



Научная статья

УДК 630.182.21:630.231.1

DOI: 10.37482/0536-1036-2023-2-15-25

Динамика структуры популяции ели под пологом березняков южной тайги и смешанных лесов в европейской части России

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.glazonov@mail.ru

Поступила в редакцию 26.03.21 / Одобрена после рецензирования 22.06.21 / Принята к печати 24.06.21

Аннотация. Проведено сравнительное изучение демулационного процесса в производных березняках с подпологовой популяцией ели в условиях хвойно-широколиственного (Московская область, Можайский район) и южно-таежного (Ярославская область, Рыбинский район) лесных районов европейской части России. Актуальность исследования обусловлена отсутствием единого мнения о результатах естественного хода сукцессионных процессов в мелколиственных насаждениях с подпологовой популяцией ели. Работы выполнены на постоянных пробных площадях, заложенных в высокополнотных кислично-черничных березняках Iа класса бонитета, находящихся в начале и в конце стадии зрелости (60–80 лет). Рассмотрена динамика возрастной и вертикальной структур подпологовой популяции ели и парцеллярной структуры насаждения в течение 20-летнего периода. Установлено, что основу формирующихся подпологовых популяций ели составляет поколение, появившееся в березняках до достижения ими 30-летнего возраста. Возрастная структура популяции ели, структура по периоду возобновления и процессы отпада деревьев в начале и конце стадии зрелости березняка практически однотипны. В зоне смешанных лесов вертикальная структура популяции ели характеризуется относительно более ранним по сравнению с популяцией в южной тайге началом формирования 2-го яруса ели. Формирование 2-го яруса подпологовой популяции ели и ее выход в 1-й ярус в южной тайге начинаются в березняках, находящихся в стадии старения, возрастом около 90 лет. Сделан вывод об отсутствии принципиальных различий как строения парцеллярной структуры насаждений, так и ее дробности. В березняках с подпологовой елью при возрасте березы до 60–80 лет наблюдается нарастание монопарцеллярности фитоценозов, представленность парцелл с сомкнутым 2-м ярусом ели увеличивается, снижается число и возрастает площадь парцеллярных участков. В березняках старше 90 лет начинается разрушение монопарцеллярности строения фитоценоза, происходит увеличение числа парцелл из-за появления окон в пологе, на участках группового вывала берез или снеголома и ветровала возобновляется ель.

© Дерюгин А.А., Рыбакова Н.А., Глазунов Ю.Б., 2023

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

Ключевые слова: южная тайга, хвойно-широколиственные леса, березняки, подпологовая ель, структура древостоя, возрастная структура древостоя, вертикальная структура древостоя, парцеллярная структура

Для цитирования: Дерюгин А.А., Рыбакова Н.А., Глазунов Ю.Б. Динамика структуры популяции ели под пологом березняков южной тайги и смешанных лесов в европейской части России // Изв. вузов. Лесн. журн. 2023. № 2. С. 15–25. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-2-15-25>

Original article

Dynamics of the Spruce Population Structure Under the Canopy of Birch in Coniferous-Deciduous and Southern Taiga Forests of European Russia

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>

Natalia A. Rybakova, Candidate of Agriculture, Senior Researcher Scientist;
ResearcherID: [AAI-8908-2021](https://orcid.org/0000-0002-4978-9001), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4978-9001>

Yuri 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, Russian Academy of Sciences, ul. Sovetskaya, 21, pos. Uspenskoye, Moscow region, 143030, Russian Federation; da45@mail.ru[✉], 1986620@gmail.com, yu.b.glazunov@mail.ru

Received on March 26, 2021 / Approved after reviewing on June 22, 2021 / Accepted on June 24, 2021

Abstract. A comparative study of a restoration process is conducted in combinational forests of birch and spruce, as a population under the canopy, in the conditions of coniferous-deciduous or subboreal (Moscow region, Mozhayskiy district), and southern taiga or boreal forests (Yaroslavl region, Rybinskiy district) of European Russia. The relevance of investigations in this field is determined by the controversies over the outcomes from the natural course of successional processes in small-leaved forests with spruce growth under the canopy. The permanent trial plots, which were used for examinations, are characterized by the high-density birch forests of the oxalis-blueberry group with a first-class growth quality at the maturity stage, between 60 and 80 years old. The dynamics of age and vertical layers are investigated for the spruce under the canopy and the parcel structure of stand with ages within the 20-year period. It is determined that the main part of the spruce population under the canopy is represented by the generation, which was established in the birch forests until they reach the age of 30. The age composition of the spruce population, the arrangement of renewal periods, and the process of tree falling at the beginning and the end of the birch forests maturity stage are practically similar. In the zone of subboreal forests the vertical structure of the second layer of the spruce population develops earlier, compared to the boreal forests. In the boreal area, the formation of the under canopy second layer of spruce and its development to the first one begins at the aging stage, which is reached by birch trees around 90 years old. It was concluded that there are no fundamental differences in parcel structure of the stand or its fragmentation. In the mixed birch forests under the age of 60–80 years old the following properties are observed: an increase in the monoparcularity of phytocenoses, in the areas with a closed second layer of spruce rises the occurrence of parcels, the amount of parcel plots declines, while their areas expand. If the birch forests are older than 90 years, monoparcularity of the phytocenosis structure destroys, the number of parcels increases due



This is an open access article distributed under the CC BY 4.0 license

to the appearance of gaps in the canopy, spruce renews in the areas the birche group-fall or after the snowfall and gusts of strong wind.

Keywords: subboreal forests, boreal forests, birch forests, population of spruce under the canopy, structure of forest stand, age composition of forest stand, vertical structure of forest stand, parcel structure

For citation: Deryugin A.A., Rybakova N.A., Glazunov Y.B. Dynamics of the Spruce Population Structure Under the Canopy of Birch in Coniferous-Deciduous and Southern Taiga Forests of European Russia. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2023, no. 2, pp. 15–25. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-2-15-25>

Введение

Мелколиственные насаждения, в том числе березняки, являются наиболее распространенными формациями в хвойно-широколиственном и южно-таежном лесных районах европейской части России. Это преимущественно производные насаждения, возникающие после рубки коренных хвойных древостоев. На значительной части площади таких насаждений распространены приспевающие древостои с подпологовой популяцией ели. При естественном развитии здесь протекают сукцессионные процессы, которые в определенных условиях могут привести к восстановлению коренных еловых древостоев. Исследованию этих процессов посвящено немало публикаций отечественных [2, 7, 9–13, 15] и зарубежных [18, 20–23] авторов. Однако сопоставлению строения подпологовых популяций в различных зонах не уделялось должного внимания. Хотя есть работа, посвященная сравнению строения популяции ели под пологом березняков в стадии старения для условий южной тайги и смешанных лесов [5].

Актуальность исследования обусловлена тем, что на сегодняшний день нет единого мнения о результатах естественного хода сукцессионных процессов в мелколиственных насаждениях с подпологовой популяцией ели. Остается открытым вопрос: какие насаждения сформируются после распада березняков?

Цель работы – провести сравнительный анализ возрастного, вертикального и парцеллярного строения подпологовых популяций ели в производных березняках в стадии зрелости в южно-таежном и хвойно-широколиственном лесных районах европейской части России.

Объекты и методы исследования

Исследование выполнено Институтом лесоведения РАН в южно-таежном (Ярославская область, Рыбинский район, объект Косково) и в хвойно-широколиственном (Московская область, Можайский район, объект Столбино) лесных районах. Объект исследований – подпологовая популяция ели в производных спелых березняках, находящихся в конце стадии зрелости. Работы проводили на постоянных пробных площадях (ППП), заложенных в 2000–2002 гг. в высокополнотных кислично-черничных березняках Ia класса бонитета возрастом 61 (Столбино) и 64 (Косково) года.

Объекты отличаются по составу 1-го яруса. На объекте Столбино в этом ярусе представлена только береза, на объекте Косково – присутствует осина. Тем не менее это не исключает возможность сравнения данных объектов, так как по ценолитическому воздействию на подпологовую популяцию ели осина практически не отличается от березы. По другим таксационным характеристикам объекты различаются мало (табл. 1).

Таблица 1

Таксационная характеристика 1-го и 2-го ярусов древостоев в год закладки ППП
Inventory characteristics of the first and second layers of stand in the year
of establishment of permanent trial plots

Ярус	Состав	N, тыс. экз./га	Средние			G, м ² /га	Относитель- ная полнота	M, м ³ /га
			A, лет	H, м	D _{1,3} , см			
<i>Столбино</i>								
1-й	100Б	0,40	61	27,8	26,0	21,23	0,67	254
2-й	87Е	1,08	37	9,7	9,7	7,98	0,31	41
	13Б	0,15	61	15,8	8,5	0,86	0,03	6
<i>Итого</i>	–	–	–	–	–	30,07	1,01	322
<i>Косково</i>								
1-й	61Б	0,39	64	26,5	22,9	16,17	0,54	191
	39Ос	0,12	64	29,0	31,8	9,50	0,24	122
2-й	80Е	0,72	47	10,2	10,3	6,01	0,25	35
	20Б	0,13	41	14,8	11,3	1,31	0,06	9
<i>Итого</i>	–	–	–	–	–	32,99	1,09	357

Примечание: *N* – число деревьев; *A* – возраст; *H* – высота; *D*_{1,3} – диаметр на высоте груди; *G* – сумма поперечных сечений стволов на высоте 1,3 м; *M* – запас стволовой древесины.

На ППП в год закладки (учеты 1) и затем через 17 и 19 лет соответственно для Столбино и Косково (учеты 2) были проведены учеты, в ходе которых измеряли основные биометрические характеристики деревьев (диаметр ствола на высоте 0,1 и 1,3 м, высоту дерева, радиус горизонтальной проекции кроны), посредством подсчета мутовок или годичных колец на кернах определяли возраст. Для анализа горизонтальной структуры древостоя по каждому учету были составлены планы расположения деревьев с горизонтальной проекцией их крон. Эти материалы использовали при изучении парцеллярной структуры насаждений на ППП. Выделение парцелл проводили по методике, разработанной М.В. Рубцовым и Н.А. Рыбаковой [14], с учетом теоретических положений о парцеллярной структуре фитоценозов [6, 17, 19, 24]. Парцеллы обособлены друг от друга в пространстве на всю вертикальную толщу биогеоценоза, их выделяют по структурным особенностям всех ярусов фитоценоза – древесного, кустарникового и травяно-кустарничкового. Более подробно методическая часть исследований описана в ранее опубликованной работе [12].

Результаты исследования и их обсуждение

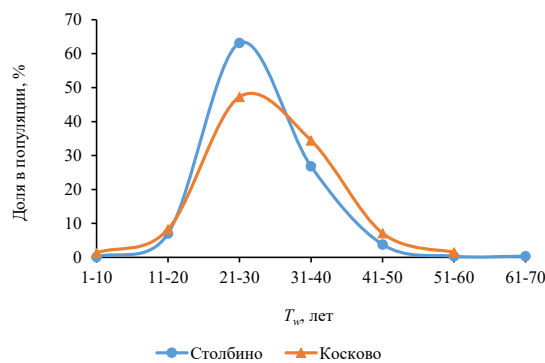
Возобновление ели под пологом мелколиственных древостоев чаще всего охватывает продолжительный период. По данным различных авторов, его длительность может ограничиваться одним классом возраста или достигать 30 и более лет [1, 3, 4, 16].

Исследования в зоне южной тайги показали, что возобновление ели под пологом березняков может проходить в ранние и поздние сроки. В первом случае популяция ели формируется за счет особей, появившихся в березняках до достижения ими 30-летнего возраста. Во втором возобновление наблюдается,

когда в популяции доминируют особи, начавшие расти в березняках возрастом более 40 лет. Это объясняется длительным отсутствием генеративных (семеносящих) деревьев на прилегающей территории.

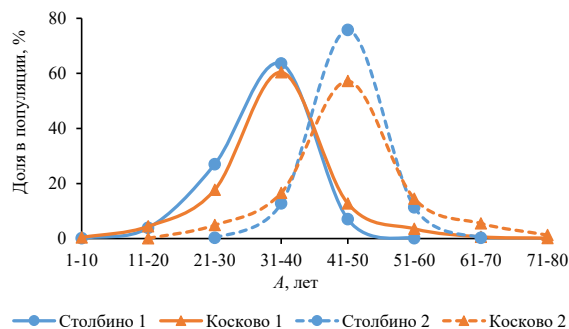
Процесс возобновления подпологовой еловой популяции характеризуется периодом возобновления (T_w) ели, сохранившейся под пологом березняков. Величина этого периода определяется разницей между средним возрастом березняка и возрастом ели. Рассматриваемые объекты относятся к популяциям с ранним возобновлением. По распределению деревьев ели по периоду возобновления они отличаются несущественно (рис. 1). Средние значения T_w равны для Столбино – 28, для Косково – 30 лет. Преобладают особи, возобновившиеся под пологом березняков до достижения ими 30-летнего возраста.

Рис. 1. Распределение деревьев ели по периодам возобновления
Fig. 1. Distribution of spruce trees by renewal periods



Период возобновления определяет возрастную структуру подпологовой популяции ели. Она, как и структура по периоду возобновления, на объектах исследований в год закладки ППП и в последующий учет практически однотипна. Об этом свидетельствуют графики возрастного распределения (рис. 2) и результаты статистической обработки данных (табл. 2). Значения среднего возраста, медианы и моды распределений в годы учетов различаются не более чем на 4 года.

Рис. 2. Возрастные распределения деревьев ели в год закладки ППП (1) и через 17 и 19 лет (2)
Fig. 2. Age distribution of spruce trees in the establishment year of the permanent trial areas (1) and 17, 19 years after (2)



Для рассматриваемых объектов характерно снижение вариации возраста, что, по-видимому, связано с процессами отпада в популяциях ели. Коэффициенты вариации возраста ели (менее 33 %) свидетельствуют о достаточной однообразности анализируемых возрастных рядов. Оценка стандартного отклонения по методу В.Ф. Лебкова [8] позволяет отнести подпологовые популяции ели на этих объектах к разновозрастным древостоям: стандартные отклонения менее 12 (табл. 2). Таким образом, по возрастной структуре, а также по течению процесса возобновления рассматриваемые популяции можно считать практически идентичными.

Таблица 2

Статистики возрастного распределения деревьев ели
Statistics of age distribution for spruce trees

Статистика	Столбино 1	Косково 1	Столбино 2	Косково 2
Число измерений, шт.	1149	1719	424	468
Средний возраст, лет	33	35	53	56
Ошибка средней, лет	$\pm 0,1$	$\pm 0,2$	$\pm 0,2$	$\pm 0,5$
Стандартное отклонение, лет	5,8	8,1	4,6	9,9
Медиана, лет	34	36	53	55
Мода, лет	34	38	51	55
Коэффициент вариации, %	18	23	9	18

Анализ вертикальной структуры рассматриваемых популяций ели показал следующее. Высотные распределения деревьев ели в год закладки ППП на объектах схожи (рис. 3). Отличия состоят в том, что на объекте Столбино по сравнению с объектом Косково существенно меньше доля деревьев подроста (высота менее 6,1 м) – почти на 24 % и больше доля деревьев 2-го яруса (высота более 6,0 м) – почти на 26 %. В целом численность 2-го яруса ели составляет 1,08 и 0,72 тыс. шт./га для Столбино и Косково соответственно (см. табл. 1). Выход деревьев ели в 1-й ярус в исследованных древостоях не наблюдается.

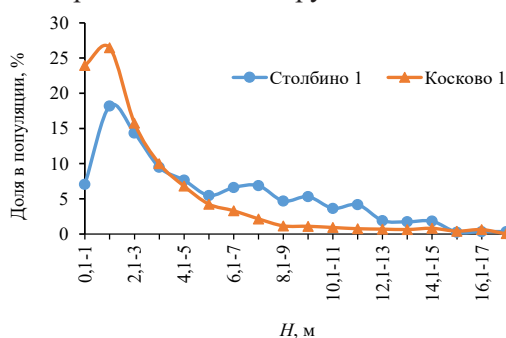


Рис. 3. Распределение деревьев ели подпологовой популяции по высотным группам в год закладки ППП
 Fig. 3. Distribution in groups by height of spruce population under the canopy in the year of establishment of the permanent trial plots

К концу возрастной стадии зрелости (учеты 2) характер распределения деревьев ели в березняке на объекте Косково мало изменился (рис. 4). Осталось преобладание (64 %) деревьев подроста высотой до 6,0 м, но доля деревьев 2-го яруса увеличилась с 11 до 36 %. Перехода деревьев ели в 1-й ярус древостоя за 19-летний период не произошло.

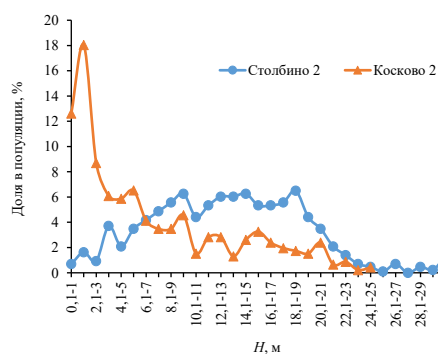


Рис. 4. Распределение деревьев ели подпологовой популяции по высотным группам через 17 и 19 лет
 Fig. 4. Distribution in groups by height of spruce population under the canopy after 17 and 19 years of growth

В отличие от объекта Косково вертикальная структура популяции ели на объекте Столбино за 17-летний период существенно изменилась. Значительно сократилась представленность деревьев подроста – с 62 до 17 %, увеличилась доля деревьев во 2-м ярусе – с 38 до 79 %. В этой популяции наблюдался выход небольшого числа деревьев ели (42 шт./га, или около 4 % численности) 2-го яруса в 1-й – деревья высотой более 24 м (рис. 4).

Такое несоответствие динамики вертикальной структуры на рассматриваемых объектах объясняется различиями в их местоположении. При одинаковых лесорастительных условиях объект Столбино, располагаясь южнее, характеризуется лучшими для роста ели климатическими условиями. Формирование 2-го яруса ели и ее выход в 1-й ярус здесь начинаются раньше, чем в подпологовой популяции ели южной тайги, где выход деревьев в 1-й ярус наблюдается в березняках, находящихся в стадии старения, в возрасте около 90 лет [12].

На изучаемых объектах за время между учетами в березняках в стадии зрелости отпад деревьев ели происходил в соответствии с их возрастным распределением. Основная часть отпада на объектах относилась к самой представительной возрастной группе 31–40 лет (табл. 3).

Таблица 3

Распределение (%) растущих и погибших деревьев ели по возрастным группам (лет)
Division (%) of growing and dead spruce trees by age groups (years)

Деревья	1–10	11–20	21–30	31–40	41–50	51–60	61–70	71–80
<i>Столбино</i>								
Растущие	0,1	3,8	27,0	63,2	5,8	0,1	–	–
Погибшие	0,1	5,6	35,0	56,8	2,5	–	–	–
<i>Косково</i>								
Растущие	0,4	4,4	17,7	60,5	12,7	3,5	0,6	0,2
Погибшие	0,5	3,9	17,6	66,7	9,7	1,5	0,2	–

Наибольшая доля отпада наблюдается в молодых возрастных группах. На объекте Столбино существенный отпад (более 50 % деревьев в группе) характерен для первых 4 возрастных групп. На объекте Косково относительно высокий отпад – для группы 41–50 лет (табл. 4).

Таблица 4

Доля (%) погибших деревьев ели в возрастных группах (лет)
Percentage (%) of dead spruce trees in age groups (years)

Объект	1–10	11–20	21–30	31–40	41–50	51–60	61–70	71–80
Столбино	100,0	93,2	81,9	56,4	28,1	–	–	–
Косково	85,7	61,8	70,4	78,0	53,9	29,5	18,2	0

Распределение погибших деревьев ели по высотным группам повторяет высотное распределение растущих деревьев в год закладки ППП (рис. 3, 5). Кривые распределения погибших деревьев на 2 объектах практически идентичны.

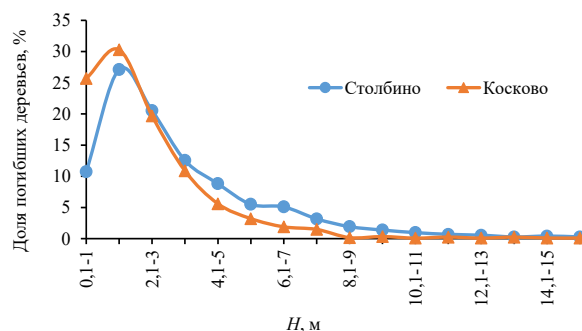


Рис. 5. Распределение погибших деревьев по группам высот

Fig. 5. Distribution of dead trees by height groups

Отпад деревьев ели в березняках, находящихся в стадии зрелости, происходит во всех группах высот. Наиболее интенсивно он протекает в подросте – деревья высотой до 6,0 м (табл. 5). По мере увеличения высоты наблюдается тенденция к уменьшению доли погибших деревьев.

Таблица 5

Доля (%) погибших деревьев ели в группах высот (м)
Percentage (%) of dead spruce trees in the height groups (m)

Объект	0,1–2	2,1–4	4,1–6	6,1–8	8,1–10	10,1–12	12,1–14	14,1–16	16,1–18	18,1–20
Столбино	94,8	87,6	68,9	38,7	20,9	13,3	14,3	20,8	–	–
Косково	78,4	83,7	56,3	43,6	15,4	13,8	17,4	9,5	–	–

Анализ свидетельствует об однотипности процессов отпада, происходящих в подпологовых популяциях ели в березняках зон южной тайги и хвойно-широколиственных лесов.

Процессы формирования насаждений на рассматриваемых объектах характеризуются сопоставимой динамикой парцеллярной структуры фитоценозов (табл. 6).

Таблица 6

Сравнительная характеристика парцеллярной структуры фитоценозов на объектах Столбино и Косково
Comparative characteristics of the parcel structure of phytocenoses at the Stolbino and Koskovo trials

Показатель	Год закладки ПП		Через 17–19 лет	
	Столбино	Косково	Столбино	Косково
Число парцелл, шт.	5	4	2	2
Число участков парцелл, шт./га	24,9	26,1	7,5	11,2
Средняя площадь парцеллы, м ²	223	382	1336	891
Парцеллы со 2-м ярусом ели, % площади ППП	89	92	89	100

На объекте Столбино выделено 5 парцелл, различающихся строением всех ярусов фитоценоза, на объекте Косково – 4 парцеллы. Число отдельных участков парцелл на ППП очень близко и составляет 24,9 и 26,1 шт./га на объектах Столбино и Косково соответственно. В год закладки ППП на обоих объектах доминировали березовые парцеллы со 2-м ярусом ели, занимавшие на объекте Столбино 89 %, на объекте Косково – 92 % площади. На объекте Стол-

бино данные парцеллы были представлены 10 парцеллярными участками с различиями в доминирующих видах травяно-кустарничкового яруса, со средней площадью участков 360 м², на объекте Косково – 6 участками средней площадью 494 м². На объекте Косково небольшими участками сохранялись парцеллы с сомкнутым еловым подростом (8 %), имевшие небольшую площадь (в среднем 107 м²). В березняках с подпологовой елью при возрасте березы до 70 лет представленность парцелл с сомкнутым 2-м ярусом ели постепенно увеличивается, снижается число и возрастает площадь парцеллярных участков.

В период между учетами на ППП наблюдалось нарастание монопарцеллярности фитоценозов. В березняках в конце стадии зрелости представленность парцелл с сомкнутым 2-м ярусом ели постепенно увеличивается, снижается число и возрастает площадь парцеллярных участков. На объекте Косково парцеллы с сомкнутым подростом ели трансформировались в парцеллу со 2-м ярусом ели. В результате еловая популяция на 89–100 % территории ППП представлена парцеллами группы «березовая со 2-м ярусом ели». Среднее число участков парцелл на ППП уменьшилось на объекте Столбино до 7,5 шт./га, на объекте Косково – до 11,2 шт./га. Средняя площадь парцелл увеличилась в несколько раз. В березняках старше 90 лет начинаются разрушение монопарцеллярности строения насаждения, увеличение числа парцелл из-за появления окон в пологе и возобновления ели на участках группового вывала берез или снеголома и ветровала [14].

Выводы

1. Формирование популяции ели под пологом березняков, находящихся в стадии зрелости, в южной тайге и в зоне хвойно-широколиственных лесов происходит по одинаковым сценариям.

2. При раннем возобновлении основу формирующихся подпологовых популяций ели в рассмотренных лесных районах составляет поколение, появившееся в березняках до достижения ими 30-летнего возраста.

3. Возрастная и парцеллярная структуры популяции ели, процессы отпада деревьев в районах исследований не имеют существенных различий.

4. В зоне хвойно-широколиственных лесов вертикальная структура популяции ели характеризуется относительно более ранним по сравнению с популяцией в южной тайге началом формирования 2-го яруса ели. Здесь отдельные деревья ели раньше выходят в 1-й ярус древостоя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Белов С.В. Лесоводство. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 352 с.
Belov S.V. *Forestry*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1983. 352 p. (In Russ.).
2. Беляева Н.В. Оценка жизненного состояния популяций подростка ели на парцеллярном уровне // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2013. № 35. С. 38–41.
Belyaeva N.V. Assessment of the State of Life of the Spruce Populations Undergrowth on the Cropping Level. *Aktual'nyye problemy lesnogo kompleksa*, 2013, no. 35, pp. 38–41. (In Russ.).
3. Дебков Н.М. Количественные и качественные параметры возобновления под пологом древостоев, сформировавшихся из предварительных генераций // Изв. вузов. Лесн. журн. 2015. № 1. С. 35–44.

Debkov N.M. Quantitative and Qualitative Parameters of Renewal Under the Canopy of Forest Stand, Formed from Preliminary Generations. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2015, no. 1, pp. 35–44. (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2015.1.35>

4. Демаков Ю.П. Диагностика устойчивости лесных экосистем: методологические и методические аспекты: науч. изд. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 2000. 416 с.

Demakov Yu.P. *Diagnosis of Sustainability of Forest Ecosystems: Methodological and Methodical Aspects*. Yoshkar-Ola, Periodika Mariy El Publ., 2000. 416 p. (In Russ.).

5. Дерюгин А.А., Глазунов Ю.Б. Сравнительный анализ структуры подполюговых популяций ели в березняках южной тайги и смешанных лесов Русской равнины // Лесохоз. информ.: электрон. сетевой журн. 2019. № 2. С. 15–24.

Deryugin A.A., Glazunov Yu.B. Comparative Analysis of the Under-Canopy Spruce Populations Structure in Birch Forests in Southern Taiga Subzone and Mixed Forests Zone of the Russian Plain. *Lesokhozyaystvennaya informatsiya = Forestry Information*, 2019, no. 2, pp. 15–24. (In Russ.). <https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2019.2.02>

6. Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 55 с. (Комаровские чтения, XXI).

Dylis N.V. The Structure of Forest Biogeocenosis. *Proceedings of 21st V.L. Komarov Memorial Lectures*. Moscow, Nauka Publ., 1969. 55 p. (In Russ.).

7. 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>

8. Лебков В.Ф. Дендрометрические основы структурно-динамической организации древесных ценозов сосны: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 43 с.

Lebkov V.F. *Dendrometric Bases of Structural-Dynamic Organization of Pine Tree Coenosis*: Dr. Biol. Sci. Diss. Abs. Moscow, 1992. 43 p. (In Russ.).

9. Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесн. пром-сть. 1980. 408 с.

Melekhov I.S. *Forest Science*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1980. 408 p.

10. Орлов А.Я. Почвенно-экологические основы лесоводства в южной тайге. М.: Наука, 1991. 104 с.

Orlov A.Ya. *Soil-Ecological Bases of Forestry in the Southern Taiga*. Moscow, Nauka Publ., 1991. 104 p. (In Russ.).

11. Рубцов М.В., Дерюгин А.А. Возрастная динамика морфоструктуры и рост популяции ели под пологом березняков южной тайги // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении / отв. ред. С.Э. Вомперский. М.: Наука, 2006. С. 63–81.

Ideas of Biogeocenology in Forestry and Afforestation. *Proceedings of the Institute of Forest Science of Russian Academy of Science dedicated to the 125th anniversary of Acad. V.N. Sukachev*. Ed. by S.E. Vomperskiy. Moscow, Nauka Publ., 2006, pp. 63–81. (In Russ.).

12. 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) / отв. ред. М.Г. Романовский. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. С. 206–228.

Production Process and Structure of Forest Biogeocoenosis: Theory and Experiment. *Proceedings of the Institute of Forest Science of Russian Academy of Science dedicated to the 80th anniversary of Prof. A.I. Utkin*. Ed. by M.G. Romanovskiy. Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2009. pp. 206–228 (In Russ.).

13. Рубцов М.В., Дерюгин А.А., Никитин А.П. Возрастная структура популяции ели под пологом березняков южной тайги // Лесоведение. 2000. № 4. С. 28–34.

Rubtsov M.V., Deryugin A.A., Nikitin A.P. Age Structure of the Spruce Population Under the Canopy of Birch Forests of the Southern Taiga. *Lesovedenie = Forest Science*, 2000, no. 4, pp. 28–34. (In Russ.).

14. 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 the Partial Structure of Forest Phyto-cenoses in the Process of Restoring the Spruce Population in Southern Taiga Birch Forests. *Lesovedenie = Forest Science*, 2016, no. 5, pp. 323–331. (In Russ.).

15. 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., Andreyeva 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>

16. Чупров Н.П. Зональные особенности возрастной структуры березово-еловых древостоев Европейского Севера // Лесоведение. 1988. № 3. С. 11–20.

Chuprov N.P. Zonal Specifics of Age Structure of Birch-Spruce Stands in Northern Europe. *Lesovedenie = Forest Science*, 1988, no. 3, pp. 11–20. (In Russ.).

17. Широков А.И. Использование метода парцеллярного анализа для оценки структурного разнообразия лесных сообществ // Лесоведение. 2005. № 1. С. 19–27.

Shirokov A.I. Application of the Method of Parcel Analysis by Evaluating Structural Diversity in Forest Communities. *Lesovedenie = Forest Science*, 2005, no. 1, pp. 19–27. (In Russ.).

18. Drobyshev I.V. Regeneration of Norway Spruce in Canopy Gaps in Sphagnum-Myrtillus Old-Growth Forests. *Forest Ecology and Management*, 1999, vol. 115, no. 1, pp. 71–83. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00437-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00437-X)

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

20. Metslaid M., Jõgiste K., Nikinmaa E., Moser W.K., Porcar-Castell A. Tree Variables Related to Growth Response and Acclimation of Advance Regeneration of Norway Spruce and Other Coniferous Species after Release. *Forest Ecology and Management*, 2007, vol. 250, no. 1-2, pp. 56–63. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.009>

21. Oliver C.D., Larson B.C. *Forest Stand Dynamics*. New York, McGraw-Hill Publ., 1990. 467 p.

22. Pretzsch H., Forrester D.I., Bauhus J. *Mixed-Species Forests: Ecology and Management*. Berlin, Heidelberg, Springer Publ., 2017. 653 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-54553-9>

23. 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, no. 4, pp. 371–403. <https://doi.org/10.1080/10549811.2013.770766>

24. The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems. Ed. by H. Remmert. Berlin, Heidelberg, Springer Publ., 1991. 168 p.

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