

УДК 630\*182.22

DOI: 10.37482/0536-1036-2022-2-39-49

## ОСОБЕННОСТИ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ЛЕСОВ ЕЛОВЫХ ФОРМАЦИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТАЙГИ РОССИИ

*В.Г. Стороженко, д-р биол. наук; ResearcherID: J-1460-2016.*

*ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7254-9161>*

*Институт лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл., Россия, 143030; e-mail: root@ilan.ras.ru, lesoved@mail.ru*

---

*Оригинальная статья / Поступила в редакцию 09.04.20 / Принята к печати 20.08.20*

---

**Аннотация.** Подняты проблемы изучения структуры коренных разновозрастных лесов как эталонов устойчивых лесных формаций. Цель исследований – определение закономерностей формирования горизонтальной структуры коренных девственных ельников подзон северной, средней и южной тайги Европейской России, при этом характер горизонтальной структуры рассматривается как один из важнейших признаков устойчивости лесных сообществ, сформировавшейся в ходе эволюции. В качестве объектов исследований приняты коренные девственные ельники в каждой из подзон тайги Европейской России. В подзоне северной тайги – ельники Северодвинского лесхоза Архангельской области; в подзоне средней тайги – ельники резервата «Вепский лес»; в подзоне южной тайги – ельники Центрально-Лесного биосферного заповедника. В биогеоценозах закладывали пробные площади, на которых изучали возрастные, горизонтальные, патологические характеристики ельников. Проводили сплошное бурение деревьев с определением их возраста и пораженности дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса. На планах пробных площадей выделяли мозаики возрастных поколений, вычисляли площадь каждой из них, объем деревьев в мозаиках и однородность по возрастному признаку, количество естественного возобновления. Коренные ельники тайги европейской части России имеют сложное строение и разное количество возрастных поколений в составе, а также различные динамические показатели биогеоценозов. Все ельники характеризуются мозаичным расположением деревьев, объединенных в возрастные поколения, произрастающие на неодинаковой по размеру площади и отличающиеся неодинаковой степенью однородности по возрастному показателю. Это определяет сложную возрастную, горизонтальную и вертикальную структуру биогеоценозов – важнейшее условие устойчивости лесных сообществ. Учеты естественного возобновления ели выявили значительные различия в количестве подроста в ельниках разных подзон тайги, что объясняется разнообразием горизонтальных структур таких лесов. Соотношение количества подроста ели на разлагающихся стволах древесного опада и на поверхности почвы следующее: количество подроста высотой 0,5 м и в тех и в других условиях произрастания почти одинаковое, количество подроста высотой более 3 м на стволах валежа меньше по сравнению с количеством подроста этой категории высоты на почве.

**Для цитирования:** Стороженко В.Г. Особенности горизонтальной структуры лесов еловых формаций европейской тайги России // Изв. вузов. Лесн. журн. 2022. № 2. С. 39–49. DOI: 10.37482/0536-1036-2022-2-39-49

**Ключевые слова:** коренные еловые леса, мозаики возрастных поколений, естественное возобновление ели, устойчивость лесных сообществ, европейская тайга России.

---

**FEATURES OF THE HORIZONTAL STRUCTURE OF FORESTS OF SPRUCE FORMATIONS IN THE EUROPEAN TAIGA OF RUSSIA**

*Vladimir G. Storozhenko*, Doctor of Biology; ResearcherID: [J-1460-2016](https://orcid.org/0000-0002-7254-9161).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7254-9161>

Institute of Forest Science RAS, ul. Sovetskaya, 21, s. Uspenskoye, Odintsovsky District, Moscow Region, 143030, Russian Federation; e-mail: root@ilan.ras.ru, lesoved@mail.ru

---

**Original article** / Received on April 9, 2020 / Accepted on August 20, 2020

---

**Abstract.** The article highlights the issues of studying the structure of indigenous forests of different ages as a model of sustainable forest formations. The research purpose is to study the patterns of horizontal structure formation of indigenous virgin spruce forests of the northern, middle and southern taiga subzones of European Russia. We consider the nature of the horizontal structure as one of the most important signs of sustainability of forest communities developed over the evolution. Indigenous virgin spruce forests in each of the taiga subzones of European Russia were adopted as research objects: spruce forests of the Severodvinsk forestry of the Arkhangelsk region in the northern taiga subzone; spruce forests of the Vepsky forest reserve in the middle taiga subzone; spruce forests of the Central Forest Nature Reserve in the southern taiga subzone. Sample plots were laid out in biogeocenoses, where we studied the age, horizontal, and pathological characteristics of spruce forests. Continuous tree drilling was carried out to determine the age of trees and their infestation by wood-destroying fungi of the biotrophic complex. The mosaics of age generations were identified on the plans of sample plots; the area of each of them, the volume of trees in the mosaics and the homogeneity by age, and the amount of natural regeneration were determined. Indigenous spruce fir forests of the taiga of European Russia have a different age structure with a different number of age generations in the age series and various dynamic indicators of biogeocenoses. All of them have a mosaic arrangement of trees grouped by different age generations, growing in different sized areas and distinguished by an unequal degree of homogeneity in terms of age. This defines a complex age horizontal and vertical structure of biogeocenoses; the most important condition for sustainability of forest communities. Accounting of spruce natural regeneration showed significant differences in the number of undergrowth in spruce forests of different taiga subzones, which refers to a variety of horizontal structures of such forests. The ratio of the number of spruce undergrowth growing on decaying trunks of woody debris and on the ground is as follows: the number of 0.5 m high undergrowth in both growing conditions is almost equal, the number of over 3 m high undergrowth on deadwood trunks is less compared to the number of undergrowth of this height category on the ground.

**For citation:** Storozhenko V.G. Features of the Horizontal Structure of Forests of Spruce Formations in the European Taiga of Russia. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2022, no. 2, pp. 39–49. DOI: 10.37482/0536-1036-2022-2-39-49

**Keywords:** indigenous spruce forests, mosaics of age generations, natural regeneration of spruce, sustainability of forest communities, European taiga of Russia.

### *Введение*

В настоящее время в сформированных в длительной эволюционной динамике коренных лесных экосистемах бореальных лесов ведутся масштабные лесозаготовительные работы. Это приводит (в местах осуществления сплошных вырубок) к замене таких лесов производными лесными сообществами

как естественного, так и искусственного происхождения. Остается все меньше возможностей для изучения фундаментальных закономерностей совместного функционирования консортов разных ценотических и таксономических уровней лесных биогеоценозов, выработанных тысячелетиями развития биоты. Основные усилия лесной науки сосредоточены на разработке методов создания искусственных древостоев и выращивании максимальных объемов древесной биомассы в кратчайшие сроки. При этом зачастую практически не учитываются доказанные и лежащие в основе филогенеза лесных сообществ законы их устойчивого функционирования. С течением времени такой разрыв становится все более ощутимым. Коренные девственные леса сейчас можно встретить только в труднодоступных для заготовительной техники местах, далеко не во всех заповедниках, национальных парках и географически удаленных природных территориях Севера.

Вместе с тем в период, когда с применением тяжелой техники на огромных территориях вырубается коренные леса, особенно в европейской части России, проблемы изучения структур коренных разновозрастных биогеоценозов продолжают находиться в сфере внимания ученых как в нашей стране, так и за рубежом [1, 2, 4, 5, 7–9, 11, 16–19, 21, 24, 26]. Чем напряженнее становится ситуация с сокращением площадей коренных лесов, тем острее встают проблемы изучения закономерностей эволюционного формирования лесных экосистем. В этой связи значительный объем наших работ посвящен исследованию структур коренных девственных лесов европейской тайги России (например, [13, 14]), в частности мозаичной структуре разновозрастных лесов.

Цель работы – изучить особенности горизонтальных структур коренных девственных ельников подзон северной, средней и южной тайги Европейской России как важнейшие выработанные эволюцией характеристики устойчивости лесных сообществ.

#### *Объекты и методы исследования*

Объектами исследований стали коренные девственные ельники в каждой из подзон тайги Европейской России. В подзоне северной тайги – ельники Северодвинского лесничества Архангельской области; в подзоне средней тайги – ельники резервата «Вепский лес»; в подзоне южной тайги – ельники Центрально-Лесного биосферного заповедника. В не затронутых антропогенными воздействиями девственных биогеоценозах наиболее производительных условий произрастания ельников для каждой подзоны закладывали постоянные пробные площади (ПП), на которых проводили цикл работ по изучению параметров древостоев: лесоводственных (возрастных, горизонтальных), патологических (пораженность деревьев грибами дереворазрушающего комплекса). Состав работ включал в себя нумерацию деревьев всех пород на территории участков; разбивку площади на квадраты 10×10 м для удобства картирования деревьев, древесного опада, пораженности деревьев и размещения естественного возобновления; сплошное бурение деревьев у шейки корня возрастным буром Пресслера в целях фиксации их возраста и наличия гнилей разных типов и развития; картирование расположения деревьев и стволов древесного опада с определением стадий его разложения [13]. В камеральный период устанавливали возрастную структуру древостоев [2, 4, 5, 7, 11] и их динамические

характеристики [5]. К первому поколению относили деревья с предельными для породы возрастными, последнее поколение включало деревья подроста толщиной до 4 см на высоте груди возрастом до 80 лет (одно или два возрастных поколения). На планах ПП выделяли мозаики деревьев, относящихся к различным возрастным поколениям, устанавливали их площадь и однородность (чистоту) [10, 14]. Для древостоя каждой ПП по высоте и диаметру вычисляли фактический запас по разрядам высот: южная подзона – II разряд, средняя подзона – III разряд, северная подзона – IV разряд высот. Определяли объем ( $m^3/га$ ) деревьев в мозаиках возрастных поколений и стволов древесного отпада [15]. Чтобы перевести объем деревьев в фитомассу, использовали конверсионные коэффициенты для основных лесобразующих пород [6]: коэффициент конверсии ели северной тайги (1-я широтная полоса) составляет  $0,750 \pm 0,039$ , ели средней и южной тайги (2-я широтная полоса) –  $0,681 \pm 0,030$ . Фиксировали состав и количество естественного возобновления как начальной структуры возрастного ряда древостоев [3].

#### *Результаты исследования и их обсуждение*

Структуры коренных девственных лесных сообществ, не подвергающихся никаким антропогенным воздействиям и не испытывающих стрессовых эндогенных воздействий, формируются под влиянием факторов естественного конкурентного отбора растений фитоценоза и деятельности организмов гетеротрофного деструктивного комплекса, определенных эволюцией на дозированный отбор растений из состава фитоценоза в соответствии с динамическими характеристиками лесного сообщества. Эта общая для лесов эволюционного развития парадигма является основным законом формирования коренных лесных сообществ любых формаций и сукцессионного движения их к состоянию климакса [17–19, 24].

В исследованиях в качестве объекта фитоценоза приняты древостои, а в качестве гетеротрофного консорта – дереворазрушающие грибы биотрофного комплекса, поражающие живые деревья, и грибы ксилотрофного комплекса, разлагающие древесный отпад.

Объемы отпада деревьев определяются возрастной структурой древостоев, т. е. распределением деревьев по возрастным поколениям, и активностью грибов биотрофного комплекса. Грибы поражают живые деревья, вызывают гнили стволов и корней, способствуют переводу деревьев в структуру валежа, составляющего значительную часть общей мортмассы лесного сообщества. Таким образом, прежде всего необходимо описать возрастные структуры принятых к изучению древостоев (табл. 1).

Представленные в таблице биогеоценозы имеют абсолютно разновозрастное строение древостоев, но находятся на разных этапах сукцессионного развития (фазах динамики), что определяется объемом деревьев в возрастных поколениях. Фаза дигрессии древостоя 1 обусловлена большим объемом деревьев в поколениях старшего возраста, это гарантирует и значительный объем древесного отпада по крайней мере из трех первых возрастных поколений – от 240 до 360 лет. Древостой 3 отнесен к демулационной фазе динамики: наибольший объем деревьев сосредоточен в молодых по сравнению с остальными возрастными поколениями. По утверждению И.И. Гусева [4], в фазе климакса находится древостой, в котором наибольший объем деревьев приходится на середину возрастного ряда древостоя – в нашем случае это древостой 2.

Таблица 1

## Возрастные структуры коренных еловых древостоев тайги Европейской России

№ ПП	Лесоводственная характеристика: состав; тип леса; бонитет; полнота; запас, м <sup>3</sup> /га; размер ПП, га; фаза динамики	Показатели	Возрастные поколения							
			До 80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321–360
1	10Е+С,Б; бр-чер; IV; 0,6; 170,0; 0,2; Дг	Распределение запаса, м <sup>3</sup> /га / % от общего	Ед	<u>16,5</u> 9,7	<u>4,3</u> 2,5	<u>22,6</u> 13,3	<u>11,4</u> 6,7	<u>38,1</u> 22,4	<u>15,9</u> 9,4	<u>61,2</u> 36,0
		Пораженность деревьев ДРГ, %	3,0	15,7	39,3	43,5	69,5	50,0	76,8	63,2
2	10Е+Ос; майкис; II; 0,8; 361,3; 0,16; Кл	Распределение запаса, м <sup>3</sup> /га / % от общего	Ед	<u>18,0</u> 5,0	<u>104,8</u> 29,0	<u>144,5</u> 40,0	<u>57,8</u> 16,0	<u>36,2</u> 10,0	–	–
		Пораженность деревьев ДРГ, %	2,6	31,5	40,0	50,0	47,7	57,1	–	–
3	8Е1Б1Ос; кис-нем; I; 0,7; 328,4; 0,48; Дм	Распределение запаса, м <sup>3</sup> /га / % от общего	<u>3,9</u> 1,2	<u>104,8</u> 31,9	<u>86,8</u> 26,4	<u>64,0</u> 19,5	<u>68,9</u> 21,0	–	–	–
		Пораженность деревьев ДРГ, %	14,8	16,7	20,9	21,1	41,2	–	–	–

Примечание: ПП 1 расположена в Архангельской области, 2 – в резервате «Вепский лес», 3 – в Центрально-Лесном биосферном заповеднике. Бр-чер – бруснично-черничный; май-кис – майниково-кисличный; кис-нем – кислично-неморальный. Дг – дигрессивная; Кл – климаксовая; Дм – демутационная. ДРГ – дереворазрушающие грибы (биотрофный комплекс).

Можно отметить, что возрастная структура коренных девственных ельников (как и древостоев других формаций аналогичного происхождения) в каждом отдельном случае учета уникальна и не повторилась ни разу за все наши более чем 40-летние наблюдения (более 300 постоянных ПП).

Следует обратить внимание на закономерную тенденцию увеличения пораженности деревьев грибами биотрофного комплекса в возрастных поколениях от последнего (подрост) к первому (предельные возраста):  $r = 0,91$  при  $M_r = 0,28$  и  $t = 45,2$ . Эта закономерность наблюдается у древостоев всех формаций, имеющих разновозрастную структуру.

Уникальность разнообразия возрастных структур коренных ельников определяет и разнообразие их горизонтальной структуры, как в каждом отдельном биогеоценозе, так и между биогеоценозами.

Размещение деревьев разного возраста на планах ПП позволяет выделить и графически объединить в мозаики деревья, относящиеся к определенным возрастным поколениям. В зависимости от присутствия в составе мозаик

деревьев одного возрастного поколения или примеси деревьев других возрастных поколений мозаики различаются по однородности (чистоте) и обозначаются индексами от 1 (абсолютно однородные) до 0,5 (смешанные). В однородные мозаики входят деревья одного возрастного поколения, обозначаемые индексом 1. По мере прибавления деревьев из других возрастных поколений в процентном соотношении однородность мозаик снижается до 0,6. Группы деревьев с индексом менее 0,5 как мозаики не выделяются и характеризуются как абсолютно смешанные.

Расположение мозаик на планах ПП мы не приводим, поскольку общие закономерности их содержания и размещения по площади биогеоценозов одни и те же в разных мозаиках: конфигурации мозаик в ельниках любых биогеоценозов различны по площади, мозаики отличаются по однородности, пораженности дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса и объемам деревьев в составе мозаик разных возрастных поколений.

В подтверждение приводим описание мозаик возрастных поколений древостоев, принятых для анализа ПП (табл. 2). Представленные в качестве примера древостои с различными динамическими характеристиками существенно отличаются по площади мозаик каждого возрастного поколения и по однородности деревьев разного возраста в составе мозаик.

Таблица 2

#### Характеристики мозаик древостоев пробных площадей

№ ПП	Показатели	Возрастные поколения							
		До 80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321–360
1	Площадь, га / % от площади пробы	Под-рост	0,026 13	0,004 2	0,130 65			0,040 20	
	Однородность		1,0–0,8	0,7	Менее 0,5			1,0–0,85	
2	Площадь, га / % от площади пробы	0,05 30		0,03 30	0,08 40		–		
	Однородность	Менее 0,5		1,0–0,7	0,5				
3	Площадь, га / % от площади пробы	0,03 6	0,38 80	0,04 8	0,02 4	0,01 2		–	
	Однородность	1,0–0,8	0,7–0,8	1,0–0,8	0,6–0,7		1,0		

Примечание: Древостой ПП 1 включает девять 40-летних возрастных поколений и 1-е поколение – 321–360 лет; в категорию «до 80 лет» входит два 40-летних поколения подроста.

В каждом из древостоев почти все слагающие их мозаики определенных возрастных поколений имеют разные параметры однородности. Однородные (чистые) по составу мозаики незначительных по площади размеров выделены только в двух случаях (ПП 1 и 3).

Содержание мозаик по возрастному параметру соответствует динамическим показателям биогеоценозов ПП: в древостое дигрессивной фазы динамики наибольшие площади леса сосредоточены в мозаиках старших возрастов, даже

если они неоднородны по возрастному составу, в древостое климаксовой фазы динамики максимальные площади деревьев сконцентрированы в мозаиках середины возрастного ряда; в древостое демулационной фазы – в мозаиках младших возрастов, до 120 лет.

Можно констатировать, что коренные разновозрастные еловые древостои таежной зоны по параметрам мозаик возрастных поколений имеют самые разнообразные характеристики. Такое разнообразие определяет сложную горизонтальную и, следовательно, вертикальную структуру древостоев. Это нужно рассматривать как важнейшее условие формирования устойчивости лесных сообществ.

Определенный интерес представляют данные об объеме деревьев, составляющих возрастные поколения в изучаемых древостоях. Эти данные позволяют в фактических величинах сравнить древесную биомассу мозаик в составе лесных сообществ, имеющих разные динамические показатели (табл. 3). Одновременно по объемам деревьев рассчитана фитомасса в мозаиках возрастных поколений, что дает возможность найти массы  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  и энергию (Q) депонированные в древесине деревьев мозаик.

Таблица 3

**Объем ( $\text{м}^3/\text{га}$ ) и фитомасса ( $\text{т}/\text{га}$ ) деревьев в мозаиках возрастных поколений древостоев с разными динамическими показателями**

№ ПП	Показатели	Возрастные поколения								
		До 40	До 80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321–360
1	Объем, $\text{м}^3/\text{га}$	–	40,2	110,1				4,8	8,6	6,3
	Фитомасса, $\text{т}/\text{га}$	–	30,2	82,6				3,6	6,5	4,7
2	Объем, $\text{м}^3/\text{га}$	7,5	117,3	214,5	22,0		–			
	Фитомасса, $\text{т}/\text{га}$	5,1	79,9	146,1	15,0		–			
3	Объем, $\text{м}^3/\text{га}$	6,8	141,2	73,8	97,0	9,5	–			
	Фитомасса, $\text{т}/\text{га}$	4,6	96,2	50,3	66,1	6,5	–			

Здесь не приводится алгоритм вычисления этих показателей. Но расчет их выполнен с применением формул микогенного ксилолиза В.А. Соловьева [12] и опубликован в наших прежних работах [14 и др]. По этим же формулам определяется сток продуктов ксилолиза при разложении древесины древесного отпада (валежа). Древесный отпад как структура общей мортмассы лесных биогеоценозов занимает важное место в трофотопических цепях общего баланса биомассы лесных сообществ [13, 14, 20, 22, 23, 26].

В горизонтальных структурах коренных еловых древостоев естественное возобновление можно рассматривать как консорт, определяющий будущее строение разновозрастного сообщества, его способность к устойчивому развитию. В девственных разновозрастных ельниках возможно появление естественного возобновления ели под пологом сомкнутого древостоя благодаря его неравномерной полноте, теневыносливости ели и, как правило, куртинному или групповому размещению по площади биогеоценоза подрост ели. Количество елового подрост в коренных ельниках при естественном формировании древостоев всегда достаточное для формирования последующих поколений леса и его разновозрастной структуры.

К особенностям размещения елового подроста в горизонтальных структурах ельников можно отнести его способность к появлению и росту на разлагающихся стволах валежа. Древесный отпад в процессе ксилолиза древесины грибами дереворазрушающего комплекса ксилотрофов разлагается с выделением  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  и  $Q$ , а также некоторого количества зольных элементов. Таким образом, на стволах валежа начиная с 3-й стадии разложения [13, 25], при которой деструктивная активность грибов и эмиссия продуктов ксилолиза древесины достигают наивысшей степени, более вероятно появление всходов подроста ели (как и сопутствующих пород), чем на поверхности почвы [20, 23]. Исходя из формулы ксилолиза древесины баланс по массе составляет:  $100$  (частей древесной массы) +  $138,2$  (частей  $\text{O}_2$ ) =  $182,6$  (частей  $\text{CO}_2$ ) +  $55,8$  (частей  $\text{H}_2\text{O}$ ) +  $19,89$  (кДж/г) [12].

В табл. 4 представлены данные о количестве подроста ели в биогеоценозах ПП с распределением по подзонам тайги и грациям высоты. В качестве примера приведены фактические результаты подсчета подроста ели на стволах валежа и на поверхности почвы ПП 3 (южная тайга). По данным А.Д. Волкова [1], в северных карельских коренных разновозрастных ельниках количество подроста составляет в среднем 4,5 тыс. шт./га при среднем возрасте подроста от 2,5 до 3,0 м более 70 лет.

Таблица 4

**Количество подроста ели в биогеоценозах пробных площадей**

№ ПП	Всего	В том числе по грациям высоты (м)					
		До 0,5	0,6–1,0	1,1–1,5	1,6–2,0	2,1–2,5	2,6–3,0
1	1988 шт./га	766	339	189	333	150	211
2	15 087 шт./га	8625	5187	876	175	118	106
3	7275 шт./га,	3488	1025	675	1075	787	225
	в том числе	1709-49	349-34	196-29	193-18	228-28	18-8
	на валеже, шт.-%	1779-51	676-66	479-71	882-82	559-72	207-92
	на почве, шт.-%						

Такие показатели, по мнению автора, характерны для коренных девственных ельников. Наши данные по среднему возрасту подроста для таких же высот практически аналогичны приведенным для Карелии. Для всех граций высот средний возраст елового подроста ельников северной тайги имеет следующие значения (лет): высота до 0,5 м –  $22 \pm 1,5$ ; 0,6–1,0 м –  $32 \pm 1,0$ ; 1,1–1,5 м –  $38 \pm 1,9$ ; 1,6–2,0 м –  $50 \pm 4,1$ ; 2,1–2,5 м –  $57 \pm 3,8$ ; более 2,5 м –  $74 \pm 5,2$ .

Данные табл. 4 показывают значительные различия количества подроста в ельниках разных подзон тайги, что объясняется разнообразием горизонтальных структур таежных ельников, в том числе разнообразием структур подроста. Прослеживается также тенденция уменьшения количества подроста по мере увеличения его высоты и перехода в категорию подгона. Соотношение подроста, растущего на стволах валежа и на поверхности почвы, такое: количество деревьев высотой до 0,5 м на стволах валежа и на почве почти равно, а на стволах валежа при высоте подроста более 3 м число подроста меньше по сравнению с числом подроста этой категории высоты на почве. Данный факт может иметь два объяснения. Во-первых, если для появления всходов ели условия разлагающейся древесины благоприятны, то с дальнейшим ростом дерева они становятся все более жесткими для формирования корневой системы подроста и ее влагообеспечен-



ности; во-вторых, стволы валежа по мере разложения постепенно теряют форму, и корневая система подроста приближается к поверхности почвы, менее богатой питательными веществами в сравнении с разлагающимся валежем.

### Выводы

1. Коренные леса еловых формаций Европейской России являются уникальными природными комплексами, сохранившими структуры и закономерности совместного функционирования консортов эволюционно сформированных лесных сообществ.

2. Все коренные еловые леса имеют разновозрастное строение и разное количество возрастных поколений в возрастных рядах, различные динамические показатели биогеоценозов.

3. По мере увеличения возраста поколений от последнего (подрост) до первого (предельные возраста для ели) увеличивается пораженность деревьев древоразрушающими грибами биотрофного комплекса.

4. Коренные еловые леса характеризуются мозаичным расположением деревьев различных возрастных поколений, занимающих разную по размеру площадь и имеющих неодинаковую степень однородности по возрастному показателю, что определяет сложную возрастную, горизонтальную, вертикальную структуру биогеоценозов – важнейшее условие формирования устойчивости лесных сообществ.

5. Учеты естественного возобновления ели как начальной структуры возрастного ряда древостоев показали значительные различия в количестве подроста в ельниках разных подзон тайги, что объясняется разнообразием горизонтальных структур таежных ельников.

6. Определены соотношения количества подроста ели, растущего на разлагающихся стволах древесного опада и на поверхности почвы. Показаны почти равные величины для подроста высотой до 0,5 м и постепенное убывание количества подроста на стволах валежа по сравнению с количеством подроста на почве к высоте более 3 м.

7. Закономерности структурного строения коренных лесов эволюционного развития по критериям разнообразия возрастных и горизонтальных структур, разновозрастности и мозаичности должны учитываться при формировании устойчивых лесов долговременного функционирования.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Волков А.Д. Биоэкологические основы эксплуатации ельников северо-запада таежной зоны России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 250 с. Volkov A.D. *Bioecological Basis for Exploitation of Spruce Forests of the Northwest of the Russian Taiga Zone*. Petrozavodsk, KarRC RAS, 2003. 250 p.

2. Воропанов П.В. Естественная история ельников Севера и их внутренняя структура // Сб. тр. Поволж. лесотехн. ин-та. 1949. № 6. С. 3–38. Voropanov P.V. *Natural History of Spruce Forests of the North and Their Internal Structure*. *Sbornik trudov Povolzhskogo lesotekhnicheskogo instituta*, 1949, no. 6, pp. 3–38.

3. Грязькин А.В. Возобновительный потенциал таежных лесов (на примере ельников Северо-Запада России): моногр. СПб.: СПбГЛТА, 2001. 188 с. Gryazkin A.V. *Regeneration Potential of Taiga Forests (Case Study of Spruce Forests of the North-West of Russia)*: Monograph. Saint Petersburg, SPbGLTA Publ., 2001. 188 p.

4. Гусев И.И. Структура и особенности таксации ельников Севера. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 76 с. Gusev I.I. *Structure and Features of Inventory of Spruce Forests of the North*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1964. 76 p.

5. Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с. Dyrenkov S.A. *Structure and Dynamics of Taiga Spruce Forests*. Leningrad, Nauka Publ., 1984. 176 p.

6. Замолодчиков Д.Г., Уткин А.И., Честных О.В. Коэффициенты конверсии запасов насаждений в фитомассу основных лесообразующих пород России // Лесная таксация и лесоустройство. 2003. № 1. С. 119–127. Zamolodchikov D.G., Utkin A.I., Chestnykh O.V. Conversion Rates of Stand Volume to Phytomass of Main Forest-Forming Species in Russia. *Lesnaya taksatsiya i lesoustroystvo*, 2003, no. 1, pp. 119–127.

7. Ивашкевич Б.А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесн. хоз-во и лесн. пром-сть. 1929. № 10. С. 36–44; № 11. С. 40–47; № 12. С. 41–46. Ivashkevich B.A. Virgin Forest, Features of Its Structure and Development. *Lesnoye khozyaystvo i lesnaya promyshlennost'*, 1929, no. 10, pp. 36–44; no. 11, pp. 40–47; no. 12, pp. 41–46.

8. 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'sky V.G., Khlebopros R.G., Buzykin A.I., Ovchinnikova T.M. Modeling of Forest-Forming Process: Phenomenological Approach. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2005, no. 1, pp. 3–11.

9. Комин Г.Е., Семечкин И.В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33. Komin G.E., Semechkin I.V. Age Structure of Forest Stands and Principles of Its Typification. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1970, no. 2, pp. 24–33.

10. Плотников В.В. О горизонтальной структуре древесного яруса лесных сообществ // Лесоведение. 1968. № 5. С. 3–11. Plotnikov V.V. On the Horizontal Structure of the Tree Layer of Forest Communities. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1968, no. 5, pp. 3–11.

11. Побединский А.В. Сравнительная оценка одновозрастных и разновозрастных древостоев // Лесн. хоз-во. 1988. № 2. С. 40–43. Pobedinsky A.V. Comparative Assessment of Even-Aged and Uneven-Aged Stands. *Lesnoye khozyaystvo*, 1988, no. 2, pp. 40–43.

12. Соловьев В.А. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. С. 140–172. Solov'yev V.A. Mycogenic Xylolysis, Its Ecological and Technological Significance. *Scientific Basis of Forest Resistance to Wood-Destroying Fungi*. Moscow, Nauka Publ., 1992, pp. 140–172.

13. Стороженко В.Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69. Storozhenko V.G. Dating of Spruce Deadwood Decomposition. *Ekologia* [Russian Journal of Ecology], 1990, no. 6, pp. 66–69.

14. Стороженко В.Г., Быков А.В., Бухарева О.А., Петров А.В. Устойчивость лесов. Теория и практика биогеоценотических исследований. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 171 с. Storozhenko V.G., Bykov A.V., Bukhareva O.A., Petrov A.V. *Sustainability of Forests. Theory and Practice of Biogeocenotic Research*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2018. 171 p.

15. Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора: таблицы для таксации леса. М.; Л.: Лесн. пром-сть, 1952. 854 с. Tret'yakov N.V., Gorskiy P.V., Samoylovich G.G. *Handbook of a Forest Cruiser: Tables for Forest Inventory*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1952. 854 p.

16. Ярошенко А.Ю., Потанов П.В., Турубанова С.А. Малонарушенные лесные территории Европейского Севера России. М.: Гринпис России, 2001. 72 с. Yaroshenko A.Yu., Potanov P.V., Turubanova S.A. *The Last Intact Forest Landscapes of Northern European Russia*. Moscow, Greenpeace Russia Publ., 2001. 75 p.

- 
17. *Classification of Plant Communities*. Ed. by R.H. Whittaker. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 1978. 408 p. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-94-009-9183-5>
  18. Clements F.E. Nature and Structure of the Climax. *Journal of Ecology*, 1936, vol. 24, no. 1, pp. 252–284. DOI: <https://doi.org/10.2307/2256278>
  19. Clements F.E. *Dynamics of Vegetation*. New York, The H.W. Wilson Company, 1949. 296 p.
  20. Harmon M.E., Chen H. Course Woody Debris Dynamics in Two Old-Growth Ecosystems. *BioScience*, 1991, vol. 41, iss. 9, pp. 604–610. DOI: <https://doi.org/10.2307/1311697>
  21. Ivantsov S., Bjelkåsen T., Sørensen O.J. Structures in Old Growth Forest Stands in the Yula River Basin. *The Last Large Intact Forests in Northwest Russia*. Ed. by K. Spidsø, O.J. Sørensen. Copenhagen, Nordic Council of Ministers, 2009, pp. 67–75.
  22. Jia-Bing W., De-Xin G., Shi-Jie H., Mi Z., Chang-Jie J. Ecological Functions of Coarse Woody Debris in Forest Ecosystem. *Journal of Forestry Research*, 2005, vol. 16, iss. 3, pp. 247–252. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02856826>
  23. Krankina O.N., Harmon M.E. Dynamics of the Dead Wood Carbon Pool in Northwestern Russian Boreal Forests. *Water, Air and Soil Pollution*, 1995, vol. 82, iss. 1-2, pp. 227–238. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01182836>
  24. Sells G.H. The Climax Concept. *The Botanical Review*, 1960, vol. 26, iss. 4, pp. 534–545. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02940574>
  25. Shorohova E.V., Shorohov A.A. Coarse Woody Debris Dynamics and Stores in a Boreal Virgin Spruce Forest. *Ecological Bulletins*, 2001, no. 49, pp. 129–135. Available at: <http://www.jstor.org/stable/20113270> (accessed 20.08.20).
  26. Sørensen O.J., Bjelkåsen T., Ivantsov S.V. Examples of the Internal Stand Structures (A-Diversity) Old Growth Forest in the Yula River Basin – Arkhangelsk Region. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2013, no. 2, pp. 98–107. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/294/lh11.pdf>