

Научная статья
УДК 630*187
DOI: 10.37482/0536-1036-2022-4-52-69

Особенности динамики лишайниковых сосняков в условиях подтопления Рыбинским водохранилищем

А.К. Мухин, науч. соавт.; ResearcherID: [G-8006-2019](https://orcid.org/0000-0002-5269-1566).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5269-1566>

Дарвинский государственный природный биосферный заповедник, д. 44, дер. Борок, Череповецкий р-н, Вологодская обл., Россия, 162723; akm.ru@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.10.20 / Одобрена после рецензирования 16.01.21 / Принята к печати 18.01.21

Аннотация. Приведены результаты изучения многолетней динамики лесов Дарвинского государственного природного биосферного заповедника, оказавшихся вследствие создания Рыбинского водохранилища в измененных условиях природной среды. Многолетнее воздействие водохранилища существенно изменило экологию прибрежных территорий, что обусловило необходимость изучения состояния прибрежных лесов. Объектом исследования стал лишайниковый сосняк, произрастающий в зоне прямого влияния Рыбинского водохранилища. Для изучения направления и скорости процессов роста и развития древостоя на пробных площадях проводилось его геоботаническое описание, определялись таксационные характеристики. Основное внимание уделялось динамике живого напочвенного покрова как индикатора почвенно-гидрологических условий, состояния древостоя, подроста и подлеска. Установлена связь процессов роста и развития подтопляемых древостоев с климатическими особенностями периодов роста, особенностями рельефа и уровнем режимом водохранилища. Согласно расчету эффекта влияния подтопления, характеризующего импульсы отклонения показателей продуктивности древостоя сосны, в условиях выраженного мезорельефа и глубокого залегания грунтовых вод в маловодный период эффект был отрицательным, а в многоводный период – положительным. На склонах междунных понижений с неглубоким залеганием грунтовых вод данное значение оказалось положительным для обоих периодов. Сравнительный анализ абсолютных приростов в подтопляемых и эталонных древостоях выявил существенные различия характера этих изменений. В условиях подтопления средний прирост имеет тенденцию к увеличению, что не свойственно для естественных древостоев в спелом возрасте. Резкие пики подъема текущего прироста соответствуют периоду с наиболее выраженным влиянием подтопления. Значительная подвижность и изменчивость напочвенного покрова свидетельствуют о динамизме изучаемого древостоя: процессы саморегуляции в нем настолько нарушены влиянием водохранилища, что даже сформировавшийся тип леса не в состоянии сохраниться. С позиций динамической типологии И.С. Мелехова изучаемый тип леса в условиях подтопления необходимо рассматривать как тип-этап на пути ускоренного формирования нового типа – сосняка зеленомошного. Полученные выводы, подтверждающие положения динамической типологии, важны как для лесной науки и практики ведения лесного хозяйства, так и для проведения мониторинговых исследований в заповеднике.

Ключевые слова: лишайниковые сосняки, Рыбинское водохранилище, влияние водохранилища на древостой, эффект влияния подтопления, динамическая типология леса



Для цитирования: Мухин А.К. Особенности динамики лишайниковых сосняков в условиях подтопления Рыбинским водохранилищем // Изв. вузов. Лесн. журн. 2022. № 4. С. 52–69. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-4-52-69>

Original article

Features of the Dynamics of Lichen Pine Forests under Flooding by the Rybinsk Reservoir

Andrej K. Mukhin, Research Scientist; ResearcherID: [G-8006-2019](https://orcid.org/0000-0002-5269-1566),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5269-1566>

Darwin Nature Reserve, 44, der. Borok, Cherepovets District, Vologda Region, 162723, Russian Federation; akm.ru@yandex.ru

Received on October 7, 2020 / Approved after reviewing on January 16, 2021 / Accepted on January 18, 2021

Abstract. The article presents the results of studying the long-term dynamics of the Darwin Nature Reserve's forests, which turned out in altered environmental conditions due to the creation of the Rybinsk Reservoir. Multi-year reservoir influence has significantly changed the environment of coastal areas, which resulted in necessity of studying the coastal forests state. The lichen pine forest growing in the zone of direct influence of the Rybinsk Reservoir became an object of study. A geobotanical description was carried out and inventory characteristics of the woodland were determined in order to study the direction and speed of growth and development processes at the trial areas. The main focus was on the dynamics of the living ground cover as an indicator of soil and hydrological conditions and the state of the stand, undergrowth, and understory. The connection of growth and development processes of flooded stands with climatic features of growth periods, relief features and level regime of the reservoir was found. The calculation of the effect of flooding, which characterizes the impulses of deviation of the pine stand productivity indicators, showed that in the conditions of well-defined mesorelief and deep groundwater occurrence in the low-water period, the effect was negative, and in the high-water period – positive. This value was positive for both periods on the slopes of shallow subsurface depressions. A comparative analysis of absolute increments in flooded and reference stands revealed significant differences in the nature of these changes. The average growth tends to increase under flooding, which is not typical for natural stands in ripe age. Sharp peaks of current increment rise correspond to the period with the most well-defined influence of flooding. Significant mobility and variability of the ground cover indicate the dynamism of the studied type of forest, the processes of self-regulation in lichen pine trees are so disturbed by the reservoir influence that even the formed forest type is not able to survive. From the perspective of I.S. Melekhov's dynamic typology, the studied forest type under flooding should be considered as a type-stage on the way to the accelerated formation of a new type – green-moss pine forest. The findings confirming the provisions of the dynamic typology are important both for forest science and forestry practice, and for monitoring studies in the reserve.

Keywords: lichen pine forests, Rybinsk Reservoir, reservoir impact on stands, flooding effect, dynamic forest typology

For citation: Mukhin A.K. Features of the Dynamics of Lichen Pine Forests under Flooding by the Rybinsk Reservoir. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2022, no. 4, pp. 52–69. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-4-52-69>



Введение

Дарвинский заповедник расположен в северо-западной части Рыбинского водохранилища на пологом низменном водораздельном полуострове, представляющем собой сохранившуюся от затопления юго-восточную часть Молого-Шекснинской низменности.

Растительность изучаемого района характеризуется преобладанием сфагновых болот и заболоченных лесов (более 80 % территории). Суходольные леса, в основном зеленомошные типы сосняков, приурочены к наиболее дренированным территориям: прибрежным участкам водохранилища и песчаным гривам среди болот. На сухих возвышенных дюнах произрастают лишайниковые типы сосновых лесов и, хотя таких лесов на территории заповедника немного (менее 1 % покрытой лесом площади), результаты проводимых в них многолетних исследований интересны для лесной науки и практики лесного хозяйства, поскольку происходящие в этих лесах процессы специфичны и несвойственны для естественных лесов.

Сооружение в 40-х гг. прошлого столетия Рыбинского водохранилища существенно изменило гидрологический режим почв прибрежных территорий. Уровненный режим водохранилища, а именно достижение нормального подпорного уровня 102,0 м (абс.) и близкой к нему отметки, а также продолжительное сохранение высокого уровня стали начальным и основным звеном в цепи причинно-следственных связей, обуславливающих изменение прибрежных лесных экосистем. Лишайниковые типы сосновых лесов оказались в зоне прямого влияния водохранилища, признаком которой является совпадение фаз колебаний уровня водохранилища (УВ) и уровня грунтовых вод (УГВ) [2].

Изменение под влиянием подтопления, вызванного воздействием водохранилища, режима увлажнения почв прибрежных территорий послужило причиной изменений всех компонентов, составляющих тип леса. Согласно положениям динамической типологии, если компоненты леса существенно не изменяются, говорят об этапах формирования прежнего типа; если существенно изменяются разные компоненты – об этапах формирования нового типа леса. По скорости происходящих смен выделяют этапы ускоренного и замедленного формирования типа леса [4].

Проводимые ранее исследования динамики лишайниковых типов сосновых лесов характеризовали их изменение за 40 лет влияния водохранилища [5–7].

Результаты настоящих исследований, охватывающих 70-летний период, дополняют и подтверждают сделанные ранее выводы о динамичности и значительной скорости процессов в изучаемых типах леса, имеют большое значение для прогнозирования последствий антропогенных воздействий и моделирования климатических изменений, способствуют реализации стратегии устойчивого лесопользования [13–16, 18].

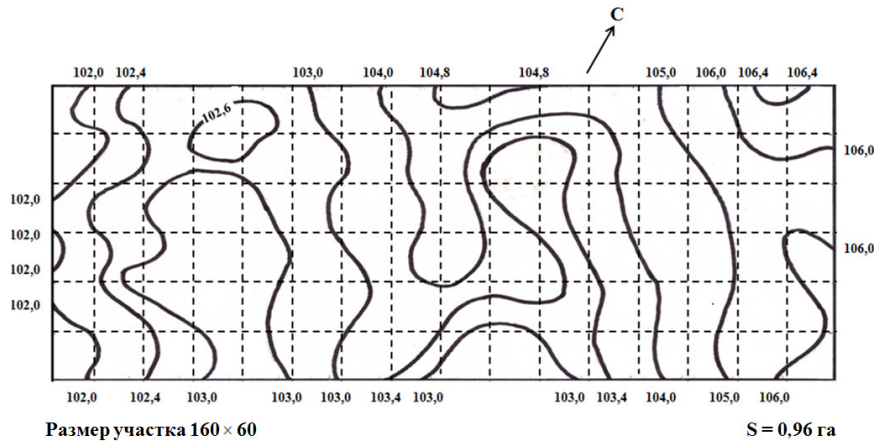
Цель исследования – выявить скорость и направление процессов роста и развития сосновых лесов лишайниковых типов в условиях природной среды, измененной вследствие подтоплений Рыбинским водохранилищем.

Объекты и методы исследования

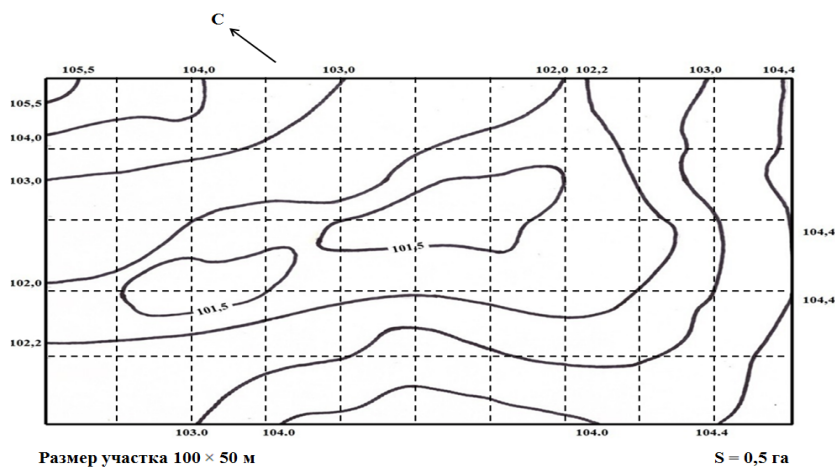
Объектом настоящего исследования стал лишайниковый тип соснового леса (*Pinetum cladinoso*). Он представлен 2 постоянными пробными площадями

(ППП), заложенными в 1947 г. на омываемом водами водохранилища о. Силон, расположенном на юго-западной границе заповедника – древней дюне эолового происхождения площадью около 30 га.

ППП 20 размером 1,0 га занимает участок с хорошо выраженным мезорельефом: дюнные всхолмления сменяются плавными понижениями по мере приближения к водохранилищу. На рис. 1, *а* представлен план рельефа участка ППП. Перепад высот – 4,4 м (102,0...106,4 м (абс.)). Такой рельеф является типичным для лишайниковых типов сосняков.



а



б

Рис. 1. План в горизонталях рельефа участков: *а* – ППП 20; *б* – ППП 24 (цифрами показаны отметки горизонталей)

Fig. 1. Plan in contours of the sections: *а* – permanent trial area ППП 20; *б* – permanent trial area ППП 24. The contours are shown in figures

ППП 24 размером 0,5 га располагается в межхолмовой «котловине». На рис. 1, *б* приведен план рельефа участка этой ППП. Перепад высот – 4,0 м (101,5...105,5 м (абс.)). Дно котловины в пределах высотных отметок 101,5...101,8 м (абс.) – около 15 % площади пробы – при высоком уровне водохранилища заполняется инфильтрационными водами и превращается во временно

затопляемый участок. Древостой здесь отсутствует вследствие усыхания, а травяно-кустарничковый ярус представлен вейником наземным (*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth.) и канареечником тростниковым (*Phalaris arundinacea* L.), что характеризует данный участок ППП именно как зону временного затопления, а не как лишайниковый сосняк. Однако по склонам котловины древесный ярус развивается нормально.

В изучаемых типах сосновых лесов выделены 2 почвенные разности [10]. На возвышенных участках почвы слабоподзолистые песчаные, бедные питательными веществами, слабокислые (рН 5...6). Пологие склоны котловины занимают погребенные слабоподзолистые почвы. В отличие от слабоподзолистых в этих почвах прослеживается перегнойно-аккумулятивный горизонт мощностью до 10 см. Его появление связано с использованием таких земель в прошлом под сельское хозяйство. Хорошо выражен иллювиально-метаморфический горизонт с пятнами красно-коричневого цвета – новообразованиями железа. По гранулометрическому составу перечисленные почвы относятся к песчаным. Преобладающей фракцией является мелкий песок с частицами 0,25...0,05 мм (более 80 %), на 2-м месте средний песок (1,0...0,25 мм). В погребенных слабоподзолистых почвах наибольшее количество среднего песка находится в наносном слое (более 10 %). Иллювиально-метаморфический горизонт по сравнению с другими горизонтами более обогащен иловатыми частицами (около 1 %).

С целью изучения особенностей гидрологического режима почв в условиях выраженного мезорельефа в период исследований ежедекадно проводилось измерение глубины залегания грунтовых вод в 3 скважинах гидрологического профиля, проходящего через ППП 24.

С 1947 по 2018 г. на обеих ППП осуществлялись сплошные перечеты древостоя с интервалом 10–15 лет. В соответствии с общепринятой методикой [1] рассчитывались таксационные показатели древостоев: состав; возраст (A , лет); класс бонитета; средняя высота (h , м); средний диаметр (D , см); число стволов (N , шт./га); сумма площадей сечений (G , м²/га); запас (M , м³/га); отпад (Ω , м³/га); средний прирост (Δ , м³/га); наличный текущий прирост ($Z_{\text{нал}}$, м³/га) и средний текущий отпад ($\Omega_{\text{сп}}$, м³/га). Полученные фактические показатели, характеризующие конкретные древостои, приводились к стандартной полноте (1,0) и сравнивались с аналогичными показателями из таблиц хода роста (далее – ТХР) [9] для соответствующих возраста и класса бонитета.

Оценка роли водохранилища в изменении фактических таксационных показателей древостоя выполнялась расчетом комплекса факторов, связанных с влиянием водохранилища, – или эффекта влияния подтопления [7].

Нижние ярусы фитоценоза описаны в соответствии с общепринятыми методиками [12]. В ходе изучения травяно-кустарничкового яруса и лишайниково-мохового покрова определяли видовой состав, обилие видов по шкале Друде, проективное покрытие фоновыми видами.

Результаты исследования и их обсуждение

Гидрологический режим почв в условиях выраженного мезорельефа зависит от высотной отметки и уровня режима водохранилища. На всхолмлениях грунтовые воды даже в многоводные годы не поднимаются к поверхности

ближе 3,0 м, на пониженных участках (в межхолмовых котловинах) наблюдается подтопление инфильтрационными водами из водохранилища. Близость к водоему определяет режим колебания УГВ на всем острове.

Для характеристики особенностей гидрологического режима почв нами проведен анализ связи УГВ с УВ и количеством осадков (H) по данным замеров глубины залегания грунтовых вод в 3 гидрологических скважинах: скважина № 23 – дно межхолмовой котловины, скважина № 24 – вершина холма, скважина № 27 – пологий склон к водохранилищу.

Анализ проводился по 2 годам, которые различаются гидрологическими и метеорологическими характеристиками: по 2014 г. – засушливому (за вегетационный период выпало 301 мм осадков, средний за тот же период УВ составил 100,8 м (абс.)); по 2017 г. – влажному ($H = 414$ мм, $УВ_{ср} = 101,8$ м (абс.)).

Анализируя динамику грунтовых вод в лишайниковом сосняке (рис. 2) отмечаем, что в засушливый год водохранилище не оказывает существенного влияния на УГВ. На всхолмлениях грунтовые воды в течение вегетационного периода не поднимаются ближе 4,3 м к поверхности почвы, на дне котловины – ближе 1,0 м, на склоне к водоему – ближе 1,1 м. Вероятно, схожий с этим режим грунтовых вод был здесь и до создания водохранилища.

Другая ситуация наблюдается в многоводные годы. Водохранилище заливает пологие берега, вследствие подпора и инфильтрации на высоких участках поднимается УГВ, а в котловинах на поверхности выступает вода. В годы с низким УВ высокая водопроницаемость и малая влагоемкость почв создают ксерофитные условия местообитания. Подъем УГВ вследствие фильтрации из водохранилища оказывает положительное влияние на снабжение корневой системы растений влагой и минеральными веществами.

Для оценки динамики древесного яруса сосняка лишайникового охарактеризуем изменение основных таксационных показателей древостоя за 70-летний период.

По данным 1-го описания, выполненного в 1947 г., сосновые древостои на обеих ППП были средневозрастные ($A_{ср} = 56$ лет), чистые по составу (10С), характеризовались низкими полнотой (0,24...0,36) и бонитетом (III,3...III,9). Число стволов составляло 386...436 шт./га, запас – 53...82 м³/га. Средние размеры деревьев по диаметру были 16,3...17,2 см, по высоте – 12,8...13,7 м. Отмечены единичные старовозрастные (140...160 лет) сосны диаметром 44...48 см, образующие невыраженное поколение [17].

С 1947 по 2018 г. выполнено 7 перерасчетов древостоя, его средние таксационные показатели за это время приведены в табл. 1.

Анализируя динамику таксационных показателей древостоев, необходимо отметить изменение их возрастной структуры. Так, в первые 3 десятилетия (1947–1981 гг.) сформировались черты 2-го яруса, составленного молодым поколением сосны II...III классов возраста, в основном тонкомером диаметром 8...10 см на высоте груди.

Ход роста основного яруса соснового древостоя обеих ППП за этот же период характеризовался незначительным апикальным приростом и связанным с ним снижением бонитета на 0,6...0,7 класса. В последующий период (1981–2018 гг.) в возрасте спелости (90–120 лет) темпы роста древостоев в высоту увеличились, что привело к повышению бонитета до III,3 на ППП 20 и до III,8 на ППП 24.

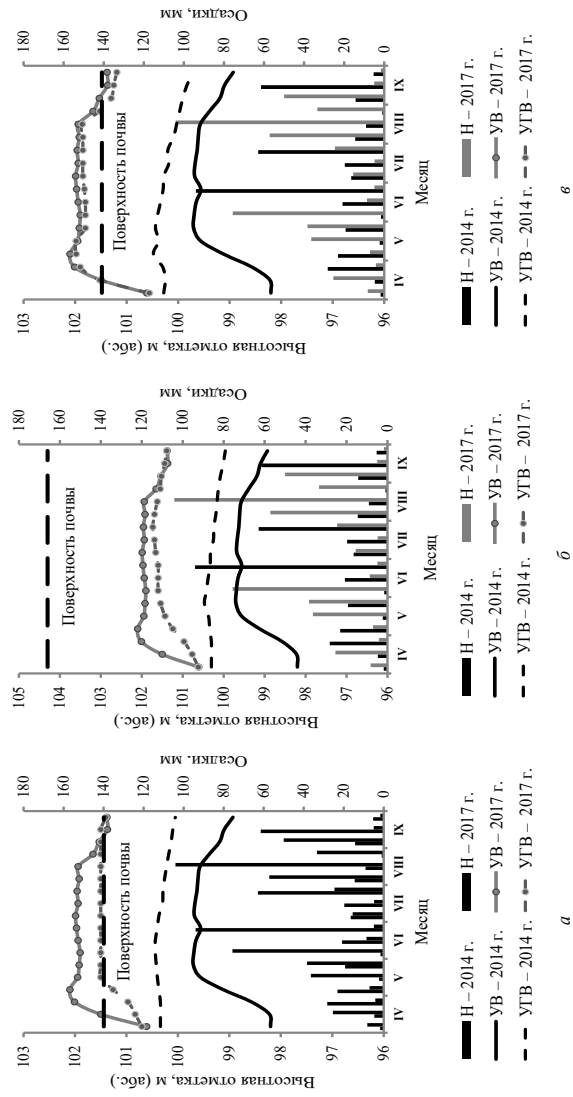


Рис. 2. Связь УГВ с УВ и количеством осадков в лишайниковом сосняке: *a* – скважина № 23; *б* – скважина № 24; *в* – скважина № 27

Fig. 2. Correlation between groundwater level (УГВ) and reservoir level (УВ), amount of precipitation (Н) in lichen pine forest: *a* – well No. 23; *б* – well No. 24; *в* – well No. 27

Таблица 1

Динамика таксационных показателей древостоев на ППП 20 и 24
Dynamics of inventory indicators of forest stands at the permanent trial areas ППП 20 and ППП 24

| Показатель | Год перечета | | | | | | | | | | | | |
|-------------------|---------------|-----------------|------------------------|------------------------|------------------------|----------------------------------|----------------------------------|--|--|--|--|--|--|
| | 1947 | 1959 | 1971 | 1981 | 1991 | 2001 | 2018 | | | | | | |
| Состав (А): | | | | | | | | | | | | | |
| 1-й ярус | 10С (56) | 10С (68) | 10С (80) | 10С (90) | 10С (100) | 10С (110) | 10С (127) | | | | | | |
| 2-й ярус | – | 10С (35) / – | 10С (40) / 10С (35) | 10С (50) / 10С (45) | 10С (60) / 10С (50) | 10С (70) / 10С (60) ед.Б (40) | 10С (85) / 10С (75) ед.Б (55) | | | | | | |
| <i>D:</i> | | | | | | | | | | | | | |
| сосны 1-го яруса | 17,2 / 16,3 | 19,3 / 19,4 | 21,8 / 21,5 | 23,2 / 23,0 | 25,2 / 25,3 | 27,0 / 26,8 | 30,4 / 30,1 | | | | | | |
| сосны 2-го яруса | – | 9,1 / – | 10,5 / 9,8 | 12,1 / 10,8 | 13,7 / 11,0 | 15,4 / 12,8 | 18,4 / 14,7 | | | | | | |
| березы 2-го яруса | – | – | – | – | – | – / 10,7 | – / 11,6 | | | | | | |
| <i>h:</i> | | | | | | | | | | | | | |
| сосны 1-го яруса | 13,7 / 12,8 | 14,5 / 13,8 | 15,0 / 14,5 | 16,1 / 15,3 | 19,6 / 17,7 | 20,5 / 18,2 | 21,9 / 20,0 | | | | | | |
| сосны 2-го яруса | – | 8,9 / – | 10,1 / 8,3 | 10,8 / 9,5 | 14,3 / 10,2 | 15,2 / 13,3 | 17,5 / 14,9 | | | | | | |
| березы 2-го яруса | – | – | – | – | – | – / 11,8 | – / 13,5 | | | | | | |
| <i>N</i> | 436 / 386 | 530 / 360 | 660 / 378 | 626 / 396 | 679 / 502 | 677 / 506 | 594 / 510 | | | | | | |
| В том числе: | | | | | | | | | | | | | |
| сосны 1-го яруса | 436 / 386 | 426 / 360 | 397 / 290 | 377 / 260 | 359 / 258 | 346 / 238 | 311 / 226 | | | | | | |
| сосны 2-го яруса | – | 104 / – | 263 / 88 | 249 / 136 | 320 / 244 | 331 / 248 | 283 / 258 | | | | | | |
| березы 2-го яруса | – | – | – | – | – | – / 20 | – / 26 | | | | | | |
| Класс бонитета | III,3 / III,6 | III,7 / III,9 | IV,0 / IV,1 | IV,0 / IV,2 | III,4 / III,9 | III,3 / III,9 | III,3 / III,8 | | | | | | |

Окончание табл. 1

| Показатель | Год перечета | | | | | | | | | | | |
|------------------|--------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--|--|--|--|--|
| | 1947 | 1959 | 1971 | 1981 | 1991 | 2001 | 2018 | | | | | |
| Полнога: | | | | | | | | | | | | |
| 1-й ярус | 0,36 / 0,24 | 0,41 / 0,33 | 0,48 / 0,33 | 0,52 / 0,38 | 0,56 / 0,42 | 0,62 / 0,44 | 0,68 / 0,47 | | | | | |
| 2-й ярус | – | 0,03 / – | 0,09 / 0,03 | 0,10 / 0,04 | 0,15 / 0,08 | 0,20 / 0,11 | 0,23 / 0,16 | | | | | |
| G: | | | | | | | | | | | | |
| 1-й ярус | 11,0 / 7,3 | 12,8 / 10,2 | 15,2 / 10,5 | 16,9 / 11,8 | 19,1 / 13,6 | 21,7 / 14,2 | 24,1 / 16,2 | | | | | |
| 2-й ярус | – | 0,7 / – | 2,3 / 0,7 | 2,8 / 1,1 | 4,7 / 2,3 | 6,2 / 3,4 | 7,6 / 4,8 | | | | | |
| M | 82 / 53 | 103 / 82 | 133 / 91 | 154 / 105 | 218 / 127 | 262 / 141 | 306 / 196 | | | | | |
| В том числе: | | | | | | | | | | | | |
| 1-й ярус | 82 / 53 | 99 / 82 | 120 / 87 | 137 / 99 | 186 / 113 | 217 / 119 | 252 / 162 | | | | | |
| 2-й ярус | – | 4 / – | 13 / 4 | 17 / 6 | 32 / 14 | 45 / 22 | 54 / 34 | | | | | |
| Ω | – / 1 | 1 / 21 | 8 / 29 | 13 / 31 | 22 / 32 | 30 / 37 | 49 / 59 | | | | | |
| В том числе: | | | | | | | | | | | | |
| 1-й ярус | – / 1 | 1 / 21 | 8 / 29 | 10 / 31 | 18 / 32 | 23 / 36 | 35 / 57 | | | | | |
| 2-й ярус | – | – | – | 3 / – | 4 / – | 7 / 1 | 14 / 2 | | | | | |
| Δ | 1,5 / 0,9 | 1,5 / 1,2 | 1,7 / 1,1 | 1,7 / 1,2 | 2,2 / 1,3 | 2,4 / 1,3 | 2,4 / 1,5 | | | | | |
| Z _{вал} | – | 1,8 / 2,4 | 2,5 / 0,8 | 2,1 / 1,4 | 6,4 / 2,2 | 4,4 / 1,4 | 2,6 / 3,2 | | | | | |

Примечание: В числителе – ППП 20; в знаменателе – ППП 24.

За 70 лет численность деревьев основного яруса снизилась за счет отпада с 436 до 311 шт./га на ППП 20 и с 386 до 226 шт./га на ППП 24, 2-й ярус пополнился молодым поколением сосны до 283 шт./га на ППП 20 и до 284 шт./га на ППП 24.

Второй ярус древостоев обеих пробных ППП на протяжении периода исследований в приспевающем возрасте (60...80 лет) становился более выраженным, увеличивались его средние размеры. Молодое поколение сосны отличается интенсивным приростом в высоту и со временем может выйти в верхний ярус древостоя, что свидетельствует о тенденции повышения бонитета.

Необходимо отметить, что на ППП 24 в 1-е десятилетие после сооружения водохранилища произошло усыхание деревьев сосны, занимавших затопляемую часть котловины. Поэтому таксационные показатели, приведенные в табл. 1, характеризуют в основном ход роста древостоя на склоновой части исследуемого участка.

Запасы древостоев за 70-летний период увеличились, с учетом отпада, на 224 м³/га (ППП 20) и на 143 м³/га (ППП 24). Однако удельный вес в накоплении общего запаса 2-м поколением сосны на обеих ППП был незначителен и составлял от 4 до 18 %. Среднегодовой отпад по запасу древесины на обеих ППП – 0,7...0,8 м³/га.

Можно говорить о формировании на исследуемых участках разновозрастных древостоев [11] с основным выраженным поколением сосны в верхнем ярусе – более 80 % в общем запасе.

В табл. 2 приведен показатель эффекта влияния подтопления – характеристика импульсов отклонения таксационных показателей древостоев ППП основных выделенных поколений сосны (в относительном выражении) от линии регрессии, отражающей изменение аналогичных показателей для древостоев в естественных условиях (из ТХР). Импульсы отклонения рассчитаны для 3 периодов: I – 1947–1981 гг., II – 1981–2018 гг., III – 1947–2018 гг. Периоды отличаются климатическими условиями. Так, I период является наиболее сухим с низким УВ, а II – влажным с высоким УВ. Расчет эффекта подтопления за I период был показан в ранее опубликованной работе [7]. Нами рассчитаны аналогичные показатели для II и III периодов.

Анализируя показатели продуктивности древостоя сосны, отмечаем, что на ППП 20 в сухой период импульс изменения запаса и текущего наличного прироста был отрицательным, однако во влажный период эффект подтопления оказался положительным и значительным для данных показателей. Суммарный эффект многолетнего влияния фактора подтопления на динамику запаса отрицателен, текущего наличного прироста – положителен. Во все рассмотренные периоды отпад в изучаемом древостое менее выражен, чем в неподтопляемом (из ТХР).

На ППП 24 в сухой период наблюдался очень сильный положительный импульс от подтопления, во влажный период эффект снижался, но оставался положительным. Выявлен отрицательный суммарный эффект на изменение запаса и положительный – на изменение текущего наличного прироста. Импульс отпада во все периоды положителен, т. е. отпад на подтопляемой территории более выражен, чем в эталонном древостое (из ТХР).

Таблица 2

Показатель эффекта влияния фактора подтопления, %
Indicator of the influence effect of the flooding factor, %

| Таксационный показатель | ППП 20 | | | ППП 24 | | |
|-------------------------|--------|------|-----|--------|------|-----|
| | I | II | III | I | II | III |
| h | -57 | +134 | -7 | -9 | +103 | -12 |
| D | -52 | +40 | -17 | 0 | +35 | -12 |
| N | -58 | +23 | +14 | -3 | -15 | +3 |
| M | -57 | +171 | -12 | +800 | +120 | -20 |
| Δ | +28 | -31 | +34 | -29 | -80 | +11 |
| $Z_{\text{нал}}$ | -46 | +263 | +43 | +800 | +188 | +21 |
| $\Omega_{\text{ср}}$ | -65 | -10 | -46 | +67 | +10 | +23 |

Примечание: I–III – периоды. Показатели эффекта подтопления для I периода приведены в соответствии с [7].

В подтверждение сделанных ранее выводов [3], такую специфическую реакцию изучаемых древостоев на влияние подтопления в связи с особенностями рельефа занимаемых ими участков, можно объяснить следующим образом.

Древостой лишайникового сосняка, растущего в условиях выраженного мезорельефа (ППП 20) и глубокого залегания грунтовых вод, в сухие годы при низком УВ испытывает недостаток почвенной влаги. Значительная часть энергии роста расходуется на развитие корневой системы. В следующий за сухим влажный период корневая система обеспечивает усиленное питание деревьев, происходит значительный прирост наземной массы.

На склоновой части участка междюнного понижения (ППП 24), с отметкой не выше 1,0 м над нормальным подпорным уровнем, грунтовые воды залегают неглубоко. В сухой период корневая система обеспечивает хороший прирост наземной части древостоя, однако во влажный период страдает от сильного подтопления. Вероятно, отмирание корней в данных условиях снижает обеспечение почвенным питанием, что негативно отражается на приросте.

Проследим за изменением абсолютных среднего и текущего приростов подтопляемого древостоя в сравнении с эталонным из ТХР. Данный метод позволяет оценить влияние внешних факторов на процессы в древостоях [8].

В табл. 3 приведены значения прироста древостоя основного поколения сосны на ППП 20, условия произрастания которого наиболее характерны для разных лет жизни лишайникового типа леса и леса по ТХР.

Анализируя графики динамики среднего и текущего приростов древостоев на ППП 20 и по ТХР (рис. 3), отмечаем существенные различия характера изменения показателей. В условиях подтопления средний прирост имеет тенденцию к увеличению, что не свойственно естественным древостоям спелого возраста. Еще необычнее изменяется наличный текущий прирост древостоя на ППП 20. Так, его резкий подъем соответствует периоду, когда влияние подтопления было наиболее выраженным.

Возобновление в 1947 г. на обеих ППП было представлено подростом сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) разной высоты (0,5...3,5 м) и хорошего состояния. Он рос куртинами по «окнам», его численность составляла 4,0 тыс. шт./га.

Таблица 3

Прирост древостоя сосны в лишайниковом типе леса
Pine stand increment in lichen forest type

| Показатель | 1947 | 1959 | 1971 | 1981 | 1991 | 2001 | 2018 |
|------------------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>A</i> | 56 | 68 | 80 | 90 | 100 | 110 | 127 |
| <i>ППП</i> | | | | | | | |
| $Z_{\text{нал}}$ | – | 1,4 | 1,8 | 1,7 | 4,9 | 3,1 | 2,1 |
| Δ | 1,5 | 1,5 | 1,5 | 1,5 | 1,9 | 2,0 | 2,1 |
| <i>ТХР</i> | | | | | | | |
| $Z_{\text{нал}}$ | 2,9 | 2,5 | 2,0 | 1,7 | 1,1 | 1,1 | 0,5 |
| Δ | 2,5 | 2,5 | 2,4 | 2,3 | 2,2 | 2,1 | 2,0 |

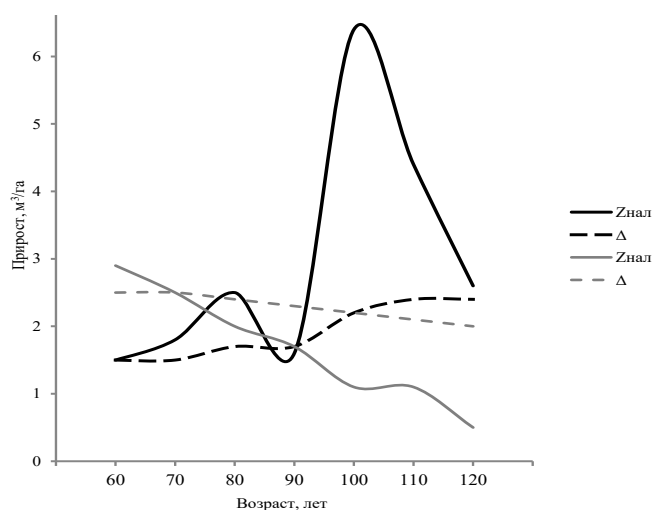


Рис. 3. Соотношение среднего и текущего приростов древостоя сосны на ППП 20 и по ТХР

Fig. 3. The ratio of average and current increment of the pine stand at the ППП 20 and according to the yield tables (ТХР)

На протяжении времени исследований таксационные показатели подраста существенно изменились, и в настоящее время возобновление на ППП 20 представлено редким подростом сосны (0,1 тыс. шт./га) высотой от 0,5 до 5,0 м (преобладают деревья 3,0...5,0 м), состояние удовлетворительное. Часть подраста сосны – 283 шт./га – перешла в древесный ярус. Очень редко (16 шт./га) встречается подрост ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) разной высоты (от 0,2 до 4,0 м) удовлетворительного состояния и дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) высотой до 0,6 м хорошего состояния (преобладают всходы 0,1...0,2 м) при численности 40 шт./га. На границе ППП 20 с зоной временного затопления разрослись куртины ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench.) высотой до 3,5 м (преобладающая высота 1,0...1,5 м) удовлетворительного состояния, численность – 30 шт./га. Здесь же появился единичный подрост березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth.) высотой до 1,0 м, состояние удовлетворительное. В табл. 4 приведены таксационные показатели яруса подраста в годы учетов.

Таблица 4

Динамика таксационных показателей подроста
Dynamics of undergrowth inventory indicators

| Растение | Показатель | Значение показателя в год учета (ППП 20 / ППП 24) | | | |
|----------------------------------|------------|--|-------------|-------------|-------------|
| | | 1947 | 1976 | 2001 | 2018 |
| <i>Pinus sylvestris</i> L. | <i>N</i> | 4,0 / 4,0 | 1,0 / 1,2 | 0,4 / 0,5 | 0,1 / 0,1 |
| | <i>h</i> | ≤3,5 / ≤3,5 | ≤3,5 / ≤3,0 | ≤5,0 / ≤4,5 | ≤5,0 / ≤4,5 |
| | <i>C</i> | Хорошее | Удовлетв. | Удовлетв. | Удовлетв. |
| <i>Picea abies</i> (L.) Karst. | <i>N</i> | – | – | – | 0,016 / ед. |
| | <i>h</i> | – | – | – | ≤4,0 / 0,4 |
| | <i>C</i> | – | – | – | Удовлетв. |
| <i>Betula pendula</i> Roth. | <i>N</i> | – | – / 0,03 | ед. / 0,01 | – / 0,01 |
| | <i>h</i> | – | – / ≤3,0 | ≤2,0 / ≤4,5 | – / 5,0 |
| | <i>C</i> | – | Хорошее | Удовлетв. | Удовлетв. |
| <i>Alnus incana</i> (L.) Moench. | <i>N</i> | – | – | – | 0,03 / – |
| | <i>h</i> | – | – | – | ≤3,5 / – |
| | <i>C</i> | – | – | – | Удовлетв. |
| <i>Quercus robur</i> L. | <i>N</i> | – | – | – | 0,04 / ед. |
| | <i>h</i> | – | – | – | ≤0,6 / ≤0,7 |
| | <i>C</i> | – | – | – | Удовлетв. |

Примечание: *N* – общая численность, тыс. шт./га.; *C* – состояние; Удовлетв. – удовлетворительное.

На ППП 24 численность подроста сосны также снизилась до 0,1 тыс. шт./га, преобладают деревья высотой 3,5...5,5 м удовлетворительного состояния. Часть подроста сосны – 258 шт./га – перешла в древесный ярус. Появился единичный подрост ели европейской высотой 0,4 м удовлетворительного состояния. В северо-западной части котловины присутствует очень редкий подрост березы бородавчатой (10 шт./га) высотой до 5,5 м удовлетворительного состояния. Часть подроста березы (26 шт./га), учтенного ранее, пополнила древостой.

Ярус подлеска на ППП 20 в 1947 г. был представлен кустами можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) численностью 0,1 тыс. шт./га и высотой до 0,5 м, состояние хорошее, а также единичными всходами рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.). На ППП 24 можжевельник встречался реже (20 шт./га), присутствовали и единичные деревья рябины обыкновенной высотой около 1,0 м удовлетворительного состояния.

В настоящее время на обеих ППП в подлеске сохранился можжевельник хорошего состояния высотой до 3,5 м, появилось много молодых кустов высотой до 0,5 м. На границе ППП 20 с зоной временного затопления образовались немногочисленные куртины из ивы трехтычинковой (*Salix triandra* L.) высотой до 3,5 м и крушины ломкой (*Frangula alnus* Mill.) – до 2,0 м, состояние удовлетворительное. Рябина обыкновенная на обеих ППП встречается очень редко.

Динамика живого напочвенного покрова выступает в качестве индикатора почвенно-гидрологических условий и важного компонента лесных экосистем [19, 20]. Первое описание травяно-кустарничкового яруса и лишайниково-мо-

хового покрова на ППП 20 и 24 выполнено в 1947 г. Травяно-кустарничковый ярус в то время был разреженный, заметными пятнами (сор²) выделялись только куртины вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull.), осоки верещатниковой (*Carex ericetorum* Poll.) и овсяницы овечьей (*Festuca ovina* L.). Реже (sol-sp) встречались ястребинка зонтичная (*Hieracium umbellatum* L.), колокольчик круглолистный (*Campanula rotundifolia* L.), полевица обыкновенная (*Agrostis tenuis* Sibth.), золотая розга (*Solidago virgaurea* L.), кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.), фиалка песчаная (*Viola arenaria* DC) и тимьян обыкновенный (*Thymus serpyllum* L.).

Лишайниково-моховой покров представлен мозаичным ковром из серых пятен лишайников, в основном кладонии лесной (*Cladonia silvatica* (L.) Hoffm.), оленьей (*C. rangiferina* (L.) Web.) и приальпийской (*C. alpestris* (L.) Rabenh.) с проективным покрытием до 85 %; зеленых пятен мхов (до 15 %), по большей части плеуроциума Шребера (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.); темных пятен отмирающих лишайников по дну междюнной котловины.

В табл. 5 приведены показатели изменения фоновых видов живого напочвенного покрова в годы учетов на ППП 20 и 24.

Таблица 5

Динамика фоновых видов живого напочвенного покрова
Dynamics of background species of living ground cover

| Растение | Проективное покрытие в год учета (ППП 20 / ППП 24), % | | | |
|---|--|---------|---------|---------|
| | 1947 | 1977 | 2001 | 2018 |
| <i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth. | - / - | 5 / 15 | 5 / + | + / + |
| <i>Phalaris arundinacea</i> L. | - / - | + / 10 | + / + | - / + |
| <i>Cladonia silvatica</i> (L.) Hoffm. | 30 / 45 | 10 / 20 | 5 / + | + / + |
| <i>C. rangiferina</i> (L.) Web. | 20 / 40 | 10 / 20 | 5 / + | + / + |
| <i>C. alpestris</i> (L.) Rabenh. | 20 / + | 5 / + | 5 / + | + / + |
| <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt. | 5 / 10 | 50 / 30 | 65 / 40 | 70 / 40 |
| <i>Dicranum polysetum</i> Sw. | + / + | + / + | + / + | 5 / + |
| <i>Polytrichum commune</i> Hedw. | - / - | - / 5 | - / 20 | - / 5 |
| <i>Sphagnum girgensohnii</i> Russ. | - / - | - / - | - / - | - / 5 |
| <i>S. nemoreum</i> Scop. | - / - | - / - | - / - | - / 5 |

Примечание: «+» – вид присутствует; «-» – вид отсутствует.

В последующие периоды наблюдений зафиксировано обильное разрастание вейника наземного (*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth.) на участке ППП 20, граничащем с зоной временного затопления (5 %), и в пониженной части котловины ППП 24 (15 %), здесь же разросся (10 %) канареечник тростниковый (*Phalaris arundinacea* L.). На фоне вейника выделялись редкие (sp) куртины осок пузырчатой (*Carex vesicaria* L.) и черной (*C. nigra* (L.) Reichard).

В лишайниково-моховом покрове на обеих ППП за счет разрастания зеленых мхов уменьшалась доля лишайников. В пониженной части котловины (ППП 24) обильно разросся (20 %) кукушкин лен обыкновенный (*Polytrichum commune* Hedw.) и появился (5 %) сфагнум дубравный (*Sphagnum nemoreum* Scop.).

В ходе последнего описания, в 2018 г., отмечено существенное изменение облика живого напочвенного покрова. Доля проективного покрытия зеленых мхов (плеуроциума Шребера) увеличилась до 75 % (ППП 20). Лишайники сохранились отдельными изреженными пятнами. Проективное покрытие кукушкиным льном обыкновенным на дне котловины ППП 24 снизилось до 5 % (показателя 2001 г.), разрослись сфагнум дубравный и сфагнум Гиргензона (*Sph. girgensohnii* Russ.). Их общая доля в проективном покрытии составила 10 %.

В травяно-кустарничковом ярусе произошли некоторые изменения видового состава. Появились в небольшом количестве (sol-sp) новые виды, типичные для зеленомошных лесов: грушанка круглолистная (*Pirola rotundifolia* L.), зимолобка зонтичная (*Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton), марьянник луговой (*Melampyrum pratense* L.), подбельник обыкновенный (*Monotropa hypopitys* L.). На затопляемой части котловины ППП 24 поселились болотные виды растений: клюква (*Vaccinium oxycoccus* L.), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum* L.) и аулакомниум болотный (*Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr.).

Заключение

На основании полученных данных об изменении разных компонентов типа леса можно сделать следующие выводы о влиянии подтопления на лишайниковые сосняки.

Исследуемые леса растут в зоне прямого влияния водохранилища, т. е. гидрологический режим почв в них тесно связан с уровнем водохранилища. При высоком уровне действие подтопления нарастает, при низком – уменьшается. Это действие идет через корневую систему и выражается в изменении зоны ризосферы. Каждое такое проявление сказывается на древостое по-разному в зависимости от высотной отметки участка.

При достижении нормального подпорного уровня водохранилища междюнные понижения заполняются инфильтрационными водами, на пониженных склонах происходит подтопление корневой системы деревьев, а на возвышенных участках увеличивается влажность верхних горизонтов почвы.

В засушливые годы, когда уровень водохранилища низкий, оно не оказывает существенного влияния на уровень грунтовых вод, который залегает даже в понижениях на глубине 1,0 м от поверхности, на высоких участках сохраняются ксерофитные условия.

В типичных условиях произрастания (выраженный мезорельеф и глубокое залегание грунтовых вод) в годы слабого подтопления отмечается снижение его влияния на показатели продуктивности древостоя. В годы возрастающего подтопления эффект от него положительный и значительный. Подтопление не ускоряет процесс разрушения древостоя, о чем свидетельствует отрицательный импульс отпада. Значит, в обычных для лишайниковых сосняков условиях произрастания водохранилище оказывает благоприятное воздействие на рост и развитие древостоя.

В необычных условиях произрастания (склоны большой «котловины», дно которой заполняется инфильтрационными водами в периоды высокого уровня водохранилища) процессы в древостое иные. В сухой период наблюдается очень высокий положительный импульс изменения запаса и текущего прироста. Во влажный период эффект подтопления снижается, но остается положительным.

Изменение прироста древостоев свидетельствует о значительном различии процессов в подтопляемых и эталонных лесах. Средний прирост в последние десятилетия увеличился, что не характерно для спелых лесов в нормальных условиях произрастания. Динамика текущего прироста еще более наглядна. Здесь влияние фактора времени проявляется в виде резких пиков спада и особенно подъема во влажный период, что также существенно отличается от этого процесса в эталонном древостое.

Возобновление идет за счет сосны. За исследованный период в условиях увеличения полноты существенно снизилась численность подроста сосны (с 4,0 до 0,1 тыс. шт./га), растущего в «окнах» и на осветленных участках по границе с зоной временного затопления. Сохранившийся подрост успешно развивался, многие деревья пополнили древостой, сформировав 2-й ярус. Роль молодого поколения сосны в изменении общего запаса и прироста незначительна, т. к. более 80 % запаса стволовой древесины сосредоточено в основном, ярко выраженном старшем поколении сосны. Однако, учитывая снижение темпов роста основного поколения, достигшего перестойного возраста, и перспективы интенсивного роста более молодого, можно говорить о тенденции выхода его в верхний ярус и влиянии в будущем на динамику таксационных показателей всего насаждения. Слабовыраженный ранее ярус подлеска не изменился и после создания водохранилища.

В живом напочвенном покрове произошли существенные изменения. В период 1-го описания в нем господствовали лишайники (в основном кладонии лесная и оленья), а зеленые мхи (в основном плеуроциум Шребера) занимали небольшие участки, располагаясь пятнами под густой кроной некоторых деревьев и на низких местах. В настоящее время на возвышенных местах и склонах лишайники практически полностью потеснены зелеными мхами и сохранились лишь в виде изреженных сгустков. В междюнных понижениях, где при высоком уровне водохранилища появляются инфильтрационные воды, в 1-е десятилетия (1947–1977 гг.) покров становился типичным для зоны временного затопления за счет разрастания вейника наземного и канареечника тростникового. В дальнейшем здесь наблюдался интенсивный процесс заболачивания кукушкиным льном и сфагнумом.

Таким образом, учитывая скорость и направление изменений, произошедших за 70-летний период влияния Рыбинского водохранилища, с позиций динамической типологии И.С. Мелехова изучаемый сосняк лишайниковый следует рассматривать как тип-этап на пути ускоренного формирования нового типа – сосняка зеленомошного (*Pinetum hylocomiosa*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Анушин Н.П. Лесная таксация. 5-е изд., доп. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 552 с. Anuchin N.P. *Forest Inventory*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1982. 552 p. (In Russ.).
2. Дьяконов К.Н. Влияние крупных равнинных водохранилищ на леса прибрежной зоны. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 126 с. D'yakonov K.N. *Influence of Large Plain Reservoirs on the Coastal Zone Forests*. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1975. 126 p. (In Russ.).

3. Кудинов К.А. Результаты анализа особенностей роста сосны на побережьях Рыбинского водохранилища: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1969. 26 с.
Kudinov K.A. *The Analysis Results of Pine Growth Features on the Coasts of the Rybinsk Reservoir*: Cand. Agric. Sci. Diss. Abs. Moscow, 1969. 26 p. (In Russ.).
4. Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 408 с.
Melekhov I.S. *Forest Science*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1980. 408 p. (In Russ.).
5. Писанов В.С. Динамика сосняков лишайникового и лишайниково-зеленомошного под влиянием Рыбинского водохранилища // Изв. вузов. Лесн. журн. 1984. № 3. С. 9–11.
Pisanov V.S. Dynamics of Lichen and Lichen-Green-Moss Pine Forests under the Influence of the Rybinsk Reservoir. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 1984, no. 3, pp. 9–11. (In Russ.). <http://lesnoizhurnal.ru/apxiv/1984/%E2%84%963-1984.pdf>
6. Писанов В.С. Четыре десятилетия в условиях влияния водохранилища: динамика лишайниковых сосняков // Динамическая типология леса. М.: Агроиздат, 1989. С. 192–197.
Pisanov V.S. Four Decades under the Reservoir Influence: Dynamics of Lichen Pine Forests. *Dynamic Forest Typology*. Moscow, Agroizdat Publ., 1989, pp. 192–197. (In Russ.).
7. Писанов В.С. Влияние подтопления на продуктивность древостоя сосны в лишайниковом типе леса // Изв. вузов. Лесн. журн. 2000. № 1. С. 16–22.
Pisanov V.S. The Influence of Flooding on the Productivity of Pine Stands in the Lichen Forest Type. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2000, no. 1, pp. 16–22. (In Russ.). http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/f7c/16_21.pdf
8. Сальникова И.С., Воробьева Т.С., Нагимов З.Я., Зубова С.С., Орехова О.Н., Суслов А.В. Таксация леса. Ход роста насаждений. Екатеринбург: УГЛТУ, 2020. 130 с.
Sal'nikova I.S., Vorob'yeva T.S., Nagimov Z.Ya., Zubova S.S., Orekhova O.N., Suslov A.V. *Forest Inventory. Stand Development*. Yekaterinburg, USFEU Publ., 2020. 130 p. (In Russ.).
9. Тюрин А.В., Науменко И.М., Воропанов П.В. Лесная вспомогательная книжка (по таксации леса). 2-е изд., доп. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1956. 532 с.
Tyurin A.V., Naumenko I.V., Voropanov P.V. *Forest Supplementary Book (On Forest Inventory)*. Moscow, Goslesbumizdat Publ., 1956. 532 p. (In Russ.).
10. Успенская А.А. Материалы к изучению почвенного покрова основных типов лесов Дарвинского государственного заповедника // Тр. Дарвин. заповедника. Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1968. Вып. 9. С. 123–181.
Uspenskaya A.A. Materials for the Soil Cover Studying of the Main Forest Types of the Darwin Nature Reserve. *Trudy Darvinskogo zapovednika*, 1968, iss. 9, pp. 123–181. (In Russ.).
11. Фалалеев Э.Н. Таксация разновозрастных древостоев. Красноярск: Сиб. тех. ин-т, 1975. 29 с.
Falaleyev E.N. *Inventory of Different-Aged Forest Stands*. Krasnoyarsk, STI Publ., 1975. 29 p. (In Russ.).
12. Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. 447 с.
Shennikov A.P. *Introduction to Geobotany*. Leningrad, LU Publ., 1964. 447 p. (In Russ.).
13. Bakkenes M., Eickhout B., Alkemade R. Impacts of Different Climate Stabilization Scenarios on Plant Species in Europe. *Global Environmental Change*, 2006, vol. 16, pp. 19–28. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2005.11.001>
14. Eggers S., Lindner M., Zudin S., Zaehle S., Liski J. Impact of Changing Wood Demand, Climate and Land Use on European Forest Resources and Carbon Stocks

During the 21st Century. *Global Change Biology*, 2008, vol. 14, iss. 10, pp. 2288–2303. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01653.x>

15. Groffman P.M., Rustad L.E., Templer P.H., Campbell J.L., Christenson L.M., Lany N.K. et al. Long-Term Integrated Studies Show Complex and Surprising Effects of Climate Change in the Northern Hardwood Forest. *BioScience*, 2012, vol. 62, iss. 12, pp. 1056–1066. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.12.7>

16. Hurmekoski E., Hetemäki L. Studying the Future of the Forest Sector: Review and Implications for Long-Term Outlook Studies. *Forest Policy and Economics*, 2013, vol. 34, pp. 17–29. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2013.05.005>

17. Kuuluvainen T., Mäki J., Karjalainen L., Lehtonen H. Tree Age Distributions in Old-Growth Forest Sites in Vienansalo Wilderness, Eastern Fennoscandia. *Silva Fennica*, 2002, vol. 36, no. 1, pp. 169–184. <https://doi.org/10.14214/sf.556>

18. Mohammadi Limaei S., Lohmander P., Olsson L. Dynamic Growth Models for Continuous Cover Multi-Species Forestry in Iranian Caspian Forests. *Journal of Forest Science*, 2017, vol. 63, no. 11, pp. 519–529. <https://doi.org/10.17221/32/2017-JFS>

19. Pitkänen S. Effect of Tree Stand and Site Variables on Alpha Diversity of Ground Vegetation in the Forests of Northern Karelia. *Journal of Environmental Management*, 2000, vol. 58, iss. 4, pp. 289–295. <https://doi.org/10.1006/jema.2000.0332>

20. Rodenkirchen H. Nutrient Pools and Fluxes of the Ground Vegetation in Coniferous Forests Due to Fertilizing, Liming and Amelioration. *Plant and Soil*, 1995, vol. 168, iss. 1, pp. 383–390. <https://doi.org/10.1007/BF00029351>

Конфликт интересов: Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The author declares that there is no conflict of interest