

DOI 10.31509/2658-607x-202143-89  
УДК 630\*182.22

## СУКЦЕССИОННАЯ ДИНАМИКА КОРЕННЫХ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ЕЛЬНИКОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2021 г.

В. Г. Стороженко

Институт лесоведения РАН,  
Россия, 143030, Московская область, с. Успенское, ул. Советская, д. 21

E-mail: lesoved@mail.ru

Поступила в редакцию: 18.12.2020

После рецензирования: 18.10.2021

Принята к печати: 28.10.2021

**Актуальность и цель.** В статье обсуждаются варианты отнесения лесных биогеоценозов к определенному динамическому положению в сукцессионном поле их развития. Предлагается расширенный вариант динамической оценки положения лесных сообществ, создающий возможность оценки общего движения объемов деревьев в возрастных поколениях возрастных рядов лесных биогеоценозов, анализа прошедших изменений возрастной структуры биогеоценоза и прогноза будущего его развития на перспективу.

**Материал и методы.** Объекты исследований — коренные девственные разновозрастные еловые биогеоценозы северной тайги Кандалакшского лесхоза Нямозерского лесничества Мурманской обл., Свердловского лесхоза Архангельской обл.; средней тайги — еловые леса резервата «Вепсский лес» Ленинградской обл. и урочища «Атлека» Андомского лесхоза Вологодской обл.; южной тайги — ельники заповедника «Кологривский лес» Костромской обл. и Центрально-Лесного биосферного заповедника в Тверской обл. Рассмотрены особенности структур возрастных рядов ельников наиболее типичных и производительных для ели типов условий произрастания.

**Результаты и заключение.** Все представленные лесные сообщества имеют различные соотношения количества и объемов деревьев в возрастных поколениях возрастных рядов и, как следствие, разное положение в сукцессионной динамике развития. Дереворазрушающие грибы биоценоза как эндогенная структура лесного сообщества активно участвуют в динамических процессах его развития на всех этапах сукцессионного движения. Пораженность деревьев грибами этого комплекса увеличивается от последних поколений к первым до максимальных значений у наиболее старых деревьев первого поколения. Сукцессионное положение коренного девственного разновозрастного лесного сообщества может быть описано с более широкой амплитудой оценки динамики его развития в ретроспективу и перспективу по соотношению количественных и объемных показателей возрастных поколений возрастных рядов, нежели по показателям текущей структуры возрастного ряда. При оценке сукцессионной стадии лесного сообщества необходимо учитывать количество (объемы) и структуру валежа.

**Ключевые слова:** лесные биогеоценозы, сукцессии, устойчивость лесов, возрастные ряды и поколения, валеж, дереворазрушающие грибы

Масштабные исследования структур лесов Севера, проведенные в России многими лесоводами и таксаторами в прошлом столетии, были посвящены в том числе изучению возрастных структур лесных сообществ различного происхождения с различным строением древостоев (Ивашкевич, 1929; Воропанов, 1949; Синельщиков, 1959; Комин, 1963; Гусев, 1964; Clements, 1936 и др.). Подробный анализ этих исследований изложен в работе Г. Е. Комина и И. В. Семечкина (1970), которые на основе учета результатов собственных исследований предложили «обобщенную схему возрастной структуры древостоев», к которой мы отсылаем заинтересованного читателя. Свой вариант возрастной структуры древостоев в несколько измененном виде предложил С. А. Дыренков (1984). Принимая предложенные авторами принципы деления структур лесов, обращаем внимание на то, что в этих исследованиях не всегда акцентировано отражена связь возрастных структур древостоев с сукцессионной динамикой развития биогеоценозов в целом. Только в последнее время появились работы, в которых с разной степенью подробности рассматривается связь возрастных структур с динамическими показателями древостоев (Исаев и др., 2008; Коренные еловые леса Севера..., 2006; Чмыр, 2001; Ivantsov et al., 2009; Стороженко, 2011; Стороженко и др., 2018 и др.).

Многолетние исследования структур, вариантов сукцессионных смен в динамике развития коренных девственных лесов таежной зоны Европейской России убеждают нас в том, что отнесение биогеоценозов к определенному динамическому положению в сукцессионном поле их развития, к их фазовому положению в известных грациях демутации, дигрессии и климакса (Дыренков, 1984) с переходными формами структур между ними, наиболее правильно оценивать не по существующей на текущий момент структуре возрастных поколений в возрастном ряду лесного сообщества, а по сравнительному анализу движения объемов стволовой части древостоя во временном градиенте сукцессионного развития лесного сообщества, проецируя движение объемов деревьев во времени от последних поколений возрастного ряда в период его распада в перспективу при одновременном прогнозировании накопления числа и объемов деревьев в младших поколениях восходящего ряда. Дополнительным фактором оценки динамических ретроспективных событий в лесном сообществе принимается анализ числа, объемов и стадий разложения древесного отпада, произошедшего на площади анализируемого биогеоценоза. При этом создается возможность оценки общего сукцессионного движения объемов деревьев в возрастных поколениях воз-

растного ряда лесного биогеоценоза, возможность анализа прошедших изменений в динамике формирования возрастной структуры биогеоценоза и прогноза будущего его развития на весьма далекую перспективу. Предлагаемая методика динамической оценки сукцессионного положения лесных сообществ может помочь в определении возможных перспектив создания искусственных древостоев, обладающих набором критериев, определяющих устойчивость лесных сообществ, и в разработке практических приемов формирования устойчивых лесов.

В развитии этой позиции и в ее подтверждении на экспериментальном уровне мы приводим анализ данных структур коренных девственных разновозрастных ельников, расположенных в подзонах северной, средней и южной тайги европейской части России в сочетании с показателями древесного отпада в грациях по временным периодам стадий разложения валежа.

Задачи исследований: 1) определить в числовых и объемных показателях особенности структур возрастных рядов коренных разновозрастных ельников таежной зоны с различными динамическими характеристиками; 2) оценить в физических параметрах величину и скорость сукцессионных преобразований в динамике формирования возрастных структур разно-

возрастных ельников; 3) подтвердить (или опровергнуть) выдвинутый тезис о возможности оценки сукцессионного движения лесных сообществ во временном тренде от нескольких возрастных поколений в ретроспективу и перспективу.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Принципы сукцессионной системы лесных сообществ при ее искусственном ранжировании детально показаны в работе А. С. Исаева с соавторами (2008) «Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход...». В ней рассмотрен сукцессионный процесс лесного сообщества от нулевого состояния (вырубка, ветровал и т. д.) до стабилизации запаса древостоя в фазе климакса. При этом биогеоценоз проходит несколько фаз развития: от начала накопления биогеоценозом биомассы — фаза демутации, когда эксцесс объема деревьев в возрастном ряду формируется в последних поколениях возрастного ряда, далее следует фаза достижения максимального объема биомассы, когда эксцесс объема деревьев передвигается в сукцессионной динамике биогеоценоза в середину возрастного ряда, далее формируется фаза дигрессии, когда эксцесс объема деревьев передвигается к первым поколениям возрастного

ряда. В дальнейшем развитии лесного сообщества при отсутствии дестабилизирующих структуры леса факторов объемы деревьев в возрастных поколениях возрастных рядов биогеоценозов выравниваются и наступает фаза климакса (Clements, 1936). Понятно, что в динамике развития биогеоценозов могут появляться переходные формы фазовых положений и даже несколько необычные для восприятия, например демутационно-дигрессивные, когда в возрастном ряду биогеоценоза существует два эксцесса объемов деревьев: в первых и последних поколениях. Требуется некоторое пояснение содержания терминов «коренные» и «девственные» леса. Согласно ГОСТу 18486-87 коренной — это «древостой, формирующийся в естественных условиях и характеризующийся преобладающей породой, соответствующей данным лесорастительным условиям». Термин «девственный», или «дикий», лес рассматривается в лесоведении как лес, развивающийся только под влиянием природных условий, то есть без воздействия человека. В нашем понимании коренной лес не всегда полностью соответствует девственному лесу, так как может нести черты влияния каких-либо факторов воздействия, сохраняя, тем не менее, коренную преобладающую породу.

В качестве объектов исследований взяты коренные девственные разновозрастные еловые биогеоценозы, относящиеся к подзонам северной, средней и южной тайги. К регионам северной тайги относятся ельники Кандалакшского лесхоза Нямозерского лесничества Мурманской обл., Свердловского лесхоза Архангельской обл. К регионам средней тайги относятся еловые леса резервата «Вепсский лес» Ленинградской обл. и урочища «Атлека» Андомского лесхоза Вологодской обл. К регионам южной тайги относятся ельники заповедника «Кологривский лес» Костромской обл. и Центрально-Лесного биосферного заповедника в Тверской области. В принятых для анализа лесных массивах отбирались участки с типичными для подзон типологическими характеристиками преимущественно наивысшей производительности. Величина пробных площадей колебалась в пределах от 0,2 до 0,8 га. На постоянных пробных площадях (ППП) проводились исследования, включавшие следующие виды работ: сплошная нумерация деревьев, определение их диаметра, категории состояния и положения в пологе древостоя (ярус) с определением высот деревьев, бурение стволов возрастным буром Пресслера у шейки корня, подсчет возрастов деревьев при помощи смонтированной на голове лупы не отходя от пробуренного дерева, учет естественного возобновления всех пород, фиксация гнилей по кернам бурения с определением стадии и типа

гнили, картирование расположения деревьев и древесного опада на пробной площади с распределением его по диаметрам, породам и стадиям разложения, по разработанной ранее шкале временных датировок валежа ели, основанной на морфопризнаках валежа разных периодов опада и разложения (Стороженко, 1990). Позднее шкала была незначительно скорректирована данными по разложению валежа в регионах северной тайги (Стороженко, Шорохова, 2012). Предложенная шкала верифицирована исследованиями потери веса образцами древесины разных стадий разложения (Шорохова, Шорохов, 1999).

Древесный отпад разделяется на две группы: текущий древесный отпад и валеж. Текущий древесный отпад – деревья, входящие в состав древостоя биогеоценоза и относящиеся к категориям усыхающих, свежего и старого сухостоя. Деревья категории усыхающих отнесены к текущему древесному отпаду, поскольку не способны перейти в более высокую категорию состояния. В категорию валежа входят стволы деревьев ветровала и бурелома, лежащие на земле и зависшие на других деревьях. Все указанные характеристики определялись и измерялись только для ели.

Таблица 1. Шкала стадий разложения крупного древесного опада стволов ели в коренных лесах таежной зоны

Стадия разложения	Признаки разложения (Стороженко, 1992)	Датировка стадий разложения, лет	
		Южная тайга	Северная тайга
1	Форма стволов, пней бурелома и кора сохранились. Древесина и кора твердые. Мхов, растений напочвенного покрова, подрост и плодовых тел дереворазрушающих грибов нет. Ветви всех порядков сохранились, иногда зеленая или бурая хвоя. Изменение окраски древесины фрагментами. Стволовые вредители присутствуют или вылетели	1-3	1-5
2	Форма стволов и пней сохранилась, кора опала частично или полностью, моховое покрытие неполное. Плодовые тела дереворазрушающих грибов. Сохранились ветви 1-2 порядков. Гниль древесины от 1 до 3 стадии разложения. Вершина ствола до диаметра 8-10 см разложена полностью. Появление на поверхности ствола всходов подрост разных пород	4-15	6-20
3	Форма стволов и пней частично изменена из-за полного обрастания стволов мхами. Кора часто разрушена и отслоена на больших участках. Появление и развитие подрост ели и других пород до 5 лет. Плодовые тела дереворазрушающих грибов встречаются редко. Могут сохраняться ветви 1 порядка. Древесина разложена до 3 стадии	16-25	21-30
4	Форма стволов и пней сохранилась частично. Полное обрастание мхами и растениями напочвенного покрова, подрост ели и подлесочные породы до 20 лет. Плодовые тела дереворазрушающих грибов отсутствуют, ветвей нет. Древесина разложена до 3-4 стадии и представляет собой бурую, преимущественно деструктивную гниль	26-35	31-40
5	Форма стволов и пней утеряна, угадывается по микроповышениям по контуру ствола, возвышающегося до 1/3 его высоты. Подрост ели и подлесочные породы до 30 лет. Гумификация продуктов разложения древесины	36-45	41-50

Можно выделить и шестую стадию разложения, при которой почти полностью теряются очертания ствола дерева, заметную по микроповышениям, почти не отличимым от общего уровня поверхности почвы. Датировка таких стволов валежа увеличивается до 60-70 лет.

Скорость разложения каждого ствола валежа зависит от породы, лесорастительной зоны, диаметра валежного ствола, типа леса и, соответственно, влагообеспеченности местоположения, положения относительно земли, видов грибов ксилотрофного комплекса, разлагающих ствол валежа.

Изучался видовой состав деструктивных грибов биотрофного и ксилотрофного комплексов по плодовым телам грибов и типам гнилей. В камеральный период проводилась обработка полученных сведений по количественным и объемным показателям. Объемы стволов деревьев и валежа рассчитывались по таблицам объемов стволов ели по разрядам высот, соответствующих средним высотам деревьев для подзон тайги (Третьяков и др., 1952, стр. 164) с использованием данных высот деревьев и разрядов высот, соответствующих условиям произрастания конкретных биогеоценозов каждой подзоны тайги, измеренных на пробных площадях в эксперименте.

Проведенные исследования позволили построить возрастные ряды анализируемых биогеоценозов с разделе-

нием их на возрастные поколения как по числовым, так и по объемным показателям. Для этого составлялись таблицы с распределением деревьев по возрастным поколениям через 40-летние интервалы и рассчитывались объемы деревьев в каждом возрастном поколении. По соотношению объемов деревьев в возрастных поколениях возрастных рядов определялось положение биогеоценозов в динамике сукцессионных рядов, а по величине пораженности деструктивными грибами (ДРГ) деревьев в возрастных поколениях определялось участие ДРГ гетеротрофного комплекса в формировании структур возрастных рядов древостоев.

На основе этих сведений представляется возможность определения особенностей структур возрастных рядов коренных разновозрастных ельников таежной зоны с различными динамическими характеристиками, оценки величины и скорости сукцессионных преобразований в динамике формирования возрастных структур разновозрастных ельников и, что особенно важно, доказать возможность анализа сукцессионного развития лесного сообщества во временном градиенте от значительной ретроспективы к весьма далекой перспективе. Оценка структурных особенностей возрастных рядов коренных разновозрастных биогеоценозов еловых формаций явля-

ется наиболее важной позицией в изучении динамических характеристик коренных девственных лесов, а сами динамические позиции представляют собой показатели, учет которых непосредственно связан с показателями отнесения биогеоценозов к определенному положению в системе градаций устойчивости лесных сообществ (Стороженко, 2007). В этой связи все представленные ниже сведения имеют важное значение для характеристик устойчивости биогеоценозов (Стороженко, 2007; Стороженко и др., 2018).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 2 представлены лесоводственные показатели проанализированных биогеоценозов, расположенных в различных подзонах тайги и имеющих различные динамические параметры возрастных рядов. Во всех биогеоценозах, принятых к изучению, представительство ели в составе древостоев не опускается ниже восьми единиц, всегда присутствует береза, осина, иногда сосна. В еловых массивах востока Костромской обл. заповедника «Кологривский лес», находящегося на

Таблица 2. Лесоводственные характеристики некоторых биогеоценозов коренных разновозрастных лесов таежной зоны Европейской России

№ п/п	Регион, лесхоз	Состав, рельеф	Тип леса	Полнота	Бонитет	ПЛ	ПД	ПКР
<i>Подзона северной тайги, Мурманская и Архангельская области</i>								
1	Кандалакшский лесхоз, Нярозерское л-во	10Е + С, Б, слабый склон	Мш-баг-чер-мор	0.5	V	Б, Мж, Ив	Е, С	Чер, бр, мор, баг
2	Северодвинский л-з	10Е + Б, С, ровный	Бр-чер-зм-сф	0.6	IV	Б, С, Мж, РБ	Е, С	Чер, бр, мхи, вод, сф
<i>Подзона средней тайги, Ленинградская и Вологодская области</i>								
3	Резерват «Вепский лес»	10Е + Ос, склоновый	Май-кис-чер	0.8	II-III	Ос, Б, РБ	Е	Май, чер, кис, сед, коп
4	Андомский лесхоз, урочище «Атлека»	10Е + С, Б, склоновый	Чер-кис-май	0.7	II-III	РБ, Б, Мж	Е	Чер, кис, бр, пап, мхи
<i>Подзона южной тайги, Тверская и Костромская области</i>								
5	Заповедник «Кологривский лес»	10Е + Б, Пх, ровный	Кис-чер	0.8	I	РБ, Б	Е, Пх	Чер, кис, пап
6	Центрально-Лесной заповедник	8Е1Ос1Б, ровный	Кис-чер	0.8	I	Б, Ос	Е	Кис, седм, пап, чер

Обозначения. Тип леса: Мш – мшистый, баг – багульниковый, мор – морошковый, чер – черничный, бр – брусничный, май – майниковый, зм – зеленомошный, сф – сфагновый, кис – кисличный. ПЛ – подлесок: Б – береза, РБ – рябина, Ос – осина, Мж – можжевельник. ПД – подрост: Е – ель, С – сосна, Пх – пихта. ПКР – напочвенный покров: вод – водяника, сед – седмичник, коп – копытень, пап – папоротники.

600 км восточнее Центрально-Лесного заповедника, в составе ельников всегда присутствует пихта.

От северной тайги к южной возрастает производительность древостоев от V до I бонитета и увеличивается их полнота от 0.5 до 0.8-0.9, что определяет увеличение запасов стволовой древесины от северной тайги к южной от 4 до 8 раз (табл. 2). Возрастные структуры древостоев следует рассматривать как базовый консорт, определяющий все особенности строения других консортов фитоценоза, в том числе комплексы дереворазрушающих грибов биотрофного и ксилотрофного комплексов, определяющих пораженность деревьев гнилевыми фаунами и их отпад из состава древостоев в состав мортценоза, структуры естественного возобновления. В табл. 3 приведены данные количества деревьев и их объемов в возрастных поколениях возрастных рядов еловых древостоев каждой подзоны тайги.

Из данных табл. 3 видно, что биогеоценозы, различающиеся по динамическим характеристикам, в разновозрастных лесах с полными возрастными рядами, разным количеством деревьев различных возрастов и диаметров в возрастных поколениях, различны по числу деревьев и объемам в структуре возрастных рядов древостоев.

Одновременно с определением объемов деревьев в возрастных поко-

лениях возрастных рядов древостоев определены объемы древесного отпада, относящегося к тем же древостоям и сгруппированного во временных градациях по стадиям разложения (табл. 3).

Древесный отпад разделяется на две группы: текущий древесный отпад и валеж. Текущий древесный отпад — деревья, входящие в состав древостоя биогеоценоза и относящиеся к категориям усыхающих, свежего и старого сухостоя. Деревья категории усыхающих отнесены к текущему древесному отпаду, поскольку не способны перейти в более высокую категорию состояния. В категорию валежа входят стволы деревьев ветровала и бурелома, лежащие на земле и зависшие на других деревьях (табл. 3).

Ставя целью рассмотрение динамики сукцессионного процесса лесного сообщества в более расширенном восприятии, нежели по изменениям объемов деревьев в возрастных поколениях в пределах возрастного ряда древостоя фитоценоза, необходимо поставить в один временной ряд показания объемов деревьев всех компонентов биомассы древостоя на всех этапах динамики его преобразований. В этот временной ряд будут входить в порядке последовательности: ретроспективные значения объемов валежа от последних до первых стадий разложения валежа — до 40-60



Таблица 3. Сукцессионная динамика количества и объемов деревьев в древостоях фитоценозов изучаемых биогеоценозов по подзонам

№ п/п	Древостой, шт./м <sup>2</sup> /га	Валеж: общий и по стадиям разложения, м <sup>3</sup> /га					Доля, % от 2, м <sup>3</sup> /га	Текущий древесный отпад, м <sup>3</sup> /га			Доля, % от 2, м <sup>3</sup> /га	Распределение деревьев в возрастных поколениях, доля, % от общего количества / доля, % от общего объема										Средний диаметр, см		Средний возраст древостоя	Фаза динамики		
		Всего	Ус.	Св. сух.	Ст. сух.	1		Всего	Ус.	Св. сух.		До 40	41-80	81-120	121-160	161-200	201-240	241-280	281-320	321-360	361-400	деревьев	валежка				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
<b>Северная тайга</b>																											
1	$\frac{307}{60.7}$	33.5	0.4	12.3	9.6	6.3	4.9	60.8	3.3	1.0	1.7	0.6	60.6	* Подрост	$\frac{17.6}{3.4}$	$\frac{23.8}{12.0}$	$\frac{31.6}{34.2}$	$\frac{15.6}{26.2}$	$\frac{9.1}{19.6}$	$\frac{2.3}{4.6}$	-	-	-	16.5	24.7	173	Дм-Кл-Дг
2	$\frac{872}{116.1}$	32.8	2.0	8.7	7.7	6.8	34.4	9.4	2.4	0.5	6.5	26.2	Подрост	$\frac{16.0}{4.5}$	$\frac{10.2}{3.0}$	$\frac{18.2}{9.3}$	$\frac{7.5}{8.3}$	$\frac{18.2}{21.2}$	$\frac{12.8}{24.1}$	$\frac{6.9}{11.1}$	$\frac{10.2}{18.5}$	16.2	18.9	220	Дг		
<b>Средняя тайга</b>																											
3	$\frac{753}{382.1}$	87.2	8.1	33.6	22.5	23.0	-	25.4	10.0	1.2	1.1	7.7	25.4	Подрост	$\frac{73.7}{54.1}$	$\frac{11.4}{11.4}$	$\frac{0.7}{1.3}$	$\frac{2.8}{4.6}$	$\frac{5.0}{13.4}$	$\frac{6.4}{15.2}$	-	-	18.6	19.2	121	Дм	
4	$\frac{790}{343.7}$	130.2	7.4	43.2	16.8	29.1	33.7	37.9	16.8	12.3	-	4.5	42.8	Подрост	$\frac{26.6}{3.2}$	$\frac{11.3}{3.3}$	$\frac{7.6}{1.6}$	$\frac{12.7}{12.5}$	$\frac{24.1}{46.8}$	$\frac{13.9}{25.4}$	$\frac{3.8}{7.2}$	-	19.8	27.5	196	Дг	
<b>Южная тайга</b>																											
5	$\frac{573}{362.4}$	204.5	4.1	34.2	22.9	34.4	108.9	66.8	37.7	2.1	4.2	31.4	66.8	Подрост	$\frac{31.6}{8.1}$	$\frac{20.1}{18.0}$	$\frac{5.3}{12.2}$	$\frac{11.3}{42.8}$	$\frac{4.7}{16.0}$	-	-	-	20.7	39.1	128	Дг	
6	$\frac{546}{328.9}$	136.0	4.7	22.7	51.0	29.2	28.4	45.1	12.3	4.4	-	7.9	45.1	Подрост	$\frac{46.1}{31.9}$	$\frac{22.6}{26.4}$	$\frac{9.2}{19.5}$	$\frac{6.7}{21.0}$	-	-	-	-	26.6	29.3	138	Дм-Кл	

Обозначения. Фаза динамики: Кл – климакс; Дг – депрессия; Дм – деградация. Текущий древесный отпад: Ус – усыхающие, Св. сух – свежий сухой, Ст. сух – старый сухой. \* – возраст подроста в северной и средней подзонах тайги может включать до полутора-двух возрастных поколений.

лет в ретроспективу, далее объемы деревьев текущего древесного отпада, распределенные по категориям отпада (усыхающие, свежий и старый сухостой) и далее – объемные показатели деревьев живого состояния в пределах возрастных поколений. Рассматривая движение объемов массы деревьев различного состояния древостоя в общем временном тренде, можно определять динамику сукцессионного развития лесного биогеоценоза от его ретроспективных значений до двух возрастных поколений в перспективу на несколько возрастных поколений. В табл. 3 приведены объемные показатели сукцессионной динамики биогеоценозов, принятых для изучения.

### **Подзона северной тайги**

*Биогеоценоз III 1.* Распределение деревьев в возрастных поколениях по их количеству имеет один эксцесс в середине возрастного ряда с некоторым убыванием их числа в области более молодых и более старых возрастных поколений. Такая же тенденция прослеживается и в распределении объемов деревьев. И. И. Гусев (1964) относил ельники, имеющие один эксцесс возрастания объемов деревьев в середине возрастного ряда, к климаксовым фазам динамики. Такого же мнения придерживаются В. Н. Сукачѳв («выработавшиеся» биогеоценозы) (1964), С. А. Дыренков (1984), Исаев и др.

(2008). Мы принимаем эти оценки как неоспоримые с точки зрения текущего фазового состояния лесного сообщества. По структуре древостой имеет абсолютно разновозрастное строение. Анализ распределения объемов стволов валежа по стадиям разложения показывает значительные общие его величины к запасу древостоя (60.8%) и постепенное увеличение запасов валежа к четвертой стадии разложения, то есть в ретроспективу до 30–40 лет. Эти объемы в сукцессионном ряду текущего возрастного ряда лесного сообщества наглядно демонстрируют присутствие 40 лет назад эксцесса объемов старовозрастных деревьев, перешедших в структуру валежа.

В подтверждение этого факта указывают значительно большие средние диаметры деревьев валежа по отношению к среднему их значению для всех деревьев древостоя. Существующий эксцесс объемов деревьев в перспективе от 40 до 80 лет приблизит древостой к фазе дигрессии, в которой биогеоценоз будет находиться довольно длительное время. На то, что этот процесс завершился, указывают и незначительные по объемам величины текущего древесного отпада. К этому времени довольно большое количество деревьев молодых поколений вероятнее всего могут сформировать новый эксцесс в середине возрастного ряда, который займет место текуще-

го эксцесса. Если в ход сукцессионного процесса не вмешаются какие-либо экзогенные или эндогенные факторы дестабилизации древостоя, динамика формирования структур леса повторит текущее состояние биогеоценоза. С позиций расширенной динамической оценки структур биогеоценозов при таком распределении величин объемов живых деревьев и древесного отпада мы рассматриваем биогеоценоз как пульсирующий по формированию эксцессов объемов деревьев в довольно большом временном пространстве с периодичностью около 120 лет. Таким образом, его фазовое положение может быть охарактеризовано как демутационно-климаксово-дигрессивное в длительном временном пространстве.

*Биогеоценоз III 2* имеет самый длинный возрастной ряд, включающий десять возрастных поколений с предельными для ели возрастами первого поколения — до 380–400 лет — и относительно выровненные величины количества деревьев в возрастных поколениях с некоторыми перепадами значений. Но по объемным показателям древостой явно стремится к фазе дигрессии, имея во второй половине возрастного ряда почти 75% запаса древостоя, при

этом средний возраст древостоя равен 263 года, что по возрастным значениям ассоциируется с четвертым возрастным поколением (240–280 лет) старовозрастной части лесного сообщества.

Можно говорить, что на протяжении следующих 120 лет в древостое будут происходить постоянные вывалы деревьев старовозрастной части лесного сообщества, пополняющие объемы валежа по стадиям разложения. Этому будут в большой мере способствовать значительные уровни поражения деревьев в первых старовозрастных поколениях возрастного ряда древостоя, достигающие почти 80% деревьев в возрастных поколениях от 240 до 400 лет (табл. 4). Одновременно с этим можно видеть относительно равномерное распределение объемов валежа по стадиям разложения с некоторым увеличением в четвертой стадии разложения. Можно ожидать, что долгое время древостой будет находиться в состоянии дигрессии, постепенно освобождаясь от старовозрастных деревьев и регулярно пополняя объемы древесного отпада, в том числе валежа по стадиям его разложения. По структуре древостой также имеет абсолютно разновозрастное строение.

Таблица 4. Пораженность деревьев древовразрушающими грибами биотрофного комплекса в возрастных поколениях возрастных рядов биогеоценозов

№ п/п	Пораженность по возрастным поколениям: доля деревьев в поколении, %, в том числе К-Д										
	Общая К-Д	До 40	41-80	81-120	121-160	161-200	201-240	241-280	281-320	321-360	361-400
<i>Подзона северной тайги</i>											
1	$\frac{18.1}{42-58}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{\text{Ед.}}{\text{Ед-0}}$	$\frac{4}{\text{Ед-4}}$	$\frac{22}{7-15}$	$\frac{17}{11-6}$	$\frac{20}{9-11}$	$\frac{34}{10-24}$	$\frac{50.0}{17-33}$	-	-
2	$\frac{42.6}{54-46}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{\text{Ед.}}{\text{Ед-0}}$	$\frac{13}{10-3}$	$\frac{15}{\text{Ед-15}}$	$\frac{39}{30-9}$	$\frac{43}{22-21}$	$\frac{70}{24-46}$	$\frac{50}{21-29}$	$\frac{77}{31-46}$	$\frac{63}{29-34}$
<i>Подзона средней тайги</i>											
3	$\frac{18.6}{44-56}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{9}{5-4}$	$\frac{4}{1-3}$	$\frac{12}{6-6}$	$\frac{\text{Ед}}{\text{Ед}}$	$\frac{25}{12-13}$	$\frac{28}{18-10}$	$\frac{30}{15-15}$	-	-
4	$\frac{15.2}{42-58}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{6}{6-0}$	$\frac{11}{0-11}$	$\frac{17}{0-17}$	$\frac{10}{0-10}$	$\frac{30}{15-15}$	$\frac{20}{10-10}$	$\frac{33}{0-33}$	-
<i>Подзона южной тайги</i>											
5	$\frac{29.4}{64-36}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{15}{10-5}$	$\frac{28}{14-14}$	$\frac{32}{25-7}$	$\frac{33}{11-22}$	$\frac{56}{43-13}$	44 44-0	-	-	-
6	$\frac{18.8}{52-48}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{16}{4-12}$	$\frac{22}{13-9}$	$\frac{19}{8-11}$	$\frac{19}{13-6}$	$\frac{9}{0-9.1}$	-	-	-	-

Обозначения. Тип гнили: К – коррозийная, Д – деструктивная.

### Подзона средней тайги

Биогеоценоз ПП 3 имеет явно выраженную демутиационную структуру восходящего ряда как по числу, так и по объемам стволовой древесины, включающего 8 возрастных поколений. Очевидно, что в недалеком прошлом в биогеоценозе произошел спонтанный вывал старовозрастного поколения древостоя и на его месте сформировались три последних молодых поколения, включая подрост. На такой ход сукцессии указывают большие объемы деревьев в первых трех возрастных поколениях и значительные объемы де-

ревьев последних двух молодых поколений, сформировавшихся из подростка на месте развалившихся старовозрастных поколений. Этот факт подтверждается и большими объемами валежа 2-4 стадий разложения, образовавшегося после спонтанных вывалов более 10 лет назад, и небольшими уровнями пораженности первых трех возрастных поколений, освободившихся от значительного количества пораженных деревьев. В перспективе через 80-100 лет структура возрастного ряда приобретет один эксцесс большого объема стволовой массы, как в биогеоценозе 1,

но с гораздо большими значениями запасов древесины. По структуре древостой относится к относительно разновозрастным сообществам восходящего ряда.

Биогеоценоз 4, напротив, имеет два эксцесса числа деревьев в третьем и шестом возрастных поколениях. В то же время по объемам древесины древостоя демонстрирует явную тенденцию к переходу в стадию дигрессии, имея более 70 м<sup>3</sup> во втором и третьем возрастных поколениях, приближающихся к предельному возрасту ели для условий этого биогеоценоза. При этом анализ величин объемов валежа по стадиям его разложения в течение 25–35 лет в ретроспективу показывает повышенные объемы древесного отпада из первых двух поколений биогеоценоза в прошлые почти 30 лет, что подтверждается и большими значениями диаметров валежа по сравнению с живыми деревьями древостоя, и незначительными для предельных возрастных поколений уровнями поражения живых деревьев дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса. В течение 40–80 лет в биогеоценозе в очередной раз произойдут значительные вывалы старовозрастных деревьев. По структуре биогеоценоз имеет относительно разновозрастную структуру нисходящего ряда.

### Подзона южной тайги

Биогеоценоз ПП 5 по количеству деревьев в последних возрастных поколениях (от 40 до 160 лет) с суммарным количеством 78,7% от всех деревьев биогеоценоза также можно было бы отнести к демулационной фазе динамики. Однако по объемам стволовой древесины этот биогеоценоз более правильно отнести к дигрессивному состоянию, поскольку первые два поколения составляют 58,8% от общего запаса древостоя. Биогеоценоз относится к дигрессивной фазе динамики нисходящего ряда, но в перспективе до 80 лет, с накоплением объемов стволовой древесины деревьями текущих молодых поколений и постепенного вывала старовозрастных деревьев приобретет черты структуры, близкой к климаксу (см. раздел «Объекты и методы»). В биогеоценозе обращает на себя внимание огромные объемы валежа первой стадии разложения и старого сухостоя, по времени образования связанные друг с другом. В структуре древостоя в течение небольшого временного отрезка (последние пять–десять лет) перешло в отпад бывшее первое возрастное поколение древостоя. Причины такого спонтанного вывала неясны, и в следующие примерно 40 лет снова произойдут значительные по объемам вывалы в настоящих двух первых по-

колениях, включающих около 60% старовозрастных, в значительной степени пораженных биотрофными грибами, деревьев. В настоящее время по структуре возрастного ряда биогеоценоз имеет абсолютно разновозрастную структуру нисходящего ряда.

Биогеоценоз ПП 6 имеет самый короткий возрастной ряд среди исследуемых древостоев и по количеству деревьев в возрастных поколениях возрастного ряда относится к демулационным лесным сообществам. В довольно далекой ретроспективе, более 100 лет назад, в древостое произошел вывал значительного количества деревьев и на его месте из подроста возник молодняк, который в настоящее время составляет более половины всего количества деревьев в биогеоценозе — 4 и 5 поколения. Структуру валежа в текущий период составляют стволы постепенного вывала из всех возрастных поколений древостоя, на что указывают почти равные диаметры стволов валежа и живых деревьев. По объемам деревьев в возрастных поколениях древостой также относится к демулационной фазе динамики, однако приближающейся к климаксу или находящийся в его сфере (поле флуктуации климакса). В этой позиции понятно одно важное обстоятельство — на протяжении длительного периода времени в древостое будут происходить постоянные

в течение долгого периода, значительные вывалы деревьев старших возрастов с образованием древесного отпада крупных диаметров разных стадий разложения. По структуре возрастного ряда биогеоценоз относится к относительно разновозрастному лесному сообществу восходящего ряда.

Механизм участия дереворазрушающих грибов в формировании структур возрастных рядов и в сукцессионном движении лесного сообщества к состоянию наивысшей «выработанности» (Сукачѳв, 1964) выражается в поражении деревьев, в значительной степени утративших иммунитет, ослабленных, входящих в состав разных возрастных поколений, но в особенности в состав наиболее старших поколений. В этих поколениях поражение деревьев может достигать значительных величин по количеству пораженных деревьев, составляя в отдельных случаях 60–80% от общего количества на 1 га. При развитии гнилей до III–IV стадии стволы и корни деревьев теряют механическую прочность и деревья переходят в категорию древесного отпада. Именно поэтому в разновозрастных лесных сообществах особенно дигрессивных фаз динамики в составе древесного отпада, валежа присутствует большое количество деревьев крупных диаметров. Причиной усыхания и перехода в древесный отпад деревьев более мел-

ких диаметров в большинстве случаев являются конкурентные отношения в динамике развития биогеоценозов.

Для более молодых деревьев снижаются величины пораженности в возрастных поколениях. Далеко не всегда эта тенденция носит равномерный характер, как, например, в древостое биогеоценоза 5 (заповедник «Кологривский лес»). Понятно, что чем выше пораженность деревьев в возрастном поколении, тем больше деревья подвержены вывалам и переходят в древесный отпад. По нашим данным, 80% валежа ели крупных диаметров имеет гнили коррозийного или деструктивного типов III–IV стадий разложения.

Средние величины пораженности древостоев в целом имеют самые различные величины, но наивысшие величины присущи биогеоценозам дигрессивных фаз динамики, как, например, в древостое ПП 2, пораженность которого самая высокая среди представленных биогеоценозов – 41.8%. Вместе с тем даже такие величины пораженности коренных разновозрастных лесов не характеризуют древостои как «больные».

Природная необходимость участия дереворазрушающих грибов в генезисе лесных сообществ заключается в том, что этот эндогенный гетеротрофный консорт определен эволюцией на формирование и поддержание

баланса биомассы лесного сообщества в процессе его сукцессионного развития. Грибы биотрофного комплекса участвуют в этом процессе через формирование гнилевых фаутов стволов и корней живых деревьев и отпад деревьев из состава древостоя в структуру валежа, грибы ксилотрофного комплекса – через разложение стволов древесного отпада до состояния гумуса. Оба процесса согласованы во временных и объемных параметрах и как единое целое являются одним из основных условий формирования устойчивости лесных сообществ при постоянном воздействии различных факторов, в большинстве случаев спровоцированных экзогенными климатическими воздействиями.

Таким образом, приведенные исследования позволяют сделать ряд выводов по результатам анализа структур коренных ельников таежной зоны Европейской России.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрены особенности структур возрастных рядов коренных разновозрастных ельников наиболее характерных и производительных для ели типов условий произрастания различных подзон таежной зоны. Все представленные лесные сообщества имеют разные соотношения количества и объемов деревьев в возрастных поколениях

ях возрастных рядов и, как следствие, разное положение в сукцессионной динамике развития.

От северной тайги к южной возрастает производительность древостоев от V до I бонитета и увеличивается их полнота от 0.5 до 0.8-0.9, что определяет увеличение запасов стволовой древесины от 4 до 8 раз. Возрастные структуры древостоев следует рассматривать как базовый консорт, определяющий все особенности строения других консортов фитоценоза, в том числе комплексы дереворазрушающих грибов биотрофного и сапротрофного комплексов, определяющих пораженность деревьев гнилевыми фаунами и их отпад из состава древостоев в состав мортценоза.

Для более расширенного восприятия сукцессионного процесса лесного сообщества необходимо поставить в один временной ряд показания объемов деревьев всех компонентов биомассы древостоя на всех этапах динамики его преобразований в порядке последовательности: 1) ретроспективные значения объемов валежа от последних до первых стадий разложения — до 40-60 лет в ретроспективу, 2) объемные показатели деревьев живого

состояния в пределах возрастных поколений, 3) объемы деревьев текущего древесного отпада, распределенных по категориям отпада (усыхающие, свежий и старый сухостой). Таким образом, представляется возможность определения динамики сукцессионного развития лесного биогеоценоза от 2-3 поколений в ретроспективу и до нескольких возрастных поколений в перспективу.

Участие грибов дереворазрушающих комплексов биотрофов и сапротрофов как эндогенного гетеротрофного консорта в генезисе лесных сообществ определено эволюцией на формирование и поддержание баланса биомассы лесного сообщества в процессе его сукцессионного развития. Грибы биотрофного комплекса участвуют в этом процессе через формирование гнилевых фаутов стволов и корней живых деревьев и отпад деревьев из состава древостоя в структуру валежа, грибы сапротрофного комплекса — через разложение стволов древесного отпада до состояния гумуса. Оба процесса согласованы во временных и объемных параметрах и как единое целое являются одним из основных условий формирования устойчивости лесных сообществ.



## ЛИТЕРАТУРА

- Воропанов П. В. Естественная история ельников Севера и их внутренняя структура // Сб. трудов Поволжского лесотехнического ин-та. 1949. № 6. С. 3–38.
- Гусев И. И. Строение и особенности таксации ельников Севера. М.: Лесная пром-ть. 1964. 76 с.
- Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
- Ивашкевич Б. А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесное хозяйство и лесная промышленность. 1929. № 10. С. 36–44.
- Ивашкевич Б. А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесное хозяйство и лесная промышленность. 1929. № 11. С. 40–47.
- Ивашкевич Б. А. Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесное хозяйство и лесная промышленность. 1929. № 12. С. 41–46.
- Исаев А. С., Суховольский В. Г., Хлебопрос Р. Г., Бузыкин А. И., Овчинникова Т. М. Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход // Мониторинг биологического разнообразия лесов России. М.: Наука. 2008. 451 с.
- Комин Г. Е. К вопросу о типах возрастной структуры насаждений // Лесной журнал. 1963. № 3. С. 37–42.
- Комин Г. Е., Семечкин И. В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / под ред К. С. Бобковой. СПб: Наука. 2006. 337 с.
- Синельщиков Р. Г. Рост, строение и возрастная структура еловых насаждений Кировской области. Автореф. дисс. канд. с.-х. наук. Воронеж. 1959. 22 с.
- Стороженко В. Г. Датировка разложения валежника ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.
- Стороженко В. Г. Комплексы сапрофитных грибов на валеже в еловых древостоях различного происхождения // Лесоведение. 1992. № 5. С. 64–67.
- Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. М. Гриф и К., 2007. 190 с.
- Стороженко В. Г. Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. 122 с.
- Стороженко В. Г., Быков А. В., Бухарева О. А., Петров А. В. Устойчивость лесов. Теория и практика биогеоценотических исследований. М.: Тов. науч. изд. КМК. 2018. 171 с.
- Стороженко В. Г., Шорохова Е. В. Биогеоценотические и ксилолитические параметры устойчивости таежных ельников // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3 М.-Петрозаводск: Карельский НЦ РАН. 2012. С. 22–40.
- Сукачев В. Н. Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. 458 с.

- Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Справочник таксатора. М.-Л.: Гослесбумиздат. 1952. 853 с.
- Чмыр А. Ф. Плавная смена поколений еловых лесов бореальной зоны России. Санкт-Петербург. СПбНИИЛХ. 2001. 127 с.
- Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // СПб. Труды СПбНИИЛХ. 1999. Вып. 1. С. 17-23.
- Clements F. E. Nature and structure of the climax // Journal of Ecology. 1936. Vol. 21. № 1. P. 252-284.
- Ivantsov S., Bjelkåsen T., Sørensen O. J. Structures in old growth forest stands in the Yula River basin // TemaNord. 2009. No. 523. P. 67-75.
- Ivashkevich B. A., Devstvennyy les, osobnosti yego stroyeniya i razvitiya (Virgin forest, features of its structure and development), *Lesnoye khozyaystvo i lesnaya promyshlennost'*, 1929, No. 10, pp. 36-44.
- Ivashkevich B. A., Devstvennyy les, osobnosti yego stroyeniya i razvitiya (Virgin forest, features of its structure and development), *Lesnoye khozyaystvo i lesnaya promyshlennost'*, 1929, No. 11, pp. 40-47.
- Ivashkevich B. A., Devstvennyy les, osobnosti yego stroyeniya i razvitiya (Virgin forest, features of its structure and development), *Lesnoye khozyaystvo i lesnaya promyshlennost'*, 1929, No. 12, pp. 41-46.
- Isayev A. S., Sukhovol'skiy V. G., Khlebopros R. G., Buzykin A. I., Ovchinnikova T. M., Modelirovaniye lesoobrazovatel'nogo protsessa: fenomenologicheskiy podkhod (Modeling of the forest formation process: a phenomenological approach), *Monitoring biologicheskogo raznoobraziya lesov Rossii*, Moscow: Nauka, 2008, 451 p.
- Ivantsov S., Bjelkåsen T., Sørensen O. J., Structures in old growth forest stands in the Yula River basin, TemaNord, 2009, No. 523, pp. 67-75.
- Komin G. Ye., K voprosu o tipakh vozrastnoy struktury nasazhdeniy (On the question of the types of age structure of plantings), *Lesnoy zhurnal*, 1963, No. 3, pp. 37-42.
- Komin G. Ye., Semechkin I. V., Vozrastnaya struktura drevostoyev i printsipy

- yeye tipizatsii (The age structure of forest stands and the principles of its typing), *Lesovedeniye*, 1970, No. 2, pp. 24–33.
- Korennyye yelovyye lesa Severa: bioraznoobrazniye, struktura, funktsii* (Native spruce forests of the North: biodiversity, structure, functions), ed.: K. S. Bobkova, St. Petersburg: Nauka, 2006, 337 p.
- Sinel'shchikov R. G., *Rost, stroyeniye i vozrastnaya struktura yelovykh nasazhdeniy Kirovskoy oblasti* (Structure and age structure of spruce stands in the Kirov region), Avroref. diss. kand. s.-kh. nauk, Voronezh, 1959, 22 p.
- Storozhenko V. G., *Datirovka razlozheniya valezhnika eli* (The dating of the decomposition of spruce fallen trees), *Russian journal of ecology*, 1990, No. 6, pp. 66–69.
- Storozhenko V. G., *Kompleksy saprofitnykh gribov na valezhe v elovykh drevestoyah razlichnogo proiskhozhdeniya*, *Russian journal of forest science*, 1992, No. 5, pp. 64–67.
- Storozhenko V. G., *Ustoychivyye lesnyye soobshchestva. Teoriya i eksperiment* (Sustainable forest communities. Theory and experiment), M.: Grif and K., 2007, 190 p.
- Storozhenko V. G., *Drevesnyy otpad v korennykh lesakh Russkoy ravniny* (Tree decay in the native forests of the Russian Plain) Moscow: KMK, 2011, 122 p.
- Storozhenko V. G., Bykov A. V., Bukhareva O. A., Petrov A. V., *Ustoychivost' lesov. Teoriya i praktika biogeotsenoticheskikh issledovaniy* (The sustainability of forests. Theory and practice of biogeocenotic research), Moscow: KMK, 2018, 171 p.
- Storozhenko V. G., Shorokhova Ye. V., *Biogeotsenoticheskiye i ksiloliticheskiye parametry ustoychivosti tayezhnykh yel'nikov* (Biogeocenosis and xerolycosa parameters of sustainability of forests), Moscow-Petrozavodsk: Karel'skiy NTS RAN, *Gribnyye soobshchestva lesnykh ekosistem*, Vol. 3, 2012, pp. 22–40.
- Sukachov V. N., *Osnovy lesnoy biogeotseologii* (Fundamentals of forest biogeocenology), Moscow: Nauka, 1964, 458 p.
- Tretyakov N. V., Gorskiy P. V., Samoylovich G. G., *Spravochnik taksatora* (The taxator's reference book), Moscow-Leningrad: Goslesbumizdat, 1952, 853 p.
- Chmyr A. F., *Plavnaya smena pokoleniy yelovykh lesov boreal'noy zony Rossii* (Smooth change of generations of spruce forests of the boreal zone of Russia), Sankt-Peterburg: SPb-NIILKH, 2001, 127 p.
- Shorokhova Ye. V., Shorokhov A. A., *Kharakteristika klassov razlozheniya drevesnogo detrita eli, berezy i osiny v el'nikakh podzony sredney taygi* (Characteristics of Detritus Decay Classes for Spruce, Birch, and Aspen in Spruce Forests of the Middle Taiga), Sankt-Peterburg: SPbNIILKH, 1999, Vol. 1, pp. 17–23.
- Clements F. E., Nature and structure of the climax, *Journal of Ecology*, 1936, Vol. 21, No. 1. pp. 252–284.

## SUCCESSION DYNAMICS OF NATIVE SPRUCE FORESTS OF DIFFERENT AGES IN EUROPEAN RUSSIA

V. G. Storozhenko

*Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences,  
21 Sovetskaya str., Uspenskoye village, Moscow Region, 143030, Russia*

E-mail: lesoved@mail.ru

Received 18 December 2020

Revised 18 October 2021

Accepted 28 October 2021

**Relevance.** The article discusses various options for assigning forest biogeocenoses to a certain dynamic position in the successional field of their development. The proposed method for dynamic assessment of the position of forest creates the possibility of assessing the total movement of tree volumes in the age generations of the age range of the forest biogeocenosis the possibility of analyzing the past changes in the age structure of the biogeocenosis and predicting its future development for a very distant future.

**Material and methods.** The objects of research are native virgin spruce biogeocenoses of different ages in the northern taiga of the Kandalaksha forestry enterprise of the Nyamozersky forestry of the Murmansk region, the Severodvinsky forestry enterprise of the Arkhangelsk region; middle taiga spruce forests of the Vepssky forest reserve, Leningrad region. and the tract "Atleka" of the Andomsky forestry of the Vologda region; southern taiga spruce forests of the Kologrivsky forest reserve Kostroma region and the Central Forest Biosphere Reserve in the Tver region. The author studied the features of the structures of the age series of spruce forests, the most typical and productive types of growing conditions for spruce.

**Results and conclusion.** All represented forest communities have different ratios of the number and volume of trees in the age generations of the age series and, as a consequence, different positions in the successional dynamics of development. Wood-destroying fungi of the biotrophic complex, as an endogenous structure of the forest community, actively participates in the dynamic processes of its development at all stages of its successional movement. The infection of trees by fungi of this complex increases from the last generations to the first to the maximum values in the oldest trees of the first generation. The dynamic position of the indigenous virgin forest community of different ages can be described with a wider range of assessments of the dynamics of its development in retrospect and perspective in terms of the ratio of quantitative and volumetric indicators of age generations of age series than in terms of the current structure of the age series. When assessing the successional stage of the forest community, it is necessary to take into account the quantity (volumes) and structure of the deadwood.

**Key words:** *forest biogeocenoses, successions age, sustainability of forests, series and generations, deadwood, wood-destroying fungi*

**Рецензенты:** к. с-х. н. Ананьев В. А., к. б. н. Ханина Л. Г.