южной тайге. М.: Наука, 1991. 104 с.
- Рубцов М.В., Дерюгин А.А. Закономерности роста ели под пологом березняков в онтоценогенезе древостоев // Лесоведение. 2002. № 5. С. 18–25.
- Рубцов М.В., Дерюгин А.А. Рост ели под пологом южнотаёжных березняков и после рубки их с сохра-

нением подроста // Изв. высших учебных заведений. Лесной журнал. 2007. № 2. С. 2–10.

Рубцов М.В., Дерюгин А.А. Восстановительно-возрастная динамика популяций ели под пологом южнотаежных березняков при демулационном процессе // Продукционный процесс и структура лесных биоценозов: теория и эксперимент (памяти А.И. Уткина). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 350 с.

Рубцов М.В., Дерюгин А.А. Динамика возрастной структуры популяции ели под пологом южнотаежных березняков Русской равнины // Хвойные бореальной зоны. 2013. Т. XXXI. № 1–2. С. 9–14.

Рыбакова Н.А., Рубцов М.В. Динамика парцеллярной структуры фитоценозов на вырубках с елью предварительной генерации // Многолетние процессы в природных комплексах заповедников России. Матер. Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию ЦЛГПБЗ. Великие Луки, 2012. С. 208–212.

Рыбакова Н.А., Рубцов М.В. Семеношение ели под пологом южнотаежных березняков // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2014. № 1. С. 73–79.

Рыбакова Н.А., Рубцов М.В. Парцеллярная структура лесных фитоценозов на вырубках с сохраненным подростом ели // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Матер. совещания. Москва, 18–20 сентября 2001. Тула: Гриф и К°, 2001. С. 437–439.

Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Митрофанов М.В.,

Пономаренко Е.В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушкино: отдел научно-технической информации НЦ биологических исследований АН СССР, 1990. 92 с.

Смирнова О.В., Бобровский М.В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова // Экология. 2001. № 3. С. 177–181.

Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Ботанический журнал. 1988. Т. 73. № 10. С. 1423–1433.

Смолоногов Е.П. О лесообразовательном процессе // Лесоведение. 1999. № 3. С. 7–12.

Сукачев В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Избранные труды // Л.: Наука, 1972. Т. 1. 418 с.

Уткин А.И. Изучение лесных биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 281–317.

Чертов О.Г. Экология лесных земель. Л.: Наука, 1981. 190 с.

McCarthy J. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forest // Environment Review. 2001. V. 9. P. 1–59.

The mosaic-cycle concept of ecosystem / Ed. Remmert H. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer-Verlag, 1991. 168 p.

## Dynamics of parcel structure of forest phytocoenoses in regenerating spruce population in boreal birch forests

**M.V. Rubtsov**, N.A. Rybakova

*Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences  
Sovetskaya st. 21, Uspenskoe village, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030  
E-mail: root@ilan.ras.ru  
Received 26.02.2016*

Regularities of dynamics of parcel structure associated with spruce regeneration was found in sorrel birch forests and bilberry birch forests 40-115 years old based on 20 years long studies at 12 sampling plots (Yaroslavl Oblast, Northern forest experimental station of the Institute of Forest Science). We analyzed growing stages by the 10 years age groups of the birch edificatory story. Birch forests with early and late spruce regeneration were studied, with the 20-30 years or later spruce regeneration after birch establishment on a cutting. The dynamics of parcel structure was studied in five groups of parcels recognized by similarity of the wooden stories structure, including: B1-Sou (birch with open undergrowth of spruce), B1-Scu (birch with closed undergrowth of spruce), B1-S2 (birch with closed second story of spruce), B1-S2o (birch with open second story of spruce), B1 (birch with no spruce story). At the stage of 41-50 years we found high patchiness in the structure of phytocoenose with up to 120 parcels of predominantly (63%) open and closed undergrowth per 1 ha. Birch forest at transition to maturation at 51-70 years has decreased parcel number from 112 to 80, with further diminishing to 11 parcels dominated with B1-S2 at the age of 71-90 yrs. Mono-parcel structure of the birch forest destructs at the old-growth stages at 91-115 years due to appearance of young spruce undergrowth. The parcel sizes was related to the structure of birch forests.

*Spruce population under birch cover, parcel structure of phytocoenoses, boreal forest.*