

Д.М. Мурин

ПРИЧИНЫ И СЛЕДСТВИЯ ВЫСОКОЙ ВЕТРОВАЛЬНОСТИ ПРИРУЧЬЕВЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ

D.M. Mirin

CAUSES AND EFFECTS OF SEVERE BLOWDOWN IN BROOKSIDE SPRUCE FORESTS

Вероятность вывала деревьев ветром в долинах ручьев выше, чем на водораздельных плато. По измерениям параметров крон ели в разных частях долины ручья показано увеличение высоты и парусности кроны деревьев от верхней к придонной части долины. В сочетании с другими факторами это приводит к повышенной частоте появления ветровальных комплексов. Элементы таких комплексов в процессе динамики проходят несколько стадий, различающихся физико-химическими параметрами, составом и строением растительных микрогруппировок, что повышает уровень структурного и видового разнообразия приручьевых лесов.

Ключевые слова: приручьевой ельник, долина ручья, ветровал, ветровальная динамика, ветровальная мозаичность.

The windfall probability in a streamside forest is higher than in a watershed one. The measurement of spruce crown parameters in different parts of rivulet valley show that height and square of vertical projection of tree crowns increase from upper to lower part of the valley. In a combination to other factors it leads to raised frequency of uprootings. The elements of uprooting pass several stages during their dynamics. These stages are differed by physical and chemical parameters, composition and structure of vegetation cover. It increases structural and species diversity in streamside forests.

Key words: streamside spruce forest, rivulet valley, windthrow, forest dynamics after windthrow, uprooting.

Введение

Естественная динамика леса тесно связана с режимом и характером нарушений. В еловых лесах основным типом таких деструкций являются ветровалы [Скворцова и др., 1983; Kuuluvainen, 1994; Сукцессионные процессы..., 1999; Ulanova, 2000; Shogohova, 2004; Пукинская, 2007]. Интенсивность ветровалов существенно различается в разных лесорастительных условиях и в сообществах с разной структурой древостоя [Quine et al., 1995; Сукцессионные процессы..., 1999; Ulanova, 2000]. В результате ветровалов изменяется строение и состав лесного сообщества, интенсивность процессов нарастания фитомассы и разложения органического вещества. Ветровальные комплексы являются элементом лесной экосистемы, с которым связана заметная часть биологического разнообразия, в том числе большая группа видов, живущих в разлагающейся древесине, ставших крайне редкими в антропогенно преобразованных ландшафтах (Kushnevskaya et al., 2007; Выявление..., 2009). К этим же микроместообитаниям в основном приурочено поселение главного доминанта этих сообществ – ели,

соответственно, ветровальные комплексы оказываются ключевыми элементами экосистемы елового леса, ответственными за устойчивое лесовозобновление [Скворцова и др., 1983; Kuuluvainen, 1994; Сукцессионные процессы..., 1999; Ulanova, 2000; Чередниченко и др., 2007].

Ландшафтные факторы, влияющие на интенсивность ветровалов, изучены слабо (есть неопубликованные материалы Ю.Г. Пузаченко и его учеников). В ходе собственных исследований была выявлена повышенная частота ветровальных комплексов в долинах ручьев по сравнению с прилегающими водораздельными участками [Мирин, 2001]. В данной работе сделана попытка рассмотреть некоторые влияния положения в долине ручья на вероятность вывала дерева через изменение параметров дерева, а также некоторые последствия ветровалов для структуры лесного сообщества в отдельных типах приручьевых лесов.

Выраженность факторов и эффектов ветровальности древостоев в приручьевых лесах

Приручьевые леса характеризуются устойчиво высокой влажностью почв и высокой продуктивностью растительности. Обе эти особенности являются факторами, усиливающими подверженность леса ветровалам и буреломам [Quine et al., 1995]. Так, с увеличением влажности почвы она становится более текучей, ее удерживающая способность уменьшается. На влажных почвах глубина залегания корневой системы, как правило, значительно меньше, чем на более сухих почвах, что снижает ее якорные свойства. На влажных и богатых почвах степень развития корневой системы (доля подземной фитомассы) меньше, чем на более бедных и сухих почвах, что тоже увеличивает ветровальность деревьев. В высокопродуктивных древостоях высота деревьев и диаметр кроны больше, что усиливает их парусность. При высокой скорости роста древесина получается более рыхлой, что повышает вероятность бурелома. Более детальные исследования показали, что в маловетренных местообитаниях нет существенных различий в ветровальности еловых древостоев на глеевых (устойчиво переувлажненных) почвах и на буроземах (хорошо аэрируемых почвах). В ветреных местообитаниях вероятность ветровала таких же древостоев к 50-летнему возрасту на глеевых почвах в 3–12 раз выше, чем на буроземах [Gardiner, Quine, 2000]. С увеличением расстояния между деревьями при прочих равных условиях на глеевых почвах вероятность ветровала возрастает в случае формирования асимметричной корневой системы и не меняется в случае симметричного развития корневой системы. Последнее обстоятельство также может приводить к повышенной ветровальности приручьевых лесов вследствие их разреженности вблизи ручья и весьма вероятной в данных условиях асимметричности корневых систем деревьев.

Повышенная частота ветровалов в приручьевых лесах приводит к высокой частоте свежих ветровальных комплексов. Ветровальные комплексы играют важную роль в возобновлении многих видов и формировании пространственной

структуры лесных сообществ [Скворцова, 1983; Hofgaard, 1993; Kuuluvainen, 1994; Шорохова, 1999; Mirin, 2000; Ulanova, 2000; Shorohova, 2004; Чередниченко, 2007]. К некоторым элементам ветровальных комплексов (валежник, ветровальные бугры, иногда край ветровальных западин) приурочено возобновление как основного эдификатора бореальных лесов – ели, так и древесных пород, присутствующих в коренных лесах только в виде примеси. В специфических экологических условиях ветровальных комплексов появляются виды травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, не свойственные фоновому покрову данного типа леса [Скворцова, 1983; Jonsson, Esseen, 1998; Mirin, 1999; Ulanova, 2000; Kushnevskaya, 2007]. Заселение нарушенных ветровалом участков зависит от особенностей нарушения (площади и тяжести), состава окружающей растительности, биологических и экологических свойств видов (способы и интенсивность возобновления, подвижность, устойчивость) и случайных факторов (Сукцессионные процессы..., 1999; Jonsson, 1998; Okland, 1994, 1995).

Материалы и методики

Для изучения вероятности ветровала в разных элементах долины ручья была проведена путем расчета вертикальной проекции кроны оценка парусности крон ели в субмеридионально ориентированной долине ручья в урочище Куртяево (Приморский р-н Архангельской обл., северная тайга). В этой долине выполнены измерения высоты и радиуса крон деревьев первого яруса, растущих на дне долины, в нижней трети склона и в верхней половине того же склона долины. Во всех частях долины в древостое господствует ель (гибридные формы с преобладанием признаков ели сибирской *Picea obovata*). Древостой на дне долины сильно разрежен (сомкнутость 0,3–0,4), распределен очень неравномерно по площади. Древостой на склонах имеет сомкнутость около 0,8. Измерения проведены на участке долины глубиной 5–7 м. Деревья в нижней части склона, по-видимому, достигают корнями грунтовых вод в отличие от деревьев верхней части склона. Древостой на склонах относительно одновозрастный, на дне долины – условно разновозрастный. Возраст деревьев определен по кернам, по ним же посчитана доля деревьев с гнилью древесины (деревья с внешне видимой стволовой гнилью не бурились, но в подсчет доли деревьев с гнилью древесины включены). Парусность кроны оценена как площадь ее вертикальной проекции, которая рассчитана по формуле прямоугольного треугольника (радиус кроны помножен на ее высоту). Достоверность различий средних в полученных выборках разного объема с распределением значений, существенно уклоняющимся от нормального, проведено с помощью критерия Уилкоксона (Wilcoxon Test) на 5 %-ном уровне значимости [Уланова, 1995]. Описание растительных сообществ проведено с использованием пробных площадей 20 × 20 м и на трансектах шириной 20 м, начинавшихся на краю водораздельного плато и пересекавших долину ручья поперек. Напочвенный покров описан в границах естест-

венных контуров. Для каждого типа пятен напочвенного покрова даны оценки его доли от площади фитоценоза, общего покрытия травяно-кустарничкового яруса, общего покрытия мохового яруса, проективных покрытий каждого вида. В случае плохо различимых в поле видов мохообразных указано проективное покрытие различных групп видов (Ипатов, Мирин, 2008).

Названия растений даны по сводкам сосудистых растений России и сопредельных стран [Черепанов, 1995], мхов на ту же территорию [Ignatov, Afonina, 1992] и печеночников и антоцеротовых [Konstantinova et al., 1992].

Результаты и их обсуждение

В долине ручья, обследованной на вероятность ветровала деревьев, средний возраст елового древостоя на дне долины оказался чуть меньше, чем на склонах (см. таблицу). Это косвенно свидетельствует о большей скорости замены деревьев в древостое и меньшей их продолжительности жизни. О последнем говорит и существенно большая частота гнилей ствола ели на дне долины по сравнению с ее склонами.

Вероятность вывала дерева при прочих равных условиях возрастает с увеличением суммарной поверхности кроны (ее парусности). Поскольку сила ветра неодинакова на разной высоте над землей и снижается в толще растительного покрова, деревья более высокие сталкиваются с большим давлением ветра по сравнению с низкими особями. То есть чем выше дерево, тем больше вероятность его вывала ветром при прочих равных условиях.

Высота господствующих деревьев на дне и в нижней части склона долины почти одинакова, а в верхней части склона она достоверно меньше. Радиус кроны дает такое же распределение значений по элементам долины. В результате максимальная парусность кроны наблюдается в нижней части склона долины ручья, несущественно меньше парусность кроны ели на дне долины и значительно меньше в верхней части склона, значимость отличия верхней части склона подтверждается тестом Уилкоксона (см. таблицу).

В ряду верх склона – низ склона – дно долины увеличивается влажность и богатство почвы. С увеличением доступности влаги и растворенных в ней питательных веществ относительный размер корневой системы уменьшается. Кроме того, сырые почвы обладают большей текучестью по сравнению с влажными и свежими. Следовательно, якорные свойства корневой системы ослабевают в указанном ряду. С учетом выше сказанного и более широкого распространения стволовых гнилей на дне долины вероятность вывала деревьев ветром возрастает от верхней части склонов долины к ее дну, соответственно интенсивность динамики внутри лесных фитоценозов, связанной с ветровалами, возрастает в том же направлении.

Геоботанические описания разных типов приручьевых лесов сформировали у автора статьи представления о различной проявленности последствий вывала деревьев в разных условиях. В наиболее богатых приручьевых ельниках, отно-

сящихся к высокотравному и крупнопоротниковому циклам, ветровальные комплексы затягиваются фоновым травяным покровом и разрушаются очень быстро. Медленнее эти процессы идут в хорошо дренированных долинах ручьев с богатыми почвами, где в травостое господствуют дубравные виды. Наиболее ярко специфические растительные микрогруппировки на ветровальных комплексах выражены в широких долинах ручьев со среднебогатыми почвами и недостаточно хорошим дренажом. В таких условиях фоновым типом напочвенного покрова еловых лесов являются хвощово-сфагновые микрогруппировки. В более бедных или более дренированных условиях на небогатых почвах ветровальные комплексы и их специфические растительные микрогруппировки встречаются реже, видимо, из-за меньшей частоты вывалов (большей продолжительности жизни деревьев) и меньшей специфичности по составу и строению микрогруппировок на отдельных элементах ветровального комплекса.

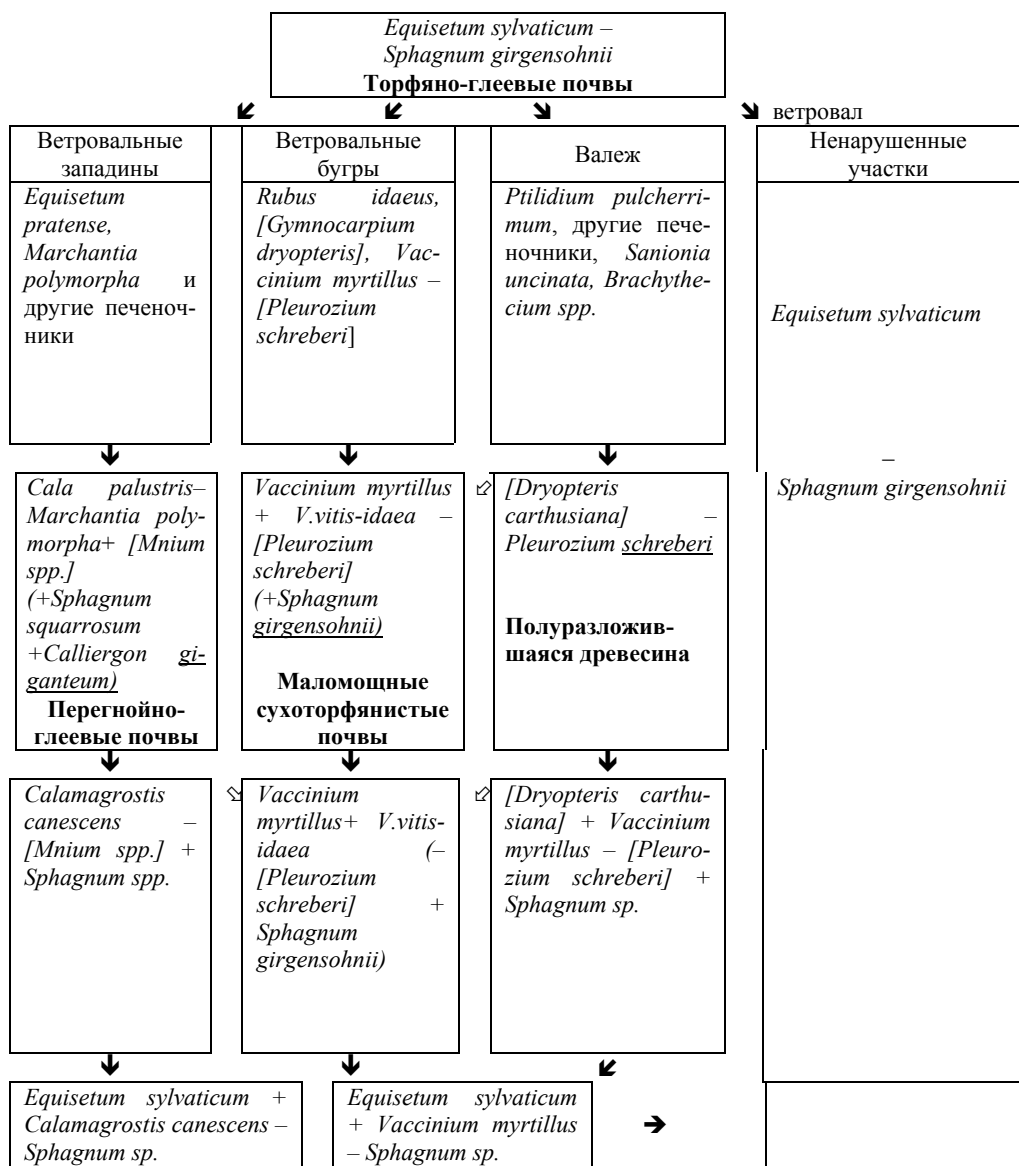
Характеристики древостоя ели в разных частях долины ручья

Характеристика	Положение в долине		
	дно долины	низ склона	верх склона
Высота деревьев, м			
Среднее	26,2	28,7	21,9
Стандартная ошибка среднего	0,9	0,6	0,5
Медиана	26,5	28	22
Радиус кроны, м			
Среднее	1,8	1,9	1,5
Стандартная ошибка среднего	0,1	0,1	0,1
Медиана	1,8	1,8	1,5
Площадь вертикальной проекции кроны, м ²			
Среднее	47,9	53,7	33,7
Стандартная ошибка среднего	2,5	2,4	1,8
Медиана	46,5	50,4	32,4
Средний возраст, лет	133	143	145
Доля деревьев со стволовой гнилью, %	27	17	16
Количество измерений	22	30	25

Исследования внутрифитоценозной многолетней динамики растительности (старения ветровальных комплексов) проведены в ельнике разнотравно-хвощово-сфагновом. Определить календарный возраст ветровальных комплексов и валежа не было возможности. Относительный возраст ветровальных комплексов устанавливался по следующим признакам: сомкнутость травяно-кустарничкового и мохового ярусов после ветровального нарушения, отчетливость проявления элементов ветровального комплекса в микрорельефе, максимальный возраст подроста древесных пород в пределах комплекса, стадия разложения ствола дерева, при вывале которого образовался данный комплекс, стадия зарастания ствола. В качестве критериев при выделении стадий разложения валежа были приняты: наличие коры и ветвей, покрытие обнаженной древесины мхами (с учетом положения валежника и его видовой принадлежности), плотность древесины (протыкаемость ножом), форма сечения ствола, связанная с его проседанием при разложении [Hofgaard, 1993; Шорохова, Шорохов, 1999]. Стадии

разложения и стадии зарастания валежа не тесно связаны между собой, так как набор ведущих факторов, влияющих на скорость этих процессов, не полностью совпадает. Зарастание валежа может включать в себя три малозависимых процесса: зарастание коры на стволе упавшего дерева (может отсутствовать, если кора опала у сухостоя, или прерваться в любой момент вместе с опадением коры), заселение и микросукцессия на разлагающейся обнаженной древесине, затягивание валежа моховым ковром с боков (характерно для стволов малого диаметра, больше распространено в сфагновых типах леса). Стадии зарастания выделялись по общему проективному покрытию обнаженной древесины мхами, печеночниками и лишайниками; соотношению остаточных эпифитных видов, пионерных специфических эпиксильных видов и видов напочвенного мохового покрова таежных лесов, присутствию сосудистых растений, кроме однолетних проростов [Kushnevskaya et al., 2007].

Фон в напочвенном покрове исследованного фитоценоза составляют хвощово-сфагновые, сфагново-хвощовые, мелкотравно-сфагновые и сфагновые пятна [Mirin, 2000]. Под фоновыми типами пятен напочвенного покрова формируются фоновые для данного биогеоценоза торфяно-глеевые почвы с дифференцированным органическим горизонтом (см. рисунок). При вывале деревьев образуются 3 новых типа пятен напочвенного покрова: ветровальные западины, ветровальные бугры и крупный древесный валежник. Размываемые ветровальные западины составляют около 20 % площади фитоценоза. Свежие западины заселяются маршанцией и другими печеночниками. Вскоре, печеночники вытесняются гигрофильными зелеными мхами (*Plagiomnium* spp., *Pseudobryum cinclidioides*, *Calliergon giganteum* и др.), поселяется и быстро становится доминантом белокрыльник *Calla palustris*, также появляются другие виды гигрофильного разнотравья и вейник сероватый *Calamagrostis canescens*. Отмирающие и отмершие остатки доминантов мохового ковра предыдущей стадии обнаруживаются под покровом доминантов текущей стадии. Со временем глубина ветровальной западины уменьшается за счет приноса сюда частиц почвы с окружающих участков, более быстрого роста мхов и более быстрого накопления их отмерших остатков. По мере старения этого элемента микрорельефа доминирование в моховом ярусе переходит к сфагнам, скорость разложения растительных остатков падает, перегнойно-глеевые почвы развиваются в торфяно-глеевые. В травяном ярусе на гигрофильно-разнотравно-моховой стадии часто начинает активно развиваться кочедыжник женский *Athyrium filix-femina*. При смене зеленомошного покрова на сфагновый более требовательные к богатству почвы и более нейтрофильные виды разнотравья уступают место вейнику *Calamagrostis canescens*. В дальнейшем при почти полном исчезновении из мохового яруса зеленых мхов и переходе доминирования от *Sphagnum squarrosum* к сфагновым мхам секции *Acutifolia* клоны вейника сероватого деградируют, присутствуют лишь его вегетативные побеги, активно разрастается хвощ лесной *Equisetum sylvaticum*, появляются виды таежного мелкотравья.



Динамика пятен напочвенного покрова в мезотрофных приручьевых лесах на песках (ельник разнотравно-хвошово-сфагновый, Нижнесвирский заповедник)

В названии растительных микрогруппировок указаны доминанты по ярусам, между содоминантами одного яруса стоит знак «+», между травяно-кустарничковым и мохово-лишайниковым ярусами – знак «↔»; перечисление наиболее обильных видов через запятую дано в случае несомкнутых группировок; в квадратных скобках – представитель эколого-морфологической группы

видов – коллективного доминанта, под [Mnium spp.] подразумеваются виды семейства Mniaceae, в основном *Pseudobryum cinclidioides*, *Rhizomnium punctatum* и несколько видов рода *Plagiomnium*.

В приручьевых лесах хорошо выражены пристволовые повышения на густой сетке крупных древесных корней. Пристволовые повышения и ветровальные бугры занимаются черничными, бруснично-черничными и мелкотравными пятнами доминирования (см. рисунок). Черника, появляясь на первых стадиях зарастания ветровальных бугров, индицирует их и когда они уже не выражены в микрорельефе, лишь в торфе присутствует большое количество полуразложившейся корневой и стволовой древесины. На свежих ветровальных буграх обычно поселяются разнообразные мхи: *Polytrichum juniperinum*, *P. pallidisetum*, *Amblystegium serpens*, брахитециевые и мелкие верхоплодные мхи, также обычны *Atrichum undulatum*, рано появляется и доминант сомкнутого мохового покрова *Pleurozium schreberi*, по обнажениям грунта и корней поселяются мелкие печеночники (*Cephalozia* sp., *Chiloscyphus* spp.). Относительно быстро доминирование в моховом ярусе переходит к обычным таежным мхам (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *Dicranum polysetum*). В процессе старения ветровальных бугров, уменьшения их высоты, по мере разложения корней, составляющих каркас ветровального бугра, и увеличения влагоемкости субстрата этого элемента ветровального комплекса таежные зеленые мхи уступают место сфагновым мхам. При разложении древесного валежа повышения микрорельефа, вызванные ветровалом, активно заселяются крупными розеточными папоротниками, в основном видами щитовника *Dryopteris* [Мирин, 1999]. Ель в переувлажненных местообитаниях поселяется преимущественно на валеже и ветровальных буграх. Поэтому при росте дерева, развитии его сетки корней в состав пристволовых повышений попадает часть ветровальных бугров и валежа, а также прилегающие участки фонового покрова и ветровальных западин. Сеть крупных корней на пристволовых повышениях настолько густа, что почвы фактически теряют связь с глубже лежащими горизонтами. Профиль почвы над сеткой корней очень короткий (около 10 см) и представлен всего одним горизонтом, образованным преимущественно слабо-разложившимся хвойным опадом.

Заключение

Таким образом, в долинах ручьев складываются условия, повышающие вероятность вывала деревьев ветром: большая высота и парусность (суммарная поверхность) кроны, более слабые якорные свойства корневой системы, более разреженный древостой, большая частота стволовых гнилей ели. Это приводит к повышенной частоте появления ветровальных комплексов. В хвощово-сфагновых приручьевых лесах элементы таких комплексов (ветровальные бугры, ветровальные западины, валеж) с момента формирования проходят несколько стадий деградации, различающихся физико-химическими параметрами и соста-

вом и строением растительных микрогруппировок, что повышает уровень структурного разнообразия экосистемы. К ранним и средним стадиям динамики элементов ветровальных комплексов приурочен целый ряд видов, не встречающихся на ненарушенных участках почвы, что повышает уровень видового разнообразия приручьевых лесов. Возобновление лесообразователя – ели в этих условиях происходит преимущественно на старых ветровальных комплексах.

Литература

1. Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 1. – СПб., 2009. – 238 с.
2. *Ипатов В.С., Мирин Д.М.* Описание фитоценоза: методические рекомендации. – СПб., 2008. – 71 с.
3. *Мирин Д.М.* О синдинамических отношениях ельников кисличного и кислично-щитовникового // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 3 (№ 17). 1999, с. 85-87.
4. *Мирин Д.М.* Мозаичность некоторых типов приручьевых лесов // Тез. докл. VII молодежной конф. ботаников в Санкт-Петербурге. – СПб., 2000, с. 192.
5. *Мирин Д.М.* Некоторые закономерности почвенно-растительного покрова долин ручьев северо-запада России // Материалы докуцаевских молодежных чтений 2001 “Методологические проблемы современного почвоведения”. – СПб., 2001, с. 146-149.
6. *Пукинская М.Ю.* Динамика еловых лесов Северо-Запада России в связи с образованием окон: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – СПб., 2007. – 16 с.
7. *Скворцова В.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф.* Экологическая роль ветровалов. – М., 1983. – 192 с.
8. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. – СПб., 1999. – 549 с.
9. *Чередниченко О.В., Минаева Т.Ю., Уланова Н.Г., Андреева М.В.* Последствия массовых ветровалов 1996 года: растительность на 7 год после нарушений ельника сложного // Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника, вып. 5: Заповедники России и устойчивое развитие. – Великие Луки, 2007, с. 329 – 337.
10. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб., 1995. – 992 с.
11. *Шорохова Е.В., Шорохов А.А.* Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Труды СПб НИИЛХ. 1999. Вып. 1, с. 17-23.
12. *Уланова Н.Г.* Математические методы в геоботанике. – М., 1995. – 109 с.
13. *Gardiner B.A., Quine C.P.* Management of forests to reduce the risk of abiotic damage – a review with particular reference to the effect of strong winds // *Forest Ecology and Management*. 2000. № 135, p. 261-277.
14. *Hofgaard A.* Structure and regeneration patterns of a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden // *Journal of Vegetation Science*. 1993. Vol. 4. № 5, p. 601-608.
15. *Ignatov M.S., Afonina O.M.* Check-list of mosses of the former USSR. *Arctoa* Vol. 1. 1992, p. 1-86.
16. *Jonsson B.G., Esseen P.-A.* Plant colonisation in small forest-floor patches: importance of plant group and disturbance traits // *Ecography*. 1998. № 21, p. 518-526.
17. *Konstantinova N.A., Potemkin A.D., Schljakov R.N.* Check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR. *Arctoa*. 1992. Vol. 1, p. 87-127.
18. *Kushnevskaya H., Mirin D., Shorohova E.* Patterns of epixylic vegetation on spruce logs in late-successional boreal forests // *Forest Ecology and Management*. Vol.250, Is.1-2. 2007, p. 25-33.
19. *Kuuluvainen T.* Gap disturbance, ground microtopography and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland // *Ann. Zool. Fennici*. 1994. № 31, p. 35-51.
20. *Mirin D.* Dynamic mosaic structure of vegetation in the valleys of rivulet // *Disturbance dynamics in boreal forests (abstracts)*. Helsinki, 2000, p. 36.
21. *Okland R.H.* Bryophyte and lichen persistence patterns in a Norwegian boreal coniferous forest // *Lindbergia*. 1994. № 19, p. 50-62.

22. *Okland R.H.* Persistence of vascular plants in a Norwegian boreal coniferous forest // *Ecography*. 1995. № 18, p. 3-14.
23. *Quine C.P., Coutts M.P., Gardiner B.A., Pyatt D.G.* Forests and Wind: Management to Minimize Damage // *Forestry Commission Bulletin 114*. London, 1995. 35 p.
24. *Shorohova E., Tetiukhin S.* Natural disturbances and the amount of large trees, deciduous trees and coarse woody debris in the forests of Novgorod Region, Russia // *Ecol. Bull.* 2004. Vol. 51, p. 137-147.
25. *Ulanova N.G.* The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // *Forest Ecology and Management*. 2000. Vol. 135. № 1-3, p. 155-167.