

УДК 581.426.2

СМЕНА ПОРОД В НЕМОРАЛЬНЫХ ЕЛЬНИКАХ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ЗАПОВЕДНИКА

М. Ю. Пукинская

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

Поступила в редакцию 16.03.2020 г., после доработки 25.09.2020 г., принята 12.10.2020 г.

Пукинская М. Ю. Смена пород в неморальных ельниках Центрально-Лесного заповедника // Поволжский экологический журнал. 2020. № 4. С. 459 – 476. DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-459-476>

Аннотация. Обсуждается смена лесообразующих пород в неморальных ельниках Центрально-Лесного заповедника (Тверская область, Россия). Проведено сравнение характеристики растительности ельников заповедника, выполненной при первом обследовании заповедника Я. Я. Алексеевым в 1931 г. (1935) с описаниями растительности, выполненными автором с 2011 по 2019 г. Показано, что за последние 90 лет в ельниках заповедника увеличилось покрытие неморальными травами. Кроме того, три вида широколиственных деревьев (липа, клен и вяз) сильно увеличили численность в древостое, в наибольшей степени липа. В последние десятилетия в Центрально-Лесном заповеднике происходит распад неморальных ельников. Березо-осино-еловый древостой не восполняется еловым возобновлением и сменяется липо-кленовниками. Жизненность елового подроста ухудшается. После распада ельника смена древесных доминантов происходит на 74% пробных площадей, а на 26% – древостой продолжается ельником. Наибольшая часть неморальных ельников заповедника возникла после крупных нарушений 100 – 150 лет назад (на месте гарей, ураганных ветровалов и вырубок). Старые неморальные ельники сформировались в период, когда сильные морозы препятствовали вхождению липы и клена в древостой. В настоящее время совпадение потепления климата со старением елового древостоя и снятием антропогенного влияния способствовали выходу клена и липы из подлеска в древостой и смене на елово-широколиственный лес. В сложившихся климатических условиях возврат к ельнику возможен в случае гари или при похолодании климата. Неморальный ельник является переходным типом и в зависимости от условий становится еловым или широколиственным лесом.

Ключевые слова: *Picea abies*, динамика еловых лесов, смена пород в неморальных ельниках, Центрально-Лесной заповедник.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-459-476>

ВВЕДЕНИЕ

Смена пород интересует ученых с самого возникновения научного подхода к изучению лесов и их динамики. С тех пор подробно изучены демулационные смены на рубках и гарях – разнообразные пути восстановления исходного леса через пионерные породы. Они происходят постоянно и относительно кратковременны. Что же касается смен, затрагивающих взаимоотношения пород теневых лесов, то они требуют дальнейшего изучения, особенно в связи с изменениями климата (Janda et al., 2017; Seidl et al., 2017; Keeley et al., 2019).

В конце XIX в. считалось, что широколиственные леса сменяются еловыми (Порфирьев, 1970) и что климат меняется в сторону большей влажности и суровости – подходящую для ели и неблагоприятную для дуба и его широколиственных спутников. Однако исследования в Брянских лесах в начале XX в. показали, что усиливаются позиции, наоборот, широколиственных пород (Агафонов, 1908; Вестенрик, 1908). В. Н. Сукачев отмечал, что в Брянских лесах ель возрастом превосходит лиственные породы, достигая 250 лет (Сукачев, 1908). Тем не менее, позднее он делает общий вывод о том, что в лесах Брянского массива ассоциация дубового ельника представляет собой одну из стадий смены широколиственных пород елью (Дендрология..., 1938). Несколько десятилетий спустя смена ели широколиственными породами в неморальных ельниках Русской равнины уже очевидна. И объясняют ее демутационной динамикой древостоев. Разногласия авторов сводятся к тому, что же является коренным климаксовым лесом – дубрава (Киселева, 1971; Разумовский, 1999) или липняк (Коновалов, 1929; Курнаев, 1968).

Центрально-Лесной заповедник (ЦЛЗ), основанный в 1931 г., находится на Валдайской возвышенности и относится к Верхневолжскому региону главного Каспийско-Балтийского водораздела Русской равнины (Сукцессионные..., 1999). По широте заповедник расположен в полосе хвойно-широколиственных лесов, но локальные условия (более низкая средняя температура, повышенное количество осадков и др.) придают растительности бореальные черты и обуславливают южно-таежную структуру лесов (Структура и продуктивность..., 1973; Житлухина и др., 2002). В начале XX в. почти всю площадь ЦЛЗ занимали ельники (из *Picea abies* (L.) Н. Karst.), преимущественно кисличники (Алексеев, 1935). Я. Я. Алексеев отмечает редкость в заповеднике перестойных лесов. Он пишет также, что в древостоях почти полностью отсутствуют широколиственные породы, хотя в травяном покрове в заметных количествах имеются виды широколиственного леса. Поэтому он предполагает, что ель здесь «сравнительно недавний гость» (Алексеев, 1935, с. 36). В дальнейшем средний возраст ельников заповедника увеличивался с 83 лет в 1939 до 131 в 1984, а с конца 1980-х гг. начался распад старовозрастных лесов, который ускорили повторяющиеся ураганные ветры. К концу XX в. в ЦЛЗ на кисличные ельники приходилось 15% площади и еще 17% – на неморальные (Сукцессионные..., 1999). На месте выпавших неморальных ельников возникают смешанные леса с преобладанием клена и липы. В последние десятилетия тенденция усиления роли широколиственных пород и ослабления позиций хвойных отмечается также в смешанных лесах Европы и Северной Америки (Saniga et al., 2011; Fisichelli et al., 2014; Jaloviar et al., 2017; Keren et al., 2017; Parobeková et al., 2018).

Возникает ряд вопросов: 1) являются ли неморальные ельники ЦЛЗ коренными или сукцессионной стадией на пути к коренному лесу? 2) как будет развиваться дальше сменивший ельники широколиственный лес, и возможен ли обратный переход в ельник? Мы проанализировали в этой связи имеющиеся у нас материалы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был собран в ЦЛЗ в период с 2011 по 2019 г. Для изучения динамики растительности в неморальных ельниках заложена 21 пробная площадь (по

400 м², в одном случае 1600 м²). Мы считали фитоценозы неморальнотравными, если количество неморальных видов в них было не менее 2, а суммарное проективное покрытие – не менее 15% (Василевич, Бибикова, 2004). При отнесении к неморальным видам растений травяно-кустарничкового яруса мы придерживались в основном системы свит А. А. Ниценко (1969).

На пробных площадях (ПП) проводилось описание травяно-кустарничкового яруса, сплошное или выборочное бурение елей верхних ярусов (пропорционально наличию деревьев разного размера и возраста, определенного на месте по коре (Хаустов, 1955)). Клены и липы для бурения выбирали самые крупные и средние. К древостоям мы относили ели, березы и осины от 15 м и выше (25 – 35 м – 1-й ярус, 15 – 24 м – 2-й ярус), липу, клен и вяз – от 12 м и выше (при такой высоте они уже плодоносят). Численность подроста ели на ПП определялась как среднее по 5 – 10 учетным площадкам по 25 м². Возраст и годовые приросты главной оси подроста в высоту измерялись по мутовкам и кольцевым рубцам от верхушечных почечных чешуй или по кернам.

Происхождение исходных древостоев ПП, которое обсуждалось нами ранее (Пукинская, 2020), определялось по наличию углей в почвенных прикопках и по кернам. Мы относили древостои к послепожарным, если в почве между корнями деревьев верхнего яруса присутствовали крупные угли (ПП 5 – 19, ПП 2 – 19, ПП 1 – 11, ПП 1 – 14, ПП 3 – 15, ПП 28 – 16). Пробные площади с наличием небольшого количества мелких углей в почве (ПП 9 – 12, ПП 2 – 15, ПП 8 – 13) относили к старым гарям. О крупных непожарных нарушениях прошлого на пробных площадях мы судили по дендрохронограммам сохранившихся елей верхнего яруса.

Для прогнозирования дальнейшего состава древостоя использовалось количество подроста разных пород на ПП, количество, размещение и благонадежность елового подроста (оценивалась по: Методические..., 2011). Определение возраста деревьев по кернам проводилось при помощи бинокля (с точностью до 0.1 мм). Всего в работе было использовано 206 кернов ели, 67 кернов лиственных деревьев, промерены приросты главной оси 65 особей елового подроста.

Статистическая обработка первичных данных включала расчет средней арифметической (M), коэффициента корреляции (r), ошибки коэффициента корреляции (m_r). Корреляция считалась достоверной при $r^2 > m_r$. Проверку на нормальность распределения выборок возраста и диаметров древостоя проводили с помощью W -теста Шапиро – Уилка. При выявлении нормального распределения у сравниваемых выборок использовали t -критерий Стьюдента, при выявлении отклонения от нормального распределения использовали непараметрические методы – критерий Уилкоксона – Манна – Уитни и критерий Колмогорова – Смирнова с достоверностью различий на 5%-ном уровне значимости. Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 и при помощи пакета статистических программ Statistica 8.0.

Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (Черепанов, 1995) и по информационному ресурсу ThePlantList.org.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Травяной покров и подлесок на пробных площадях. На каждой из 21 ПП в старовозрастных и распадающихся древостоях было отмечено от 3 до 12 неморальных видов трав и от 2 до 5 неморальных видов подлеска и подроста (табл. 1).

Таблица 1. Травяной покров и подлесок на пробных площадях (в начале списка приведены неморальные виды)

Table 1. Grass cover and undergrowth on sample plots (nemoral species are shown at the beginning of the list)

Виды	Встречаемость	Среднее ПП, %	Виды	Встречаемость	Среднее ПП, %
<i>Anemone ranunculoides</i>	0.1	0.1	<i>Geum rivale</i>	0.2	0.1
<i>Asarum europaeum</i>	0.3	0.3	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0.3	0.9
<i>Carex digitata</i>	0.3	0.6	<i>Huperzia selago</i>	0.2	0.3
<i>Cinna latifolia</i>	0.1	0.1	<i>Impatiens noli-tangere</i>	0.1	0.1
<i>Ficaria verna</i>	0.1	0.1	<i>Juncus effusus</i>	0.1	0.1
<i>Gagea lutea</i>	0.1	0.1	<i>Lamium maculatum</i>	0.1	0.1
<i>Galeobdolon luteum</i>	1.0	12.9	<i>Linnea borealis</i>	0.1	0.2
<i>Galium odoratum</i>	0.5	7.4	<i>Luzula pilosa</i>	0.8	1.7
<i>Hepatica nobilis</i>	0.3	1.3	<i>Lycopodium annotinum</i>	0.1	0.1
<i>Lathyrus vernus</i>	0.2	0.2	<i>Maianthemum bifolium</i>	0.7	3.6
<i>Mercurialis perennis</i>	0.2	0.5	<i>Orthilia secunda</i>	0.1	0.0
<i>Milium effusum</i>	0.7	1.9	<i>Oxalis acetosella</i>	0.9	21.8
<i>Paris quadrifolia</i>	0.3	0.5	<i>Phegopteris connectilis</i>	0.4	1.8
<i>Pulmonaria obscura</i>	0.8	2.7	<i>Polygonatum multiflorum</i>	0.1	0.1
<i>Stachys sylvatica</i>	0.1	0.1	<i>Rubus idaeus</i>	0.4	1.8
<i>Stellaria holostea</i>	1.0	8.8	<i>Rubus saxatilis</i>	0.3	1.0
<i>Stellaria nemorum</i>	0.4	1.4	<i>Solidago virgaurea</i>	0.5	0.9
			<i>Trientalis europaea</i>	0.3	1.3
<i>Aconitum lycoctonum</i>	0.1	0.2	<i>Urtica dioica</i>	0.3	0.5
<i>Adoxa moschatellina</i>	0.2	0.1	<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.5	3.6
<i>Aegopodium podagraria</i>	0.5	1.4			
<i>Anemonoides nemorosa</i>	0.5	19.1	Подлесок и подрост лиственных пород, %		
<i>Angelica sylvestris</i>	0.4	0.3	<i>Acer platanoides</i>	1.0	17.5
<i>Athyrium filix-femina</i>	0.3	0.6	<i>Corylus avellana</i>	0.8	8.6
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0.1	0.4	<i>Daphne mezereum</i>	0.1	0.1
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0.1	0.1	<i>Lonicera xylosteum</i>	0.6	1.8
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	0.2	0.5	<i>Tilia cordata</i>	0.8	14.6
<i>Circaea alpina</i>	0.1	0.4	<i>Ulmus scabra</i>	0.5	2.7
<i>Cirsium oleraceum</i>	0.1	0.1	<i>Viburnum opulus</i>	0.1	0.1
<i>Crepis paludosa</i>	0.1	0.2			
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	0.1	0.0	<i>Betula pubescens</i>	0.1	0.1
<i>Dryopteris carthusiana</i>	0.4	2.5	<i>Frangula alnus</i>	0.1	0.1
<i>Dryopteris expansa</i>	0.5	7.8	<i>Padus avium</i>	0.3	1.4
<i>Equisetum sylvaticum</i>	0.4	0.5	<i>Populus tremula</i>	0.1	0.3
<i>Festuca altissima</i>	0.7	3.1	<i>Ribes nigrum</i>	0.2	0.2
<i>Fragaria vesca</i>	0.1	0.3	<i>Salix caprea</i>	0.2	1.1
<i>Galium triflorum</i>	0.1	0.0	<i>Sorbus aucuparia</i>	1.0	14.2

Я. Я. Алексеев (1935), обследовавший территорию ЦЛЗ летом 1931 г., отмечал в подлеске те же неморальные виды, которые присутствуют и сейчас, с наибольшим участием *Lonicera xylosteum* L., *Corylus avellana* L. и *Tilia cordata* Mill. Встречаемость лещины и липы в ярусе подлеска на участках Я. Я. Алексеева и спустя 90 лет на наших пробных площадях равная, а жимолости сейчас значительно меньше (0.6, а была 0.9).

В 1931 г. Я. Я. Алексеев на 13 участках кислично-неморальных ельников отмечал 45 видов травяно-кустарничкового яруса, из них 12 неморальных (Алексеев, 1935). На наших ПП ($n = 21$) в старых ельниках отмечено 56 видов, из них 17 неморальных. *Oxalis acetosella* L. по-прежнему имеет высокую встречаемость (0.9). Неморальные виды, не встреченные в 1931 г.: *Anemone ranunculoides* L., *Cinna latifolia* (Trevir.) Griseb., *Ficaria verna* Huds., *Gagea lutea* (L.) Ker Gawl., *Stachys sylvatica* L. Наибольшую встречаемость, как и прежде, имеют звездчатка ланцетолистная (0.9 в 1931 г. и 1.0 в 2010-е гг.) и зеленчук желтый (0.7 и 1.0 соответственно). Из остальных неморальных трав встречаемость *Paris quadrifolia* L. на наших ПП значительно ниже (0.3 вместо 0.5), а трех других видов – выше: *Milium effusum* L. (0.7 вместо 0.3), *Pulmonaria obscura* Dumort. (0.8 вместо 0.3) и *Galium odoratum* (L.) Scop. (0.5 вместо 0.2). Следует отметить, что подмаренник душистый проявляет приуроченность к липовым лесам (Василевич, 2004). По нашим материалам имеется слабая достоверная корреляция проективных покрытий подроста *Tilia cordata* Mill. и *Galium odoratum* (L.) Scop. ($r = 0.40$, $m_r = 0.15$, $n = 33$).

Таким образом, наши пробные площади более неморальнотравные, чем участки Я. Я. Алексеева 90 лет назад. Сходную тенденцию (неморализацию) отмечает А. А. Маслов на постоянных пробных площадях в ельниках Московской области и объясняет ее потеплением климата (Маслов, 1995).

Древостой на пробных площадях. В составе исходного древостоя пионерные породы (осина, *Populus tremula* L. и береза, *Betula pubescens* Ehrh.) имелись почти на всех модельных участках неморальных ельников (табл. 2). На половине ПП они составляли 1/4 древостоя (это отражено в названиях, например Ос-Е – осино-ельник, см. табл. 2), на остальных присутствовали в виде примеси. Это свидетельствует о частоте крупных нарушений древостоя. Более подробное исследование (обнаружение углей в почве на 43% ПП и анализ кернов сохранившихся елей) показало, что древостои за время своего существования испытали по 1-2 крупных нарушения¹, которые происходят на каждой ПП в среднем 1 раз в 100 лет. Поскольку осины в ЦЛЗ доживают до 130 – 140 лет (Пукинская, 2012), а береза, по видимому, немного более, то повторяющимися нарушениями поддерживается их постоянное присутствие. Большую примесь в древостое березы и осины отмечал также и Я. Я. Алексеев; он объяснял ее рубками 1900-х гг. и считал временным явлением (Алексеев, 1935). С введением заповедного режима рубки прекратились, а пожары свелись к минимуму. Основными причинами распада древостоя стали усыхание и массовые ветровалы (1987, 1996 и др.). Поэтому, и спустя почти 90 лет после установления заповедного режима, мы находим те же черты, многие из которых

¹ Для сравнения, по результатам дендрохронологических исследований, в горах Норвегии крупные нарушения происходят 1 – 3 раза за жизнь ели (Čada et al., 2013).

Таблица 2. Подрост и древостой на месте неморальных ельников
Table 2. Undergrowth and forest stand on the site of nemoral spruce forests

№ ПП	Параметр	Ель	Осина и береза	Липа	Клен	Подрост ели, шт./га	Древостой			
							Исходный	% выпавших Е 1–2 ярусов	В настоящее время	В дальнейшем
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
5 – 19	Возраст на ут.	3Е ₁₂₄₋₁₄₅ , 6Е ₁₀₂₋₁₁₀ , 3Е ₇₉₋₉₅	1Ос ₉₅ , 1Б ₉₀	2Л ₆₀₋₅₅			Ос-Е	5	Е*	Шл
	Диаметр по кернам, см	22-53 (38)	37-48(43)	16-17		0				
2 – 19	Число стволов, шт./га	840	400	80						
	Возраст на ут.	4Е ₁₃₃₋₁₀₅	2Ос ₁₀₀	1Л ₈	1Кл ₇₀		Ос-Е	7	Е-Кл*	Шл
1 – 11	Диаметр по кернам, см	15-38(28)	55-64	14	23	2600				
	Число стволов, шт./га	865	275	50	1200					
1 – 14	Возраст на ут.	1Е ₂₀₀ , 6Е ₁₁₄₋₁₃₆	1Ос ₁₃₆ , 1Б ₁₃₀				Е	60	Е	Е
	Диаметр по кернам, см	26-56(47)	50-70(60)							
1 – 14	Число стволов, шт./га	415	80	20	40	3800				
	Возраст на ут.	2Е ₇₂₋₃₀					Е	90	Л-Е	Шл
3 – 15	Диаметр по кернам, см	5-20 (11)								
	Число стволов, шт./га	525	75	500	25	2000				
28 – 16	Возраст на ут.	1Е ₂₁₅ , 4Е ₁₂₀₋₁₄₃		2Л ₄₃₋₅₈	3Кл ₆₅₋₇₅		Ос-Е	80	Е-Кл	Шл
	Диаметр по кернам, см	29-48(47)		12-23	16-26	1500				
9 – 12	Число стволов, шт./га	720	80	80	320					
	Возраст на ут.						Ос-Е	80	Е-Кл	Шл/Е
2 – 15	Диаметр по кернам, см	450	75	12	350	2000				
	Число стволов, шт./га									
8 – 13	Возраст на ут.	3Е ₁₉₂₋₂₀₈ , 4Е ₁₅₁₋₁₇₅ , 12Е ₉₈₋₁₃₄	1Ос ₁₂₀		1Кл ₆₀		Е	80	Е-Кл	Шл
	Диаметр по кернам, см	24-56(38)	55		16	2080				
2 – 17	Число стволов, шт./га	700	80		280					
	Возраст на ут.	2Е ₂₁₅₋₂₄₀ , 9Е ₁₁₈₋₁₃₇ , 5Е ₁₀₄₋₁₁₄	1Ос ₁₁₀		2Кл ₇₅₋₅₀		Е	75	Кл	Шл
4 – 17	Диаметр по кернам, см	28-59(44)	73		17-19					
	Число стволов, шт./га	400	250		700	400				
2 – 17	Возраст на ут.	13Е ₁₁₉₋₁₇₈	1Ос ₁₂₆	2Л ₆₀₋₇₁	1Кл ₇₀		Е	100	Л-Кл	Шл
	Диаметр по кернам, см	31-61(49)	53	21-28	26					
4 – 17	Число стволов, шт./га	395	25	300	300	800				
	Возраст на ут.	2Е ₁₄₆₋₁₉₀ , 3Е ₁₅₅₋₁₀₆	1Б ₁₂₀₋₁₃₀	2Л ₇₀₋₇₉	2Кл ₄₅₋₄₇	2720	Е	20	Е	Е
	Диаметр по кернам, см	23-52(36)	65	26-28	8-11					
	Число стволов, шт./га	820	160	80						
	Возраст на ут.	1Е ₂₁₃ , 3Е ₁₃₈₋₁₄₇	1Ос ₁₀₀₊	2Л ₆₃₋₇₉	1Кл ₇₀		Е	70	Кл	Шл
	Диаметр по кернам, см	38-53(47)	70	11-28						
	Число стволов, шт./га	480	80	160	320	160				

Окончание табл. 2
Table 2. Continuation

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1–18	Возраст на уг.	4E _{100,496} , 1E ₁₇₅ , 5E _{75,96}		1J ₁₇	2K _{102,70}		E	30	E-Кл	Шл
	Диаметр по кернам, см	24–55(39)		18	37–39					
	Число стволов, шт./га	510	33	33	400	400				
6–19	Возраст на уг.	1E ₁₇₅ , 2E _{100,447} , 3E _{100,108}	ЮО ₉₀ , 1E ₉₈	3J _{160,75}	1K ₁₇₁		Б-Е	30	E	в.Е
	Диаметр по кернам, см	22–48(39)	32–48(40)	12–37	15					
	Число стволов, шт./га		267	67	67	2067				
7–12	Возраст на уг.	1E ₂₀₀ , 1E ₁₇₅ , 6E _{175,133} , 1E ₆₁		1J ₁₇			E	60	Л	Шл
	Диаметр по кернам, см	27–57(40)		35						
	Число стволов, шт./га	168	24	310	125	1200				
4–12	Возраст на уг.	1E ₂₃₇ , 2E _{106,172} , 6E _{137,147} , 2E _{115,125}					E	60	E-Л	Шл
	Диаметр по кернам, см	25–58(39)								
	Число стволов, шт./га	184		114	43	300				
1–17	Возраст на уг.	3E _{135,150} , 3E _{85,93}	ЮО ₁₃₀	Л ₆₀	1K ₁₀₃		Ос-Е	70	E-Кл	Шл
	Диаметр по кернам, см	24–42(34)	70	13–21	27					
	Число стволов, шт./га	375	200	75	500	200				
3–19	Возраст на уг.	1E ₁₀₀ , 3E _{60,67}			2K ₁₅₀	2E _{24,50}	E	90	E/Кл	в.Е
	Диаметр по кернам, см	18–58(27)			9–15					
	Число стволов, шт./га	1250			150	800				
5–17	Возраст на уг.	3E _{115,140}		5J _{154,75}	1K ₁₀₂	3E _{30,32}	E	90	Кл-Л	Шл
	Диаметр по кернам, см	39–50(45)		16–35	11					
	Число стволов, шт./га	640	160	560	320	1120				
6–14	Возраст на уг.	1E ₂₉	1Ос ₇₆	2J _{143,61}	2K _{153,69}		Ос-Е	100	Ос-Л-Кл	Шл
	Диаметр по кернам, см	18	17	14–19	13–16					
	Число стволов, шт./га	1300	800	800	2000	1000				
8–14	Возраст на уг.	3E _{21,35}	2Ос ₉₀ , 1E ₇₆	3J _{140,64}	1K ₁₄₀		Ос-Е	100	E-Л-Ос	в.Е
	Диаметр по кернам, см	5–21(12)	10–19(14)	17–23	15					
	Число стволов, шт./га	400	1600	700	100	3200				
2–14	Возраст на уг.	4E _{15,76}					Ос-Е	100	Б-Е	в.Е
	Диаметр по кернам, см	8–25(17)								
	Число стволов, шт./га	675	350	100	150	500				

Примечание. В графе «возраст» перед буквой породы указано число моделей, после нее в нижнем регистре – возраст по керну; в графе «диаметр» указаны крайние значения, а в скобках – среднее. Шл – широколиственный лес, ШЛ/Е – со-доминирование ели и широколиственных пород, Е – ельник, в.Е – возможен возврат к ельнику. В графе «древостой» преобладающие породы обозначены начальными буквами (например, Ос-Е – осино-ельник).

Note. In the column “age” the number of models is indicated before the letter of the tree, after it in the lower register – the age according to the core; in the column “diameter” the extreme values are indicated, and in brackets – the average. Шл – broad-leaved forest, Шл/Е – co-dominance of spruce and broad-leaved species, Е – spruce forest, в.Е – return to spruce forest is possible. In the column “stand”, the dominant species are indicated by initial letters (for example, Ос-Е – aspen-spruce forest).

считались временными. Помимо присутствия пионерных пород, это пестрота типов леса и отсутствие обширных участков однообразной растительности. Я. Я. Алексеев отмечал также, что в районе заповедника «промежуточные группировки преобладают над чистыми типами» (Алексеев, 1935, с. 37). Это выражено и сейчас. Таким образом, крупные нарушения, вызывающие распад древостоя, характерны для неморальных ельников ЦЛЗ и в отсутствие прямого антропогенного влияния.

Современное состояние неморальных ельников ЦЛЗ таково, что трудно найти участки с сохранившимся древостоем. На большинстве ПП выпало 60% и более (см. табл. 2) от числа стволов, не считая старого валежа. Возраст буриемых елей исходного древостоя составил от 61 до 240 лет на уровне груди (1.3 м). Сравнение возраста живых ($N = 51$) и усохших ($N = 62$) елей на фоне существенных отклонений выборочного распределения от нормального (W -тест Шапиро – Уилка, $W = 0.90021$, $df = 62$, $p = 0.0001$) показало, что усыхают более старые деревья (критерий Колмогорова – Смирнова, $D = 1.96$, $df = 5.29$, $p < 0.001$; критерий Манна – Уитни, $U = 818$, $df = 51$, $p < 0.0001$). Средний возраст сухих составил 142 года, живых – 110 лет (рис. 1, а). То есть в неморальных ельниках происходит возрастной отпад.

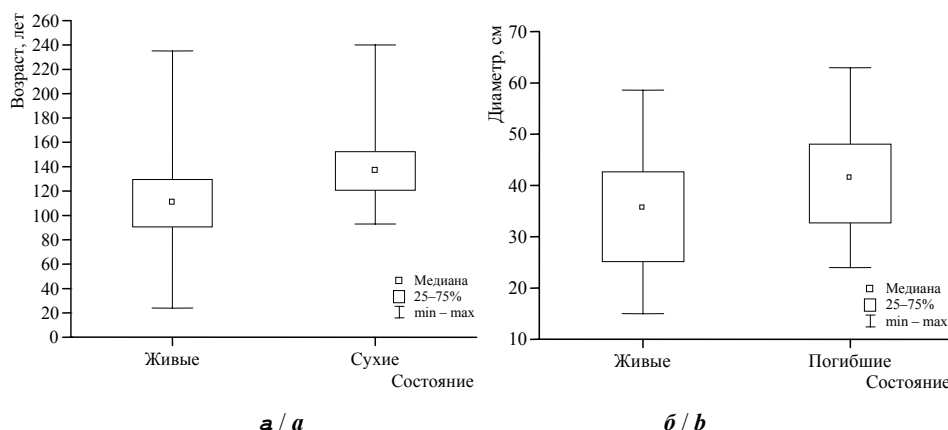


Рис. 1. Сравнение среднего возраста (а) и диаметра (б) живых и сухих елей верхнего яруса
Fig. 1. Comparison of the average age (a) and average diameter (b) of live and dry spruce of the upper layer

На пробных площадях возраст елей отличался в пределах от 12 до 169 лет, т. е. древостой представлены от абсолютно разновозрастных до абсолютно разновозрастных (по: Лесное хозяйство, 2002; Луганский и др., 2010). Для таежных ельников доказано, что наиболее устойчивыми являются разновозрастные древостой (Дыренок, 1984). Из 16 ПП с сохранившимся древостоем разновозрастность ели выявлена нами только на четырех ПП (ПП 9 – 12, ПП 8 – 13, ПП 1 – 18, ПП 6 – 19). На трех из них происходит смена эдификатора. На 9 площадках имеется явно выраженное основное поколение ели, что свидетельствует о крупных нарушениях в период формирования древостоя (ПП 5 – 19, ПП 2 – 19, ПП 1 – 11, ПП 3 – 15, ПП 2 – 15,

ПП 4 – 17, ПП 7 – 12, ПП 4 – 12, ПП 5 – 17). На 8 из них происходит смена лесообразующих пород после вывала основного поколения ели. Несмотря на имеющуюся разницу в преемственности ельника (25 и 11%), общая выборка мала для того, чтобы судить о большей устойчивости разновозрастных неморальных ельников.

В целом по 21 ПП после вывала ельника смена лесообразующих пород происходит на 74% ПП, а на 26% ПП древостой продолжается ельником. При подсчете учитывались как совершившиеся смены пород (на пробных площадях, где из древостоя выпало 60% ели и более), так и прогнозируемые в ближайшие десятилетия (на пробных площадях, где отпад ели составляет пока не более 30% древостоя). Прогноз основывался на соотношении численности и жизненности имеющегося подроста разных пород. При смене на лиственный лес древостой чаще всего становится кленовником – 10.5 ПП (см. табл. 2), реже сменяется липняком – 3 ПП, липо-кленовником или осинником по 1 ПП, а остается ельником на 5.5 ПП. Судя по количеству и качеству подроста ели, в следующем поколении древостоя сокращения доли ельников, возможно, не произойдет (см. табл. 2, графа «Древостой»).

Следует отметить, что большой процент смен вызван в значительной мере слабой жизненностью елового подроста, связанной с усилением позиций широколиственных пород в древостое и подлеске. В 1931 г., когда липа была только в подлеске, Я. Я. Алексеев отмечает хорошее возобновление ели на 11 из 13 участков (Алексеев, 1935). Сейчас это соотношение 1:10. На многих ПП приросты главной оси елового подроста за последнее десятилетие снижаются (рис. 2) или стабильно низкие. Если бы жизненность имеющегося подроста ели была хорошей, ельники без смены пород могли бы составлять 50%, что соответствовало бы равной конкурентоспособности ели и липы (или клена) как теневых пород.

Обращает на себя внимание тот факт, что ели исходного древостоя были высокобонитетными, а на смену им приходят низкоствольные липо-кленовники. Так, высота елей верхнего яруса исходного древостоя составляет 30 – 35 м, диаметр – до 59 см. По сохранившимся елям можно сказать, что в первую очередь выпадают более крупные деревья. Средние диаметры на уровне груди погибших (высохших и ветровальных) и живых елей верхнего яруса составляют 41 и 35 см соответственно, диаметр старых ветроломных пней на ПП еще больше – до 70 см на уровне груди.

Сравнение диаметра стволов живых ($N = 53$) и погибших ($N = 75$) елей при подтвержденной гипотезе о нормальности выборочного распределения (W -тест Шапиро – Уилка, $W = 0.97451$, $df = 53$, $p = 0.13443$,) показало, что погибшие ели имеют значимо больший диаметр ствола (t -критерий Стьюдента, $t = 3.53$, $df = 126$, $p = 0.000584$) (см. рис. 1, б).

Максимальные диаметры старших лип на 6 ПП составили 28 – 37 см, кленов на 5 ПП – 26 – 39 см. Особенно заметна меньшая высота широколиственных пород, не превышающая 20 – 25 м.

Я. Я. Алексеев (1935), обсуждая состав древостоя в ЦЛЗ к 1931 г. кислично-травных ельников (с неморальными элементами в травостое и подлеске)², оцени-

² Я. Я. Алексеев (1935) неморальнотравных ельников в ЦЛЗ не выделял; ельник травный описан им по одной ПП как очень редкий. В его древостое участие клена 1 (из 10 баллов), а липа отсутствует.

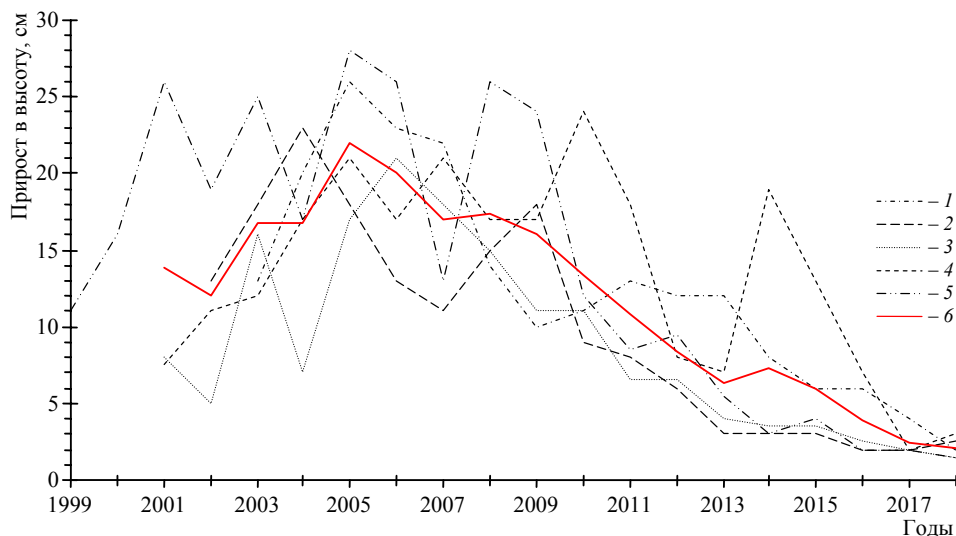


Рис. 2. Прирост в высоту главной оси елового подроста на ПП – 6 – 19: 1 – ель 3.8 м, 2 – ель 2.5 м, 3 – ель 2.2 м, 4 – ель 4.8 м, 5 – ель 4.3 м высотой, 6 – сплошной линией обозначена средняя кривая хода роста по всем моделям

Fig. 2. Increase in height of the main axis of spruce undergrowth on sample plot nos. 6 – 19: 1 – a 3.8 m spruce, 2 – a 2.5 m spruce, 3 – a 2.2 m spruce, 4 – a 4.8 m spruce, 5 – a 4.3 m spruce, 6 – the solid line indicates the average growth rate curve for all models

вае участие в них клена в 0.42, вяза – 0.06, липы – 0.003 и менее (по 10-балльной шкале). Н. И. Пьявченко на 1955 г. указывает широколиственные породы как примесь (Пьявченко, 1955). По данным В. Г. Карпова и Е. С. Шапошникова, к 1983 г. в ельнике липняково-ясменниковом широколиственные породы участвуют во II ярусе древостоя (средняя высота 16 – 18 м): липы – 3 шт./га, клена – 4 шт./га, ильма – 5 шт./га (Факторы регуляции..., 1983). К 1999 г. клен и липа высотой 12 – 15 м отмечались как характерная примесь во II подъярусе в наиболее богатых неморальных ельниках (Сукцессионные процессы..., 1999). На наших ПП современная численность широколиственных пород 12 – 25 м высотой составляет в среднем для липы – 192 шт./га, для клена – 266 шт./га, для вяза – 29 шт./га. При этом по 21 ПП (см. табл. 2) встречаемость клена и липы в древостое – по 0.9, вяза – 0.4. Можно добавить также, что на ПП 2 – 15 (входящей в постоянную пробную площадь, заложенную В. Г. Карповым и Е. С. Шапошниковым) в настоящее время клен присутствует в древостое в количестве 700 шт./га, а в 1982 г. был только в подлеске.

Таким образом, за прошедшие 90 лет существования ЦЛЗ три вида широколиственных деревьев (липа, клен и вяз) сильно увеличили численность в древостое, в наибольшей степени липа.

О причинах усиления роли широколиственных пород в древостоях ЦЛЗ можно сказать следующее. Я. Я. Алексеев и А. В. Флеров объясняют малую долю участия широколиственных пород, в особенности липы, выборкой этих деревьев на

бытовые нужды и интенсивным личным промыслом (Алексеев, 1935; Флеров, 1935). Однако, если объяснять отсутствие липы в древостое до организации заповедника только антропогенным фактором, то старшим деревьям должно бы быть сейчас 90 лет. На наших ПП наибольший возраст клена составил 75 лет на уровне груди ($n = 23$), липы – 79 лет ($n = 27$), вяза – 80 ($n = 2$). При этом старший класс возраста (60 – 80 лет) присутствует на половине пробных площадей. По времени появления старших деревьев совпадает с периодом после сильнейших морозов и засух 1938 – 1940 гг., зафиксированных по всей средней полосе России. В ЦЛЗ вымерзание широколиственных пород в это время описано Г. М. Крепсом (Крепс, 1949). Очевидно, что климат ограничивал участие широколиственных пород в древостое. По данным Н. И. Пьявченко (1955), в послеледниковый период в истории лесов ЦЛЗ было 2 фазы доминирования ели: 11 тыс. лет назад и 2.5 – 3 тыс. лет назад по настоящее время. Между периодами доминирования еловых лесов преобладали смешанные леса. Максимум широколиственных пород приходится на период от 3 до 5 тыс. лет назад. По мнению автора, основная причина смены елью широколиственных пород 2.5 – 3 тыс. лет назад – это увеличение влажности климата и снижение температуры.

В Брянском лесу (южная граница ели) смена ели широколиственными породами (в основном дубом и кленом) началась с массового усыхания ели в 1860 – 1880 гг. в спелых и перестойных елово-широколиственных лесах (Вестенрик, 1908). Ель усохла и выпала, и широколиственные породы стали доминировать в древостое. И. Вестенрик считал это временным явлением, основываясь на том, что ель осталась в древостое и подросте в значительном количестве. Однако, спустя 70 лет, эти древостои продолжали оставаться смешанным широколиственным лесом с участием ели (Восточноевропейские леса..., 2004).

В еловых лесах Подмоскovie смена ели широколиственными породами (кленом и липой) началась с XX в. Этому предшествовал массовый распад старовозрастных ельников, который начался в 1820-х гг. и продолжался почти 100 лет. В Лосиноостровской лесной даче в середине XIX в. ельники занимали 70% площади, в 1935 г. – 48%, а к 1955 г. резко сократились до 10%. Площади липняков в Лосином острове увеличились с 9% в 1891 г. до 22% в 1927 г. (Абатуров и др., 1997). Н. А. Коновалов отмечает, что в 1929 г. вытеснение ели липой здесь можно было наблюдать во всех стадиях (Коновалов, 1929).

То есть увеличение доли широколиственных пород в Брянских лесах и в Подмоскovie было связано с распадом ельников. В Подмоскovie, несмотря на все усилия по содействию возобновлению ели, не удалось не только сохранить или восстановить доминирование ели в лесах Лосино острова, но и присутствие ее на многих участках (Абатуров, Антюхина, 2000). Дальнейшие наблюдения здесь показали, что под пологом распадающихся старовозрастных липняков (130 – 160-летних), сменивших в свое время неморальные ельники, отсутствует подрост древесных пород и в перспективе доминирование перейдет к лещине (Абатуров, Меланхолин, 2004).

В настоящее время в неморальных ельниках ЦЛЗ сложилась ситуация, сходная с той, которая имела место в Брянском лесном массиве 110 лет назад (Агафонов, 1908; Вестенрик, 1908), а в Подмоскovie – 90 лет назад (Коновалов, 1929;

Абатуров и др., 1997). Разновременность усиления липы в этих регионах противоречит мнению о том, что первостепенной причиной ее малочисленности в прошлом была выборка на хозяйственные нужды.

Сдвиг в соотношении пород в пользу липы зарегистрирован также в смешанных лесах северных Альп (Thrippleton et al., 2020). Смена липой и кленом теневых пород леса отмечается в последние десятилетия и в других регионах (Мирин, Тиходеева, 2020; Jakubowska-Gabara, 1996).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние десятилетия в ЦЛЗ наблюдается распад неморальных ельников. Большинство из них возникло после крупных нарушений 100 – 150 лет назад. Березо-осино-еловый древостой не восполняется еловым возобновлением и сменяется липо-кленовниками. Жизненность елового подростка ухудшается. По нашим данным, неморальные ельники заканчиваются с распадом основного поколения ели в трех случаях из четырех, поэтому они не накапливаются и доля их в структуре лесов заповедника уменьшается.

Старые неморальные ельники сформировались в период, когда сильные морозы препятствовали вхождению липы и клена в древостой. В настоящее время совпадение потепления климата со старением елового древостоя, а также снятие антропогенного влияния способствовали выходу клена и липы из подлеска в древостой и смене ельника на елово-широколиственный лес. В сложившихся климатических условиях возврат к ельнику возможен в случае гари или при похолодании климата.

Таким образом, неморальный ельник является переходным типом и в зависимости от условий становится еловым или широколиственным лесом. Антропогенное влияние может нарушать естественную динамику, но, как показывает опыт Подмоскovie, не изменяет направление смен.

Автор выражает благодарность сотрудникам Центрально-Лесного заповедника и его директору Николаю Александровичу Потемкину за содействие в проведении исследования; доктору биологических наук Владиславу Ивановичу Василевичу за ценные научные консультации; Кириллу Сергеевичу Сейцу за консультации по статистическому анализу.

Работа выполнена по плановой теме Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН «Разнообразие, динамика и принципы организации растительных сообществ Европейской России» (№ АААА-А19-119030690058-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров А. В., Антюхина В. В. Динамика хвойных лесов Подмоскovie. М. : Наука, 2000. 222 с.
- Абатуров А. В., Меланхолин П. Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмоскovie. Тула : Гриф и К, 2004. 336 с.
- Абатуров А. В., Кочевая О. В., Янгутев А. И. 150 лет Лосиноостровской лесной даче. М. : Аслан, 1997. 240 с.
- Агафонов М. В. Лес и лесное хозяйство в Брянском лесном массиве // Тр. по лесному опытному делу в России. 1908. Вып. 12. С. 1 – 108.

СМЕНА ПОРОД В НЕМОРАЛЬНЫХ ЕЛЬНИКАХ

- Алексеев Я. Я.* Очерк растительности Центрального лесного заповедника // Тр. Центр. лесн. гос. заповедника. 1935. Вып. 1. С. 14 – 46.
- Василевич В. И.* Елово-широколиственные леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 8. С. 1249 – 1263.
- Василевич В. И., Бибикова Т. В.* Ельники кисличные Европейской России // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 10. С. 1573 – 1587.
- Вестеррик Ив.* К вопросу о смене ели лиственными (дубом) в Брянском массиве // Тр. по опытному лесному делу. 1908. Вып. 9. С. 1 – 36.
- Восточноевропейские леса : история в голоцене и современность : в 2 кн. / отв. ред. О. В. Смирнова М. : Наука, 2004. Кн. 2. 575 с.
- Дендрология с основами лесной геоботаники / под ред. В. Н. Сукачева. М. : Гослес-техиздат, 1938. 574 с.
- Дыренков С. А.* Структура и динамика таежных ельников. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. 173 с.
- Житлухина Т. И., Добриденев А. И., Кураева Е. Н., Минаева Т. Ю., Шапошников Е. С.* Пожары и их изучение в Центрально-Лесном биосферном заповеднике // Мониторинг сообществ на горах и управление пожарами в заповедниках. М. : ВНИИприроды, 2002. С. 137 – 149.
- Киселева К. В.* Динамика восточноевропейских хвойно-широколиственных лесов // Тр. Бот. сада МГУ. 1971. Вып. VII. С. 114 – 131.
- Коновалов Н. А.* Типы леса подмосковных опытных лесничеств ЦЛЮС. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1929. Вып. 5. 159 с.
- Крепс Г. М.* О морозобое широколиственных деревьев зимою 1939/40 года // Науч.-метод. зап. Глав. упр-ния по заповедникам. М. : Главное управление по заповедникам, 1949. Вып. XII. С. 248 – 265.
- Курнаев С. Ф.* Основные типы леса средней части Русской равнины. М. : Наука, 1968. 354 с.
- Лесное хозяйство : Терминологический словарь / под общ. ред. А. Н. Филипчака. М. : ВНИИЛМ, 2002. 480 с.
- Луганский Н. А., Залесов С. В., Луганский В. Н.* Лесоведение и лесоводство. Термины, понятия, определения : учеб. пособие. Екатеринбург : Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2010. 128 с.
- Маслов А. А.* Динамический тренд в заповедных лесах центра Русской равнины и анализ причин сукцессионной динамики популяций растений // Экология популяций : структура и динамика. 1995. Вып. 2. С. 643 – 655.
- Методические рекомендации по проведению государственной инвентаризации лесов. Утверждены приказом № 472 Рослесхоза от 10.11.2011 г. М., 2011. С. 119 – 120.
- Мирин Д. М., Тиходеева М. Ю.* Изменения растительности дубравы «Лес на Ворскле» заповедника Белогорье за 60 лет // Бот. журн. 2020. Т. 105, № 7. С. 672 – 686.
- Ниценко А. А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002 – 1014.
- Порфирьев В. С.* Хвойно-широколиственные леса Волжско-Камского края : доклад-обобщение опубликованных работ, представляемых к защите дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1970. 58 с.
- Пукинская М. Ю.* Участие осины в еловых древостоях на разных стадиях их динамики // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 5. С. 636 – 649.
- Пукинская М. Ю.* О происхождении древостоев неморальных ельников Центрально-Лесного заповедника // Бот. журн. 2020. Т. 105, № 12. С. 1191 – 1206.
- Пьявченко Н. И.* История лесов Центрально-Лесного заповедника в послеледниковое время // Тр. комиссии по изучению четвертичного периода. 1955. Т. XII. С. 70 – 80.
- Разумовский С. М.* Избранные труды. М. : Т-во науч. изд. КМК, 1999. 559 с.

Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / отв. ред. В. Г. Карпов. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1973. 312 с.

Сукачев В. Н. Лесные формации и их взаимоотношения в Брянских лесах // Тр. по лесному опытному делу в России. 1908. Вып. IX. С. 1 – 61.

Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / под ред. О. В. Смирновой, Е. С. Шапошникова. СПб. : Рус. бот. о-во, 1999. 550 с.

Факторы регуляции экосистем еловых лесов / под ред. В. Г. Карпова. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 318 с.

Флеров А. В. К характеристике возобновления лесов Центрально-Лесного заповедника // Тр. Центр. лесн. гос. заповедника. 1935. Вып. 1. С. 47 – 71.

Хаустов Л. В. Определение возраста ели по виду коры // Лесное хозяйство. 1955. № 8. С. 82 – 84.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья-95, 1995. 992 с.

Čada V., Svoboda M., Janda P. Dendrochronological Reconstruction of the Disturbance History and Past Development of the Mountain Norway Spruce in the Bohemian Forest, Central Europe // Forest Ecology and Management. 2013. Vol. 295. P. 59 – 68

Fisichelli N. A., Frelich L. E., Reich P. B. Temperate Tree Expansion into Adjacent Boreal Forest Patches Facilitated by Warmer Temperatures // Ecography. 2014. Vol. 37, iss. 2. P. 152 – 161.

Jakubowska-Gabara J. Decline of Potentillo albae-Quercetum Libb. 1933 Phytocenoses in Poland // Vegetatio. 1996. Vol. 124, № 1. P. 45 – 59.

Jaloviari P., Saniga M., Kucbel S., Pittner J., Vencurik J., Dovciak M. Seven Decades of Change in a European Old-growth Forest Following a Stand-replacing Wind Disturbance : A Long-term Case Study // Forest Ecology and Management. 2017. Vol. 399. P. 197 – 205.

Janda P., Trotsiuk V., Mikoláš M., Bače R., Nagel T. A., Seidl R., Seedre M., Morrissey R. C., Kucbel S., Jaloviari P., Jasik M., Vysoký J., Šamonil P., Čada V., Mrhalová H., Lábusová J., Nováková M. H., Rydval M., Matěju L., Svoboda M. The Historical Disturbance Regime of Mountain Norway Spruce Forests in the Western Carpathians and Its Influence on Current Forest Structure and Composition // Forest Ecology and Management. 2017. Vol. 388. P. 67 – 78.

Keeley J. E., van Mantgem P., Falk D. A. Fire, Climate and Changing Forests // Nature Plants. 2019. Vol. 5, iss. 8. P. 774 – 775.

Keren S., Diaci J., Motta R., Govedar Z. Stand Structural Complexity of Mixed Old-growth and Adjacent Selection Forests in the Dinaric Mountains of Bosnia and Herzegovina // Forest Ecology and Management. 2017. Vol. 400. P. 531 – 541.

Parobeková Z., Pittner J., Kucbel S., Saniga M., Filípek M., Sedmáková D., Vencurik J., Jaloviari P. Structural Diversity in a Mixed Spruce-fir-beech old-growth Forest Remnant of the Western Carpathians // Forests. 2018. Vol. 9, № 7. P. 379.

Saniga M., Balanda M., Kucbel S., Jaloviari P. Cyclic Changes in Tree Species Composition of Mixed-species Forest in Western Carpathians : Role of Disturbance and Tree Regeneration // Polish J. of Ecology. 2011. Vol. 59, № 4. P. 699 – 708.

Seidl R., Thom D., Kautz M., Martin-Benito D., Peltoniemi M., Vacchiano G., Wild J., Ascoli D., Petr M., Honkaniemi J., Lexer M. J., Trotsiuk V., Mairota P., Svoboda M., Fabrika M., Nagel T. A., Reyser C. P. O. Forest Disturbances Under Climate Change // Nature Climate Change. 2017. Vol. 7. P. 395 – 402.

Thrippleton T., Lüscher F., Bugmann H. Climate Change Impacts Across a Large Forest Enterprise in the Northern Pre-Alps: Dynamic Forest Modelling as a Tool for Decision Support // European J. of Forest Research. 2020. Vol. 139. P. 483 – 498.

Tree Change in Nemoral Spruce Forests of the Central Forest Reserve

Mariya Yu. Pukinskaya, <https://orcid.org/0000-0002-3493-2418>; pukinskaya@gmail.com

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
2 Prof. Popova St., Saint Petersburg 197376, Russia

Received 16 March 2020, revised 25 September 2020, accepted 12 October 2020

Pukinskaya M. Yu. Tree Change in Nemoral Spruce Forests of the Central Forest Reserve. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 4, pp. 459–476 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-459-476>

Abstract. The paper discusses changes in forest-forming species in the nemoral spruce forests of the Central Forest Reserve (Tver Region, the Russian Federation). A comparison is made of the characterization of vegetation in the reserve spruce forests, carried out during the first survey of the reserve by Ya. Ya. Alekseev in 1931 (Alekseev, 1935) with the descriptions of vegetation made by the author from 2011 to 2019. It is shown that the coverage of nemoral herbs in the spruce forests of the reserve has increased over the past 90 years. In addition, three types of broadleaf trees (*Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L. and *Ulmus scabra* Mill.) have greatly increased their abundance in the stand, most notably the linden. In recent decades, the decay of nemoral spruce forests has been taking place in the Central Forest Reserve. The birch-aspen-spruce stand is not replenished with spruce renewal but is replaced by linden-maple forests. The vitality of spruce undergrowth is deteriorating. After the decay of a spruce forest, a change of the tree dominants occurs on 74% of the trial plots and the stand continues with a spruce forest on 26%. The largest part of the reserve's nemoral spruce forests arose after major disturbances 100–150 years ago (on the site of burned-out areas, hurricane windblows and cuttings). Old nemoral spruce forests were formed during the period when severe frosts prevented linden and maple from entering the stand. Currently, the coincidence of climate warming with the aging of the spruce stand and the removal of anthropogenic influence contributed to the release of maple and linden from the undergrowth into the stand and change to a spruce-deciduous forest. Under the prevailing climatic conditions, a return to the spruce forest is possible in the event of a burning out or when the climate becomes cold. The nemoral spruce forest is an ecotone type and, depending on conditions, becomes a spruce or broad-leaved forest.

Keywords: *Picea abies*, dynamics of spruce forests, change of species in nemoral spruce forests, Central Forest Reserve.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-459-476>

Acknowledgments: The work was carried out on the planned theme of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “Diversity, Dynamics and Organization Principles of Plant Communities of European Russia” (No. AAAA-A19-119030690058-2).

REFERENCES

Abaturov A. V., Antyukhina V. V. *Dinamika khvoynykh lesov Podmoskov'ia* [Dynamics of Coniferous Forests of the Moscow region]. Moscow, Nauka Publ., 2000. 222 p. (in Russian).

- Abaturov A. V., Melankholin P. N. *Estestvennaia dinamika lesa na postoiannykh probnykh ploshchadiakh v Podmoskov'e* [Natural Dynamics of the Forest on Permanent Trial Areas in the Moscow Region]. Tula, Grif i K Publ., 2004. 336 p. (in Russian).
- Abaturov A. V., Kochevaya O. V., Yangutov A. I. *150 let Losinoostrovskoy lesnoy dache* [150 years of Losinoostrovskoy Forest Cottage]. Moscow, Aslan Publ., 1997. 240 p. (in Russian).
- Agafonov M. V. Forest and Forestry in the Bryansk Forest Area. *Trudy po lesnomu opytному delu v Rossii*, 1908, iss. 12, pp. 1–108 (in Russian).
- Alekseev Ya.Ya. Sketch of vegetation of the Central Forest Reserve. *Proceedings of the Central Forest State Reserve*, 1935, iss. 1, pp. 14–46 (in Russian).
- Vasilevich V. I. Spruce-Hardwood Forests in the North-Western European Russia. *Botanicheskii zhurnal*, 2004, vol. 89, no. 8, pp. 1249–1263 (in Russian).
- Vasilevich V. I., Bibikova T. V. Wood Sorrel Spruce Forests N European Russia. *Botanicheskii zhurnal*, 2004, vol. 89, no. 10, pp. 1573–1587 (in Russian).
- Vestenrik I. On the Issue of Replacing Spruce With Deciduous (Oak) Trees in the Bryansk Massif. *Trudy po lesnomu opytному delu v Rossii*, 1908, iss. 9, pp. 1–36 (in Russian).
- Vostochnoevropeiskie lesa: istoriia v golotsene i sovremennost'. Otv. red. O. V. Smirnova [O. V. Smirnova, ed. Eastern European Forests: History in Holocene and Contemporaneity]. Moscow, Nauka Publ., 2004, book 2. 575 p. (in Russian).
- Dendrologiia s osnovami lesnoi geobotaniki. Pod red. V. N. Sukacheva [V. N. Sukachev, ed. Dendrology With the Basics of Forest Geobotany]. Moscow, Goslestezhizdat Publ., 1938. 574 p. (in Russian).
- Dyrenkov S. A. *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* [Structure and Dynamics of Taiga Spruce Forests]. Leningrad, Nauka Publ., 1984. 173 p. (in Russian).
- Zhitlukhina T. I., Dobridenev A. I., Kurayeva Ye. N., Minayeva T. Yu., Shaposhnikov Ye. S. Fires and Their Study in the Central Forest Biosphere Reserve. In: *Monitoring soobshchestv na gariakh i upravlenie pozharami v zapovednikakh* [Monitoring of Communities on Burnt Areas and Management of Fires in Reserves]. Moscow, VNIIPrirody Publ., 2002, pp. 137–149 (in Russian).
- Kiseleva K. V. Dynamics of the Eastern European Coniferous-deciduous Forests. *Proceedings of the Botanical Garden of Moscow State University*, 1971, iss. VII, pp. 114–131 (in Russian).
- Konovalov N. A. *Tipy lesa podmoskovnykh opytnykh lesnichestv TsLOS* [Forest Types of Experimental Forest Districts of Moscow Region CLOS]. Moscow ; Leningrad, Sel'khozgiz Publ., 1929, iss. 5. 159 p. (in Russian).
- Kreps G. M. On Cracking of Deciduous Trees in Winter 1939/40 Years. *Nauchnometodicheskie zapiski Glavnogo upravleniia po zapovednikom* [Scientific-methodological Notes of the Main Directorate for Nature Reserves]. Moscow, Glavnoe upravlenie po zapovednikom Publ., 1949, iss. 12, pp. 248–265 (in Russian).
- Kurnaeв S. F. *Osnovnye tipy lesa srednei chasti Russkoi ravniny* [Main Types of Forest in the Middle Part of the Russian Plain]. Moscow, Nauka Publ., 1968. 354 p. (in Russian).
- Lesnoe khoziaistvo: Terminologicheskii slovar*. Pod obshch. red. A. N. Filipchuka [A. N. Filipchuk, ed. Forestry: Terminology Dictionary]. Moscow, VNIILM Publ., 2002. 480 p. (in Russian).
- Lugansky N. A., Zalesov S. V., Lugansky V. N. *Lesovedenie i lesovodstvo. Terminy, poniatiia, opredeleniia: uchebnoe posobie* [Forest Science and Forestry. Terms, Concepts, Definitions: Textbook]. Yekaterinburg, Ural'skii gosudarstvennyi lesotekhnicheskii universitet Publ., 2010. 128 p. (in Russian).
- Maslov A. A. Dynamic Trend in the Protected Forests of the Center of the Russian Plain and Analysis of the Causes of Successional Dynamics of Plant Populations. *Ekologiya Populyatsiy: Struktura i Dinamika*, 1995, iss. 2, pp. 643–655 (in Russian).

Metodicheskie rekomendatsii po provedeniiu gosudarstvennoi inventarizatsii lesov. Utverzhdeny prikazom № 472 Rosleskhoza ot 10.11.2011 g. [Methodical Recommendations on the State Forest Inventory Conduct. Approved by Order No. 472 of the Federal Forestry Agency of 10 November 2011]. Moscow, 2011, pp. 119–120 (in Russian).

Mirin D. M., Tikhodeeva M. Yu. Change of Vegetation of Reserved Oak-Wood “Les na Vorskle” During 60 Years. *Botanicheskii zhurnal*, 2020, vol. 105, no. 7, pp. 672–686 (in Russian).

Nitsenko A. A. On Studying the Ecological Structure of Vegetation Cover. *Botanicheskii zhurnal*, 1969, vol. 54, no. 7, pp. 1002–1014 (in Russian).

Porfir'ev V. S. *Khvoino-shirokolistvennye lesa Volzhsko-Kamskogo kraia* [Coniferous-broad-leaved Forests of the Volga-Kama Region]. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Leningrad, 1970. 58 p. (in Russian).

Pukinskaya M. Yu. The Participation of European Aspen in Spruce Stands at Different Stages of Their Dynamics. *Botanicheskii zhurnal*, 2012, vol. 97, no. 5, pp. 636–649 (in Russian).

Pukinskaya M. Yu. On the Origin of Nemoral Spruce Forest Stands in the Central Forest Reserve. *Botanicheskii zhurnal*, 2020, vol. 105, no. 12, pp. 1191–1206 (in Russian).

P'yavchenko, N. I. The History of Central Forest Nature Reserve in Post-Glacial Period. *Transactions of the Commission for Study of the Quaternary Period of the Academy of Sciences of the USSR*, 1955, vol. 12, pp. 70–80 (in Russian).

Razumovskiy S. M. *Izbrannyye trudy* [Selected Works]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 1999. 559 p. (in Russian).

Struktura i produktivnost' elovykh lesov iuzhnoi taigi. *Otv. red. V. G. Karpov* [V. G. Karpov, ed. Structure and Productivity of Spruce Forests of Southern Taiga]. Leningrad, Nauka Publ., 1973. 312 p. (in Russian).

Sukachev V. N. Forest Formations and Their Interrelations in the Bryansk Woods. *Trudy po lesnomu opytному delu v Rossii*, 1908, iss. 9, pp. 1–61 (in Russian).

O. V. Smirnova, E. S. Shaposhnikov, eds. *Finest Successions in Protected Areas of Russia and Problems of Biodiversity Conservation*. Saint Petersburg, Russian Botanical Society Publ., 1999. 549 p. (in Russian).

Faktory regulatsii ekosistem elovykh lesov. *Pod red. V. G. Karpova* [V. G. Karpov, ed. Regulation Factors of Forest Ecosystems]. Leningrad, Nauka Publ., 1983. 318 p. (in Russian).

Flerov A. V. On the characteristics of forest renewal in the Central Forest Reserve. *Proceedings of the Central Forest State Reserve*, 1935, iss. 1, pp. 47–71 (in Russian).

Khaustov L. V. Determining the Age of Spruce by the Type of Bark. *Lesnoe khoziaistvo*, 1955, no. 8, pp. 82–84 (in Russian).

Czerepanov S. K. *Vascular Plants of Russia and Adjacent States (the former USSR)*. Saint Petersburg, Mir i sem'ia-95 Publ., 1995. 992 p. (in Russian).

Čada V., Svoboda M., Janda P. Dendrochronological Reconstruction of the Disturbance History and Past Development of the Mountain Norway Spruce in the Bohemian Forest, Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 2013, vol. 295, pp. 59–68.

Fischelli N. A., Frelich L. E., Reich P. B. Temperate Tree Expansion into Adjacent Boreal Forest Patches Facilitated by Warmer Temperatures. *Ecography*, 2014, vol. 37, iss. 2, pp. 152–161.

Jakubowska-Gabara J. Decline of Potentilla albae-Quercetum Libb. 1933 Phytocenoses in Poland. *Vegetatio*, 1996, vol. 124, no. 1, pp. 45–59.

Jaloviar P., Saniga M., Kucbel S., Pittner J., Vencurik J., Dovciak M. Seven Decades of Change in a European Old-growth Forest Following a Stand-replacing Wind Disturbance: A Long-term Case Study. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 399, pp. 197–205.

Janda P., Trotsiuk V., Mikolaš M., Bače R., Nagel T. A., Seidl R., Seedre M., Morrissey R. C., Kucbel S., Jaloviar P., Jasík M., Vysoký J., Šamonil P., Čada V., Mrhalová H., Lábusová J., Nováková M. H., Rydval M., Matěju L., Svoboda M. The Historical Disturbance Regime of

Mountain Norway Spruce Forests in the Western Carpathians and Its Influence on Current Forest Structure and Composition. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 388, pp. 67–78.

Keeley J. E., van Mantgem P., Falk D. A. Fire, Climate and Changing Forests. *Nature Plants*, 2019, vol. 5, iss. 8, pp. 774–775.

Keren S., Diaci J., Motta R., Govedar Z. Stand Structural Complexity of Mixed Old-growth and Adjacent Selection Forests in the Dinaric Mountains of Bosnia and Herzegovina. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 400, pp. 531–541.

Parobeková Z., Pittner J., Kucbel S., Saniga M., Filípek M., Sedmáková D., Vencurik J., Jaloviar P. Structural Diversity in a Mixed Spruce-fir-beech old-growth Forest Remnant of the Western Carpathians. *Forests*, 2018, vol. 9, no. 7, pp. 379.

Saniga M., Balanda M., Kucbel S., Jaloviar P. Cyclic Changes in Tree Species Composition of Mixed-species Forest in Western Carpathians: Role of Disturbance and Tree Regeneration. *Polish J. of Ecology*, 2011, vol. 59, no. 4, pp. 699–708.

Seidl R., Thom D., Kautz M., Martin-Benito D., Peltoniemi M., Vacchiano G., Wild J., Ascoli D., Petr M., Honkaniemi J., Lexer M. J., Trotsiuk V., Mairota P., Svoboda M., Fabrika M., Nagel T. A., Reyer C. P. O. Forest Disturbances Under Climate Change. *Nature Climate Change*, 2017, vol. 7, pp. 395–402.

Thrippleton T., Lüscher F., Bugmann H. Climate Change Impacts Across a Large Forest Enterprise in the Northern Pre-Alps: Dynamic Forest Modelling as a Tool for Decision Support. *European J. of Forest Research*, 2020, vol. 139, pp. 483–498.