

## ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ДЕРЕВЬЕВ В ЮЖНО-ТАЕЖНЫХ БЕРЕЗНЯКАХ С ПОДПОЛОВОЙ ПОПУЛЯЦИЕЙ ЕЛИ

А.А. Дерюгин✉, Ю.Б. Глазунов

ФГБУН «Институт лесоведения Российской академии наук» (ИЛАН РАН), Россия, 143030, Московская обл.,  
Одинцовский р-н, с. Успенское, ул. Советская, д. 21

da45@mail.ru

Приведены результаты исследований территориального размещения деревьев березы и ели в южно-таежных кислично-черничных березняках в связи со стадиями их развития (возмужание, зрелость, старение) и с возрастными генерациями подпологовой ели. Анализ выполнен по данным учетов на площадках размером 2,5×2,5 м, выделенных по условным координатам на планах 11 постоянных пробных площадей. Тип размещения деревьев характеризовали следующими показателями: встречаемость, среднее расстояние между деревьями, отношение дисперсии к среднему числу деревьев, индексы Мориситы, Фишера и Одума. Дана оценка сопряженности деревьев березы и ели, а также деревьев ели разных возрастных генераций. По стадиям возрастного развития березняков определена встречаемость деревьев березы и ели. Установлено, что при переходе от стадии возмужания к стадии старения встречаемость первой уменьшается от 64 до 18%, второй — с 70...73 до 53 %. Относительно типа размещения ели выявлено, что от стадии возмужания к стадии зрелости он изменяется от контактного до случайного. В стадии старения он вновь становится контактным, что связано с появлением новой генерации ели. Для деревьев подростка и 2-го яруса ели разного возраста выявлены особенности динамики встречаемости и типа размещения. Последний изменяется от контактного до регулярного. Контактный тип размещения характерен для большинства возрастных групп подпологовой популяции ели. Исключение составляют возрастные группы деревьев ели старше 80 лет, их размещение регулярное или случайное. Установлено, что для выявления доминирующих агрегаций деревьев ели и сопряженности деревьев разных возрастных групп в рассматриваемых древостоях необходим анализ размещения на учетных площадках большего размера.

**Ключевые слова:** березняки, подпологовая популяция ели, территориальное размещение деревьев, южная тайга

**Ссылка для цитирования:** Дерюгин А.А., Глазунов Ю.Б. Территориальное размещение деревьев в южно-таежных березняках с подпологовой популяцией ели // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2024. Т. 28. № 3. С. 5–14. DOI: 10.18698/2542-1468-2024-3-5-14

Изучение территориального размещения деревьев в лесных фитоценозах является составной частью исследований пространственной, в том числе горизонтальной, структуры древостоев. Эти исследования дают возможность выявить особенности конкурентных отношений между деревьями, прогнозировать процессы формирования и функционирования древостоев. Горизонтальная структура фитоценозов была предметом изучения многих отечественных экологов и лесоводов [1–15], а также зарубежных ученых [16–24].

Формирование горизонтальной структуры древостоев, территориальное размещение деревьев — процессы, обусловленные большим количеством факторов, в частности, различием лесорастительных условий, вертикальной структурой древостоя, межвидовой и внутривидовой конкуренцией, состоянием деревьев, их отпадом, наличием источников семян и другими экзогенными и эндогенными факторами.

Исследования в этой области фитоценологии затрагивают главным образом методические вопросы [2, 5–7, 17, 22–27], а территориальному размещению деревьев в конкретных насаждениях, в том числе в березняках с подпологовой популяцией ели, уделяется недостаточно внимания. Изучение горизонтальной структуры таких лесных фитоценозов даст возможность своевременно назначать виды лесохозяйственных мероприятий, в том числе рубок ухода, для формирования целевых лесных насаждений.

### Цель работы

Цель работы — изучение территориального размещения деревьев березы и ели в южно-таежных березняках, находящихся в конце стадий возрастного развития: возмужания, зрелости, старения.

### Объекты и методы исследования

Исследования выполнены Институтом лесоведения РАН на базе Северной лесной опытной станции, расположенной в Рыбинском районе

Т а б л и ц а 1

## Средние таксационные характеристики березы и ели на постоянных пробных площадях

## Average taxing characteristics of birch and spruce on permanent trial plots

Стадия возрастного развития березняка (возраст, лет)	Ярус	Число деревьев, тыс. шт./га		Возраст, лет		Высота, м		Диаметр ствола на высоте 1,3 м от поверхности земли, см		Запас древесины, м <sup>3</sup> /га	
		Береза	Ель	Береза	Ель	Береза	Ель	Береза	Ель	Береза	Ель
Возмужание (41...50)	1-й	1,11	–	44	–	22,0	–	17,4	–	236	–
	2-й	0,48	0,36	35	41	10,6	6,5	7,1	6,7	11	6
	Подрост	–	2,24	–	24	–	2,1	–	–	–	–
Зрелость (71...80)	1-й	0,50	0,01	75	85	27,3	26,5	25,2	30,0	287	14
	2-й	0,14	1,25	65	66	15,8	11,1	11,6	11,0	12	71
	Подрост	–	0,85	–	49	–	3,4	–	–	–	–
Старение (110...120)	1-й	0,17	0,08	114	97	29,7	25,8	35,3	27,6	213	57
	2-й	0,01	0,44	70	91	19,9	16,8	18,8	17,3	2	91
	Подрост	–	0,71	–	38	–	1,2	–	–	–	–

Ярославской области. Объекты исследований — березняки кислично-черничные с подпологовой популяцией ели, в которых в период с 1993 по 1996 г. было заложено 19 постоянных пробных площадей (ППП). По данным измерений на 11 ППП проводили анализ территориального размещения деревьев березы и ели. Пробные площади по возрасту березы были объединены в возрастные группы, соответствующие окончанию таких стадий возрастного развития березняков, как возмужание, зрелость, старение. Возрастные стадии выделены согласно исследованиям М.В. Рубцова [28, 29]. Рассматриваемые березняки относятся к одному естественному возрастному ряду развития [30]. Средние характеристики насаждений приведены в табл. 1.

В основу анализа положены методы, изложенные в работах Б.А. Быкова [2], В.И. Василевича [5], М.С. Гилярова [6], А.А. Маслова [25].

Аналізу территориального размещения деревьев предшествовало выделение учетных площадок (УП) в пределах ППП. Для полного охвата территории ППП был принят размер УП — 2,5×2,5 м. Выделение УП проводили по условным координатам без обозначения на местности. Присутствие деревьев на каждой УП устанавливали сопоставлением координат УП с координатами конкретных деревьев. При таком подходе практически вся ППП была покрыта УП, число которых и их характеристики приведены в табл. 2.

По данным учета, на УП были определены следующие показатели: встречаемость деревьев березы и ели различного возраста; среднее расстояние между деревьями; индексы, характеризующие тип территориального размещения

Т а б л и ц а 2

## Характеристика учетных площадок

## Characteristics of discount areas

Стадия возрастного развития березняка (возраст, лет)	Число учетных площадок	Общая площадь учетных площадок, м <sup>2</sup>	Общее число деревьев на учетных площадках, шт.	
			Береза	Ель
Возмужание (41...50)	200	1250	213	353
Зрелость (71...80)	1149	7181	413	1454
Старение (110...120)	364	2275	73	312

деревьев. В качестве последних использованы: индекс Мориситы [17, 23], отношение выборочной дисперсии к среднему значению числа деревьев на УП, индекс рассеивания Р.А. Фишера [26], индекс Одума [5].

Расчет показателей проведен по следующим формулам:

для встречаемости

$$W = \frac{n_x}{n},$$

где  $n_x$  — число площадок с данным растением;

$n$  — общее число площадок;

для среднего расстояния между деревьями (м)

$$L = \left( \frac{S}{N} \right)^{0,5},$$

где  $S$  — общая площадь УП (м<sup>2</sup>);

$N$  — общее число растений (шт.);

для индекса Мориситы

$$I_s = \frac{[M \sum (x_i (x_i - 1))]}{[N(N-1)]},$$

где  $M$  — общее число УП;

$x_i$  — число деревьев на  $i$ -й УП;

для отношения дисперсии ( $\delta^2$ ) к среднему числу деревьев на УП ( $m_n$ )

$$U = \frac{\delta^2}{m_n};$$

для индекса Фишера

$$I_F = \frac{\left\{ \left[ \sum (x_i^2 n_x) - \left( \frac{N^2}{n} \right) \right] n \right\}}{[(n-1)N]},$$

где  $x_i$  — число деревьев на  $i$ -й УП;

$n_x$  — число площадок с данным растением;

$N$  — общее число растений (шт.);

$n$  — общее число площадок;

для индекса Одума

$$I_o = \frac{\delta^2 n}{N},$$

где  $\delta^2$  — дисперсия;

$n$  — общее число площадок;

$N$  — общее число растений (шт.).

Кроме анализа территориального размещения деревьев была проанализирована сопряженность деревьев ели и березы, а также деревьев ели поздних генераций с деревьями ранних генераций. Для этого был использован метод, основанный на сопоставлении значений математического ожидания и фактических значений совместных встреч элементов фитоценоза в границах конкретных УП [20].

Аналізу данных предшествовал расчет необходимого минимального числа УП при существующей выборочной дисперсии числа деревьев березы и ели на УП. Расчет выполнен по формуле [19]

$$n_{\min} = \frac{25\delta^2}{P^2},$$

где  $P$  — абсолютная плотность деревьев,

$$\text{равная } \frac{\sum x_i}{n}.$$

Установлено, что минимальное число УП изменяется в интервале от 23 (для березы в стадии возмужания) до 190 (для подростка ели в стадии зрелости). Эти значения существенно меньше фактического числа УП (см. табл. 2), что свидетельствует о надежности результатов анализа.

При обработке использован пакет анализа данных Microsoft Excel 2013 и программа TableCurve2D v5.01.

## Результаты и обсуждение

Доминирующее положение в рассматриваемых фитоценозах принадлежит березе, с развитием которой связано и развитие подполовой популяции ели. Встречаемость деревьев березы, обусловленная преимущественно процессами отпада, изменяется от 64 % в стадии возмужания до 18 % в стадии старения. При этом среднее расстояние между деревьями увеличивается от 2,4 до 5,6 м (табл. 3).

Более детальным анализом по 10-летним возрастным группам березняков установлены связи встречаемости деревьев березы с возрастом березняка ( $A_B$ ), расстоянием между деревьями ( $L$ ), густотой деревьев березы ( $P$ ). Коэффициент детерминации этих связей составляет  $R^2 = 0,93 \dots 0,99$ . Связи достоверны при уровне значимости  $\alpha = 0,05$  (фактическое значение критерия Фишера  $F_{\text{факт}} = 64,38 \dots 3171,9$  существенно больше табличного  $F_{0,05} = 5,80$ ).

Оценка типа территориального размещения с учетом ошибок рассматриваемых индексов ( $\pm 0,10$  — стадия возмужания,  $\pm 0,04$  — стадия зрелости,  $\pm 0,07$  — стадия старения) показала, что в рассматриваемых стадиях возрастного развития березняков размещение деревьев березы может характеризоваться как случайное (значения всех анализируемых индексов  $\approx 1,00$ ).

В процессе формирования подполовой популяции ели происходит не только отпад деревьев, но и наблюдается пополнение популяции, переход деревьев из подростка во 2-й ярус древостоя. Это сказывается на встречаемости деревьев. В целом для популяции встречаемость деревьев ели достигает максимума в березняках, находящихся в стадии зрелости. При этом ее значение несущественно изменяется при переходе от стадии возмужания к стадии зрелости — от 70 до 73 % (см. табл. 3). Для деревьев 2-го яруса характерны более резкие изменения встречаемости ели. В конце стадии возмужания она составила 20 %, в конце стадии зрелости увеличилась до 57 %, а затем в стадии старения уменьшилась до 33 %.

Для подростка ели характерна иная динамика. В рассматриваемом временном периоде встречаемость деревьев подростка постоянно уменьшается, особенно это заметно при переходе от стадии возмужания к стадии зрелости, когда встречаемость снизилась с 65 до 32 %. В стадии старения она уменьшилась не столь значительно (до 27 %), что является следствием появления новой генерации ели [29].

Т а б л и ц а 3

**Показатели территориального размещения деревьев березы и ели**  
**Indicators of the birch and spruce trees spatial location**

Стадия возраст-ного развития березняка (возраст, лет)	Характеристика территориального размещения деревьев	Береза	Ель		
			подрост	2-й ярус	в целом
Возмужание (41...50)	Встречаемость $W$ , %	64	65	20	70
	Среднее расстояние между деревьями $L$ , м	2,40	2,10	4,80	1,90
	Индекс Мориситы $I_\delta$	0,97	1,52	2,96	1,61
	Отношение дисперсии к среднему числу деревьев на учетных площадках $U$	0,96	1,73	1,53	2,08
	Индекс рассеивания Фишера $I_F$	0,96	1,73	1,53	1,73
	Индекс Одума $I_O$	0,96	1,73	1,53	2,08
Зрелость (71...80)	Встречаемость $W$ , %	30	32	57	73
	Среднее расстояние между деревьями $L$ , м	4,20	3,60	2,80	2,20
	Индекс Мориситы $I_\delta$	1,09	2,10	0,86	0,99
	Отношение дисперсии к среднему числу деревьев на учетных площадках $U$	1,03	1,59	0,89	0,99
	Индекс рассеивания Фишера $I_F$	1,03	1,53	0,89	0,99
	Индекс Одума $I_O$	1,03	2,02	0,89	0,99
Старение (110...120)	Встречаемость $W$ , %	18	27	33	56
	Среднее расстояние между деревьями $L$ , м	5,60	3,50	4,20	2,70
	Индекс Мориситы $I_\delta$	1,00	4,99	0,47	2,10
	Отношение дисперсии к среднему числу деревьев на учетных площадках $U$	1,00	2,99	0,81	2,40
	Индекс рассеивания Фишера $I_F$	1,00	2,99	0,81	1,70
	Индекс Одума $I_O$	1,00	2,99	0,81	2,13

Такие изменения в значениях встречаемости объясняются процессами формирования подпологовой популяции ели. Как показали ранее выполненные исследования [30], в стадии возмужания густота деревьев ели за счет подроста достигает максимума (около 4,0 тыс. шт./га). В стадии зрелости значительная часть подроста отмирает, а другая часть формирует 2-й ярус, густота которого в конце этой стадии составляет около 1,0 тыс. шт./га.

Для популяции в целом и подроста ели установлены статистически достоверные связи встречаемости ( $W$ ) с возрастом березняка ( $A_B$ ), средним расстоянием между деревьями ( $L$ ) и густотой ( $P$ ). Значения коэффициента детерминации ( $R^2$ ) изменяются в интервале 0,91...0,99, фактические значения критерия Фишера существенно больше табличных при уровне значимости 0,05. Не установлены достоверные связи встречаемости деревьев 2-го яруса ( $W$ ) с расстоянием между деревьями ( $L$ ) и густотой ( $P$ ) (табл. 4).

Результаты анализа типа размещения деревьев ели показали следующее. В стадии возмужания, как в целом для популяции, так и составляющим элементом, размещение деревьев может харак-

Т а б л и ц а 4

**Связь встречаемости деревьев ели с возрастом березняков, средним расстоянием между деревьями ели и их густотой**

**The relationship of the spruce trees occurrence with the age of birch trees, the average distance between spruce trees and their density**

Часть популяции ели	Функция	Коэф-фициент детерминации $R^2$	$F$ -критерий	
			$F_{fakt}$	$F_{0,05}$
Подрост	$W = f(A_B)$	0,95	9,88	5,80
	$W = f(L)$	0,98	242,90	5,80
	$W = f(P)$	0,99	609,32	5,80
2-й ярус	$W = f(A_B)$	0,97	17,82	5,80
	$W = f(L)$	0,52	5,51	5,80
	$W = f(P)$	Нет связи		
Популяция в целом	$W = f(A_B)$	0,98	73,40	5,80
	$W = f(L)$	0,92	55,42	5,80
	$W = f(P)$	0,91	47,85	5,80

## Показатели территориального размещения деревьев ели различного возраста

## Indicators of the spruce trees' spatial location of various ages

Стадия возрастного развития березняка (возраст, лет)	Характеристики территориального размещения деревьев	Значение характеристик			
		2...10	11...20	21...30	31...40
Возмужание (41...50)	Возраст ели, лет	2...10	11...20	21...30	31...40
	Встречаемость $W$ , %	14	21	31	35
	Среднее расстояние между деревьями $L$ , м	6,0	4,4	3,6	3,1
	Индекс Мориситы $I_\delta$	2,35	2,13	2,15	2,67
	Отношение дисперсии к среднему числу деревьев на учетных площадках $U$	1,23	1,32	1,55	2,03
	Индекс Фишера $I_F$	1,23	1,23	1,27	2,11
	Индекс Одума $I_O$	1,23	1,31	1,55	2,03
Зрелость (71...80)	Возраст ели, лет	41...50	61...70	71...80	–
	Встречаемость $W$ , %	16	28	19	–
	Среднее расстояние между деревьями $L$ , м	5,4	4,0	5,3	–
	Индекс Мориситы $I_\delta$	3,20	1,76	1,55	–
	Отношение дисперсии к среднему числу деревьев на учетных площадках $U$	1,47	1,30	1,12	–
	Индекс Фишера $I_F$	1,47	1,30	1,12	–
	Индекс Одума $I_O$	1,47	1,30	1,12	–
Старение (110...120)	Возраст ели, лет	21...30	31...40	81...90	91...100
	Встречаемость $W$ , %	10	13	13	17
	Среднее расстояние между деревьями $L$ , м	6,7	5,0	6,7	6,0
	Индекс Мориситы $I_\delta$	5,94	8,44	0,57	0,54
	Отношение дисперсии к среднему числу деревьев на учетных площадках $U$	1,67	2,84	0,94	0,92
	Индекс Фишера $I_F$	1,66	2,84	0,94	0,92
	Индекс Одума $I_O$	1,67	2,84	0,94	0,92

теризоваться как групповое (контагиозное). Значения всех рассматриваемых индексов с учетом ошибок определения, приведенных выше, существенно больше 1,0 (см. табл. 3).

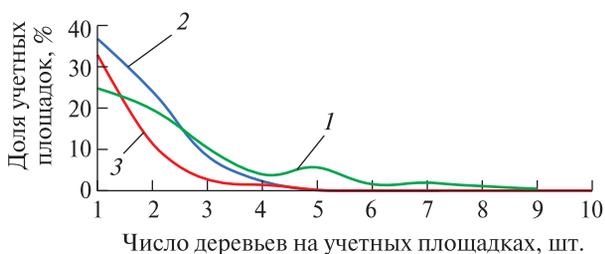
В конце стадии зрелости такой тип территориального размещения сохраняется у деревьев подроста. Тип размещения деревьев 2-го яруса изменяется на равномерный. Значения всех индексов ( $0,86 \pm 0,04$  и  $0,89 \pm 0,04$ ) меньше 1,0. В целом же для популяции размещение может характеризоваться как случайное — индексы существенно отличаются от 1,0.

На тип размещения в стадии старения оказывает влияние появление новой генерации ели. В результате групповой тип размещения становится более выраженным для всей популяции и для деревьев подроста — значения индексов значительно больше 1,00. Размещение деревьев 2-го яруса остается регулярным — индексы с учетом ошибки определения ( $\pm 0,07$ ) существенно больше 1,0 (см. табл. 3).

Нами было проанализировано размещение деревьев ели различных возрастов в рассматриваемых стадиях возрастного развития березняков. В анализ включили возрастные группы ели, встречаемость деревьев в которых 10 % и больше. При меньшей встречаемости по значениям индексов не всегда можно адекватно оценить тип размещения деревьев.

Установлено, что в большинстве случаев значения индексов соответствуют контагиозному типу территориального размещения деревьев ели. Они достоверно превышают 1,0 (табл. 5). Исключение составляют деревья старших возрастных групп (81...90 и 91...100 лет) в стадии старения березняка, где размещение деревьев ели может характеризоваться как регулярное.

Анализ распределения УП по числу деревьев ели показал, что оно характеризуется значительной долей УП без деревьев, на которые приходится от 27 % (стадия зрелости) до 49 % (стадия старения) всех УП. Из площадок с елью наиболее часто



Распределение учетных площадок по числу деревьев ели на них в березняках, находящихся на разных стадиях возрастного развития: 1 — возмужание; 2 — зрелость; 3 — старение

The distribution of discount areas by the number of spruce trees in birch forests located at different stages of age development: 1 — maturation; 2 — maturity; 3 — consenescence

Т а б л и ц а 6

**Сопряженность деревьев ели разных генераций**

**Associations of spruce trees of different generations**

Возрастная стадия березняка	Сопоставляемые возрастные генерации, лет	Число УП с совместными встречами	
		Ожидаемое ( $K_M$ )	Фактическое ( $K_F$ )
Возмужание	1–10 / 11–60	24	19
	11–20 / 21–60	32	22
	21–30 / 31–60	35	34
	31–40 / 41–60	15	10
Зрелость	41–50 / 51–100	145	69
	51–60 / 61–100	161	73
	60–70 / 71–100	136	55
	71–80 / 81–100	18	1
Старение	21–30 / 31–110	29	22
	31–40 / 41–110	37	21
	81–90 / 91–110	28	3
	91–100 / 101–110	7	1

встречаются УП с одним растением (рисунок). Число деревьев на одной площадке изменяется в широком диапазоне — до 9–10 особей. Выделить значимые агрегации не представляется возможным. Можно только отметить несколько увеличенную (до 6 %) долю УП с пятью деревьями в березняках в стадии возмужания.

Отсутствие значимых группировок деревьев ели в границах УП в конце стадии зрелости можно объяснить случайным территориальным размещением деревьев (см. табл. 3).

Для рассматриваемых стадий возрастного развития березняков была предпринята попытка установить сопряженность деревьев ели с березой и деревьев ели поздних генераций (младший возраст) с деревьями ели ранних генераций (старший возраст).

В ходе анализа установлено, что сопряженность деревьев подпоголовой популяции ели с деревьями березы отчетливо проявляется в берез-

няках, находящихся в конце стадии возмужания. Здесь фактическое число встреч ели с березой существенно больше ожидаемых ( $K_M = 67 < K_F = 82$ ). В конце других стадий такая сопряженность, при принятых размерах УП, не наблюдается. Так в стадии старения число фактических встреч этих пород на УП существенно меньше ожидаемых ( $K_M = 48 > K_F = 32$ ).

Для оценки сопряженности деревьев ели разных генераций, как и при рассмотрении территориального размещения деревьев, были выбраны генерации со встречаемостью деревьев ели более 10 %. Установлено, что во всех сопоставляемых вариантах фактические значения коэффициента  $K_F$  меньше значений коэффициента  $K_M$  (табл. 6).

Тем не менее можно отметить небольшую разницу между ожидаемыми и фактическими значениями встреч деревьев ели разных генераций в березняках в стадии возмужания (см. табл. 6). Возможно, что принятые размеры УП, как и в случае с выделением агрегаций деревьев, недостаточны для объективной оценки сопряженности деревьев ели разных генераций. Данное обстоятельство может быть связано с тем, что принятые размеры УП примерно равны размерам деревьев ели, особенно в березняках, находящихся на стадиях зрелости и старения. Так, в первом случае радиус кроны деревьев ели достигает 2,4 м, площадь проекции — 18,4 м<sup>2</sup>. На стадии старения эти значения еще больше — соответственно 3,7 м и 43,4 м<sup>2</sup>, что выше принятых размеров УП. В связи с этим для адекватной оценки территориального размещения деревьев ели в березняках возрастом старше 50 лет целесообразно использовать УП большего размера.

**Выводы**

1. Встречаемость деревьев березы определяется стадиями возрастного развития березняков. В конце стадии старения она уменьшается по сравнению со стадией возмужания на 46 % (с 64 до 18 %). Выявлены статистически достоверные связи встречаемости со средним расстояниями между деревьями березы, возрастом и густотой березняков. Размещение деревьев березы в рассмотренных стадиях возрастного развития может характеризоваться как случайное

2. Встречаемость и тип территориального размещения деревьев ели подпоголовой популяции обусловлены тремя процессами: отпадом, изменениями в вертикальной структуре древостоя, возобновлением. Степень выраженности этих процессов в березняках разного возраста определяет динамику указанных характеристик.

3. Популяция ели в целом в пределах стадий березняков возмужания и зрелости характеризуется примерно одинаковой встречаемостью

деревьев (около 70 %). К концу стадии старения она снижается до 53 %, что является следствием доминирования процессов отпада. В рассматриваемом возрастном интервале березняков тип территориального размещения деревьев ели изменяется от контагиозного в стадии возмужания березняка до случайного в конце стадии зрелости. В стадии старения тип размещения вновь становится контагиозным, что связано с появлением новой генерации ели.

4. Встречаемость деревьев подроста ели уменьшается в рассматриваемом возрастном интервале березняков с 65 до 27 %, что обусловлено процессами отпада и перехода части деревьев во 2-й ярус древостоя. Тип размещения деревьев данного элемента леса — контагиозный.

5. Встречаемость деревьев ели 2-го яруса при переходе из стадии березняка возмужания в стадию зрелости увеличивается с 20 % до 57 %, что объясняется выходом части деревьев подроста во 2-й ярус древостоя. В стадии старения при доминировании процессов отпада это значение уменьшается до 33 %. Тип территориального размещения деревьев этого яруса в конце стадии возмужания березняка — контагиозный, в других стадиях — регулярный.

6. Для популяции ели в целом и для подроста установлены достоверные связи встречаемости с расстоянием между деревьями, возрастом березняка и густотой ели. Для 2-го яруса ели достоверна только связь встречаемости с возрастом березняка.

7. Контагиозный тип размещения характерен для большинства возрастных групп подпологовой популяции ели с встречаемостью более 10 %. Исключение составляют возрастные группы деревьев ели старше 80 лет. Для них размещение может характеризоваться как регулярное или случайное.

8. Для установления доминирующих агрегаций деревьев ели и сопряженности деревьев разных возрастных групп в рассматриваемых древостоях необходим анализ размещения на учетных площадках большего размера.

## Список литературы

- [1] Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 1985. 95 с.
- [2] Быков Б.А. Геоботаника. Алма-Ата: Наука, 1978. 288 с.
- [3] Вайс А.А. Динамика горизонтальной сомкнутости полога и крон на уровне насаждения и био группы // Лесная таксация и лесостроительство, 2001. № 1. С. 62–65.
- [4] Вайс А.А. Оценка распределения расстояний в био группах различных ценозов // Сибирский экологический журнал, 2008. Т. XV. № 2. С. 243–248.
- [5] Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 230 с.
- [6] Гиляров М.С. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. 280 с.
- [7] Грабарник П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход // Лесоведение, 2010. № 2. С. 77–85.
- [8] Грибанов В.Я. Пространственная структура древостоев // Структура и рост древостоев Сибири. Красноярск: Изд-во ИЛ СО РАН, 1993. С. 55–67.
- [9] Стороженко В.Г. Естественное возобновление в коренных разновозрастных ельниках европейской тайги России // Сибирский лесной журнал, 2017. № 3. С. 87–92.
- [10] Ильчуков С.В., Торлопова Н.В. Жизненное состояние сосняков, формирующихся на гарях, сплошных вырубках и подсеках // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, 2004. № 4 (78). С. 19–21.
- [11] Калачев В.А., Вайс А.А., Ануев Е.А. Особенности горизонтальной структуры модальных пихтачей в условиях Канской лесостепи и предгорной части Восточного Саяна // Успехи современного естествознания, 2021. № 6. С. 22–28.
- [12] Кузьмичев В.В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск: Наука, 2013. 208 с.
- [13] Манов А.В., Кутявин И.Н. Горизонтальная структура древостоев и подроста северо-таежных коренных ельников чернично-сфагновых в Приуралья // ИзВУЗ Лесной журнал, 2018. № 6. С. 78–88.
- [14] Мелехов И.С. Лесоведение и лесоводство. М.: Лесная пром-сть, 1972. 178 с.
- [15] Вайс А.А. Форма крон деревьев сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) в чистых высокогустотных насаждениях Минусинской котловины Красноярского края // Хвойные бореальной зоны, 2017. Т. 35. № 3–4. С. 14–20.
- [16] Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 360 с.
- [17] Морисита М.  $I_{\delta}$ -индекс, мера рассеивания индивидов // Исследования по популяционной экологии, 1962. № 4 (1). С. 1–7.
- [18] Braathe P. Registneringavgienvest 1962–1964 // Meddeleslerfradet Norske Skogfors o ksvesen, 1966, v. 21, no. 2, pp. 81–170.
- [19] Elliot J.M. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates // Freshwater boil. Assoc., 1971, v. 25, pp. 1–144.
- [20] Fager E.W. Diversity: A Sampling // The American Naturalist, 1972, v. 106 (949), pp. 293–310.
- [21] Getzin S., Dean C., He F., Trofymow J.A., Wiegand K., Wiegand T. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver island // Ecography, 2006, v. 29, pp. 671–682.
- [22] Illian J., Penttinen A., Stoyan H., Stoyan D. Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns. Chichester: Wiley, 2008, 534 p.
- [23] Morisita M. Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns // Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., 1959, Ser. E, 2, pp. 215–235.
- [24] Wiegand T., Moloney K.A. Rings, circles, and nullmodels for point pattern analysis in ecology // Oikos, 2004, v. 104, pp. 209–229.
- [25] Маслов А.А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М.: Наука, 1990. 160 с.
- [26] Свалов С.Н. Применение статистических методов в лесоводстве // Лесоведение и лесоводство, 1985. Т. 4. С. 1–164.
- [27] Секретенко О.П., Грабарник П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоев методами случайных точечных полей // Сибирский лесной журнал, 2015. № 3. С. 32–44.

- [28] Воробьев Р.А., Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Тютин А.Ю. Таксационные показатели клонов плюсовых деревьев ели европейской в архиве клонов в Нижегородской области // Хвойные бореальной зоны. 2023. Т. 41. № 1. С. 12-23.
- [29] Рубцов М.В., Дерюгин А.А. Динамика возрастной структуры популяции ели под пологом южно-таежных березняков Русской равнины // Хвойные бореальной зоны, 2013. Т. XXXI. № 1–2. С. 9–14.
- [30] Беляева Н.В., Грязькин А.В., Кази И.А. Оценка успешности естественного возобновления после добровольно-выборочных рубок // Вестник Саратовского госагроуниверситета имени Н.И. Вавилова, 2014. № 5. С. 3–6.
- [31] Дерюгин А.А., Глазунов Ю.Б. Об оценке перспективности подроста ели под пологом березняков южной тайги // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2020. Т. 24. № 4. С. 12–18. DOI: 10.18698/2542-1468-2020-4-12-18
- [32] Матвеева А.С., Беляева Н.В., Кази И.А. Влияние состава материнского древостоя на высотную структуру подроста ели разных фенологических форм // Актуальные проблемы лесного комплекса, 2017. № 47. С. 138–142.
- [33] Беляева Н.В., Грязькин А.В. Закономерности появления подроста ели после сплошных рубок в зависимости от состава материнского древостоя // Актуальные проблемы лесного комплекса, 2015. № 41. С. 3–7.
- [34] Дружинин Ф.Н. Специализированные рубки ухода во вторичных лесах // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии, 2013. № 204. С. 6–14.
- [35] Axelsson R., Angelstam P. Uneven-aged forest management in boreal sweden: local forestry stakeholders' perceptions of different sustainability dimensions // Forestry, 2011, t. 84, no. 5, pp. 567–579.

## Сведения об авторах

**Дерюгин Анатолий Александрович**  — канд. с.-х. наук, ст. науч. сотр., ФГБУН «Институт лесоведения Российской академии наук» (ИЛАН РАН), da45@mail.ru

**Глазунов Юрий Борисович** — канд. с.-х. наук, вед. науч. сотр., ФГБУН «Институт лесоведения Российской академии наук» (ИЛАН РАН), yu.b.glazunov@mail.ru

Поступила в редакцию 25.09.2023.

Одобрено после рецензирования 12.12.2023.

Принята к публикации 05.04.2024.

## TREES SPATIAL LOCATION IN SOUTH TAIGA BIRCH FORESTS WITH SUBORDINATE SPRUCE CROP

**A.A. Deryugin** , **Yu.B. Glazunov**

Institute of Forest Science RAS, 21, Sovetskaya st., village Uspenskoe, Odintsovo district, 143030, Moscow reg., Russia  
da45@mail.ru

The study results of birch and spruce trees' spatial location in southern taiga wood-sorrel-bilberry (*oxalidosum-myrtillosum*) birch forests concerning the stages of their development (maturation, maturity, consenescence) and the age generations of subordinate spruce crops are presented. The analysis was carried out on the basis of the survey data within 2,5×2,5 m plots, identified by provisional coordinates by the plans of 11 permanent sample plots. The type of tree placements was characterized by the following indicators: occurrence, average distance between trees, dispersion ratio to the average number of trees, Morisita, Fisher and Odum indices. The birch and spruce trees association, as well as spruce trees of different age generations were assessed. The occurrence rate of birch and spruce trees was determined according to the age development stages of birch forests. It has been established that during the transition from the stage of maturation to the stage of maturity the occurrence rate of the birch decreases from 64 to 18 %, for the spruce it ranges from 70...73 to 53 %. Regarding the type of spruce placement, it was found that from the stage of maturation to the stage of maturity it changes from contagious to accidental. During the consenescence stage, it becomes contagious again, which is connected with the emergence of a new spruce generation. For the trees of undergrowth and 2nd storey of spruce of different ages, the peculiarities of the dynamics of occurrence and type of placement were revealed. The latter changes from contagious to regular. The contagious type of placement is typical for most age groups of the subordinate spruce population. The exception is age groups of spruce trees over 80 years old; their placement is regular or random. It has been established that in order to identify the dominant aggregations of spruce trees and the trees associations of different age groups in the tree stands under survey, an analysis of placement on larger survey sites is necessary.

**Keywords:** birch forests, subordinate spruce crop, spatial location of trees, southern taiga

**Suggested citation:** Deryugin A.A., Glazunov Yu.B. *Territorial'noe razmeshchenie derev'ev v yuzhno-taеzhnykh bereznyakakh s podpologovoy populyatsiey eli* [Trees spatial location in south taiga birch forests with subordinate spruce crop]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2024, vol. 28, no. 3, pp. 5–14.  
DOI: 10.18698/2542-1468-2024-3-5-14

## Reference

- [1] Buzykin A.I., Gavrikov V.L., Sekretenko O.P., Khlebopros R.G. *Analiz struktury drevesnykh tsenozov* [Analysis of the structure of tree censuses]. Novosibirsk: Nauka, 1985, 95 p.
- [2] Bykov B.A. *Geobotanika* [Geobotany]. Alma-Ata: Nauka, 1978, 288 p.
- [3] Vays A.A. *Dinamika gorizontal'noy somkhnosti pologa i kron na urovne nasazhdeniya i biogruppy* [Dynamics of horizontal canopy and crown density at the stand and biogroup level]. *Lesnaya taksatsiya i lesoustroystvo* [Forest taxation and forest management], 2001, no. 1, pp. 62–65.
- [4] Vays A.A. *Otsenka raspredeleniya rasstoyaniy v biogruppakh razlichnykh tsenozov* [Assessment of the distribution of distances in biogroups of various censuses]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* [Siberian Ecological Journal], 2008, t. XV, no. 2, pp. 243–248.
- [5] Vasilevich V.I. *Statisticheskie metody v geobotanike* [Statistical methods in geobotany]. Leningrad: Nauka, 1969, 230 p.
- [6] Gilyarov M.S. *Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovaniy* [Methods of soil-zoological research]. Moscow: Nauka, 1975, 280 p.
- [7] Grabarnik P.Ya. *Analiz gorizontal'noy struktury drevostoya: model'nyy podkhod* [Analysis of the horizontal structure of a tree stand: a model approach]. *Lesovedenie* [Forest Science], 2010, no. 2, pp. 77–85.
- [8] Griбанov V.Ya. *Prostranstvennaya struktura drevostoev* [Spatial structure of forest stands]. *Struktura i rost drevostoev Sibiri* [Structure and growth of forest stands in Siberia]. Krasnoyarsk: IL SB RAS, 1993, pp. 55–67.
- [9] Storozhenko V.G. *Estestvennoe vozobnovlenie v korennykh raznovozrastnykh el'nikakh Evropeyskoy taygi Rossii* [Natural regeneration in native spruce forests of different ages in the European taiga of Russia]. *Sibirskiy lesnoy zhurnal* [Siberian Forest Journal], 2017, no. 3, pp. 87–92.
- [10] Il'chukov S.V., Torlopova N.V. *Zhiznennoe sostoyanie sosnyakov, formiruyushchikhsya na garyakh, sploshnykh vyrubkakh i podsekakh* [Life state of pine forests formed in burnt areas, clear-cuts and undercuts]. *Vestnik instituta biologii Komi nauchnogo tsentra Ural'skogo otdeleniya RAN* [Bulletin of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences], 2004, no. 4 (78), pp. 19–21.
- [11] Kalachev V.A., Vays A.A., Anuev E.A. *Osobennosti gorizontal'noy struktury modal'nykh pikhtachey v usloviyakh Kanskoy lesostepi i predgornoy chasti Vostochnogo Sayana* [Features of the horizontal structure of modal fir trees in the conditions of the Kansk forest-steppe and the foothills of the Eastern Sayan]. *Uspekhi sovremennoy estestvoznaniya* [Advances in modern natural science], 2021, no. 6, pp. 22–28.
- [12] Kuz'michev V.V. *Zakonomernosti dinamiki drevostoev: printsipy i modeli* [Patterns of forest stand dynamics: principles and models]. Novosibirsk: Nauka, 2013, 208 p.
- [13] Manov A.V., Kut'yavin I.N. *Gorizontal'naya struktura drevostoev i podrosta severotaezhnykh korennykh el'nikov chernichnosfagnovykh v Priural'e* [Horizontal structure of stands and undergrowth of northern taiga native bilberry-sphagnum spruce forests in the Urals]. *Lesnoy Zhurnal* (Russian Forestry Journal), 2018, no. 6, pp. 78–88.
- [14] Melekhov I.S. *Lesovedenie i lesovodstvo* [Forestry and forestry]. Moscow: Timber industry, 1972, 178 p.
- [15] Oskorin P.A., Weiss A.A. [Dynamics of the spatial structure of dark coniferous forest stands in Western Siberia]. *IzVUZ Lesnoy zhurnal*, 2009, no. 1, pp. 21–28.
- [16] Greyg-Smit P. *Kolichestvennaya ekologiya rasteniy* [Quantitative plant ecology]. Moscow: Mir, 1967, 360 p.
- [17] Morisita M. *I<sub>s</sub>-indeks, mera rasseivaniya individov* [ $I_s$ -index, a measure of the dispersion of individuals]. *Issledovaniya po populyatsionnoy ekologii* [Research on population ecology], 1962, no. 4 (1), pp. 1–7.
- [18] Braathe P. *Registneringavgjenveht 1962–1964. Meddeleslerfradet Norske Skogfors o ksvesen*, 1966, v. 21, no. 2, pp. 81–170.
- [19] Elliot J.M. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater boil. Assoc.*, 1971, v. 25, pp. 1–144.
- [20] Fager E.W. Diversity: A Sampling. *The American Naturalist*, 1972, v. 106 (949), pp. 293–310.
- [21] Getzin S., Dean C., He F., Trofymow J.A., Wiegand K., Wiegand T. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver island. *Ecography*, 2006, v. 29, pp. 671–682.
- [22] Illian J., Penttinen A., Stoyan H., Stoyan D. *Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns*. Chichester. Wiley, 2008, 534 p.
- [23] Morisita M. Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.*, 1959, Ser. E 2, pp. 215–235.
- [24] Wiegand T., Moloney K.A. Rings, circles, and nullmodels for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, v. 104, pp. 209–229.
- [25] Maslov A.A. *Kolichestvennyy analiz gorizontal'noy struktury lesnykh soobshchestv* [Quantitative analysis of the horizontal structure of forest communities]. Moscow: Nauka, 1990, 160 p.
- [26] Cvalov S.N. *Primenenie statisticheskikh metodov v lesovodstve* [Application of statistical methods in forestry]. *Lesovedenie i lesovodstvo* [Forestry and forestry], 1985, t. 4, pp. 1–164.
- [27] Sekretenko O.P., Grabarnik P.Ya. *Analiz gorizontal'noy struktury drevostoev metodami sluchaynykh tochechnykh poley* [Analysis of the horizontal structure of forest stands using random point field methods]. *Sibirskiy lesnoy zhurnal* [Siberian Forest J.], 2015, no. 3, pp. 32–44.
- [28] Vorob'ev R.A., Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Tyutin A.Yu. *Taksatsionnye pokazateli klonov plyusovykh derev'ev eli evropeyskoy v arkhive klonov v Nizhegorodskoy oblasti* [Taxation indicators of clones of plus trees of Norway spruce in the archive of clones in the Nizhny Novgorod region]. *Khvoynye boreal'noy zony* [Conifers of the boreal zone], 2023, t. 41, no. 1, pp. 12–23.
- [29] Rubtsov M.V., Deryugin A.A. *Dinamika voznastnoy struktury populyatsii eli pod pologom yuzhno-taezhnykh bereznyakov Russkoy ravniny* [Dynamics of the age structure of the spruce population under the canopy of the southern taiga birch forests of the Russian Plain]. *Khvoynye boreal'noy zony* [Conifers of the boreal zone], 2013, t. XXXI, no. 1–2, pp. 9–14.

- [30] Belyaeva N.V., Gryaz'kin A.V., Kazi I.A. *Otsenka uspekhov estestvennogo vozobnovleniya posle dobrovol'no-vyborochnykh rubok* [Assessment of the success of natural regeneration after voluntary selective cuttings]. Vestnik Saratovskogo gosagrouniversiteta im. N.I. Vavilova [Bulletin of the Saratov State Agrarian University named after. N.I. Vavilova], 2014, no. 5, pp. 3–6.
- [31] Deryugin A.A., Glasunov Yu.B. *Ob otsenke perspektivnosti podrosta eli pod pologom bereznyakov yuzhnoy taygi* [Prospect assessment of undergrowth spruce under canopy of birch forests in southern taiga]. Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin, 2020, vol. 24, no. 4, pp. 12–18. DOI: 10.18698/2542-1468-2020-4-12-18
- [32] Matveeva A.S., Belyaeva N.V., Kazi I.A. *Vliyaniye sostava materinskogo drevostoya na vysotnyuyu strukturu podrosta eli raznykh fenologicheskikh form* [Influence of the composition of the maternal forest stand on the altitudinal structure of spruce undergrowth of different phenological forms]. Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa [Current problems of the forest complex], 2017, no. 47, pp. 138–142.
- [33] Belyaeva N.V., Gryaz'kin A.V. *Zakonomernosti poyavleniya podrosta eli posle sploshnykh rubok v zavisimosti ot sostava materinskogo drevostoya* [Patterns of the appearance of spruce regrowth after clear-cutting depending on the composition of the parent forest]. Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa [Actual problems of the forest complex], 2015, no. 41, pp. 3–7.
- [34] Druzhinin F.N. *Spetsializirovannye rubki ukhoda vo vtorichnykh lesakh* [Specialized thinning in secondary forests]. Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii [News of the St. Petersburg Forestry Academy], 2013, no. 204, pp. 6–14.
- [35] Axelsson R., Angelstam P. Uneven-aged forest management in boreal sweden: local forestry stakeholders' perceptions of different sustainability dimensions. Forestry, 2011, t. 84, no. 5, pp. 567–579.

## Authors' information

**Deryugin Anatoliy Aleksandrovich**  — Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, Institut of Forest Science, da45@mail.ru

**Glazunov Yuriy Borisovich** — Cand. Sci. (Agriculture), Head of the Laboratory of Forestry and Biological productivity, Institut of Forest Science, yu.b.glazunov@mail.ru

Received 25.09.2023.

Approved after review 12.12.2023.

Accepted for publication 05.04.2024.

Вклад авторов: все авторы в равной доле участвовали в написании статьи  
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов  
Authors' Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article  
The authors declare that there is no conflict of interest