

Научная статья

УДК 630*231.1:630*561

DOI: 10.37482/0536-1036-2024-3-23-45

Модель формирования березово-еловых насаждений в условиях южной тайги Русской равнины

А.А. Дерюгин[✉], канд. с.-х. наук, ст. науч. сотр.; ResearcherID: [AAJ-7600-2021](https://orcid.org/0000-0002-2897-5841),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2897-5841>

Н.А. Рыбакова, канд. с.-х. наук, ст. науч. сотр.; ResearcherID: [AAI-8908-2021](https://orcid.org/0000-0002-4978-9001),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4978-9001>

Ю.Б. Глазунов, канд. с.-х. наук; ResearcherID: [J-1298-2016](https://orcid.org/0000-0001-9427-9740),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9427-9740>

Институт лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, Одинцовский р-н, Московская обл., Россия, 143030; da45@mail.ru[✉], 1986620@gmail.com, yu.b.glazuov@mail.ru

Поступила в редакцию 03.03.22 / Одобрена после рецензирования 02.06.22 / Принята к печати 05.06.22

Аннотация. Приведены результаты 30-летних исследований формирования и роста березняков с подпологовой популяцией ели в условиях южной тайги Русской равнины. Научные работы выполнены на 19 постоянных пробных площадях, заложенных в репрезентативных для региона кислотно-черничных березняках возрастом 15–115 лет с высокими полнотой и производительностью. Насаждения березы на пробных площадях относятся к одному естественному возрастному ряду. Основная часть ели появилась под пологом березняков возрастом до 40 лет. Возрастная структура ели по мере старения березы изменялась от одновозрастной до условно-одновозрастной. На основании изучения динамики численности деревьев, вертикальной структуры древостоев, запаса растущей части и общего запаса стволовой древесины определены возрастные стадии развития популяции ели в березняках возрастом до 120 лет: возобновления, молодняка, жердняка, возмужания. Окончание стадии возмужания приходится на возраст березы 120 лет. При этом средний возраст ели в 1-м и 2-м ярусах равен 90 годам. Продолжительность стадий изменяется от 10 лет (стадия молодняка) до 40 лет (стадия возобновления и возмужания). Для установления времени наступления и окончания других возрастных стадий подпологовой популяции ели необходимы исследования в березняках старше 120 лет. Выполненные работы позволили предложить модель совместного формирования березняков и подпологовой популяции ели, в которой по 10-летним периодам роста березняков для всех элементов древостоя даны основные таксационные характеристики: возраст, число деревьев, сумма поперечного сечения стволов, запас древесины растущей части и отпада, общая производительность. Согласно модели к возрасту березы 120 лет общая производительность модальных насаждений составит около 950 м³/га, запас растущей части древостоя – примерно 490 м³/га. Доля еловой древесины будет равна 28 %, или около 150 м³/га. После распада березняка на его месте может сформироваться низкополнотный ельник III класса бонитета.

Ключевые слова: южная тайга, березняки, подпологовая популяция ели, березово-еловое насаждение, рост древостоя, возрастные стадии, модель формирования древостоя

Для цитирования: Дерюгин А.А., Рыбакова Н.А., Глазунов Ю.Б. Модель формирования березово-еловых насаждений в условиях южной тайги Русской равнины // Изв. вузов. Лесн. журн. 2024. № 3. С. 23–45. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-3-23-45>

© Дерюгин А.А., Рыбакова Н.А., Глазунов Ю.Б., 2024

 Статья опубликована в открытом доступе и распространяется на условиях лицензии CC BY 4.0

Original article

The Model of Birch-Spruce Plantations Formation in the Conditions of the Russian Plain Southern Taiga

Anatoliy A. Deryugin[✉], Candidate of Agriculture, Senior Research Scientist;

ResearcherID: [AAJ-7600-2021](https://orcid.org/0000-0002-2897-5841), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2897-5841>

Natal'ya A. Rybakova, Candidate of Agriculture, Senior Research Scientist;

ResearcherID: [AAI-8908-2021](https://orcid.org/0000-0002-4978-9001), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4978-9001>

Yurij B. Glazunov, Candidate of Agriculture; ResearcherID: [J-1298-2016](https://orcid.org/0000-0001-9427-9740),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9427-9740>

Institute of Forest Science, RAS, ul. Sovetskaya, 21, Uspenskoe, Moscow Region, 143030, Russian Federation; da45@mail.ru[✉], 1986620@gmail.com, yu.b.glazuov@mail.ru

Received on March 3, 2022 / Approved after reviewing on June 2, 2022 / Accepted on June 5, 2022

Abstract. The results of 30 years of research on the formation and growth of birch forests from the subcanopy spruce population in the conditions of the Russian Plain southern taiga are presented. The studies have been carried out on 19 permanent sample plots (PSPs). They were laid in regionally representative sorrel-blueberry birch forests aged 15–115 years with high density and productivity. The birch plantations on the PSPs belong to the same natural age series. The majority of spruce trees appeared under the canopy of birch forests up to 40 years old. As the birch trees aged, the age structure of spruce trees changed from even-aged to conditionally even-aged. Based on the study of the dynamics of the number of trees, the vertical structure of stands, the growing stock and the total stem wood stock, the age stages of development of the spruce population in the birch forests up to 120 years old have been determined. They are regeneration, young growth, polewood and maturation. The end of the maturation stage occurs at the birch tree age of 120 years. At the same time, the average spruce tree age in the first and second layers is 90 years. The duration of the stages varies from 10 years (the young growth stage) to 40 years (the regeneration and maturation stages). To determine the time of onset and end of other age stages of the subcanopy spruce population, the studies in birch forests older than 120 years are needed. The work performed has made it possible to propose a model of the joint formation of birch forests and the subcanopy spruce population, in which the main taxation characteristics are given for all elements of the stand: age, number of trees, the sum of the cross-section of the stems, the stock of the growing and dead wood, as well as total productivity. According to the model, by the age of a birch of 120 years, the total productivity of modal plantations will be about 950 m³/ha and the growing stock of the stand will be about 490 m³/ha. The share of spruce wood will be 28 % or about 150 m³/ha. After the birch forest decay, a low-density spruce forest of the 3rd quality class can form in its place.

Keywords: southern taiga, birch forests, subcanopy spruce population, birch-spruce plantation, stand growth, age stages, stand formation model

For citation: Deryugin A.A., Rybakova N.A., Glazunov Yu.B. The Model of Birch-Spruce Plantations Formation in the Conditions of the Russian Plain Southern Taiga. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2024, no. 3, pp. 23–45. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-3-23-45>

Введение

В условиях южной тайги березняки – наиболее распространенная лесная растительная формация. Этому способствовали рубки коренных ельников в прошлом и существенное снижение объемов рубок ухода в молодняках



мелколиственных пород в период реформирования системы организации лесного хозяйства. В настоящее время в регионе березняки представлены на 48 % площади, покрытой лесной растительностью. Под пологом значительной части таких древостоев (75 %) есть подрост или тонкомер ели [19], которые могут служить основой для восстановления коренных ельников. Исследования в этом направлении являются вкладом в развитие общей теории смен лесной растительности как основы лесообразовательного процесса [2, 12, 16, 20, 24, 25, 28]. Ряд публикаций, в т. ч. зарубежных [1, 4, 8, 10, 27, 29–32, 37], посвящен изменению состава древостоев – конечному результату смены пород в связи с региональными лесорастительными условиями. Вместе с тем «...проблема конкретных параметров изменений, сути динамики в межсменных переходах или отрезки времени, изучены и отражены в литературе слабо. Это одна из важнейших и ближайших задач лесоведения...» [24, с. 9].

Существуют различные точки зрения о периоде естественной смены производных мелколиственных древостоев ельниками [1, 2, 7, 10, 20]. Остается недостаточно исследованной специфика совместного онтоценогенеза верхнего яруса мелколиственных пород и подпологовой еловой популяции. В связи с этим актуальными становятся вопросы изучения хода смены листовенного древостоя на еловый, установления продолжительности периода восстановления ельников, составления модели демутиационного процесса.

К настоящему времени разработаны разнообразные (имитационные, эмпирические, таблицы хода роста и др.) модели формирования и роста древостоев в нашей стране [3, 5, 6, 11, 13, 15, 18, 23] и за рубежом [30, 33–36]. Изучаемые насаждения входят в число нормальных березово-еловых древостоев северной и средней тайги, для которых составлены таблицы хода роста [14]. Для березняков южной тайги с подпологовой популяцией ели модели формирования и роста отсутствуют.

Цель исследования – разработать эмпирико-статистическую модель формирования модальных древостоев березы с подпологовой популяцией ели. Данная модель даст возможность прогнозировать развитие таких древостоев, управлять демутиационным процессом в целях замены мелколиственных лесов (прежде всего березняков) насаждениями хвойных пород. Это достижимо только на основе знаний совместной восстановительно-возрастной динамики производных древостоев и формирующейся в них еловой популяции.

Объекты и методы исследования

Объект исследования – высокопроизводительные березняки кислично-черничной группы типов леса. При разработке модели использовали материалы 30-летних наблюдений на 19 постоянных пробных площадях (ППП), заложенных Институтом лесоведения РАН (Северная лесная опытная станция) в Рыбинском районе Ярославской области. Возраст исследуемых березняков – 15–115 лет, древостои высокополнотные (средняя полнота – 0,86), продуктивность соответствует I–IIa классам бонитета. Рассматриваемые насаждения являются модальными для региона.

Анализ по методу, разработанному сотрудниками Лесотехнической академии и Ленинградского научно-исследовательского института лесного

хозяйства [17], показал, что березняки на ППП могут быть отнесены к одному естественному возрастному ряду. Почти все фактические значения HD (H, D – средние высота, м, и диаметр ствола на высоте 1,3 м, см, для березы), согласно уравнению $HD = -1,77 + 0,199A_6^{0,87}$ ($R^2 = 0,95; F_{\text{факт}} = 245,33 > F_{0,05} = 3,25; A_6$ – возраст березы, лет), не выходят за границы 95%-й вероятности, кроме двух случаев, которые были исключены при разработке модели (рис. 1).

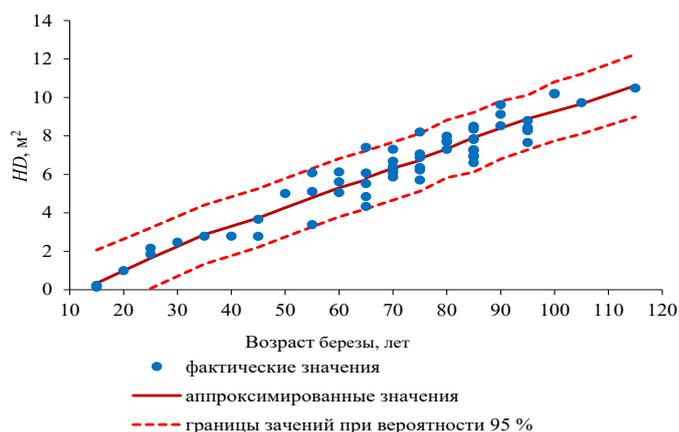


Рис. 1. Обоснование принадлежности насаждений на ППП к одному естественному возрастному ряду

Fig. 1. The justification for the belonging of plantations in the PSPs to one natural age series

При подборе ППП учтены особенности последующего возобновления ели под пологом березняков. Ранее выполненными исследованиями [20] установлено, что березняки подразделяются на фитоценозы с ранним и поздним возобновлением ели. В первых основная часть еловой популяции появляется при возрасте березняка до 40 лет, во вторых – после 40 лет. Первый вариант наиболее распространен в регионе исследования. Именно он рассматривается в разработанной модели.

Принадлежность березняков на ППП к одному возрастному ряду дает возможность адекватно рассматривать возрастную динамику таксационных характеристик древостоев. В составе насаждений доминирует береза повислая (*Betula pendula* Roth), формирующая 1-й ярус древостоя. Во 2-м ярусе представлена преимущественно береза пушистая (*B. pubescens* Ehrh). Небольшое участие в составе 1-го яруса принимает осина (*Populus tremula* L.). Ель европейская (*Picea abies* L.) присутствует во всех ярусах (1-й, 2-й, подрост) насаждений. Деление деревьев по ярусам проводили согласно Лесоустроительной инструкции, утвержденной приказом Минприроды России от 29.03.2018 г. № 122, при этом за нижний порог высоты 1-го яруса принимали среднюю высоту березы. Экстремальные значения основных таксационных характеристик древостоев на ППП приведены в табл. 1.

Таблица 1

Экстремальные значения таксационных характеристик древостоев на ППП
The extreme values of taxation characteristics of the stands in the PSPs

Ярус	Порода	Доля в составе яруса, %	Число деревьев, тыс. шт./га	Средние			Сумма площадей сечения стволов на высоте 1,3 м, м ² /га	Запас стволовой древесины, м ³ /га
				возраст, лет	высота, м	диаметр ствола на высоте 1,3 м, см		
1-й	Б	56–100	0,17–4,43	15–114	5,8–31,5	3,9–35,3	5,29–30,56	19–392
	Ос	0–44	0–0,39	15–115	4,4–34,2	2,3–43,6	0–10,62	0–158
	Е	0–19	0–0,18	73–97	24,5–26,0	25,9–28,0	0–4,53	0–57
2-й	Б	0–77	0–2,04	26–90	8,6–24,4	5,8–19,1	0–8,77	0–35
	Е	23–100	0,29–1,52	28–93	6,0–16,8	6,6–17,3	1,14–16,62	5–137
Под-рост	Б	0–63	0,02–10,90	15–47	2,6–4,6	–	–	–
	Е	26–100	0,14–5,71	12–83	0,3–6,0	–	–	–

Возрастная структура подпологовой популяции ели с увеличением возраста березняков изменялась от одновозрастной до условно-одновозрастной. На ППП проводили мониторинг характеристик всех деревьев. Обработку результатов осуществляли по принятым в лесной таксации методам. При выделении стадий возрастного развития березняков использовали разработки М.В. Рубцова [20]. Для составления модели применяли метод аппроксимаций фактических данных. Недостающие сведения (для березняков возрастом до 10 лет и 120 лет) были получены экстраполяцией аппроксимированных значений с использованием результатов корреляционного и регрессионного анализа, приведенных в публикации авторов [9].

Результаты исследования и их обсуждение

Одним из важных факторов развития популяции на начальных стадиях является ее численность. Для исследуемых насаждений динамику численности подпологовой популяции ели рассматривали на фоне изменения количества доминирующих пород.

Динамика численности осины, наименее представленной в насаждениях, характеризуется нисходящей линией. Густота вида изменяется от 315 шт./га в возрасте 10 лет до 27 шт./га в возрасте 120 лет (рис. 2, а). Отпад деревьев в течение этого времени относительно равномерный. Его доля в 10-летние периоды изменяется в интервале 18–27 %. В данном случае осина не оказывает существенного влияния на развитие популяции ели.

Изменение численности доминирующей в фитоценозе березы можно аппроксимировать гиперболической кривой вида $y = a + b/x$.

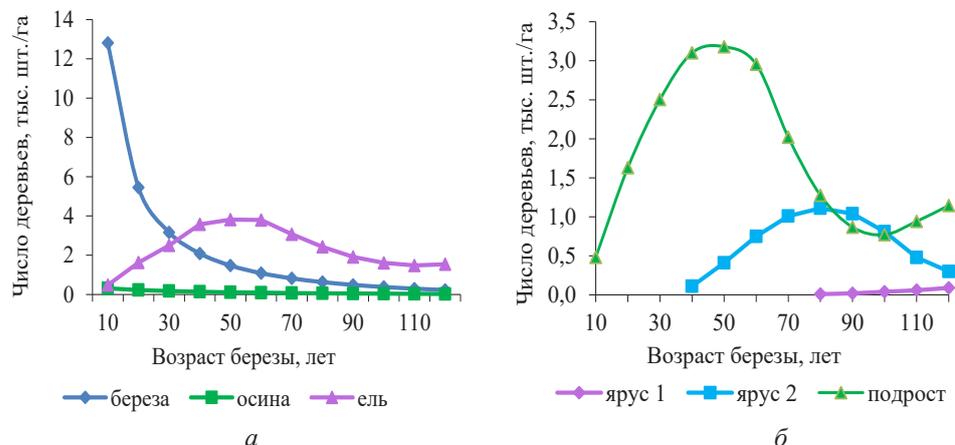


Рис. 2. Динамика общей численности деревьев (а) и численности ели разных ярусов (б)
 Fig. 2. The dynamics of the total number of trees (а) and the number of spruce trees of different layers (б)

Густота березы характеризуется интенсивным снижением до возраста 30 лет, т. е. до окончания стадии жердняка [20]. В этот период отпадает около 75 % березы, начинается активное возобновление ели (рис. 2, а). За это время численность последней увеличивается в 5,2 раза. В стадии возмужания березняка (возраст 31–50 лет) отпад березы снижается (до 54 %), продолжается повышение количества подпологовой ели (в 1,4 раза в течение стадии). К возрасту березы 50–60 лет численность ели достигает максимума (рис. 2, б). Это 1-е поколение ели с периодом возобновления (разность между возрастaми березы и ели) 1–40 лет.

В последующие восстановительно-возрастные стадии (зрелости и старения) численность березы уменьшается с интенсивностью 22–26 %. Во 2-е десятилетие зрелости березняка начинает снижаться густота ели. В течение этой стадии (51–80 лет) количество подпологовой ели уменьшается на 34 %. Общая численность вида продолжает снижаться в березняках, находящихся в стадии старения. В ее конце в образовавшихся из-за вывалов деревьев березы окнах появляется 2-е поколение ели с периодом возобновления более 40 лет, что приводит к существенному увеличению количества подроста (рис. 2, б). Это отчасти объясняется значительным ростом доли семеносящих деревьев ели 1-го и 2-го ярусов с 4,7 % в березняках в стадии зрелости до 26,6 % в стадии старения [22].

В целом изменение количества подпологовой ели в связи с возрастом березняка может быть описано полиномом вида $y = a + bx + cx^2 + dx^3 + ex^4$.

Изменение численности еловой популяции протекает на фоне изменения ее вертикальной структуры. В березняках возрастом до 40 лет подпологовая популяция представлена исключительно подростом (рис. 2, б). В начале стадии зрелости количество подроста начинает уменьшаться, что связано с процессами отпада и переходом 19 % подроста во 2-й ярус. Подобная динамика, но с меньшей интенсивностью (6–11 %), наблюдается в березняках возрастом до 100 лет. В дальнейшем численность елового подроста увеличивается за счет нового поколения. Возобновление ели в этот период подробно описано в источнике [26].

Интенсивное формирование 2-го яруса ели происходит в березняках, находящихся в стадии зрелости. К концу этой стадии численность яруса становится максимальной (рис. 2, б), небольшая часть деревьев достигает высоты 1-го яруса. С наступлением стадии старения березняка (возраст 80 лет) количество ели 2-го яруса начинает уменьшаться. Это связано, во-первых, с процессами отпада, во-вторых, с отсутствием в подросте деревьев, способных выйти во 2-й ярус и, в-третьих, с переходом незначительного числа деревьев в 1-й ярус. Процесс перехода ели в 1-й ярус протекает очень медленно (рис. 2, б), и к возрасту древостоя 120 лет его численность составляет менее 100 шт./га. Динамика количества ели в ярусах древостоя приведена в табл. 2.

Таблица 2

Динамика численности подполовой ели (шт./га) по ярусам в зависимости от возраста березняка на ППП
The dynamics of the number of subcanopy spruce trees (pcs./ha) in different layers depending on the age of the birch forest in the PSPs

Возраст березняка, лет	Подрост				2-й ярус				1-й ярус		
	Растущая часть			Отпад	Растущая часть			Отпад	Растущая часть		
	Сохранилось	Полнение	Итого		Сохранилось	Полнение	Итого		Сохранилось	Полнение	Итого
1–10	–	–	481	194	–	–	–	–	–	–	–
11–20	287	1343	1630	480	–	–	–	–	–	–	–
21–30	1150	1353	2503	735	–	–	–	–	–	–	–
31–40	1298	1803	3101	938	–	–	470	22	–	–	–
41–50	1978	1202	3180	874	448	185	633	37	–	–	–
51–60	2062	893	2855	709	596	244	840	69	–	–	–
61–70	1820	319	2139	600	771	279	1050	133	–	–	–
71–80	1087	416	1503	567	911	239	1144	198	–	–	6
81–90	597	540	1137	434	935	90	1025	233	6	11	17
91–100	297	992	1289	360	774	–	774	219	17	18	35
101–110	104	884	988	150	531	–	531	148	35	24	59
111–120	54	1112	1166	–	352	–	352	–	59	39	90

Описанные процессы оказывают влияние на возрастные характеристики ярусов еловой популяции. Это можно проследить по отношению среднего возраста ели в том или ином ярусе древостоя к возрасту березняка (рис. 3).

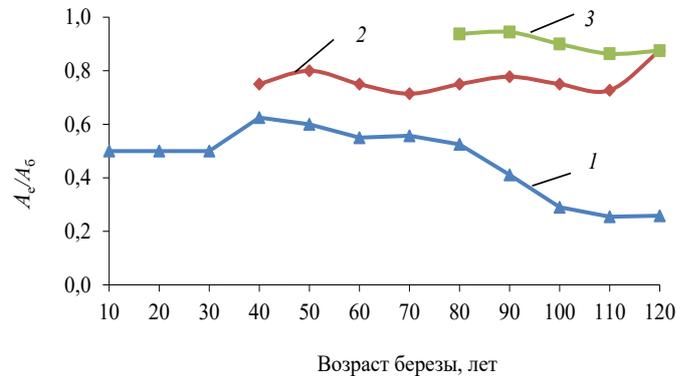


Рис. 3. Динамика отношения возраста ели к возрасту березы (A_e/A_b) по ярусам (1 – подрост; 2 – 2-й ярус; 3 – 1-й ярус) в березняках разного возраста

Fig. 3. The dynamics of the spruce age to birch age ratio (A_e/A_b) in different layers (1 – ungergrowth; 2 – layer 2; 3 – layer 1) in birch forests of different ages

Для деревьев 1-го яруса это отношение изменяется в интервале 0,86–0,94. Для 2-го яруса в березняке возрастом до 110 лет оно существенно меньше (0,71–80,00) и только в 120-летнем березняке увеличивается до значений 1-го яруса (0,88). Последнее свидетельствует о том, что в формировании 1-го яруса участвуют деревья более старшего возраста.

Для подростка в первые 30 лет отношение возрастов равно 0,50. В 40-летних березняках оно увеличивается до 0,63. В этот период наблюдается сильный отпад подростка, преимущественно среди молодых особей. В березняках 41–80 лет отношение возрастов остается в диапазоне 0,53–0,60. В более старших березняках оно уменьшается до 0,26, что связано с появлением новой генерации ели.

При рассмотрении развития древостоев особое внимание уделяется анализу ростовых процессов [20, 24]. Относительно изучаемых фитоценозов это прежде всего относится к анализу динамики высоты деревьев, определяющей вертикальное строение древостоя, и динамики запаса древесины, которую учитывают при выделении стадий возрастного развития насаждений [20].

Анализ динамики высоты показал, что в березняках до возраста естественной спелости средняя высота старшего возрастного поколения ели остается существенно меньше высоты березы и осины в 1-м ярусе. В 120-летних березняках эта разница составляет 11,4 м: высота березы в 1-м ярусе – 30,7 м, ели старшего возрастного поколения – 19,3 м (рис. 4). Максимальная наблюдаемая высота ели в 120-летних березняках – 29,0 м при возрасте дерева 103 года.

Наибольший текущий среднепериодический прирост в высоту за 10-летний период у березы (62 см/год для 1-го и 40 см/год для 2-го яруса) наблюдается в 20-летнем возрасте, т. е. в конце возрастной стадии молодняка. У осины максимальный прирост в высоту (75 см/год) отмечен уже в 10-летнем возрасте.

По характеру изменения высоты деревьев отличается ель, в популяции которой наблюдается переход деревьев из подростка во 2-й и далее в 1-й ярус. Максимального значения (21 см/год) прирост ели достигает в возрасте 80 лет в березняках, находящихся в стадии старения (110 лет).

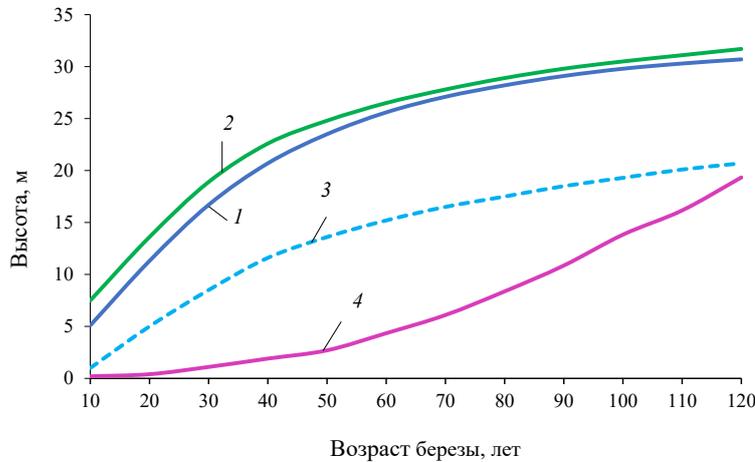


Рис. 4. Динамика высоты деревьев в формирующихся березняках с последующим возобновлением ели: 1 – береза 1-го яруса; 2 – осина; 3 – береза 2-го яруса; 4 – ель 1-го поколения
 Fig. 4. The dynamics of tree height in the emerging birch forests with the subsequent spruce regeneration: 1 – birch, layer 1; 2 – aspen; 3 – birch, layer 2; 4 – spruce, the 1st generation

Анализ изменения запаса растущей части древостоя показал, что в рассматриваемых модальных насаждениях запас стволовой древесины березы достигает максимума: в 1-м ярусе ($330 \text{ м}^3/\text{га}$) – в возрасте 90 лет, во 2-м ($23 \text{ м}^3/\text{га}$) – в 40 лет (рис. 5).

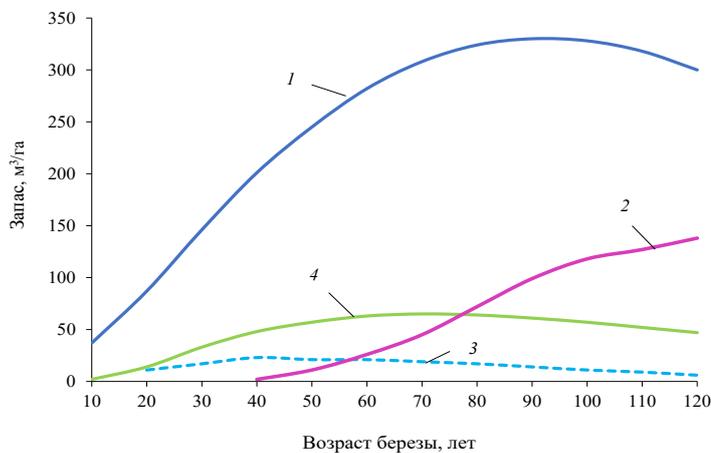


Рис. 5. Динамика запаса древесины растущих деревьев в формирующихся березняках с последующим возобновлением ели: 1 – береза 1-го яруса; 2 – ель 1-го и 2-го ярусов; 3 – береза 2-го яруса; 4 – осина

Fig. 5. The dynamics of growing stock in the emerging birch forests with the subsequent spruce regeneration: 1 – birch, layer 1; 2 – spruce, layers 1 and 2; 3 – birch, layer 2; 4 – aspen

Выявленные тенденции в изменении запаса древесины отличаются от изменений, приведенных в таблицах для нормальных насаждений березы. В них увеличение запаса растущей части древостоя происходит до 120 лет, т. е. до возраста естественной спелости [14]. Для рассматриваемых насаждений начиная с возраста 100 лет данный показатель падает. Если в возрасте 90 лет он равен $330 \text{ м}^3/\text{га}$, то к 120 годам уменьшается до $300 \text{ м}^3/\text{га}$. Следует отметить, что класс бонитета березняка в возрасте 90 лет снижается с Ia до I. Максимум запаса древесины осины ($65 \text{ м}^3/\text{га}$) приходится на 70 лет при ее участии в составе 1-го яруса 18 %.

Запас ели определяли только для деревьев 2-го и 1-го ярусов в березняках, достигших возраста 40 лет. Изменение запаса древесины ели в рассматриваемом временном интервале протекает иначе, чем у лиственных пород. Показатель постепенно увеличивается и в 120-летних березняках составляет $138 \text{ м}^3/\text{га}$ при среднем возрасте ели 1-го и 2-го ярусов 90 лет.

Анализ повышения общего запаса древесины показал, что для березы 1-го яруса кульминация среднепериодического прироста наступает в возрасте 30 лет (рис. 6), что совпадает с окончанием интенсивного отпада деревьев и свидетельствует об окончании стадии жердняка [20]. В возрасте около 50 лет береза достигает количественной спелости – наблюдается равенство среднего и среднепериодического приростов стволовой древесины. В этом возрасте для березняков завершается стадия возмужания и они переходят в стадию зрелости, характеризующуюся хорошим семеношением и относительной стабилизацией среднего прироста запаса [20].

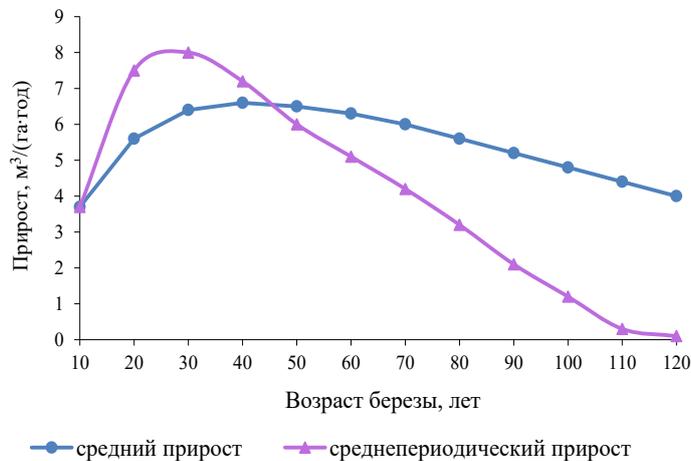


Рис. 6. Динамика среднего и среднепериодического приростов общего запаса стволовой древесины березы 1-го яруса

Fig. 6. The dynamics of average and average periodic increments in the total stem wood stock of birch, layer 1

Анализ дальнейшей динамики прироста показал, что к возрасту 80 лет доля текущего среднепериодического (за 10 лет) изменения запаса достигает 0,5 % (рис. 7). Данное значение принято в качестве показателя окончания стадии зрелости и перехода березняка в стадию старения [20].

В стадии старения завершается процесс роста древостоя, т. е. наступает его естественная спелость. Эта стадия завершается в возрасте 100 лет, когда среднепериодическое изменение запаса переходит в зону отрицательных значений, начинается распад древостоя. Следует отметить, что это же значение возраста отмечается в полных 2-ярусных березово-еловых древостоях с елью последующего возобновления в условиях средней тайги [14].

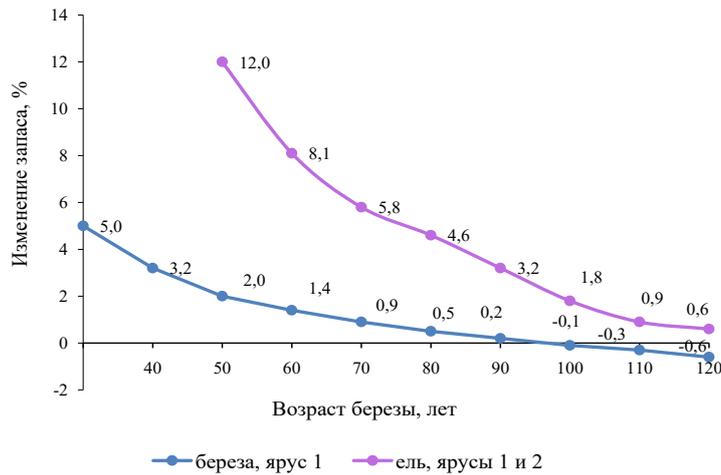


Рис. 7. Изменение текущего среднепериодического запаса стволовой древесины березы и ели

Fig. 7. The change in the current average periodic stock of birch and spruce stemwood

Развитие подпологовой популяции ели существенно отличается от развития этого вида в ельниках, формирующихся без участия мелколиственных пород. Это прежде всего связано с процессами возобновления. Под пологом березняков численность ели увеличивается медленно. Только в 40-летних березняках она достигает более 3 тыс. шт./га. При такой густоте наблюдается смыкание крон и образуется молодняк ели [21]. Это происходит при среднем возрасте ели 30 лет.

Если для ели принять критерии выделения возрастных стадий, рассмотренные для березы, то окажется, что продолжительность стадии молодняк составляет 10 лет и данная стадия завершается при среднем возрасте ели 40 лет и березы – 50 лет. Далее, при среднем возрасте ели 1-го и 2-го ярусов 70 лет в 90-летнем березняке ельник вступает в стадию жердняка, окончание которой характеризуется кульминацией текущего среднепериодического прироста запаса (рис. 8).

После 70 лет ель переходит в стадию возмужания, которая продолжается 20 лет и завершается возрастом количественной спелости при равенстве полных среднего и среднепериодического приростов – средний возраст ели 90 лет, березняка – 120 лет (рис. 8). При этом среднепериодическое изменение запаса древесины у ели, в отличие от березы, остается в области положительных значений.

Используя результаты ранее проведенных исследований по установлению стадий возрастного развития березняков [20] и формирования подпологовой популяции ели, был определен примерный возраст завершения стадий ее развития (табл. 3).

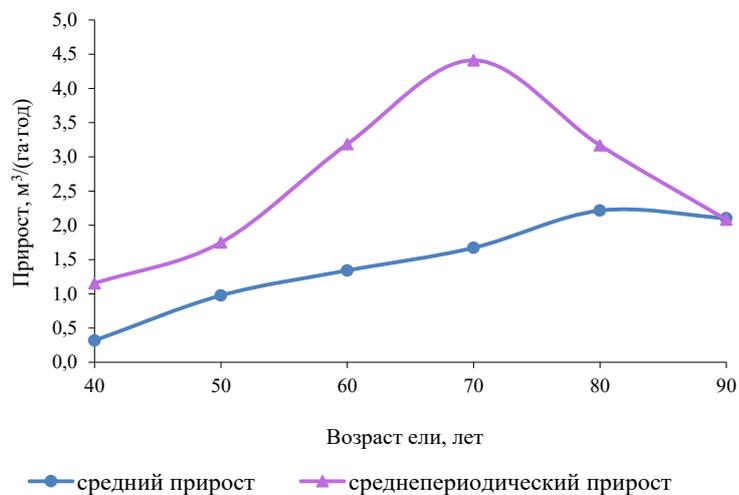


Рис. 8. Динамика среднего и среднепериодического приростов общего запаса стволовой древесины ели 1-го и 2-го ярусов

Fig. 8. The dynamics of the average and average periodic increments in the total stem wood stock of spruce, layers 1 and 2

Таблица 3

Стадии возрастного развития верхнего яруса древостоев березы Ia–I классов бонитета и подпологовой популяции ели в Центральном районе европейской части России

The stages of age development of the upper layer of birch stands of Ia–I quality classes and the subcanopy spruce population in the Central Region of the European part of Russia

Стадия возрастного развития [24]	Основные признаки стадий возрастного развития [20]	Примерный возраст завершения стадий, лет	
		Береза [20]	Подпологовая ель (средний возраст ели / возраст березы)
Возобновление	Появление всходов и подроста. <i>Образование сомкнутого древостоя (молодняка – «чаща»)</i>	10	30/40
Молодняк	Начало естественного интенсивного изреживания и роста древостоя. <i>Текущее среднепериодическое изменение стволового запаса древостоя превышает 5 %</i>	20	40/50
Жердняк	Интенсивный отпад и рост деревьев. <i>Кульминация полного текущего среднепериодического прироста запаса древостоя</i>	30	70/90

Окончание табл. 3

Стадия возраст-ного развития [24]	Основные признаки стадий возрастного развития [20]	Примерный возраст завершения стадий, лет	
		Бе-реза [20]	Подпологовая ель (средний возраст ели / возраст березы)
Возмужание	Завершение интенсивного отпада деревь-ев, снижение текущего прироста запаса, начало семеношения. <i>Возраст количественной спелости древостоя (равенство полного текущего среднепериодического и общего среднего приростов запаса)</i>	50	90/120
Зрелость	Стабилизация среднего прироста запаса древостоя. <i>Текущее среднепериодическое изменение запаса древостоя не меньше 0,5 %, но не больше показателя в возрасте количественной спелости</i>	80	Не установлено
Старение	Завершение роста. <i>Возраст естественной спелости древостоя (текущее среднепериодическое изменение запаса древостоя равно 0 %)</i>	120	Не установлено

Примечание: Курсивом отмечены принятые критерии завершения стадий.

Исследование проведено в березняках возрастом до 120 лет. Под пологом таких березняков средний возраст ели 1-го и 2-го ярусов достигает 90 лет, что соответствует окончанию стадии возмужания (табл. 3). Для установления возрастных границ стадий зрелости и старения необходимо продолжить исследование в березняках возрастом более 120 лет.

В результате выполненных в течение 30 лет работ на ППП была составлена модель формирования березовых древостоев с подпологовой популяцией ели последующего возобновления (табл. 4).

Разработанная модель, в отличие от существующих таблиц хода роста подобных насаждений для условий северной и средней тайги [14], содержит данные о динамике подраста 2 генераций. Согласно модели, суммарный запас древесины 1-го и 2-го ярусов в 120-летнем березняке составляет около 490 м³/га, из которых на долю ели приходится 30 %. Продуктивность березы соответствует I классу бонитета, ели – III, общая полнота древостоя – 1,05, в т. ч. еловой части древостоя – 0,29. Последнее свидетельствует о том, что после распада березняка может сформироваться низкополнотный еловый древостой.

Продолжение табл. 4

Возраст березняка, лет	Ярус	Состав (возраст, лет)	Средние		Общее число деревьев, шт./га	Сумма поперечного сечения стволов, м ² /га	Растущая часть			Отпад			Общая производительность		
			H, м	D, см			Запас, м ³ /га	Прирост, м ³ /га(год)	текущее	текущий	Запас, м ³ /га	Сумма запаса, м ³ /га	Число деревьев, шт./га	Прирост запаса, м ³ /га(год)	средний
60	1-й	82Б (60)	25,6	20,0	787	24,71	282	4,7	3,7	16	94	232	376	6,3	5,3
		180с (60)	26,5	27,2	92	5,34	63	1,1	0,6	7	18	21	81	1,4	1,3
	2-й	53Е (45)	9,2	9,0	751	4,78	26	0,6	1,5	1	1	37	27	0,6	1,6
		37Б (60)	15,2	11,0	299	2,84	21	0,3	-0,1	10	79	157	100	1,7	0,9
	П ₁	92Е (35)	3,0	-	2708	-	-	-	-	-	-	874	-	-	-
		8Е (10)	0,2	-	247	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
70	1-й	82Б (70)	27,1	22,9	621	25,56	308	4,4	2,6	16	110	166	418	6,0	4,2
		180с (70)	27,8	29,9	75	5,26	65	0,9	0,2	9	27	17	92	1,3	1,1
	2-й	68Е (50)	10,3	9,9	1009	7,76	45	0,9	2,0	2	3	69	48	1,0	2,2
		32Б (70)	16,5	12,4	200	2,41	19	0,3	-0,2	10	89	99	108	1,5	0,8
	П ₁	84Е (45)	3,6	-	1702	-	-	-	-	-	-	609	-	-	-
		16Е (10)	0,3	-	319	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-

Продолжение табл. 4

Возраст березняка, лет	Ярус	Состав (воз- раст, лет)	Средние		Общее число деревьев, шт./га	Сумма поперечно- го сечения стволов, м ² /га	Растущая часть		Отпад			Общая производительность			
			H, м	D, см			Запас, м ³ /га	Прирост, м ³ /(га·год) среднее	теку- щее	Запас, м ³ /га	Сумма запаса, м ³ /га	Число деревьев, шт./га	Запас, м ³ /га	Прирост запаса, м ³ /(га·год) средний	теку- щий
80	1-й	83Б (80)	28,2	25,8	496	25,92	324	4,1	1,6	16	126	175	439	5,6	3,2
		16Ос (80)	28,9	32,3	61	5,00	64	0,8	-0,1	10	37	14	101	1,3	0,9
		1Е (75)	26,1	24,8	6	0,29	4	-	-	-	-	-	4	-	-
	2-й	77Е (60)	11,4	11,1	1114	10,77	62	1,0	1,7	6	9	133	71	1,2	2,3
		23Б (80)	17,5	13,8	135	2,02	17	0,2	-0,2	9	98	65	115	1,4	0,7
	90	П ₁	67Е (55)	4,3	-	861	-	-	-	-	-	-	260	-	-
33Е (15)			0,4	-	416	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-
1-й		82Б (90)	29,1	28,6	400	25,68	330	3,7	0,6	15	141	96	471	5,2	2,1
		15Ос (90)	29,8	34,5	50	4,67	61	0,7	-0,2	11	48	11	109	1,2	0,9
2-й	П ₁	3Е (85)	27,3	26,0	17	0,90	12	0,1	0,8	-	-	-	12	0,1	0,8
		82Е (70)	12,5	12,5	1043	12,79	87	1,2	2,5	12	21	198	108	1,5	3,7
	П ₂	18Б (90)	18,5	15,1	90	1,61	14	0,2	-0,3	8	106	44	120	1,3	0,5
		38Е (65)	4,9	-	328	-	-	-	-	-	-	150	-	-	-
		62Е (20)	0,5	-	540	-	-	-	-	-	167	-	-	-	

Продолжение табл. 4

Возраст березняка, лет	Ярус	Состав (возраст, лет)	Средние		Общее число деревьев, шт./га	Сумма поперечного сечения стволов, м ² /га	Растущая часть			Отпад			Общая производительность		
			H, м	D, см			Запас, м ³ /га	Прирост, м ³ (га·год) среднее	текущее	Запас, м ³ /га	Сумма запаса, м ³ /га	Число деревьев, шт./га	Запас, м ³ /га	Прирост запаса, м ³ (га·год) средний	текущий
100	1-й	81Б (100)	29,8	31,5	322	25,08	328	3,3	-0,2	14	155	78	483	4,8	1,2
		140с (100)	30,5	36,5	41	4,29	57	0,6	-0,4	12	60	9	117	1,2	0,8
	2-й	5Е (90)	24,5	24,9	35	1,70	21	0,2	0,9	-	-	-	21	0,2	0,9
		84Е (75)	14,2	14,2	811	12,84	97	1,3	1,0	13	34	161	131	1,7	2,3
	П ₁	16Б (100)	19,3	16,4	60	1,27	11	0,1	-0,3	8	114	31	125	1,3	0,5
		10Е (70)	5,3	-	76	-	-	-	-	-	-	94	-	-	-
П ₂	90Е (25)	0,6	-	695	-	-	-	-	-	-	134	-	-	-	
110	1-й	78Б (110)	30,3	34,3	259	23,92	318	2,9	-1,0	12	167	63	485	4,4	0,2
		9Е (95)	26,5	24,5	59	2,78	36	0,4	1,5	-	-	-	36	0,4	1,5
	2-й	130с (110)	31,1	38,4	33	3,82	52	0,5	-0,5	13	73	8	125	1,1	0,8
		82Е (80)	16,2	16,9	481	10,78	91	1,1	-0,6	12	46	96	137	1,7	0,6
	П ₁	18Б (110)	20,1	17,6	38	0,92	9	0,1	-0,3	7	121	21	130	1,2	0,4
		6Е (75)	5,6	-	58	-	-	-	-	-	-	63	-	-	-
П ₂	94Е (25)	0,6	-	884	-	-	-	-	-	-	167	-	-	-	

Окончание табл. 4

Возраст березняка, лет	Ярус	Состав (возраст, лет)	Средние		Общее число деревьев, шт./га	Сумма поперечного сечения стволов, м ² /га	Растущая часть			Отпад			Общая производительность		
			H, м	D, см			Запас, м ³ /га	Прирост, м ³ /(га·год)	Прирост, м ³ /(га·год)	Запас, м ³ /га	Сумма запаса, м ³ /га	Число деревьев, шт./га	Запас, м ³ /га	Прирост запаса, м ³ /(га·год)	средний
120	1-й	73Б (120)	30,7	37,1	206	22,26	300	2,5	-1,8	18	185	53	485	4,0	0,0
		15Е (100)	27,6	25,8	90	4,70	63	0,6	2,7	-	-	-	63	0,6	2,7
		120с (120)	31,7	40,1	27	3,41	47	0,4	-0,5	14	87	6	134	1,1	0,9
	2-й	84Е (85)	18,4	18,4	300	7,97	75	0,9	-1,6	11	57	59	132	1,6	-0,5
		16Б (120)	20,7	18,9	24	0,67	6	0,1	-0,2	6	123	15	133	1,1	0,4
	П ₁	3Е (80)	5,6	-	33	-	-	-	-	-	-	50	-	-	-
П ₂	97Е (30)	0,7	-	1112	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	

Примечание: П₁, П₂ – подрост соответственно 1-го и 2-го поколений.

Заключение

В результате многолетнего исследования в подзоне южной тайги установлены особенности совместного формирования и роста березы и подпологовой популяции ели. На основании изучения динамики численности деревьев, вертикальной структуры древостоев, запаса растущей части и общего запаса стволовой древесины определены возрастные стадии развития популяции ели. В березняках возрастом до 120 лет для нее выделено 4 возрастные стадии:

возобновление, продолжительность стадии – 40 лет, средний возраст ели – 30 лет;

молодняк, продолжительность стадии – 10 лет, окончание – в возрасте березы 50 лет, средний возраст ели – 40 лет;

жердняк, продолжительность стадии – 30 лет, окончание – в возрасте березы 90 лет, средний возраст ели – 70 лет;

возмужание, продолжительность стадии – 40 лет, окончание – в возрасте березы 120 лет, средний возраст ели – 90 лет.

В целях установления времени наступления и окончания стадий зрелости и старости для подпологовой популяции ели необходимо провести исследования в березняках возрастом более 120 лет.

Составленная модель формирования модальных березняков с подпологовой популяцией ели свидетельствует о том, что на месте березняка после его распада может сформироваться низкополнотный ельник III класса бонитета, с запасом растущей части древостоя менее 150 м³/га.

Результаты исследования применимы при разработке мероприятий для кислочно-черничных березняков в равнинных условиях южнотаежного лесного района.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Абатуров А.В., Меланхолин П.Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмоскowie. Тула: Гриф и К, 2004. 336 с.

Abaturov A.V., Melankholin P.N. *Natural Dynamics of the Forest on Permanent Sample Plots in the Moscow Region*. Tula, Grif and K. Publ., 2004. 336 p. (In Russ.).

2. Белов С.В. Лесоводство. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 352 с.

Belov S.V. *Silviculture*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1983. 352 p.

3. Березовская Ф.С., Карев Г.П., Швиденко А.З. Моделирование динамики древостоев: Эколого-физиологический подход. М.: ВНИИЦлесресурс, 1991. 84 с.

Berezovskaya F.S., Karev G.P., Shvidenko A.Z. *Modeling the Dynamics of Forest Stands: Ecological and Physiological Approach*. Moscow, All-Russian Research Centre Lesresurs, 1991. 84 p. (In Russ.).

4. Бельков В.А. Модель развития елово-широколиственного леса на примере брянского лесного массива // Лесоведение. 2010. № 3. С. 32–41.

Bel'kov V.A. A Development Model for Spruce-Broad-Leaved Forest (the Watershed Part of the Bryansk Forest as an Example). *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2010, no. 3, pp. 32–41. (In Russ.).

5. Брацун Д.А., Колесников А.К., Люшин А.В., Шкараба Е.М. Моделирование пространственно-временной динамики лесного массива // Вестн. Перм. ун-та. Математика. Механика. Информатика. 2009. Вып. 3(29). С. 24–31.

Bratsun D.A., Kolesnikov A.K., Lyushnin A.V., Shkaraba E.M. Modeling the Spatio-temporal Dynamics of a Forest Area. *Vestnik Permskogo universiteta. Matematika. Mekhanika*.

Informatika = Bulletin of Perm University. Mathematics. Mechanics. Computer Science, 2009, iss. 3(29), pp. 24–31. (In Russ.).

6. Грабарник П.Я., Шанин В.Н., Чертов О.Г., Припутина И.В., Быховец С.С., Петропавловский Б.С., Фролов П.В., Зубкова Е.В., Шашков М.П., Фролова Г.Г. Моделирование динамики лесных экосистем как инструмент прогнозирования и управления лесами // Лесоведение. 2019. № 6. С. 488–500.

Grabarnik P.Ya., Shanin V.N., Chertov O.G., Pripulina I.V., Bykhovets S.S., Petro-pavlovskii B.S., Frolov P.V., Zubkova E.V., Shashkov M.P., Frolova G.G. Modeling of Forest Ecosystem Dynamics: an Instrument for Forest Prediction and Management. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2019, no. 6, pp. 488–500. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0024114819030033>

7. Грязькин А.В. Возобновительный потенциал таежных лесов (на примере ельников Северо-Запада России). СПб.: СПбГЛТА, 2001. 185 с.

Gryazkin A.V. *Regeneration Potential of Taiga Forests (by the Example of Spruce Forests of Northwest Russia)*. St. Petersburg, Ministry of Education of the Russian Federation, St. Petersburg State Forestry Engineering Academy, 2001. 185 p. (In Russ.).

8. Дебков Н.М., Грязькин А.В., Ковалев Н.В. Состояние предварительного возобновления под пологом березняков средней тайги в условиях Томской области // Леса России и хоз-во в них. 2015. № 1(52). С. 24–32.

Debkov N.M., Gryazkin A.V., Kovalev N.V. The State of Regeneration under the Canopy of Birch Forests in the Middle Taiga Conditions of Tomsk Region. *Леса России и хоз-во в них* = Forests of Russia and Economy in Them, 2015, no. 1(52), pp. 24–32. (In Russ.).

9. Дерюгин А.А., Глазунов Ю.Б. Функциональные связи морфометрических характеристик деревьев ели подпологовой популяции в березняках южной тайги // Лесохоз. информ. 2021. № 2. С. 20–28.

Deryugin A.A., Glazunov Yu.B. Functional Connections of Morphometric Characteristics of Spruce Trees of the Sub-Canopy Population in Birch Forests of the Southern Taiga. *Лесохозяйственная информация* = Forestry Information, 2021, no. 2, pp. 20–28. (In Russ.). <https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2021.2.02>

10. Зарубина Л.В. Состояние естественного возобновления ели в мелколиственных лесах на севере России // Изв. вузов. Лесн. журн. 2016. № 3. С. 52–65.

Zarubina L.V. Natural Regeneration of Spruce in the Small-Leaved Forests in the North of Russia. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2016, no. 3, pp. 52–65. (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.3.52>

11. Исаев А.С., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М. Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход // Лесоведение. 2005. № 1. С. 3–11.

Isaev A.S., Sukhovol'skii V.G., Khlebopros R.G., Buzykin A.I., Ovchinnikova T.M. Modeling of the Forest-Forming Process: Phenomenology Approach. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2005, no. 1, pp. 3–11. (In Russ.).

12. Колесников Б.П. Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. 1974. № 2. С. 3–20.

Kolesnikov B.P. The Genetic Stage in Forest Typology and its Tasks. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1974, no. 2, pp. 3–20. (In Russ.).

13. Комаров А.С. Пространственные индивидуально-ориентированные модели лесных экосистем // Лесоведение. 2010. № 2. С. 60–68.

Komarov A.S. Spatial Individual-Based Models of Forest Ecosystems. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2010, no. 2, pp. 60–68. (In Russ.).

14. Лесотаксационный справочник для северо-востока европейской части СССР (нормативные материалы для Архангельской, Вологодской областей и Коми АССР) / Арханг. ин-т леса и лесохимии. Архангельск: АИЛиЛХ, 1986. 358 с.

Forest Taxation Reference Book for the Northeast of the European Part of the USSR (Regulatory Materials for the Arkhangelsk and Vologda Regions, as well as the Komi ASSR). Arkhangelsk, Arkhangelsk Forest and Forest Chemistry Institute Publ., 1986. 358 p. (In Russ.).

15. Логофет Д.О. Марковские цепи как модели сукцессии: Новые перспективы классической парадигмы // Лесоведение. 2010. № 2. С. 46–59.

Logofet D.O. Markov Chains as Models of Succession: New Perspectives of the Classical Paradigm. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2010, no. 2, pp. 46–59. (In Russ.).

16. Манько Ю.И. Лесообразовательный процесс и классификация лесной растительности // Лесоведение. 2004. № 5. С. 3–9.

Man'ko Yu.I. Forest Formation Process and Classifications of Forest Vegetation. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2004, no. 5, pp. 3–9. (In Russ.).

17. Мoiseев В.С., Мошкалева А.Г., Нахабцев И.А. Методика составления таблиц хода роста и динамики товарной структуры модальных насаждений. Л.: Ленингр. лесотехн. акад., 1968. 88 с.

Moiseev V.S., Moshkalev A.G., Nakhabtsev I.A. *Methodology for Compiling the Tables of Yield and Commodity Structure of Modal Plantings*. Leningrad, Leningrad Forestry Engineering Academy Publ., 1968. 88 p. (In Russ.).

18. Пегов Л.А. Изучение динамики ценопопуляции березы при помощи имитационной модели // Экология популяций: тез. докл. Всесоюз. совещ., Новосибирск, 4–6 окт. 1988 г. М.: АН СССР, 1988. Ч. 2. С. 225–228.

Pegov L.A. Studying the Dynamics of Birch Coenopopulation Using a Simulation Model. *Ecology of Populations: Abstracts of the Reports of the All-Union Conference* (Novosibirsk, October 4–6, 1988). Moscow, USSR Academy of Sciences Publ., 1988, part. 2, pp. 225–228. (In Russ.).

19. Писаренко А.И. Лесовосстановление. М.: Лесн. пром-сть, 1977. 254 с.

Pisarenko A.I. *Reforestation*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1977. 254 p. (In Russ.).

20. Рубцов М.В., Дерюгин А.А. Восстановительно-возрастная динамика популяции ели под пологом южно-таежных березняков при демутиационном процессе // Продукционный процесс и структура лесных биогеоценозов: теория и эксперимент (Памяти А.И. Уткина). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2009. С. 206–228.

Rubtsov M.V., Deryugin A.A. Recovery-Age Dynamics of the Spruce Population under the Canopy of Southern Taiga Birch Forests during the Demutation Process. *Production Process and Structure of Forest Biogeocenoses: Theory and Experiment (In Memory of A.I. Utkin)*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2009, pp. 206–228. (In Russ.).

21. Рубцов М.В., Рыбакова Н.А. Динамика парцеллярной структуры лесных фитоценозов в процессе восстановления популяции ели в южнотаежных березняках // Лесоведение. 2016. № 5. С. 323–331.

Rubtsov M.V., Rybakova N.A. Dynamics of Parcel Structure of Forest Phytocenoses in Regenerating Spruce Population in Boreal Birch Forests. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2016, no. 5, pp. 323–331. (In Russ.).

22. Рыбакова Н.А., Рубцов М.В. Семеношение ели под пологом южнотаежных березняков // Вестн. МГУЛ – Лесн. вестн. 2014. Т. 18, № 1. С. 73–79.

Rybakova N.A., Rubtsov M.V. Seed Production of Spruce under the Canopy of Birch Forest in South Taiga. *Lesnoy vestnik* = Forestry Bulletin, 2014, vol. 18, no. 1, pp. 73–79. (In Russ.).

23. Саликов Н.Я. К обоснованию модели роста древостоев // Лесоустройство и лесная таксация: сб. науч. тр. М.: ВНИИЛМ, 1981. С. 48–50.

Salikov N.Ya. On the Justification of a Forest Stand Growth Model. *Forest Management and Forest Taxation: Collection of Scientific Papers*. Moscow, All-Russian Research Institute of Forestry and Forestry Mechanization Publ., 1981, pp. 48–50. (In Russ.).

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

Smolonogov E.P. On the Forest Formation Process. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1999, no. 3, pp. 7–12. (In Russ.).

25. Стороженко В.Г., Быков А.В., Бухарева О.А., Петров А.В. Устойчивость лесов. Теория и практика биогеоценотических исследований. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2018. 171 с.

Storozhenko V.G., Bykov A.V., Bukhareva O.A., Petrov A.V. *Forest Sustainability. Theory and Practice of Biogeocenotic Research*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2018. 171 p. (In Russ.).

26. Татарников Д.В. Текущее возобновление ели в производных южнотаежных фитоценозах в ходе демулационных сукцессий // Хвойные бореал. зоны. 2019. Т. XXXVII, № 6. С. 432–442.

Tatarnikov D.V. Spruce Recruitment in Some Secondary Forests of Southern Taiga at Different Stages of Their Age-Related Dynamic. *Khvoynye boreal'noi zony = Conifers of the Boreal Area*, 2019, vol. XXXVII, no. 6, pp. 432–442. (In Russ.).

27. Теринов Н.Н., Андреева Е.М., Залесов С.В., Луганский Н.А., Магасумова А.Г. Восстановление еловых лесов: теория, отечественный опыт и методы решения // Изв. вузов. Лесн. журн. 2020. № 3. С. 9–23.

Terinov N.N., Andreeva E.M., Zalesov S.V., Luganskiy N.A., Magasumova A.G. Restoration of Spruce Forests: Theory, National Practice and Problem Solving. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2020, no. 3, pp. 9–23. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2020-3-9-23>

28. Уткин А.И. «Лесообразовательный процесс» – концепция российского лесоведения // Лесоведение. 1999. № 3. С. 13–24.

Utkin A.I. “Forest Formation Process” – the Concept of Russian Forest Science. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*, 1999, no. 3, pp. 13–24. (In Russ.).

29. Hasenauer H. Concepts Within Tree Growth Modeling. *Sustainable Forest Management*, 2006, Springer, chapt. 1, pp. 3–17. https://doi.org/10.1007/3-540-31304-4_1

30. Kubota Y. Spatial Dynamics of Regeneration in a Conifer/Broad-Leaved Forest in Northern Japan. *Journal of Vegetation Science*, 2000, vol. 11, iss. 5, pp. 633–640. <https://doi.org/10.2307/3236570>

31. Laiho O., Pukkala T., Lähde E. Height Increment of Understorey Norway Spruces under Different Tree Canopies. *Forest Ecosystems*, 2014, vol. 1, art. no. 4. <https://doi.org/10.1186/2197-5620-1-4>

32. Lundqvist L., Nilson K. Regeneration Dynamics in an Uneven-Aged Virgin Norway Spruce Forest in Northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2007, vol. 22, iss. 4, pp. 304–309. <https://doi.org/10.1080/02827580701479717>

33. Monserung R.A. Evaluating Forest Models in a Sustainable Forest Management Context. *Forest Biometry, Modelling and Information Sciences*, 2003, vol. 1, pp. 35–47.

34. Peng C., Wen X. Forest Simulation Models. *Computer Applications in Sustainable Forest Management*, 2006, vol. 11, chapt. 6, pp. 101–125. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4387-1_6

35. Porté A., Bartelink H.H. Modeling Mixed Forest Growth: A Review of Models for Forest Management. *Ecological Modeling*, 2002, vol. 150, iss. 1–2, pp. 141–188. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00476-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00476-8)

36. Pretzsch H., Block J., Dieler J., Dong P.H., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zingg A. Comparison between the Productivity of Pure and Mixed Stands of Norway Spruce and European Beech along an Ecological Gradient. *Annals of Forest Science*, 2010, vol. 67, art. no. 712. <https://doi.org/10.1051/forest/2010037>

37. Pukkala T., Lähde E., Laiho O. Species Interactions in the Dynamics of Even- and Uneven-Aged Boreal Forests. *Journal of Sustainable Forestry*, 2013, vol. 32, iss. 4, pp. 371–403. <https://doi.org/10.1080/10549811.2013.770766>

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest

Вклад авторов: Все авторы в равной доле участвовали в написании статьи
Authors' Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article