

Научная статья

УДК 630.221.2: 630.181.522

DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2021.3.02

## Динамика внутривидовой конкуренции ели под пологом южно-таежных березняков и после рубки березы

**Наталья Алексеевна Рыбакова**<sup>1</sup>

кандидат сельскохозяйственных наук

**Аннотация.** Изучена динамика напряженности внутривидовой конкуренции елового яруса при изменении парцеллярной структуры в разных стадиях онтоценогенеза насаждений. Объекты исследований – южно-таежные березняки с популяцией ели под пологом и еловые насаждения, формирующиеся после рубки березового полога. Для анализа использован индекс конкуренции CVU, который рассчитан по соотношению объемов крон деревьев (по Biding).

В березняках в стадии возмужания на 92% площади сформировались парцеллы с елью во втором ярусе. Доминируют парцеллы без живого напочвенного покрова. Высокая дробность парцеллярной структуры (26,1 участков парцелл на 1 га) при переходе березняка в стадию зрелости становится менее дробной – до 11,1 участков на 1 га.

В березняках в первой половине стадии зрелости во втором ярусе ели индекс конкуренции CVU равен 3. Во второй половине стадии зрелости уменьшение числа лидирующих деревьев приводит к снижению CVU до 2. Значительное увеличение объема крон елей в начале стадии старения вновь повышает CVU до 3. Влияние деревьев второго яруса на подрост ели в течение 20 лет наблюдений снижается с CVU = 1,370 до CVU = 2,3. Объем кроны елей, лидирующих во втором ярусе, тесно связан с площадью горизонтальной проекции кроны. Коэффициент корреляции в течение периода наблюдений повышается с 0,78 до 0,99. У конкурирующих деревьев объем кроны связан с их высотой, коэффициент корреляции в течение 20 лет повышается с 0,48 до 0,93.

Через 20 лет после рубки березового полога формируется ельник в стадии жердняка. Между лидирующими в первом ярусе елями низкий индекс конкуренции CVU = 0,93. При переходе к стадии возмужания увеличение числа лидирующих елей приводит к усилению конкуренции в 3,7 раза (до CVU = 3,41), почти не изменяясь до конца этой стадии онтоценогенеза (до CVU = 3,44). Влияние первого яруса ели на второй ярус при переходе от стадии жердняка к стадии возмужания изменяется незначительно – от CVU = 11,1 до CVU = 10,3.

**Ключевые слова:** южно-таежные березняки, популяция ели, парцеллярная структура фитоценоза, индекс конкуренции.

**Для цитирования:** Рыбакова Н.А. Динамика внутривидовой конкуренции ели под пологом южно-таежных березняков и после рубки березы // Лесохозяйственная информация. 2021. № 3. С. 21–34. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2021.3.02.

<sup>1</sup> Институт лесоведения РАН, старший научный сотрудник (с. Успенское, Одинцовский г.о., Московская обл., Российская Федерация), 1986620@gmail.com

Original article

DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2021.3.02

## Dynamics of Intrapopulation Competition of Spruce under the Canopy of Southern Taiga Birch Forests and after Birch Felling in the Ontocenogenesis of Forest Stands

**Natalya A. Rybakova<sup>1</sup>**

*Candidate of Agricultural Sciences*

**Abstract.** The dynamics of the intensity of intrapopulation competition of the spruce layer with changes in the parcel structure at different stages of plantings ontogenesis is studied. The objects of research are southern taiga birch forests with a population of spruce under the canopy and spruce stands formed after cutting the birch canopy. The competition index CVU was used for the analysis. Index CVU is calculated from the ratio of the volumes of tree crowns in the group (by Bidding).

The competition index (CVU) was used to analyze the relationships between the layers of the spruce cenopopulation in the stand, between the leading and competing trees of the same layer. To assess intrapopulation competition, CVU used the method of calculating the sum of ratios of volumes of crowns of fir trees developed by Biding.

In birch forests in the first half of the stage of ontogenesis "maturity" in the second tier of spruce, the competition index  $CVU = 3$ . In the second half of the "maturity" stage, a decrease in the number of leading trees leads to a decrease in CVU to 2. A significant increase in the volume of spruce crowns at the beginning of the "aging" stage again increases CVU to 3. The influence of second-tier trees on spruce undergrowth during 20 years of observation decreases from  $CVU = 1370$  to  $CVU = 23$ .

The volume of the crown of fir trees leading in the second tier is closely related to the cross-sectional area of the crown. The correlation coefficient increases from 0.78 to 0.99 during the observation period. In competing trees, the crown volume is related to their height, and the correlation coefficient increases from 0.48 to 0.93 over 20 years.

20 years after the cutting of the birch canopy, a spruce forest is formed in the stage of ontogenesis "pole-stage stand". Between the fir trees leading in the first tier, the competition index is low  $CVU = 0.93$ . During the transition to the "maturity" stage, an increase in the number of leading fir trees leads to an increase in competition by 3.7 times to  $CVU = 3.41$ , almost unchanged until the end of this stage of ontogenesis (up to  $CVU = 3.44$ ). The influence of the first tier of spruce on the second tier during the transition from the "pole-stage stand" to the "maturity" stage varies slightly from  $CVU = 11.1$  to  $10.3$ .

**Keywords:** southern taiga, birch forests, under-canopy spruce stand, competition index.

**For citation:** Rybakova N.A. Dynamics of Intrapopulation Competition of Spruce under the Canopy of Southern Taiga Birch Forests and after Birch Felling in the Ontocenogenesis of Forest Stands // Forestry information. 2021. № 3. P. 21–34. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2021.3.02.

<sup>1</sup> Institute of Forest Science Russian Academy of Sciences, Senior Researcher (Uspenskoe village, Odintsovo city, Moscow region, Russian Federation), 1986620@gmail.com

## Введение

Одна из задач биогеоценологии – изучение взаимоотношений растений между собой и с окружающей средой в процессе их онтоценогенеза [1]. Напряженность конкурентных взаимодействий растений меняется в связи с трансформацией пространственной организации фитоценоза и определяется его возрастной структурой. При этом все большее значение приобретает принцип количественного описания конкурентных отношений с помощью различных индексов конкуренции [2, 3]. Для их вычисления используют таксационные, морфологические и другие показатели [4, 5].

В южной тайге европейской части России на 48% площади земель, занятых лесной растительностью, произрастают мелколиственные, преимущественно березовые, насаждения, образовавшиеся после сплошных рубок коренных ельников. На Северной ЛОС Института лесоведения РАН (Ярославская обл., Рыбинский район) в южной тайге на постоянных пробных площадях (ПП) в течение 35 лет проводят комплексные исследования сукцессионных процессов в типичных для южной тайги березняках с подпологовой популяцией ели и после рубки древостоев березы с сохранением ели предварительной генерации [6].

В статье рассматривается динамика напряженности внутривидовой конкуренции ели

при трансформации парцеллярной структуры в различных стадиях онтоценогенеза березовых насаждений со вторым ярусом ели и еловых насаждений, формирующихся после рубки березы.

## Объекты и методика исследований

Для исследований в 1998 г. были заложены 2 постоянные пробные площади (ПП 23 и ПП 24) по 0,26 га. Пробные площади расположены в характерных для района исследований березняках кислично-черничной группы типов леса [7].

ПП 24 заложена в 66-летнем березняке, в котором после сплошной рубки коренного ельника в процессе демутационной смены формируется подпологовая популяция ели. Березняк имеет сложное вертикальное строение и состоит из трех ярусов. В составе первого яруса древостоя преобладает берёза повислая (*Betula pendula* Roth.), во втором – ель обыкновенная (*Picea abies* L.), подрост представлен исключительно елью этого вида (табл. 1).

ПП 23 расположена на участке, где в 1978 г. была проведена сплошная рубка древостоя березы с сохранением подроста и второго яруса (тонкомера) ели. Применялась узкопасечная технология разработки лесосек (ширина трелевочных волоков – 5–6 м, пасечных участков – 30–35 м). Соблюдение технологии рубки и контроль

**Таблица 1.** Таксационная характеристика древостоев в год закладки пробных площадей

№ ПП	Ярус древостоя	Состав	Число деревьев, тыс. шт./га	Средние		
				Возраст (А), лет	Высота (Н), м	Диаметр ствола (D <sub>1,3</sub> ), см
24	Первый	59Б	0,31	65	27,1	22,8
		410с	0,10	65	30,2	33,9
	Второй	77Е	0,52	49	10,8	11,4
		23Б	0,11	50	15,8	11,5
	Подрост	100Е	4,41	36	5,6	-
23	Первый	92Е	3,75	30	8,6	8,4
		70с	0,23	20	10,2	7,9
		1Б	0,06	20	11,2	7,3
	Подрост	100Е	1,61	25	1,8	-

сотрудников ИЛАН обеспечили высокую сохранность подроста ели. Через 6 лет после рубки березы были вырублены деревья возобновившихся мелколиственных пород. Через 20 лет после рубки на участках между технологическими волоками (пасечные участки) сформировался сомкнутый древостой ели с числом деревьев 3,75 тыс. шт./га в первом ярусе и 1,61 тыс. шт./га в подросте.

На пробных площадях проведено картирование и сплошной пересчет деревьев, определены их принадлежность к ярусам древостоя, возраст, биометрические показатели: диаметр ствола, высота, параметры кроны деревьев (площадь горизонтальной проекции, протяженность по высоте дерева).

Возраст ели в подросте устанавливали по числу мутовок в первом и втором ярусах, а также по числу годичных слоев на кервах учетных деревьев; возраст березы – путем подсчета годичных слоев на пнях срубленных модельных деревьев. Объем кроны елей был рассчитан как объем конуса по площади горизонтальной проекции кроны и ее протяженности. Площадь горизонтальной проекции кроны ели вычислена как площадь эллипса по радиусам кроны, измеренным в четырех направлениях (по сторонам света).

Обработку данных проводили с использованием специальной компьютерной программы в Adobe Photoshop, которая позволяет на картографическом плане ПП показать размещение деревьев и горизонтальную проекцию их кроны.

Внутриценотическую конкуренцию в еловой популяции рассматривали на основе динамики парцеллярной структуры фитоценоза. При внутриценотическом расчленении фитоценоза использовали теоретические положения о парцеллярной структуре Н.В. Дылиса [8]. Построение парцеллярной структуры проводили с учетом стадий онтоценогенеза березовых и еловых насаждений, что обеспечило совместный анализ восстановительно-возрастной динамики производной и коренной ценопопуляции при демулационном процессе. Для выделения стадий онтоценогенеза насаждений использованы классификации М.В. Рубцова [9] и Е.П. Смолоногова [10]. В березняке исследования проводили в стадиях

зрелости и старения; в ельнике, формирующемся после рубки березы, – жердняка и возмужания.

Согласно методике [11, 12], для каждого яруса фитоценоза были определены диагностические признаки выделения парцелл. В древесном ярусе учитывали ярусность (первый ярус, второй ярус, подрост), стадию онтоценогенеза верхнего яруса, видовой состав, сомкнутость полога еловой популяции. При выделении парцелл доминирующим в ценопопуляции ели принимается ярус, обладающий сомкнутостью полога более 50%.

Диагностику живого напочвенного покрова проводили по характерным видам в травяно-кустарничковом ярусе, имеющим наиболее высокое постоянство в синтаксоне. По напочвенному покрову на ПП 23 и 24 были выделены группы диагностических видов: кислично-костяничная (КК), кислично-голокучниковая (КГ), чернично-долгомошная (ЧД), щитовниковая (ЩТ). Парцеллы, в которых напочвенный покров слабо развит (проективное покрытие менее 5%), вследствие сильного влияния высокой сомкнутости елового древостоя, названы мертвопокровными (МП).

Названия парцелл устанавливали по доминантным видам растений всех ярусов фитоценоза. Каждая парцелла обозначалась формулой, с указанием названия ярусов фитоценоза. В березняке в формуле парцеллы указывается название вида деревьев, стадия онтоценогенеза (з – зрелость, с – старение) и возраст березы ( $B_{3(66)}$ ,  $B_{3(76)}$ ,  $B_{с(86)}$ ), элемент морфоструктуры древостоя ели ( $E_2$ ,  $E_{СП}$ ), группа диагностических видов в напочвенном покрове. Элементы морфоструктуры ели обозначаются:  $E_2$  – ель во втором ярусе древостоя,  $E_{СП}$  – сомкнутый подрост ели,  $E_{НП}$  – несомкнутый подрост ели. Примеры обозначения парцелл в березняках:  $B_{3(76)}-E_2$ -КГ – березовая в стадии зрелости (76 лет) со вторым ярусом ели, кислично-голокучниковая;  $B_{с(86)}-E_2$ -КК – березовая в стадии старения (86 лет) со вторым ярусом ели, кислично-костяничная;  $B_{3(66)}-E_{СП}$ -МП – березовая в стадии зрелости (66 лет) с сомкнутым подростом ели, мертвопокровная.

В ельнике, формирующемся после рубки березы, использована классификация стадий

онтоценогенеза Е.П. Смолоногова [10]. В таких древостоях высотная дифференциация деревьев четко не выражена. На основе анализа динамики структуры и роста древостоев, образовавшихся после рубки березы, условно выделены: первый ярус, включающий деревья высотой больше 13,0 м; второй ярус – 4,1–13,0 м; подрост – 0,1–4,0 м [13]. К ельнику в стадии жердняка ( $E_{ж}$ ) относили участки с доминированием ели высотой 4,1–13,0 м и сомкнутостью полога более 50%. Участки, на которых преобладают деревья высотой более 13,0 м и с сомкнутостью полога более 50%, отнесены к стадии возмужания, которая характеризуется снижением прироста деревьев по высоте, началом семеношения ели. Такие парцеллы обозначены  $E_{в}$ . Примеры обозначения парцелл в ельнике, формирующемся после рубки березы:  $E_{ж}$ -МП – еловая в стадии жердняка мертвопокровная,  $E_{в}$ -КК – еловая в стадии возмужания кислично-костяничная. Помимо основных парцелл на технологических волоках выделены дополняющие парцеллы:  $O_{сж}$  – осиновая в стадии жердняка,  $O_{лж}$  – ольховая в стадии жердняка,  $O_{св}$  – осиновая в стадии возмужания.

Границы парцелл на первом этапе определяли на планах ПП визуально. Окончательное выделение границ парцелл проводили после расчетов параметров древостоя с использованием специально разработанной компьютерной программы. Для каждой парцеллы по ярусам древостоя ели рассчитывали следующие показатели:

- ✓ число деревьев ели на 1 га, или густоту ( $P$ , тыс. шт./га);
- ✓ средний возраст ( $A$ , лет);
- ✓ среднюю высоту ( $H$ , м);
- ✓ средний диаметр ствола на высоте 1,3 м ( $D_{1,3}$ , мм) и 0,1 м ( $D_{0,1}$ , мм);
- ✓ среднюю площадь горизонтальной проекции крон ( $S_{к}$ , м<sup>2</sup>);
- ✓ средний объем кроны ( $V_{к}$ , м<sup>3</sup>);
- ✓ сомкнутость елового полога ( $S_{п}$ , %);
- ✓ сомкнутость крон елей ( $S_{кр}$ , %).

Разница между значениями показателей сомкнутости ( $S_{кр} - S_{п}$ ) дает представление о доле участия перекрытий крон древостоев в площади парцеллы.

Для анализа напряженности внутривидовой конкуренции ели при трансформации парцеллярной структуры насаждений в различных стадиях онтоценогенеза использовали индекс конкуренции. В литературе предлагаются различные эмпирические индексы конкуренции. Известно, что использование индекса конкуренции существенно повышает адекватность регрессионных уравнений, оценивающих продукционные показатели дерева [4].

Выбору метода расчета индекса конкуренции предшествовала сравнительная оценка различных способов его исчисления [2–5, 14, 15]. Для определения индекса конкуренции на ПП 23 и ПП 24 был использован индекс CVU, рассчитываемый как сумма отношений объемов крон лидирующих и конкурирующих деревьев, предложенный Biging [16].

$$CVU = CV_i / CV_j,$$

где:

- $CV_i$  – объем кроны лидирующего дерева  $i$ ;
- $CV_j$  – объем кроны дерева-конкурента  $j$ .

Для расчета индекса CVU на планах ПП 23 и ПП 24 были выбраны участки площадью 500 м<sup>2</sup> в преобладающих мертвопокровных парцеллах: на ПП 24 – в парцелле  $B_{3(66)}$ - $E_2$ -МП, на ПП 23 –  $E_{ж}$ -МП. В этих парцеллах наиболее высокая плотность и внутривидовая конкуренция ели. В насаждениях на обеих ПП преобладает групповое размещение деревьев, позволяющее выделить лидирующие и конкурирующие (подчиненные) деревья. Лидирующие деревья в группах определяли на планах учетных участков с нанесенными линиями горизонтальной проекции крон елей. Лидирующими в группе являются деревья, кроны которых перекрывают кроны конкурирующих деревьев более чем на 70%. Индекс CVU рассчитывали между первым и вторым ярусом древостоя ели; в пределах одного яруса – между лидирующими и конкурирующими деревьями, а также между конкурирующими деревьями этого яруса.

Через 10 и 20 лет после закладки пробных площадей на них проводили повторный учет

с выполнением всего комплекса работ и расчетом индекса CVU.

## Результаты и обсуждение

На ПП 24 66-летний березняк находится в стадии зрелости [10]. Березняк в возрасте более 81 года относится к стадии старения. В 66-летнем березняке на 92% площади сформировались парцеллы со вторым ярусом ели (табл. 2).

Второй ярус ели густотой 0,72 тыс. шт./га имеет высокую сомкнутость полога  $S_p = 68\%$ . Формирование второго елового яруса ели в древостое не завершено, о чем свидетельствует наличие подроста густотой 4,41 тыс. шт./га. Небольшими участками в насаждении сохранились парцеллы с сомкнутым подростом  $B_{3(66)}-E_{СП}-КК$  (8%), которые преобладали в более ранних стадиях онтоценогенеза березняков. В этих парцеллах доминирует ярус подроста, имеющий высокую сомкнутость полога – 59%; второй ярус ели не сомкнут.

Для березняков в стадии зрелости характерна высокая дробность структуры фитоценоза. В возрасте березы 66 лет выделено 26 шт./га участков парцелл, в 76 лет число участков незначительно уменьшается – до 22 шт./га (табл. 3).

Во второй половине стадии зрелости (возраст березы 76 лет) парцеллы с сомкнутым подростом трансформируются в парцеллы со вторым ярусом ели, которые различаются между собой только по доминирующим видам живого напочвенного покрова. Сохраняется преобладание мертвопокровных парцелл (56% площади ПП).

В начале стадии старения (возраст березы 86 лет) значительно увеличивается монопарцеллярность пространственной структуры фитоценоза – количество парцеллярных участков снижается до 11 шт./га. При изменении морфоструктуры ценопопуляции ели доминирующими становятся парцеллы с кислично-костяничным напочвенным покровом –  $B_{C(86)}-E_2-КК$ , занимающие 82% площади ПП (см. табл. 2). Разрушение монопарцеллярности фитоценоза начинается в березняке старше 90 лет за счет появления подроста на вывалах березы [11].

На выделенном для расчетов индекса конкуренции участке парцеллы  $B_{3(66)}-E_2-МП$  число деревьев ели второго яруса составляет 0,97 тыс. шт./га при сомкнутости полога 53%. Во втором ярусе преобладают лидирующие деревья – 0,72 тыс. шт./га, средний объем крон которых ( $23,71 \pm 4,33 \text{ м}^3$ ) значительно превышает объем крон конкурирующих деревьев ( $6,43 \pm 1,87 \text{ м}^3$ ) (табл. 4). Конкурирующие деревья ели имеют, как правило, ассиметричные кроны, что позволяет им оптимально использовать возникающие в пологе древостоя «окна».

Лидирующие во втором ярусе деревья ели оказывают влияние на 2,5 конкурирующих дерева и на 10,1 деревьев подроста ели. Средний индекс конкуренции во втором ярусе древостоя между лидирующими и конкурирующими деревьями ели  $CVU = 3$  (табл. 5).

Индекс CVU тесно связан с объемом кроны лидирующей ели (коэффициент корреляции  $r = 0,69$ ). Влияние елей второго яруса на подрост выражается индексом  $CVU = 1,370$ , что

**Таблица 2.** Трансформация парцеллярной структуры березняка кисличного при формировании подпологовой популяции ели (ПП 24)

Возраст березы, лет					
66		76		86	
ПАРЦЕЛЛА	доля площади, %	ПАРЦЕЛЛА	доля площади, %	ПАРЦЕЛЛА	доля площади, %
$B_{3(66)}-E_2-МП$	62	$B_{3(76)}-E_2-МП$	56	$B_{C(86)}-E_2-МП$	18
$B_{3(66)}-E_2-КК$	26	$B_{3(76)}-E_2-КК$	40	$B_{C(86)}-E_2-КК$	82
$B_{3(66)}-E_2-КГ$	4	$B_{3(76)}-E_2-КГ$	4	-	-
$B_{3(66)}-E_{СП}-КК$	8	-	-	-	-

**Таблица 3.** Число участков парцелл на пробных площадях

№ ПП	Группа парцелл*	Число участков, шт./га	Группа парцелл	Число участков, шт./га	Группа парцелл	Число участков, шт./га
<i>Березняк в возрасте, лет</i>						
		66	76		86	
ПП 24	Б <sub>3(66)</sub> -Е <sub>2</sub>	18,6	Б <sub>3(76)</sub> -Е <sub>2</sub>	22,4	Б <sub>с(86)</sub> -Е <sub>2</sub>	11,2
	Б <sub>3(66)</sub> -Е <sub>сп</sub>	7,5	-	-	-	-
	Итого	26,1	-	22,4	-	11,2
<i>Ельник при давности рубки березы, лет</i>						
		20	30		40	
<i>пасечные участки</i>						
ПП 23	Е <sub>ж</sub>	12,7	Е <sub>в</sub>	12,6	Е <sub>в</sub>	15,8
	-	-	Е <sub>ж</sub>	6,3	Е <sub>ж</sub>	3,2
	-	-	без Е	3,2	-	-
	Итого	12,7	-	22,1	-	19,0
	<i>технологические волоки</i>					
	без Е	17,8	без Е	15,8	без Е	12,7
	Ол <sub>ж</sub>	6,4	О <sub>св</sub>	3,2	Е <sub>п</sub>	3,2
	Ос <sub>ж</sub>	3,2	-	-	-	-
	Итого	25,4	-	19,0	-	15,9

\* Парцеллы объединены в группы по сходству структуры древесного яруса.

**Таблица 4.** Биометрические характеристики лидирующих (числитель) и конкурирующих (знаменатель) деревьев ели второго яруса под пологом березняков

Парцелла	Число деревьев ели (Р), тыс.шт./га	Высота (Н), м	Площадь горизонтальной проекции (S <sub>к</sub> ), м <sup>2</sup>	Объем кроны (V <sub>к</sub> ), м <sup>3</sup>	Коэффициенты корреляции (R)	
					V <sub>к</sub> с S <sub>к</sub>	V <sub>к</sub> с Н
Б <sub>3(66)</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	0,72	10,3±0,53	7,6±0,72	23,7±4,33	0,78	0,68
	0,25	6,8±1,95	3,6±1,05	6,4±1,87	0,48	0,59
Б <sub>3(76)</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	0,65	13,5±0,54	10,3±0,67	32,7±3,4	0,85	0,77
	0,57	8,4±1,61	4,4±0,36	6,7±0,66	0,84	0,70
Б <sub>с(86)</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	0,36	16,3±1,29	13,5±3,05	52,7±17,45	0,99	0,98
	0,53	13,1±0,64	6,9±0,48	15,8±2,03	0,93	0,93
Б <sub>с(86)</sub> -Е <sub>2</sub> -КК	0,28	17,5±1,36	15,4±1,19	60,9±11,43	0,98	0,97
	0,68	10,7±0,9	6,9±0,82	15,6±3,45	0,93	0,92

превышает конкуренцию во втором ярусе в 457 раз. При этом влияние второго яруса на крупный подрост высотой более 1,50 м (CVU=69) в 40 раз меньше, чем на подрост высотой 1,50 м и менее (CVU=2 788).

Во второй половине стадии зрелости в парцелле Б<sub>3(76)</sub>-Е<sub>2</sub>-МП число елей во втором ярусе древостоя возросло до 1,22 тыс. шт./га, сомкнутость

полога увеличилась до 68%. При этом число лидирующих елей второго яруса снизилось до 0,65 тыс. шт./га. В результате, несмотря на увеличение объема кроны до 32,7±3,4 м<sup>3</sup>, индекс конкуренции во втором ярусе ели снизился в 1,5 раза – до CVU=2. Индекс конкуренции между вторым ярусом и подростом ели уменьшился в 1,4 раза – до CVU=48 (см. табл. 5).

**Таблица 5.** Динамика индекса CVU в березняке со вторым ярусом ели

ПАРЦЕЛЛА	ЯРУС, В КОТОРОМ КОНКУРИРУЮТ ДЕРЕВЬЯ	ИНДЕКС КОНКУРЕНЦИИ CVU
Б <sub>3(66)</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	Второй	3
	Подрост в целом	1 370
	Подрост высотой более 1,5 м	69
	Подрост высотой 1,5 м и менее	2 788
Б <sub>3(76)</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	Второй	2
	Подрост высотой более 1,5 м	48
Б <sub>С(86)</sub> -Е <sub>2</sub> -МП	Второй	3
	Подрост высотой более 1,5 м	23

Лидирующие в ярусе ели оказывают влияние на 2,6 конкурирующих дерева, что близко к их числу в 66-летнем березняке, и на 1,8 елей в подросте. Объем крон конкурирующих деревьев второго яруса в 76-летнем березняке увеличился незначительно ( $4,42 \pm 0,36 \text{ м}^3$ ). Объемы крон лидирующих и конкурирующих деревьев достоверно различаются по t-критерию Стьюдента ( $t_{\text{факт}} = 8,57$ ,  $t_{0,05} = 2,0$ ), а также достоверны различия по площади кроны ( $t_{\text{факт}} = 7,42$ ) и высоте елей ( $t_{\text{факт}} = 3,46$ ).

В начале стадии старения, в 86-летнем березняке, на участке для расчетов индекса конкуренции образовались две парцеллы: Б<sub>С(86)</sub>-Е<sub>2</sub>-МП и Б<sub>С(86)</sub>-Е<sub>2</sub>-КК, занимающие приблизительно равную площадь. Число елей второго яруса значительно уменьшилось: в парцелле Б<sub>С(86)</sub>-Е<sub>2</sub>-КК – до 0,96 тыс. шт./га, Б<sub>С(86)</sub>-Е<sub>2</sub>-МП – до 1,1 тыс. шт./га. По сравнению со стадией возмужания снизилось число лидирующих елей – до 0,36 тыс. и 0,40 тыс. шт./га соответственно. При близком числе лидирующих елей второго яруса в парцелле Б<sub>С(86)</sub>-Е<sub>2</sub>-КК отмечено превышение их биометрических характеристик по сравнению с парцеллой Б<sub>С(86)</sub>-Е<sub>2</sub>-МП, но различия статистически недостоверны.

Число конкурирующих елей второго яруса в парцеллах составляет 0,53 тыс. и 0,68 тыс. шт./га соответственно. Биометрические показатели конкурирующих елей статистически достоверно отличаются от лидирующих: по высоте ( $t_{\text{факт}} = 4,05$ ) и объему кроны ( $t_{\text{факт}} = 2,69$  при  $t_{0,05} = 2,03$ ). По площади горизонтальной проекции

крон различия недостоверны ( $t_{\text{факт}} = 1,44$ ). Число конкурирующих елей второго яруса, на которые оказывают влияние лидирующие деревья, снизилось в 2 раза – в среднем до 1,3 елей и до 1,2 елей в подросте.

Во все годы наблюдений объем крон лидирующих елей тесно связан с площадью горизонтальной проекции кроны и их высотой (см. табл.4). Объем крон конкурирующих елей слабее связан с площадью кроны и более тесно – с высотой деревьев. Необходимо отметить, что коэффициенты корреляции между объемом кроны и площадью горизонтальной проекции кроны как у лидирующих, так и у конкурирующих деревьев ели постепенно возрастали по мере увеличения возраста березняка.

В 86-летнем березняке при уменьшении числа конкурирующих деревьев индекс CVU между деревьями второго яруса возрос до 3, что связано с увеличением объема кроны. Взаимовлияние лидирующих елей второго яруса невелико (CVU=1,35), что обусловлено малым числом деревьев-лидеров, а влияние лидирующих елей на конкурирующие почти в 5 раз больше (CVU=6,62). Влияние елей второго яруса на подрост снижается до CVU=23 из-за его низкой численности.

Анализ показал, что 71% числа елей второго яруса, лидирующих в 66-летнем березняке, сохраняли свое положение в течение всего периода наблюдений. В 76-летнем березняке 18% конкурирующих елей перешли в лидеры, в 86-летнем – 17%.

На ПП 23, где был вырублен березовый полог с сохранением подроста и второго яруса ели, через 20 лет после рубки на пасечных участках сформировался сомкнутый древостой ели в стадии жердняка густотой 5,16 тыс. шт./га. Высокая сомкнутость крон первого и второго ярусов древостоя ( $S_{KR}=184\%$ ) определяет доминирование парцелл  $E_{Ж}$ -МП (86% площади пасечных участков) (табл. 6).

Ельник в стадии жердняка имеет высокую дробность парцеллярной структуры (число участков 38,1 шт./га) (см. табл. 3). Через 2 года после рубки березы здесь было выделено 111 шт./га участков парцелл [12], т. е. в течение 20-летнего периода после рубки березы количество парцеллярных участков уменьшилось почти в 3 раза.

Через 30 лет после рубки березы ельник на пасечных участках переходит в стадию возмужания (85% площади пасек). Парцеллярная структура пасек стала более сложной за счет сохранения парцелл с елью в стадии жердняка (14%) и более дробной (22,1 шт./га участков). При высокой сомкнутости елового полога в верхнем ярусе древостоя ( $S_p=87\%$ ,  $S_{KR}=115\%$ ) сохраняется доминирование парцелл  $E_B$ -МП (68% площади).

В течение последующих 10 лет площадь парцелл с елью в стадии возмужания на пасечных участках возросла до 98%, дробность парцеллярной структуры изменилась незначительно. Доминирование переходит к группе кислично-голубичных парцелл (64%), представленность мертвопокровных парцелл снижается до 29%.

Через 40 лет после рубки березняка площадь технологических волоков уменьшилась с 15 до 5% за счет увеличения площади крон елей, растущих вблизи волоков. Количество парцеллярных участков на волоках постепенно снизилось – с 25,4 до 15,9 шт./га. За 20-летний период после рубки на 43% площади волоков сформировались краткосрочные парцеллы из мелколиственных пород в стадии жердняка: осины ( $O_{сж}$ ) и ольхи серой ( $O_{лж}$ ). Выпадение парцелл с ольхой серой в древесном ярусе отмечено через 30 лет после рубки березы, парцелл с осинкой – через 40 лет. Этому способствовало сильное и неоднократное повреждение стволов лосем и последующее поражение стволовой гнилью, что привело к массовому усыханию осины и ольхи.

Под пологом формирующихся ельников выживает очень небольшое количество особей

**Таблица 6. Трансформация парцеллярной структуры ельника кисличного (ПП 23)**

Давность рубки березы, лет					
20		30		40	
Парцелла	площадь, % технологического элемента	парцелла	площадь, % технологического элемента	парцелла	площадь, % технологического элемента
<i>Пасечные участки</i>					
$E_{Ж}$ -МП	86	$E_B$ -МП	65	$E_B$ -КГ	64
$E_{Ж}$ -КК	5	$E_B$ -КГ	20	$E_B$ -МП	30
$E_{Ж}$ -КГ	9	$E_{Ж}$ -МП	3	$E_{Ж}$ -МП	2
		$E_{Ж}$ -ЧД	11	$E_B$ -ЧД	4
		ЧД	1		
<i>Технологические волоки</i>					
ВН	34	ЧД	30	ЧД	87
ЩЧ	23	ЩЧ	40	КГ	9
$O_{лж}$ -МП	5	$O_{св}$ -КГ	30	$E_{п}$ -ЩТ	4
$O_{лж}$ -ЩЧ	16				
$O_{сж}$ -КК	22				

ели последующей генерации (доля погибших экземпляров достигала 76%), преобладающая часть которых имеет ослабленное состояние. Последующее возобновление ели неравномерно рассредоточено по пробной площади. Лишь через 40 лет после рубки березы на волоках сформировались парцеллы с последующим возобновлением (подростом) ели  $E_{\text{НП}}$ -ЩТ, которые занимают лишь 4% их площади. Число участков парцелл с возобновлением ели очень низкое – 3,2 шт./га.

В течение 20 лет после рубки возобновления древесных пород на 73% площади волоков не наблюдалось. Здесь сохранялся живой напочвенный покров, характерный для молодых вырубков (вейник наземный, щучка дернистая). Полное восстановление напочвенного покрова, характерного для лесного фитоценоза, произошло лишь через 40 лет после удаления березового полога.

В результате рубки березы биометрические показатели деревьев ели на ПП 23 существенно изменились. Установлено, что в кислично-черничном типе леса максимальное различие в росте ели после рубки березы и под пологом березняков наблюдается через 15 лет после рубки [13].

В ельнике в стадии жердняка через 20 лет после удаления березы сформировался верхний (первый) ярус ели густотой 0,72 тыс. шт./га (табл. 7), не образующий сомкнутого полога ( $S_p=35\%$ ).

Все деревья первого яруса являются лидирующими и оказывают влияние на рост  $5,6 \pm 1,8$  деревьев популяции ели, около 10% которых составляет подрост. Средний объем крон лидирующих деревьев ( $27,8 \pm 2,2 \text{ м}^3$ ) тесно связан с площадью горизонтальной проекции крон ( $r=0,94$ ) и слабо – с высотой деревьев ( $r=0,48$ ).

При отсутствии перекрытия между кронами деревьев индекс конкуренции в первом ярусе менее 1 ( $CVU=0,93$ ) (табл. 8). Влияние первого яруса на второй выражается величиной  $CVU=11,1$ , что в 12 раз больше, чем  $CVU$  между деревьями в первом ярусе. Второй ярус ели в парцелле  $E_{\text{ж}}$ -МП имеет большую густоту (4,44 тыс. шт./га) и сомкнутость ( $S_p=84\%$ ,  $S_{\text{кр}}=146\%$ ). Средний объем кроны елей второго яруса составляет

$6,1 \pm 0,5 \text{ м}^3$  и связан с высотой дерева зависимостью средней тесноты ( $r=0,63$ ). Конкуренция во втором ярусе ели ( $CVU=6,4$ ) в 1,7 раза ниже, чем между первым и вторым ярусом. Первый и второй ярус ели оказывают сильное влияние на еловый подрост –  $CVU=191,1$  и  $CVU=131,4$  соответственно.

Мониторинг через 30 лет после рубки березы показал, что в парцелле  $E_{\text{в}}$ -МП густота первого яруса ели возросла до 2,55 тыс. шт./га при увеличении сомкнутости полога ( $S_p=87\%$ ). В первом ярусе 73% елей являются лидирующими (1,87 тыс. шт./га). Пополнение первого яруса елями второго яруса привело к снижению их биометрических показателей: средней площади горизонтальной проекции кроны – до  $6,4 \pm 0,4 \text{ м}^2$ , объема крон – до  $20,9 \pm 2,0 \text{ м}^3$ . Средней теснотой характеризуется связь объема крон лидирующих елей с высотой деревьев ( $r=0,68$ ) и площадью горизонтальной проекции крон ( $r=0,66$ ).

В первом ярусе древостоя лидирующие в группах ели оказывают влияние на  $2,6 \pm 1,3$  конкурирующих дерева. Высота конкурирующих елей первого яруса лишь на 25% ниже лидирующих, но они значительно уступают лидирующим деревьям по площади горизонтальной проекции и объему кроны, составляя только 36% и 19% от значений показателей лидирующих деревьев соответственно. Объем крон конкурирующих елей связан с их высотой зависимостью средней тесноты ( $r=0,48$ ).

При переходе ельника в стадию возмужания конкуренция в первом ярусе между елями-лидерами и конкурирующими деревьями увеличилась в 3,5 раза ( $CVU=3,4$ ). Средний индекс конкуренции между елями первого и второго ярусов составляет  $CVU=13,3$ , что почти в 4 раза выше, чем конкуренция между елями в первом ярусе. Лидирующие ели первого яруса оказывают влияние в среднем на  $1,6 \pm 0,7$  елей второго яруса. Наблюдается тесная связь объема кроны лидирующего в группе дерева со средним  $CVU$  деревьев второго яруса ( $r=0,70$ ).

Средний объем крон елей второго яруса составляет  $3,3 \pm 0,6 \text{ м}^3$  и слабо связан с высотой деревьев ( $r=0,43$ ). Внутрипопуляционная

**Таблица 7. Биометрические характеристики лидирующих (числитель) и конкурирующих (знаменатель) деревьев ели на ПП 23**

Давность рубки лет	Парцелла	Ярус древостоя	Число деревьев ели (P), тыс. шт./га	Высота (H), м	Площадь горизонтальной проекции кроны (S <sub>к</sub> ), м <sup>2</sup>	Объем кроны (V <sub>к</sub> ), м <sup>3</sup>	Коэффициент корреляции (R)	
							V <sub>к</sub> с H	V <sub>к</sub> с S <sub>к</sub>
20	E <sub>ж</sub> -МП	Первый	0,72 -	14,4±1,3 -	8,0 ± 1,7 -	27,8±2,2 -	0,48 -	0,94 -
		Второй	4,44 -	8,6±0,6 -	3,2±0,1 -	6,1±0,5 -	-	-
30	E <sub>в</sub> -МП	Первый	1,87 0,68	17,2±0,2 14,6±0,1	6,4±0,4 2,3±0,1	20,9±2,0 3,9± 0,2	0,68 0,48	-
		Второй	0,95 -	10,0±0,3 -	2,6 ± 0,2 -	3,3±0,6 -	0,66 0,14	-
40	E <sub>в</sub> -МП	Первый	2,34 0,67	19,9 ± 0,3 17,2± 1,5	5,9±0,8 2,0±0,2	18,7±3,6 2,4±0,2	0,91 0,61	0,92 0,45
		Второй	0,09 -	12,8±0,1 -	2,9±1,1 -	3,1±1,0 -	-	-
	E <sub>в</sub> -КГ	Первый	1,76 0,71	21,5±0,4 16,1±0,5	7,2±0,6 2,7±0,2	22,0±2,9 3,2±0,3	0,92 0,68	0,93 0,68
		Второй	0,04 -	11,1±0,8 -	5,5±2,3 -	2,33±0,6 -	-	-

**Таблица 8. Динамика индекса конкуренции CVU между ярусами ели на ПП 23**

Давность рубки, лет	Деревья		Индекс конкуренции CVU
	лидирующие в ярусе	конкурирующие в ярусе	
20	Первом	Первом	0,93
		Втором	11,1
	Втором	Подросте	191,1
		Втором	6,4
30	Первом	Подросте	131,4
		Первом	3,2
	Втором	Втором	13,3
40	Первом	Втором	18,6
		Первом	3,4
	Втором	Втором	10,3

конкуренция между деревьями второго яруса (CVU=18,6) близка к влиянию лидирующих деревьев первого яруса на второй ярус (CVU=13,3).

Через 40 лет после рубки березы в ельнике парцелла E<sub>в</sub>-МП трансформировалась в две парцеллы – E<sub>в</sub>-КГ и E<sub>в</sub>-МП, что связано с различиями в густоте и сомкнутости полога ели. Подобная трансформация парцеллярной структуры наблюдалась в 86-летнем березняке. В парцелле

E<sub>в</sub>-МП густота ели первого яруса (3,01 тыс. шт./га) и сомкнутость полога S<sub>p</sub>=92% незначительно выше, чем в парцелле E<sub>в</sub>-КГ (2,47 тыс. экз./га, S<sub>p</sub>=88%). Однако число лидирующих елей первого яруса в парцелле E<sub>в</sub>-МП (2,34 тыс. шт./га) выше их числа в парцелле E<sub>в</sub>-КГ (1,76 тыс. шт./га). Средний объем кроны лидирующих елей в парцелле E<sub>в</sub>-КГ (22,7±2,8 м<sup>3</sup>) на 20% превышает объем кроны в парцелле E<sub>в</sub>-МП (18,7±3,6 м<sup>3</sup>),

однако различия статистически недостоверны ( $t_{\text{факт}} = 1,82 < t_{0,05} = 2,01$ ). Различия в числе елей-лидеров первого яруса и объеме их крон обусловили влияние на большее количество конкурирующих деревьев в парцелле  $E_b$ -МП – 4,6 елей, чем в парцелле  $E_b$ -КГ – 4,0. Объем крон лидирующих елей очень тесно связан с высотой и площадью горизонтальной проекции крон – коэффициент корреляции более 0,9.

Число конкурирующих елей в первом ярусе древостоя в обеих парцеллах существенно не различается. Конкурирующие ели уступают лидерам по высоте деревьев на 14–25% и на 87% по объему крон (см. табл. 7). Объем крон конкурирующих деревьев более тесно связан с их высотой ( $r=0,61$ ).

Различия в размере крон между елями-лидерами первого яруса и конкурирующими деревьями того же яруса в обеих парцеллах не привели к существенным различиям в величине индекса конкуренции: в парцелле  $E_b$ -МП –  $CVU=3,11$ , в парцелле  $E_b$ -КГ –  $CVU=3,77$ . Влияние первого яруса на деревья второго яруса в парцелле  $E_b$ -МП ( $CVU=10,58$ ) и  $E_b$ -КГ ( $CVU=9,94$ ) практически одинаково.

## Выводы

1. Использование индекса конкуренции CVU позволило выразить в относительных единицах конкурентные отношения между ярусами еловой ценопопуляции в древостое, а также между лидирующими и конкурирующими деревьями одного яруса в стадиях онтоценогенеза березняков зрелости и старения и ельников в стадиях жердняка и возмужания.

2. В березняках со вторым ярусом ели в первой половине стадии зрелости индекс внутривидовой конкуренции ели равен 3, во второй половине этой стадии уменьшение числа лидирующих деревьев приводит к снижению индекса до 2. Значительное увеличение объема крон елей в начале стадии старения приводит опять к повышению CVU до 3. Влияние деревьев второго яруса

на подрост ели в течение 20 лет наблюдений снижается почти в 60 раз – с  $CVU=1\ 370$  до  $CVU=23$ .

3. Средний CVU между лидирующими и конкурирующими деревьями ели второго яруса в березняке определяется числом лидирующих елей и объемом их кроны ( $r=0,69$ ).

4. В березняках в стадии зрелости лидирующие во втором ярусе ели оказывают влияние в среднем на 2,5 конкурирующих дерева. Их число снижается до 1,3 только в начале стадии старения. В 66-летнем березняке 71% лидирующих елей сохраняет это положение в группах в течение всего периода наблюдений.

5. Объем кроны елей, лидирующих во втором ярусе древостоя в березняках, наиболее тесно связан с площадью горизонтальной проекции кроны – коэффициент корреляции в березняках в возрасте от 66 до 86 лет изменяется от 0,78 до 0,99. У конкурирующих деревьев ели объем кроны наиболее тесно связан с их высотой (коэффициенты корреляции с увеличением возраста изменяются от 0,48 до 0,93).

6. Через 20 лет после рубки березового полога еловое насаждение переходит в стадию жердняка. Между лидирующими в первом ярусе елями отмечен низкий индекс конкуренции  $CVU=0,93$ . При переходе в стадию возмужания увеличение числа лидирующих елей приводит к усилению конкуренции в 3,7 раза – до  $CVU=3,41$ , почти не изменяясь до окончания этой стадии ( $CVU=3,44$ ).

7. Влияние первого яруса ели на второй ярус при переходе ельника от стадии жердняка к стадии возмужания изменяется незначительно – от  $CVU=11,1$  до  $CVU=10,3$ .

8. Лидирующие ели первого яруса в стадии жердняка оказывают влияние на 5,6 конкурирующих деревьев в группе. В начале стадии возмужания это число снижается до 2,6, в конце – увеличивается до 4,3 деревьев, что определяется динамикой числа лидирующих деревьев и размером их крон. Установлена очень тесная зависимость объема крон лидирующих елей от площади горизонтальной проекции кроны ( $r=0,91-0,94$ ).

## Список источников

1. Сукачев, В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии / В.Н. Сукачев // Избранные труды. – Т. 1. – Л.: Наука, 1972. – 418 с.
2. Ledermann, T. Effects of competitor spacing in individual-tree indices of competition / T. Ledermann // Can. J. For. Res. – 2001. – Vol. 31. – P. 2143–2150.
3. Pukkala, T. Competition indices and the prediction of radial growth in Scots Pine / T. Pukkala, T. Kolström // Silva Fennica. – 1987. – Vol. 21. – № 1. – P. 55–67.
4. Усольцев, В.А. Продукционные характеристики с учетом конкуренции деревьев в искусственных и естественных сосняках: сравнительный анализ / В.А. Усольцев, М.М. Семьшев // Вестник МарГТУ. – 2010. – № 2. – С. 5–13.
5. Касаткин, А.С. Индексы конкуренции в лесных насаждениях / А.С. Касаткин, М.М. Семьшев // Актуальные проблемы лесного комплекса. – 2008. – Вып. 21. – С. 88–90.
6. Комплексные стационарные исследования в лесах южной тайги. Памяти М.В. Рубцова. – М.: Т-во научных изд. КМК, 2017. – 348 с.
7. Орлов, А.Я. Почвенно-экологические основы лесоводства в южной тайге / А.Я. Орлов. – М.: Наука, 1991. – 104 с.
8. Дылис, Н.В. Основы биогеоценологии / Н.В. Дылис. – М.: изд-во МГУ, 1978. – 151 с.
9. Рубцов, М.В. Закономерности роста ели под пологом березняков в онтоценогенезе древостоев / М.В. Рубцов, А.А. Дерюгин // Лесоведение. – 2002. – № 5. – С. 18–25.
10. Смолоногов, Е.П. О лесообразовательном процессе / Е.П. Смолоногов // Лесоведение. – 1999. – № 3. – С. 7–12.
11. Рубцов, М.В. Динамика парцелярной структуры лесных фитоценозов в процессе восстановления популяции ели в южно-таежных березняках / М.В. Рубцов, Н.А. Рыбакова // Лесоведение. – 2016. – № 5. – С. 323–331.
12. Рыбакова, Н.А. Динамика пространственной структуры фитоценозов на вырубках березняков с елью предварительной генерации / Н.А. Рыбакова // Вестник ПГТУ. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. – 2018. – № 3 (39). – С. 5–15.
13. Рубцов, М.В. Рост ели под пологом березняков и после рубки их с сохранением подроста / М.В. Рубцов, А.А. Дерюгин // Лесной журнал. – 2007. – № 2. – С. 19–27.
14. Кузьмичев, В.В. Оценка взаимодействия деревьев в лесных фитоценозах / В.В. Кузьмичев, Т.Н. Миндеева, В.П. Черкашин // Изв. Сибирского отделения АН СССР. Сер.: Биологические науки. – 1989. – № 3. – С. 133–139.
15. Stadt, K.J. A comparison on non-spatial and spatial, empirical and resource-based competition indices for predicting the diameter growth of trees in maturing boreal mixed wood stands : Project Report / K.J. Stadt, C. Huston, V.J. Lieffers. – Edmonton : Department of Renewable Resources, University of Alberta. – 2002. – 32 p.
16. Biging, G.S. A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees / G.S. Biging, M.A. Dobbertin // Forest Science. – 1992. – Vol. 38. – P. 695–720.

## References

1. Sukachev, V.N. Osnovy lesnoj tipologii i biogeocenologii / V.N. Sukachev // Izbrannyye trudy. – T. 1. – L.: Nauka, 1972. – 418 s.
2. Ledermann, T. Effects of competitor spacing in individual-tree indices of competition / T. Ledermann // Can. J. For. Res. – 2001. – Vol. 31. – P. 2143–2150.
3. Pukkala, T. Competition indices and the prediction of radial growth in Scots Pine / T. Pukkala, T. Kolström // Silva Fennica. – 1987. – Vol. 21. – № 1. – P. 55–67.

4. Usol'cev, V.A. Produkcionnye karakteristiki s uchetom konkurencii derev'ev v iskusstvennyh i estestvennyh sosnyakah: sravnitel'nyj analiz / V.A. Usol'cev, M.M. Semyshev // Vestnik MarGTU. – 2010. – № 2. – S. 5–13.
5. Kasatkin, A.S. Indeksy konkurencii v lesnyh nasazhdeniyah / A.S. Kasatkin, M.M. Semyshev // Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa. – 2008. – Vyp. 21. – S. 88–90.
6. Kompleksnye stacionarnye issledovaniya v lesah yuzhnoj tajgi. Pamyati M.V. Rubcova. – M. : T-vo nauchnyh izd. KMK, 2017. – 348 s.
7. Orlov, A.Ya. Pochvenno-ekologicheskie osnovy lesovodstva v yuzhnoj tajge / A.Ya. Orlov. – M. : Nauka, 1991. – 104 s.
8. Dylis, N.V. Osnovy biogeocenologii / N.V. Dylis. – M. : izd-vo MGU, 1978. – 151 s.
9. Rubcov, M.V. Zakonomernosti rosta eli pod pologom bereznyakov v ontocenogeneze drevostoev / M.V. Rubcov, A.A. Deryugin // Lesovedenie. – 2002. – № 5. – S. 18–25.
10. Smolonogov, E.P. O lesobrazovatel'nom processe / E.P. Smolonogov // Lesovedenie. – 1999. – № 3. – S. 7–12.
11. Rubcov, M.V. Dinamika parcellyarnoj struktury lesnyh fitocenozov v processe vosstanovleniya populyacii eli v yuzhno-taehznyh bereznyakah / M.V. Rubcov, N.A. Rybakova // Lesovedenie. – 2016. – № 5. – S. 323–331.
12. Rybakova, N.A. Dinamika prostranstvennoj struktury fitocenozov na vyrubkah bereznyakov s el'yu predvaritel'noj generacii / N.A. Rybakova // Vestnik PGTU. Ser.: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie. – 2018. – № 3 (39). – S. 5–15.
13. Rubcov, M.V. Rost eli pod pologom bereznyakov i posle rubki ih s sohraneniem podrosta / M.V. Rubcov, A.A. Deryugin // Lesnoj zhurnal. – 2007. – № 2. – S. 19–27.
14. Kuz'michev, V.V. Ocenka vzaimodejstviya derev'ev v lesnyh fitocenozah / V.V. Kuz'michev, T.N. Mindeeva, V.P. Cherkashin // Izv. Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. Ser.: Biologicheskie nauki. – 1989. – № 3. – S. 133–139.
15. Stadt, K.J. A comparison on non-spatial and spatial, empirical and resource-based competition indices for predicting the diameter growth of trees in maturing boreal mixed wood stands : Project Report / K.J. Stadt, C. Huston, V.J. Lieffers. – Edmonton : Department of Renewable Resources, University of Alberta. – 2002. – 32 p.
16. Biging, G.S. A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees / G.S. Biging, M.A. Dobbertin // Forest Science. – 1992. – Vol. 38. – P. 695–720.