

На правах рукописи



Мишко Алиса Евгеньевна

**ОНТОМОРФОГЕНЕЗ ЕЛИ СИБИРСКОЙ (*PICEA OBOVATA* LEDEB.)
В СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ
(НА ПРИМЕРЕ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА)**

03.02.08 – «Экология (в биологии)»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук

Научный руководитель: **Горшков Вадим Викторович**
доктор биологических наук

**Официальные
оппоненты:** **Евстигнеев Олег Иванович,**
доктор биологических наук, Федеральное
государственное бюджетное учреждение
«Государственный заповедник «Брянский лес»»,
ведущий научный сотрудник

Уланова Нина Георгиевна,
доктор биологических наук, доцент, Федеральное
государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования «Московский
государственный университет имени М.В.
Ломоносова», профессор

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

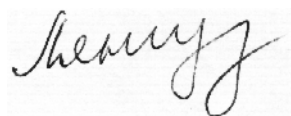
Защита состоится 17 октября 2019 года в 14⁰⁰ на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2.

Тел. (812) 372-54-42, факс (812) 372-54-43, dissovet.d00221102@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

Автореферат разослан «__» _____ 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Лянгузова Ирина Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) является одним из основных лесообразующих видов на территории Евразии. Сохранение и рациональное использование темнохвойных лесов Европейского севера России требует детального исследования особенностей роста, развития и жизненного состояния особей ели сибирской и оценки устойчивости ее ценопопуляций в разных экологических и ценологических условиях. Особый интерес представляет исследование онтогенеза вида в субклимаксовых и климаксовых лесах, в которых он может быть охарактеризован с наибольшей полнотой (Работнов, 1950а, 1969; Диагнозы и ключи..., 1989).

В современный период при наличии все расширяющегося антропогенного воздействия на леса, приводящего к их нарушению и даже полному уничтожению, в том числе в результате лесных пожаров, важнейшей задачей является изучение закономерностей восстановительной динамики ценопопуляций лесообразующих видов. В условиях северной тайги, где леса на значительных территориях подвергались лесным пожарам и сплошным рубкам, но на ограниченных участках еще сохранились ненарушенные и малонарушенные сообщества, представляется возможным изучить полный цикл развития особей ели сибирской и особенности их роста и развития на разных стадиях восстановительных сукцессий.

Онтогенез ели сибирской по сравнению с другими хвойными лесообразующими видами Евразии (Нухимовская, 1971; Махатков, 1991; Романовский, 2001; Комарова, 2011; Николаева и др., 2011; Евстигнеев, 2014; Evstigneev, Korotkov, 2016) изучен крайне мало, фрагментарно, и только в южной части ареала (Smirnova et al., 1999; Давыдычев, Кулагин, 2007, 2010). Рассматриваются либо отдельные этапы онтогенеза ели сибирской, либо приводятся краткие описания основных параметров, характеризующих возрастные периоды развития особей. Отсутствуют сведения об особенностях онтогенеза ели сибирской в сообществах разных стадий восстановительных сукцессий, то есть о сукцессионно-системных ценологических популяциях, представляющих единое непрерывное во времени динамичное образование (Работнов, 1975, 1994, 1995).

Цель работы состоит в описании полного онтогенеза ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и выявлении особенностей ее роста, развития и жизненного состояния на разных этапах послепожарного восстановления сосново-еловых лесов в подзоне северной тайги.

Для реализации цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить онтоморфогенез ели сибирской в подзоне северной тайги (на примере Кольского полуострова);

2. Выявить особенности роста, развития и жизненного состояния особей ели сибирской на разных этапах восстановительных послепожарных сукцессий;
3. Изучить динамику онтогенетической структуры ценопопуляций ели сибирской в процессе послепожарного восстановления северотаежных сосново-еловых лесов;
4. Охарактеризовать поливариантность онтогенеза ели сибирской в условиях района исследований.

Научная новизна. Впервые детально охарактеризован полный цикл развития особей ели сибирской в условиях северной тайги; помимо основных онтогенетических рубежей в онтогенезе данного вида выявлены и охарактеризованы значимые качественные рубежи второго порядка. Установлены особенности онтогенетической структуры ценопопуляций ели сибирской в сообществах разного сукцессионного статуса и дана оценка общей направленности ее изменения в процессе послепожарной сукцессии в изученных лесных сообществах. Получены новые сведения о пределах варьирования возраста, морфометрических параметров и уровне жизненного состояния особей ели сибирской разных онтогенетических состояний на разных стадиях восстановительной сукцессии. На основе оригинальных данных охарактеризованы разные типы поливариантности онтогенеза ели сибирской в условиях северной тайги.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты проведенного исследования позволили восполнить пробел в представлениях об онтогенезе, структурной организации и восстановительной динамике ценопопуляций одного из основных лесобразующих видов Европейской части России – ели сибирской. Значительно дополнены сведения об особенностях онтогенеза и его поливариантности у древесных растений. Выявленные закономерности и полученные количественные оценки могут быть использованы для принятия обоснованных природоохранных и хозяйственных решений при реализации программ устойчивого природопользования, оценки состояния ценопопуляций изученного вида при проведении экологического мониторинга, в образовательной деятельности.

Положения, выносимые на защиту:

1. Охарактеризован полный цикл развития особей ели сибирской в малонарушенных сосново-еловых лесах северной тайги. Особенности онтогенеза вида в районе исследований являются: значительная общая продолжительность (до 370 лет и более); возможность длительного пребывания особей в прегенеративном периоде (в имматурном состоянии до 90 лет, в виргинильном – до 170 лет); скачкообразное изменение жизненного состояния и выживаемости особей при переходе от im_2 - к im_3 -стадии и от v_1 - к v_2 -стадии, что

позволяет рассматривать эти границы как важные онтогенетические рубежи 2-го порядка.

2. Ценопопуляции ели сибирской в северотаежных сосново-еловых лесах на всех этапах восстановительных сукцессий отличаются преобладанием особей прегенеративного периода (более 80%). Максимальная доля генеративных особей (15%) наблюдается в конце первого 100-летия после пожара. В процессе послепожарной сукцессии ценопопуляции инвазионного типа в конце первого 100-летия после пожара сменяются молодыми нормальными неполночленными, а на поздних этапах восстановления (более 350 лет после пожара) – зрелыми нормальными полночленными.
3. Характер структурной и динамической поливариантности особей в составе отдельных поколений ели сибирской существенно различается в зависимости от возраста поколений и времени их заселения после пожара (разницы между возрастом и давностью пожара) и определяется ценопопуляционным статусом поколения (неугнетенное, слабо, умеренно или сильно угнетенное).

Апробация работы. Основные результаты диссертационного исследования докладывались на научных конференциях: Всероссийской научной конференции с международным участием «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы» (Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г.), Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2011» (Москва, 11–15 апреля 2011), II (X) Международной Ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 11–16 ноября 2012), Всероссийской научной конференции с международным участием «Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги» (Петрозаводск, 11–15 сентября 2017 г.), Международной научной конференции «Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения» (Тверь, 8–11 ноября 2017).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 работ, в том числе 3 статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Личный вклад автора. Диссертационная работа является результатом 3-летних полевых исследований автора на Кольском полуострове в районе среднего течения реки Лива (2010–2012 гг.), а также обработки полевых данных, полученных сотрудниками Лаборатории экологии растительных сообществ Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в предшествующий период. Автор принимал участие в определении цели и формулировке задач, выборе методов исследования. Лично автором проведен сбор и обработка полевого материала, выполнен статистический анализ данных, проведено обобщение и дана интерпретация полученных результатов, сформулированы выводы проведенного исследования.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы. Текст диссертации изложен на 146 страницах, включает 23 таблицы, 37 рисунков. Список литературы содержит 268 источника, из которых 48 – на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность своему научному руководителю д.б.н. В.В. Горшкову за неоценимую помощь в проведении работы, а также д.б.н. Н.И. Ставровой за постоянную поддержку. Особая благодарность сотрудникам Лаборатории экологии растительных сообществ БИН РАН за ценные советы и консультации при сборе и обработке материала – д.б.н. И.В. Лянгузовой, к.б.н. И.Ю. Баккал, к.б.н. Е.А. Мазной. Автор искренне благодарен студентам СПбГЛТУ Е.А. Тумаковой (Волковой), А.А. Субботиной и студенту СПбГЭТУ «ЛЭТИ» И.А. Плетневу за участие в сборе полевого материала.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Литературный обзор

В главе рассмотрены основные вопросы изучения онтогенеза (Работнов, 1950*аб*; Уранов, 1975; Диагнозы и ключи..., 1989; Smirnova et al., 1999; Онтогенетический атлас, 1997, 2000, 2002, 2004, 2007, 2013) и онтоморфогенеза растений (Серебряков, 1962; Мазуренко, 1986). Представлен анализ литературы по онтогенезу древесных растений (Заугольнова, 1968; Нухимовская, 1971; Чистякова, 1979; Махатков, 1991; Романовский, 2001; Николаева и др., 2008; Комарова и др., 2010; Евстигнеев, 2014; Евстигнеев, Коротков, 2016), онтогенетической структуре ценопопуляций растений (Работнов, 1950*а*; Жукова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975; Жукова, 1987; Ценопопуляции..., 1988; Глотов, 1998; Животовский, 2001) и поливариантности онтогенеза (Ценопопуляции..., 1976; Поливариантность развития..., 2006; Жукова, 2008).

Глава 2. Район, объекты и методы исследования

Исследования были проведены в западной части Кольского полуострова в районе среднего течения реки Лива (67°49'26" с.ш., 31°19'12" в.д.). Данная территория относится к подзоне северной тайги.

Одним из основных типов лесных сообществ, характерных для Кольского полуострова, являются сосново-еловые кустарничково-зеленомошные леса (*Pineto-Piceetum empetroso-myrtilloso-hylocomiosum*). К отличительным чертам этих сообществ относятся: участие в древостое и пологе подроста трех лесообразующих видов – ели сибирской, сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы пушистой (*Betula*

pubescens Ehrh.); низкая скорость роста, низкие значения высоты и диаметра особей в составе древостоев; разреженность древостоев (сумма площадей сечений менее 16 м²/га), высокое световое довольствие; высокая напряженность корневой конкуренции за элементы питания и влагу.

В районе исследований сосново-еловые кустарничково-зеленомошные леса занимают хорошо дренированные равнинные участки или пологие склоны, сложенные завалуненными песчано-супесчаными моренными отложениями (Переверзев, 2004). Под ними формируются почвы, относящиеся к типу альфегумусовых подзолов, подтипу иллювиально-гумусовых подзолов. Почвы этого подтипа имеют профиль О–Е–ВН–(BF)–С, характеризуются как ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-многогумусовые, песчано-супесчаные, средне скелетные (Классификация..., 2004; Национальный атлас..., 2011).

Объектами исследования являются ценопопуляции ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в сообществах северотаежных сосново-еловых лесов кустарничково-зеленомошного типа, находящихся на разных стадиях восстановительной послепожарной сукцессии (8, 85, 200 и 380 лет после пожара).

Методы исследования. Исследования онтогенеза, онтоморфогенеза и онтогенетической структуры ценопопуляций ели сибирской были проведены в период с 2010 по 2012 гг. на постоянных пробных площадях размером 0.1–0.5 га, заложенных коллективом Лаборатории экологии растительных сообществ БИН РАН с 2008 по 2010 гг. На пробных площадях у каждой особи ели сибирской измеряли общую высоту осевого побега (ствола), диаметр его основания, диаметр ствола на высоте 1.3 м (при высоте более 1.3 м), радиус и высоту кроны по четырем сторонам света, высоту нижней границы кроны, стадию онтогенеза и категорию жизненного состояния. Всего на пробных площадях и за их пределами было изучено 3646 особей ели сибирской. У 1246 модельных особей разных стадий развития были дополнительно определены следующие параметры: величина текущего (за последние 3–5 лет) линейного прироста ствола и боковых ветвей II-го порядка в верхней, средней и нижней частях кроны, общее число боковых ветвей II-го порядка, высота расположения нижней ветви, максимальный порядок ветвления, форма кроны (широко-конусовидная, удлинненно-конусовидная, узко-конусовидная, колоновидная) и ее вершины (острая, заостренная, широкоугольная, округлая), число женских шишек (для генеративных особей), цвет и текстура корки ствола (шероховатая, мелкочешуйчатая, мелкоплитчатая, среднеплитчатая, крупноплитчатая), высота растрескивания корки.

Календарный возраст особей древесного яруса и крупного подроста в пределах постоянной пробной площади и за ее пределами определяли по кернам или спилам, которые отбирались у основания ствола. Возраст особей меньшего размера оценивали

путем подсчета годовых приростов на срезах осевого побега (в том числе на погребенной его части) у модельных экземпляров, которые отбирались за пределами пробных площадей.

При описании онтогенеза ели сибирской в основу была положена периодизация возрастных состояний, разработанная Т.А. Работновым (Работнов, 1950б) с позднейшими дополнениями (Уранов, 1967, 1975; Уранов, Смирнова, 1969; Ценопопуляции..., 1976; Диагнозы и ключи..., 1989; Жукова, 1995). При описании отдельных состояний и стадий онтогенеза был использован опыт исследователей, изучавших стадийность развития хвойных древесных растений (Диагнозы и ключи..., 1989; Махатков, 1991; Smirnova et al., 1999; Романовский, 2001; Комарова, 2011; Евстигнеев, 2014). При изучении поливариантности онтогенеза руководствовались типизацией, разработанной Л.А. Жуковой (Жукова, 1995).

Категорию жизненного состояния (виталитета) особей ели устанавливали на основе комплекса параметров кроны: линейных размеров, доли сухих ветвей, густоты охвоения (Алексеев, 1989, 2004; Ярмишко и др., 2003), с учетом которых определяли интегральный параметр – плотность кроны. Выделяли 4 категории виталитета особей: I – здоровые, II – умеренно ослабленные, III – сильно ослабленные, IV – усыхающие. Для интегральной оценки жизненного состояния использовали индекс жизненного состояния (L_n), предложенный В.А. Алексеевым (Алексеев, 1990).

Для характеристики онтогенетической структуры ценопопуляций ели применяли индекс возрастности (Δ) (Уранов, 1975), индекс восстановления (I_b) (Жукова, 1987; Глотов, 1998) и индекс эффективности (ω) (Животовский, 2001). Типы ценопопуляций по характеру онтогенетического спектра устанавливали на основе подходов, предложенных в работах Л.А. Жуковой (1967), А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969), Л.А. Животовского (2001).

Глава 3. Онтоморфогенез ели сибирской в малонарушенных северотаежных лесах

Полный онтогенез ели сибирской изучен в малонарушенном сосново-еловом сообществе с давностью пожара 380 лет. Охарактеризовано 9 онтогенетических состояний: семя, проросток, ювенильное, имматурное (3 стадии), виргинильное (3 стадии), начальное генеративное, зрелое генеративное, позднее генеративное, сенильное.

Характеристика семени ели сибирской составлена по литературным данным (Каппер, 1954; Козубов, 1974) и собственным наблюдениям. На следующем этапе развития в результате прорастания семени формируется *проросток* (р1) высотой 3–4 см, имеющий 6–7 игловидных, трехгранных в поперечном сечении семядолей и

верхушечную почку (рис. 1, а, б). После усыхания семядолей (через 1–2 года) особь переходит в ювенильное (j) состояние (рис. 1, в), продолжающееся от 2 до 10–15 лет, на протяжении которого происходит нарастание неветвящегося осевого побега, несущего ювенильную хвою. Высота ювенильных растений ели сибирской составляет 3–12 см, диаметр основания – до 1.6 мм.

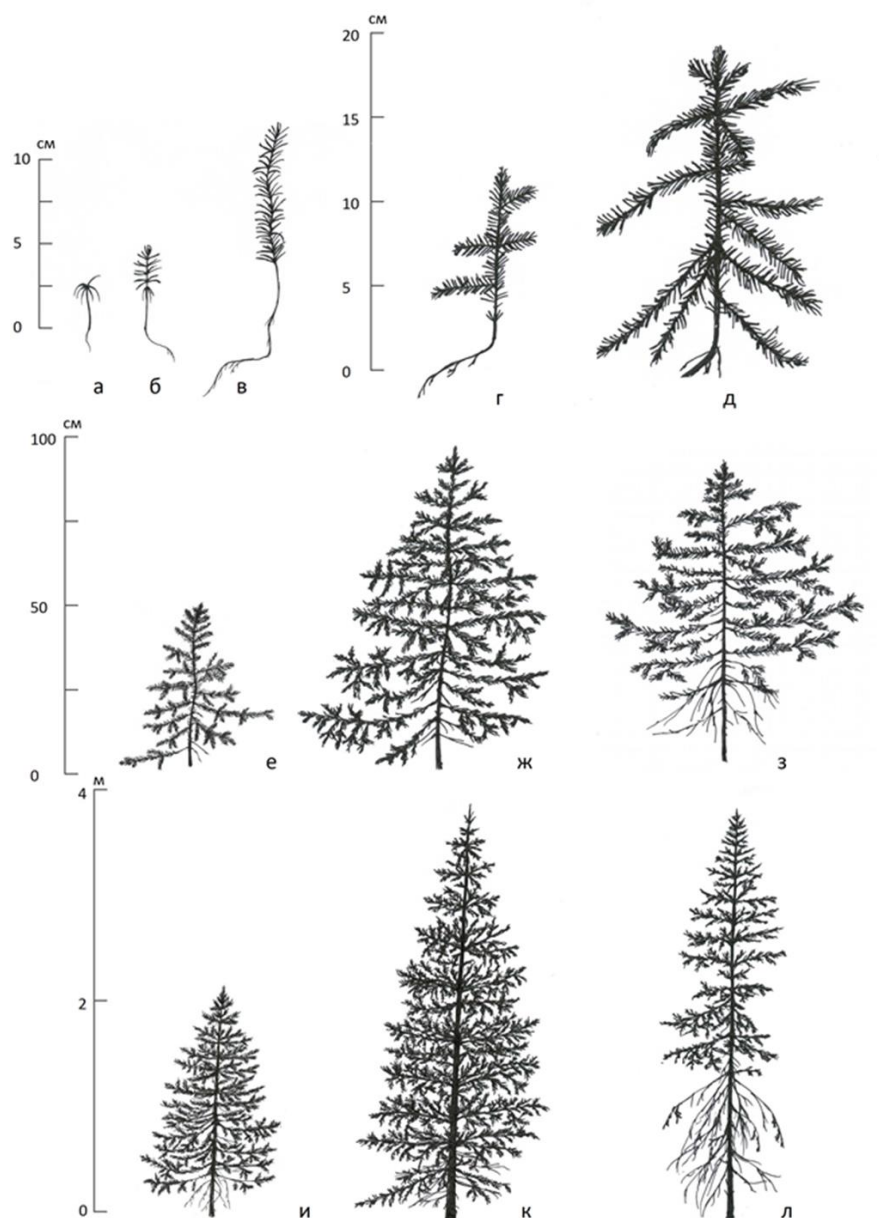


Рисунок 1. Онтогенетические состояния и стадии прегенеративного периода *Picea obovata* в субклимаксовом северотаежном сосново-еловом сообществе

Примечание. Условные обозначения: а, б – проросток; в – особь ювенильного состояния; г, д – особи начальной стадии имматурного состояния; е – особь промежуточной стадии имматурного состояния; ж – здоровая и з – сильно ослабленная особи поздней стадии имматурного состояния; и – особь начальной стадии виргинильного состояния; к – здоровая и л – сильно ослабленная особи промежуточной стадии виргинильного состояния.

Переход в *имматурное* (*im*) состояние связан с началом образования системы боковых ветвей (рис. 1, *г-з*) и экспоненциальным возрастанием числа точек роста. Начинается формирование хвои взрослого типа: хвоя уплощается в дорзо-вентральном направлении, увеличивается в ширину и длину. Возраст особей двух первых стадий *имматурного* состояния (*im*₁ и *im*₂) варьирует от 4 до 30 лет, общая продолжительность каждой из стадий составляет от 7–10 до 16–18 лет. При переходе от *im*₂- к *im*₃-стадии нижняя возрастная граница повышается до ~20 лет, верхняя скачкообразно возрастает до ~90 лет, а максимальная продолжительность стадии – до 65–70 лет. Число боковых ветвей от начала до завершения *имматурного* состояния увеличивается от 1–3 до 85–90, максимальный порядок ветвления – от II-го до V-го. В связи с тем, что соотношение линейного прироста главной оси и боковых осей II-го порядка близко к 1, крона имеет широко-конусовидную форму. Высота особей варьирует от 5 см до 2 м, диаметр основания ствола – от 0.1 см до 7 см, диаметр кроны – от 3 см до 1 м. На рубеже промежуточной (*im*₂) и поздней (*im*₃) стадий происходит 5-кратное увеличение доли умеренно ослабленных особей и уменьшение в 1.5–2 раза доли усыхающих (рис. 2, *б, в*), что свидетельствует о массовом отпаде наиболее слабых, угнетенных экземпляров. В связи с существенным повышением верхней границы возраста и уровня жизненного состояния (индекс жизненного состояния увеличивается с 0.30 до 0.39) особей ели сибирской, переход от промежуточной к поздней стадии *имматурного* состояния выделен как важный качественный рубеж второго порядка в онтогенезе изученного вида.

Переход особей ели сибирской в *виргинильное* (*v*) состояние (рис. 1, *и-л*; рис. 3, *а*) связан со значительным повышением скорости роста осевого побега, увеличением соотношения линейного прироста ствола и боковых ветвей до 1.7–2.5, за счет чего крона приобретает удлинненно-конусовидную форму, форма вершины становится острой. Появляются побеги VI–VIII-го порядков. К концу *виргинильного* состояния нижние боковые ветви начинают отклоняться от горизонтального положения, опускаясь на 0.2–0.5 м. В нижней части ствола формируется корка серо-коричневого цвета, мелкочешуйчатой, позже мелкоплитчатой текстуры, высота растрескивания которой в среднем составляет 0.6–0.7 м. Общая высота *виргинильных* растений ели сибирской колеблется от 1.5 до 7 м, диаметр основания ствола – от 2.5 до 16 см. Возраст особей начальной стадии *виргинильного* состояния (*v*₁) варьирует от 35 до 85 лет, общая продолжительность стадии – от 6 до 50 лет. Переход к промежуточной (*v*₂) стадии сопровождается 2-кратным повышением верхней границы возраста особей и максимальной длительности стадии. Минимальная продолжительность *виргинильного* состояния составляет около 15 лет, максимальная до 150 и более лет. *Виргинильные* растения отличаются в целом более высоким уровнем жизненного состояния по

сравнению с имматурными. На границе v_1 - и v_2 -стадий виргинильного состояния доля особей двух высших категорий виталитета возрастает в 3 раза (рис. 2, з, д), индекс жизненного состояния увеличивается с 0.36 до 0.55. Значимое улучшение жизненного состояния и повышение верхней границы возраста особей позволяет рассматривать переход от v_2 - к v_3 -стадии виргинильного состояния как еще один важный качественный рубеж второго порядка в онтогенезе ели сибирской.

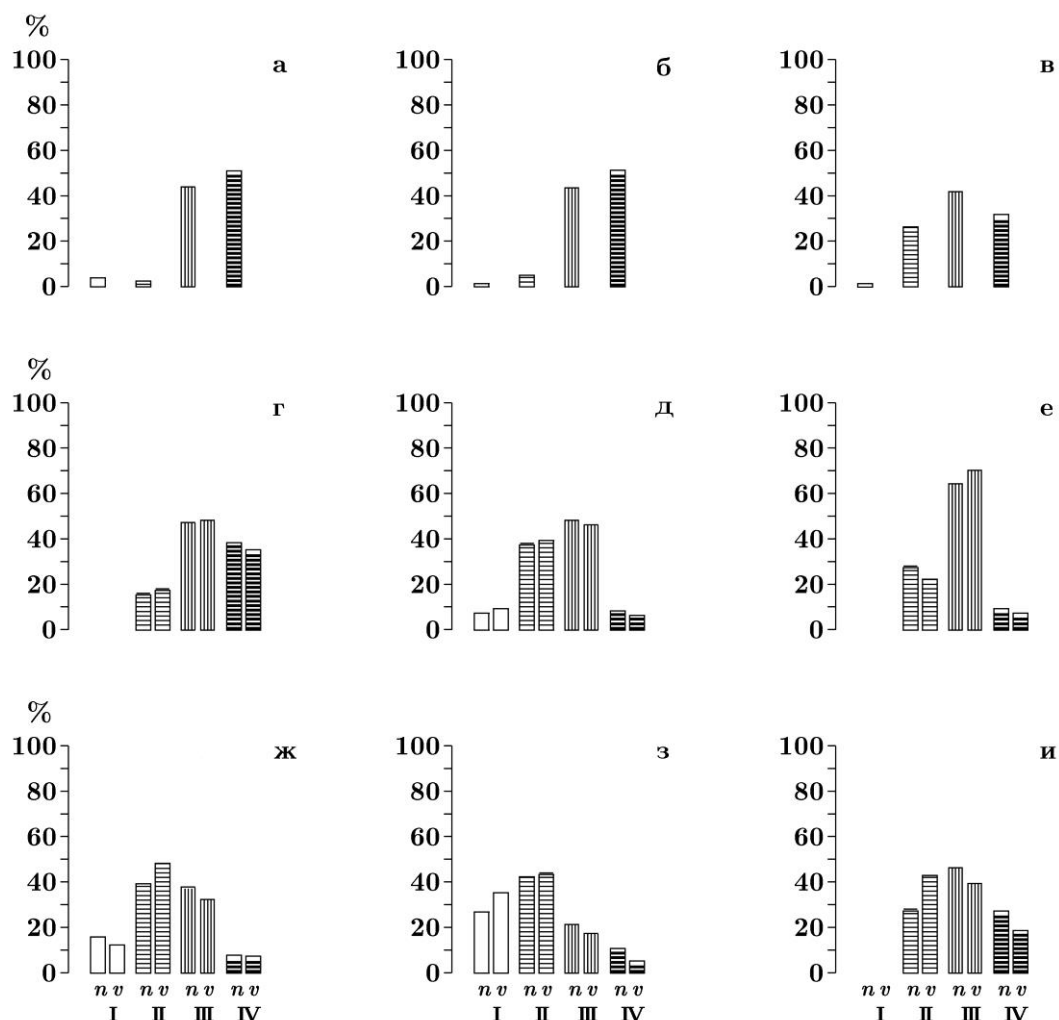


Рисунок 2. Виталитетная структура особей *Picea obovata* начальной, промежуточной и поздней стадий имматурного (а–в) и виргинильного (г–е) состояний, начального, зрелого и позднего генеративных состояний (ж–и) в субклимаксовом северотаежном сосново-еловом сообществе

Примечание. По горизонтали: категории состояния: I – здоровые, II – умеренно ослабленные, III – сильно ослабленные, IV – усыхающие. По оси ординат: доля участия, %. n – по числу особей, v – по объему стволов.

Генеративный период, который начинается с момента формирования у особей генеративных органов, охватывает самый длительный временной интервал в онтогенезе ели сибирской. В исследованных сосново-еловых лесах он может

начинаться в возрасте 50 лет и продолжаться до 350–400 лет. Период включает три онтогенетических состояния: начальное (g_1), зрелое (g_2) и позднее (g_3) генеративное.

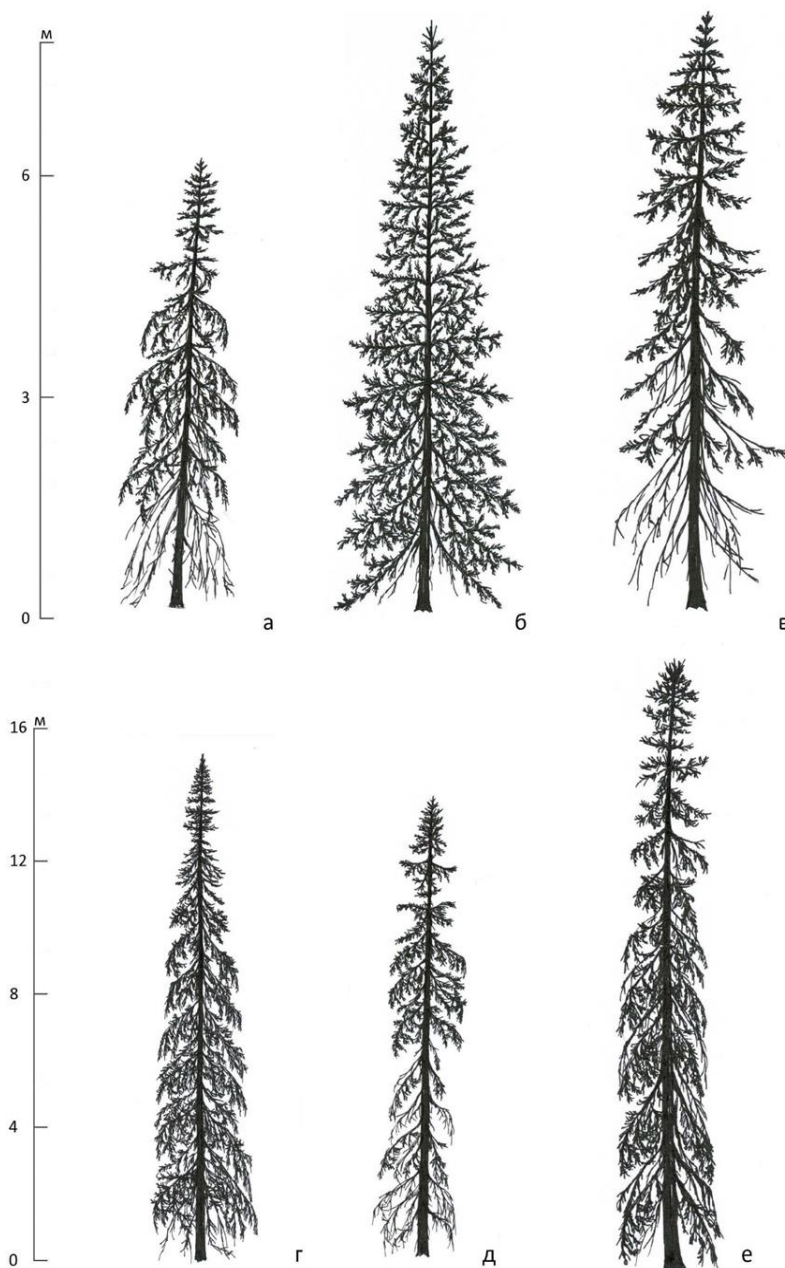


Рисунок 3. Поздняя стадия виргинильного состояния, начальное, зрелое и позднее состояния генеративного периода *Picea obovata* в субклимаксовом северотаежном сосново-еловом сообществе

Примечание. Условные обозначения: *а* – особь поздней стадии виргинильного состояния; *б* – здоровая и *в* – сильно ослабленная особи начального генеративного состояния; *г* – здоровая и *д* – сильно ослабленная особи зрелого генеративного состояния; *е* – особь позднего генеративного состояния.

В начальном генеративном состоянии (рис. 3, *б*, *в*) особи ели сибирской отличаются слабым семеношением: число женских шишек в среднем до 10 шт.

Скорость линейного роста ствола высокая – 15 см год⁻¹ и в 2 раза превышает скорость роста боковых ветвей, за счет чего крона имеет узко-конусовидную форму с резко заостренной верхушкой. Максимальный порядок ветвления VI–VII-ой. Нижние боковые ветви располагаются на высоте 0.8 м, их концы опущены вниз в среднем на 50 см. Кора ствола серо-коричневая, мелкоплитчатой текстуры, высота растрескивания корки – в среднем 3 м. Размерные параметры особей варьируют в пределах 4–5-крат: высота от 3.5 до 13.5 м, диаметр основания ствола – от 6 до 23 см, диаметр кроны – от 0.8 до 3 м. Возраст изменяется от 50 до 270 лет, минимальная продолжительность начального генеративного состояния составляет 55 лет, максимальная – 215–220 лет. Уровень жизненного состояния g_1 -особей относительно высокий ($L_n=0.63$).

Максимум развития особи ели сибирской достигают в зрелом генеративном состоянии (рис. 3, з, д), завершается формирование характерного габитуса, наиболее полно отражающего особенности жизненной формы вида в северотаежных условиях. Максимальное число женских шишек возрастает до 100 и более штук. Крона имеет узко-конусовидную форму: ее протяженность в 5 раз превышает диаметр, вершина – широкоугольная. Максимальный порядок ветвления варьирует от VII-го до X-го. Основания нижних ветвей находятся на высоте около 1.5 м, их концы опускаются на 1 м. Кора ствола серого цвета, средне- или крупноплитчатой текстуры, зона растрескивания до 4–5 м. Высота g_2 -особей варьирует от 10 до 21 м, диаметр ствола – от 15 до 41 см, диаметр кроны – от 1.5 до 4.5 м, возраст – от 100 до 370 лет, верхняя граница близка к среднему максимуму в условиях региона; продолжительность g_2 -состояния максимальна – от 145 до 260–265 лет. Уровень виталитета растений ели сибирской является наиболее высоким ($L_n=0.67$), доля здоровых деревьев составляет 25–30% (рис. 2, з).

Переход особей в позднее генеративное состояние (рис. 3, е) связан с проявлением процессов старения, отмирания, снижения скорости ростовых процессов, активности генеративной деятельности (линейный прирост уменьшается на 35–40%, число женских шишек – в 3–10 раз). В отличие от сильно угнетенных особей других стадий развития у g_3 -особей эти процессы носят необратимый характер. Крона приобретает колоновидную форму, вершина становится округлой. Нижние части боковых ветвей опускаются в среднем на 1.5 м. Формируется вторичная крона за счет развития боковых побегов из спящих почек. Кора ствола светло-серая крупноплитчатой текстуры, область растрескивания корки – до половины высоты ствола. Морфометрические параметры особей достигают максимума: высота варьирует от 15 до 22 м, диаметр основания ствола – от 25 до 47 см, диаметр кроны от 2 до 3.5 м. Возраст g_3 -особей находится в пределах от 250 до 370 лет, продолжительность позднего генеративного состояния составляет от 50 до 120 лет.

Уровень жизненного состояния g_3 -деревьев ($L_n=0.42$) существенно ниже, чем на предшествующем этапе онтогенеза, здоровые особи отсутствуют (рис. 2, *и*).

Глава 4. Особенности роста и развития ели сибирской на разных стадиях восстановительных сукцессий

В ходе послепожарных сукцессий ценопопуляции ели сибирской претерпевают ряд структурных преобразований, связанных с изменением условий ценотической среды, внутри- и межпопуляционных конкурентных отношений. С целью оценки характера и степени этих изменений были рассмотрены четыре ценопопуляции, сформировавшиеся на разных этапах послепожарной сукцессии сосново-еловых лесов (давность пожара 8, 85, 200 и 380 лет) и проведен сравнительный анализ морфометрических параметров, возраста и уровня жизненного состояния особей имматурного, виргинильного и генеративного состояний.

Сукцессионные различия параметров у особей ели сибирской начальной стадии *имматурного состояния* проявляются относительно слабо, промежуточной и поздней – более отчетливо. Средний возраст im_1 - и im_2 -особей одинаков или очень близок на всех этапах сукцессии. На im_3 -стадию особи ели сибирской вступают в среднем на 15 лет раньше в поздне-сукцессионном сообществе (табл.). На раннем этапе послепожарного восстановления (8 лет после пожара) у имматурных растений ели наблюдаются наиболее низкие значения возраста, морфометрических параметров, разветвленности кроны, но в 1.5 раза более высокий линейный прирост главной оси по сравнению с другими этапами сукцессии. В конце первого 100-летия после пожара и на позднем этапе восстановления (380 лет) по сравнению с серединой сукцессионного периода (200 лет) имматурные особи имеют более высокие (на 15–35%) средние и максимальные значения высоты, разветвленности кроны и линейного прироста главной и боковых осей. Уровень жизненного состояния имматурных растений ели на всех этапах сукцессии является низким ($L_n=0.30–0.39$).

Виргинильные особи в конце первого 100-летия после пожара отличаются более узким возрастным диапазоном (50–70 лет), но большей высотой, более высоким средним приростом (табл.) и уровнем жизненного состояния ($L_n=0.49–0.60$), чем во второй половине сукцессии. Это связано с тем, что они представляют первое послепожарное поколение и развиваются в условиях наиболее слабого конкурентного подавления. В субклимаксовом сообществе виргинильные особи ели сибирской отличаются наибольшим возрастным разнообразием (табл.). Часть из них может оставаться на этом этапе развития до возраста 150–170 лет.

Таблица. Параметры особей ели сибирской на разных стадиях послепожарной сукцессии.

Параметры	Давность пожара, лет						
	8	85	200	380	85	200	380
	<i>im₂</i>				<i>im₃</i>		
Возраст, лет	<u>6±1_c</u> 5-7	<u>26±8_a</u> 13-43	<u>20±7_b</u> 11-44	<u>21±5_b</u> 11-29	<u>47±7_a</u> 34-58	<u>48±17_a</u> 21-83	<u>33±17_b</u> 21-88
Высота, см	<u>17±7_c</u> 8-39	<u>47±21_a</u> 17-99	<u>29±11_b</u> 15-65	<u>33±14_b</u> 10-74	<u>119±40_a</u> 60-240	<u>83±22_b</u> 45-140	<u>94±34_b</u> 47-220
Средний линейный прирост ствола, см год ⁻¹	<u>3.1±1.1_a</u> 1.5-5.8	<u>1.9±0.5_b</u> 0.9-3.8	<u>1.4±0.3_c</u> 0.5-2.2	<u>1.6±0.5_c</u> 0.7-2.6	<u>2.5±0.7_b</u> 1.8-4.4	<u>1.7±0.5_c</u> 1.3-2.7	<u>3.3±0.9_a</u> 1.9-5.7
	<i>v₁</i>				<i>v₂</i>		
Возраст, лет	—	<u>63±5_b</u> 51-70	<u>73±12_a</u> 52-94	<u>56±12_b</u> 36-85	<u>66±4_b</u> 56-72	<u>83±12_a</u> 63-101	<u>76±35_{ab}</u> 42-169
Высота, м	—	<u>2.8±0.8_a</u> 1.8-4.5	<u>2.2±0.8_b</u> 1.2-4.2	<u>2.4±0.7_b</u> 1.4-3.8	<u>5.4±0.8_a</u> 4.1-6.5	<u>4.7±0.7_b</u> 3.6-6.1	<u>3.9±0.7_c</u> 2.6-5.2
Средний линейный прирост ствола, см год ⁻¹	—	<u>4.8±1_b</u> 3.1-6.3	<u>3.6±1_c</u> 1.6-5.5	<u>5.8±1_a</u> 3.8-7.5	<u>8.0±1_a</u> 5.8-9.8	<u>6±1_b</u> 4.0-8.6	<u>6.5±2_b</u> 2.5-11.2
	<i>g₁</i>				<i>g₂</i>		
Возраст, лет	—	<u>64±5_c</u> 56-71	<u>98±17_b</u> 74-126	<u>129±53_a</u> 51-267	—	<u>147±48_b</u> 94-197	<u>220±61_a</u> 105-368
Высота, м	—	<u>6±2_b</u> 2.2-9.2	<u>7±2_a</u> 3.3-12.0	<u>8±3_a</u> 3.5-13.5	—	<u>15±4</u> 10.5-19.0	<u>14±2</u> 8.9-20.5
Средний линейный прирост ствола, см год ⁻¹	—	<u>8.9±2.8_a</u> 3.6-13.6	<u>8.1±2.2_{ab}</u> 4.7-11.3	<u>6.8±2.4_b</u> 2.6-14.9	—	<u>10.4±1.4_a</u> 9.0-12.5	<u>6.8±2.3_b</u> 3.8-13.6

Примечание. Над чертой – среднее значение и стандартное отклонение, под чертой – диапазон значений. Разными буквенными индексами отмечены средние величины параметров особей конкретной онтогенетической стадии или состояния, значительно различающиеся ($P < 0.05$) в сообществах с разной давностью пожара. Прочерк означает отсутствие особей.

Однако значительная часть особей имеет возможность быстрого развития: нижняя граница возраста на всех стадиях виргинильного состояния (36–42 года) заметно меньше, чем при давности пожара 85 и 200 лет; средний возраст близок к нижней границе. Эти особенности объясняются высокой гетерогенностью ценотической среды в условиях активной оконной динамики. На среднем этапе послепожарного восстановления рост и развитие виргинильных особей происходит несколько медленнее, чем в начале и конце сукцессии: нижняя граница возраста и средний возраст имеют более высокие значения, а размерные параметры и прирост – более низкие (табл.).

В начальное генеративное состояние в первой половине (85 лет после пожара) и на позднем этапе (380 лет) сукцессии ель сибирская может вступать примерно на 20 лет раньше (в возрасте 50–55 лет), чем в середине сукцессии (табл.). Средний возраст g_1 -особей имеет существенные сукцессионные различия: при давности нарушения 85 лет он является соответственно в 1.5 и 2 раза меньшим, чем на средней и поздней стадиях сукцессии. Возрастной диапазон особей в интервале давности пожара от 85 до 380 лет увеличивается от 15 лет до 215 лет. Морфометрические параметры (высота и диаметр ствола, размеры кроны) отражают возрастные особенности, то есть имеют более низкие значения (на 15–40%) в сообществе с давностью пожара 85 лет. Однако эти различия значительно меньше, чем различия возраста особей на разных этапах сукцессии. Это связано с более высокими значениями средней скорости роста g_1 -особей ели в первой половине сукцессионного периода (табл.). По-видимому, причиной является то, что во второй половине сукцессии среди особей начального генеративного состояния (особенно в субклимаксовом сообществе) имеются высоковозрастные экземпляры, которые в течение длительного периода отличались крайне медленным ростом. Уровень виталитета g_1 -особей ели сибирской на начальной и поздней стадиях послепожарного восстановления является более высоким ($L_n=0.63–0.64$), чем в середине сукцессии ($L_n=0.52$), что свидетельствует о меньшей степени их конкурентного подавления.

Особь зрелого генеративного состояния представлены только в сообществах среднего и позднего этапов сукцессии. Возрастной диапазон (94–197 лет) и средний возраст (147 лет) особей ели сибирской зрелого генеративного состояния в середине сукцессии существенно меньше, чем при давности пожара 380 лет (табл.). Однако значения морфометрических параметров g_2 -особей имеют обратное соотношение: в сообществе с давностью пожара 200 лет диаметр ствола и кроны, средний линейный прирост на ~50% выше, чем на поздней стадии сукцессии. Это объясняется тем, что в первом случае они относятся к первому послепожарному поколению, а в субклимаксовом сообществе длительное время развивались в условиях конкурентного

воздействия первых послепожарных поколений (которые в настоящее время почти полностью перешли в отпад). При этом в момент исследования особи зрелого генеративного состояния как на среднем, так и на позднем этапах сукцессии входили в состав господствующей части ценопопуляций и имели одинаковый, высокий уровень жизненного состояния ($L_n=0.65-0.67$).

Глава 5. Онтогенетическая структура ценопопуляций ели сибирской на разных стадиях восстановительных сукцессий

Онтогенетическая структура ценопопуляций ели сибирской была рассмотрена в сообществах северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесов с давностью пожара 8, 85, 200 и 380 лет.

В сообществе на 8-летней гари ценопопуляция ели сибирской практически полностью состоит из особей прегенеративного периода (рис. 4, а). Абсолютное большинство из них – это ювенильные растения (~80%). На долю имматурных начальной стадии приходится 17%, особи промежуточной стадии имматурного состояния составляют не более 1.5%. Единично (<1% по числу) представлены генеративные особи допожарного происхождения. Абсолютное преобладание особей прегенеративного периода находит отражение в крайне низких значениях индекса возрастности ($\Delta=0.02$), индекса эффективности ($\omega=0.1$) и в высоком значении индекса восстановления ($I_v=0.99$). По характеру онтогенетического спектра ценопопуляция относится к инвазионному типу

Онтогенетический спектр ценопопуляции ели сибирской в сообществе с давностью пожара 85 лет отличается преобладанием имматурных особей (60%), участие виргинильных составляет 25%, особей начального генеративного состояния – 15% (рис. 4, б). Характерной чертой онтогенетического спектра является значительно более высокая, по сравнению с другими этапами сукцессии, выровненность соотношения долей участия имматурных, виргинильных и генеративных растений: примерно 4:1.7:1. Левостороннее смещение максимума отражается в низких значениях индексов возрастности ($\Delta=0.10$), эффективности ($\omega=0.33$) и высоком значении индекса восстановления ($I_v=0.85$). По типу рассматриваемая ценопопуляция является молодой нормальной неполночленной (отсутствуют особи начальных и поздних состояний онтогенеза).

Ценопопуляции ели сибирской в сосново-еловом сообществе с давностью пожара 200 лет характеризуется абсолютным доминированием (более 80%) имматурных особей (рис. 4, в). Отличительной особенностью онтогенетического спектра по сравнению со спектром в сообществе с давностью пожара 85 лет, является 10-кратное снижение доли участия особей на границе промежуточной и поздней

стадий имматурного состояния. Это явление обусловлено более сильным конкурентным воздействием зрелого сосново-елового древостоя на подчиненные поколения по сравнению с молодым хвойно-лиственным. Онтогенетический спектр отличается значительно более высокой контрастностью соотношения особей имматурного, виргинильного и генеративного (начального и зрелого) состояний, которое составляет примерно 20:3:1. Доминирование особей имматурного состояния является причиной низких значений индексов возрастности ($\Delta=0.07$) и эффективности ($\omega=0.23$) и очень высоких – индекса восстановления ($I\beta=0.96$). Рассматриваемая ценопопуляция относится к молодым нормальным неполночленным.

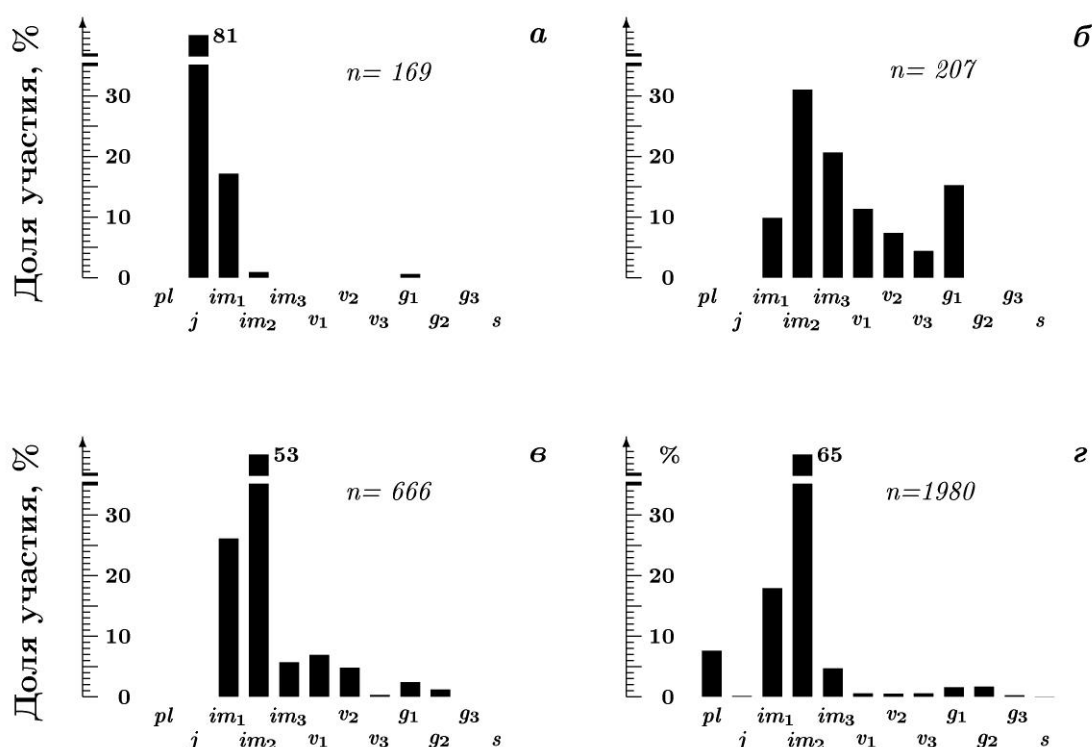


Рисунок 4. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Picea obovata* в северотаежных сосново-еловых лесах с разной давностью пожара

Примечание. Условные обозначения: а – давность пожара 8 лет; б – давность пожара 85 лет; в – давность пожара 200 лет; г – давность пожара 380 лет; n – число особей. По горизонтали: онтогенетические состояния и стадии. По оси ординат: доля участия по числу особей, %.

В субклимаксовом сосново-еловом сообществе с давностью пожара 380 лет в онтогенетическом спектре ценопопуляции ели (рис. 4, г), также как на среднем этапе сукцессии, доминируют растения имматурного состояния (~80%). Однако соотношение имматурных, виргинильных и генеративных особей существенно изменяется (50:1:2.5). Главные отличия состоят в существенном превышении доли генеративных особей над долей виргинильных и доли g₂-особей над долей g₁-особей. Эта особенность, а также полночленность спектра, в котором представлены особи всех

онтогенетических состояний и стадий, позволяет отнести данную ценопопуляцию к зрелой нормальной полночленной. Величина индекса восстановления близка к 1 ($I_{\nu}=0.96$). Индексы возрастности и эффективности в данном случае не являются информативными, т.к. их значения ($\Delta=0.06$; $\omega=0.20$) не отражают особенностей онтогенетической структуры ели сибирской на позднем этапе сукцессии по сравнению со средним.

Глава 6. Поливариантность онтогенеза ели сибирской в условиях северной тайги

Для анализа структурной и динамической поливариантности были выбраны три 20-летних поколения ели сибирской: 50–70-летнее в сообществе с давностью пожара 85 лет, 10–30 и 80–100-летние – в сообществе с давностью пожара 200 лет, а также группа поколений в возрасте 200–280 лет в сообществе с давностью пожара 380 лет.

Было установлено, что динамическая поливариантность (онтогенетическое разнообразие особей) характерна для слабо угнетенных (50–70-летнее) и умеренно угнетенных (80–100-летнее) поколений ели сибирской (рис. 5, а, б).

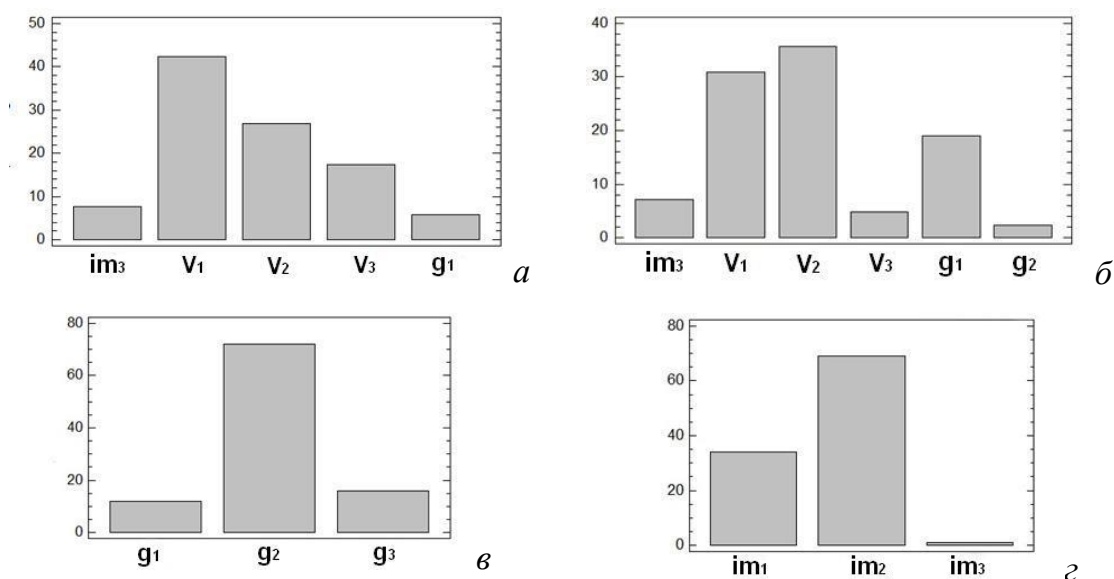


Рисунок 5. Онтогенетическая структура поколений ели сибирской разного ценогенетического статуса на разных этапах сукцессии.

Примечание. Условные обозначения: а – поколение в возрасте 50–70 лет (давность пожара 85 лет); б – поколение в возрасте 80–100 лет (давность пожара 200 лет); в – группа поколений в возрасте 200–280 лет (давность пожара 380 лет); г – поколение в возрасте 10–30 лет (давность пожара 200 лет). По горизонтали: стадии и состояния онтогенеза. По оси ординат: доля участия по числу особей, %

В первом случае этому способствует относительно слабое конкурентное воздействие со стороны березы пушистой, ценопопуляция которой сформировалась

непосредственно после пожара. В 200-летнем сообществе 80–100-летнее поколение ели, сформировавшееся в окнах, возникших в результате вывала допожарных деревьев сосны, испытывает умеренное угнетение со стороны первого послепожарного 180–200-летнего поколения. Онтогенетическая однородность характерна для группы неугнетенных поколений в возрасте 200–280 лет (доминируют зрелые генеративные особи) и наиболее угнетенного 10–30-летнего поколения, в составе которого преобладают im_2 -особи (рис.5, в, г). Группа 200–280-летних поколений, также как 80–100-летнее поколение, первоначально формировалась в условиях конкурентного воздействия первых послепожарных генераций сосны и ели, которые в настоящее время в значительной мере распались. Поэтому на момент исследований группа 200–280-летних поколений являлась одной из господствующих, но при этом особи в ее составе прошли в прошлом этап существенного конкурентного отбора. Поколение 10–30-летних особей в сообществе с давностью пожара 200 лет испытывает максимальное конкурентное подавление со стороны всех предшествующих поколений сосны и ели. В этих условиях лишь ничтожно малая часть из них смогла достигнуть im_3 -стадии.

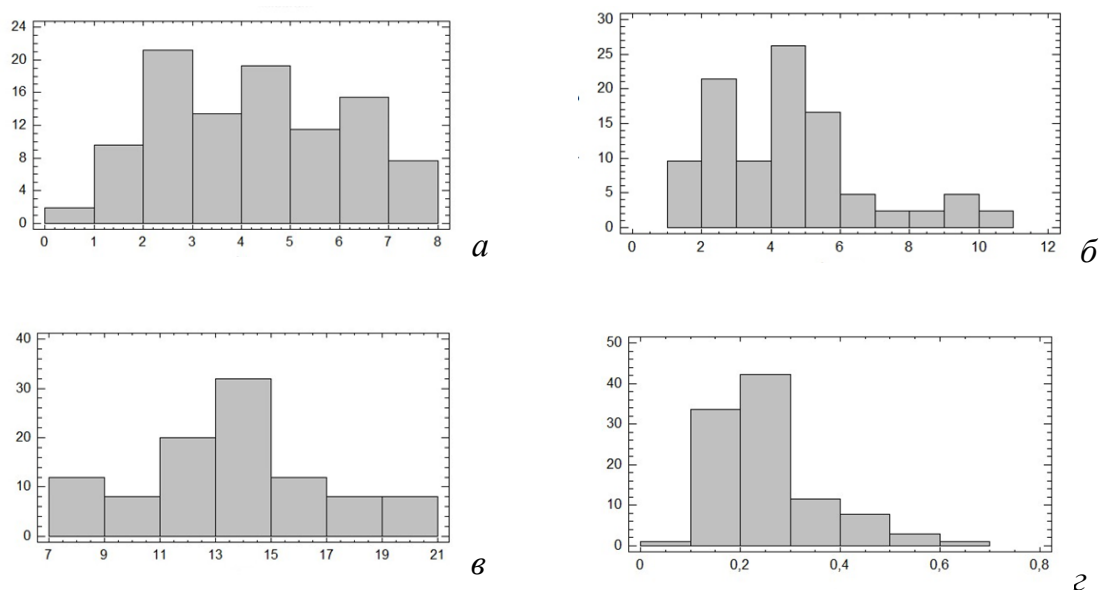


Рисунок 6. Распределение особей ели сибирской по высоте ствола в составе поколений разного ценотического статуса на разных этапах сукцессии.

Примечание. Обозначения те же, что на рис. 5. По оси абсцисс: высота ствола, м. По оси ординат: доля участия, %.

Структурная поливариантность исследованных поколений ели сибирской оценивалась по особенностям размерных и виталитетных распределений особей.

Размерной неоднородностью, имеющей характер хаотичности, отличается только слабо угнетенное поколение в возрасте 50–70 лет. В его составе особи с разными

морфометрическими параметрами, за исключением самых больших и самых маленьких, имеют примерно одинаковую долю участия (рис. 6, а). Остальным поколениям свойственна относительная размерная упорядоченность. Причем для группы неугнетенных поколений (рис. 6, в) в возрасте 200–280 лет распределения размерных и ростовых параметров близки к нормальному типу, то есть преобладают особи, имеющие средние (в пределах всего диапазона) значения. Эта особенность отражает результат многолетнего конкурентного отбора. В составе умеренно и сильно угнетенных поколений ели (рис. 6, б, г) основная часть особей имеет низкие значения морфометрических параметров, поскольку на среднем этапе сукцессии оконная динамика выражена слабо, на основной части сообщества действует жесткое конкурентное давление со стороны предшествующих поколений.

При анализе виталитетной структуры было установлено, что наибольшее разнообразие (представлены особей всех категорий виталитета) характерно для группы неугнетенных поколений в возрасте 200–280 лет и сильно угнетенного 10–30-летнего поколения. В составе неугнетенных поколений преобладают (~50%) умеренно ослабленные деревья (рис. 7, в). Доля здоровых деревьев невелика (~10%), значимое участие сильно ослабленных и усыхающих особей свидетельствует о наличии существенной внутренней конкуренции.

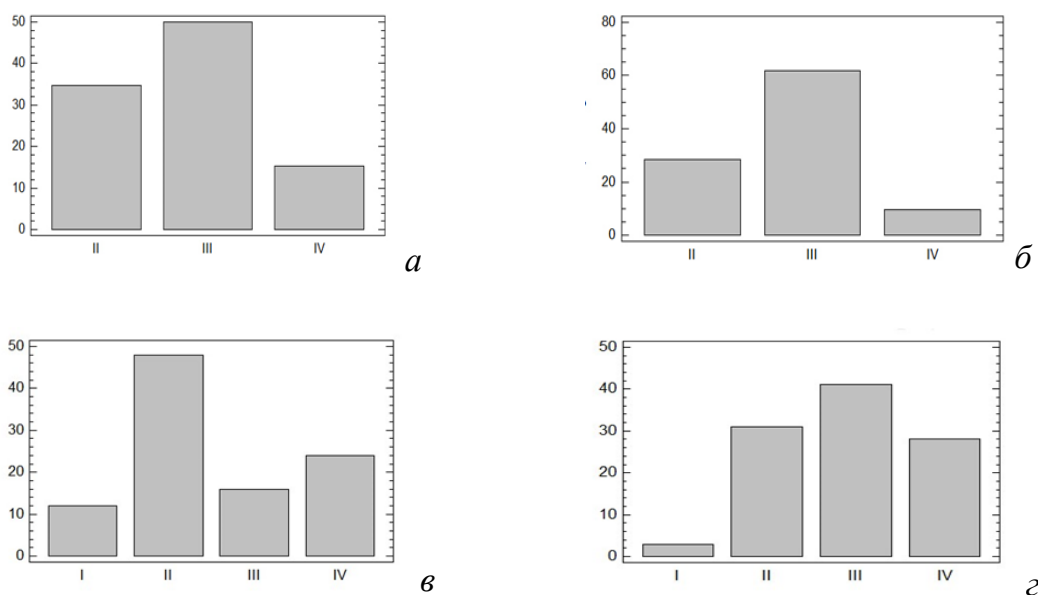


Рисунок 7. Виталитетная структура поколений ели сибирской разного ценотического статуса на разных этапах сукцессии.

Примечание. Условные обозначения те же, что на рис. 5. По горизонтали: категории жизненного состояния: I – здоровые, II – умеренно ослабленные, III – сильно ослабленные, IV – усыхающие. По оси ординат: доля участия по числу особей, %.

Виталитетное разнообразие особей в составе молодого 10–30-летнего поколения ели сибирской в 200-летнем сообществе (рис. 7, г) обусловлено периодическим

образованием окон в результате вывала допожарных деревьев сосны, но высокий уровень конкуренции на основной части территории сообщества определяет преобладание сильно ослабленных особей (40%) и высокую долю усыхающих (30%).

Слабо угнетенное первое послепожарное 50–70-летнее поколение ели относительно однородно по виталитетной структуре (рис. 7, а). Его основу составляют умеренно (35%) и сильно ослабленные (50%) особи. Умеренно угнетенное поколение 80–100-летних особей в 200-летнем сообществе, испытывающее более значительное конкурентное воздействие первых послепожарных поколений сосны и ели, отличается преобладанием (60%) сильно ослабленных особей (рис. 7, б).

ВЫВОДЫ

1. Особенности онтогенеза ели сибирской в районе исследований являются: значительная общая продолжительность (до 370 лет и более); возможность длительного пребывания особей в прегенеративном состоянии (в имматурном до 90 лет, в виргинильном – до 170 лет); скачкообразное изменение жизненного состояния и выживаемости особей на границах im_2 - и im_3 -стадий, v_1 - и v_2 -стадий, что позволяет рассматривать их как важные онтогенетические рубежи 2-го порядка.
2. В малонарушенных сосново-еловых лесах северной тайги особи ели сибирской могут находиться в состоянии проростка 1–2 года, в ювенильном состоянии от 2 до 18–20 лет, в имматурном – от 7 до 65–70 лет, в виргинильном – от 6 до 125–130 лет, в начальном генеративном – от 50–55 до 215–220 лет, в зрелом генеративном – от 140–145 до 260–265 лет, в позднем генеративном – от 50 до 120–125 лет. Возрастные границы, морфометрические параметры, скорость роста и жизненное состояние особей ели сибирской одних и тех же стадий развития значимо зависят от сукцессионного статуса сообществ.
3. Различия параметров особей ели сибирской разных онтогенетических состояний на разных этапах послепожарной сукцессии определяются календарным возрастом особей, их ценопопуляционным статусом (неугнетенные и слабо угнетенные, умеренно угнетенные, сильно угнетенные), особенностями ценопопуляционной среды (активность процессов оконной динамики). Период до 100 лет после пожара отличается наиболее высокими размерами, приростом и уровнем виталитета особей прегенеративного состояния; средний этап сукцессии – максимальным возрастом, минимальными размерами и приростом прегенеративных особей, максимальными размерными параметрами и приростом генеративных особей; поздний этап сукцессии – максимальным приростом и минимальным возрастом имматурных особей, максимальным возрастом генеративных особей.
4. Соотношение особей разных онтогенетических состояний в ценопопуляциях ели

сибирской существенно изменяется в процессе сукцессии. В период от 8 до 380 лет после пожара доля имматурных особей возрастает от 20 до 85–90%; участие виргинильных и генеративных достигает максимума (соответственно 35–40% и 15–20%) к концу первого 100-летия после пожара, а на поздних этапах сукцессии снижается до 1–3.5%. В процессе послепожарного восстановления раннесукцессионные инвазионные ценопопуляции сменяются молодыми нормальными неполночленными (средние этапы сукцессии), а затем зрелыми нормальными полночленными (поздние этапы сукцессии).

5. Высокая степень онтогенетической поливариантности при относительной виталитетной однородности (с преобладанием сильно ослабленных особей) характерна для слабо и умеренно угнетенных поколений ели сибирской в возрасте от 50 до 100 лет; онтогенетическая однородность при высоком виталитетном разнообразии – для неугнетенных (господствующих и согосподствующих) поколений в возрасте более 200 лет и сильно угнетенных молодых поколений в возрасте до 30 лет.

6. Размерной хаотичностью отличаются первые послепожарные, слабо угнетенные поколения в возрасте до 100 лет; остальным поколениям свойственна размерная упорядоченность: неугнетенным – с преобладанием средних (в пределах всего диапазона) значений, умеренно и сильно угнетенным – с преобладанием низких значений.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК:

Ставрова, Н.И. Онтогенез ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в малонарушенных северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесах [Текст] / Н.И. Ставрова, В.В. Горшков, А.Е. Мишко // Ботанический журнал. – 2017. – Т. 102, №2. – С. 163–185.

Мишко, А.Е. Онтогенетическая структура ценопопуляций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на разных стадиях послепожарных сукцессий в северотаежных сосново-еловых лесах [Текст] / А.Е. Мишко, Н.И. Ставрова, В.В. Горшков // Ботанический журнал. – 2018. – Т. 103, №9. – С. 1124–1152.

Мишко, А.Е. Поливариантность индивидуального развития особей *Picea obovata* (Pinaceae) в средневозрастных сосново-еловых лесах Кольского полуострова [Текст] / А.Е. Мишко, Н.И. Ставрова, В.В. Горшков // Растительные ресурсы. – 2019. – Т. 55, №1. – С. 56–71.

Статьи в прочих изданиях:

Мишко, А.Е. Внутрипопуляционная дифференциация ели сибирской на ранних стадиях послепожарного восстановления северотаежных еловых лесов. [Текст] / А.Е. Мишко // Тезисы докладов 18 Международной конфер. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2011». Секция «Биология», 11–15 апреля 2011 г. – М., 2011. – С. 323.

Мишко, А.Е. Поливариантность онтогенеза ели сибирской на ранних стадиях послепожарного восстановления северотаежных еловых лесов [Текст] / А.Е. Мишко, Н.И. Ставрова // Материалы Всероссийской науч. конфер. с международным участием «Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы», 20–24 сентября 2011 г. – СПб., 2011. – Т. 2. – С. 518–520.

Мишко, А.Е. Особенности роста и развития имматурных особей ели сибирской (*Picea obovata*) на разных стадиях восстановления северотаежных еловых лесов. [Текст] / А.Е. Мишко // Тезисы докладов II (X) Международной Бот. конфер. молодых ученых в СПб, 11–16 ноября 2012 г. – СПб., 2012. – С. 133.

Мишко, А.Е. Особенности формирования онтогенетической структуры ценопопуляции ели сибирской на Кольском полуострове [Текст] / А.Е. Мишко, В.В. Горшков, Н.И. Ставрова // Материалы Международной науч. конфер., 8–11 ноября 2017 г.: [посвящ. 100-летию каф. бот. Твер. гос. ун-т] – Тверь, 2017. – С. 250–254.

Ставрова, Н.И. Онтогенетическая структура ценопопуляции *Picea obovata* Ledeb. на разных стадиях послепожарных сукцессий в северотаежных елово-сосновых лесах [Текст] / Н.И. Ставрова, В.В. Горшков, А.Е. Мишко // Тезисы докладов Всероссийской конфер. с международ. участием «Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги», 11–15 сентября 2017 г. – Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2017. – С. 275–277.

Мишко, А.Е. Онтогенетические стадии *Picea obovata* Ledeb. на начальном этапе сукцессии лесного сообщества [Текст] / А.Е. Мишко // Экологический вестник Северного Кавказа. – 2018. – Т. 14, №1. – С. 59–61.