

ТЕКУЩЕЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ЕЛИ В ПРОИЗВОДНЫХ ЮЖНОТАЕЖНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ В ХОДЕ ДЕМУТАЦИОННЫХ СУКЦЕССИЙ

Д. В. Татарников

Институт лесоведения РАН

Российская Федерация, 143030, Московская обл., Одинцовский р-он, с. Успенское, ул. Советская, 21

В ряде производных южнотаежных фитоценозов, находящихся на разных стадиях их возрастного развития, изучали закономерности появления, сохранности и роста текущего возобновления ели. Наблюдения велись в течение 25 лет в березняках кисличных и черничных, а также в молодых ельниках, сформировавшихся из сохранившегося подростка ели после рубки березовых древостоев. Часть березняков на момент начала наблюдений были биологически средневозрастными (от 40 до 80 лет), часть старовозрастными (старше 80 лет).

Исходное количество появляющихся всходов зависит от числа семеносящих деревьев ели поблизости и урожайности в текущий семенной год, а их сохранность – от условий местопроизрастания. В средневозрастных березняках семеношения подпологовой ели еще почти нет, число появляющихся всходов мало, а условия для их приживания исключительно неблагоприятные (сомкнутый полог елового подростка). В старовозрастных березняках наблюдается семеношение отдельных деревьев подпологовой ели, в результате чего число появляющихся всходов существенно больше. Второй ярус из подпологовой ели не столь сомкнут, что позволяет части появляющихся всходов выживать, формируя второе подпологовое поколение ели. В молодых ельниках возобновление массовое, но выживают всходы только на бывших волоках и других участках, где полог древостоя не сомкнут. Таким образом, успешное пополнение существующей популяции ели новыми экземплярами наблюдается только в локациях, где есть разрывы в еловом пологе, будь это молодой ельник или березняк с сомкнутым вторым ярусом ели.

Ключевые слова: текущее возобновление ели, всходы ели, самосев ели, возрастные состояния ели, пополнение популяции ели, волны возобновления.

Conifers of the boreal area. 2019, Vol. XXXVII, No. 6, P. 432–442

SPRUCE RECRUITMENT IN SOME SECONDARY FORESTS OF SOUTHERN TAIGA AT DIFFERENT STAGES OF THEIR AGE-RELATED DYNAMIC

D. V. Tatarnikov

Institute of Forest Science of Russian Academy of Sciences

21, Soviet Str., Uspenskoe, Odintsovo district, Moscow region, 143030, Russian Federation

The appearance, the survival and the growth of spruce seedlings were studied in some secondary forests of southern taiga. The monitoring was proceeded during 25 years in middle-aged birch forests (from 40 to 80 years after birch appearance), in old-aged birch forests (older 80 years after birch appearance) and in young spruce forests, which have been formed by leaved spruce recruits after felling of birch trees.

The quantity of appearing spruce seedlings depends on the quantity of generative spruce trees around and the yield of spruce seeds in present year. The survival of spruce seedlings depends on local conditions. In middle-aged birch forests with dense canopy of young spruces spruce seedlings appeared in few quantity after mast yield years and their surviving was very bad. In old-aged birch forests with second tree layer of spruce the quantity of spruce seedlings was more and their surviving was better, than in middle-aged birch forests. In young spruce forests many spruce seedlings appeared after mast yield years, but their surviving was very bad. The successful recruitment of spruce population by new specimens happens only in microsities when there are the gaps in spruce canopy. This is true and for young spruce forests and for birch forests with dense second tree layer of spruce.

Keywords: spruce recruitment, spruce seedlings, young spruce development, spruce generations, age-related dynamic of southern taiga forests.

ВВЕДЕНИЕ

Мониторинг процесса семенного возобновления ели и закономерностей пополнения существующей популяции ели новыми экземплярами велся более 20 лет в южнотаежных средне- и старовозрастных

березняках с сомкнутым вторым ярусом ели и в ельниках, сформировавшихся после рубки березового древостоя из ели предварительной генерации. Работа велась в рамках комплексного изучения демутиационных изменений южнотаежных лесов на лесной

опытной станции Института лесоведения РАН в Рыбинском районе Ярославской области.

ВОЛНЫ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ

Процесс возобновления ели протекает неравномерно, отдельными волнами разной величины, следующими за «семенными годами», когда наблюдается массовое семеношение елей. Известно [1], что неравномерное семеношение помогает ели обойти пресс мышевидных грызунов и других семеноядных фитофагов, активно поедающих семена ели. В годы обильного урожая животные-семеноеды могут изымать 85–90 % семян ели до момента их прорастания в почве, а при небольшом урожае семена уничтожаются полностью. Так, в зрелом ельнике-зеленомошнике на Валдае в 1973 урожайный год образовалось 12,8 млн семян/га. В результате деятельности семеноядных фитофагов к октябрю 1974 года судьба семян была такова (в % от исходного урожая): 15–18 % дали всходы, 2–3 % оставались в шишках на деревьях, грунтовый запас способных к прорастанию семян составлял 3–6 %, остальные были съедены [2]. При этом было зафиксировано следующее число всходов по микрогруппировкам: мертвопокровная – 2,3 млн/га, зеленомошная – 1.7 млн/га, брусничная – 750 тыс/га, кисличная – 700 тыс/га [3]. В изучаемых березняках и ельниках на месте вырубленного березового древостоя деревья ели еще далеки от своих максимальных размеров, многие недавно начали образовывать семена, находясь, таким образом, в молодом генеративном состоянии. Поэтому наблюдаемый урожай семян заметно ниже, чем в зрелых ельниках.

Массовое появление всходов ели после семенных лет наблюдается во всех насаждениях, где имеются семеносящие деревья ели. Количество появляющихся всходов составляет в березняках десятки тысяч на гектар, в молодых ельниках сотни тысяч на гектар, а местами на волоках, где не сохранилось ели предварительной генерации, их число может достигать 1–2 миллиона на гектар. По имеющимся данным [4; 5] об количестве шишек, образовавшихся в урожайный 2007 год, и принимая, что число семян в зрелой шишке составляет примерно 200 штук независимо от типа леса [1], можно сопоставить урожай семян в некоторых изучаемых фитоценозах в 2007 году и число появившихся там всходов в 2008 году (табл. 1). Количество образующихся всходов составляет не более пятой части от количества созревших семян, а обычно еще меньше.

В прочие годы, не следующие непосредственно за семенными годами, еловых всходов практически не образуется. При общей площади учетных лент во всех изучаемых лесных фитоценозах в четверть гектара, в такие годы на них фиксировались только единичные всходы, что составляло в пересчете на гектар всего несколько десятков штук максимум в год появления. В последующие годы они уже не обнаруживались. Иными словами, шанс на пополнение еловой популяции новыми экземплярами в годы, не следующие непосредственно за семенными годами, практически равен нулю.

Таблица 1
Урожай семян и число всходов ели
в некоторых лесных фитоценозах

Фитоценоз	Урожай семян ели в 2007 г., млн га ⁻¹	Число всходов ели в 2008 г.	
		тыс. шт. га ⁻¹	% от числа семян
Ельник кисличный	3,6	330	9
Ельник черничный	6,6	330	5
Ельник сфагново-черничный	4,4	240	5
Березняк кисличный	0,45	90	20

В течение всего периода наблюдений было учтено еловое возобновление, появившееся в следовавшие сразу за семенными годами года «массового возобновления» – 1989, 1993, 1997, 2000, 2004, 2008, 2012. В дальнейшем отдельные генерации ели, за которыми велись наблюдения, будут выделяться по таким годам «массового возобновления», то есть по годам массового появления всходов.

МЕТОДИКА НАБЛЮДЕНИЙ

Наблюдения велись на учетных лентах шириной один метр, размещенных в границах постоянных пробных площадей. Суммарная площадь учетных лент составляла 8–10 % от их общей площади. В ельниках, возникших после рубки березы, учетные ленты проложены перпендикулярно трелевочным волокам. Каждый обнаруженный на ленте экземпляр картировался для последующих наблюдений. Это исключало возможность пропусков при повторных учетах. Учеты проводились в период с 1995 по 2016 годы с разной периодичностью на разных объектах. Только два последних учета 2011 и 2016 годов прошли одновременно на всех объектах. Самые старшие экземпляры генерации 1989 года достигли в последнем учете уже 27 лет. Интервалы между учетами, как правило, не превышали пять лет. Помимо появления и выживаемости елей указанных генераций, у каждого экземпляра с четырехлетнего возраста определяли высоту над уровнем почвы, а при повторных учетах также и прирост в высоту за последние пять лет. Кроме того, определялось также возрастное состояние и жизненность по характеру развития кроны.

Из всего массива пробных площадей (пп) выбраны самые показательные для иллюстрации обнаруженных закономерностей. В табл. 2 приведены таксационные характеристики выбранных березняков, а в табл. 3 – таксационные характеристики древостоев, образовавшихся после рубки березы. Древостой березы вырубались для ускорения смены пород и велись с максимальным сохранением елового подроста. Под такие экспериментальные рубки отводились участки с густым хорошо развитым еловым подростом. На пп 14 береза рубилась в 1992 году в возрасте 55 лет, на пп 20 и 22 березу вырубали в 1978 году в возрасте 75 лет. Таксационные характеристики приведены в динамике за период наблюдений.

Таблица 2
Таксационная характеристика древостоев в березняках

пп	Ярус	Состав	Число экз. га ⁻¹	Возраст лет	Высота м	Диаметр см	Запас м ³ га ⁻¹	Состав	Число экз. га ⁻¹	Возраст лет	Высота м	Диаметр см	Запас м ³ га ⁻¹
16	1	Учет 1995 года						Учет 2013 года					
		60Б	380	55	26,2	23,2	190	58Б	260	73	29,6	27,7	204
		34Ос	100	55	28,2	32,6	108	35Ос	70	73	30,5	40	122
	2	6Е	20	81	24	30,6	18	7Е	20	99	28,2	33,9	23
		78Е	820	37	7,9	8,2	21	98Е	1100	52	12,5	12,2	79
	Подрост	22Б	160	55	11,9	8,7	6	2Б	40	73	12,2	10,1	2
		100Е	3880	24	2,2	–	–	100Е	1080	40	2,8	–	–
17	1	Учет 1995 года						Учет 2015 года					
		85Б	290	93	26,6	31,7	269	69Б	170	113	29,7	35,3	213
		10Ос	30	92	26,9	33,4	32	12Ос	20	112	29,6	38,6	37
	2	5Е	20	81	23	26,6	15	19Е	80	97	25,8	27,6	57
		91Е	700	71	13,1	13,9	75	98Е	440	91	16,8	17,3	91
	Подрост	6Б	20	60	19,7	16,3	5	2Б	10	80	19,9	18,8	2
3Ос		10	69	20,1	15,5	2	–	–	–	–	–	–	
		100Е	1620	15	0,5	–	–	100Е	710	38	1,2	–	–
18	1	Учет 1995 года						Учет 2015 года					
		95Б	370	80	26,7	30	311	92Б	260	100	29,1	35	321
		4Ос	10	80	26,5	30,3	12	3Ос	8	100	29,1	39,2	11
	2	1Е	5	73	23,8	26,1	4	5Е	30	93	25,2	25,9	18
		94Е	920	73	11,	12,4	73	99Е	770	93	14,7	15	106
	Подрост	6Б	50	69	16,6	12,4	5	1Б	10	90	11	10,2	1
100Е		430	45	3,7	–	–	–	100Е	170	60	3,5	–	–
19	1	Учет 1995 года						Учет 2015 года					
		100Б	740	74	25,8	22,1	329	100Б	490	94	29,1	26,3	344
	2	96Е	1390	69	12,2	11,7	100	100Е	930	89	15,8	15,1	137
	Подрост	4Б	60	64	17,6	10,9	1	–	–	–	–	–	–
100Е		270	30	0,8	–	–	–	100Е	140	32	0,6	–	–

ПОЯВЛЕНИЕ И ПРИЖИВАЕМОСТЬ САМОСЕВА ЕЛИ

Отдельные годы «массового возобновления» значительно отличаются друг от друга по обилию появляющихся всходов. Самое массовое возобновление ели отмечено в 1997 и 2008 годах, наименьшее число всходов образовалось в 2000 и 2012 годах. Обилие появляющихся всходов также сильно зависит от числа семеносящих елей на пробной площади и вблизи нее.

Число экземпляров елового самосева самых массовых генераций в березняках и динамика его выживания за период наблюдений представлена в табл. 4. Число экземпляров, появившихся в 1989, 2000, 2012 годах, было изначально очень мало, а в дальнейшем они практически полностью исчезли. В средневозрастном березняке (пп 16) с сомкнутым еловым подростом сохранность самосева ничтожно мала (в других изученных средневозрастных березняках самосев ели практически отсутствует), в старовозрастных березняках со вторым ярусом ели, прошедшим значительное изреживание, она несколько выше. В самом старом березняке число экземпляров генерации 2008 года в трехлетнем возрасте составило 42 тысячи на гектар, а спустя пять лет в восьмилетнем возрасте 13,6 тысяч штук на гектар. В этом фитоценозе в начале 2000-х годов произошло массовое отмирание древовидной рябины, составлявшей с елью единый сомкнутый полог, в котором в результате этого образовались значительные прогалы. Также зафиксирована гибель отдельных деревьев господствующего яруса березы. А число семеносящих елей и количество еловых шишек на них на этой пробе максимально среди всех березняков. Поэтому можно констатировать наличие на этой пробной площади условий для устойчивого образования второго поколения ели, тогда как в березняках с сомкнутым подростом ели новый еловый самосев совершенно бесперспективен.

Чтобы оценить масштаб появления елового возобновления и его гибели в первые годы жизни в старовозрастных березняках, провели детальный учет поя-

вившихся экземпляров новой генерации 2015 года в год их появления и в несколько последующих лет. Результаты представлены в табл. 5. Следует отметить очень высокую выживаемость всходов в первый год жизни, что контрастирует с другими изученными фитоценозами (см. ниже). На второй год жизни сохранность появившихся всходов ели в старовозрастных березняках со вторым ярусом ели составила более 50 %, что необычайно много для первых лет жизни любого массового самосева. Также интересна роль обнаруженных на пп 17 свежих кабаньих пороев. Плотность появляющихся еловых всходов на них в 5 раз больше, чем на участках с ненарушенной подстилкой – 265 тысяч на гектар против 56 тысяч на гектар. А выживаемость в первый год жизни отличается не столь значительно: 68 % выживших всходов на пороях в сравнении с 58 % выживших всходов на участках с ненарушенной подстилкой. Показательна также роль свежих пороев в сохранности елового самосева генерации 2008 года: если сохранность его на участках с ненарушенной подстилкой за период 2011–2016 составила 48 %, что не так сильно отличается от полученных значений для других старовозрастных березняков (пп 18–70 %, пп 19–68 %), то сохранность елового самосева генерации 2008 года на свежих кабаньих пороях составила всего 17 %. Повторный кабаньих порой в 2018 на тех же участках привел к массовой гибели имевшегося там самосева (текущая сохранность самосева на пороях за период 2017–2019 составила всего 37 %, тогда как на ненарушенных участках сохранилось 60 % самосева), в результате чего сохранность самосева за весь период наблюдений на пороях и на ненарушенных участках стала практически одинаковой. Различия в количестве появившихся всходов ели и их дальнейшей сохранности на пп 18 и пп 19 связаны с тем, что травяно-моховой покров на пп 18 густой, а на пп 19 сильно разреженный с большим количеством мертвопокровных участков, где конкурентное давление на еловый самосев со стороны живого напочвенного покрова минимально.

Таблица 4
Динамика текущего возобновления ели в березняках с сомкнутым вторым ярусом ели

Тип леса (№ пп)	Год учета	Возраст березы	Генерация 1993 г.		Генерация 1997 г.		Генерация 2004 г.		Генерация 2008 г.	
			возраст, лет	кол-во, шт. га ⁻¹	возраст, лет	кол-во, шт. га ⁻¹	возраст, лет	кол-во, шт. га ⁻¹	возраст, лет	кол-во, шт. га ⁻¹
Б.кис (пп 16)	1999	62	6	100	2	2900				
	2004	67	11	100	7	1200	0	8600		
	2011	74	18	100	14	600	7	0	3	0
	2016	79	23	100	19	210				
Б.чер (пп 17)	2005	105	12	50	8	2000	1	2000		
	2011	111	18	34	14	1000	7	550	3	42000
	2016	116	23	30	19	620	12	140	8	13600
Б.чер (пп 18)	2005	90	12	0	8	2000	1	750		
	2011	96			14	1400	7	300	3	1430
	2016	101			19	1000	12	300	8	1000
Б.чер (пп 19)	2005	85	12	0	8	1200	1	5000		
	2011	91			14	600	7	2000	3	5300
	2016	96			19	490	12	1470	8	3500

Таблица 5
Исходное обилие всходов ели генерации 2015 года в старовозрастных березняках со вторым ярусом ели и их выживаемость в первые годы жизни

Тип леса, возраст березы	Год учета	Возраст самосева, лет	На порях кабанов		Среди травы		Всего	
			кол-во, шт. га ⁻¹	% выживших	кол-во, шт. га ⁻¹	% выживших	кол-во, шт. га ⁻¹	% выживших
Б.чер (пп 17), 115 лет	2015	0	265000	100	56000	100	121900	100
	2016	1	179800	68	32400	58	78700	65
	2017	2	147000	55	22600	40	61700	51
	2019	4	55000	21	13500	24	26500	22
Б.чер (пп 18), 100 лет	2015	0	–	–	–	–	15600	100
	2016	1					11000	71
	2017	2					7500	48
	2019	4					4600	29
Б.чер (пп 19), 94 года	2015	0	–	–	–	–	61000	100
	2016	1					42000	69
	2017	2					31000	51
	2019	4					26000	42

Помимо березняков, регулярные наблюдения за семенным возобновлением ели велись в молодых ельниках, сформировавшихся после рубки березового древостоя из сохраненного елового подростка. За 20-летний период наблюдений на разных объектах мониторингом был охвачен временной диапазон от 3 до 38 лет после рубки березы. Особенностью этих экспериментальных рубок являлось четкое разделение всей вырубленной площади на два отчетливых типа по характеру сопутствующих рубке нарушений. Вырубки представляли собой равномерное чередование узких трелевочных волоков с полностью уничтоженной древесной растительностью и сильно нарушенным травяно-моховым покровом и широких полос между волоками с минимальными нарушениями подростка и напочвенного покрова. На ненарушенных участках еловый подрост смыкался кронами почти повсеместно в первое десятилетие после рубки, при этом значительно сокращалось проективное покрытие травяно-мохового покрова. На волоках в первое десятилетие господствовали светолюбивые травы, такие как вейник наземный и луговик дернистый, создавая сильное задернение. Затем постепенно волока зарастали березой и порослевой осинкой, травяной покров изреживался, участие светолюбивых видов падало, а участие типичных лесных видов возрастало. По мере роста деревьев примыкающая к волокам стена леса становилась все выше, на узких волоках снижалась освещенность и условия на них все больше приближались к условиям под пологом леса. Этому способствует и общее направление волоков запад-восток, так что солнце в дневное время не показывается над ними из-за стены леса.

Количество елового возобновления четырех самых массовых генераций и его динамика за период наблюдений в ельниках, сформировавшихся после рубки березовых древостоев из елового подростка предварительной генерации, показана в табл. 6.

Подавляющее число экземпляров елового подростка на момент рубки березы еще не плодоносили, залет семян извне также мал, поскольку вырубки окружены

березовыми лесами. В результате число образующихся всходов ели в первые годы после рубки березы мало (пп 14, табл. 6). Причем, хотя волока представляют наиболее перспективные местообитания для поселения елового самосева, сильное задернение в первые годы после рубки березы препятствует приживанию появляющихся всходов ели. И плотность появляющегося елового возобновления в первое десятилетие после рубки березы на волоках значительно ниже, чем под пологом сохранившегося древостоя. Так, массовая генерация 1997 года на вырубке 1992 года в двухлетнем возрасте насчитывала 25,2 тыс. шт. на гектар под пологом, тогда как на волоках – только 4,5 тыс. шт. на гектар. Постепенно по мере роста господствующих деревьев ели предварительной генерации все больше экземпляров становятся генеративными, и число появляющихся всходов после семенных лет растет. И численность самосева массовой генерации 2008 года на вырубке 1992 года в трехлетнем возрасте (на 19 год после рубки) оказывается сопоставимой с численностью самосева ели генерации 1997 года на более старых вырубках 1978 года в четырехлетнем возрасте (на 23 год после рубки). Генерация 2008 года на старых вырубках уже не такая массовая. То есть на период 20–25 лет после рубки березы с сохранением елового подростка приходится наиболее благоприятное сочетание числа образующихся семян ели и условий выживания появляющегося самосева ели, если исходить из его количества в первые годы жизни. При этом плотность появляющихся всходов существенно выше на волоках. В дальнейшем продолжающийся рост елей предварительной генерации ведет к ухудшению условий как непосредственно под их пологом, так и на прилегающих узких волоках. Об этом свидетельствует высокая смертность елового возобновления: на пп 20 в 19 лет (спустя 38 лет после рубки березы) сохранилось чуть более 1 % экземпляров генерации 1997 года от их количества в годовалом возрасте под пологом, и 7,5 % на волоках, над которыми растущие деревья почти сомкнулись кронами.

Таблица 6
Динамика текущего возобновления ели в ельниках, сформировавшихся
после рубки березовых древостоев из подпологовой ели предварительной генерации

Тип леса, год рубки березы (№ пп)	Локация	Год учета	Генерация 1993 г.		Генерация 1997 г.		Генерация 2004 г.		Генерация 2008 г.	
			возраст, лет	кол-во, шт. га ⁻¹	возраст, лет	кол-во, шт. га ⁻¹	возраст, лет	кол-во, шт. га ⁻¹	возраст, лет	кол-во, шт. га ⁻¹
Е.кис 1992 (пп 14)	под пологом ели	1995	2	1500						
		1999	6	1500	2	25200				
		2004	11	1000	7	16100	0	7000		
		2011	18	600	14	6000	7	900	3	60000
		2016	23	470	19	4400	12	380	8	18000
	на волоках	1995	2	170						
		1999	6	170	2	4500				
		2004	11	170	7	4140	0	2240		
		2011	18	170	14	3360	7	1000	3	239000
		2016	23	170	19	3000	12	860	8	129400
Е.чер 1978 (пп 20)	под пологом ели	1998	5	4000	1	233000				
		2001	8	2400	4	97000				
		2006	13	1100	9	32000	2	2000		
		2011	18	500	14	7000	7	600	3	5300
		2016	23	400	19	2850	12	250	8	1250
	на волоках	1998	5	7400	1	610000				
		2001	8	4700	4	231000				
		2006	13	3000	9	118000	2	8400		
		2011	18	1800	14	75000	7	4000	3	41000
		2016	23	890	19	46000	12	710	8	5360
Е.кис 1978 (пп 22)	под пологом ели	1998	5	1000	1	22000				
		2001	8	600	4	8200				
		2006	13	360	9	4200	2	720		
		2011	18	240	14	2300	7	100	3	2000
		2016	23	180	19	1500	12	60	8	540
	на волоках	1998	5	2900	1	112000				
		2001	8	2700	4	53000				
		2006	13	2700	9	30000	2	5900		
		2011	18	2000	14	20000	7	1900	3	21000
		2016	23	1200	19	14300	12	690	8	7240

Таблица 7
Исходное обилие всходов ели генерации 2008 года и их выживаемость в ельниках,
образовавшихся после рубки березового древостоя, и в березняке-кисличнике со вторым ярусом ели

Тип леса	Год учета	Возраст самосева, лет	Под пологом		На волоках		Всего	
			кол-во, шт. га ⁻¹	% выживших	кол-во, шт. га ⁻¹	% выживших	кол-во, шт. га ⁻¹	% выживших
Е.кис (пп 22)	2008	0	193000	100	620000	100	330000	100
	2009	1	18000	9.3	177000	28,6	69000	21
	2010	2	4500	2.3	108000	17,4	37700	11.4
	2011	3	600	0.3	33000	5,3	11000	3.3
Е.чер (пп 20)	2008	0	267000	100	570000	100	330000	100
	2009	1	33000	12.4	160000	28,1	60000	18.2
	2010	2	17000	6.4	107000	18,8	36000	10.9
	2011	3	4000	1.5	48000	8,4	13000	3.9
Е.сф- чер (пп 21)	2008	0	—	—	—	—	240000	100
	2009	1	—	—	—	—	44000	18.3
	2010	2	—	—	—	—	18600	7.8
	2011	3	—	—	—	—	3600	1.5
Б.кис (пп 16)	2008	0	—	—	—	—	90000	100
	2009	1	—	—	—	—	3800	4
	2010	2	—	—	—	—	2000	2.2
	2011	3	—	—	—	—	0	0

Выживаемость самосева в более молодом насаждении (пп 14) значительно выше: для той же генерации 1997 г. в 19 лет (спустя 24 года после рубки березы) она составила под пологом 17 % от их количества в двухлетнем возрасте, а на волоках 66 %. Для более детального учета начального количества появляющихся всходов ели и их смертности в первые годы жизни в течении трех лет с момента появления экземпляров генерации 2008 года вели их учет в ельниках, сформировавшихся после рубки березы с сохранением елового подростка в 1978 году, и в средневозрастном березняке. Результаты приведены в табл. 7. Этот учет проводили не на всех учетных лентах, с чем связано расхождение в количестве самосева в трехлетнем возрасте с таблицей 6, где указано значение для всех учетных лент. В чернично-сфагновом ельнике волока не выражены, куртины елового подростка чередуются с открытыми участками, покрытыми сфагнумом. Поэтому в таблице приведены данные только для насаждения в целом.

По таблице видно, что начальная плотность появляющихся всходов выше на волоках, там же выше и процент выживших экземпляров, что еще больше усиливает тяготение елового самосева к волокам. Гибель самосева в первые годы жизни очень высока, под пологом ельников она достигает 90 % в первый год жизни, а под пологом средневозрастного березняка с сомкнутым еловым подростом – 96 %. К третьему году жизни живого елового самосева генерации 2008 года в этом березняке не осталось. Даже на волоках в первый год жизни гибнет около 70 % появившихся всходов, что свидетельствует о том, что условия там далеки от оптимальных для появляющегося елового возобновления. Это контрастирует с данными, полученными для старовозрастных березняков (табл. 5). Тем не менее, наиболее перспективным местообитанием для появляющегося елового возобновления являются бывшие волока. Именно там появляющиеся всходы имеют наибольшие шансы пополнить уже существующую еловую популяцию новыми экземплярами. В чернично-сфагновом ельнике число образовавшихся всходов меньше, что связано как с меньшей урожайностью семян, так и вероятно с худшим прорастанием семян в слое сфагновых мхов. Не отмечено изначального тяготения появляющихся всходов к определенным элементам микрорельефа: бургам, западинам, старым пням и полуразложившимся стволам. А вот их дальнейшее успешное выживание на старых пнях и гниющих древесных колодах существенно более вероятно.

Также была проанализирована структура смертности самосева по сезонам. Результаты представлены в табл. 8. Из таблицы видно, что большая часть всходов гибнет зимой. То есть зимовка является наиболее критическим этапом в первые годы жизни елового самосева. Даже в экстремальный 2010 год (третий год жизни всходов генерации 2008 года) в кисличнике и черничнике большая часть всходов гибнет в течение зимы 2010–2011, а не в течение жаркого и сухого лета 2010, хотя смертность всходов в летний период больше в этот экстремальный год. И лишь в чернично-сфагновом ельнике гибель елового самосева во время

летней засухи 2010 года превысила его гибель во время последующей зимовки.

Таблица 8
Сезонность гибели самосева ели в первые годы жизни

Тип леса	Год жизни самосева	% погибших всходов ели	
		летом	зимой
Ельник кисличник	1	11	89
	2	10	90
	3	23	77
Ельник черничник	1	26	74
	2	24	76
	3	34	66
Ельник сфагново-черничный	1	12	88
	2	26	74
	3	55	45

РОСТ В ВЫСОТУ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ЕЛОВОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ

По мере роста любое растение претерпевает закономерные морфологические и физиологические изменения. Скорость этих изменений отличается у разных экземпляров одного и того же вида в зависимости от условий существования. Поэтому при одинаковом календарном возрасте растения могут значительно отличаться по своим морфологическим и физиологическим особенностям. Для описания возрастного развития полный онтогенез растения разделяют на последовательность возрастных состояний, каждое из которых характеризует определенный этап морфологических и физиологических изменений. Принятая в биоморфологии последовательность возрастных состояний универсальна в общих чертах, хотя при детальном описании возрастного развития отдельных видов ее иногда усложняют за счет дополнительных подразделений. Обычно полный онтогенез растения разделяют на всходы, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, зрелое генеративное, старое генеративное и синильное возрастные состояния [6]. Морфологические критерии отнесения наблюдаемой особи к определенному возрастному состоянию для каждого вида устанавливаются отдельно.

В начальный период жизни возрастные изменения экземпляров ели можно описать следующей последовательностью возрастных состояний:

всходы – наличие у экземпляров фотосинтезирующих семядолей;

ювенильные – семядоли уже не функционируют, но боковых побегов еще нет;

имматурные – появление отдельных боковых побегов;

виргинильные – формирование развитой кроны по всем направлениям, когда боковые побеги три года сохраняют прирост по главной оси, что также сопровождается появлением на боковых побегах ответвлений третьего порядка.

Если стадию всхода все выживающие экземпляры проходят за первые год-два их жизни, пока функционируют семядоли, то переход в имматурное состояние у многих экземпляров задерживается по сравнению с ростом в идеальных условиях. У угнетенного само-

сева часто нет возможности формировать боковые побеги. Иногда наблюдается возврат в ювенильное состояние, когда образовавшийся чахлый боковой побег на следующий год прекращает дальнейший рост и вскоре отмирает. В слое сфагнома или кукушкина льна можно наблюдать много лет прирастающие только на верхушке экземпляры елового самосева, едва успевающие за приростом мохового покрова. Естественно, задержка возрастного развития – явный признак угнетения, и отстающие в развитии экземпляры отмирают в большем числе, чем их более успешные сородичи.

Масштаб наблюдаемых различий в скорости развития отдельных экземпляров ели в первые годы жизни можно видеть на рис. 1. На нем одновременно показаны три десятилетних экземпляра разной жизнеспособности. Экземпляр слева повышенной жизнеспособности: к 10 годам он достиг 38 см высоты, уже имеет развитую крону и относится к виргинильному возрастному состоянию. Посередине экземпляр нормальной жизнеспособности высотой 20 см, развитие кроны которого типично для имматурного возрастного состояния. И наконец, справа экземпляр пониженной жизнеспособности, который к 10 годам не имеет боковых ветвей, находясь таким образом еще в ювенильном возрастном состоянии. Длина его моноподиального побега составляет только 11 см, имеет место развитие придаточных корней в нижнем узле стебля. Вероятно, он был придавлен упавшей веткой вскоре после появления.

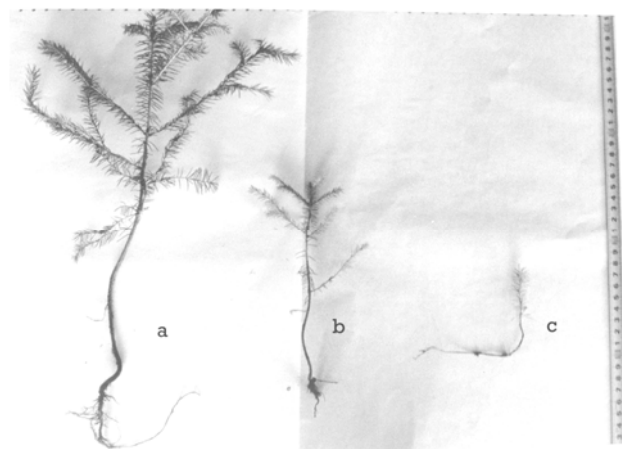


Рис. 1. Десятилетние экземпляры ели разной жизнеспособности: *a* – повышенная жизнеспособность, виргинильное возрастное состояние; *b* – нормальная жизнеспособность, имматурное возрастное состояние; *c* – пониженная жизнеспособность, ювенильное возрастное состояние

Неравномерность роста в высоту и возрастного развития разных экземпляров елового возобновления массовой генерации 1997 года, достигших возраста 19 лет, в разных фитоценотических условиях отражают данные в табл. 9. Различия по высоте и приросту в высоту за пять лет у экземпляров разных возрастных состояний из одного фитоценоза очевидны. Доля виргинильных особей на волоках значительно больше, чем под пологом во всех ельниках, сформировавшихся после рубки березы. В ельнике-черничнике как прирост в

высоту, так и доля виргинильных особей заметно меньше, чем в ельниках-кисличниках. Прирост в высоту значительно лучше на волоках в молодом ельнике-кисличнике, где появление генерации 1997 года пришлось всего на пятый год после рубки, когда волока еще были слабо затенены примыкающей стеной молодого леса. Различия в росте экземпляров того же возрастного состояния на волоках и под пологом почти не выражены в ельниках с более давним сроком рубки березы. Это связано с тем, что сохранившиеся под пологом экземпляры размещаются в наиболее благоприятных локациях, где условия похожи на условия на уже значительно затененных волоках. Особенности хода роста в высоту елового самосева генерации 1997 года в молодых ельниках, образовавшихся после рубки березы, по усредненным данным учетов 2006, 2011 и 2016 года показаны на рис. 2.

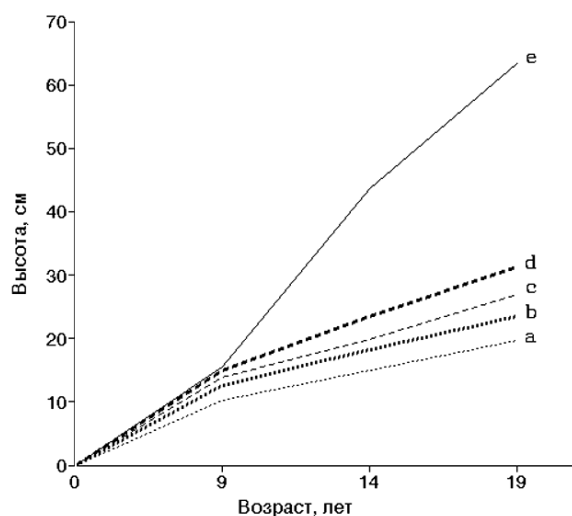


Рис. 2. Ход роста самосева ели генерации 1997 г. по данным учетов 2006, 2011, 2016 гг. в молодых ельниках, образовавшихся после рубки березы, как под пологом, так и на бывших трелевочных волоках: *a* – в ельнике-черничнике под пологом; *b* – в ельнике-черничнике на волоках; *c* – в ельнике-кисличнике под пологом; *d* – в ельнике-кисличнике на волоках (рубка березы в 1979 году); *e* – в ельнике-кисличнике на волоках (рубка березы в 1992 году)

Еловое возобновление генерации 1997 года в старовозрастных березняках-черничниках по показателям роста в высоту занимает промежуточное положение между ельником-черничником и ельниками-кисличниками, не отличаясь от них статистически значимо. Для наглядности, на рис. 3 показан ход роста в высоту елового самосева генерации 1997 года по усредненным данным учетов 2006, 2011 и 2016 годов под пологом березняков и молодых ельников, возникших после рубки березы. В связи с динамичностью условий в молодых ельниках, где освещенность под их пологом уменьшается год от года по мере роста елового древостоя, рост самосева ели там имеет выраженный перегиб, отражающий эти негативные изменения условий существования. В березняках с еловым подростом условия меняются не так быстро и явных перегибов на графике роста самосева ели в березняках не выражено.

Таблица 9

Показатели роста в высоту экземпляров ели генерации 1997 года в возрасте 19 лет (по данным учета 2016 года) разных возрастных состояний в березняках и в разных локациях ельников, образовавшихся после рубки березы

Тип леса (№ пп)	Локация	Возрастное состояние	Высота, см	±	σ	Прирост за пять лет, см	±	σ	Количество, шт.
Е.кис (пп 14)	под пологом ели	virg	32,8	1,7	8,9	8,5	0,8	4.2	28
		im	22,6	0,7	5,5	5,9	0,2	2	67
		juv	15,7	0,9	2,5	4,6	0,2	0.5	8
	на волоках	virg	62	7	41	21,8	3,8	21	31
		im	31	3	7	7,4	0,4	0.8	5
	Е.чер (пп 20)	под пологом ели	virg	22,8	1	2,7	5,1	0,3	0.8
im			18,5	0,5	3,3	4,6	0,2	1.1	45
juv			15,6	0,6	–	4	–	–	5
на волоках		virg	25,3	0,9	5	6,1	0,3	1.8	28
		im	21,3	0,3	4,8	5,2	0,1	1.2	199
		juv	17,3	0,5	2,6	4,4	0,1	0.68	31
Е.кис (пп 22)	под пологом ели	virg	35,5	2,4	2,4	10	1	2.4	6
		im	25,8	1,1	4,9	6,2	0,4	1.8	19
	на волоках	virg	36,1	1,6	9,2	9,3	0,5	3.1	32
		im	26,9	0,8	6	6,8	0,2	1.5	51
Б.чер (пп 17)	–	virg	28	1,5	5	9,1	1,5	2.9	11
		im	22,7	1,8	4,7	6,7	0,7	1.7	7
Б.чер (пп 18)	–	virg	27	2	–	9,7	1	–	4
		im	21	1,8	5,3	6.7	0,9	2.7	9

Примечание: ± – ошибка средней; σ – стандартное квадратичное отклонение.

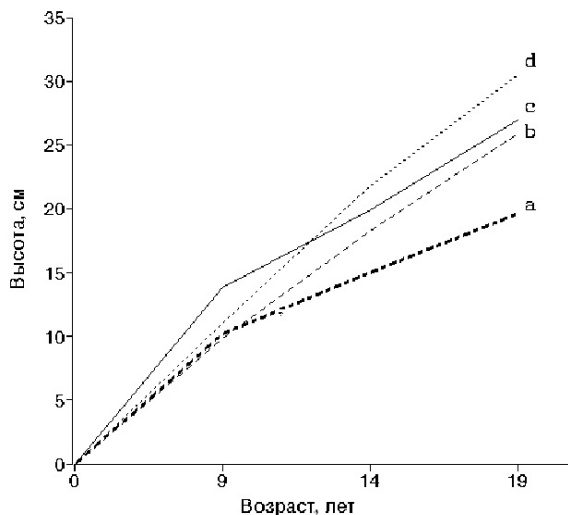


Рис. 3. Ход роста самосева ели генерации 1997 г. по данным учетов 2006, 2011, 2016 годов под пологом березняков со вторым ярусом ели и молодых ельников, образовавшихся после рубки березы: *a* – в ельнике-черничнике; *b* – в березняке-черничнике; *c* – в ельнике-кисличнике; *d* – в березняке-кисличнике

ВЫВОДЫ

1. Все наблюдаемые экземпляры елового возобновления образовались непосредственно после семенных лет. Отдельные семенные годы также существенно отличаются по урожайности, что отражается в обилии появляющегося семенного возобновления.

2. В средневозрастных березняках с сомкнутым подростом ели и под пологом молодых ельников, образовавшихся после рубки древостоя березы из ели предварительной генерации, не происходит пополнения популяции ели вновь появляющимися экземплярами из-за неблагоприятных фитоценологических условий. Самосев ели выживает в молодых ельниках лишь на бывших трелевочных волоках, где сохранились прогалы в пологе древесных крон.

3. В старовозрастных березняках со вторым ярусом ели, которая уже начала семеношение, наблюдается образование второго поколения ели: выживаемость появляющегося самосева ели в первые годы жизни значительная.

4. Наибольшая гибель елового самосева происходит в холодный период года в ходе его зимовки.

5. Нарушение подстилки кабанами увеличивает количество появляющихся на пороях всходов ели в сравнении с ненарушенными участками, но слабо влияет на их дальнейшую выживаемость, если не происходит повторных нарушений, вызывающих массовую гибель елового самосева.

6. В сфагновом ельнике не наблюдается изначальной приуроченности появляющихся всходов ели к старым пням и гниющим стволам, но выживает самосев ели почти исключительно в таких микроместообитаниях.

7. Отдельные экземпляры елового возобновления в естественных условиях лесных фитоценозов сильно отличаются по скорости роста и возрастному развитию с первых лет жизни. Но в целом их скорость роста намного меньше потенциальной скорости роста ели в идеальных условиях.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

1. Глазов М. В. Структура и особенности функционирования биоты ельников Валдая // Организация экосистем ельников южной тайги. М., 1979. С. 10–29.
2. Глазов М. В., Чернышев Н. В. Плодоношение ели и значение деятельности животных в ее репродуктивном цикле // Организация экосистем ельников южной тайги. М., 1979. С. 131–157.
3. Казанская Н. С., Соболева Т. К., Тишков А. А. Естественное возобновление ели в еловых лесах Валдая // Организация экосистем ельников южной тайги. М., 1979. С. 158–175.
4. Рыбакова Н. А., Рубцов М. В. Семеношение ели предварительной генерации на вырубках южнотаежных березняков // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: материалы конф. (Красноярск, 16–19 сентября 2014 г.). Новосибирск: СО РАН, 2014. С. 467–469.
5. Рыбакова Н. А., Рубцов М. В. Семеношение ели под пологом южнотаежных березняков // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2014. № 1 (100). С. 73–79.
6. Ценопопуляции растений. Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 217 с.

REFERENCES

1. Glazov M. V. Struktura i osobennosti funktsionirovaniya bioty el'nikov Valdaiya // Organizatsiya ekosistem el'nikov yuzhnoy taygi. Moskva, 1979, S. 10–29.
2. Glazov M. V., Chernyshev N. V. Plodonosheniye eli i znacheniye deyatel'nosti zhivotnykh v eye reproductivnom tsikle // Organizatsiya ekosistem el'nikov yuzhnoy taygi. Moskva, 1979, S. 131–157.
3. Kazanskaya N. S., Soboleva T. K., Tishkov A. A. Estestvennoye vozobnovleniye eli v elovyykh lesakh Valdaiya // Organizatsiya ekosistem el'nikov yuzhnoy taygi. Moskva, 1979, S. 158–175.
4. Rybakova N. A., Rubtsov M. V. Semenosheniye eli predvaritel'noy generatsii na vyrubkakh yuzhnotayezhnykh bereznyakov // Lesnyye biogeotsenozy boreal'noy zony: geografiya, struktura, funktsii, dinamika: materialy konf. (Krasnoyarsk, 16–19 sentyabrya 2014 g.). Novosibirsk, SO RAN, 2014, S. 467–469.
5. Rybakova N. A., Rubtsov M. V. Semenosheniye eli pod pologom yuzhnotayezhnykh bereznyakov // Vestnik MGUL – Lesnoy vestnik. 2014, No. 1 (100), S. 73–79.
6. Tsenopulyatsii rasteniy. Osnovnyye ponyatiya i struktura. Moskva, Nauka, 1976, 217 s.

© Татарников Д. В., 2019