

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ВТОРОГО ПОКОЛЕНИЯ ЕЛИ В СТАРОВОЗРАСТНЫХ БЕРЕЗНЯКАХ

Д. В. Татарников

Институт лесоведения РАН

Российская Федерация, 143030, Московская обл., Одинцовский р-он, с. Успенское, ул. Советская, 21

Аннотация. В трех старовозрастных березняках-черничниках со вторым ярусом из первого поколения подпологовой ели зафиксировано появление второго поколения ели. По мере старения березы и изреживания ели первого поколения условия под их пологом улучшаются, вследствие чего число выживающих семян ели постепенно растет. Плотный кустарничковый и моховой покров препятствует успешному приживанию елового самосева, тогда как участки с голой и нарушенной подстилкой выживанию семян благоприятствуют. Рост елового возобновления под материнским пологом очень медленный. Второе поколение ели в свой начальный период жизни растет в семь-девять раз медленнее, чем первое поколение ели росло под пологом березы в тот же период жизни.

Ключевые слова: возобновление ели, всходы ели, самосев ели, возрастная динамика древостоев, производные березняки, поколения ели.

Conifers of the boreal area. 2026, Vol. XLIV, No. 2, P. 76–81

FEATURES OF THE SECOND GENERATION OF SPRUCE IN OLD-AGED BIRCH FORESTS

D. V. Tatarnikov

Institute of Forest Science of Russian Academy of Sciences

21, Sovetskaya Str., Uspenskoe, Odintsovo district, Moscow region, 143030, Russian Federation

Abstract. In three old-aged birch forests with second tree layer of spruce of first generation the spruce recruitment of second generation was discovered. The conditions under wood canopy become better as birch ages and the second layer of spruce is thinning. The quantity of survived spruce seedlings is increasing as a consequence of such age-related dynamic of the birch forests. Dense dwarf shrub and moss cover interferes the successful survival of spruce seedlings, bare and disturbed litter improves it. The growth of the young spruces of second generation beneath maternal canopy is very slow. It was in seven-nine times slower than the growth of the spruces of first generation under birch canopy at early period of their life.

Keywords: spruce recruitment, spruce seedlings, young spruce development, age-related dynamic of forests, secondary birch forests, spruce generations.

ВВЕДЕНИЕ

В ходе многолетних исследований возрастной динамики производных березняков в южной тайге выявлено образование второго поколения подпологовой ели (*Picea abies*) в старовозрастных березняках, двух-ярусные древостои которых составляют первый ярус березы (*Betula pendula*) и второй ярус из подпологовой ели первого поколения. Появление нового поколения ели связано с началом активного семеношения ели первого поколения. Несмотря на значительную смертность самосева ели в первые годы жизни, его выживаемость существенно выше, чем в средневозрастных березняках с сомкнутым пологом елового подраста, и постепенно в фитоценозе происходит накопление молодых экземпляров елового подраста второго поколения. Наблюдаемый процесс является началом формирования устойчивого круговорота поколе-

ний коренной породы еще до окончания демулационной смены пород и образования ельника на месте производного березняка. Длительный период наблюдений за появлением, выживанием и ростом елового самосева (в первом учете – возрастом до десяти лет) на постоянных пробных площадях – с 1995 до 2024 годов, позволил выявить возрастную структуру и закономерности роста второго поколения ели в его первый сорокалетний возрастной интервал. Поскольку в разновозрастных коренных лесах отдельные поколения деревьев выделяют по их принадлежности к сорокалетним возрастным интервалам, то полученные результаты позволяют увидеть в деталях, как выглядит на первой возрастной ступени своего существования поколение ели, образовавшееся под пологом уже сформировавшегося елового яруса древостоя.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования возрастной динамики производных березняков проводятся в южной тайге Рыбинского района Ярославской области на объектах лесной опытной станции Института лесоведения РАН с 1992 года. В частности в старовозрастных березняках-черничниках с сомкнутым на большей части однородных выделов вторым ярусом ели в 1995 году были заложены три пробные площади размером 0,33, 0,14 и 0,14 га (пп17,18,19). Таксационные характеристики древостоев на этих пробах при первом и третьем (2015) учетах приведены в табл. 1. Возраст березы на пробах варьирует от 93 до 74 лет, тогда как средний возраст ели, образующей второй ярус, практически одинаковый – 69–67 лет. Хотя поселение ели под пологом березняка процесс растянутый во времени, вариация возраста ели второго яруса небольшая, составляя чуть больше 20 лет, так что основная часть экземпляров (92 %) относится к одному классу возраста [5].

Различная скорость роста первого поколения ели отчасти связана с разным временем его поселения в березняке. В процессе возрастного развития одно-возрастных древостоев их конкурентное воздействие на подчиненные ярусы постепенно ослабевает, поэтому чем позже поселяется ель под пологом березового древостоя, тем меньшее сдерживающее влияние со стороны березы она испытывает. Период возобновления ели на пп17 (разность возраста березы и ели первого поколения) – 14 лет, а на пп19 – всего 7 лет. Кроме того, условия роста на пп17 лучше – рядом с ней протекает ручей, тогда как пп18 и пп19 находятся на небольших возвышениях возле заболоченных западин. Хотя по характеру травяно-кустарничкового покрова все три пробы – это типичные свежие черничники.

Основной доминант – черника (*Vaccinium myrtillus*), образующая местами сомкнутые заросли. Часто встречаются виды бореального мелкотравья (*Trientalis europaea*, *Majanthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Luzula pilosa*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Orthilia secunda*, *Linnaea borealis*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), щитовники (*Dryopteris spinulosa*, реже *Dryopteris austriaca*), костяника (*Rubus saxatilis*). В хорошо развитом моховом покрове доминируют кукушкин лен (*Polytrichum commune*) и зеленые таежные мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Dicranum polysetum*, реже *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*), по микрозападинам встречается *Sphagnum girgensohnii*. Подлесок практически отсутствует. Отдельные чахлые рябины высотой до 2 метров систематически объединяются лосем. На части пп17 в момент закладки отмечено некоторое количество древовидной рябины, которая потом полностью выпала из состава фитоценоза.

Сомкнутость травяно-кустарничкового и особенно мохового покрова наибольшая на пп18, которая с трех сторон окружена разреженными березняками по сфагновым западинам, что создает благоприятный световой режим под пологом древостоя из-за значительного бокового осветления. Условия для приживания всходов ели на этой пробе наименее благоприят-

ные из-за высокой плотности мохового покрова. Напротив, на пп19 в центре площади имеются обширные участки голой подстилки, почти лишенной живого покрова. Очевидно, что высокая сомкнутость елового подростка в прошлом обусловила образование под ним мертвопокровных участков. Рост и изреживание первого поколения ели протекают на этой пробе с меньшей скоростью, и только недавно нижние части крон растущих елей оторвались от поверхности земли. Условия под пологом улучшились, а кустарнички, лесные травы и мхи еще не успели разрастись на голых участках подстилки. Эти участки наиболее благоприятны для успешного елового возобновления.

На пп17 на некоторых участках подстилка была содрана до минерального горизонта (кабаны порою), что произошло уже после закладки пробы. На таких участках и начальное число всходов ели в год появления, и их выживаемость в первые годы жизни были заметно выше, чем на участках с ненарушенной подстилкой. Но повторные порою на тех же участках практически нивелировали разницу с участками ненарушенными [7]. Для части пробы, где локализованы порою, на момент закладки было отмечено существенное участие древовидной рябины, составлявшей с елью общий сомкнутый полог. Но затем она полностью выпала как вследствие достижения ею предельного возраста, так и вследствие ухудшения условий ее существования, вызванного продолжающимся ростом елей. Световой режим у поверхности подстилки вследствие массового отмирания рябины стал лучше. Никаких других фитоценологических или флористических особенностей у участков, где локализованы кабаны порою, не отмечено.

Можно добавить, что совокупное проективное покрытие поверхности кустарничками, травами и мхами составляет на пп17 40–70 %, на порогах не более 20 %; на пп18 70–100 %; на пп19 40–70 %, на бывших мертвопокровниках 10–30 %.

Методика учета предполагала нумерацию всех экземпляров древесных пород высотой более 10 см на момент закладки проб для их повторных учетов. Еловые всходы и самосев, а также их последующие выживание и рост учитывались на учетных лентах метровой ширины, отбитых колами в пределах проб. Общая площадь всех лент составляла 8 % от площади каждой пробы. Расположение обнаруженных всходов и самосева ели на лентах фиксировалось для точности повторных учетов. У каждого экземпляра определялись возраст и высота, при повторных учетах прирост в высоту за последние пять лет, а при наличии развитой кроны ее диаметр, что наилучшим образом характеризовало жизненное состояние молодой ели.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Все еловое возобновление появляется в годы массового появления всходов, следующие сразу за семенными годами. В период наблюдений и в течение 10 лет перед ним [1] появление еловых всходов происходило в следующие годы: 1985, 1989, 1993, 1997, 2000, 2004, 2008, 2012, 2015, 2017, 2021, 2022. В большинстве случаев появлялись единичные всходы, от которых из-за высокой смертности в первые

годы жизни почти ничего не оставалось. Наиболее массово всходы появлялись в 1997, 2008 и 2015 годах. Таким образом, еловое возобновление разделяется на отдельные генерации по году своего появления.

Подробности текущего возобновления ели и детали роста молодых еловых семян были уже описаны ранее [7]. В данной статье внимание будет сосредоточено на результате – формировании второго поколения ели под пологом первого и влиянии на этот процесс возрастных изменений древостоев.

ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ЕЛОВОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ

Условия появления всходов ели в старовозрастных березняках не остаются неизменными. Древостой березы стареет, его рост замедляется, начинается распад. Второй ярус ели активно изреживается. Эти изменения положительно сказываются на выживаемости всходов. Взросление ели первого поколения ведет к активизации ее семеношения, что вызывает увеличение числа появляющихся всходов после семенных лет. На примере численности елового самосева самых массовых генераций в восьмилетнем возрасте можно видеть наблюдаемую динамику елового возобновления (табл. 2). На пп17 виден ступенчатый рост числа елового самосева, на пп19 численность выживающего к восьми годам елового возобновления растет непрерывно. На пп18 изменения в древостое сnivelированы наличием выраженного бокового осветления и высокой плотностью кустарничкового и мохового покрова.

Наблюдаемая картина результат совместного действия трех факторов: обильности семеношения первого поколения ели, степени всхожести семян и выживаемости елового самосева в первые годы жизни.

В 2015 году удалось определить число всходов в год их массового появления в старовозрастных березняках, оценивая отдельно массовость появления всходов. В пересчете на гектар на пп17 появилось 122 тысячи всходов ели, на пп19 – 61 тысяча, а на пп18 – только 15.6 тысяч. Роль плотного напочвенного покрова и подстилки в подавлении прорастания семян ели отражает сравнение числа появившихся всходов ели на пп17 на участках с нарушенной подстилкой (порои кабанов) – 265 тысяч шт/га и на ненарушенных участках – 56 тысяч шт/га. Последнее значение близко к полученному на пп19.

Динамика выживаемости массовых генераций с трех до девяти лет (генерации 2008 и 2015 годов) и с 8 до 16 лет (генерации 1997 и 2008 годов) в старовозрастных березняках приведена в табл. 3 и 4.

Так, на пп17 условия выживаемости елового самосева остаются стабильными: за период 2011–2017 выжило 18 % экземпляров генерации 2008 года, за период 2018–2024 выжило 17 % экземпляров генерации 2015 года. Относительно низкая сохранность елового возобновления на этой пробе связана с вторными пороями на участках, где оказались сконцентрированы еловые всходы. По мере взросления молодых елей их устойчивость растет. В возрасте от 8 до 16 лет в период 2005–2013 выживает 40 % елового самосева генерации 1997 года, в период 2016–2024 выжило 47 % экземпляров генерации 2008 года. Особенно высокие показатели выживаемости отмечены на пп19 за счет участков с сильно разреженным живым напочвенным покровом. А на пп18 при невысокой общей численности елового возобновления его выживаемость за время наблюдений снижается.

Таблица 1

Таксационные характеристики древостоев старовозрастных березняков при первом (1995) и третьем (2015) учетах

Порода	Возраст, лет	Густота, штга ⁻¹	Высота, м	Диаметер, см	Запас, м ³ га ⁻¹	Порода	Возраст, лет	Густота, штга ⁻¹	Высота, м	Диаметер, см	Запас, м ³ га ⁻¹
1995 г.						2015 г.					
Пп 17											
Береза	93	310	27	31	270	Береза	113	175	29.6	34.8	209
Осина	93	30	26.9	33.4	32	Осина	113	20	29.6	38.6	37
Ель	69	730	14.6	14.2	84	Ель	89	540	17.9	18.6	128
Пп 18											
Береза	80	420	26.4	29.6	327	Береза	100	260	29.1	35	329
Осина	80	15	26.5	30.3	12	Осина	100	10	29.1	39.2	18
Ель	69	960	12.8	12.3	74	Ель	89	880	15.3	14.5	127
Пп 19											
Береза	74	580	25.4	22.2	245	Береза	94	360	29.1	26.4	244
Ель	67	980	13.7	11.8	74	Ель	87	670	15.9	15.1	94

Таблица 2

Динамика обилия елового самосева массовых генераций 1997, 2008 и 2015 годов в возрасте восемь лет в старовозрастных березняках со вторым еловым ярусом

Годы	2005	2016	2023
Пп 17			
Возраст березы, лет	103	114	121
Возраст ели 2 яруса, лет	79	90	97
Генерация	1997	2008	2015
Штга ⁻¹	2000	13440	11350

Окончание табл. 2

Годы	2005	2016	2023
Пп 18			
Возраст березы, лет	90	101	108
Возраст ели 2 яруса, лет	79	90	97
Генерация	1997	2008	2015
Штга ⁻¹	2460	1000	2700
Пп 19			
Возраст березы, лет	84	95	102
Возраст ели 2 яруса, лет	77	88	95
Генерация	1997	2008	2015
Штга ⁻¹	760	4150	18800

Таблица 3

Сохранность елового самосева генераций 2008 и 2015 годов за период с трех до девяти лет их жизни в старовозрастных березняках со вторым еловым ярусом

Годы	2011	2017		2018	2024	
Пп 17						
Возраст березы, лет	109	115		116	122	
Возраст ели 2 яруса, лет	85	91		92	98	
Генерация 2008 года			сохранность	Генерация 2015 года		сохранность
Штга ⁻¹	42200	7680	18 %	44100	7550	17 %
Пп 18						
Возраст березы, лет	96	102		103	109	
Возраст ели 2 яруса, лет	85	91		92	98	
Генерация 2008 года			сохранность	Генерация 2015 года		сохранность
Штга ⁻¹	1530	920	60 %	6120	2140	35 %
Пп 19						
Возраст березы, лет	90	96		97	103	
Возраст ели 2 яруса, лет	83	89		90	96	
Генерация 2008 года			сохранность	Генерация 2015 года		сохранность
Штга ⁻¹	5150	3850	71 %	28500	17000	60 %

Таблица 4

Сохранность елового самосева генераций 1997 и 2008 годов за период с 8 до 16 лет их жизни в старовозрастных березняках со вторым еловым ярусом

Годы	2005	2013		2016	2024	
Пп 17						
Возраст березы, лет	103	111		114	122	
Возраст ели 2 яруса, лет	79	87		90	98	
Генерация 1997 года			сохранность	Генерация 2008 года		сохранность
Штга ⁻¹	2000	810	40 %	13440	6260	47 %
Пп 18						
Возраст березы, лет	90	98		101	109	
Возраст ели 2 яруса, лет	79	87		90	98	
Генерация 1997 года			сохранность	Генерация 2008 года		сохранность
Штга ⁻¹	2460	1230	50 %	1000	380	38 %
Пп 19						
Возраст березы, лет	84	92		95	103	
Возраст ели 2 яруса, лет	77	85		88	96	
Генерация 1997 года			сохранность	Генерация 2008 года		сохранность
Штга ⁻¹	760	600	79 %	4150	2400	58 %

ОСОБЕННОСТИ РОСТА ВТОРОГО ПОКОЛЕНИЯ ЕЛИ

Рост елового возобновления под материнским пологом очень сильно отличается как от свободного роста молодых елей на открытых участках, так и от роста первого поколения ели, поселившегося под пологом производных древостоев светолюбивых пород. Характерной чертой новых поколений в разновозрастных ельниках является их крайне медленный рост в

начальный период жизни. Анализ хода роста деревьев господствующих поколений в древостоях разновозрастных ельников показал, что для их подавляющего числа характерен длительный начальный период депрессии роста [2]. Условия существования молодых елей под многослойным материнским пологом крайне неблагоприятные, наилучшей стратегией выживания оказывается минимальная активность жизнедеятельности и роста в ожидании внезапного улучшения

локальных условий в результате нарушений: гибели отдельных взрослых деревьев и появления разрывов в материнском пологе. Появляющееся второе поколение ели в старовозрастных березняках под пологом сомкнутого второго яруса ели оказывается в похожих условиях существования и обнаруживает схожие особенности роста.

Если в средневозрастных березняках растущий под пологом березы еловый подрост первого поколения к тридцати годам имеет среднюю высоту около трех метров [3], то самая старая массовая генерация второго поколения ели под пологом двухярусных березово-еловых древостоев к 27 годам жизни достигает в среднем всего 30–40 см высоты (табл. 5). Это дает ежегодный прирост в высоту у второго поколения ели в семь-девять раз меньше, чем у первого. Близкие значения зафиксированы для возобновления ели в коренных разновозрастных лесах [2; 6].

Таблица 5

Параметры еловых сеянцев генераций 1997, 2004 и 2008 годов в 2024 году: средняя высота, средний ежегодный прирост в высоту, диапазон высот, средний диаметр крон, число экземпляров

Генерация	1997	2004	2008
Возраст, лет	27	20	16
Пп17			
H, см	40.5	–	25.4
dH, см	1.5	–	1.6
H min – H max, см	22-78	–	14-47
Диаметр крон, см	35	–	18
N, шт	15	–	184
Пп18			
H, см	30.5	–	20
dH, см	1.1	–	1.25
H min – H max, см	20-58	–	14-24
Диаметр крон, см	24	–	12
N, шт	13	–	5
Пп19			
H, см	31.8	31.6	26.8
dH, см	1.2	1.6	1.7
H min – H max, см	27-43	18-65	15-50
Диаметр крон, см	35	30	21
N, шт	4	12	31

Сравнение разных генераций и пробных площадей показывает, что рост в высоту второго поколения ели на пп17 стабильно лучше, чем на пп18, а на пп19 происходит значительное ускорение роста более молодых генераций 2004 и 2008 годов в сравнении с генерацией 1997 года, что указывает на значительное улучшение условий для елового самосева. Рост в высоту генерации 1997 года на пп19 соответствует уровню пп18, тогда как рост в высоту следующих генераций 2004 и 2008 годов уже соответствует уровню пп17.

Дальнейшие перспективы роста выживших еловых сеянцев более благоприятны ввиду происходящих возрастных изменений в древостоях: распад березового древостоя и изреживание елового яруса ведут к улучшению условий под их пологом, а из-под влияния живого напочвенного покрова уцелевшие сеянцы старших генераций уже вышли. Но для новых генераций ситуация не так однозначна, так как более плот-

ные заросли кустарничков и моховой покров, характерные для разреженных древостоев, существенно подавляют как всхожесть семян ели, так и выживаемость елового самосева в первые годы жизни. Роль трав в черничном типе леса в подавлении роста елового возобновления несущественна, за исключением папоротников. Обилие разлагающихся крупных древесных остатков вследствие массового отпада березы создает множество благоприятных локаций, где еловый самосев может избегать неблагоприятного влияния густого кустарничкового и мохового покрова [4].

СТРУКТУРА ВТОРОГО ПОКОЛЕНИЯ ЕЛИ

Еловые сеянцы до 10 лет нами отнесены к самосеву, так как из-за медленного роста к 10 годам они едва достигают 10 см высоты и еще не имеют развитой кроны – нескольких боковых побегов, направленных в разные стороны. Более старшие экземпляры отнесены к подросту.

На пп17 в 2024 году второе поколение ели было представлено подростом в числе 6870 шт/га и самосевом в числе 10780 шт/га. Возрастная структура второго поколения следующая: экземпляры возрастом 27 лет – 510 шт/га, 20 лет 100 шт/га, 16 лет 6260 шт/га, 9 лет 7550 шт/га, 2–3 года 3230 шт/га. Имеются также единичные экземпляры возрастом 39 лет (генерация 1985 года) в числе менее 100 шт/га.

На наименее продуктивной несмотря на боковое освещение пп18 второе поколение ели в 2024 году было представлено подростом в числе 1530 шт/га и самосевом в числе 9780 шт/га. Возрастная структура второго поколения ели: 27 лет 1000 шт/га, 20 лет 150 шт/га, 16 лет 380 шт/га, 9 лет 2140 шт/га, 2–3 года 7640 шт/га.

На пп19 второе поколение ели в 2024 году составляли подрост в числе 3700 шт/га и самосев в числе 22620 шт/га. Возрастная структура второго поколения: 27 лет 380 шт/га, 20 лет 920 шт/га, 16 лет 2400 шт/га, 9 лет 17100 шт/га, 2–3 года 5520 шт/га.

Так как экземпляры, появившиеся ранее 1997 года, в составе второго поколения ели практически отсутствуют, то очевидно до полного формирования первой 40-летней возрастной ступени поколения ели, появившегося под сомкнутым материнским пологом, требуется еще примерно десять лет. Формирование второго поколения ели под пологом первого на всех трех пробных площадях начинается после достижения елью первого поколения среднего возраста 70 лет.

Для горизонтально сомкнутых ельников, находящихся в процессе формирования устойчивого круговорота поколений, указывается, что после достижения еловым возобновлением возраста 30 лет популяционные волны затухают, так как количество локаций, пригодных для выживания елового подростка, в таких фитоценозах очень мало [4]. Такое представление в данном случае применимо для елового возобновления в более ранний период, когда ель первого поколения была сомкнута на большей части площади. Действительно, экземпляры елового подростка более старших возрастов встречаются единично. Изреживание первого поколения ели в старовозрастных березняках сделало условия более неоднородными, что

привело к значительному увеличению выживаемости елового самосева в фитоценозе. Это особенно заметно для пп19 (табл. 2). Поэтому затухания популяционных волн в изученных фитоценозах не наблюдается. Такая картина более характерна для низкополнотных коренных ельников, где неоднородность полога обеспечивает большее количество локаций, пригодных для выживания елового подроста [6].

В дальнейшем условия существования второго поколения ели будут улучшаться в результате распада березы и разреживания елового яруса первого поколения. Доля семян более поздних лет появления в составе второго поколения будет выше, сорокалетняя возрастная ступень подпологового поколения ели будет состоять преимущественно из экземпляров младшего класса возраста. Рост семян, появившихся позднее, может быть менее подавлен, так что разница между сеянцами, появившимися в разные годы в течение сорокалетнего возрастного интервала, может быть сnivelирована из-за постепенного улучшения условий их существования. Отдельные сеянцы, оказавшиеся в локациях, где вследствие распада древостоя образовались разрывы в сомкнутом пологом, могут резко ускорить свой рост, что приведет к увеличению различий между сеянцами, появившимися одновременно. Связь высоты с возрастом станет слабее из-за разной скорости роста экземпляров одной генерации, что очень характерно для поколений ели в разновозрастных коренных лесах [2].

ВЫВОДЫ

Появление второго поколения подпологовой ели в старовозрастных березняках отмечается после достижения первым поколением ели 70-летнего возраста.

По мере старения древостоя березы и изреживания второго яруса, образованного первым поколением ели, условия под их пологом улучшаются, что ведет к увеличению выживаемости еловых семян в первые годы жизни. В результате число экземпляров второго поколения ели в ходе возрастного развития старовозрастных березняков растет.

Плотный кустарничковый и моховой покров препятствует прорастанию еловых семян и выживанию елового самосева, тогда как наличие участков с голой (мертвопокровники) и нарушенной подстилкой (по-рои) выживанию елового самосева благоприятствует.

Рост второго поколения ели под многослойным пологом медленный. Средний прирост в высоту в первые десятилетия жизни экземпляров второго поколения ели в семь-девять раз меньше, чем у ели первого поколения в тот же возрастной период, растущего в том же березняке. У экземпляров второго поколения ели отчетливо выражена депрессия роста в на-

чальный период жизни, характерная для елового возобновления, растущего под материнским пологом.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

1. Глазов М. В. Роль животных в экосистемах еловых лесов. М. : Пасва, 2004. 240 с.
2. Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л. : Наука, 1984. 174 с.
3. Комплексные стационарные исследования в лесах южной тайги (Памяти М. В. Рубцова). М. : КМК, 2017. 348 с.
4. Пугачевский А. В. Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции. Минск : Наука и техника, 1992. 204 с.
5. Рубцов М. В., Дерюгин А. А. Динамика возрастной структуры популяции ели под пологом южнотаетежных березняков русской равнины // Хвойные бореальной зоны. 2013. Т. XXXI, № 1-2. С. 9–14.
6. Стороженко В. Г. Коренные девственные ельники как эталоны биоразнообразия и устойчивости зональных формаций // Хвойные бореальной зоны. 2019. Т. XXXVII, № 1. С. 55–60.
7. Татарников Д. В. Текущее возобновление ели в производных южнотаетежных фитоценозах в ходе демутационных сукцессий // Хвойные бореальной зоны. 2019. Т. XXXVII, № 6. С. 432–442.

REFERENCES

1. Glazov M. V. Rol' zhivotnykh v ekosistemakh elovykh lesov. Moscow : Pas'va, 2004. 240 p.
2. Dyrenkov S. A. Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov. Leningrad : Nauka, 1984. 174 p.
3. Kompleksnye statsionarnye issledovaniya v lesakh yuzhnoi taigi (Pamyati M. V. Rubtsova). Moscow : KMK, 2017. 348 p.
4. Pugachevskii A. V. Tsenopopulyatsii eli: struktura, dinamika, faktory regul'yatsii. Minsk : Nauka i tekhnika, 1992. 204 p.
5. Rubtsov M. V., Deryugin A. A. Dinamika vozrastnoi struktury populyatsii eli pod pologom yuzhnotaezhnykh bereznyakov russkoi ravniny // Khvoynye boreal'noi zony. 2013. Vol. XXXI. № 1-2. P. 9–14.
6. Storozhenko V. G. Korennye devstvennye el'niki kak etalony bioraznoobraziya i ustoichivosti zonal'nykh formatsii // Khvoynye boreal'noi zony. 2019. Vol. XXXVII, № 1. P. 55–60.
7. Tatarnikov D. V. Tekushchee vozobnovlenie eli v proizvodnykh yuzhnotaezhnykh fitotsenozakh v khode demutatsionnykh suktsessii // Khvoynye boreal'noi zony. 2019. Vol. XXXVII, № 6. P. 432–442.

© Татарников Д. В., 2026