

Научная статья

УДК 630*228.6

DOI: 10.37482/0536-1036-2025-1-25-41

Особенности строения и структуры коренного разновозрастного ельника в национальном парке «Водлозерский»

В.А. Ананьев, канд. с.-х. наук, вед. науч. сотр.; ResearcherID: [AAD-8034-2020](https://orcid.org/0009-0002-8245-5836),

ORCID: <https://orcid.org/0009-0002-8245-5836>

Н.В. Геникова, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.; ResearcherID: [M-2052-2013](https://orcid.org/0000-0001-6475-8396),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6475-8396>

А.Н. Пеккоев[✉], канд. с.-х. наук, ст. науч. сотр.; ResearcherID: [U-7771-2018](https://orcid.org/0000-0002-7881-1140),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7881-1140>

Р.П. Обабко, мл. науч. сотр.; ResearcherID: [AAL-7947-2020](https://orcid.org/0000-0003-0823-1623),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0823-1623>

Институт леса Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Россия, 185910; ananьев@krc.karelia.ru, genikova@krc.karelia.ru, pek-aleksei@list.ru[✉], gomaparrot@mail.ru

Поступила в редакцию 05.06.23 / Одобрена после рецензирования 02.09.23 / Принята к печати 04.09.23

Аннотация. Исследована структура коренного елового древостоя в национальном парке «Водлозерский». Показано, что при долговременном естественном развитии ельников в черничном типе лесорастительных условий формируются абсолютно разновозрастные среднеполнотные устойчивые древостои. Распределение деревьев по классам возраста в изученном сообществе характеризуется наибольшей представленностью ели 60–80 и 220–240 лет. Анализ ядер древесины выявил, что 18 % деревьев (30 % по запасу) поражено дереворазрушающими грибами. При этом число пораженных деревьев увеличивается с возрастом. Естественное возобновление ели на 92 % (8,92 тыс. шт./га) представлено жизнеспособными экземплярами и характеризуется относительно равномерным пространственным размещением. Густота и состояние подроста в сообществе способствуют поддержанию разновозрастной структуры древостоя. Высота ели, начала живой кроны, диаметр и площадь проекции, протяженность кроны увеличиваются с возрастом дерева, за исключением относительной протяженности кроны, средние значения данного показателя остаются практически одинаковыми для деревьев всех возрастных групп. По результатам анализа пространственных отношений в древостое выявлено, что все деревья в целом и ель разных возрастных групп, кроме деревьев до 80 лет, распределены случайно. Для деревьев до 80 лет характерно групповое размещение. Оценка индексов конкуренции для каждой ели со стороны деревьев в радиусе 10 м показала, что при увеличении силы воздействия со стороны ближайших деревьев высота и диаметр ствола, а также площадь проекции кроны «центрального» дерева уменьшаются. Воздействие соседних деревьев прослеживается на расстоянии до 8 м для елей старше 200 лет и до 12 м для елей до 80 лет.

Ключевые слова: коренные леса, устойчивость лесных сообществ, абсолютно разновозрастные ельники, вертикальная структура древостоя, горизонтальная структура древостоя, пространственное размещение деревьев

Благодарности: Исследование выполнено в рамках госзадания Институт леса КарНЦ РАН при финансовой поддержке национального парка «Водлозерский». Благодарим канд. биол. наук. С.И. Грабовик (Институт биологии КарНЦ РАН) за помощь в закладке опытного объекта и описание видов напочвенного покрова.

Для цитирования: Ананьев В.А., Геникова Н.В., Пеккоев А.Н., Обабко Р.П. Особенности строения и структуры коренного разновозрастного ельника в национальном парке «Водлозерский» // Изв. вузов. Лесн. журн. 2025. № 1. С. 25–41. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2025-1-25-41>

Original article

Features of the Structure and Composition of the Indigenous Uneven-Aged Spruce Forest in the Vodlozersky National Park

Vladimir A. Ananyev, Candidate of Agriculture, Leading Research Scientist;
ResearcherID: [AAD-8034-2020](https://orcid.org/0009-0002-8245-5836), ORCID: <https://orcid.org/0009-0002-8245-5836>
Nadezhda V. Genikova, Candidate of Biology, Senior Research Scientist;
ResearcherID: [M-2052-2013](https://orcid.org/0000-0001-6475-8396), ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6475-8396>
Aleksey N. Pekkoiev, Candidate of Agriculture, Senior Research Scientist;
ResearcherID: [U-7771-2018](https://orcid.org/0000-0002-7881-1140), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7881-1140>
Roman P. Obabko, Junior Research Scientist; ResearcherID: [AAL-7947-2020](https://orcid.org/0000-0003-0823-1623),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0823-1623>

Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910, Russian Federation; ananyev@krc.karelia.ru, genikova@krc.karelia.ru, pek-aleksei@list.ru, romaparrrot@mail.ru

Received on June 5, 2023 / Approved after reviewing on September 2, 2023 / Accepted on September 4, 2023

Abstract. The structure of the indigenous spruce stand in the Vodlozersky National Park has been studied. It has been shown that with the long-term natural development of spruce forests in the blueberry type forest growth conditions, absolutely uneven-aged, medium-density, stable stands are formed. The distribution of trees by age classes in the studied community is characterized by the greatest representation of spruce trees 60–80 and 220–240 years old. The analysis of the wood samples has revealed that 18 % of the trees (30 % of the stock) have been affected by wood-destroying fungi. At the same time, the number of affected trees increases with age. Natural regeneration of spruce is 92 % (8.92 thousand pcs/ha) represented by viable specimens and is characterized by a relatively uniform spatial distribution. The density and condition of the undergrowth in the community contribute to maintaining the multi-age structure of the stand. The spruce tree height, its crown base height, the crown diameter and projection area, as well as its length increase with the age of the tree, with the exception of the relative length of the crown, the average values of this indicator remain almost the same for trees of all age groups. Based on the results of the analysis of spatial relationships in the stand, it has been revealed that all trees in general and spruce of different age groups, except for trees up to 80 years old, are distributed randomly. For trees up to 80 years old group placement is typical. An assessment of the competition indices for each spruce from trees within a 10 m radius has shown that with an increase in the impact force from nearby trees, the height and diameter of the stem, as well as the projection area of the crown of the “central” tree, decrease. The impact of neighbouring trees can be traced at a distance of up to 8 m for spruce trees older than 200 years and up to 12 m for spruce trees up to 80 years old.



Keywords: indigenous forests, sustainability of forest communities, absolutely uneven-aged spruce forests, vertical structure of the stand, horizontal structure of the stand, spatial placement of trees

Acknowledgements: The research was carried out within the framework of the state assignment to the Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences with the financial support of the Vodlozersky National Park. We thank S.I. Grabovik, candidate of biology (Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences) for assistance in laying out the experimental object and describing the types of ground cover.

For citation: Ananyev V.A., Genikova N.V., Pekkoev A.N., Obabko R.P. Features of the Structure and Composition of the Indigenous Uneven-Aged Spruce Forest in the Vodlozersky National Park. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2025, no. 1, pp. 25–41. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2025-1-25-41>

Введение

В связи с повсеместным сокращением площадей коренных ненарушенных лесов [19, 22] возрастает актуальность исследования эволюционно закрепленных закономерностей организации и функционирования таких древостоев. Эти исследования позволяют выявлять фундаментальные основы формирования лесных экосистем, оценивать устойчивость и прогнозировать их дальнейшее развитие с учетом возможных глобальных изменений природного и антропогенного характера [5, 14, 28]. Известно, что разработка критериев устойчивости сообществ возможна лишь на репрезентативных территориях, где обеспечиваются саморегуляция и самовозобновление лесных экосистем [25]. В зоне бореальных лесов в максимальной степени таким критериям отвечают абсолютно разновозрастные ельники, близкие по фазам динамики к климаксовым лесным сообществам [13, 16]. В некоторой степени их можно назвать эталонами для интерпретации характера трансформации внутривидового состава и структуры (возрастной, пространственной, генетической) лесов, затронутых антропогенным воздействием.

В ряде европейских стран вопросы изучения различных компонентов старовозрастных растительных сообществ освещаются в работах, которые охватывают как зону смешанных и широколиственных лесов [18, 24], так и леса бореальной зоны [20, 21, 23]. Однако следует отметить, что в странах Европы массивы малонарушенных лесов сохранились фрагментарно, а разновозрастные ельники практически отсутствуют.

На территории европейской части России собран значительный объем данных о структуре коренных разновозрастных еловых древостоев, которые сохранились на особо охраняемых природных территориях, а также частично в эксплуатационных лесах [1, 5, 6, 14]. Авторы большинства работ связывают механизмы устойчивости лесных сообществ с определенным равновесным балансом прироста и отпада фитомассы, причем для каждого конкретного древостоя этот баланс является уникальным. В связи с чем актуальны исследования закономерностей формирования и взаимодействия основных компонентов коренных сообществ в различных типах лесорастительных условий, а также изучение структуры таких сообществ в фазах, близких к климаксовым.

Цель данной работы – рассмотреть строение и особенности формирования древесного полога среднетаежных разновозрастных ельников.

Объекты и методы исследования

Объекты исследования располагались на землях национального парка «Водлозерский» – одного из крупных хорошо сохранившихся малонарушенных массивов типичных коренных лесов в Европе [1]. Парк территориально относится к юго-восточной окраине Фенноскандии и пролегает между $62^{\circ}08'–63^{\circ}36'$ с. ш. и $36^{\circ}15'–37^{\circ}35'$ в. д. Общая площадь парка составляет 472 тыс. га, из которых 73 % располагаются в Архангельской области, а 27 % – в Республике Карелии. Лесные земли занимают 50,2 % общей площади, при этом практически все они покрыты лесами естественного происхождения, которые в большинстве избежали промышленного освоения, за исключением некоторой части древостоев, находящихся в непосредственной близости от рек и озер. Лесные сообщества на территории национального парка образованы преимущественно елью, сосной, березой и осиной. Преобладают хвойные насаждения, которые в совокупности занимают 94,2 % площадей (ельники – 49,1 %, сосняки – 45,1 %). Представленность насаждений с преобладанием березы и осины невелика – 5,5 и 0,3 % соответственно. Для лесов парка характерно абсолютное преобладание черничного типа леса: для ельников – 67,2 %; для сосняков – 25,5 %. Около 86 % лесопокрытых площадей занимают спелые и перестойные насаждения. Исследование возрастной структуры лесов Водлозерского участкового лесничества [1] показало, что среди ельников наиболее распространены разновозрастные древостои: абсолютно разновозрастные (20,7 %), относительно разновозрастные (43,7 %) и условно разновозрастные (35,5 %).

Исследование строения и структуры коренного елового леса проводилось на постоянной пробной площади (ППП), размером 0,5 га, заложенной в 1999 г. сотрудниками Института леса Карельского научного центра РАН в юго-восточной части парка (Водлозерское участковое лесничество) в абсолютно разновозрастном чернично-сфагновом ельнике. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus* L. (35 %), несколько реже встречались таежные лесные виды: *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman (15 %), *Vaccinium vitis-idaea* L. (7 %) и *Linnaea borealis* L. (7 %). Проективное покрытие мхов составляло 80 %, из которых доминантом выступал сфагновый мох *Sphagnum girgensohnii* Russow (35 %). Также этот ярус представляли мхи *Dicranum fuscescens* Turner (10 %), *D. polysetum* Sw. (10 %) и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. (10 %).

В 1999 г. на ППП проведена таксация древостоя. Выполнен сплошной пересчет растущей части древостоя по породам, возрастным поколениям и ступеням толщины. При обработке полученных данных определялись основные таксационные показатели древостоя: состав, густота, сумма площадей сечений, средние диаметр и высота, полнота и запас. Для анализа возрастной структуры лесного сообщества в пределах ППП был установлен возраст каждой ели путем отбора кернов у шейки корня ствола (367 кернов). Деревья группировались по возрастным поколениям (по 40 лет). Древесный отпад распределялся по следующим категориям: ветровал, бурелом и сухостой – с вычислением запаса.

Учет подроста проводился на трансекте 65×2 м (130 м^2), заложенной по центру ППП. Подрост делился на категории по состоянию (жизнеспособный, нежизнеспособный) и высоте: мелкий (до 0,5 м), средний (0,51–1,5 м), крупный (более 1,5 м). Обработка результатов производилась на основании общепринятых принципов таксации.

Вертикальную структуру древостоя определяли, используя данные высот деревьев и крон, измеренных высотомером с точностью 0,25 м у всех деревьев на ППП.

Для описания горизонтальной структуры выполнено картирование древостоя в предварительно размеченной сетке по квадратам 5×5 м с фиксацией позиции каждого учетного дерева на ППП в прямоугольной системе координат (X, Y). Также при картировании у всех деревьев с точностью 0,1 м измерялся радиус кроны по 4 сторонам света. Для анализа пространственного размещения деревьев применяли парную корреляционную функцию $g(r)$, реализованную в пакете Spatstat [17] в программной среде R. Анализ точечных процессов основывался на проверке нулевой гипотезы о пространственной случайности. Проверку этой гипотезы проводили при помощи генераций конвертов Монте-Карло и отображали на графике в виде серой области (в нашем случае число генераций было равно 999, что соответствовало уровню значимости $p < 0,001$). Выход кривой функции $g(r)$ из области доверительного интервала на расстоянии r за пределы его верхней границы ($g(r) > 1$) свидетельствовал о пространственной кластеризации или группировке точечных процессов; выход за пределы нижнего доверительного интервала ($g(r) < 1$) – о регулярности точечных процессов на расстоянии r . Для полностью случайного точечного процесса (однородного процесса Пуассона) парная корреляционная функция $g(r)$ была равна 1.

В целях выявления конкурентных отношений между деревьями по каждой ели был вычислен индекс конкуренции как сумма углов до соседних деревьев [26], который показывает воздействие на нее этих деревьев. Полученные индексы ранжировались и разбивались на 3 группы, отражающие степень влияния окружающих деревьев (слабая, средняя и сильная). Затем проводили дисперсионный анализ конкурентного воздействия деревьев на варьирование высот и площадей проекций крон ели одной возрастной стадии (до 80 лет и старше 200 лет) в радиусе 10 м.

Результаты исследования и их обсуждение

Состав и структура древостоя, отпада и естественного возобновления. Исследуемый древостой имел состав $4E_{220}2E_{260}2E_{180}1C_{200}1O_{100}+E_{80}+B_{80}$ и по типу возрастной структуры представлял абсолютно разновозрастный ельник, где, согласно определению С.А. Дыренкова [5], представлены все 40-летние возрастные группы (поколения) деревьев главной породы до предельного возраста, но ни одна из них не превышает 40 % общего запаса данной породы. Такие древостои в таежной зоне, как правило, сформированы климаксовыми сообществами коренных типов леса [5, 14, 15], которые обладают высокой экологической устойчивостью. Причем названные выше исследователи связывают

устойчивость коренных ельников не только с высоким уровнем биологического разнообразия, но и со структурной сложностью климаксовых фитоценозов за счет большей дифференцированности особей в популяции по возрасту, размеру и ценогическому положению. Общий запас древостоя составил 277 м³/га, в т. ч. 228 м³/га ели. Запас сухостоя был равен 20 м³/га, в т. ч. елового – 14 м³/га. Еловый ярус имел следующие таксационные показатели: число стволов – 686 шт./га, средний диаметр основного элемента леса – 27,6 см, средняя высота – 21,2 м. Относительная полнота древостоя – 0,86 (в т. ч. по ели – 0,73). Наибольшей представленностью характеризовались деревья низших ступеней толщины (8 и 12 см) – 45 % от общего количества, при этом запас древесины данной группы был чуть более 5 % от общего (рис. 1). Основная доля запаса растущей древесины (около 70 %) приходилась на крупномерные деревья (ступени толщины 28 см и более).

Распределение деревьев по классам возраста отличалось непрерывностью возрастного ряда и характерной для данного типа возрастной структуры 2-вершинностью [9] с максимумами в 60–80 и 220–240 лет (рис. 2). Возрастная структура представлена 15 классами возраста (от 1 до 320 лет). Однако около 1/2 числа стволов имели диаметр до 14 см, при возрасте от 1 до 220 лет. Еще Ю.И. Манько [7] отмечал, что в разновозрастных еловых сообществах в пределах одной ступени толщины могут встречаться деревья разного возраста, по причине способности ели долгое время находиться под пологом взрослого древостоя, сохраняя жизнеспособность. Закономерно и то, что большая часть запаса древесины приходилась на ступени толщины 28–44 см, об этом сказано также во многих публикациях, где рассмотрена структура разновозрастных ельников [5, 16].

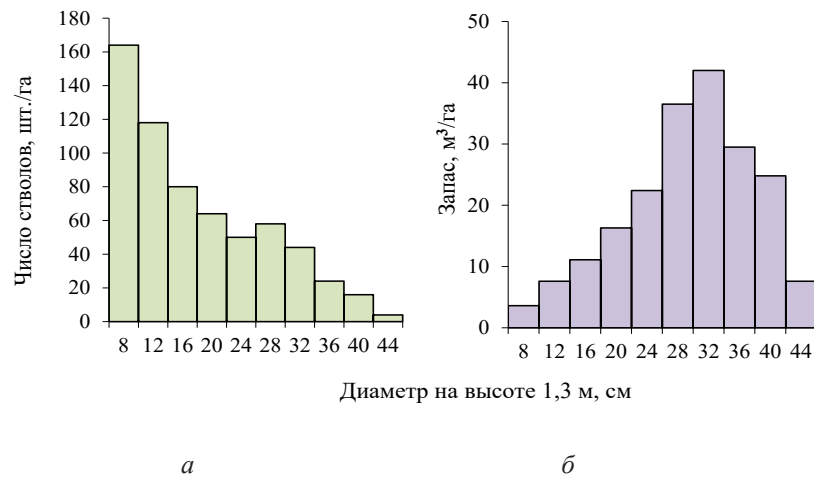
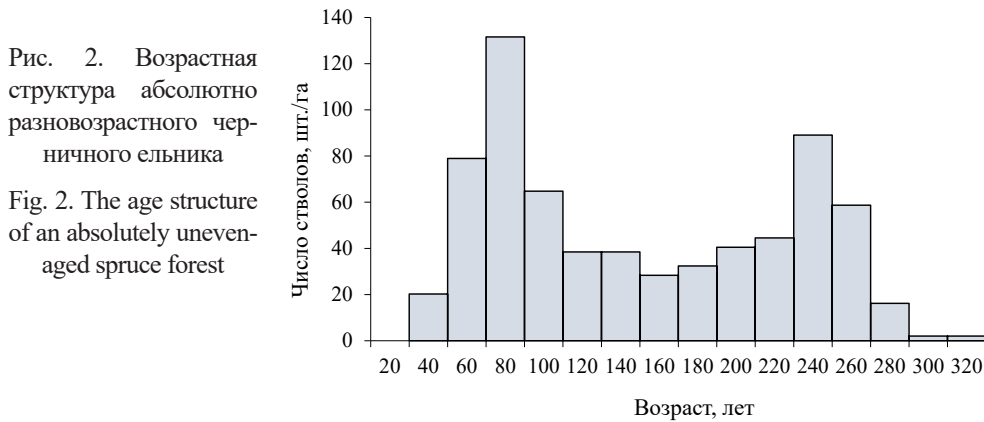


Рис. 1. Распределение деревьев по диаметру в зависимости от числа стволов (а) и запаса древесины (б) в абсолютно разновозрастном черничном ельнике

Fig. 1. The distribution of trees by diameter depending on the number of stems (a) and stand of timber (b) in an absolutely uneven-aged blueberry spruce forest



Обнаруживается заметная по силе (по шкале Чеддока) связь диаметра ели с ее возрастом (рис. 3). По данным К.С. Бобковой с соавт. [3], в коренных ельниках Печеро-Ильичского заповедника наблюдалась несколько менее тесная связь данных показателей ($R^2 = 0,23$).

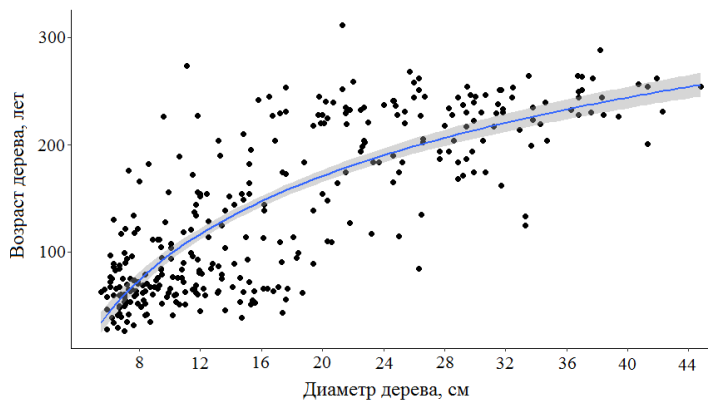


Рис. 3. Взаимосвязь диаметра с возрастом у ели в абсолютно разновозрастном черничном ельнике. Уравнение связи:
 $y = 104 \ln(x) - 141,2$, при $R^2 = 0,63$

Fig. 3. The relationship between diameter and age in spruce in an absolutely uneven-aged spruce forest. The relationship equation:
 $y = 104 \ln(x) - 141.2$ at $R^2 = 0.63$

Важным фактором, характеризующим устойчивость лесов, является их фаутиность. При анализе кернов растущих деревьев установлено, что пораженность стволов комлевой (напенной) гнилью, доразрушающими грибами составила 18 % по числу стволов. При этом по мере увеличения возраста ели прослеживается тенденция повышения количества пораженных стволов. Если доля деревьев с гнилями в комлевой части ствола в возрастных поколениях до 120 лет

не превышала 4–6 %, то в поколениях от 121 до 240 лет она варьировала от 17 до 42 %, а в поколениях 241–320 лет – от 30 до 50 %. Аналогичная закономерная тенденция отмечалась в разновозрастных ельниках Европейской части России [14]. В перспективе деревья, пораженные грибами биотрофного комплекса, будут постепенно пополнять категорию отпада, что характерно для естественной динамики развития старовозрастных лесов.

Важную роль в пополнении поколений ели и продуцировании запаса в дальнейшем играет подрост. Под пологом исследуемого древостоя подрост ели представлен в основном жизнеспособными экземплярами (8,92 тыс. шт./га, или 92 % от общего числа подростка). Жизнеспособный подрост по высоте распределялся следующим образом: мелкий (до 0,5 м) – 64 %; средний (0,51–1,5 м) – 15 %; крупный (более 1,5 м) – 21 %. По данным А.Д. Волкова [4], для разновозрастных еловых лесов Карелии количество подростка составляет в среднем 4,5 тыс. шт./га. Считается, что при относительной полноте (0,7–1,0) естественная регенерация ельников протекает удовлетворительно, но несколько сдерживается высокой полнотой [9]. В нашем случае при полноте 0,86 число жизнеспособного подростка ели было высоким (8,92 тыс. шт./га). Можно предположить, что при оконном или массовом распаде древостоя лесовозобновление на обследованном участке будет протекать вполне успешно, тем более что, как правило, при распаде попутно происходит «взрыв» возобновления [10]. Наши данные еще раз подтверждают мнение В.Г. Стороженко [14], что количество подростка ели в коренных ельниках при их естественном развитии всегда достаточное для поддержания разновозрастной структуры сообщества.

Вертикальная структура древостоя. Наличие сложной вертикальной и горизонтальной структур древостоев является одним из важнейших условий формирования устойчивых лесных сообществ [28]. Вертикальная структура обследованного ельника имеет выраженную сомкнутость благодаря представленности деревьев различных высот. Практически для всех анализируемых показателей высотных характеристик древостоев (табл. 1) прослеживается увеличение амплитуды колебаний (коэффициентов вариации) в поколениях 121–160 и 161–200 лет.

Средняя высота начала живой кроны составляет 4,2 м и увеличивается с возрастом деревьев, а средняя протяженность кроны – 9,2 м. Относительная протяженность кроны практически одинакова во всех возрастных группах (в среднем 67 % от высоты дерева). Такой же результат получен и в ходе других работ по изучению разновозрастных ельников [9].

Кривая распределения деревьев ели по ступеням высоты (по 2 м) в обследованном сообществе характеризуется наличием 2 вершин (6 и 24 м) (рис. 4). Это, как и в распределении по диаметру, объясняется наибольшей представленностью в сообществе деревьев 2 градаций возраста с соответствующей высотой (до 80 лет и старше 220 лет).

На основе данных измерения высот всех елей на ППП были построены вертикально-возрастные профили, отражающие количество деревьев, формирующих древесный полог в каждом слое вертикального профиля [8].

Таблица 1

Показатели вертикальной структуры древесного полога в абсолютно разновозрастном черничном ельнике по возрастным поколениям
The parameters of the vertical structure of the tree canopy in an absolutely uneven-aged blueberry spruce forest by age generations

Показатель	Возрастное поколение ели					Все деревья
	до 80 лет	81–120 лет	121–160 лет	161–200 лет	от 200 лет	
<i>Высота деревьев, м</i>						
Среднее, м	8,0	10,1	12,3	16,5	21,0	13,4
Ошибка среднего	0,3	0,7	1,1	1,0	0,5	0,4
Коэффициент вариации, %	41,0	46,1	47,4	44,5	41,5	53,4
<i>Высота начала живой кроны, м</i>						
Среднее, м	2,5	3,1	3,9	5,8	6,5	4,2
Ошибка среднего	0,1	0,2	0,3	0,4	0,2	0,1
Коэффициент вариации, %	37,9	37,1	40,8	41,0	35,1	57,5
<i>Протяженность кроны, м</i>						
Среднее, м	5,5	7,0	8,5	10,7	14,5	9,2
Ошибка среднего	0,2	0,5	0,9	0,9	0,5	0,3
Коэффициент вариации, %	49,9	55,2	58,7	45,7	32,1	59,8
<i>Относительная протяженность кроны, %</i>						
Среднее, м	0,67	0,67	0,65	0,63	0,68	0,68
Ошибка среднего	0,01	0,01	0,03	0,03	0,01	0,02
Коэффициент вариации, %	14,2	15,6	21,4	23,7	15,9	14,4

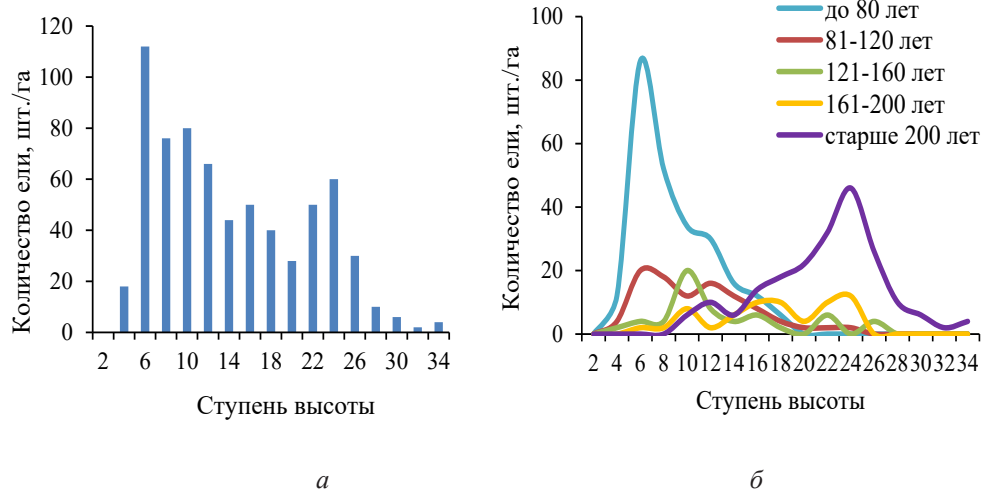


Рис. 4. Распределение ели по ступеням общей высоты древостоя: *a* – общий график; *б* – для деревьев разного возраста

Fig. 4. The distribution of spruce trees by stages of the total stand height: *a* – general graph; *б* – for trees of different ages

Наращение с высотой количества крон, формирующих полог, достигает максимума на высоте 5–8 м и затем постепенно снижается (рис. 5, а). Основной полог обследованного ельника сформирован елью в возрасте 200 лет и более, в то время как ель моложе 80 лет сосредоточена преимущественно в его нижней части (рис. 5, б).

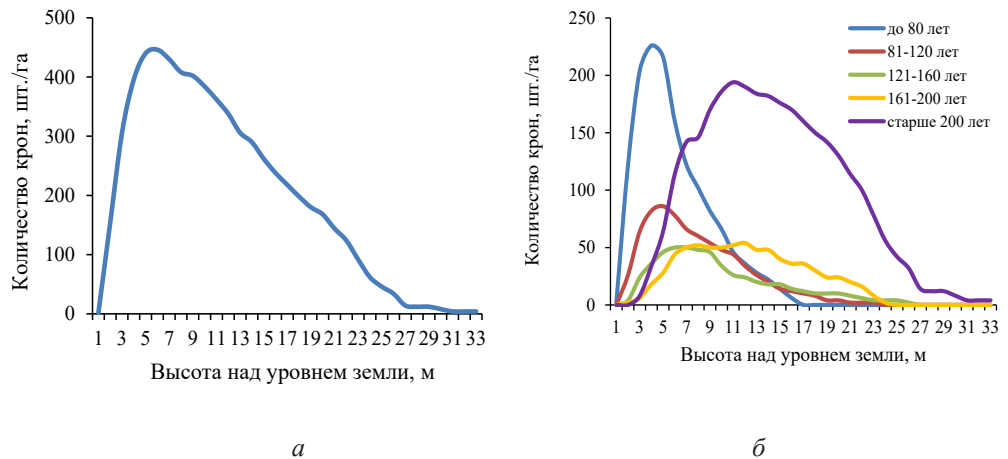


Рис. 5. Распределение численности крон елей по слоям вертикального профиля древостоя: а – общий график; б – для деревьев разных групп возраста

Fig. 5. The distribution of the number of spruce crowns by layers of the vertical profile of the stand: а – general graph; б – for trees of different age groups

Деревья разных групп возраста формируют разные типы вертикальных профилей. Распределение ели возрастных групп до 80 лет и 81–160 лет соответствует типу «регулярная понизу» (основания крон расположены примерно на одинаковой высоте), а распределение ели старших групп возраста соответствует диффузной структуре, при которой древесный полог растянут в вертикальном направлении.

Горизонтальная структура древостоя. Одним из важных показателей горизонтальной структуры древостоя является его сомкнутость, которая выражается соотношением суммы площадей горизонтальных проекций крон деревьев (как правило, без учета площади их перекрытия) к общей площади участка с лесной растительностью. Общая сомкнутость древостоя на ППП составляла 57 % (с учетом перекрытия крон – 48 %). Доля ели в формировании суммарной проекции была 84,3 %, сосны – 5,3 %, березы – 5,4 % и осины – 5,1 %. В среднем площадь проекции кроны ели равна 7 м² (табл. 2). С возрастом дерева этот показатель, как и диаметр кроны, увеличивается, т. к. эти 2 показателя связаны между собой функциональной линейной связью ($r = 0,99$). В целом средние значения для изученного черничного ельника согласуются с данными, полученными для южнотаежных ельников [9].

Таблица 2

Показатели горизонтальной структуры древесного полога в абсолютно разновозрастном черничном ельнике по возрастным поколениям
The parameters of the horizontal structure of the tree canopy in an absolutely uneven-aged blueberry spruce forest by age generations

Показатель	Возрастное поколение ели					Все деревья
	До 80 лет	81–120 лет	121–160 лет	161–200 лет	От 200 лет	
<i>Площадь проекции кроны, м²</i>						
Среднее, м	4,2	5,7	5,9	8,9	10,7	7,0
Ошибка среднего	0,2	0,5	0,6	0,8	0,5	0,2
Коэффициент вариации, %	45,7	59,7	55,2	49,5	44,1	64,5
<i>Диаметр кроны, м</i>						
Среднее, м	2,2	2,6	2,6	3,2	3,6	2,8
Ошибка среднего	0	0,1	0,1	0,1	0,1	0
Коэффициент вариации, %	22,7	29,1	28,1	25,6	22,9	26,0

Результат анализа взаимосвязи строения кроны и морфологических параметров елей (возраста, диаметра на высоте 1,3 м, высоты и расстояния до 5 ближайших деревьев) приведены в табл. 3. Наибольшие значения корреляции (выше 0,7) между параметрами деревьев и показателями строения крон отмечены для высоты и диаметра, которые между собой связаны сильной линейной зависимостью ($r = 0,96$). Также установлено, что протяженность кроны связана с площадью проекции и диаметром кроны.

Таблица 3

Корреляции между показателями строения кроны и параметрами елей в абсолютно разновозрастном черничном ельнике
The correlations between crown structure parameters and spruce tree parameters in an absolutely uneven-aged blueberry spruce forest

	<i>A</i> , лет	<i>H</i> , м	<i>D</i> , м	<i>R₅</i> , м	<i>H_к</i> , м	<i>L</i> , м	<i>l</i> , %	<i>D_к</i> , м	<i>S_к</i> , м ²
<i>A</i> , лет	1	0,73	0,76	0,38	0,74	0,65	0,03*	0,61	0,62
<i>H</i> , м	0,73	1	0,96	0,31	0,83	0,96	0,35	0,81	0,81
<i>D</i> , м	0,76	0,96	1	0,32	0,84	0,91	0,27	0,86	0,86
<i>R₅</i> , м	0,38	0,31	0,32	1	0,26	0,31	0,11*	0,34	0,35
<i>H_к</i> , м	0,74	0,82	0,84	0,26	1	0,67	-0,18	0,65	0,65
<i>L</i> , м	0,65	0,96	0,91	0,31	0,67	1	0,56	0,81	0,81
<i>l</i> , %	0,03*	0,35	0,27	0,11*	-0,18	0,56	1	0,33	0,33
<i>D_к</i> , м	0,61	0,81	0,86	0,34	0,65	0,81	0,33	1	0,99
<i>S_к</i> , м ²	0,62	0,81	0,86	0,35	0,65	0,81	0,33	0,99	1

Примечание: * – недостоверные значения коэффициента (при $p < 0,01$); полужирным шрифтом выделены значения выше 0,7. *A* – возраст дерева; *H* – высота дерева; *D* – диаметр ствола на высоте 1,3 м; *R₅* – расстояние до 5 ближайших деревьев; *H_к* – высота кроны; *L* – протяженность кроны; *l* – относительная протяженность кроны; *D_к* – диаметр кроны; *S_к* – площадь проекции кроны.

При оценке пространственного размещения елей было выявлено, что в целом все деревья на ППП и, в частности, ель расположены случайно, когда модель пространственных точечных процессов соответствует однородному процессу Пуассона (рис. 6). Однако для ели возрастом менее 80 лет отмечен групповой характер размещения, что объясняется свойственными для массивов еловых лесов ветровальными нарушениями и вывалами деревьев в ходе оконной динамики [16, 27].

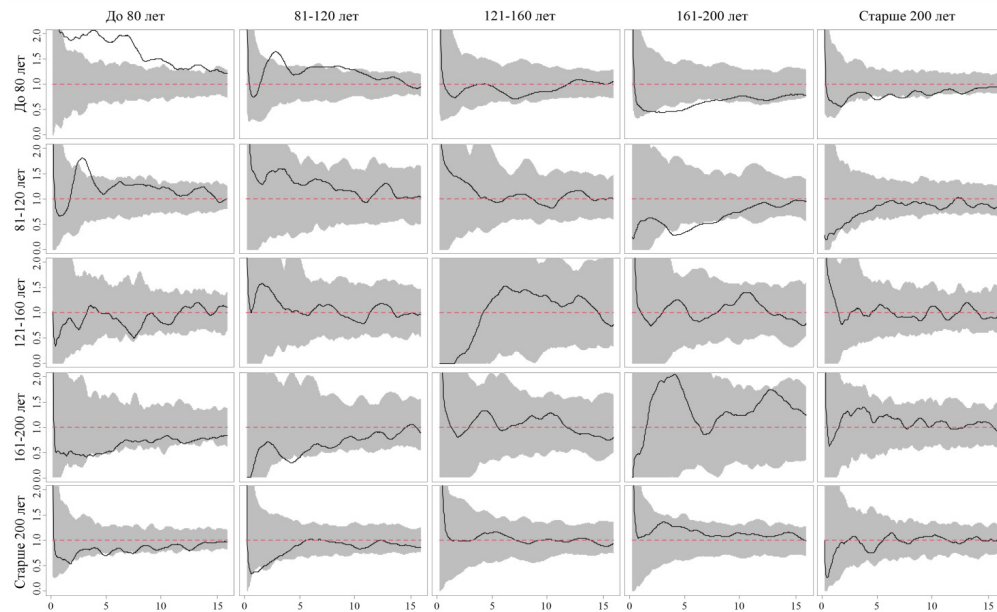


Рис. 6. Анализ размещения в древостое ели разных возрастных групп, выполненный с использованием программы Spatstat (сплошная линия – оценка парной корреляционной функции $g(r)$; серая область – область принятия нулевой гипотезы о случайности размещения древесных растений; ось абсцисс – расстояние, м; ось ординат – значение парной корреляционной функции $g(r)$)

Fig. 6. The analysis of the placement of spruce trees of different age groups in the stand, performed using the Spatstat program (solid line – evaluation of the pair correlation function $g(r)$; gray area – area of acceptance of the null hypothesis about the randomness of placement of woody plants; x-axis – distance, m; y-axis – value of the pair correlation function $g(r)$)

В исследуемом сообществе отмечается равномерное распределение ели 81–120 и 161–200 лет на расстоянии 3–5 м относительно друг друга. Это говорит о том, что деревья этих возрастных групп разобщены, т. е. вокруг елей одной возрастной группы достоверно реже встречаются деревья другой группы. Такую закономерность наблюдали также для коренных северотаежных ельников [6].

Также нами проведена оценка группирования деревьев в зависимости от их категории крупности. Выявлено, что из всех категорий только деревья диаметром до 14 см характеризуются групповым размещением, которое прослеживается на расстоянии 3–7 м. Это в некоторой степени дополняет результаты анализа размещения деревьев разных возрастных групп, а именно по групповому распределению елей до 80 лет. Однако следует отметить, что результат по ди-

аметру ствола менее точный по сравнению с группами возраста, т. к. градации возраста отражают процессы возобновления в лесном сообществе, в то время как анализ групп по толщине ствола указывает на конкурентные отношения между деревьями.

Конкуренция в древостое. В результате изучения конкурентных отношений в древостое у деревьев, испытывающих среднее и сильное воздействие со стороны деревьев в радиусе 10 м, выявлены достоверно низкие морфометрические показатели (высота, диаметр ствола и площадь проекции кроны). Для ели возрастной группы до 80 лет в условиях низкого воздействия со стороны соседних деревьев морфометрические показатели достоверно выше по сравнению с деревьями, подвергающимися среднему и сильному влиянию (рис. 7). Для елей старше 200 лет при усилении конкурентных отношений со стороны соседних деревьев наблюдается снижение перечисленных показателей.

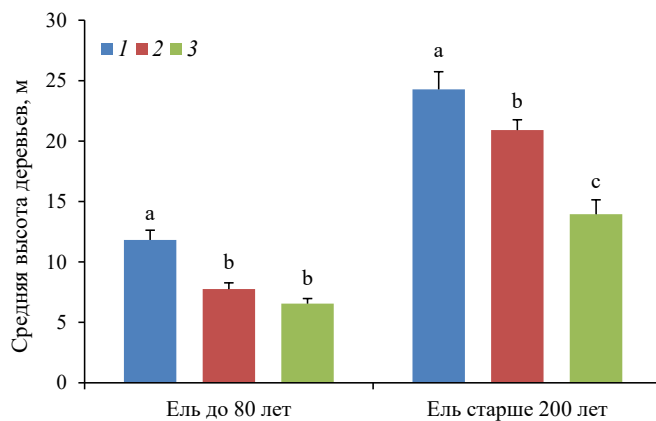


Рис. 7. Средняя высота ели при разной силе воздействия со стороны окружающих деревьев, расположенных на расстоянии до 10 м: 1 – слабое воздействие; 2 – среднее; 3 – сильное. Латинскими буквами обозначены достоверные различия между средними значениями в пределах одной возрастной группы

Fig. 7. The average height of spruce trees at different impact forces from the surrounding trees at a distance of up to 10 m: 1 – weak impact; 2 – medium; 3 – strong. Latin letters indicate significant differences between the average values within the same age group

Кроме того, для деревьев этих 2 возрастных групп устанавливали корреляцию между указанными морфометрическими показателями и индексом конкуренции со стороны соседних деревьев, расположенных на расстоянии до 4, 6, 8, 10 и 12 м. Выявлено, что с увеличением расстояния также растет и коэффициент корреляции. Этот результат говорит о том, что окружающие деревья достоверно влияют на «центральную» ель в радиусе 4 м и далее. Если мы повышаем радиус влияния, суммируя коэффициенты конкуренции от деревьев, находящихся в пределах этого отрезка площади, то связь с морфометрическими показателями центрального дерева продолжает увеличиваться.

Для ели старше 200 лет коэффициенты корреляции слабо меняются уже на расстоянии 8–10 м и далее. Мы предполагаем, что в пространственном распределении деревьев этой возрастной стадии большую роль играет корневая конкуренция. Такие деревья обладают превосходящей высотой в древостое, что снижает их борьбу с окружающими деревьями за свет, и расположены равномерно по сравнению с молодыми елями. Радиус корневой системы ели превышает радиус ее кроны в 2–3 раза [11]. Согласно К.С. Бобковой [2], в спелом чернично-зеленомошном ельнике корни ели распространяются в радиусе 8–10 м. Таким образом, крупные деревья за пределами отмеченного расстояния, вероятно, не являются заметными конкурентами за воду и элементы почвенного питания для центральной ели.

Для елей возрастом до 80 лет выявлено увеличение коэффициентов корреляции между показателями дерева и суммарным индексом конкуренции со стороны ближайших деревьев на расстоянии до 12 м. Молодым елям свойственно групповое размещение, т. к. массовое появление всходов в старовозрастном еловом лесу с регулярными вывалами деревьев приурочено к окнам и старым валежным стволам [12, 21]. В дальнейшем по мере роста ели в куртинах происходит самоизреживание. При этом одновременно наблюдается и воздействие деревьев старшего возраста на рост молодых елей, расположенных на расстоянии 10 м и более.

Заключение

При долговременном естественном развитии среднетаежных черничных ельников формируются абсолютно разновозрастные, среднеполнотные устойчивые фитоценозы. Установленные особенности возрастной и пространственной структур древостоя, а также естественного возобновления на данной стадии развития сообщества соответствуют коренным климаксовым ельникам. Непрерывность и постоянство существования коренного разновозрастного ельника обеспечивается наличием крупномерного подроста, которого в исследуемом массиве насчитывалось до 1,8 тыс. шт./га, при общем количестве подроста – 8,9 тыс. шт./га. Его достаточно для пополнения числа стволов основной части древостоя, а в дальнейшем – для накопления запаса различных поколений ели.

Большинство показателей вертикальной и горизонтальной структур древесного полога в изученном черничном ельнике увеличиваются с возрастом дерева. Исключение составляет относительная протяженность кроны, варьирующая незначительно и согласующаяся со значениями, определенными для ельников разных условий местопроизрастания.

Пространственное размещение всех деревьев в целом, а также елей возрастных групп старше 80 лет в исследованном древостое носит случайный характер. Для ели до 80 лет выявлен групповой характер размещения, что обусловлено особенностями ее возобновления.

Изучение конкурентных отношений между деревьями позволило установить уменьшение морфометрических показателей деревьев при увеличении воздействия на них ближайших деревьев. Корреляционный анализ связи биометрических показателей дерева и коэффициента конкурентного влияния со стороны ближайших деревьев в радиусе от 4 до 12 м для ели старше 200 лет показал воздействие на расстоянии до 8 м, а для деревьев до 80 лет – до 12 м.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Ананьев В.А., Раевский Б.В. Методическое пособие по организации и ведению лесного мониторинга на особо охраняемых природных территориях Северо-Запада России (на примере НП «Водлозерский»). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 47 с.

Ananyev V.A., Rayevsky B.V. *Methodological Manual for the Organization and Management of Forest Monitoring in Specially Protected Natural Areas of the North-West of Russia (Using the Example of the Vodlozersky National Park)*. Petrozavodsk, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences Publ., 2010. 47 p. (In Russ.).

2. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.

Bobkova K.S. *Biological Productivity of Coniferous Forests in the European North-East*. Leningrad, Nauka Publ., 1987. 156 p. (In Russ.).

3. Бобкова К.С., Галенко Э.П., Загирова С.В., Патов А.И. Состав и структура древостоев коренных ельников предгорий Урала бассейна верхней Печоры // Лесоведение. 2007. № 3. С. 23–31.

Bobkova K.S., Galenko E.P., Zagirova S.V., Patov A.I. Composition and Structure of Stands of Native Spruce Forests of the Ural Foothills of the Upper Pechora Basin. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*, 2007, no. 3, pp. 23–31. (In Russ.).

4. Волков А.Д. Биоэкологические основы эксплуатации ельников Северо-Запада таежной зоны России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 250 с.

Volkov A.D. *Bioecological Foundations of Exploitation of Spruce Forests of the North-West Taiga Zone of Russia*. Petrozavodsk, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences Publ., 2003. 250 p. (In Russ.).

5. Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.

Dyrenkov S.A. *The Structure and Dynamics of Taiga Spruce Forests*. Leningrad, Nauka Publ., 1984. 176 p. (In Russ.).

6. Манов А.В., Кутявин И.Н. Горизонтальная структура древостоев и подрост северо-таежных коренных ельников чернично-сфагновых в Приуралье // Изв. вузов. Лесн. журн. 2018. № 6. С. 78–88.

Manov A.V., Kutuyavin I.N. Horizontal Structure of Forest Stands and New Growth of Northern Taiga Virgin Blueberry-Sphagnum Spruce Forests in Cisurals. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2018, no. 6, pp. 78–88. (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.6.78>

7. Манько Ю.И. Пихтово-еловые леса Северного Сихотэ-Алиня: естественное возобновление, строение и развитие: моногр. Л.: Наука, 1967. 244 с.

Man'ko Yu.I. *Fir-Spruce Forests of Northern Sikhote-Alin: Natural Renewal, Structure and Development*: Monograph. Leningrad, Nauka Publ., 1967. 244 p. (In Russ.).

8. Плотников В.В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 276 с.

Plotnikov V.V. *The Evolution of Plant Community Structure*. Moscow, Nauka Publ., 1979. 276 p. (In Russ.).

9. Пугачевский А.В. Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции. Минск: Навука і тэхніка, 1992. 204 с.

Pugachevsky A.V. *Spruce Coenopopulations: Structure, Dynamics, Regulatory Factors*. Minsk, Navuka i tekhnika Publ., 1992. 204 p. (In Russ.).

10. Пукинская М.Ю. Возобновление темнохвойных пород в очагах усыхания *Picea orientalis* (Pinaceae) в Тебердинском заповеднике (Западный Кавказ) // Бот. журн. 2021. Т. 106, № 12. С. 1167–1179.

Pukinskaya M.Yu. Regeneration of Dark Coniferous Species in the Groups of *Picea Orientalis* (Pinaceae) Drying in the Teberda Nature Reserve (Western Caucasus). *Botanicheskij Zhurnal*, 2021, vol. 106, no. 12, pp. 1167–1179. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621120073>

11. Сеннов С.Н. Рубки ухода за лесом и внутривидовая конкуренция // Восстановление и мелиорация лесов Северо-Запада РСФСР: сб. науч. тр. Л.: ЛенНИИЛХ, 1980. С. 17–27.

Sennov S.N. Forest Thinning and Intraspecific Competition. *Restoration and Melioration of Forests in the North-West of the RSFSR*: Collection of Scientific Papers. Leningrad, Leningrad Research Institute of Forestry Publ., 1980, pp. 17–27. (In Russ.).

12. Смирнова О.В., Коротков В.Н. Старовозрастные леса Пяозерского лесхоза северо-западной Карелии // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 1. С. 98–109.

Smirnova O.V., Korotkov V.N. Old-Growth Forests of North-West Karelia Pjaozero Forest Management Unit. *Botanicheskij Zhurnal*, 2001, vol. 86, no. 1, pp. 98–109. (In Russ.).

13. Стороженко В.Г. Физические параметры структур коренных ельников тайги европейской части России // Хвойные бореал. зоны. 2017. Т. 35, № 1–2. С. 60–65.

Storozhenko V.G. Physical Parameters of Selected Structures of Indigenous Spruce Forests of the European Part of Russian Taiga. *Khvoynye boreal'noi zony = Conifers of the Boreal Area*. 2017, vol. 35, no. 1–2, pp. 60–65. (In Russ.).

14. Стороженко В.Г. Особенности горизонтальной структуры лесов еловых формаций европейской тайги России // Изв. вузов. Лесн. журн. 2022. № 2. С. 39–49.

Storozhenko V.G. Features of the Horizontal Structure of Forests of Spruce Formations in the European Taiga of Russia. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2022, no. 2, pp. 39–49. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-2-39-49>

15. Сукачев В.Н. Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии. М., 1964. С. 458–486.

Sukachev V.N. Dynamics of Forest Biogeocenoses. *Fundamentals of Forest Biogeocenology*. Moscow, 1964, pp. 458–486. (In Russ.).

16. Федорчук В.Н., Шорохов А.А., Шорохова Е.В., Кузнецова М.Л., Тетюхин С.В. Массивы коренных еловых лесов: структура, динамика, устойчивость. СПб.: Политехн. ун-т, 2012. 140 с.

Fedorchuk V.N., Shorokhov A.A., Shorokhova E.V., Kuznetsova M.L., Tetyukhin S.V. *Indigenous Spruce Forests: Structure, Dynamics, Stability*. St. Petersburg, Polytechnic University Publ., 2012. 140 p. (In Russ.).

17. Baddeley A., Turner R. Spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns. *Journal of Statistical Software*, 2005, vol. 12, iss. 6, pp. 1–42. <https://doi.org/10.18637/jss.v012.i06>

18. Burrascano S., Keeton W.S., Sabatini F.M., Blasi C. Commonality and Variability in the Structural Attributes of Moist Temperate Old-Growth Forests: A Global Review. *Forest Ecology and Management*, 2013, vol. 291, pp. 458–479. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.020>

19. *Global Forest Resources Assessment 2020: Main Report*. Rome, FAO, 2020. 184 p. <https://doi.org/10.4060/ca9825en>

20. Kuuluvainen T., Wallenius T.H., Kauhanen H., Aakala T., Mikkola K., Demidova N., Ogibin B. Episodic, Patchy Disturbances Characterize an Old-Growth *Picea abies* Dominated Forest Landscape in Northeastern Europe. *Forest Ecology and Management*, 2014, vol. 320, pp. 96–103. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.024>

21. McCarthy J. Gap Dynamics of Forest Trees: a Review With Particular Attention to Boreal Forests. *Environmental Reviews*, 2001, vol. 9, no. 1, pp. 1–59. <https://doi.org/10.1139/a00-012>

22. Morales-Hidalgo D., Oswalt S.N., Somanathan, E. Status and Trends in Global Primary Forest, Protected Areas, and Areas Designated for Conservation of Biodiversity from the Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management*, 2015, vol. 352, pp. 68–77. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.011>

23. Nygaard P.H., Strand L.T., Stuanes A.O. Gap Formation and Dynamics after Long-Term Steady State in an Old-Growth *Picea abies* Stand in Norway: Above- and Belowground Interactions. *Ecology and Evolution*, 2018, vol. 8, iss. 1, pp. 462–476. <https://doi.org/10.1002/ece3.3643>

24. Olson D.M., Dinerstein E., Wikramanayake E.D., Burgess N.D., Powell G.V.N., Underwood E.C., D'amico J.A., Itoua I., Strand H.E., Morrison J.C., Loucks C.J., Allnutt T.F., Ricketts T.H., Kura Y., Lamoreux J.F., Wettengel W.W., Hedao P., Kassem K.R. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A New Global Map of Terrestrial Ecoregions Provides an Innovative Tool for Conserving Biodiversity. *BioScience*, 2001, vol. 51, iss. 11, pp. 933–938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)

25. Packham J.R., Harding D.J.L., Hilton G.M., Stuttard R.A. *Functional Ecology of Woodlands and Forests*. London, Chapman & Hall, 1992. 407 p. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90248-8](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90248-8)

26. Pukkala T., Kolström T. Competition Indices and the Prediction of Radial Growth in Scots Pine. *Silva Fennica*, 1987, vol. 21, no. 1, art. no. 5306. <https://doi.org/10.14214/sf.a15463>

27. Shorohova E., Kuuluvainen T., Kangur A., Jõgiste K. Natural Stand Structures, Disturbance Regimes and Successional Dynamics in the Eurasian Boreal Forests: a Review with Special Reference to Russian Studies. *Annals of Forest Science*, 2009, vol. 66, art. no. 201. <https://doi.org/10.1051/forest/2008083>

28. Wirth C., Messier C., Bergeron Y., Frank D., Fankhänel A. Old-Growth Forest Definitions: a Pragmatic View. *Old-Growth Forests: Function, Fate and Value*, 2009, pp. 11–33. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8>

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest