

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Ботанический институт им. В.Л. Комарова

Российской академии наук

*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)»

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук

Горшков Вадим Викторович

Санкт-Петербург

2019

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. Литературный обзор.....	7
1.1. Онтогенез растений.....	7
1.2. Онторморфогенез растений.....	14
1.3. Поливариантность онтогенеза.....	15
1.4. Онтогенетическая структура ценопопуляций растений.....	19
Глава 2. Район, объекты и методы исследования.....	23
2.1. Район исследований.....	23
2.1.1. Климат.....	23
2.1.2. Геология, рельеф, почвообразующие породы.....	25
2.1.3. Почвы и растительность.....	25
2.2. Объекты исследования.....	32
2.3. Методы исследования.....	39
Глава 3. Онторморфогенез ели сибирской в малонарушенных северотаежных лесах.....	44
Глава 4. Особенности роста и развития ели сибирской на разных стадиях восстановительных сукцессий.....	68
Глава 5. Онтогенетическая структура ценопопуляций ели сибирской на разных стадиях восстановительных сукцессий.....	87
Глава 6. Поливариантность онтогенеза ели сибирской в условиях северной тайги.....	96
Выводы.....	122
Список литературы.....	124

## Введение

**Актуальность темы.** Ель сибирская 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 ценотических 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 подверглись и подвергаются лесным пожарам, но на ограниченных участках еще сохранились ненарушенные и малонарушенные сообщества, представляется возможным изучить полный цикл развития особей ели сибирской, а также восстановительную динамику ценопопуляций данного вида (Wallenius, 2004, с. 26).

Онтогенез ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) по сравнению с другими хвойными лесообразующими видами Евразии (Нухимовская, 1971; Махатков, 1991; Романовский, 2001; Ухваткина и др., 2010; Комарова, 2011; Николаева и др., 2011; Евстигнеев, 2014; Evstigneev, Korotkov, 2016; Приходько, Чупчук, 2017) 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 ценотических 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

В связи с поставленной целью 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 лесообразующих 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 состоянии (в имматурном 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 – 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 г.), Международной научной конференции «Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения» (Тверь, 8–11 ноября 2017 г.), Всероссийской научной конференции с международным участием «Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги» (Петрозаводск, 11–15 сентября 2017 г.).

**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 аспиранту БИН РАН Е.А. Тумаковой (Волковой), выпускнице Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета им. С.М. Кирова А.А. Субботиной и выпускнику Санкт-Петербургского Государственного электротехнического университета (ЛЭТИ) И.А. Плетневу за участие в сборе полевого материала, использованного для анализа онтогенетической и виталитетной структуры ценопопуляции ели сибирской.

## Глава 1. Литературный обзор

### 1.1. Онтогенез растений

Впервые термин «онтогенез», под которым понимается индивидуальное развитие живого организма, был сформулирован Э. Геккелем в труде «*Generelle Morphologie der Organismen*» (Haeckel, 1866). Более развернутое определение для онтогенеза растений характеризует его как процесс индивидуального развития с момента образования зачаточной клетки (споры, зиготы) до гибели особи или ее вегетативного потомства. В зависимости от способности отдельной особи реализовать полный жизненный цикл или только его часть, онтогенез подразделяют на полный или частный (Жукова, 1983). Этапы полного онтогенеза представляют собой последовательно сменяющие друг друга состояния организма, характеризующиеся определенным комплексом анатомо-морфологических и физиолого-биохимических признаков.

Первыми исследователями, работавшими над вопросами изучения дискретности онтогенеза, были отечественные геоботаники. В 1941 году была опубликована статья А.П. Пошкурлат, посвященная описанию стадий развития дерновинного злака *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski (Пошкурлат, 1941). Теоретическое обоснование периодизации онтогенеза было детально изложено Т.А. Работновым на примере видов луговых растений. В своей монографии (Работнов, 1950б) автор выделил четыре периода: 1) латентный – период покоящегося семени или споры; 2) виргинильный (прегенеративный) – период от начала прорастания семени или споры до начала генеративного размножения; 3) генеративный – период семеношения или период образования спор; 4) сенильный (постгенеративный) – период старения, отсутствие способности размножаться генеративным путем (Работнов, 1950аб). Для виргинильного периода характерно наличие нескольких сменяющих друг друга онтогенетических состояний: всходы, ювенильное, имматурное и взрослое виргинильное. Всходы прорастают из семян, сохраняя при этом зародышевые структуры (первичный корень и побег, семядоли). К ювенильным относятся молодые неветвящиеся растения, которые значительно отличаются по размерам и форме от взрослых. Имматурное или прематурное состояние является переходным между ювенильным и виргинильным. Виргинильные особи представляют собой взрослые растения, не приступившие к формированию генеративных структур. Генеративный период включает три состояния, отличающиеся по степени увеличения вегетативной и генеративной мощности, где максимум, как правило, приходится на средне-генеративные особи.

В дальнейшем А.А. Уранов (Уранов, 1975) разработал более подробную схему и увеличил число возрастных состояний до одиннадцати (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Полный онтогенез по Уранову (Уранов, 1975)

Период		Возрастное состояние	Индекс
I.	Латентный	1.Покоящийся зародыш, семя	sm
II.	Прегенеративный (виргинильный)	2.Проростки и всходы	pl
		3.Ювенильные	j
		4. Имматурные	im
		5.Виргинильные (молодые вегетативные)	v
III.	Генеративный	6.Ранне-генеративные (молодые)	g <sub>1</sub>
		7.Средне-генеративные(зрелые)	g <sub>2</sub>
		8.Поздне-генеративные (старые)	g <sub>3</sub>
IV.	Постгенеративный (сенильный)	9.Субсенильные (старые вегетативные)	ss
		10.Сенильные	s
		11.Отмирающие (почти-труп)	sc

Первое возрастное состояние прегенеративного периода А.А. Уранов определяет как состояние «проростки и всходы», указывая, что «эту группу иногда целесообразно подразделять на две...» (Уранов, 1975, с. 9). Это обосновано тем, что у проростка, в отличие от всхода, верхушечная почка находится в зачаточном состоянии; это растения на стадии до начала формирования первых листьев главного побега и полного перехода на самостоятельное питание. Несмотря на морфологические и функциональные различия проростков и всходов, большинство современных исследователей не разграничивает эти состояния при описании онтогенеза видов (Gatsuk et al., 1980; Диагнозы и ключи..., 1989; Smirnova et al., 1999; Бобкова, 2001; Романовский, 2001; Уланова и др., 2005; Евстигнеев, 2014). Однако некоторые авторы находят такое разделение возможным и целесообразным (Нухимовская, 1971; Комарова, 1986; Комарова, Трофимова, 2010). Для особей этого возрастного состояния характерны достаточно высокие темпы развития и резкие колебания численности, не позволяющие обоснованно сопоставить долю их участия в составе ценопопуляции в сравнении с особями других возрастных состояний. В связи с этим состояние «проростки и всходы» обычно исключается при построении онтогенетических спектров ценопопуляций.

В постгенеративном периоде А.А. Урановым помимо сенильного состояния дополнительно было выделено субсенильное и состояние отмирания («почти труп»). Субсенильное или старое вегетативное состояние присуще растениям, которые прекратили семеношение за счет резко преобладания процессов отмирания вегетативной массы над

новообразованием. Завершающим этапом полного жизненного цикла растений является отмирающее возрастное состояние, в котором надземную живую часть особи составляют только спящие почки, а подземная часть сформирована небольшим числом живых корней и подземных побегов. Из-за трудности обнаружения данная стадия описана в единичных случаях (Онтогенетический атлас, 1997).

Позже помимо указанных возрастных состояний Е.Л. Нухимовский предложил дополнительно выделять эмбриональное состояние (Нухимовский, 1997). Такого же подхода придерживаются и некоторые другие исследователи (Николаева и др., 2011).

В 1991 году Э.В. Шестаковой на примере тмина было описано скрытогенеративное онтогенетическое состояние (Шестакова, 1991). Его отличает скрытое развитие генеративных органов внутри почки. Данное состояние выделяют только для отдельных видов, чаще среди злаков (Злобин, 2009).

Специфика описания онтогенеза древесных растений была охарактеризована в специальных исследованиях методической направленности (Диагнозы и ключи..., 1987; Сохранение и восстановление..., 2002), в которых приводятся основные критерии возрастных состояний у деревьев.

*Проросток (всход) (p)* – неветвящееся растение, сформировавшееся из семени и имеющее первичный корень и побег с семядолями, которые могут располагаться как над землей, так и под землей. Находятся в приземной части травяно-кустарничкового яруса.

*Ювенильные особи (j)* – неветвящиеся растения, не имеющие уже живых семядолей с листьями или хвоей ювенильного типа, которые отличаются от взрослых размерами и формой. Корневая система состоит из главного и боковых корней, могут начать формироваться придаточные корни. Находятся в пределах травяно-кустарничкового яруса.

*Имматурные (полузрелые) растения (im)* занимают промежуточное положение между ювенильными и взрослыми. Имеют небольшие размеры, побеговая система состоит из небольшого числа осей II–IV-го порядков. Приросты стволика по высоте и диаметру лишь незначительно превышают приросты боковых ветвей. Листья или хвоя у большинства видов имеют взрослую структуру. Корневая система состоит из главного корня (иногда только его базальной части), боковых и придаточных корней. Располагаются в основном выше травяно-кустарничкового яруса и выходят в кустарниковый ярус.

Среди них предложено (Диагнозы и ключи..., 1987) выделять две подгруппы. Имматурные I-ой подгруппы ( $im_1$ ) имеют II–III-ий порядки ветвления и листья полузрелого типа; имматурные II-ой подгруппы ( $im_2$ ) отличаются наличием III–IV-го порядков ветвления и усилением роли боковых и придаточных корней в корневой системе.

*Виргинильные (взрослые вегетативные особи) (v)* имеют почти полностью сформированные черты взрослого дерева с очистившейся от боковых ветвей базальной частью ствола и листьями взрослого типа. Прирост ствола в высоту максимальный завесь онтогенез и превышает линейный прирост боковых ветвей (узкая крона с заостренной вершиной). Побеговая система состоит из ветвей IV–VII-го порядков. Корневая система включает главный корень (или его основание) и систему боковых горизонтально и вертикально растущих корней, в том числе придаточных. На начальных этапах находятся в ярусе кустарников, в конце входят в древесный ярус

В пределах этого возрастного состояния предложено выделять две подгруппы. Виргинильные I-ой подгруппы ( $v_1$ ) имеют III–VI-ой порядки ветвления и по сравнению с имматурными значительно более высокие темпы прироста в высоту. Виргинильные II-ой подгруппы ( $v_2$ ) – молодые деревца с хорошей разветвленностью кроны (IV–VII-ой порядки ветвления) и максимальным приростом в высоту, полностью готовые к семеношению.

*Молодые генеративные деревья ( $g_1$ )* – вступившие в пору плодоношения деревья с остроконечной кроной и большими приростами в высоту. Семеношение сосредоточено в верхней части кроны, необильное и нерегулярное. Порядок ветвления VII–IX-ый. В нижней части ствола начинает формироваться корка.

*Средневозрастные генеративные особи ( $g_2$ )* имеют хорошо сформированную овальную или тупоконусовидную крону; размеры кроны и порядок ветвления максимальны. Корка покрывает значительную часть ствола и становится более грубой, трещиноватой. Семеношение обильное, сосредоточено в верхней и вредней части кроны. Прирост в высоту более низкий, чем на виргинильной стадии. Пробуждаются спящие почки на стволе и крупных ветвях. Корневая система полностью сформирована, отмирает часть якорных корней.

*Старые генеративные деревья ( $g_3$ )* отличаются округлой формой верхней части кроны в связи с практическим прекращением роста в высоту. Размеры кроны и корневой системы могут уменьшаться в связи с отмиранием части ветвей (и в ряде случаев верхушки кроны) и якорных корней. Спящие почки у хвойных пробуждаются по всей длине скелетных ветвей, у лиственных на стволе и в основании ветвей. Прирост ствола в толщину низкий, ствол покрыт трещиноватой коркой почти на всю высоту (у отдельных видов только до 1/3 ствола). Из спящих почек в базальной части ствола и ветвей формируется вторичная крона. Семеношение в большинстве случаев необильное и нерегулярное.

*Сенильные растения (s)* формируются из генеративных деревьев, не способны к образованию семян. Имеют небольшую в основном вторичную крону, сформированную из спящих почек, часто сухую или сломленную верхушку. Листья ювенильного или полувзрослого

типа. Живая древесина расположена в основном по периферии ствола. Наблюдается отмирание крупных скелетных корней.

В некоторых работах (Диагнозы и ключи..., 1987) предлагается считать *сенильными* также те иматурные и виргинильные особи, у которых в неблагоприятных условиях произрастания усыхают первичный ствол и крона (и в значительной части корневая система) и формируются недолговечные вторичные побеги с листьями ювенильного или полувзрослого типа из спящих почек в базальной части ствола.

Т.А. Работнов (Работнов, 1978) и И.И. Истомина (Истомина, 1982) сублетальные растения, отличающиеся крайне низкой скоростью роста и развития, но еще жизнеспособные рассматривают как квазисенильные. При возникновении более благоприятных условий эти растения способны продолжать развитие и в конечном итоге завершить полный жизненный цикл. Такие особи есть у всех лиственных деревьев (Смирнова и др., 1984). Было показано, что в условиях светового дефицита лиственные древесные виды утрачивают большую долю надземной части, и их дальнейшее существование определяется появлением недолгоживущих боковых побегов, развивающихся из спящих почек в основании главного побега, при этом они обладают хорошо сформированной корневой системой. В случае улучшения светового режима такие особи сохраняют потенциал для перехода на последующую стадию онтогенеза (Истомина, 1982, 1992; Evstigneev, Korotkov, 2016). Для видов хвойных древесных растений одни исследователи выделяют данное состояние (Комарова и др., 2010; Ухваткина и др., 2010), другие, напротив, отмечают, что такие растения как ель и сосна не способны формировать спящие почки в основании осевого побега, что объясняет отсутствие квазисенильности в их онтогенезе (Евстигнеев, 2014). Квазисенильность можно рассматривать и как сильное угнетение растения за счет сложившихся неблагоприятных условий, что определяет его крайне низкий уровень жизнеспособности. При таком подходе нет необходимости выделять отдельное онтогенетическое состояние (Махатков, 1991; Жукова, 1995). Более подробно по данному вопросу высказывается Ю.А. Злобин, акцентируя внимание на то, что при допущении перехода растения из сенильного состояния в виргинильное или генеративное остаются не учтенными физиолого-биохимические параметры, а обоснованием данного процесса (наличие признаков сенильности у особи) являются естественные перерывы в цветении или семеношении у растений, вызванные в результате изменения жизненного состояния (Злобин, 2009). По мнению автора, «это своего рода диапауза растений, резкий спад жизненного состояния, ведущий к снижению темпов развития, а не изменению возрастности» (Злобин, 2009, с. 113). Кроме того, для разных древесных видов на неурожайные годы приходится от 10 до 70% времени (Evstigneev, Korotkov, 2016).

На сегодняшний день большинство исследователей полный жизненный цикл растений подразделяют на 4 периода – латентный (семя), прегенеративный, генеративный, постгенеративный. В пределах периодов выделяют онтогенетические состояния (Уранов, 1975; Диагнозы и ключи..., 1989) или стадии (Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016): в прегенеративном – проросток, всход, ювенильное, имматурное, виргинильное; в генеративном – молодое генеративное, зрелое (или средневозрастное) генеративное, старое генеративное; в сенильном – субсенильное, сенильное, отмирающее. В некоторых случаях выделяется квазисенильное состояние. Онтогенетические состояния в свою очередь чаще всего подразделяются на подгруппы (Диагнозы и ключи..., 1989; Киричок, 2016), фазы (Комарова и др., 2010; Николаева и др., 2011), стадии (Ставрова и др., 2017a).

При этом следует отметить, что число онтогенетических стадий для разных видов растений не является постоянным. При описании некоторых онтогенетических состояний, для которых отмечен большой разброс показателей по ряду количественных признаков, авторы детализируют онтогенез. К примеру, в пределах имматурного и виргинильного состояний выделяют по 2–3 подгруппы или стадии (Чистякова, 1979; Диагнозы и ключи..., 1989; Махатков, 1991; Онтогенетический атлас, 1997; Романовский, 2001; Ухваткина и др., 2010; Комарова, 2011; Евстигнеев, 2014; Evstigneev, Korotkov, 2016).

Начиная с середины XX столетия, описан онтогенез более 1000 видов растений, преимущественно травянистых (Онтогенетический атлас, 2007; Жукова, 2008). Онтогенетические исследования древесных растений чаще проводились на лиственных видах, среди которых ясень *Fraxinus* L., липа *Tilia* L., клен *Acer* L., дуб *Quercus* L., бук *Fagus* L., береза *Betula* L., граб *Carpinus* Desne, ива *Salix* L., осина *Populus tremula* L., вяз *Ulmus* L., ольха *Alnus* Mill., черемуха *Prunus* L. и рябина *Sorbus* L. (Заугольнова, 1968; Чистякова, 1979; Буланая, 1985; Полтинкина, 1985; Диагнозы и ключи..., 1989; Онтогенетический атлас, 2000, 2002; Бобкова, 2001; Тищенко, 2004; Недосеко, 2012). Из хвойных растений, достаточно подробно в этом аспекте были изучены пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb. (Нухимовская, 1971; Махатков, 1991), пихта белокорая *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim. (Комарова и др., 2010), сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. (Кравченко, 1971; Онтогенетический атлас, 2013; Евстигнеев, 2014), сосна сибирская *P. sibirica* Du Tour (Николаева и др., 2008), туя западная *Thuja occidentalis* L. (Онтогенетический атлас, 2002), можжевельник высокий *Juniperus excelsa* M. Bieb (Киричок, 2016), ель Шренка *Picea schrenkiana* Fisch. & C.A. Mey. (Кожевникова, 1981), ель обыкновенная *P. abies* (L.) H.Karst. (Романовский, 2001) и ель аянская *P. jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carriere (Ухваткина и др., 2010). В последнее время зарубежные исследователи также приступили к изучению особенностей онтогенеза растений на примере пальм и тропических древесных видов (Souza et al., 2000; Silveira et al., 2012; Rosseto et al., 2013).

Онтогенез *Picea* подробно описан на примере трех видов: *P. schrenkiana* (Кожевникова, 1983), *P. abies* (Романовский, 2001) и *P. jezoensis* (Ухваткина и др., 2010).

Н.Д. Кожевникова выделяла пять возрастных состояний ели Шренка нормальной, средне и сильно угнетенной жизненности: имматурные (три подгруппы), виргинильные и генеративные (молодые, средневозрастные и стареющие-старые). Анализ стадии семени, проростка и ювенильной особи в работе отсутствовал.

В жизненном цикле ели обыкновенной А.М. Романовским было описано семь возрастных состояний, разделенные по трем уровням жизненности: проростки, ювенильные, имматурные (две подгруппы), виргинильные (две подгруппы), генеративные ( $g_1$ ,  $g_2$ ,  $g_3$ ). Особи постгенеративного периода для двух изученных видов обнаружены не были.

При исследовании онтогенеза ели аянской авторы выделили четыре возрастных периода и десять онтогенетических состояний. Ими были отдельно охарактеризованы проростки и всходы, а также квазисенильные и сенильные особи. В вышеупомянутых работах основными параметрами, по которым проводилась оценка возрастного и жизненного состояния каждой особи, были общая высота и диаметр ствола, величины приростов, размерные характеристики кроны, степень разветвленности побеговой системы, характеристика коры, доля отмерших побегов в кроне.

Онтогенез ели сибирской до наших исследований оставался практически не изученным. Первая публикация, в которой в краткой форме были описаны некоторые характеристики возрастных состояний *Picea obovata*, принадлежит Смирновой с соавторами (Smirnova et al., 1999). В ней авторы указывают, этот вид имеет только одну жизненную форму – одноствольную. В очень кратком виде они рассмотрели закономерности изменения формы кроны ели сибирской в процессе онтогенеза от имматурного состояния до позднего генеративного. В кроне взрослого дерева от вершины до нижней границы ими были выделены 4 яруса и дана характеристика порядков ветвления и соотношение первичных и вторичных побегов в каждом ярусе с учетом трех возможных уровней жизненности особей.

Особенности начальных этапов онтогенеза ели сибирской в южной части ареала были изложены в работах Давыдычева и Кулагина (Давыдычев, Кулагин, 2004, 2010). Исследование касалось преимущественно онтоморфогенеза особей, находящихся на ювенильной и начальной имматурной стадиях. Проанализировано варьирование морфометрических параметров и календарного возраста ювенильных растений ели, а также начало процесса формирования ксилоризома и системы придаточных корней.

## *1.2. Онтоморфогенез растений*

Помимо понятия онтогенеза в отечественной литературе существует понятие онтоморфогенез, который характеризует последовательные изменения габитуса растения, т.е. его морфологических фаз (Серебряков, 1962). В рамках данной концепции жизненный цикл растения делится на отдельные категории жизненных форм или бионтов. Для семенных растений описаны четыре категории бионтов (биоморф; Мазуренко, 2001). Первая категория – основная (листочестельная, споро- и гаметопродуцирующая) – представляет собой спорофит, главной функцией которого является накопление питательных веществ для дальнейшего размножения. Затем следует гаметоносная или гаметиальная категория. У семенных растений функцию переноса генетической информации выполняет пыльца. К расселительной категории биоморф относятся семена и плоды. Четвертая закрепительная категория начинается с момента прорастания семени с последующим его закреплением на субстрате и развитии проростка.

У древесных растений чаще всего встречается жизненная форма одноствольного дерева (Серебряков, 1962). В то же время многие лиственные виды деревьев (липа сердцевидная, клен остролистный, клен полевой, береза пушистая, черемуха обыкновенная) имеют не только одноствольную форму. У них за счет пробуждения спящих почек в основании ствола формируются дополнительные стволы и образуется много- или немногоствольное дерево-«куст» (Диагнозы и ключи..., 1989). Если пробуждение спящих базальных почек происходит достаточно поздно и материнское дерево вступает в период семеношения, а вторичные оси еще находятся в прегенеративном состоянии, формируется жизненная форма – порослеобразующее дерево (Чистякова, 1987).

При полегании и укоренении полегших участков имматурных и виргинильных особей, а также нижних ветвей взрослых деревьев, при образовании корневых отпрысков, а также в некоторых других случаях может сформироваться многоствольное дерево с диффузным расположением стволов – куртинообразующее дерево (Чистякова, 1978, 1988; Диагнозы и ключи..., 1989). Эта форма особенно типична для ряда лиственных древесных видов в достаточно увлажненных местообитаниях, а также вблизи северных границ их ареалов. Однако следует отметить, что в северной части таежной зоны такая жизненная форма свойственна и некоторым видам хвойных древесных растений, в частности ели сибирской, ели европейской, ели черной (Ilvessalo, 1937; Morneau, Payette, 1989; Wang et al., 2003; Ставрова, 2012).

Габитус, соответствующий конкретному онтогенетическому состоянию, рассматривают как определенную онтобиоморфу (Мазуренко, 1986; Журавлева, 2011; Журавлева, Савиных, 2013). В отношении одноствольных древесных видов исследователи, как правило, придерживаются классификации Серебрякова, согласно которой выделяют четыре основных периода в их морфогенезе (Серебряков, 1962; Ухваткина и др., 2010; Комарова и др., 2010).

Первый период – состояние одноосного проростка, во втором периоде наблюдается рост боковых ветвей и главной оси, третий характеризуется максимальным ростом ветвей и главной оси (формирование дерева), в четвертый период скорость роста осевых и боковых приростов снижается, формируется куполообразная крона. Таким образом, определенный период морфогенеза древесного растения соответствует одной или нескольким онтогенетическим стадиям.

Большее внимание в изучении онтобиоморф было уделено травянистым растениям (Петрова, 2008; Журавлева, 2011). В некоторых современных работах по онтогенезу и онтоморфогенезу используется модульный подход, основанный на выделении структурно-биологических элементов – модулей – «закономерно повторяющихся во времени и в пространстве и возникающих в результате циклического морфогенеза в течение всей жизни у растений» (Кардашевская, Кириллина, 2016, с. 30). Выделяют элементарный модуль (один метамер, состоящий из нижележащего междоузлия, узла, листа и почки или ее производных), универсальный модуль (побег) и основной модуль, т.е. система побегов, по которой возможно определение различных биоморф растений (Савиных, 2007; Савиных, Мальцева, 2008).

### *1.3. Поливариантность онтогенеза*

Несмотря на существование для каждого вида растения определенного пути онтогенеза, возможны различные отклонения и вариации в ходе развития отдельных особей. Причиной тому могут быть разнообразные факторы – биологические особенности вида (в частности способность к вегетативному размножению), генетическая неоднородность особей, разнообразие условий произрастания. В одних случаях, обусловленных как внешними, так и внутренними факторами, онтогенез ускоряется или замедляется, в других – приобретает какие-либо новые качественные особенности. Это явление исследователями было определено как поливариантность онтогенеза (Ценопопуляции..., 1976; Диагнозы и ключи..., 1989).

Первоначально, поливариантность была охарактеризована как морфогенетическая неоднородность особей в пределах одного онтогенетического состояния. В дальнейшем, по мере углубления исследований в данной области, были выделены виталитетная и временная поливариантность (Ценопопуляции..., 1976). В дальнейшем Л.А. Жуковой была разработана схема поливариантности онтогенеза, в которой выделены четыре надтипа: структурный, динамический, функциональный и экологический (Жукова, Комаров, 1990; Онтогенетический атлас, 1997; Поливариантность развития..., 2006; Жукова, 2008; Жукова и др., 2011). Чаще всего в работах, посвященных вопросам изучения поливариантности онтогенеза растений, затрагивают структурный и динамический типы.

Структурный надтип включает размерную, морфологическую и виталитетную поливариантность, а также дифференциацию особей по способу размножения; динамический

надтип – временную (по темпам индивидуального развития) и ритмологическую (фиторитмы). Функциональное разнообразие онтогенетических групп основано на физиологической и биохимической поливариантности. В частности, для некоторых травянистых растений были выявлены изменения активности ферментов, соотношения путей дыхания на разных онтогенетических стадиях в зависимости от степени воздействия экологических факторов (Воскресенская, 2009). Экологическая поливариантность представляет собой «смену экологических позиций вида в разных частях ареала» (Жукова и др., 2011, с. 101). В настоящее время предложенная схема поливариантности онтогенеза для сосудистых растений расширена до 7 надтипов и 11 типов (Нотов, Жукова, 2013). В отдельные три надтипа были выделены поливариантности размножения, циклов воспроизведения и путей онтогенеза.

В отношении структурной поливариантности следует прежде всего отметить, что все разнообразие путей онтогенеза у семенных растений можно объединить в два типа (Диагнозы и ключи..., 1989; Сохранение и восстановление..., 2002): 1 – всю последовательность этапов развития проходит одна и та же особь с гибелью которой онтогенез завершается (простой онтогенез); 2 – последовательность этапов развития осуществляется в серии особей, при этом особь-родоначальница не погибает, а единожды или многократно делится, образуя клон; смерть наступает после гибели всего вегетативного потомства (сложный онтогенез). У одноствольных деревьев однонаправленное развитие осуществляет одна особь. Если оно продолжается вплоть до сенильного состояния, то это – завершённый онтогенез; в случае отмирания дерева в старом генеративном состоянии без перехода в сенильное онтогенез можно считать не вполне завершённым; если растение погибает до вступления в генеративное состояние, онтогенез считается коротко незавершённым.

Сложный онтогенез реализуется при формировании многоствольных жизненных форм. У жизненной формы дерево-«куст» достижение сенильного состояния происходит в процессе смены нескольких (до 6) поколений скелетных осей. Такое однонаправленное развитие со сменой поколений, иногда называют (используя термин Г.Г. Левина, 1963, 1964), сложным циклом с онтогенетическими чертами (Диагнозы и ключи..., 1989). При формировании куртинообразующего дерева корневища и корни, связывающие отдельные простые индивиды (семенного и вегетативного происхождения), со временем отмирают и разрушаются, и на месте разновозрастной колонии образуется клон из разновозрастных партикул. В этом случае дальнейшее развитие осуществляют уже отдельные самостоятельные партикулы, а не клон в целом. Это особый вариант сложного цикла со сменой поколений, в котором нет однонаправленного старения, так как до распада сложный индивид в целом, как правило, находится на более поздней стадии развития, чем отдельные партикулы. Поэтому А.А.

Чистякова предлагает называть такой путь развития сложным циклом с чертами омоложения (Чистякова, 1987; Диагнозы и ключи..., 1989).

Таким образом, в зависимости от способности к вегетативному разрастанию древесные растения могут формировать разные жизненные формы: не только одноствольное дерево, но и порослеобразующее дерево, а также многоствольное дерево (компактную клональную колонию) или куртинообразующее дерево (многоствольное дерево с диффузно расположенными стволами). Важно отметить, что в двух последних случаях в качестве единицы онтогенетического развития рассматривается одноствольное образование.

Остановливаясь более подробно на виталитетной поливариатности, следует отметить, что генетические различия и разнообразие микроместообитаний в пределах лесных сообществ отражаются на показателях роста, накоплении биомассы растений и уровне их конкурентоспособности и, следовательно, на уровне жизненности (жизненного состояния). Согласно мнению Т.А. Работнова (Работнов, 1992) при изучении фитоценологических популяций необходимо учитывать жизненное состояние особей, особенно в условиях различных внешних воздействий. Характеристику жизненного состояния, определяемую на основе морфометрических параметров, было предложено называть виталитетом (Злобин, 1989а). Под этим термином в популяционных исследованиях понимается, прежде всего, степень развития вегетативных органов и устойчивость к неблагоприятным воздействиям (Ценопопуляции растений, 1976; Злобин, 1996).

По мнению Ю.А. Злобина (Злобин, 1976, 1989а, 1996, 2009) биомасса надземной части растений является одним из главных диагностических признаков их состояния. В популяционных исследованиях обычно используется три основных класса виталитета: высший («а»), средний («б») и низший («с») (Злобин, 1976, 1989а). При изучении онтогенеза древесных растений также в большинстве случаев используется трехуровневая классификация с выделением нормального, пониженного и низкого уровней жизненности: (Ценопопуляции..., 1976; Воронцова и др., 1987; Диагнозы и ключи..., 1989), устанавливаемых по комплексу морфометрических признаков.

I уровень жизненности (хорошая или нормальная). Развитие особей проходит без длительных задержек в прегенеративном периоде. Они имеют максимальные для данных условий местообитаний ежегодные приросты и общие размеры. Система побегов формируется из почек регулярно возобновления.

II уровень жизненности (пониженная). Растениям на этом уровне свойственна некоторая задержка развития в прегенеративном периоде, более низкие приросты и размерные параметры, часто специфическая форма кроны (например, зонтиковидная, вместо конусовидной). В ряде

случаев моноподиальное нарастание главной оси сменяется симподиальным, в лесоведении это явление называют «перевершиниванием».

III уровень жизненности (низкий, сублетальный). Особи характеризуются выраженной задержкой развития, минимальными годовыми приростами и размерами, высокой долей отмерших ветвей в кроне. Акротонное ветвление может сменяться бази- и мезотонным. Большая часть таких особей погибает, не пройдя полный онтогенез. Некоторая часть способна к довольно длительному выживанию и может при улучшении условий улучшить свое состояние и пройти все этапы онтогенеза. Многие исследователи придерживаются этой классификации и характеризуют отдельно онтогенез особей, относящихся к разным уровням жизненности (Кожевникова, 1983; Махатков, 1991; Романовский, 2001; Комарова, Трофимова, 2010; Комарова, 2011).

В лесоведении для оценки ранга (степени угнетенности) деревьев в составе чистых по составу одновозрастных древостоев до настоящего времени иногда используется классификация Г. Крафта, разработанная еще в конце XIX века, согласно которой выделяется 5 классов особей: исключительно господствующие, господствующие, согосподствующие, угнетенные, отмирающие. Основными критериями выделения классов являются степень развития кроны, высота (положение по отношению к верхнему пологу) и толщина ствола. В дальнейшем были разработаны более универсальные методики, основанные на признаках, отражающих состояние надземной части (прежде всего, кроны) древесных растений с учетом возможных внешних повреждений (Санитарные правила..., 1970). По совокупности признаков выделялись группы (классы) состояния деревьев (здоровые, ослабленные, сильно ослабленные, отмирающие, свежий и старый сухостой).

Последующие методические разработки детализировали и развивали методы оценки на основе данных о различиях в размерах и форме крон, величине годовых линейных приростов, доле и локализации отмерших ветвей, состоянии хвои и листьев (продолжительность жизни, цвет, распространение хлорозов и некрозов), степени повреждения стволов вредителями, болезнями, пожарами (Алексеев, 1982, 1989, 1990; Ярмишко, 1989, 1990, 1997; Hanisch, Kilz, 1990; Санитарные правила ..., 1992, 2006; Ярмишко и др., 2003, 2005). Такой подход позволяет оценить наиболее важный интегральный показатель – степень потери объема ассимиляционного аппарата по отношению к его максимальному объему у данного вида в данной возрастной группе. Этот принцип положен в основу современных международных методик массового мониторинга лесов, использующих два ведущих признака: степень дефолиации крон и дехромации ассимиляционных органов (Forest damage ..., 1990; Salemaa et al., 1992; Forest condition ..., 1994; Manual ..., 1994; Цветков и др., 1995).

Для количественной оценки различий объема ассимиляционных органов у особей разных категорий жизненного состояния разработана шкала, в которой плотность кроны конкретной особи сопоставлена с плотностью кроны эталонной особи, принимаемой за 1 (Ярмишко и др., 2005). Эталонная особь представляет собой растение с минимальным угнетением, которое максимально реализует потенциальные возможности роста и развития вида в данных условиях местопроизрастания. Для 5 выделяемых категорий состояния установлены следующие соотношения: I – неугнетенные (здоровые) особи – относительная плотность кроны (CD) > 0.75–1.0, II – умеренно угнетенные (умеренно ослабленные) особи – CD > 0.5–0.75, III – сильно угнетенные (сильно ослабленные) особи – CD > 0.25–0.5, IV – усыхающие особи – CD > 0–0.25, V – сухие особи – CD = 0.

#### *1.4. Онтогенетическая структура ценопопуляций растений*

Онтогенетическая структура ценопопуляции была определена, как обобщенная статистическая характеристика распределения особей в зависимости от их возрастного состояния на определенном временном этапе ее развития (Уранов, 1975). Соотношение разных онтогенетических групп представляет собой «возрастной спектр ценопопуляции и может служить интегральной характеристикой возрастной структуры конкретной видовой ценопопуляции» (Заугольнова, Смирнова, 1978, с. 850). Преобладание той или иной группы отражается в смещении спектра в ту или иную сторону.

Т.А. Работнов (Работнов, 1950а) предложил классифицировать ценопопуляции растений, базируясь на характере онтогенетического распределения. Им было выделено три типа ценопопуляций: инвазионные, нормальные и регрессивные. Ценопопуляции первого типа состоят из особей прегенеративного периода, что характерно для молодых ценопопуляций на стадии возникновения. К ним же впоследствии были отнесены ложноинвазионные ценопопуляции, представленные в сообществе почвенным банком семян, клубней или корневищ. Компонентами нормальных ценопопуляций являются особи всех онтогенетических (или почти всех) стадий, они представляют полный жизненный цикл вида. Последний тип соответствует этапу угасания ценопопуляции, которая полностью утрачивает способность к самовозобновлению и состоит только из особей постгенеративного периода. В дальнейшем среди нормальных ценопопуляций были выделены молодые, зрелые и стареющие в зависимости от доминирования растений одной из трех состояний генеративного периода (Жукова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969). Кроме того, было предложено понятие о дефинитивных нормальных ценопопуляциях, способных поддерживать неопределенно длительное время «равновесное состояние, при котором число вновь возникающих и отмирающих особей балансируется ... в каждой возрастной группе в отдельности» (Уранов,

Смирнова, 1969, с. 123). Несколько позже А.А. Уранов описал полночленные нормальные ценопопуляции, в которых присутствуют особи всех онтогенетических состояний, либо неполночленные, для них свойственно отсутствие особей отдельных стадий онтогенеза (Уранов, 1975).

Полночленный онтогенетический спектр, присущий нормальной, дефинитивной ценопопуляции отличается тем, что в нем численное соотношение особей разных онтогенетических групп определяется только биологическими свойствами видов, в том числе общей возможной продолжительностью онтогенеза, способами самоподдержания (семенной, вегетативный), периодичностью и интенсивностью семеношения, способностью формировать почвенный банк семян, площадью питания. Такие спектры были названы базовыми или характерными (Ценопопуляции растений, 1988).

Для оценки характера онтогенетических спектров предложен целый ряд индексов. Одним из наиболее широко используемых является индекс возрастности ( $\Delta$ ), введенный А.А. Урановым (Уранов, 1975), который позволяет оценить возрастность ценопопуляции в определенный момент времени. При расчете индекса используется величина количественно-энергетической меры возрастности, которая согласно расчетам А.А. Уранова изменяется от 0,0067 у проростков до 0,7310 у особей поздней стадии генеративного состояния.

Л.А. Жуковой (Жукова, 1987) были предложены индекс восстановления ( $I_6$ ), равный отношению числа особей прегенеративного периода к числу генеративных особей, и индекс замещения ( $I_3$ ), отражающий долю участия прегенеративных особей к сумме генеративных и постгенеративных. В дальнейшем Н.В. Глотов (Глотов, 1998) усовершенствовал эти индексы, сделав их независимыми один от другого. Он предложил рассчитывать индекс восстановления как отношение числа особей прегенеративного периода к общему числу прегенеративных и генеративных, а индекс замещения как отношение особей постгенеративного периода к общему числу всех особей.

В работе Л.А. Животовского была предложена классификация «дельта–омега», в которой были использованы показатели возрастности ( $\Delta$ ) и средней эффективности ценопопуляции ( $\omega$ ; Животовский, 2001). Под эффективностью растений каждого онтогенетического состояния автор понимает их относительную «нагрузку» на ресурсы среды, выражаемую в долях от нагрузки, производимой средневозрастными генеративными растениями ( $g_2$ ) этой популяции. При сопоставлении значений индексов «дельта» и «омега» ценопопуляции растений делятся на молодые, в которых преобладают особи прегенеративного периода ( $\Delta=0-0.35$ ;  $\omega=0-0.6$ ), зреющие с небольшой долей генеративных растений ( $\Delta=0-0.35$ ;  $\omega=0.6-1$ ), переходные ( $\Delta=0.35-0.55$ ;  $\omega=0-0.7$ ), зрелые, где доминируют зрелые генеративные особи ( $\Delta=0.35-0.55$ ;  $\omega=0.7-1$ ), старые ( $\Delta=0.55-1$ ;  $\omega=0-0.6$ ) и стареющие ( $\Delta=0.55-1$ ;  $\omega=0.6-1$ ).

В современных работах по исследованию онтогенетической структуры ценопопуляций растений используют вышеперечисленные индексы для описания характера распределения особей по стадиям онтогенеза и сравнения онтогенетических спектров разных ценопопуляций (Гаврилова, 2009; Жукова и др., 2014). В дополнение к ним учитывают тип смещения онтогенетических спектров. Выделяют спектры левосторонние, которые отличаются преобладанием особей прегенеративного периода. Как правило, такие ценопопуляции являются молодыми, или в них ярко выражены процессы возобновления. Для центрированного спектра характерна высокая доля генеративных особей, что свойственно ценопопуляциям многолетних растений. Также он возможен в случаях ослабления возобновительного процесса и сжатия сенильного периода. Правосторонний спектр отличается многочисленностью в составе ценопопуляции сенильных особей и свойственен угасающим ценопопуляциям либо видам, длительное время находящимся в сенильном состоянии. Бимодальный спектр имеет два пика: один в области прегенеративного периода, другой в зоне сенильного. Отмечен у многих злаков и осок (Злобин, 2009).

В случае отсутствия равновесного состояния онтогенетический спектр ценопопуляции будет быстро видоизменяться. Такие ценопопуляции были определены как сукцессионные. Характер изменений может быть сезонным, флуктуационным (разногодичным) и сукцессионным. Сукцессии, как отмечал Т.А. Работнов, «происходят в сочетании с флуктуациями, а флуктуационный фон может включать многочисленные и разноориентированные отклонения от общего направления изменений» (Работнов, 1969, с. 146), что определяет динамику ценопопуляций как сложный многоступенчатый процесс. Сукцессионно-системная (демутационно-сукцессионная) ценопопуляция – это ценопопуляция, способная формировать единое, непрерывное во времени образование, входящие в состав ряда сменяющих друг друга сообществ, которые, в свою очередь, составляют демутационную (сукцессионную) серию (Работнов, 1994). На примере дефинитивных ценопопуляций возникает возможность охарактеризовать основные закономерности их развития, определяющие жизненную стратегию вида в исследуемых условиях. По современным данным онтогенетическая структура популяций растений описана у более чем 1500 видов различных жизненных форм (Жукова, 2011).

Представленные выше результаты по изучению онтогенеза растений охватывают почти 150-летний временной интервал, начиная с момента первого упоминания термина Э. Геккелем. Наибольший вклад, безусловно, внесли отечественные ботаники и геоботаники. Именно на базе их исследований были образованы школы, в которых и по сей день развивается популяционно-онтогенетическое направление. Изучение онтогенетических спектров и особенностей онтогенеза разных видов растений позволяет выявить закономерности возобновления и

отмирания особей в ценопопуляциях, темпы роста и развития на каждом определенном временном этапе, последовательность в смене поколений особей, что, в целом, позволяет оценить и спрогнозировать динамические процессы, происходящие в фитоценозах. Задачи, стоящие перед современными исследователями, обширны и требуют больших трудозатрат: онтогенез многих ценозообразующих видов остается еще не изученным; в малом числе представлены работы многолетних исследований, позволяющих рассмотреть развитие популяций растений в динамике; остается открытым вопрос оптимальной оценки онтогенетических спектров различных видов и подходов их сравнительного анализа; недостающим звеном сохраняется физиолого-биохимические исследования, которые способны более подробно охарактеризовать онтогенетические состояния в отдельности.

## Глава 2. Район, объекты и методы исследования

### 2.1 Район исследований

Исследования были проведены в западной части Кольского полуострова (рис. 2.1). Территория исследований относится к подзоне северотаежных лесов Карельско-Кольской подпровинции Североευропейской таежной провинции (Геоботаническое районирование..., 1989).

#### 2.1.1. Климат

Территория Кольского полуострова относится к Атлантико-Арктической зоне умеренного климатического пояса (Алисов, 1956). В прибрежных районах климат морской, в центральной и западной частях полуострова – переходный к континентальному, с прохладным летом, сравнительно теплой осенью, относительно мягкой зимой и затяжной весной (Яковлев, Козлова, 1971; Купецкая, 1974).

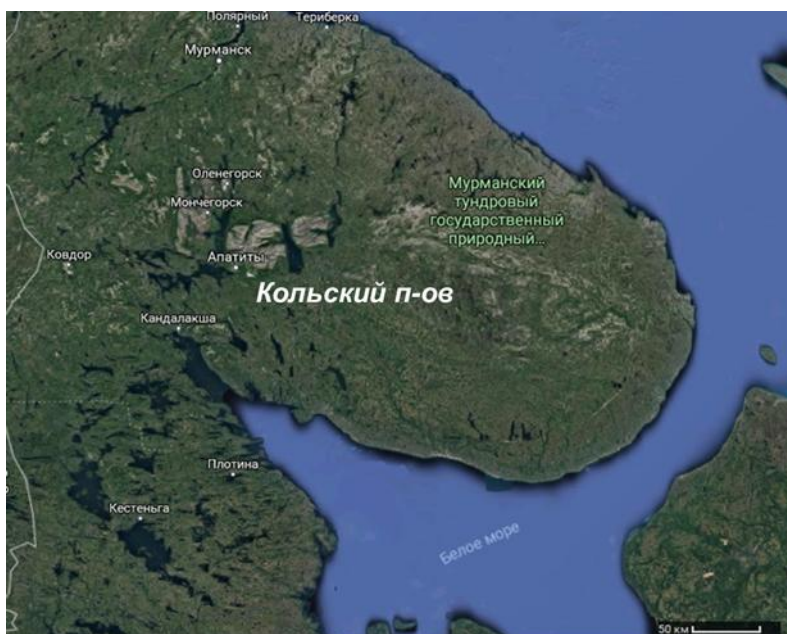


Рисунок 2.1. Карта-схема Кольского полуострова

Смягчающим климатическим фактором выступает влияние ветви теплого Атлантического течения и периодическое поступление теплых масс воздуха из северной части Атлантики. Среднегодовая температура воздуха в западной части полуострова по данным метеостанции г. Ковдора составляет  $0.6^{\circ}\text{C}$  (Погода и климат, 2019; рис. 2.2). Среднемесячная температура воздуха в январе составляет  $-10.8^{\circ}\text{C}$ , в июле –  $+14^{\circ}\text{C}$ . Весной переход среднесуточной температуры воздуха к положительным значениям наблюдается с апреля по май, переход через  $10^{\circ}\text{C}$  – в середине июня. Осенью переход через  $10^{\circ}\text{C}$  отмечается с августа по сентябрь, через  $0^{\circ}\text{C}$  – в середине октября. В течение большей части вегетационного сезона возможны

заморозки. Вегетационный период длится от 90 до 110 суток, безморозный период – в среднем 104 дня, сумма эффективных температур – 780–800°C (Научно-прикладной справочник..., 1988).

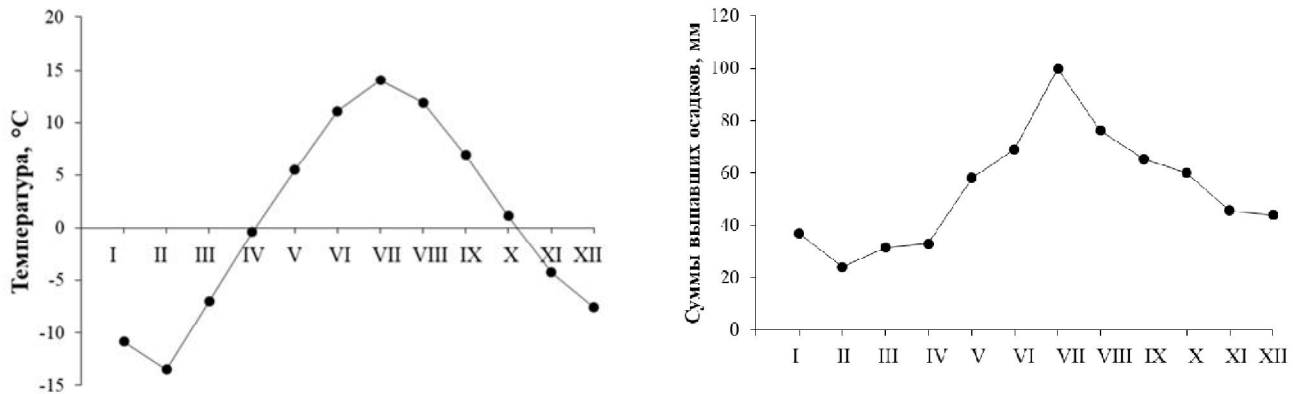


Рисунок 2.2. Среднемесячная температура воздуха и среднемесячное количество атмосферных осадков в условиях района исследований (по данным метеостанции г. Ковдор за период наблюдений с 2005 по 2012 гг. [Погода и климат, 2019])

Относительная влажность воздуха в среднем составляет 77%. Более низкие ее значения (67–69%) характерны для конца весны – первой половины лета (май–июль), наиболее высокая влажность (84–87%) наблюдается в период с октября по февраль.

Среднегодовое количество осадков находится в пределах от 540 до 750 мм (Погода и климат, 2019). Около 70% от общей суммы осадков выпадает в период с апреля по октябрь (рис. 2.2). Меньше всего осадков регистрируется в январе–апреле (по 24–38 мм в месяц), максимальное количество приходится на июнь–сентябрь (по 65–100 мм). Испаряемость является примерно в 2 раза более низкой среднегодовой суммой осадков.

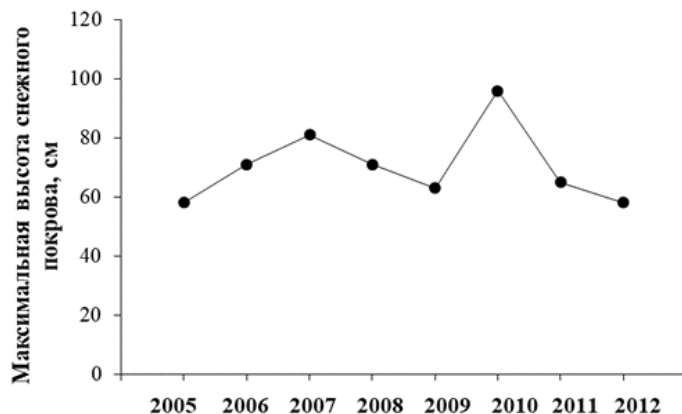


Рисунок 2.3. Максимальная высота снежного покрова за период наблюдений с 2005 по 2012 гг. в условиях района исследований (по данным метеостанции г. Ковдор [Погода и климат, 2019])

Устойчивый снежный покров сохраняется в течение 168–208 дней: с октября (реже с сентября) до конца мая. Максимальная высота снежного покрова достигает 58–96 см с февраля по апрель (Погода и климат, 2019; рис. 2.3).

### 2.1.2. Геология, рельеф, почвообразующие породы

Западная часть Кольского геологического района является областью архейской складчатости, в пределах которой преобладают вулканогенные породы – метавулканиды кислого, среднего и основного состава, представленные преимущественно биотитовыми и амфиболовыми гнейсами и амфиболитами (Атлас..., 1971; Геологическая карта..., 2001). Тип рельефа – денудационный: цокольные расчлененные равнины с ледниковой обработкой и отдельными участками зандровых равнин (Атлас..., 1971). Преобладают низкие (высотой до 120 м), реже более высокие (до 200 м) скальные денудационные и денудационно-тектонические гряды. Часть территории занята блоковыми возвышенностями высотой более 200 м и низкогорьями. На большей части территории (за исключением верхних частей крупных возвышенностей) кристаллическое основание перекрыто мощным чехлом четвертичных ледниковых и водно-ледниковых отложений последнего Валдайского оледенения, их возраст составляет около 10–12 тыс. лет (Лаврова, 1960; Добровольский, 1972; Lundqvist, 1997). Ледниково-аккумулятивные и водно-аккумулятивные формы рельефа представляют собой холмы и гряды высотой 30–50 м (Малаховский, Вигдорчик, 1963). Наиболее распространенными являются моренные отложения, преимущественно супесчаные и песчаные с примесью щебня и валунов, реже суглинистые с линзами и прослоями песков или глин; на отдельных участках встречаются флювиогляциальные и внутрiledниковые озерные (камовые) отложения – пески и супеси различной зернистости с горизонтальной слоистостью, местами с гравием и галькой (Атлас..., 1971).

### 2.1.3. Почвы и растительность

Для полосы северотаежных лесов на территории Кольского полуострова характерны почвы, относящиеся к стволу постлитогенных, отделу Al–Fe-гумусовых (Классификация..., 2004). Они характеризуются морфологически и аналитически выраженной аккумуляцией алюмо-железо-гумусовых соединений в особом Al-Fe-гумусовом горизонте (Паршевников, Чертовской, 1961; Белов, Барановская, 1969; Никонов, 1987; Никонов, Переверзев, 1989; Переверзев, 2004; Классификация..., 2004). При низком содержании гумуса (до 2%) горизонт имеет охристую окраску (иллювиально-железистый), при высоком (до 10%) отличается коричневым, до темно-бурого, цветом (иллювиально-гумусовый). Для почв отдела характерна

кислая реакция всего профиля, низкая насыщенность основаниями, фульватный или гуматно-фульватный состав гумуса.

В условиях района исследований альфегумусовые почвы формируются в основном на рыхлых отложениях легкого гранулометрического состава в условиях свободного поверхностного и внутрипочвенного дренажа. Среди них преобладающим типом являются подзолы (Переверзев, 2011), которые диагностируются по сочетанию подстильно-торфяного, подзолистого и альфегумусового горизонтов, а также четкой элювиально-иллювиальной дифференциации силикатных и несиликатных форм полуторных оксидов (Никонов, Переверзев, 1989; Классификация..., 2004; Переверзев, 2004). Подзолистый горизонт имеет толщину до 20 см и отличается светло-серой окраской за счет выноса красящих соединений железа и гумуса. Содержание оксалаторастворимых форм оксидов железа и алюминия в альфегумусовом горизонте в 1.5–2 раза выше, чем в подзолистом горизонте и почвообразующей породе.

Наиболее распространенным в районе исследований подтипом подзолов являются иллювиально-железистые (Переверзев, 2011), формирующиеся обычно на мономинеральных песках на возвышенных участках холмистых равнин и имеющие профиль O–E–BF–C. Толщина органогенного горизонта иллювиально-железистых подзолов обычно невелика и составляет не более 3 см. Содержание гумуса в подзолистом горизонте – 0.5–1%, в иллювиальном, отличающемся охристой окраской, не более 2%. Содержание оксалаторастворимых форм железа и алюминия не превышает 1%, содержание илистой фракции низкое и имеет элювиально-иллювиальный характер (Никонов, Переверзев, 1989; Классификация..., 2004; Переверзев, 2004). Почвы этого подтипа характеризуются как ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-малогумусовые, песчаные, средне и сильно скелетные (Классификация..., 2004; Национальный атлас..., 2011); по классификации WRB диагностируются как Albic Rustic Podzols (Arenic) (Мировая реферативная база..., 2017).

Несколько меньшую площадь в западной части Кольского полуострова занимают подзолы иллювиально-гумусовые (Переверзев, 2011), формирующиеся на полиминеральных песчаных и супесчаных отложениях и продуктах выветривания магматических и метаморфических пород. Почвы этого подтипа имеют профиль O–E–BH–(BF)–C, характеризуются как ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-многогумусовые, песчано-супесчаные, средне скелетные (Никонов, Переверзев, 1989; Переверзев, 2004; Классификация..., 2004; Национальный атлас..., 2011), диагностируются по классификации WRB как Albic Carbic Podzols (Arenic) (Мировая реферативная база..., 2017). Отличаются значительной толщиной органогенного горизонта (до 7–10 см) и темной окраской иллювиального горизонта, содержащего обычно 5–6%, иногда до 10% гумуса. Содержание

оксалаторастворимых форм оксидов железа составляет 2–5%, илистая фракция имеет, как правило, равномерное или аккумулятивное распределение по профилю.

Отличительной чертой лесных почв Кольского полуострова является отсутствие многолетней мерзлоты. Под лесным пологом почва промерзает на глубину не более 10–15 см, ниже температура остается положительной или близкой к нулю. По особенностям термического режима почвы относятся к типу длительно сезоннопромерзающих (Димо, 1968).

В условиях застойного увлажнения атмосферными осадками в понижениях на водораздельных пространствах в районе исследований встречаются торфяные олиготрофные почвы, характеризующиеся наличием торфяного горизонта, толщиной до 50 см, сформированного слабо и средне разложившимися остатками сфагновых мхов (Классификация..., 2004; Национальный атлас..., 2011; Переверзев, 2011). Под этим горизонтом находится сильно разложившаяся торфяная толща, а на глубине 0.5–1 м может находиться минеральная глеевая толща. Торфяные олиготрофные почвы характеризуются кислой реакцией, низкой зольностью (не более 6%), очень высокой (1500%) влагоемкостью.

При наличии притока грунтовых вод, отличающихся от атмосферных более высокой степенью минерализации, на пониженных участках водораздельных равнин и речных террас формируются торфяные эутрофные почвы с травяным и мохово-травяным торфом (Атлас..., 1971; Классификация..., 2004; Национальный атлас..., 2011). От торфяных олиготрофных почв они отличаются более высокой степенью разложения органического вещества, менее кислой реакцией, в 2–3 раза более высокой зольностью, насыщенностью основаниями и более высоким содержанием доступного азота.

Для части территории характерно сочетание иллювиально-гумусовых подзолов и глеевых подзолов (с признаками оглеения в альфегумусовом и подзолистом горизонтах) с торфяными почвами.

Растительный покров района исследований благодаря особенностям рельефа характеризуется чередованием равнинных лесов и болот с горными лесами, березовыми криволесьями и тундрами на возвышенных элементах рельефа (Цинзерлинг, 1932; Атлас..., 1971; Геоботаническое..., 1989; Экологический атлас..., 1999).

Основными лесообразующими видами в равнинных лесах являются ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb. и ель гибридная *P. x fennica* (Reg.) Kom. с преобладанием признаков ели сибирской), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) и береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.). Лесные сообщества Кольского полуострова, произрастающие на северном пределе распространения, отличаются редкостойностью, низкой продуктивностью, бедным видовым составом цветковых растений (Некрасова, 1935, 1938; Мелехов, 1961; Чепурко, 1972; Гортинский и др., 1975; Цветков, Чертовской, 1978; Никонов, Лебедева, 1976; Цветков,

Семенов, 1985; Паянская-Гвоздева, 1990; Цветков и др., 2002). Ненарушенные и слабо нарушенные лесные массивы, которые занимают около 20% территории полуострова (~30 тыс. км<sup>2</sup>), расположены в настоящее время только в удаленных от городов и промышленных объектов малодоступных районах, в том числе в некоторых крайне западных районах (Зайцева и др., 2002).

Наибольшим распространением в западной части Кольского полуострова отличаются сосняки лишайниковые и лишайниково-зеленомошные (Атлас..., 1971; Экологический атлас..., 1999; Королева, 2011), сообщества которых разными авторами относились, в частности, к ассоциациям: *Myrtillus–Calluna–Cladina–Type* (Cajander, 1926), *Pinetum cladinosum*, *P. empetroso-cladinosum*, *P. vaccinosum* (Коровкин, 1934; Некрасова, 1935; Аврорин и др., 1936; Боброва, Качурин, 1936; Любимова, 1937; Паянская-Гвоздева, 1990; Neshatayev, Neshatayeva, 1993; Нешатаев, Нешатаева, 2002), *Empetrum–Calluna–Type* (Kalela, 1960), *Calluna–Cladina–nodum*, *Vaccinium myrtillus–Cladina–nodum* (Oksanen, Ahti, 1982); *Pinetum hylocomioso–cladinosum*, *P. cladinoso–myrtillosum* (Некрасова, 1935; Neshatayev, Neshatayeva, 1993; Нешатаев, Нешатаева, 2002); *Pinetum empetroso–hylocomioso–cladinosum* (Паянская-Гвоздева, 1990); *Empetro–Cladino–Pinetum*, *Empetro–Vaccinio–Pinetum* (Кучеров и др., 2009). Они произрастают на вершинах и склонах моренных и флювиогляциальных холмов и гряд, на речных террасах, на высоких грядах болотных комплексов (Кучеров и др., 2009; Королева, 2011) на песчаных иллювиально-железистых подзолах. Напочвенный покров лишайниковых сосняков характеризуется преобладанием лишайников родов *Cladina* Nyl. и *Cladonia* Hill ex P. Browne, доля которых составляет 70–99%; в сосняках лишайниково-зеленомошных содоминируют лишайники (доля участия 30–70%) и *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. Покрытие травяно-кустарничкового яруса в лишайниковых сосняках не превышает 25%, чаще менее 15%, в лишайниково-зеленомошных – от 25 до 30%. Преобладают *Empetrum hermaphroditum* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull (Паянская-Гвоздева, 1990; Горшков, 1993, 2001; Neshatayev, Neshatayeva, 1993; Горшков, Баккал, 2009; Кучеров и др., 2009; Королева, 2011; Кучеров, Зверев, 2012).

Более редки в районе исследований сосняки кустарничково-зеленомошные (Королева, 2011), для которых указывались ассоциации: *Empetrum–Myrtillus–type* (Cajander, 1926; Kalela, 1961); *Pinetum empetroso–myrtillosum*, *Pinetum myrtillosum* (Цинзерлинг, 1934; Коровкин, 1934; Некрасова, 1935; Аврорин и др., 1936; Neshatayev, Neshatayeva, 1993), *Pinetum empetroso–hylocomiosum*, *Piceeto–Pinetum empetroso–myrtilloso–hylocomiosum* (Паянская-Гвоздева, 1990); *Empetro–Mirtillo–Pinetum* (Кучеров и др., 2009). Эти сообщества встречаются небольшими участками на структурно-денудационных равнинах, в нижних частях пологих склонов холмов и возвышенностей, на речных и озерных террасах (Кучеров и др., 2009; Королева, 2011). В

древесном ярусе преобладает сосна обыкновенная, участвуют береза пушистая и ель сибирская. Подлесок редкий, сформирован отдельными экземплярами *Salix phylicifolia* L., *S. capreae* L., *Juniperus communis* L., *Sorbus gorodkovii* Pojark. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 25–45%, доминантами являются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* L., *Ledum palustre* L., *Empetrum hermaphroditum* L. Встречаются *Avenella flexuosa* (L.) Drejer, *Melampyrum pratense* L., *Linnaea borealis* L. В мохово-лишайниковом ярусе по покрытию преобладает *Pleurozium schreberi*, участвуют *Dicranum polysetum* Sw. и *D. scoparium* Hedw., доля лишайников не превышает 30%. (Паянская-Гвоздева, 1990; Neshatayev, Neshatayeva, 1993; Горшков, Баккал, 2009; Кучеров и др., 2009; Королева, 2011; Кучеров, Зверев, 2012).

На небольших участках в бессточных понижениях на структурно-денудационной равнине, на холмистой аккумулятивной равнине, а также на окраинах олиготрофных сфагновых болот и на заболоченных участках озерных и речных долин встречаются сосняки кустарничково-зеленомошно-сфагновые и кустарничково-травяно-сфагновые: *Pinetum ledosum* (Коровкин, 1934); *Pinetum sphagnosum* (Любимова, 1937); *Pinetum fruticosum*, *P. empetroso-polytrichoso-sphagnosum* (Нешатаев, Нешатаева, 2002); *Polytricho-Ledo-Pinetum*, *Sphagno angustifolii-Ledo-Pinetum* (Кучеров и др., 2009). В кустарничковом ярусе преобладают виды рода *Salix* и *Betula nana* L. Травяно-кустарничковый ярус в зеленомошно-сфагновых сосняках формируют *Ledum palustre*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Carex globularis* L. В сосняках сфагновых доминируют *Ledum palustre*, *V. uliginosum*, *Andromeda polifolia* L., *Calluna vulgaris*, *Rubus chamaemorus* L., *Eriophorum vaginatum* L. В моховом покрове представлены *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *S. russovii* Warnst., *S. angustifolium* (Warnst.) С.Е.О. Jensen, *S. magellanicum* Brid., *Polytrichum commune* Hedw., *Cladina rangiferina* (L.) Nyl., сопутствуют *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. (Neshatayev, Neshatayeva, 1993; Кучеров и др., 2009; Королева, 2011; Кучеров, Зверев, 2012).

Несколько меньшую площадь по сравнению с сосновыми лесами (около 1/3 территории) занимают сообщества ельников кустарничково- и травяно-кустарничково-зеленомошных (Королева, 2011) из ели сибирской и ели гибридной, для которых описаны ассоциации: *Pineto-Picetum empetrosum*, *Betuleto-Picetum empetrosum*, *Picetum myrtillosum empetrosum*, *Betuleto-Picetum myrtilloso-empetrosum* (Regel, 1923; цит. по: Королева, 2011), *Sparse-Picetum empetroso-myrtillosum*, *Piceeto-Betuletum empetroso-myrtillosum* (Аврорин и др., 1936); *Piceetum dryopteridoso-myrtillosum* (Некрасова, 1935); *Piceetum empetroso-myrtilloso-hylocomiosum*, *Pineto-Piceetum empetroso-myrtilloso-hylocomiosum*, *Piceetum herboso-myrtilloso-hylocomiosum* (Паянская-Гвоздева, 1990); *Piceetum empetroso-myrtillosum* (Никонов, Лебедева, 1976; Neshatayev, Neshatayeva, 1993); *Empetro-Piceetum obovatae* (Sambuk, 1932) Morozova comb. nov. (Морозова и др., 2008). Зеленомошные еловые леса распространены на предгорных равнинах и

в нижних частях склонов гор, на волнистой структурно-денудационной равнине, на флювиогляциальных приозерных равнинах, на аккумулятивных террасах (Королева, 2011) на песчано-супесчаных иллювиально-гумусовых почвах. В древесном ярусе малонарушенных еловых лесов значимую роль (до 25–35%) играет береза пушистая иногда сосна обыкновенная. Подлесок имеет небольшую сомкнутость и сформирован *Salix phylicifolia*, *S. capreae*, *Juniperus communis*, *Sorbus aucuparia* L. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 25–45%. Доминантами являются *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre*, встречаются *Linnaea borealis*, *Melampyrum pratense*, *Cornus suecica* L., *Rubus arcticus* L., виды рода *Pirola* L. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Dicranum spp.*, *Barbilophozia lycopodioides* (Wallr.) Loeske, *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske (Паянская-Гвоздева, 1990; Neshatayev, Neshatayeva, 1993; Горшков, Баккал, 2009; Королева, 2011).

В долинах ручьев и рек, в логах, на сырых склонах и флювиогляциальных террасах отдельными небольшими участками встречаются ельники кустарничково-разнотравные и крупнотравные: *Betuleto-Picetum myrtilloso-herbosum* и *Picetum myrtilloso-herbosum* (Regel, 1923; цит. по: Королева, 2011), *Herb-Myrtillus-Type* (Cajander, 1926; цит. по: Королева, 2011), *Piceetum mixto-herbosum* (Авrorин и др., 1936), *Piceetum geranosum* (Neshatayev, Neshatayeva, 1993) со значительным участием в древостоях березы пушистой. В кустарничковом ярусе представлены виды рода *Salix*, встречаются *Juniperus communis*, *Sorbus aucuparia*, *Ribes acidum* Turcz. ex Pojark., *Lonicera coerulea* L., *Daphne mesereum* L. В составе кустарничково-травяного яруса *Vaccinium myrtillus*, *Equisetum pratense* Ehrh., *Cornus suecica*, *Geranium sylvaticum* L., *Solidago virgaurea* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt, *Trollius europeus* L., *Rubus saxatilis* L. Моховой покров обычно разрежен, наиболее часты в нем *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Sanionia uncinata*, *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr., *Rhizomnium pseudopunctatum* (Bruch & Schimp.) T.J. Кор., *Brachythecium reflexum* (Starke) Schimp., виды рода *Sphagnum* (Neshatayev, Neshatayeva, 1993; Королева, 2011).

На плоских и слабо наклонных участках равнин, низких гряд, речных террас с близким залеганием водоупорного горизонта и на окраинах болот небольшими участками в районе исследований встречаются сообщества ельников политрихово-сфагновых и сфагновых, для которых выделялись ассоциации: *Piceetum chamaemoro-sphagnosum*, *P. sphagnosum* + *P. polytrichosum*, *P. globularis-caricosum* (Цинзерлинг, 1934); *Sparse-Piceetum caricoso-fruticulososphagnosum* (Никонов, Лебедева, 1976); *Piceetum sphagnosum fuscum* (Neshatayev, Neshatayeva, 1993). Разреженный древесный ярус образован елью сибирской и березой пушистой. В подлеске преимущественно виды *Salix*, единично *Juniperus communis*. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие до 50%) преобладают *Betula nana*, *Ledum palustre*, *Vaccinium*

*uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus*, *Equisetum palustre*. Моховой ярус сформирован в основном сфагновыми (*Sphagnum angustifolium*, *S. fuscum* (Schimp.) H.Klinggr., *S. russovii*, *S. warnstorffii* Russow, *S. girgensohnii* Russow и др.) и политриховыми (*Polytrichum commune*, *P. juniperinum* Hedw.) мхами (Паянская-Гвоздева, 1990; Neshatayev, Neshatayeva, 1993; Королева, 2011).

Наиболее характерными типами болот на территории исследований являются грядово-мочажинные аапа-болота с травяно-кустарничковыми сообществами на грядах и травяно-сфагновыми и травяно-гипновыми в мочажинах, а также травяно-сфагновые и кустарничково-сосново-сфагновые (Юрковская, 1980).

Для крупных возвышенностей и низкогорий характерна выраженная высотная поясность: нижние и средние части склонов до высоты ~300 м занимает лесной пояс, на высотах от 300–350 до 450–500 м располагается пояс березовых криволесий, выше находится пояс горных тундр.

В поясе березовых криволесий из *Betula pubescens* ssp. *czerepanovii* наиболее распространенными сообществами являются кустарничково-лишайниковые, кустарничково-зеленомошно-лишайниковые, кустарничково-зеленомошные, травяно-кустарничково-зеленомошные, разнотравные (Аврорин и др., 1936; Koroleva, 2001; Королева, 2011; Черненькова и др., 2015).

В пределах горно-тундрового пояса распространены лишайниковые, кустарничково-лишайниковые, кустарничково-мохово-лишайниковые, кустарничково-травяные, кустарничково-моховые, ерниковые мохово-кустарничковые, мелкотравно злаковые луговые сообщества, а также несомкнутые кустарничковые и лишайниковые группировки (Аврорин и др., 1936; Боброва, Качурин, 1936; Королева, 2001, 2008; Черненькова и др., 2015).

Большое влияние на состояние лесов района исследований оказывали и оказывают лесные пожары, большая часть которых связана с антропогенной деятельностью (Экологический атлас, 1999). Их современная периодичность составляет в среднем от 40–50 до 100–120 лет в условиях дренированных местообитаний и примерно 500 лет – в переувлажненных (Корчагин, 1951; Zackrisson, 1977; Engelmark, 1987; Громцев, 1993; Gromtsev, 1996; Lehtonen, Koolström, 2000; Wallenius et al., 2005). Пожары приводят к изменению естественного соотношения площадей сосновых и еловых лесов, трансформации видового состава и структуры лесных сообществ (Пушкина, 1938, 1960; Мелехов, 1948; Корчагин, 1954; Ahlgren, Ahlgren, 1960; Лесные пожары..., 1979; Санников, 1981; The role..., 1983; Куусела, 1991; Vanha-Majamaa, Lahde, 1991; Горшков, 1993, 2001; Engelmark et al., 1994; Кулешова и др., 1996; Фуряев, 1996; Громцев, 2000, 2007; Tryterud, 2003).

## 2.2. Объекты исследования

Объектами исследования являются ценопопуляции ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в сосново-еловых лесах кустарничково-зеленомошного типа.

На территории Кольского полуострова, согласно мнению большинства исследователей, в еловых лесах представлены два вида *Picea abies* (L.) Karst. и *P. obovata* Ledeb., а также естественные гибриды этих видов, описанные как ель финская – *P. x fennica* (Regel) Kom., при выделении которых основным морфологическим признаком является форма семенных чешуй (Бобров, 1971; Правдин, 1975). Данный признак модификационно стабилен и обладает высоким коэффициентом наследуемости (Гашева, 2004). В то же время, в более ранней работе была отмечена высокая степень генетической однородности двух видов на основе анализа изоферментных локусов (Krutovski, Bergmann, 1995). По имеющимся данным, в популяциях ели на территории Мурманской области абсолютно преобладает ель сибирская и наиболее близкие к ней гибридные формы (соответственно 55–70% и 30–35%), причем при продвижении к северной границе распространения ели доля гибридных форм снижается до 1% (Щербакова, 1975; Щербаков, Щербакова, 1984; Попов и др., 2015a). В районе, где проводилось настоящее исследование, доля участия гибридных форм не превышает 10%. Данное исследование характеризует онтогенез и онтогенетическую структуру *Picea obovata*.

Ель сибирская является одним из основных лесообразующих видов темнохвойной тайги. Ареал распространения этого вида занимает обширную территорию – от Скандинавии до Камчатки (Каппер, 1954; Правдин, 1975). На долю темнохвойных лесов с доминированием ели сибирской в составе древостоев приходится около 24% от общей площади еловых лесов, что составляет ~18.5 млн. га с запасами 2.3 млрд. м<sup>3</sup> (Уткин и др., 2004). *P. obovata* формирует как чистые, так и смешанные сообщества со многими хвойными и широколиственными видами: сосной, кедром, лиственницей, пихтой, березой, дубом, липой, кленом, осиной и т.п.

Это достаточно теневыносливый и холодоустойчивый вид, способный выдерживать температуры до –45.6°C (Bannister, Neuner, 2001; Kjellsen et al., 2010). Крона ели задерживает до 40% осадков, изменяя тем самым содержание влаги в поверхностных горизонтах почвы и уровень влажности атмосферного воздуха (Рысин, 2002).

На большей части своего ареала ель сибирская произрастает в виде одноствольного прямостоячего дерева, но в районах с постоянно дующими ветрами способна приобретать стланиковую форму (Каппер, 1954). Взрослое дерево достигает в высоту 30–35 м при диаметре ствола ~80 см (Правдин, 1975; Атрохин, 1982). Крона конусовидная с горизонтально расположенными боковыми ветвями, поникающими в нижней ее части. Хвоя четырехгранная 15–30 мм в длину, на верхушке заостренная, держится на побегах в среднем 5–7 лет (Атрохин, 1982; Чепик, 1985). Женские шишки яйцевидно-цилиндрические длиной 5–8 см с широкими, по

краю закругленными, цельнокрайними семенными чешуями. Семена темно-коричневые или коричневые, яйцевидно-угловатые, 3–6 см длиной. Корневая система поверхностного типа, что позволяет ели сибирской расти на сырых почвах с высоким уровнем грунтовых вод (Рысин, 2002).

Отличительной чертой ели сибирской является повторение средних урожаев семян с интервалом 3–6 лет (Каппер, 1954; Молчанов, 1967). Всхожесть семян в оптимальных условиях произрастания составляет 80%, в северной части ареала – лишь несколько процентов (Каппер, 1954; Норин, 1958). Подрост ели чаще всего успешно и быстро развивается на частично разложившемся валеже или на микроповышениях (Дыренков, 1988; Юсупов, 2014).

Для ели сибирской в районе исследований характерно не только семенное, но и вегетативное возобновление. Процесс начинается с погружения нижних боковых ветвей в мохово-лишайниковый покров и подстилку. Впоследствии ветви укореняются, формируя многолетнее корневище эпигеогенного типа (Evstigneev, Korotkov, 2016), а их верхушки приобретают вертикальное положение. Новые надземные побеги развиваются из спящих почек укоренившихся ветвей. Образование клонов характерно для елей, произрастающих в сообществах поздних стадий сукцессии (Диагнозы и ключи..., 1989). В одном из исследованных сообществ, имеющем давность пожара 380 лет, нами наблюдалось укоренение нижних боковых ветвей особей зрелой и поздней генеративной стадий с образованием клональных колоний. В горных районах ель способна формировать многоствольные куртины (до ~30 стволов в куртине), причем «в 65–81% случаев укоренение ветвей происходит в возрасте от 5 до 40 лет и не зависит от календарного периода и типа растительности, в которых произрастает дерево» (Дэви, 2010; с. 55).

Сосново-еловые леса кустарничково-зеленомошного типа (*Pineto-Piceetum empetroso-myrtilloso-hylocomiosum*), в которых проводилось изучение ценопопуляций ели сибирской, являются особым типом сообществ характерным, в частности, для Кольского полуострова, «благодаря своеобразию биологии ели финской» (Некрасова, 1961, с. 70). Они могут рассматриваться в ранге ассоциации в группе ассоциаций еловых кустарничково-зеленомошных лесов (Regel, 1923; Салазкин, 1936; Паянская-Гвоздева, 1990) или самостоятельной группы типов (Некрасова, 1961), и большинством исследователей считаются устойчивыми, коренными сообществами (Салазкин, 1936; Никольский, Изотов, 1936; Некрасова, 1961; Steijlen, Zackrisson, 1987; Nicklasson et al., 1998; Ставрова, 2012; Ставрова и др., 2017a). Это доказывается успешным возобновлением обоих видов под пологом (Паянская-Гвоздева, 1990), в том числе на поздних (давность пожара 350–400 лет) стадиях сукцессий (Steijlen, Zackrisson, 1987; Ставрова, 2012).

В районе исследований сосново-еловые кустарничково-зеленомошные леса занимают хорошо дренированные (уровень грунтовых вод на глубине более 1.5 м) равнинные участки или пологие склоны, сложенные завалуненными песчано-супесчаными моренными отложениями. Под ними формируются почвы, относящиеся к типу альфегумусовых подзолов, подтипу иллювиально-гумусовых подзолов. Почвы этого подтипа имеют профиль O–E–BH–(BF)–C, характеризуются как ненасыщенные, мелкоподзолистые, иллювиально-многогумусовые, песчано-супесчаные, средне скелетные (Классификация..., 2004; Национальный атлас..., 2011), диагностируются по классификации WRB как Albic Carbic Podzols (Arenic) (Мировая реферативная база..., 2017). Отличаются значительной толщиной органогенного горизонта (до 7–10 см) и темной окраской иллювиального горизонта, содержащего до 5–6% гумуса. Содержание оксалаторастворимых форм оксидов железа составляет 2–5%, илистая фракция имеет, как правило, равномерное или аккумулятивное распределение по профилю. (Классификация..., 2004; Переверзев, 2004).

Исследование проводилось в западной части Кольского полуострова в районе среднего течения реки Лива (67°49'26" с.ш., 31°19'12" в.д.; рис. 2.4), на территории, находящейся вне зон промышленного загрязнения, на серии из 4 сообществ, представляющих сукцессионные стадии (8, 85, 200 и 380 лет после пожара) сосново-еловых кустарничково-зеленомошных лесов. Древесный ярус исследованных сообществ (особи с диаметром на высоте 1.3 м более 4 см) сформирован *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb. и *Betula pubescens* Ehrh.

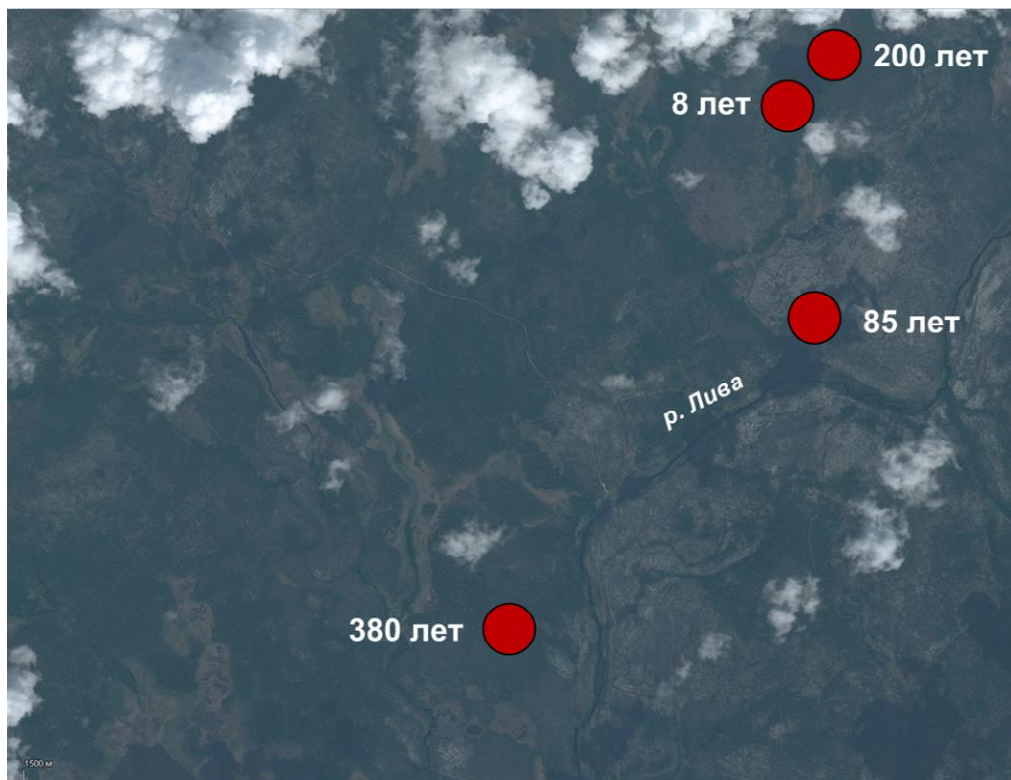


Рисунок 2.4. Расположение постоянных пробных площадей

В сообществе ранней стадии восстановления с давностью пожара **8 лет** (рис. 2.5) крайне разреженный (107 экз./га) древостой (табл. 2.1) состоит из особей, сохранивших жизнеспособность после пожара, среди которых существенно преобладает сосна обыкновенная (около 75%). Крупный подрост (особи древесных растений высотой более 1.3 м и диаметром на высоте 1.3 м менее 4 см) довольно обилен (около 1600 экз./га), но представлен только особями березы пушистой. Средняя высота крупного подростка березы составляет 2.4 м. В составе мелкого подростка (особи древесных растений высотой менее 1.3 м) представлены все три вида древесных растений при выраженном преобладании порослевой березы пушистой: ее численность соответственно в 5.5 и 15 раз превышает численность мелкого подростка сосны и ели. Ценопопуляция ели сибирской на ранней стадии сукцессии имеет численность около 1000 экз./га и практически полностью (за исключением единичных деревьев допожарного происхождения) состоит из мелкого подростка (табл. 2.1).

Таблица 2.1. Таксационные характеристики древостоев<sup>1</sup> в северотаежных сосново-еловых кустарничково-зеленомошных лесах с разной давностью пожара

Давность пожара, лет	Состав древостоя	Вид	Средние значения				S, м <sup>2</sup> га <sup>-1</sup>	Число особей, экз. га <sup>-1</sup>
			Возраст, лет	D <sub>0</sub> , см	D <sub>1.3</sub> , см	Высота, м		
8	98С2Е	С <sub>д</sub> <sup>*</sup>	170	42.0	25.6	13.6	4.4	85
		Е <sub>д</sub> <sup>*</sup>	120	29.7	17.0	10.5	0.1	5
85	42Б36С22Е	Б	80	10.7	8.0	7.9	5.6	1120
		С	76	31.0	22.1	13.9	4.9	128
		Е	62	12.7	7.7	6.8	3.0	640
200	56С32Е12Б	С <sub>д</sub> <sup>*</sup>	252	58.7	44.1	17.1	3.1	20
		С <sub>п</sub> <sup>**</sup>	140	38.1	22.8	14.1	7.1	173
		Е	135	34.4	12.5	13.7	4.1	333
		Б	86	12.5	6.9	6.3	1.5	400
380	41С33Е26Б	С	306	50.0	30.1	16.8	4.7	66
		Е	215	27.5	16.4	13.9	4.4	182
		Б	156	19.5	11.1	9.7	3.3	352

Примечание. <sup>1</sup>К древесному ярусу отнесены особи с диаметром на высоте 1.3 м более 4 м. Условные обозначения: Б – береза пушистая, Е – ель сибирская, С – сосна обыкновенная. D<sub>0</sub> – диаметр основания ствола; D<sub>1.3</sub> – диаметр на высоте 1.3 м; S – сумма площадей сечений. \* – допожарный компонент древостоя; \*\* – послепожарный компонент древостоя.

При давности пожара **85 лет** (рис. 2.5) в древесном ярусе, отличающемся достаточно высокой густотой (около 2000 экз./га) по числу особей преобладает береза пушистая (табл. 2.1).

На ее долю приходится 60%, на долю ели сибирской – 35%; сосна обыкновенная представлена небольшим числом особей. Однако по сумме площадей сечений, составляющей в целом 13.5 м<sup>2</sup>/га, участие березы и сосны в древостое сопоставимо: соответственно 42 и 36%, участие ели сибирской является более низким. Средний возраст особей в древостое варьирует от 60 до 80 лет. Высота верхнего полога древостоя, сформированного сосной, достигает 14 м, нижнего, состоящего из ели и березы – 7–8 м.



Рисунок 2.5. Сосново-еловые сообщества первой половины сукцессии (вверху – давность пожара 8 лет; внизу – давность пожара 85 лет)

В составе крупного и мелкого подроста представлены все три вида древесных растений, но также как на ранней стадии сукцессии существенно доминирует (75–80%) береза пушистая.

Численность подроста ели в 3–4 раза выше, чем подроста сосны. Общая численность крупного подроста достигает 3–3.5 тыс. экз./га, мелкого – 5.5–6 тыс. экз./га. Средний возраст мелкого подроста у разных видов составляет от 13 до 25 лет. Общая численность живых особей в ценопопуляции ели – 2380 экз./га, около 60% из них входит в полог подроста (табл. 2.1).

На промежуточной стадии сукцессии при давности последнего пожара **200 лет** (рис. 2.6) основу древесного яруса, густота которого снижается примерно в 2 раза по сравнению с вышеописанным сообществом, по числу особей составляют ель сибирская (36%) и береза пушистая (43%).



Рисунок 2.6. Сосново-еловые сообщества второй половины сукцессии (вверху – давность пожара 200 лет; внизу – давность пожара 380 лет)

Однако по сумме площадей сечений (в целом, составляющей около 16 м<sup>2</sup>/га) лидирует сосна обыкновенная (56%), часть особей которой (10%) относится к допожарному компоненту древостоя. Доля ели составляет 32%, роль березы незначительна (табл. 2.1). Средний возраст особей в древостое варьирует от 85 лет (береза пушистая) до 135–140 лет (хвойные). Средняя высота верхнего полога, сформированного хвойными достигает 14–17 м, нижний полог, состоящий из березы пушистой имеет высоту около 6 м.

Крупный подрост состоит в основном из особей березы пушистой (95%), в составе многочисленного мелкого подроста (5367 экз./га) доминируют ель сибирская и береза пушистая (95%). Общая численность ценопопуляции ели – 3440 экз./га, основную ее часть (85%) составляет мелкий подрост, участие деревьев (10%) и крупного подроста невелико.

На поздней стадии восстановления в сообществе с давностью последнего пожара **380 лет** (рис. 2.6) характерной чертой является разреженность древесного яруса (общая плотность – 600 экз./га), причем около половины всех особей представлено березой пушистой; наиболее низкой долей участия отличается сосна обыкновенная – около 10%. По сумме площадей сечений, составляющей в целом 12.4 м<sup>2</sup>/га, доминируют сосна и ель, на долю березы приходится около 25%. Средний возраст хвойных в составе древостоя достигает 200–300 лет, березы 150–160 лет (табл. 2.1). Средняя высота верхнего, сформированного сосной и елью полога древостоя, составляет 15–18 м, в нижнем пологе высота березы – 9–10 м.

В составе хорошо выраженного полога крупного подроста (950 экз./га) представлены все три вида древесных растений при выраженном доминировании березы пушистой (85%). Общая численность мелкого подроста превышает 5000 экз./га, в его составе представлены все три вида при преобладании (65%) ели сибирской. Средний возраст крупного подроста 40–50 лет, мелкого – 10–20 лет. В составе ценопопуляции ели сибирской, общая численность которой составляет около 3700 экз./га, 90% приходится на мелкий подрост.

В сообществах с давностью пожара 85, 200 и 380 лет подлесок образован единичными экземплярами *Salix caprea* L., *S. phylicifolia*, *Juniperus communis* L., *Sorbus gorodkovii* Pojark. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют черника *Vaccinium myrtillus* L., брусника *V. vitis-idaea* L. и водяника *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. с общим проективным покрытием 30–40%. Доминантами мохово-лишайникового яруса являются зеленые мхи – *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., виды р. *Dicranum* Hedw. Доля лишайников (*Cladonia rangiferina* (L.) Nyl, *C. mitis* (Sandst.) Hustich) составляет 13%. Общее проективное покрытие яруса составляет более 80%.

Как отмечалось ранее, исследованные сообщества предсталяют последовательно сменяющиеся стадии послепожарной динамики сосново-еловых лесов кустарничково-зеленомошного типа. По своим параметрам *Pinus sylvestris* по сравнению с *Picea obovata* в

древесном ярусе занимает лидирующую позицию: она имеет максимальные значения среднего возраста, высоты и диаметра основания ствола (табл. 2.1). Это связано с биологическими особенностями данного вида, который является более устойчивым к пожарам, имеет более крупные размеры ствола и кроны по сравнению с елью сибирской при одинаковом календарном возрасте. Кроме того, для сосны обыкновенной характерны более высокие темпы роста. Заселение как ели сибирской, так и ели обыкновенной на горях происходит с некоторой задержкой по сравнению с сосной и березой (Мелехов, 1933, 1948; Wallenius et al., 2002). В тоже время, к концу первого 100-летия после пожара (85 лет), на средней (200 лет) и поздней (380 лет) стадиях сукцессии ель представлена в сосново-еловых лесах уже в большем количестве экземпляров, чем сосна. Необходимо отметить, что оба вида успешно возобновляются под пологом и имеют сходный характер возрастной структуры, свидетельствующий о разновозрастности древостоев, стабильном пополнении ценопопуляций обоих видов молодыми поколениями и их устойчивости во времени (Ставрова и др., 2016).

### *2.3. Методы исследования*

Исследование проводили на основе комбинирования двух методов: прямых наблюдений на постоянных пробных площадях и построения пространственно-временного ряда сообществ, позволяющего рассмотреть динамику объектов в большом временном диапазоне.

Постоянные пробные площади размером 0.1–0.5 га были заложены коллективом Лаборатории экологии растительных сообществ БИН РАН в период с 2008 по 2010 гг.

Давность пожара в изученных сообществах устанавливалась по кернам, которые отбирались у живых деревьев с пожарными повреждениями стволов (не менее 5 особей) в радиусе 50–100 м от пробной площади (Горшков, 2001; Методы..., 2002). В сообществе с максимальной исследованной давностью пожара в связи с отсутствием живых деревьев с внешними или внутренними пожарными повреждениями ствола давность пожара была определена по характеру распределения особей в составе ценопопуляций сосны и ели по 10-летним грациям возраста (Ставрова и др., 2016). Непрерывность общего возрастного ряда особей двух видов свидетельствовала об отсутствии промежуточных пожарных нарушений и позволила оценить давность пожара по максимальному возрасту деревьев, который составил 376 лет.

Исследования онтогенеза, онтоморфогенеза и онтогенетической структуры ценопопуляций ели сибирской были проведены в период с 2010 по 2012 гг. Территория каждой пробной площади была разбита на квадраты 5×5 м, по которым проводился учет особей высотой более 0.1 м. Модельные особи были изучены за пределами пробных площадей, на расстоянии 5–20 м от их границ. Учет особей менее 0.1 м высотой осуществляли на площадках

1×1 м. Число площадок варьировало от 40 до 150 в зависимости от размера постоянной пробной площади.

На пробных площадях у каждой особи ели сибирской измеряли общую высоту осевого побега (ствола), диаметр основания осевого побега, диаметр ствола на высоте 1.3 м (при высоте более 1.3 м), радиус и высоту кроны по четырем сторонам света, общую протяженность кроны, стадию онтогенеза и уровень жизненного состояния. При описании модельных растений разных стадий развития отмечали величину верхушечного прироста главной и боковых осей, общее число боковых ветвей II-го порядка, приросты боковых ветвей в средней и нижней частях кроны, высоту расположения базальной и апикальной частей нижней боковой ветви, максимальный порядок ветвления, форму кроны (широко-конусовидная, удлинненно-конусовидная, узко-конусовидная, колоновидная) и ее вершины (острая, широкоугольная заостренная, округлая), число женских шишек (для генеративных особей), цвет и текстуру корки ствола (шероховатая, мелкочешуйчатая, мелкоплитчатая, среднеплитчатая, крупноплитчатая; рис. 2.7), высоту растрескивания корки.

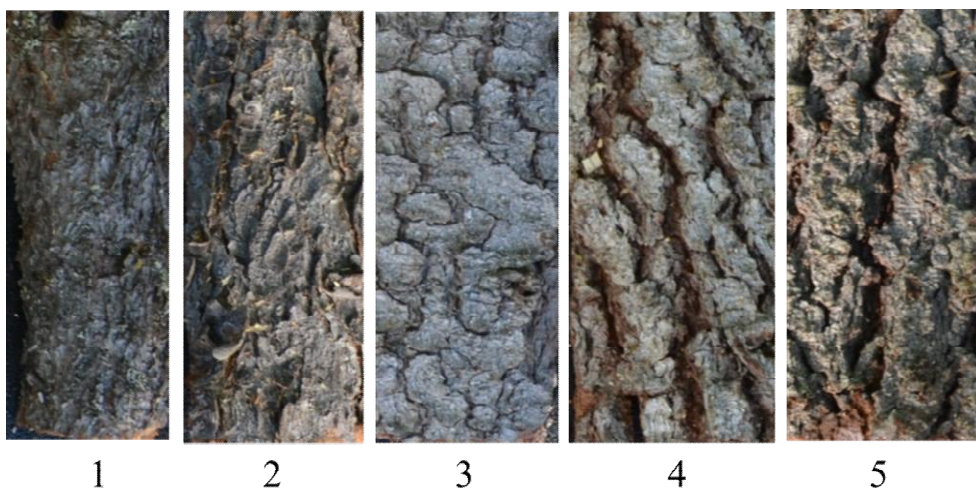


Рисунок 2.7. Текстура корки ствола *Picea obovata* в северотаежных лесах Кольского п-ва (1 – шероховатая; 2 – мелкочешуйчатая; 3 – мелкоплитчатая; 4 – среднеплитчатая; 5 – крупноплитчатая)

Календарный возраст для особей древесного яруса и крупного подроста в пределах постоянной пробной площади определяли по кернам, которые отбирали буравом Пресслера у основания ствола на максимально близкой к уровню почвы высоте, во многих случаях при наклонном положении возрастного бурава. Возраст особей меньшего размера был получен путем подсчета годичных приростов осевого побега, в том числе на погребенной его части. Для определения возраста модельных особей использовали керны, спилы и срезы. Поперечный срез

ствола у подростка ели высотой менее 0.5 м осуществляли на погребенной части с целью определить наиболее точный возраст растения (Давыдычев, Кулагин, 2010).

Исследование онтогенеза ели сибирской проводилось в субклимаксовом сообществе с давностью пожара 380 лет. Для этой цели на постоянной пробной площади и за ее пределами было выполнено описание 486 экземпляров модельных растений разных онтогенетических стадий: 395 особей прегенеративного периода развития, 90 особей генеративного периода и 1 особи постгенеративного периода.

Всего в работе использованы данные по 3022 особям ели сибирской, из них 1246 особей были детально исследованы по всему комплексу признаков (модельные особи). При описании стадий онтогенеза ели сибирской растения вегетативного происхождения в выборку модельных особей по возможности не включались, но они учитывались на пробной площади при сборе материала для анализа онтогенетической и виталитетной структуры ценопопуляции.

При описании онтогенеза ели сибирской в основу была положена периодизация возрастных состояний, разработанная Т.А. Работновым (Работнов, 1950б) с дополнениями А.А. Уранова и его последователей (Уранов, 1967, 1975; Уранов, Смирнова, 1969; Ценопопуляции..., 1976; Диагнозы и ключи..., 1989). При выделении и описании стадий онтогенеза ели сибирской был использован опыт исследователей, изучавших стадийность развития хвойных древесных растений (Диагнозы и ключи..., 1989; Махатков, 1991; Smirnova et al., 1999; Романовский, 2001; Ухваткина и др., 2010; Комарова, 2011).

В онтогенезе ели сибирской нами было выделено и охарактеризовано 9 онтогенетических состояний, относящихся к 4 периодам – латентному, прегенеративному, генеративному и постгенеративному. В пределах прегенеративного периода были выделены 4 онтогенетических состояния: проросток, ювенильное, имматурное и виргинильное; в пределах генеративного периода – начальное генеративное, зрелое генеративное и позднее генеративное; постгенеративный период был представлен одним онтогенетическим состоянием – сенильным. Имматурное и виргинильное состояния вследствие широкого диапазона величин по целому ряду размерных параметров были подразделены каждое на три стадии – начальную, промежуточную и позднюю.

Для характеристики онтогенетической структуры ценопопуляций ели использовали индекс возрастности Уранова ( $\Delta$ ) (Уранов, 1975), модифицированные индексы восстановления и замещения ( $I_e$ ) (Жукова, 1987; Глотов, 1998), а также индекс эффективности Животовского ( $\omega$ ) (Животовский, 2001).

Индекс возрастности рассчитывали по формуле:

$$\Delta = \frac{\sum k_i m_i}{\sum k_i},$$

где:  $k_i$  – численность возрастной группы;  $m_i$  – возрастность особи  $i$ -ой возрастной группы:  $p - 0,0067$ ;  $j - 0,0180$ ;  $im - 0,0474$ ;  $v - 0,1192$ ;  $g_1 - 0,2700$ ;  $g_2 - 0,5000$ ;  $g_3 - 0,7310$ .

Для расчета индекса восстановления использовали формулу:

$$I_{\text{в}} = \frac{\sum M_j + M_{im} + M_v}{\sum M_{j+im+v+g}},$$

где:  $M_j$ ,  $M_{im}$ ,  $M_v$ ,  $M_g$  – число особей разных онтогенетических состояний – ювенильных, имматурных, виргинильных, генеративных.

Индекс эффективности:

$$\omega = \frac{\sum n_i e_i}{\sum n},$$

где:  $e_i$  – эффективность растений  $i$ -го онтогенетического состояния в долях нагрузки, производимой растениями  $g_2$  этой популяции:  $p - 0,0266$ ;  $j - 0,0707$ ;  $im - 0,1804$ ;  $v - 0,4200$ ;  $g_1 - 0,7864$ ;  $g_2 - 1,0$ ;  $g_3 - 0,7864$ ;  $n_i$  - число растений в  $i$ -ой возрастной группе;  $n$  – общее число растений.

Типы ценопопуляций определяли согласно классификациям Уранова и Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Ценопопуляции..., 1976) и Животовского (Животовский, 2001). Оценку поливариантности онтогенеза давали согласно типизации, разработанной Жуковой (Жукова, 1995).

Категория жизненного состояния (виталитета) особей ели устанавливалась на основе комплекса параметров кроны: линейных размеров, доли сухих ветвей, густоты охвоения, с учетом которых определялся интегральный параметр – плотность кроны. Кроме того, при определении категории жизненного состояния учитывалось состояние хвои: продолжительность жизни, наличие и степень проявления хлороза и некроза (Санитарные правила..., 1970; Алексеев, 1989, 2004; Ярмишко и др., 2003). Исследованные особи подразделяли на 4 категории: I – здоровые особи, II – умеренно ослабленные, III – сильно ослабленные, IV – усыхающие. Для интегральной оценки жизненного состояния компонентов ценопопуляций использовали индекс жизненного состояния ( $L_n$ ), который рассчитывался по формуле, предложенной В.А. Алексеевым (Алексеев, 1990) с последующими дополнениями (Ярмишко и др., 2003):

$$L_n = \sum_{i=1}^5 k_i f_i,$$

где:  $k_i$  – коэффициент массы хвои, определенный на основе величины средней относительной плотности кроны и составляющий 1.0, 0.71, 0.43, 0.14 и 0 соответственно для здоровых, умеренно ослабленных, сильно ослабленных, усыхающих и сухих особей;  $f_i$  – доля здоровых,

умеренно ослабленных, сильно ослабленных, усыхающих и сухих особей, рассчитанная по их числу. Максимальное значение индекса составляет 1.0.

Названия сосудистых растений приведены по С.К. Черепанову (Черепанов, 1995), лишайников по Р. Сантессону с соавторами (Santesson et al., 2004), мохообразных – по М.С. Игнатову с соавторами (Игнатов и др., 1992).

Данные обработаны статистически с использованием пакетов программ STATGRAPHICS Centurion и Statistica (Программные статистические комплексы..., 2005; Программа «Statistica»..., 2006). Для сравнения морфометрических признаков особей разных онтогенетических состояний использовали непараметрический критерий Краскелла-Уоллиса. Для оценки связи исследованных характеристик в пределах отдельного онтогенетического состояния применяли корреляционный и линейный регрессионный анализ. Достоверность различия коэффициентов корреляции оценивали на основе величины  $\chi^2$ -статистики Фишера (Закс, 1976). Аппроксимация эмпирических распределений теоретическими проводилась на основе нормального распределения, логнормального распределения, гамма-распределения и распределения Вейбулла с 2 и 3 параметрами. Достоверность аппроксимации рассматриваемых распределений определяли по критерию хи-квадрат.

Оценку значений коэффициента вариации ( $C_v$ ) исследованных параметров осуществляли по модифицированной шкале С.А. Мамаева (Мамаев, 1973): значения, близкие к величине коэффициента вариации нормального распределения (33%), рассматривались как средние (25–39%), величины от 40 до 63% – как повышенные, более 63% – как высокие и очень высокие.

### Глава 3. Онтоморфогенез ели сибирской в малонарушенных северотаежных лесах

Полный онтогенез ели сибирской в условиях северной тайги включает четыре периода: латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный.

**Латентный период** длится с момента образования семян и до их прорастания. Зрелые семена ели сибирской коричневые (до темно-бурых), матовые, косо-обратно-яйцевидные. Длина составляет 4–5 мм, ширина – 2.5–3 мм. Каждое семя окружено языковидным тонкопленчатым светло-коричневым крылом, длина которого составляет 10–14 мм, а ширина – 5–7 мм (Каппер, 1954). В условиях Кольского полуострова вес 1000 семян ели даже в благоприятные по погодным условиям годы является низким – в среднем 2.8 г, при этом количество нормально развитых семян составляет около 20% (Козубов, 1974). Как было отмечено в работе О.И. Евстигнеева и В.Н. Короткова для семян ели характерен покой вынужденного типа, который определяет срок их прорастания на 2–5 год (Evstigneev, Korotkov, 2016). Но в тоже время семенная кожура ели сибирской обладает высокой проницаемостью, что позволяет при благоприятных условиях обеспечить зародыш достаточным количеством кислорода и воды, необходимым для начального этапа прорастания семени (Донец и др, 2012).

В **прегенеративном периоде** выделяют четыре онтогенетических состояния – состояние проростка, ювенильное, имматурное и виргинильное. В связи со значительным варьированием морфометрических параметров и степени разветвленности кроны особей имматурного и виргинильного возрастных состояний при описании онтогенеза ели сибирской, вслед за Т.А. Комаровой (Комарова, 2011), каждое из них было разбито на три стадии: начальную, промежуточную и позднюю.

**Проростки** ели сибирской на первом году жизни представляют собой одноосные растения высотой 3–4 см, имеющие гипокотиль, 6–7 игловидных, трехгранных в поперечном сечении, слегка изогнутых семядолей длиной до 15 мм и верхушечную почку (рис. 3.1, а). По литературным данным число семядолей у ели сибирской может варьировать от 4 до 9 (Попов и др., 2015б). К концу вегетационного периода гипокотиль проростка одревесневает. На следующий год из верхушечной почки развивается эпикотиль длиной от 0.5 до 2 см с хвоей ювенильного типа, длина которой не превышает 10 мм, а диаметр равен 0.4–0.5 мм (рис. 3.1, б). Высота проростка на второй год жизни составляет 4–5 см.

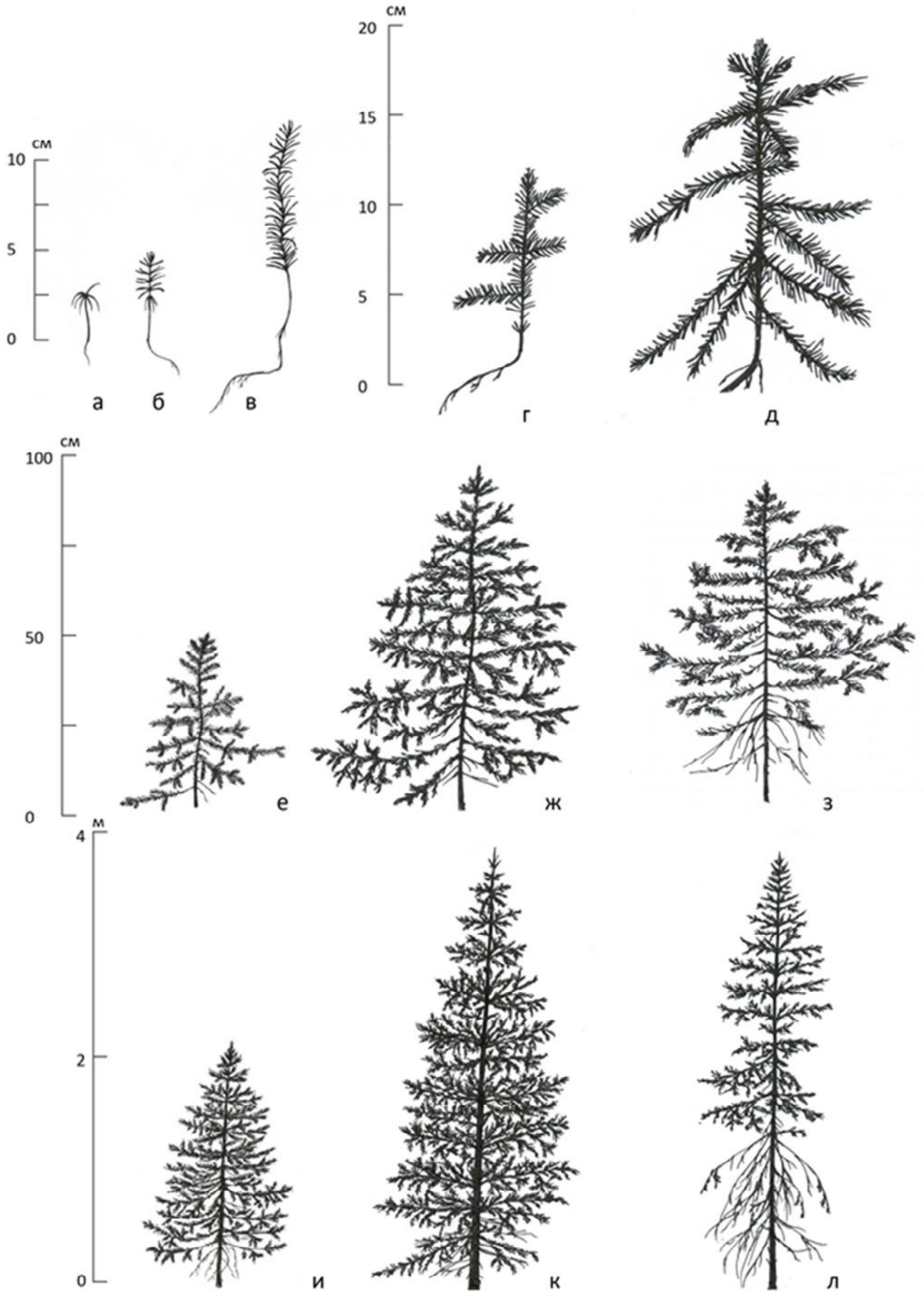


Рисунок 3.1. Онтогенетические состояния и стадии прегенеративного периода *Picea obovata* в субклимаксовом северотаежном сосново-еловом сообществе

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.

**Ювенильные растения** в отличие от проростков не имеют живых семядолей, фотосинтетические реакции происходят исключительно в ювенильной хвое теневого типа, позволяющей более интенсивно улавливать рассеянный свет. В сухом виде семядоли могут сохраняться на побеге в течение 2–4 лет (Давыдычев, Кулагин, 2010). Надземная часть ювенильных особей не ветвится и в зависимости от условий произрастания может состоять из 2–16 междоузлий, каждый из которых соответствует одному году жизни. Нарастание побега происходит по моноподиальному типу, который характерен для хвойных видов. Подземная часть растений представляет собой гипокотиль с несколькими придаточными и боковыми корнями. За счет того, что его базальная часть полегает, включая и первые осевые приросты, формируется многолетнее одревесневающее корневище – ксилоризом (Давыдычев, Кулагин, 2010).

Размеры ювенильных особей ели колеблются по высоте в пределах 3–12 см, по диаметру основания осевого побега – от 0.6 до 1.6 мм (рис. 3.1, в; табл. 3.1). Величина годового верхушечного прироста составляет 0.6–1.7 см год<sup>-1</sup>. Причем более интенсивное развитие особей происходит на микроповышениях и на разлагающейся древесине упавших деревьев, формирующих ветровальные комплексы в результате оконной динамики субклимаксового сообщества. В таких условиях при отсутствии конкуренции и затенения со стороны растений нижнего яруса ювенильные особи ели в течение 3–4 лет переходят в следующую онтогенетическую стадию, сохраняя высокий уровень жизненного состояния (I–II категории). В случае высокой сомкнутости напочвенного покрова особи развиваются в среднем в течение 10 лет, для них характерен замедленный рост и III–IV категории виталитета. Причем чем дальше растение находится в условиях светового минимума и конкурентного давления со стороны растений напочвенного яруса, тем меньше у него остается потенциала для наращивания биомассы и поддержания положительного баланса органических веществ, что в конечном итоге приводит к истощению и гибели особи (Малкина и др., 1970; Алексеев, 1975; Evstigneev, Korotkov, 2016).

В **имматурное состояние** ель сибирская вступает с началом образования боковых побегов, тем самым формируя крону, для которой характерны небольшие размеры и слабая разветвленность. Порядок ветвления боковых ветвей варьирует от второго по пятый. Хвоя на

побегах приобретает взрослый тип строения: она уплощается в дорзо-вентральном направлении, увеличиваясь в ширину и длину.

Высота имматурных особей *P. obovata* может варьировать от 5 см до 2 м, диаметр основания ствола – от 0.1 до 7 см (табл. 3.1). Скорость роста осевого и боковых побегов значимо не отличается, либо разница между ними составляет не более 6%. Сравнительно близкие темпы роста побегов определяют широко-конусовидную форму кроны: ее диаметр в 1.2–1.7 раз превышает протяженность. Величина линейных приростов главной и боковых осей, а также общее число боковых побегов на стволе последовательно двукратно возрастают при переходе с одной стадии на другую.

Таблица 3.1. Параметры особей *Picea obovata* ювенильного состояния и трех стадий имматурного состояния в субклимаксовом северотаежном сосново-еловом сообществе

Параметры	Онтогенетические состояния и стадии			
	<i>j</i>	<i>im<sub>1</sub></i>	<i>im<sub>2</sub></i>	<i>im<sub>3</sub></i>
Объем выборки, экз.	<b>5</b>	<b>57</b>	<b>186</b>	<b>67</b>
Высота, м	<u>0.06±0.04</u> 0.03–0.12	<u>0.15±0.06c</u> 0.05–0.27	<u>0.33±0.14b</u> 0.10–0.74	<u>0.94±0.34a</u> 0.47–2.20
Диаметр основания ствола, см	<u>0.11±0.05</u> 0.06–0.16	<u>0.36±0.11c</u> 0.10–0.60	<u>0.75±0.28b</u> 0.29–1.6	<u>2.1±0.9a</u> 0.95–7.0
Диаметр ствола на высоте 1.3 м, см	–	–	–	<u>1.5±1.3</u> 0.5–4.1
Возраст, лет	<u>7±6</u> 2–16	<u>13±4c</u> 4–20	<u>21±5b</u> 11–29	<u>33±17a</u> 21–88
Объем выборки, экз.	<b>5</b>	<b>17</b>	<b>60</b>	<b>20</b>
Диаметр кроны, м	–	<u>0.11±0.05c</u> 0.03–0.20	<u>0.25±0.10b</u> 0.06–0.57	<u>0.60±0.14a</u> 0.44–1.07
Протяженность кроны, м	–	<u>0.10±0.03</u> 0.05–0.15	<u>0.15±0.09</u> 0.03–0.40	<u>0.48±0.08</u> 0.35–0.58
Высота основания нижней живой ветви, см	–	<u>4.5±2.4b</u> 1–9.5	<u>9.4±7.3b</u> 0.3–39.5	<u>26.5±10.1a</u> 8–47
Максимальный порядок ветвления	–	<u>2.1±0.4c</u> 2–3	<u>3.3±0.5b</u> 3–4	<u>4.3±0.5a</u> 4–5
Число боковых ветвей II-го порядка, шт.	–	<u>12±6.6c</u> 3–31	<u>31±12.7b</u> 4–63	<u>60±18.4a</u> 21–86
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	<u>1.1±0.5</u> 0.6–1.7	<u>1.0±0.5c</u> 0.5–3.2	<u>1.6±0.5b</u> 0.7–2.6	<u>3.3±0.9a</u> 1.9–5.7
Текущий линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	<u>0.7±0.4</u> 0.4–1.0	<u>1.6±0.6c</u> 0.7–2.9	<u>3.3±1.4b</u> 1.1–7.6	<u>6.3±2.0a</u> 3.0–11.4
Текущий линейный прирост боковых ветвей II-го порядка в верхней части кроны, см год <sup>-1</sup>	–	<u>1.5±0.6c</u> 0.3–2.6	<u>2.9±1.0b</u> 1.1–5.3	<u>4.7±1.1a</u> 2.7–7.3
Текущий линейный прирост боковых ветвей II-го порядка в средней части кроны, см год <sup>-1</sup>	–	<u>0.9±0.2c</u> 0.7–1.2	<u>2.2±0.8b</u> 1.0–3.8	<u>3.7±1.1a</u> 2.2–5.9
Текущий линейный прирост боковых ветвей II-го порядка в нижней части кроны, см год <sup>-1</sup>	–	<u>0.8±0.2c</u> 0.5–1.2	<u>1.5±0.6b</u> 0.6–2.8	<u>3.0±1.0a</u> 1.2–5.1

Примечание. Над чертой – среднее значение и стандартное отклонение, под чертой – диапазон значений; разными буквенными индексами отмечены средние величины параметров особей конкретного онтогенетического состояния, значимо различающиеся ( $P < 0.05$ ) на разных стадиях данного состояния.

Возраст особей имматурного состояния варьирует от 4 до 88 лет. Продолжительность пребывания растений ели на каждой стадии, прежде всего, связана с условиями роста, т.е. уровнем напряженности конкуренции в конкретных микроместообитаниях. Чем более они благоприятны, тем быстрее идет процесс онтогенеза. Более 80% исследованных имматурных особей *P. obovata* способны перейти в позднюю стадию имматурного состояния в возрасте 20–30 лет.

Имматурные растения *начальной стадии* отличаются слабо развитой кроной, диаметр которой не превышает 20 см, а протяженность – 15 см (табл. 3.1). Соотношение протяженности кроны к ее диаметру в среднем равно 0.8. Число боковых ветвей II-го порядка ветвления у исследованных растений *P. obovata* варьирует от 3 до 30 шт. (рис. 3.1, *з, д*), в единичных случаях встречаются ветви III-го порядка. Средняя высота особей составляет 15.3 см, при максимальных значениях более 25 см. Средний диаметр осевого побега равен 0.4 см. Средний линейный прирост ствола в среднем составляет 1.0 см год<sup>-1</sup>. Скорость текущего (за последние 3–5 лет) роста боковых и осевых побегов в верхней части кроны значимо не различается и варьирует от 0.3 до 2.6 см год<sup>-1</sup> при среднем значении 1.5 см год<sup>-1</sup>. В средней части кроны скорость роста боковых ветвей в среднем равна 0.9 см год<sup>-1</sup>, в нижней – 0.8 см год<sup>-1</sup>. Средняя высота основания нижней боковой ветви составляет 4.5 см.

Возраст особей начальной стадии имматурного состояния колеблется от 4 до 20 лет, причем у 50% растений он составляет 13–18 лет. Продолжительность стадии варьирует от условий произрастания конкретной особи. При оптимальных условиях произрастания особь начальной стадии способна перейти на промежуточную в течение 7 лет, в условиях жесткой конкуренции при недостатке питательных веществ и освещения продолжительность начальной стадии увеличивается почти до 20 лет.

При анализе виталитетной структуры имматурных особей ели было выявлено, что более 90% от общего числа обладают низким уровнем жизненного состояния (рис. 3.2, *а*), что, прежде всего, проявляется в степени разветвленности кроны и состоянии хвои (хлороз, некроз). Половина особей начальной стадии относятся к категории усыхающих, т.е. находятся в критическом состоянии. Важно отметить, что для этой стадии онтогенеза размерные и ростовые параметры не имеют тесной связи с уровнем виталитета ( $r=0.12-0.34$ ,  $P>0.05$ ; табл. 3.3), за исключением протяженности кроны, для которого характерна слабая связь с уровнем жизненного состояния ( $r=0.50$ ,  $P<0.05$ ). Таким образом, как и в случае с ювенильными растениями, основным критерием оценки жизненного состояния является густота охвоения побегов и внешний вид хвои. При отсутствии значимых различий все же средние значения по исследованным морфометрическим характеристикам усыхающих особей ели ниже, чем у сильно ослабленных (рис. 3.1, *з, д*).

Таблица 3.2. Параметры особей *Picea obovata* прегенеративного периода онтогенеза разного жизненного состояния в субклимаксовом северотаежном лесном сообществе

Параметры	Онтогенетические стадии											
	<i>im</i> <sub>1</sub>		<i>im</i> <sub>2</sub>		<i>im</i> <sub>3</sub>		<i>v</i> <sub>1</sub>		<i>v</i> <sub>2</sub>		<i>v</i> <sub>3</sub>	
Категории виталитета	I-II	III-IV	I-II	III-IV	I-II	III-IV	I-II	III-IV	I-II	III-IV	I-II	III-IV
Объем выборки, экз.	–	<b>40</b>	<b>26</b>	<b>110</b>	<b>18</b>	<b>33</b>	<b>5</b>	<b>20</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>3</b>	<b>11</b>
Высота, м	–	<u>0.15±0.06</u> 0.05–0.27	<u>0.4±0.1</u> 0.2–0.7	<u>0.3±0.1</u> 0.1–0.7	<u>0.8±0.2</u> 0.5–1.4	<u>1.0±0.4</u> 0.6–2.2	<u>2.1±0.6</u> 1.4–3.0	<u>2.5±0.7</u> 1.4–3.8	<u>3.9±0.8</u> 2.6–4.8	<u>4.0±0.7</u> 3.2–5.2	<u>5.8±0.6</u> 5.0–6.4	<u>5.8±0.7</u> 4.6–7.3
Диаметр основания ствола, см	–	<u>0.36±0.11</u> 0.1–0.6	<u>1.0±0.3</u> 0.6–1.6	<u>0.7±0.3</u> 0.3–1.6	<u>1.8±0.6</u> 1.0–3.4	<u>2.2±1.0</u> 1.2–7.0	<u>4.7±1.3</u> 2.7–6.0	<u>4.7±1.5</u> 2.6–8.9	<u>7.6±1.9</u> 5.2–10.9	<u>6.9±1.1</u> 5.0–8.6	<u>10.6±1.9</u> 8.1–12.5	<u>10.8±2.3</u> 8.4–16.3
Возраст, лет	–	<u>13±4.2</u> 4–20	–	<u>21±4.9</u> 11–29	–	<u>33±16.9</u> 21–88	–	<u>56±12.3</u> 36–85	<u>62±26.1</u> 42–113	<u>89±39.9</u> 64–169	<u>54±4.24</u> 51–57	<u>93±29.4</u> 61–163
Объем выборки, экз.	–	<b>14</b>	<b>9</b>	<b>63</b>	<b>3</b>	<b>12</b>	<b>5</b>	<b>17</b>	<b>11</b>	<b>11</b>	<b>3</b>	<b>7</b>
Диаметр кроны, м	–	<u>0.1±0.05</u> 0.03–0.2	<u>0.3±0.1</u> 0.2–0.6	<u>0.2±0.1</u> 0.1–0.5	<u>0.6±0.3</u> 0.5–1.1	<u>0.6±0.1</u> 0.5–0.9	<u>1.2±0.3</u> 0.9–1.5	<u>1.0±0.3</u> 0.5–1.6	<u>1.6±0.4</u> 1.1–2.5	<u>1.5±0.3</u> 1.0–2.0	<u>1.8±0.2</u> 1.7–2.0	<u>2.1±0.4</u> 1.6–2.5
Протяженность кроны, м	–	<u>0.09±0.03</u> 0.05–0.15	<u>0.3±0.1</u> 0.2–0.4	<u>0.14±0.08</u> 0.03–0.35	<u>0.58</u> 0.58	<u>0.5±0.7</u> 0.4–0.5	<u>1.4±0.6</u> 0.9–2.3	<u>1.5±0.7</u> 0.6–3.2	<u>3.2±0.8</u> 1.9–4.1	<u>3.1±0.7</u> 2.1–4.2	<u>4.9±0.7</u> 4.4–5.7	<u>4.7±0.7</u> 3.8–5.4
Объем выборки, экз.	–	<b>21</b>	<b>7</b>	<b>27</b>	<b>4</b>	<b>15</b>	–	–	–	–	–	–
Число боковых ветвей II-го порядка, шт.	–	<u>12±6.6</u> 3–31	<u>43±12.0a</u> 30–63	<u>28±11.2b</u> 4–58	<u>61±23.6</u> 36–86	<u>60±17.8</u> 21–85	–	–	–	–	–	–
Объем выборки, экз.	–	<b>32</b>	<b>20</b>	<b>48</b>	<b>17</b>	<b>30</b>	<b>4</b>	<b>13</b>	<b>3</b>	–	–	–
Текущий линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	–	<u>1.6±0.6</u> 0.7–2.9	<u>4.3±1.3a</u> 2.1–6.7	<u>2.9±1.3b</u> 1.1–7.6	<u>7.1±2.4a</u> 4.2–11.2	<u>5.9±1.7b</u> 3.0–11.4	<u>8.8±3.4</u> 4.3–8.3	<u>7.2±3.0</u> 4.4–14.2	<u>17.0±6.4</u> 11.3–24.0	–	–	–
Текущий линейный прирост боковых ветвей II-го порядка в верхней части кроны, см год <sup>-1</sup>	–	<u>1.4±0.6</u> 0.3–2.6	<u>3.6±0.9a</u> 1.7–5.3	<u>2.6±0.9b</u> 1.1–5.3	<u>5.2±1.1a</u> 3.2–7.3	<u>4.5±1.0b</u> 2.7–6.5	<u>4.6±0.9</u> 3.8–5.7	<u>4.6±1.0</u> 3.2–6.0	<u>7.0±1.3</u> 5.8–8.3	–	–	–

Примечание. Условные обозначения: I – здоровые, II – умеренно ослабленные, III – сильно ослабленные, IV – усыхающие. Над чертой – среднее значение и стандартное отклонение, под чертой – диапазон значений; разными буквенными индексами отмечены средние величины параметров определенной стадии онтогенеза, значимо различающиеся ( $P < 0.05$ ) при разном уровне жизненного состояния (I–II или III–IV).

Корреляционный анализ показал, что размеры ствола имматурных особей начальной стадии имеют положительную связь с диаметром кроны ( $r=0.57$ ,  $P<0.01$ ;  $r=0.75$ ,  $P<0.001$ ; табл. 3.3), скоростью роста осевого и боковых побегов ( $r=0.56$ ,  $P<0.01$ ;  $r=0.73$ ,  $P<0.001$ ) и возрастом ( $r=0.67-0.83$ ,  $P<0.001$ ).

Особи ели сибирской *промежуточной стадии* имматурного состояния обладают более разветвленной кроной по сравнению с предыдущей стадией (рис. 3.1, е). Число боковых ветвей II-го порядка составляет от 4 до 63 шт. Максимальный порядок ветвления для большинства особей III-ий, но у 30% имматурных встречается IV-ый. Диаметр кроны составляет в среднем 25 см, протяженность – около 15 см, соотношение протяженности к диаметру – 0.6. Высота основания нижней боковой ветви в среднем равна 9.4 см и значимо не различается с соответствующим показателем имматурных растений начальной стадии. Варьирование по данным признакам колеблется от 5 до 10 крат. Высота  $im_2$ -особей равна 10–75 см, что более чем в два раза превышает показатели особей начальной стадии (табл. 3.1). Диаметр основания ствола варьирует от 0.3 до 1.6 см. Средний линейный прирост ствола в среднем равен 1.6 см год<sup>-1</sup>. Скорость роста главной и боковых осей II-го порядка в верхней части кроны увеличивается в 2 раза по сравнению с показателями  $im_1$ -особей, причем оба параметра значимо между собой не отличаются и в среднем равны 3.1 см год<sup>-1</sup>. Прирост бокового побега в средней части кроны составляет 2.2 см год<sup>-1</sup>, в нижней – 1.5 см год<sup>-1</sup>.

Возраст имматурных растений промежуточной стадии находится в пределах от 11 до 29 лет, а продолжительность данного состояния составляет ~10–20 лет.

Не более 10% особей ели рассматриваемой стадии обладают относительно высоким уровнем жизненности (II категория), но абсолютное большинство пребывают в сильно ослабленном или усыхающем состоянии (рис. 3.2, б). Для них характерен замедленный рост главного и боковых побегов (на 20–60%) и почти в 2 раза меньшее число боковых побегов II-го порядка ветвления (табл. 3.2).

Для  $im_2$ -особей выявлена слабая, но достоверная зависимость морфометрических параметров от уровня виталитета ( $r=0.29-0.37$ ,  $P<0.001$ ; табл. 3.3). Так же, как и в случае с начальной стадией имматурного состояния, была установлена положительная связь протяженности кроны с уровнем виталитета ( $r=0.59$ ,  $P<0.001$ ). Промежуточная стадия имматурного состояния характеризуется более тесной связью размерных и ростовых признаков ( $r=0.64-0.86$ ,  $P<0.001$ ), высота и диаметр ствола скоррелированы с возрастом особей ( $r=0.78-0.79$ ,  $P<0.001$ ).

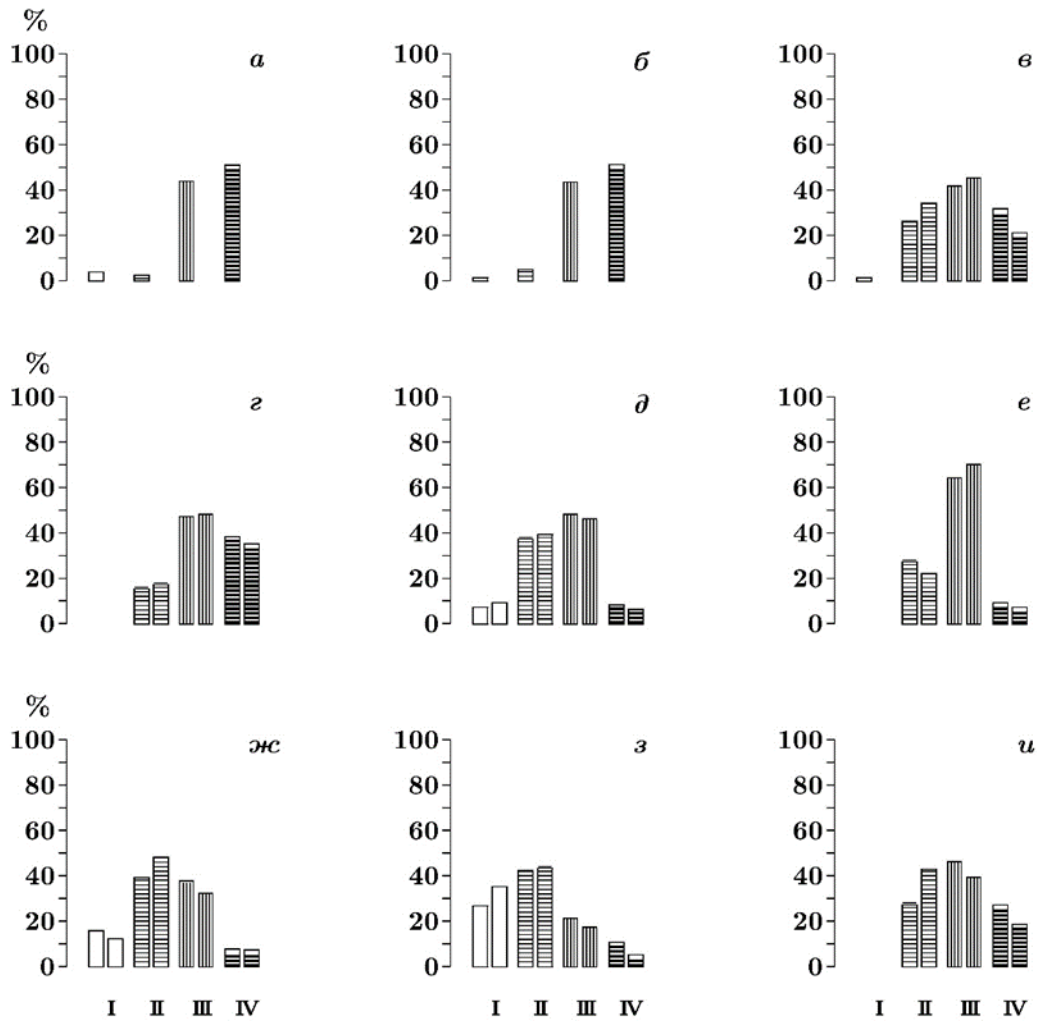


Рисунок 3.2. Виталитетная структура особей *Picea obovata* разных онтогенетических стадий и состояний в субклимаксовом северотаежном сосново-еловом сообществе

Примечание. Условные обозначения: а –  $im_1$ ; б –  $im_2$ ; в –  $im_3$ ; г –  $v_1$ ; д –  $v_2$ ; е –  $v_3$ ; ж –  $g_1$ ; з –  $g_2$ ; и –  $g_3$ . По горизонтали: категории состояния (I – здоровые, II – умеренно ослабленные, III – сильно ослабленные, IV – усыхающие). По оси ординат: доля участия, %. Первый столбик – по числу особей, второй столбик – по объему стволов.

Растения ели, находящиеся на *поздней стадии* имматурного состояния, отличаются более крупными размерами: высота и диаметр основания в среднем увеличивается по сравнению с  $im_2$ -особями почти в 3 раза (94.1 см и 2.1 см; табл. 3.1). На высоте 1.3 м диаметр ствола равен 0.5–4.1 см. Форма кроны широко-конусовидная. Отношение длины кроны к ее диаметру составляет 0.8 при средних значениях этих параметров 47.8 и 59.9 см соответственно. Первая живая нижняя боковая ветвь сохраняется на высоте 26.5 см, что в 3 раза превышает соответствующий показатель  $im_2$ -особей. Число боковых побегов II-го порядка возрастает в 2 раза при сопоставлении с предшествующей стадией (рис. 3.1, ж, з; табл. 3.1). Максимальный порядок ветвления IV-ый, но у 30% особей встречается V-ый,

благодаря чему крона становится более разветвленной. Средний линейный прирост ствола равен 3.3 см год<sup>-1</sup>. Скорость роста осевого побега в 1.6 раза превышает скорость роста боковых побегов в верхней части кроны (6.3 и 4.7 см год<sup>-1</sup> соответственно), вследствие чего вершина кроны становится более заостренной. В средней части кроны боковые ветви растут со скоростью 3.7 см год<sup>-1</sup>. Средний прирост нижней боковой ветви составляет 3 см год<sup>-1</sup>, что является максимальной скоростью роста в нижней части кроны на протяжении всего развития ели сибирской. Возраст имматурных растений поздней стадии составляет ~20–90 лет.

Продолжительность стадии может варьировать от 15 до 70 лет. Подобное длительное пребывание особи в имматурном состоянии рассматривается как важное свойство растения в сохранении жизнеспособности при лимитирующих факторах среды: низкий уровень освещенности, обеспеченности влагой и элементами питания (Работнов, 1950а).

Для *im<sub>3</sub>*-особей ели в отличие от имматурных растений первых двух стадий характерен более высокий уровень жизненного состояния. Доля усыхающих особей снижается с 55 до 35%, доля умеренно ослабленных возрастает с 2–5 до 25–30%, что свидетельствует о гибели большинства растений IV категории виталитета на границе промежуточной и поздней стадий имматурного состояния (рис. 3.2, в). Как показал сравнительный анализ, неугнетенные особи (I–II категория) обладают более интенсивным ростом ствола и боковых побегов (табл. 3.2). Средние значения их размерных параметров также оказались несколько выше, хотя это не удалось подтвердить статистически (рис. 3.1, ж, з).

Кроме того, для особей поздней стадии имматурного состояния отмечена и более тесная связь морфометрических параметров с возрастом ( $r=0.84-0.95$ ,  $P<0.001$ ; табл. 3.3), но при этом отсутствуют корреляции между категорией виталитета и размерами ствола, и скоростью роста главной и боковых осей.

В целом имматурные растения в субклимаксовом сообществе обладают низким уровнем жизненного состояния и высокой вариабельностью значений размерных и ростовых признаков, что, по-видимому, связано с мозаичностью условий микроместообитаний.

Таблица 3.3. Значения коэффициента корреляции анализируемых параметров иматурных особей *P. obovata* в субклимаксовом северотаежном лесном сообществе

Параметры	<i>H</i>	<i>D<sub>0</sub></i>	<i>A</i>	<i>Dcr</i>	<i>Hcr</i>	<i>II</i>	<i>II</i>	<i>V</i>
	<b>Im<sub>1</sub></b>							
Высота ( <i>H</i> ), м	1	0.69***	0.67***	0.57**	не опр.	0.73***	0.73***	0.12
Диаметр основания ствола ( <i>D<sub>0</sub></i> ), см		1	0.83***	0.75*	не опр.	0.32	0.56**	0.17
Возраст ( <i>A</i> ), лет			1	не опр.	не опр.	не опр.	не опр.	0.32
Диаметр кроны ( <i>Dcr</i> ), м				1	не опр.	не опр.	не опр.	0.50*
Протяженность кроны ( <i>Hcr</i> ), м					1	не опр.	не опр.	не опр.
Текущий линейный прирост ствола ( <i>Ia</i> ), см год <sup>-1</sup>						1	0.79***	0.34
Текущий линейный прирост боковых ветвей II-го порядка в верхней части кроны ( <i>II</i> ), см год <sup>-1</sup>							1	0.36
Категория виталитета ( <i>V</i> )								1
	<b>Im<sub>2</sub></b>							
Высота ( <i>H</i> ), м	1	0.87***	0.79***	0.76***	0.89***	0.81***	0.83***	0.29***
Диаметр основания ствола ( <i>D<sub>0</sub></i> ), см		1	0.78***	0.75***	0.78***	0.69***	0.74***	0.37***
Возраст ( <i>A</i> ), лет			1	0.12	0.12	0.31	0.48**	0.07
Диаметр кроны ( <i>Dcr</i> ), м				1	0.59***	0.64***	0.86***	0.37***
Протяженность кроны ( <i>Hcr</i> ), м					1	0.11	0.29	0.59***
Текущий линейный прирост ствола ( <i>Ia</i> ), см год <sup>-1</sup>						1	0.90***	0.44***
Текущий линейный прирост боковых ветвей II-го порядка в верхней части кроны ( <i>II</i> ), см год <sup>-1</sup>							1	0.52***
Категория виталитета ( <i>V</i> )								1
	<b>Im<sub>3</sub></b>							
Высота ( <i>H</i> ), м	1	0.90***	0.84***	0.84***	не опр.	0.26	0.21	0.28*
Диаметр основания ствола ( <i>D<sub>0</sub></i> ), см		1	0.95***	0.80***	не опр.	0.21	0.16	0.19
Возраст ( <i>A</i> ), лет			1	не опр.	не опр.	не опр.	не опр.	0.15
Диаметр кроны ( <i>Dcr</i> ), м				1	не опр.	0.73***	0.68**	0.14
Протяженность кроны ( <i>Hcr</i> ), м					1	не опр.	не опр.	не опр.
Текущий линейный прирост ствола ( <i>Ia</i> ), см год <sup>-1</sup>						1		0.35*
Текущий линейный прирост боковых ветвей II-го порядка в верхней части кроны ( <i>II</i> ), см год <sup>-1</sup>							1	0.28
Категория виталитета ( <i>V</i> )								1

Примечание. Условные обозначения: \* – значения коэффициента корреляции при  $P < 0.05$ , \*\* – при  $P < 0.01$ , \*\*\* – при  $P < 0.001$ ; не опр. – коэффициент корреляции не был определен.

Границу между промежуточной и поздней стадиями имматурного состояния можно рассматривать как значимый качественный рубеж второго порядка по отношению к границам между разными состояниями онтогенеза, проявляющиеся в изменении степени выраженности определенных морфологических и физиологических признаков (Злобин, 2009). Отражается данный рубеж в повышении уровня виталитета на 30%. Максимальный период пребывания особей ели сибирской на поздней стадии имматурного состояния по сравнению с промежуточной возрастает примерно вдвое – с 30 до 70 лет, что является еще одним свидетельством важности рассматриваемого рубежа в онтогенезе изученного вида.

Переход особи ели сибирской в **виргинильное состояние** возможен при значительном увеличении скорости роста осевого побега, за счет чего форма кроны становится удлинено-конусовидной. В зависимости от стадии онтогенеза соотношение верхушечных приростов ствола и бокового побега в среднем варьирует от 1.6 до 2.3, в то время как у имматурных особей оно изменялось в пределах от 1 до 1.6. Активный прирост главной оси отрицательно сказывается на росте и состоянии нижних ветвей, вследствие чего, нижняя граница кроны располагается на высоте 0.6–1.0 м. Средний прирост нижней живой боковой ветви варьирует от 2.2 до 2.8 см год<sup>-1</sup>. В средней части кроны скорость роста боковых ветвей составляет ~4 см год<sup>-1</sup>, что соответствует показателям предшествующей стадии. Протяженность кроны в 1.3–2.3 раза превышает ее диаметр. Число боковых ветвей увеличивается вдвое. Появляются побеги VI–VII-го порядка ветвления. Общая высота виргинильных растений колеблется от 1.4 до 1.7 м, диаметр основания ствола составляет от 2.6 до 16.3 см.

В нижней части ствола формируется корка серо-коричневого цвета, высота растрескивания которой в среднем составляет 0.6–0.7 м при варьировании от 0.2 до 1.5 м. В этот период онтогенеза у особей ели формируется поверхностная корневая система с преобладанием придаточных корней (Серебряков, 1952).

Продолжительность виргинильного состояния составляет 15–135 лет. Возраст особей варьирует от 30 до 170 лет. При анализе виталитетной структуры у виргинильных растений ели отмечен в целом более высокий уровень жизненного состояния, чем у имматурных (рис. 3.2, г–е). Доля особей I–II-ой категории виталитета на отдельных стадиях составляет 20–50%.

Растения *начальной стадии* виргинильного состояния достигают в высоту 1.4–3.8 м, диаметр основания ствола изменяется от 2.6 до 8.9 см, диаметр на высоте 1.3 м – от 0.5 до 6.0 см (табл. 3.4). Средний линейный прирост ствола равен 5.8 см год<sup>-1</sup>. Формирование конусовидной формы кроны обусловлено ускорением роста главной оси. Вершина кроны становится более острой за счет превышения прироста ствола над приростом боковых побегов II-го порядка ветвления в среднем в 1.7 раз. Протяженность кроны превышает величину диаметра в 1.3 раза (рис. 3.1, и). В нижней части кроны боковые ветви сохраняют

горизонтальное направление роста, что характерно и для имматурных особей: базальная и апикальная части боковых побегов находятся на одинаковой высоте от поверхности почвы – около 0.6 м. У большинства виргинильных особей начальной стадии (около 60%) встречается V–VI-ый порядок ветвления, в единичных случаях – VII-ой. Корка ствола серо-коричневая мелкочешуйчатой текстуры. Высота поднятия растрескивания корки составляет в среднем 0.5 м.

Таблица 3.4. Параметры особей *Picea obovata* виргинильного и генеративного состояний в субклимаксовом северотаежном сообществе

Параметры	Онтогенетические стадии					
	$v_1$	$v_2$	$v_3$	$g_1$	$g_2$	$g_3$
Объем выборки, экз.	<b>33</b>	<b>25</b>	<b>15</b>	<b>43</b>	<b>40</b>	<b>11</b>
Высота, м	$\frac{2.4 \pm 0.7c}{1.4-3.8}$	$\frac{3.9 \pm 0.7b}{2.6-5.2}$	$\frac{5.8 \pm 0.6a}{4.6-7.3}$	$\frac{7.8 \pm 2.6c}{3.5-13.5}$	$\frac{14.0 \pm 2.5b}{8.9-20.5}$	$\frac{18.1 \pm 2.1a}{15.4-22.1}$
Диаметр основания ствола, см	$\frac{4.7 \pm 1.4c}{2.6-8.9}$	$\frac{7.2 \pm 1.5b}{5.0-10.9}$	$\frac{10.7 \pm 2.1a}{8.1-16.3}$	$\frac{13.6 \pm 4.3c}{6.0-23.2}$	$\frac{26.2 \pm 6.4b}{15.5-41.0}$	$\frac{36.5 \pm 6.9a}{25.5-46.5}$
Диаметр ствола на высоте 1.3 м, см	$\frac{2.4 \pm 1.2c}{0.5-6.0}$	$\frac{4.7 \pm 0.9b}{3.3-6.6}$	$\frac{7.4 \pm 1.8a}{6.0-13.4}$	$\frac{9.6 \pm 3.3c}{4.1-15.3}$	$\frac{19.5 \pm 4.2b}{12.7-29.0}$	$\frac{28.1 \pm 6.7a}{19.2-39.2}$
Возраст, лет	$\frac{56 \pm 12b}{36-85}$	$\frac{76 \pm 35ab}{42-169}$	$\frac{87 \pm 31a}{51-163}$	$\frac{129 \pm 53c}{51-267}$	$\frac{220 \pm 61b}{105-368}$	$\frac{289 \pm 48a}{249-371}$
Объем выборки, экз.	<b>18</b>	<b>17</b>	<b>11</b>	<b>28</b>	<b>24</b>	<b>10</b>
Диаметр кроны, м	$\frac{1.1 \pm 0.3c}{0.5-1.6}$	$\frac{1.6 \pm 0.3b}{1.0-2.5}$	$\frac{2.0 \pm 0.3a}{1.6-2.5}$	$\frac{2.0 \pm 0.6b}{0.8-3.2}$	$\frac{2.6 \pm 0.7a}{1.4-4.5}$	$\frac{2.7 \pm 0.5a}{1.9-3.3}$
Протяженность кроны, м	$\frac{1.4 \pm 0.6c}{0.6-3.2}$	$\frac{3.1 \pm 0.7b}{1.9-4.2}$	$\frac{4.7 \pm 0.6a}{3.4-5.7}$	$\frac{6.7 \pm 2.5c}{2.4-11.2}$	$\frac{12.8 \pm 2.4b}{7.9-18.2}$	$\frac{15.5 \pm 2.3a}{12.7-19.9}$
Высота нижней границы кроны, м	$\frac{0.6 \pm 0.2}{0.3-1.0}$	$\frac{0.8 \pm 0.2}{0.4-1.6}$	$\frac{1.0 \pm 0.4}{0.6-1.9}$	$\frac{1.3 \pm 0.7b}{0.4-3.3}$	$\frac{1.4 \pm 1.0b}{0.1-3.5}$	$\frac{2.6 \pm 0.8a}{0.7-3.9}$
Максимальный порядок ветвления	$\frac{4.9 \pm 0.9b}{4-7}$	$\frac{5.7 \pm 0.9a}{4-7}$	$\frac{6.2 \pm 1.1a}{5-8}$	$\frac{6.1 \pm 0.6b}{5-7}$	$\frac{7.3 \pm 1a}{6-10}$	$\frac{8 \pm 1.2a}{7-10}$
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	$\frac{5.8 \pm 1.1b}{3.8-7.5}$	$\frac{6.5 \pm 2.4ab}{2.5-11.2}$	$\frac{7.5 \pm 2.3a}{4.5-11.6}$	$\frac{6.8 \pm 2.4}{2.6-14.9}$	$\frac{6.8 \pm 2.3}{3.8-13.6}$	$\frac{6.3 \pm 0.9}{4.9-7.7}$
Объем выборки, экз.	<b>14</b>	<b>13</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>9</b>	<b>7</b>
Текущий линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	$\frac{7.6 \pm 3.1b}{4.3-14.2}$	$\frac{13.8 \pm 8.3a}{4.1-24.0}$	Н.д.	$\frac{15.5 \pm 5.5a}{8.6-21.0}$	$\frac{12.4 \pm 0.1a}{12.3-12.5}$	$\frac{8.0 \pm 0.8b}{7.4-8.5}$
Текущий линейный прирост боковых ветвей II-го порядка в верхней части кроны, см год <sup>-1</sup>	$\frac{4.6 \pm 0.9b}{3.2-6.0}$	$\frac{5.9 \pm 2.3a}{2.8-8.3}$	Н.д.	$\frac{7.2 \pm 1.3ab}{5.8-9.4}$	$\frac{8.9 \pm 1.3a}{6.6-11.2}$	$\frac{5.7 \pm 0.7b}{5.6-5.8}$
Текущий линейный прирост боковых ветвей II-го порядка в средней части кроны, см год <sup>-1</sup>	$\frac{4.1 \pm 1.5}{1.1-8.1}$	$\frac{3.8 \pm 1.1}{2.0-5.6}$	Н.д.	$\frac{4.0 \pm 0.9}{2.8-5.2}$	$\frac{4.4 \pm 1.3}{3.4-5.3}$	$\frac{3.7 \pm 0.1}{3.6-3.8}$
Текущий линейный прирост боковых ветвей II-го порядка в нижней части кроны, см год <sup>-1</sup>	$\frac{2.3 \pm 1.1}{0.7-4.7}$	$\frac{2.2 \pm 0.9}{1.1-4.8}$	$\frac{2.8 \pm 0.9}{1.6-4.1}$	$\frac{2.2 \pm 0.7}{1.1-3.5}$	$\frac{2.6 \pm 0.6}{1.9-4.0}$	$\frac{2.6 \pm 0.6}{1.1-3.2}$
Высота поднятия растрескивания корки, м	$\frac{0.5 \pm 0.3}{0.2-1.0}$	$\frac{0.6 \pm 0.4}{0.1-1.5}$	$\frac{0.6 \pm 0.2}{0.3-0.8}$	$\frac{1.1 \pm 1.2c}{0.1-5}$	$\frac{4.6 \pm 3.4b}{0.6-11}$	$\frac{6.9 \pm 4.2a}{0.3-11}$

Примечание. Над чертой – среднее значение и стандартное отклонение, под чертой – диапазон значений; разными буквенными индексами отмечены средние величины параметров особей, значимо различающиеся ( $P < 0.05$ ) на разных стадиях для виргинильного состояния и на разных состояниях для генеративного периода онтогенеза. Н.д. – нет данных.

Возраст особей начальной стадии виргинильного состояния изменяется в пределах от 36 до 85 лет при среднем значении около 60 лет. Срок пребывания на этом этапе онтогенеза

колеблется от 6 до 50 лет. По уровню виталитета менее 20% особей относятся к категории умеренно ослабленных, остальные находятся либо в сильно ослабленном состоянии, либо в усыхающем (рис. 3.2, з).

Морфометрические параметры  $v_1$ -особей либо имеют слабую достоверную связь с показателями роста ( $r=0.54$ ,  $P<0.05$ ) и уровнем жизненного состояния ( $r=0.52$ ,  $P<0.05$ ), либо вовсе с ними не связаны ( $r=0.03-0.28$ ,  $P>0.05$ ; табл. 3.5). Высокие значения коэффициентов корреляции выявлены между размерами ствола и протяженностью кроны ( $r=0.76-0.93$ ,  $P<0.001$ ), между диаметром основания ствола и возрастом особи ( $r=0.81$ ,  $P<0.001$ ).

На *промежуточной стадии* виргинильного состояния общая высота особей возрастает в среднем в 1.6 раз по сравнению с начальной стадией, диаметр основания ствола – в 1.5 раз, диаметр на 1.3 м – в 2 раза (табл. 3.4). Средний линейный прирост ствола равен 6.5 см год<sup>-1</sup>. Значительно увеличивается скорость роста осевого побега (~14 см год<sup>-1</sup>), которая более чем вдвое превышает прирост бокового побега (~6 см год<sup>-1</sup>). Форма кроны становится удлинено-конусовидной, ее протяженность варьирует от 1.9 до 4.2 м, диаметр – от 1 до 2.5 м (рис. 3.1, к, л). Средняя высота нижней границы кроны не превышает 0.8 м. Концы нижних боковых ветвей опускаются в среднем на 0.2 м. Максимальный порядок ветвления варьирует от IV до VIII-го, но чаще встречается V–VI-ой. Кора серо-коричневая, мелкоплитчатая, у 30% особей мелкочешуйчатая. Высота поднятия растрескивания в среднем составляет 0.6 м.

Возраст виргинильных особей ели промежуточной стадии варьирует от 42 до 169 лет, но у 75% растений не превышает 80 лет. Продолжительность стадии составляет ~10–130 лет. В среднем растения способны находиться на данном этапе онтогенеза около 40 лет.

По уровню жизненного состояния около 50%  $v_2$ -особей относятся к здоровым и умеренно ослабленным (рис. 3.1, к), а вторая половина – к категориям сильно ослабленных и усыхающих (рис. 3.1, л). В отличие от предшествующей стадии доля усыхающих растений снижается в 4 раза, что свидетельствует о значительном отпаде особей этой категории виталитета при переходе с  $v_1$ -стадии на  $v_2$ -стадию (рис. 3.2, д). Значимых различий морфометрических признаков между виргинильными растениями III–IV категории жизненного состояния промежуточной стадии от особей I–II категорий получено не было (табл. 3.2).

Согласно результатам корреляционного анализа, исследованные параметры  $v_2$ -особей слабо скоррелированы, только для размеров ствола и кроны были выявлены достоверные прямые зависимости ( $r=0.60-0.95$ ,  $P<0.001$ ; табл. 3.5).



Параметры	<i>H</i>	<i>D<sub>0</sub></i>	<i>A</i>	<i>D<sub>cr</sub></i>	<i>H<sub>cr</sub></i>	<i>II</i>	<i>II</i>	<i>V</i>
<b>G<sub>1</sub></b>								
Высота ( <i>H</i> ), м	1	0.81***	0.40**	0.43**	0.96***	не опр.	не опр.	0.08
Диаметр основания ствола ( <i>D<sub>0</sub></i> ), см		1	0.59***	0.52**	0.79***	не опр.	не опр.	0.07
Возраст ( <i>A</i> ), лет			1	-0.07	0.33	не опр.	не опр.	-0.38*
Диаметр кроны ( <i>D<sub>cr</sub></i> ), м				1	0.48**	не опр.	не опр.	0.48**
Протяженность кроны ( <i>H<sub>cr</sub></i> ), м					1	не опр.	не опр.	0.29
Текущий линейный прирост ствола ( <i>I<sub>a</sub></i> ), см год <sup>-1</sup>						1	не опр.	не опр.
Текущий линейный прирост боковых ветвей II-го порядка в верхней части кроны ( <i>II</i> ), см год <sup>-1</sup>							1	не опр.
Категория виталитета ( <i>V</i> )								1
<b>G<sub>2</sub></b>								
Высота ( <i>H</i> ), м	1	0.72***	0.18	0.05	0.93***	не опр.	не опр.	0.29
Диаметр основания ствола ( <i>D<sub>0</sub></i> ), см		1	0.24	-0.03	0.66***	не опр.	не опр.	0.34*
Возраст ( <i>A</i> ), лет			1	-0.50**	0.07	не опр.	не опр.	-0.09
Диаметр кроны ( <i>D<sub>cr</sub></i> ), м				1	0.24	не опр.	не опр.	0.48**
Протяженность кроны ( <i>H<sub>cr</sub></i> ), м					1	не опр.	не опр.	0.48**
Текущий линейный прирост ствола ( <i>I<sub>a</sub></i> ), см год <sup>-1</sup>						1	не опр.	не опр.
Текущий линейный прирост боковых ветвей II-го порядка в верхней части кроны ( <i>II</i> ), см год <sup>-1</sup>							1	не опр.
Категория виталитета ( <i>V</i> )								1
<b>G<sub>3</sub></b>								
Высота ( <i>H</i> ), м	1	0.59	не опр.	0.66*	0.93***	не опр.	не опр.	0.48
Диаметр основания ствола ( <i>D<sub>0</sub></i> ), см		1	не опр.	0.62*	0.49	не опр.	не опр.	0.35
Возраст ( <i>A</i> ), лет			1	не опр.	не опр.	не опр.	не опр.	не опр.
Диаметр кроны ( <i>D<sub>cr</sub></i> ), м				1	0.61*	не опр.	не опр.	0.44
Протяженность кроны ( <i>H<sub>cr</sub></i> ), м					1	не опр.	не опр.	0.52
Текущий линейный прирост ствола ( <i>I<sub>a</sub></i> ), см год <sup>-1</sup>						1	не опр.	не опр.
Текущий линейный прирост боковых ветвей II-го порядка в верхней части кроны ( <i>II</i> ), см год <sup>-1</sup>							1	не опр.
Категория виталитета ( <i>V</i> )								1

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 3.3.

Кроме того, следует отметить, что переход виргинильных растений ели из начальной стадии в промежуточную является еще одним значимым качественным рубежом второго порядка, как и переход из  $im_2$ - в  $im_3$ -стадию. Для него характерен массовый отпад наиболее ослабленных особей, выраженный в повышении общего уровня жизненного состояния (доля участия здоровых и умеренно ослабленных особей увеличиваются вдвое) и в примерно 2-кратном увеличении времени возможного выживания на данной стадии онтогенеза (до ~130 лет). Все это позволяет предположить, что растения ели, которые смогли преодолеть рубеж имматурного и виргинильного состояний, не задерживаются на  $v_1$ -стадии. Они либо быстро (за ~10–20 лет) переходят на следующую стадию с повышением уровня жизнеспособности, конкурентоспособности и устойчивости, либо, не имея возможности поддерживать высокие темпы роста и развития, столь же быстро отмирают, что позволяет утверждать, что  $v_3$ -стадия не является обязательной в онтогенезе изученного вида.

На *поздней стадии* виргинильного состояния особи ели сибирской достигают в высоту в среднем 5.8 м, средний диаметр основания ствола составляет 10.7 см, на высоте 1.3 м – 7.4 см, что в 1.5–1.6 раз больше показателей  $v_2$ -особей, средний линейный прирост ствола равен 7.5 см год<sup>-1</sup> (табл. 3.4). Протяженность кроны превышает ее диаметр в 2–2.5 раза при соответствующих размерах 3.8–5.7 м и 1.6–2.5 м. Вершина кроны чаще всего тупо заостренной формы (рис. 3.3, *a*). В побеговой системе преобладают оси VI-го порядка ветвления, в единичных случаях встречается V-ый или VII-VIII-ой. В нижней части ствола первая живая хорошо развитая ветвь сохраняется на высоте 0.5–1.1 м, ее концы опускаются в среднем на 27 см. Нижняя граница кроны располагается на высоте 0.6–1.9 м. В более южных районах у особей *Picea abies* низкого уровня жизненного состояния в течение виргинильного периода происходит более существенное повышение нижней границы кроны – до 1.3 м (Романовский, 2001). Кора серо-коричневая мелкоплитчатая, иногда среднеплитчатая. Высота поднятия растрескивания составляет 0.6 м. Следует отметить, что виргинильные растения поздней стадии значительно отличаются от  $v_2$ -особей только по нескольким морфометрическим параметрам: по общей высоте, диаметру основания ствола и диаметру ствола на высоте 1.3 м и размерам кроны.

Возраст особей поздней стадии виргинильного состояния колеблется от 50 до 160 лет и совпадает со средним значением возраста особей на промежуточной стадии. При анализе распределения  $v_2$ - и  $v_3$ -особей по возрастным группам выявлено, что среди последних доля относительно молодых особей (возраст 40–80 лет) в 1.5 раза ниже, а более старых (>80–160 лет) в 2 раза выше. Таким образом, в позднюю стадию вступают с одной стороны, быстро растущие растения с хорошо сформированной побеговой системой, еще не перешедшие к формированию генеративных органов, а с другой – задержавшиеся в развитии, ослабленные конкуренцией, отличающиеся меньшей скоростью роста. Эта особенность в свою очередь

отражается в виталитетной структуре. Уровень жизненного состояния особей ели сибирской, находящихся на поздней стадии виргинильного состояния ниже, чем на предшествующей: только 30% исследованных особей относятся ко II-ой категории виталитета, доля сильно ослабленных возрастает до 65% (рис. 3.2, e).

Связь между морфометрическими параметрами  $v_3$ -особей очень слабая, за исключением корреляции высоты ствола с протяженностью кроны, где  $r=0.83$  ( $P<0.01$ ; табл. 3.5).

В целом для виргинильных растений ели характерно повышение уровня виталитета по сравнению с особями предшествующего имматурного состояния и более высокая однородность исследованных параметров – их вариабельность чаще всего не превышает 30%. Кроме того, на всех стадиях виргинильного состояния выявлена тесная связь высоты с протяженностью кроны (табл. 3.5) и отсутствие различий между средними показателями высоты нижней границы кроны (табл. 3.4), что подтверждает определение этого этапа онтогенеза как периода активного роста растений (Злобин, 2009).

Следует отметить, что ни в имматурном, ни в виргинильном состояниях *P. obovata* не было отдельно описано квазисенильное состояние, которое можно рассматривать как результат сильного угнетения растения за счет сложившихся неблагоприятных условий, что определяет его крайне низкий уровень виталитета, а не степень онтогенетического развития (Махатков, 1991; Жукова, 1995).

**Генеративный период** охватывает самый длительный временной интервал в онтогенезе ели сибирской, который может начинаться с 50 лет и продолжается до 370 лет. В течение 300-летнего генеративного периода формируется общий габитус растения, который определяет видовые особенности ели сибирской в северотаежных условиях. Генеративные особи активно наращивают фитомассу, достигая максимальных параметров вегетативных и генеративных структур. В дальнейшем процессы новообразования постепенно замещаются процессами старения и отмирания. Для таких генеративных особей ели характерен замедленный рост, снижение репродуктивной функции, увеличение доли усыхающих боковых ветвей в кроне.

Генеративный период включает три онтогенетических состояния ( $g_1$ ,  $g_2$  и  $g_3$ ), которые чаще всего именуется как молодое, средневозрастное и старое, что является не совсем удачными обозначениями, поскольку А.А. Уранов (Уранов, 1967, 1975) подчеркивал об отсутствии прямого соответствия между календарным возрастом особи и ее онтогенетическим состоянием. Поэтому в данной работе применяются понятия начальное генеративное состояние ( $g_1$ ), зрелое ( $g_2$ ) и позднее ( $g_3$ ). Для каждого из них характерна определенная форма кроны, число генеративных структур и их зоны расположения в кроне, скорость роста осевого и боковых побегов, доля усыхающих и опущенных ветвей, а также состояние корки ствола.

На начальном генеративном состоянии особи ели сибирской имеют высоту от 3.5 до 13.5 м при диаметре основания ствола от 6 до 23.2 см и возрасте от 50 до 270 лет (табл. 3.4). Большая вариабельность показателей обусловлена способностью ели переходить в фазу семеношения на разных этапах роста и развития. К примеру, данный переход возможен для 50–60-летних виргинильных особей I–II-ой категории виталитета (рис. 3.3, б), а также для особей в возрасте 170–250 лет, длительное время пребывающих в угнетенном состоянии, но которые при улучшении условий имеют возможность приступить к образованию генеративных структур (рис. 3.3, в).

На первом этапе генеративного периода особи ели формируют небольшое число шишек, как правило, в верхней части кроны (~10 шт.). При этом они активно растут в высоту: годичный прирост ствола составляет в среднем  $15.5 \text{ см год}^{-1}$  и превышает прирост боковых ветвей II-го порядка в верхней части кроны ( $7 \text{ см год}^{-1}$ ) в 2 раза, в средней ( $4 \text{ см год}^{-1}$ ) – в 4 раза, в нижней ( $2.3 \text{ см год}^{-1}$ ) – в 7 раз. Первая живая нижняя боковая ветвь сохраняется на стволе на высоте 0.8 м, тогда как ее концы опускаются вниз в среднем почти на 50 см. Высота нижней границы кроны изменяется в пределах от 0.4 до 3.3 м. Отношение протяженности кроны к ее диаметру варьирует от 3 до 3.5 крат, за счет чего крона приближается к узко-конусовидной форме. Максимальный порядок ветвления VII-ой, но у большинства  $g_1$ -особей преобладает VI-ой. Корка ствола чаще серо-коричневая, преимущественно мелкоплитчатой текстуры, реже мелкочешуйчатая или среднеплитчатая. Высота растрескивания корки составляет в среднем 3 м.

Уровень жизненного состояния  $g_1$ -особей более высокий по сравнению особями предыдущей стадии онтогенеза. На долю здоровых и ослабленных растений приходится 55%, около 40% особей являются сильно ослабленными, 10% – усыхающими (рис. 3.2, ж). Для особей I–II-ой категорий виталитета характерны более высокие размеры кроны (почти на 40%) и меньшая доля сухих ветвей в нижней части кроны (табл. 3.6).

По результатам корреляционного анализа размеры ствола положительно скоррелированы с протяженностью кроны ( $r=0.79-0.96$ ,  $P<0.001$ ; табл. 3.5), в меньшей степени с ее диаметром ( $r=0.43-0.52$ ,  $P<0.01$ ) и возрастом особей ( $r=0.40$ ,  $P<0.01$ ;  $r=0.59$ ,  $P<0.001$ ). Уровень жизненного состояния не влияет на размер деревьев, но в некоторых случаях более угнетенные  $g_1$ -особи имеют больший возраст ( $r=-0.38$ ,  $P<0.05$ ) и больший диаметр кроны ( $r=0.48$ ,  $P<0.01$ ).

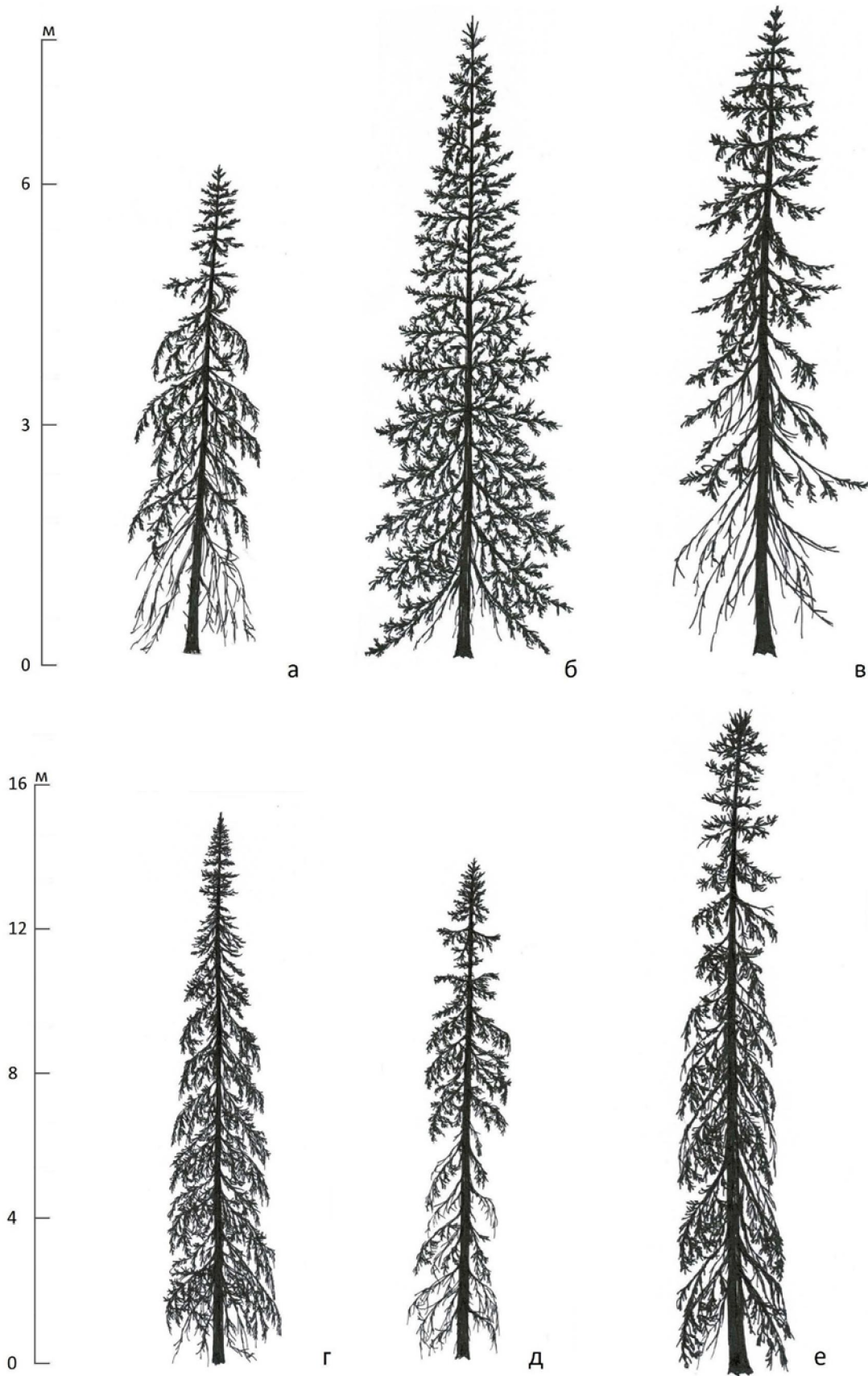


Рисунок 3.3. Онтогенетические стадии виргинильного и генеративного периода *Picea obovata* в субклимаксовом северотаежном сосново-еловом сообществе

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

Для *зрелого* генеративного состояния характерна максимальная продолжительность, равная 140–260 лет. На этом этапе онтогенеза особи ели сибирской достигают максимального развития и наиболее полно отражают особенности жизненной формы вида в северотаежных условиях. В высоту они в среднем достигают 14 м, диаметр основания ствола равен 26.2 см, на высоте 1.3 м – 19.5 см (табл. 3.4). Размеры кроны по сравнению с показателями начального генеративного состояния увеличиваются в 1.3–2 раза. Крона приобретает узко-конусовидную форму (рис. 3.3, г, д) за счет пятикратного превышения протяженности над диаметром. Скорость роста главной оси несколько замедляется, вследствие чего форма вершины чаще неострая, как у  $g_1$ -особей, а лишь заостренная в верхней части: верхушечный прирост ствола превышает прирост верхних боковых ветвей в 1.4 раза (у  $g_1$ -особей в 2–2.5 раза). Текущий прирост боковых ветвей в верхней части кроны составляет 8.9 см год<sup>-1</sup>, в средней – 4.4 см год<sup>-1</sup>, в нижней – 2.9 см год<sup>-1</sup>. Первая живая нижняя ветвь находится на высоте около 1.5 м, ее концы опускаются в среднем на 35 см. В побеговой системе доминирует VII–VIII-ой порядок ветвления при варьировании по данному признаку от VI до X порядка.

Корка ствола серого цвета, средне- или крупноплитчатой текстуры, зона растрескивания поднимается на высоту 4.5 м. Число шишек в верхней и средней частях кроны колеблется от 20 до 100 штук, в особо урожайные годы 100–300 штук. В такие годы формирование женских макростробилов возможно и на нижних ветвях (Козубов, 1974).

Возраст большинства зрелых генеративных особей ели варьирует от 200 до 300 лет. Их появление было связано с распадом допожарной части соснового древостоя, что в свою очередь привело к образованию окон с наиболее благоприятными условиями для развития особей ели сибирской. Наличие в исследованной ценопопуляции быстрорастущих  $g_2$ -особей показывает, что развивающиеся в благоприятных условиях растения могут перейти на эту стадию уже в возрасте 100–150 лет. Только у 3% особей возраст превышает 350 лет, что близко к среднему максимуму возраста ели сибирской в условиях региона (Ставрова и др., 2016). Эти растения относятся к первому послепожарному поколению *P. obovata* в древостое.

Уровень виталитета растений ели сибирской зрелого генеративного состояния является наиболее высоким в исследованной ценопопуляции. Почти 70% зрелых генеративных особей относятся к двум высшим категориям жизненного состояния – здоровым и умеренно ослабленным (рис. 3.2, з). Эти растения отличаются наиболее высоким жизненным потенциалом, который определяет их господствующее положение в составе древостоя (65%

объема древесины), при этом на долю здоровых деревьев приходится 25–30%. Для группы особей ели высокого уровня виталитета характерны наибольшие параметры ствола и кроны: средние значения высоты и диаметра основания ствола превышают показатели растений III–IV категорий на ~10–40%, по длине и диаметру кроны – на ~40–60% (рис. 3.3, з, д; табл. 3.6). Нижняя граница кроны для здоровых и ослабленных  $g_2$ -особей, как и в случае начального генеративного состояния, находится на более низкой высоте по сравнению с соответствующими показателями растений ели низкого уровня жизненного состояния.

Таблица 3.6. Параметры особей *Picea obovata* генеративного периода онтогенеза разного жизненного состояния в субклимаксовом северотаежном лесном сообществе

Параметры	Онтогенетические стадии					
	$g_1$		$g_2$		$g_3$	
	Категории виталитета					
	I–II	III–IV	I–II	III–IV	I–II	III–IV
Объем выборки, экз.	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>25</b>	<b>12</b>	<b>3</b>	<b>8</b>
Высота, м	$8.2 \pm 2.6a$ 3.5–12.9	$7.4 \pm 2.5b$ 3.9–13.5	$14.6 \pm 2.5a$ 10.6–20.5	$12.9 \pm 2.1b8$ .9–15.0	$19.1 \pm 1.5a$ 18.2–20.9	$17.7 \pm 2.2b$ 15.4–22.1
Диаметр основания ствола, см	$14.2 \pm 4.4$ 6.7–23.2	$12.8 \pm 4.0$ 6.0–20.4	$28.1 \pm 6.2a$ 19.5–41.0	$22.7 \pm 5.2b$ 15.5–31.7	$39.9 \pm 5.7a$ 33.4–44.3	$35.3 \pm 7.2b$ 25.5–46.5
Возраст, лет	$120 \pm 44.5$ 51–228	$142 \pm 61.4$ 56–267	$214 \pm 66.7$ 105–368	$231 \pm 51.8$ 149–290	$303 \pm 59.2$ 266–371	$280 \pm 45.3$ 249–346
Диаметр кроны, м	$2.2 \pm 0.4a$ 1.6–3.2	$1.7 \pm 0.6b$ 0.8–2.9	$2.8 \pm 0.7a$ 1.8–4.5	$2.1 \pm 0.5b$ 1.4–3.0	$2.8 \pm 0.3$ 2.5–3.1	$2.6 \pm 0.6$ 1.9–3.3
Протяженность кроны, м	$7.4 \pm 2.4a$ 2.4–11.2	$5.5 \pm 2.2b$ 2.6–9.1	$13.5 \pm 2.2a$ 9.6–18.2	$10.9 \pm 1.9b$ 7.9–13.2	$16.5 \pm 1.4$ 15.5–18.2	$15.0 \pm 2.5$ 12.7–20.0
Объем выборки, экз.	<b>13</b>	<b>8</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>6</b>
Высота нижней границы кроны, м	$0.7 \pm 0.3b$ 0.3–1.4	$1.0 \pm 0.2a$ 0.7–1.3	$1.4 \pm 0.3b$ 0.9–1.8	$1.7 \pm 0.5a$ 1.1–2.3	$2.1 \pm 0.5$ 1.6–2.6	$2.2 \pm 0.9$ 1.2–3.6
Высота поднятия растрескивания корки, м	$1.0 \pm 0.6$ 0.1–2.5	$1.3 \pm 1.8$ 0.2–5.0	$4.7 \pm 3.3$ 1.3–10.0	$3.8 \pm 2.7$ 0.6–7.5	$9.3 \pm 0.6a$ 9.0–10.0	$4.4 \pm 3.4b$ 0.3–9.5

Примечание. Условные обозначения: I – здоровые, II – умеренно ослабленные, III – сильно ослабленные, IV – усыхающие. Над чертой – среднее значение и стандартное отклонение, под чертой – диапазон значений; разными буквенными индексами отмечены средние величины параметров определенного генеративного состояния, значительно различающиеся ( $P < 0.05$ ) при разном уровне жизненного состояния (I–II или III–IV).

Исследованные размерные характеристики ствола и кроны зрелых генеративных особей коррелируют между собой в меньшей степени, чем соответствующие параметры растений начального генеративного состояния (табл. 3.5). В отличие от последних имеется слабая положительная связь уровня жизненного состояния особей не только с диаметром кроны ( $r = 0.48$ ,  $P < 0.01$ ), но и с ее протяженностью ( $r = 0.48$ ,  $P < 0.01$ ).

Генеративные особи *позднего состояния* имеют колонновидную форму кроны за счет увеличения протяженности над диаметром в 6 раз и округлую форму вершину (рис. 3.3, e), связанную с уменьшением приростов главной и боковых осей в верхней части кроны. При этом  $g_3$ -деревья ели сибирской имеют максимальные размеры ствола и кроны. Средние и

максимальные значения высоты ствола составляют 18 и 22 м соответственно, диаметра основания ствола – 37 и 47 см, диаметра ствола на высоте 1.3 м – 28 и 39 см (табл. 3.4). Протяженность кроны равна 15.5 м, ее диаметр – 2.7 м. Несмотря на высокие размерные показатели, для данной стадии онтогенеза характерны процессы старения, которые, прежде всего, отражаются, как было указано выше, в снижении скорости роста ствола и боковых ветвей. Увеличивается доля отмирающих ветвей по всей кроне. Первая живая нижняя боковая ветвь находится на высоте 2 м, ее апикальная часть опускается вниз относительно базальной почти на 0.5 м. Формируется вторичная крона за счет развития боковых побегов из спящих почек. Важно отметить, что в отличие от сходных процессов и признаков, проявляющихся у сильно угнетенных и усыхающих особей более ранних онтогенетических состояний, на рассматриваемом этапе развития растений ели эти процессы и признаки носят необратимый характер.

Число шишек уменьшается в 3–10 раз по сравнению с  $g_2$ -особями. Корка светло-серая крупноплитчатой текстуры. Область растрескивания корки охватывает почти половину высоты ствола. Возраст растений позднего генеративного состояния составляет 250–370 лет. Около 40% из них относятся к особям первого послепожарного поколения, сформировавшегося 350 лет назад.

Уровень жизненного состояния  $g_3$ -деревьев существенно ниже, чем на предшествующем этапе онтогенеза. Более половины особей пребывают в сильно ослабленном или усыхающем состоянии (рис. 3.2, *и*). Растения II-ой категории виталитета имеют более высокие значения высоты и диаметра ствола и большие размеры кроны (табл. 3.6).

Таким образом, у генеративных растений ели сибирской в субклимаксовом сообществе последовательно увеличиваются средние показатели высоты и диаметра ствола, протяженности кроны при переходе от начального в позднее состояние, но величина текущих приростов в верхней части кроны, напротив, снижается (табл. 3.4). Зрелые генеративные растения также, как  $g_1$ - и  $g_3$ -особи, имеют наибольшие значения, пребывая в I–II-ой категории жизненного состояния. Причем данное состояние характерно почти для 70%  $g_2$ -особей, а продолжительность онтогенетического состояния составляет ~120–260 лет (максимальная). Таким образом, согласно полученным данным зрелое генеративное состояние ели сибирской является наиболее оптимальным этапом в ходе развития вида в изученном сообществе.

**В постгенеративном периоде** процессы старения наиболее ярко выражены и носят необратимый характер. Происходит усыхание скелетных осей, в том числе и главной. Разрушается корневая система и первичная крона. Генеративные органы не образуются. Уровень жизнестойкости особей крайне низкий, и, что важно отметить, растения на этом этапе онтогенеза не обладают способностью его улучшения, поскольку он обусловлен не

конкурентным подавлением, степень которого может меняться, а необратимыми процессами старения.

В данном периоде выделяют в большинстве случаев субсенильное и сенильное состояние. Жизненный цикл хвойных растений, как правило, завершается на поздней стадии генеративного состояния (Комарова, 2011; Николаева и др., 2011; Евстигнеев, 2014; Evstigneev, Korotkov, 2016).

В изученной ценопопуляции ели сибирской была обнаружена только одна сенильная особь высотой 14 м при диаметре основания ствола ~36 см, а на высоте 1.3 м – 26 см. Возраст растения составил 303 года, жизненное состояние – усыхающее.

Таким образом, на примере особей ели сибирской субклимаксового северотаежного кустарничково-зеленомошного сосново-елового сообщества описан онтогенез вида, включающий четыре периода. В процессе онтогенеза *P. obovata* так же, как и других видов растений, выделяется ряд важных рубежей, отражающих качественные скачки в развитии, проявляющиеся в изменении общего габитуса особей, степени сформированности характерной для вида биоморфы (Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976; Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016), а также смену жизненной стратегии. Граница ювенильного и имматурного состояний является переходом к экспоненциальному увеличению числа точек роста и максимально возможному освоению пространства в горизонтальном направлении; граница имматурного и виргинильного состояний – перенаправление основной части пластических веществ на рост главной оси и переход к освоению пространства в вертикальном направлении; граница виргинильного и генеративного состояний – переход к наиболее полной реализации биологических функций особи и удержание занятого ценопопуляцией пространства за счет семенного размножения.

Помимо наиболее значимых рубежей между онтогенетическими состояниями ели сибирской можно выделить рубежи второго порядка между отдельными стадиями онтогенеза. Такими рубежами, согласно полученным данным, являются переход из промежуточной стадии имматурного состояния в позднюю. Наиболее ослабленные  $im_2$ -особи ели оказываются неспособны перейти на следующую ступень развития и массово отмирают, о чем свидетельствует более высокий уровень жизненного состояния особей поздней стадии имматурного состояния (рис. 3.2, б, в).

**Выводы:**

1. В полном онтогенезе ели сибирской, изученном в условиях северной тайги, в субклимаксовом сосново-еловом сообществе (Кольский полуостров), выявлены 4 периода – латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный. В пределах прегенеративного периода выделены и охарактеризованы 4 онтогенетических состояния – проросток, ювенильное, имматурное и виргинильное, последние два с подразделением на три стадии: начальную, промежуточную и позднюю. В пределах генеративного периода описаны начальное, зрелое и позднее генеративные состояния, в пределах постгенеративного – сенильное состояние.
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.
3. В онтогенезе ели сибирской выделены значимые рубежи второго порядка: между  $im_2$ - и  $im_3$ -стадиями и  $v_1$ - и  $v_2$ -стадиями, на которых происходит массовый отпад наиболее ослабленных особей и существенное увеличение времени возможного выживания особи в составе ценопопуляции вида.

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

В ходе развития лесного сообщества ценопопуляция претерпевает ряд структурных преобразований, связанных с изменением условий произрастания как внутриценотического, так и внутривоупуляционного характера. Данную способность ценопопуляции определяют как динамизм (Ценопопуляции, 1976; Работнов, 1982, 1994, 1995; Яблоков, 1987; Злобин, 1989*аб*, 1996; Vegon et al., 1996). Т.А. Работнов отмечал значимость ценотических исследований на разных этапах сукцессии и ввел понятие о сукцессионно-системной ценотической популяции, представляющей единое непрерывное во времени динамичное образование (Работнов, 1975, 1994, 1995).

Особенности онтоморфогенеза ели сибирской в субклимаксовом сосново-еловом сообществе кустарничково-зеленомошного типа, приведенные в главе 3, характеризуют полный жизненный цикл данного вида в условиях северной тайги на примере Кольского полуострова. В рамках применения динамического подхода были рассмотрены еще три ценопопуляции ели раннего (8 лет после пожара), начального (85 лет) и среднего (200 лет) этапов послепожарной сукцессии сосново-еловых лесов. Сравнительный анализ размерных и ростовых признаков на разных стадиях сукцессии проведен на примере особей имматурного, виргинильного и генеративного состояний.

##### **Особь имматурного состояния**

Сравнение средних значений возраста и морфометрических параметров особей ели сибирской *начальной стадии* имматурного состояния показало их значительное сходство в сообществах разных этапов сукцессии.

Переход в имматурное состояние наблюдается в возрасте от 4 до 9 лет (табл. 4.1). Максимальная продолжительность начальной стадии составляет 20–24 года. Средний возраст растений 8-летнего сообщества составляет 5 лет, что почти втрое меньше среднего возраста остальных изученных ценопопуляциях. Основные различия особей начальной стадии имматурного состояния выявлены по таким морфометрическим параметрам, как высота и диаметр ствола, протяженность, диаметр и разветвленность кроны. Минимальные значения по исследованным признакам характерны для растений в сообществе с давностью пожара 8 лет, но несмотря на небольшие размеры они быстрее других *im<sub>1</sub>*-особей ели растут в высоту: средний линейный годичный прирост главной оси почти в 2 раза превышает соответствующий показатель особей в сообществах с большей давностью пожара (табл. 4.1).

Таблица 4.1. Параметры особей *Picea obovata* имматурного онтогенетического состояния в северотаежных лесах с разной давностью пожара

Параметры	Онтогенетические стадии										
	<i>im<sub>1</sub></i>				<i>im<sub>2</sub></i>				<i>im<sub>3</sub></i>		
	Давность пожара, лет										
	8	85	200	380	8	85	200	380	85	200	380
Объем выборки, экз.	91	40	58	57	22	90	90	100	43	66	67
Высота, см	$\frac{10 \pm 4c}{4-22}$	$\frac{19 \pm 5a}{9-31}$	$\frac{16 \pm 4b}{8-31}$	$\frac{15 \pm 5b}{5-27}$	$\frac{17 \pm 7c}{8-39}$	$\frac{47 \pm 21a}{17-99}$	$\frac{29 \pm 11b}{15-65}$	$\frac{33 \pm 14b}{10-74}$	$\frac{119 \pm 40a}{60-240}$	$\frac{83 \pm 22b}{45-140}$	$\frac{94 \pm 34b}{47-220}$
Диаметр основания ствола, см	$\frac{0.19 \pm 0.07b}{0.06-0.43}$	$\frac{0.4 \pm 0.1a}{0.1-0.7}$	$\frac{0.4 \pm 0.1a}{0.2-0.6}$	$\frac{0.4 \pm 0.1a}{0.1-0.6}$	$\frac{0.4 \pm 0.1c}{0.3-0.7}$	$\frac{1.0 \pm 0.4a}{0.3-2.4}$	$\frac{0.7 \pm 0.3b}{0.3-1.6}$	$\frac{0.7 \pm 0.3b}{0.3-1.6}$	$\frac{2.2 \pm 0.8}{1.2-5.0}$	$\frac{2.1 \pm 0.8}{1.1-4.5}$	$\frac{2.1 \pm 0.9}{1.0-7.0}$
Объем выборки, экз.	70-90	22	43	23	21	42	42	54	18	19	19
Диаметр кроны, см	$\frac{2 \pm 1c}{0.2-8}$	$\frac{12 \pm 5a}{5-20}$	$\frac{8 \pm 4b}{3-19}$	$\frac{11 \pm 5a}{3-20}$	$\frac{11 \pm 5b}{3-21}$	$\frac{27 \pm 12a}{5-48}$	$\frac{26 \pm 15a}{3-62}$	$\frac{25 \pm 10a}{6-57}$	$\frac{63 \pm 19}{31-120}$	$\frac{64 \pm 22}{30-145}$	$\frac{60 \pm 14}{45-107}$
Протяженность кроны, см	$\frac{7 \pm 4b}{1-18}$	$\frac{10 \pm 4a}{4-16}$	$\frac{11 \pm 4a}{4-25}$	$\frac{9 \pm 3ab}{5-15}$	$\frac{14 \pm 6b}{4-32}$	$\frac{16 \pm 8b}{5-38}$	$\frac{25 \pm 10a}{8-49}$	$\frac{15 \pm 9b}{3-40}$	$\frac{52 \pm 27}{18-142}$	$\frac{48 \pm 16}{13-91}$	$\frac{48 \pm 8}{35-58}$
Число ветвей II-го порядка, шт.	$\frac{5 \pm 3b}{1-14}$	$\frac{15 \pm 5a}{6-26}$	$\frac{12 \pm 5a}{7-24}$	$\frac{12 \pm 7a}{3-31}$	$\frac{19 \pm 6c}{12-28}$	$\frac{36 \pm 16a}{9-81}$	$\frac{23 \pm 7bc}{14-30}$	$\frac{31 \pm 13ab}{4-63}$	$\frac{47 \pm 7}{28-56}$	$\frac{38 \pm 17}{17-53}$	$\frac{59 \pm 21}{4-86}$
Возраст, лет	$\frac{5 \pm 1b}{3-7}$	$\frac{14 \pm 3a}{9-19}$	$\frac{14 \pm 3a}{7-24}$	$\frac{13 \pm 4a}{4-20}$	$\frac{6 \pm 1c}{5-7}$	$\frac{26 \pm 8a}{13-43}$	$\frac{20 \pm 7b}{11-44}$	$\frac{21 \pm 5b}{11-29}$	$\frac{47 \pm 7a}{34-58}$	$\frac{48 \pm 17a}{21-83}$	$\frac{33 \pm 17b}{21-88}$
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	$\frac{2.1 \pm 0.7a}{0.9-4.6}$	$\frac{1.4 \pm 0.5b}{0.8-2.3}$	$\frac{1.2 \pm 0.3b}{0.7-2.1}$	$\frac{1.0 \pm 0.5b}{0.5-3.2}$	$\frac{3.1 \pm 1.1a}{1.5-5.8}$	$\frac{1.9 \pm 0.5b}{0.9-3.8}$	$\frac{1.4 \pm 0.3c}{0.5-2.2}$	$\frac{1.6 \pm 0.5c}{0.7-2.6}$	$\frac{2.5 \pm 0.7b}{1.8-4.4}$	$\frac{1.7 \pm 0.5c}{1.3-2.7}$	$\frac{3.3 \pm 0.9a}{1.9-5.7}$
Объем выборки, экз.	89	24	54	32	21	53	73	68	20	35	47
Текущий линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	$\frac{2.1 \pm 1a}{0.5-6.0}$	$\frac{1.7 \pm 0.6b}{0.9-2.8}$	$\frac{1.5 \pm 0.5b}{0.7-2.6}$	$\frac{1.6 \pm 0.6b}{0.7-2.9}$	$\frac{3.6 \pm 1.7ab}{1.6-8.5}$	$\frac{3.9 \pm 2a}{1.5-8.2}$	$\frac{2.3 \pm 0.8c}{0.9-4.6}$	$\frac{3.3 \pm 1.4b}{1.1-7.6}$	$\frac{4.5 \pm 2b}{1.9-9.0}$	$\frac{3.5 \pm 1c}{1.0-6.8}$	$\frac{6.3 \pm 2a}{3.0-11.4}$
Текущий линейный прирост боковых ветвей в верхней части кроны, см год <sup>-1</sup>	$\frac{1.6 \pm 0.8}{0.2-3.8}$	$\frac{1.6 \pm 0.8}{0.8-3.5}$	$\frac{1.5 \pm 0.5}{0.6-2.5}$	$\frac{1.5 \pm 0.6}{0.3-2.6}$	$\frac{3.0 \pm 0.8a}{2.0-4.6}$	$\frac{3.1 \pm 1.4a}{1.2-6.3}$	$\frac{2.2 \pm 0.6b}{1.0-3.8}$	$\frac{2.9 \pm 1a}{1.1-5.3}$	$\frac{3 \pm 1b}{1.4-6.8}$	$\frac{2.9 \pm 0.9b}{1.5-4.9}$	$\frac{5 \pm 1a}{2.7-7.3}$
Текущий линейный прирост боковых ветвей в средней части кроны, см год <sup>-1</sup>	Н.д.	$\frac{0.7 \pm 0.2}{0.5-0.9}$	Н.д.	$\frac{0.9 \pm 0.2}{0.7-1.2}$	$\frac{2.8 \pm 1.2}{1.4-5.4}$	$\frac{2.3 \pm 1.5}{1-4.4}$	$\frac{2.2 \pm 0.1}{2.2-2.3}$	$\frac{2.2 \pm 0.8}{1-3.8}$	$\frac{2.5 \pm 0.5b}{1.9-3.4}$	$\frac{1.9 \pm 0.5c}{1.3-3.5}$	$\frac{3.7 \pm 1.1a}{2.2-5.9}$
Текущий линейный прирост боковых ветвей в нижней части кроны, см год <sup>-1</sup>	$\frac{0.9 \pm 0.4}{0.3-2.3}$	$\frac{0.9 \pm 0.4}{0.2-1.8}$	$\frac{0.9 \pm 0.4}{0.4-2.0}$	$\frac{0.8 \pm 0.2}{0.5-1.2}$	$\frac{1.5 \pm 0.6a}{0.8-2.5}$	$\frac{1.5 \pm 0.7a}{0.8-3.2}$	$\frac{1 \pm 0.4b}{0.4-2.3}$	$\frac{1.5 \pm 0.6a}{0.6-2.8}$	$\frac{1.8 \pm 0.6b}{1-3}$	$\frac{1.4 \pm 0.6c}{0.4-2.8}$	$\frac{3 \pm 1a}{1.2-5.1}$

Примечание. Над чертой – среднее значение и стандартное отклонение, под чертой – диапазон значений. Разными буквенными индексами отмечены средние величины параметров особей конкретной онтогенетической стадии, значительно различающиеся ( $P < 0.05$ ) в сообществах с разной давностью пожара: *a* – максимальное значение, *b* – промежуточное значение при трех значимых отличий или минимальное при двух значимых отличий, *c* – минимальное значение, *ab* (*bc*) – промежуточное значение, значительно не отличающееся от значений *a* и *b* (*b* и *c*). Н.д. – нет данных.

Степень варьирования параметров растений ели начальной стадии имматурного состояния в конкретных ценопопуляциях изменяется от 20 до 60% (табл. 4.2). Причем наибольшее варьирование размерных и ростовых признаков выявлено у особей, произрастающих в сообществах с давностью пожара 8 лет: максимальные значения коэффициента вариации размерных параметров кроны и общего числа боковых ветвей II-го порядка составили ~60–70%.

На ранней стадии восстановительной послепожарной сукцессии размеры  $im_1$ -особей скоррелированы только со скоростью роста главной и боковых осей ( $r=0.68-0.86$ ,  $P<0.001$ ). Для 85-летнего сообщества характерна связь размерных параметров ствола с размерами кроны ( $r=0.64-0.70$ ,  $P<0.01$ ) и числом боковых ветвей II-го порядка ( $r=0.56$ ,  $P<0.01$ ). Во второй половине сукцессии в сообществе с давностью пожара 200 лет корреляции между характеристиками ствола и протяженностью кроны усиливаются, достигая наибольших значений ( $r=0.92$ ,  $P<0.001$ ), чего нельзя сказать о диаметре кроны – показатели коэффициента корреляции снижаются до 0.37–0.47 ( $P<0.01$ ). Для особей данного сообщества отмечена положительная связь размерных параметров ствола с возрастом ( $r=0.62-0.73$ ,  $P<0.001$ ), а также уровня жизненного состояния  $im_1$ -растений ели с величиной годичных приростов в верхней части кроны ( $r=0.46-0.51$ ,  $P<0.001$ ).

В *промежуточную стадию* имматурного состояния особи ели сибирской в сообществе с давностью пожара 8 лет вступают с 5–6 летнего возраста, в остальных изученных сообществах – начиная с 11–13 лет (табл. 4.1). Максимальная продолжительность этой стадии составляет около 30 лет. Средний возраст  $im_2$ -особей в 8-летнем сообществе равен 6 годам, на последующих этапах сукцессии он находится в пределах от 20 до 26 лет.

Различия морфометрических параметров у особей промежуточной стадии имматурного состояния проявляются более отчетливо в сообществах с давностью пожара 8 и 85 лет, т.к. в первом случае для них характерны минимальные значения, во втором – максимальные. Высокие показатели коэффициентов вариации по ростовым и размерным признакам характерны для растений ели сибирской ранней и поздней стадий сукцессии (40–60%; табл. 4.2). При сопоставлении ростовых параметров наибольшие величины отмечены для  $im_1$ -особей на ранней стадии сукцессии (8 лет после пожара): их средний годовой прирост ствола составляет 3.1 см год<sup>-1</sup> (табл. 4.1). Отсюда следует, что в первой половине послепожарного восстановления сообщества (8 и 85 лет после пожара) имматурные особи ели растут быстро и к 20–40 годам достигают наивысших показателей по размерным и ростовым характеристикам. На среднем этапе сукцессии (при давности пожара 200 лет) размеры особей промежуточной стадии имматурного состояния

достоверно ниже показателей особей 85-летнего сообщества за счет снижения темпов роста и сопоставимы с величинами растений ели субклимаксового сообщества. Последние отличаются способностью к раннему переходу в  $im_3$ -стадию – в течение 10–20 лет.

Таблица 4.2. Значения коэффициента вариации (%) исследуемых параметров имматурных особей *Picea obovata* в северотаежных лесах с разной давностью пожара

Параметры	Давность пожара, лет										
	8		85			200			380		
	Онтогенетические стадии										
	$im_1$	$im_2$	$im_1$	$im_2$	$im_3$	$im_1$	$im_2$	$im_3$	$im_1$	$im_2$	$im_3$
Высота, см	35.8	37.2	27.9	44.1	33.6	27.0	37.4	26.5	36.0	43.8	35.7
Диаметр основания ствола, см	40.1	27.5	29.4	45.7	35.1	27.0	44.9	35.5	31.4	37.7	43.4
Диаметр кроны, см	59.5	48.7	42.7	44.0	30.0	46.0	55.6	33.7	47.3	38.3	23.9
Протяженность кроны, см	58.6	45.0	35.2	50.8	52.6	33.9	40.4	33.8	34.7	61.3	17.5
Число ветвей II-го порядка, шт.	68.2	48.1	34.0	43.9	15.6	38.2	28.7	44.2	54.0	40.9	35.0
Возраст, лет	16.0	15.1	22.4	29.3	14.0	23.1	32.0	35.9	31.7	22.9	51.0
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	34.5	34.5	36.6	28.6	26.6	25.2	23.9	26.3	52.1	32.6	27.1
Текущий линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	48.2	46.9	32.8	42.1	42.6	48.2	34.5	37.9	39.5	42.7	32.2
Текущий линейный прирост боковых ветвей в верхней части кроны, см год <sup>-1</sup>	51.1	24.9	50.5	44.4	35.6	32.4	28.1	31.8	43.3	35.6	23.2
Текущий линейный прирост боковых ветвей в средней части кроны, см год <sup>-1</sup>	Н.д.	44.9	Н.д.	64.1	18.6	34.1	5.7	28.2	19.3	34.1	29.1
Текущий линейный прирост боковых ветвей в нижней части кроны, см год <sup>-1</sup>	46.6	39.1	43.8	43.6	32.8	41.6	35.7	40.6	24.3	38.3	35.2

Примечание. Н.д. – нет данных.

Согласно результатам корреляционного анализа, на промежуточной стадии имматурного состояния во всех исследованных ценопопуляциях размерные параметры особей ели тесно связаны с ростовыми показателями ( $r=0.54-0.87$ ,  $P<0.001$ ). На раннем этапе послепожарного восстановления (давность пожара 8 лет) высота особей слабо скоррелирована с уровнем жизненного состояния ( $r=0.58$ ,  $P<0.01$ ), который в свою очередь связан с возрастом имматурных растений ели ( $r=0.48$ ,  $P<0.05$ ). В сообществе с давностью пожара 85 лет выявлена связь возраста с общей высотой особей ( $r=0.50$ ,  $P<0.05$ ). Кроме того, в сообществе средней стадии сукцессии установлена слабая зависимость величины годовых приростов от категории виталитета ( $r=0.35-0.38$ ,  $P<0.01$ ) и от возраста ( $r=0.30-0.46$ ,  $P<0.01$ ). В субклимаковом сообществе соответствующая зависимость характеризуется большими значениями коэффициента корреляции (гл. 3, табл. 3.3).

В *позднюю стадию* имматурного состояния особи ели сибирской способны переходить в возрасте 20–30 лет. Верхний возрастной порог  $im_3$ -особей в первой половине сукцессии составляет ~60 лет, во второй – 80–90 лет. В сообществе с давностью пожара 85

лет растения *P. obovata*, имеющие возраст 70 и более лет, т.е. появившиеся в первые десятилетия после пожара на открытой гари при отсутствии конкурентного воздействия древостоя, как правило, развиваются достаточно быстро и пребывают либо в виргинильном, либо в генеративном состоянии. Средний возраст  $im_3$ -особей при давности пожара 85 и 200 лет составляет 47–48 лет и примерно на 30% превышает возраст растений ели на позднем этапе восстановления (табл. 4.1). Это связано с тем, что в условиях активной оконной динамики, характерной для субклимаксового сообщества, значительная часть особей имеет возможность раннего (до 30 лет) преодоления рубежа  $im_2$ – $im_3$ -стадий развития, который является критическим для выживания большинства особей ели сибирской в северотаежных лесах (Ставрова и др., 2017a).

Высота особей поздней стадии имматурного состояния в сообществе с давностью пожара 85 лет (119 см) на 30–40% больше, чем на среднем и позднем этапах сукцессии (табл. 4.1). В первом случае это связано с замедленным ростом главной оси имматурных растений 200-летнего сообщества (3.5 см год<sup>-1</sup>). На поздней стадии восстановления средние значения текущего прироста ствола являются максимальными (6.3 см год<sup>-1</sup>) по сравнению с соответствующими показателями в сообществах с давностью пожара 85 и 200 лет, но средний возраст исследованных растений, как было отмечено ранее, имеет самые низкие значения. Положительная корреляция возраста с размерами ствола (гл. 3, табл. 3.3) объясняет небольшие показатели высоты имматурных деревьев субклимаксового сообщества. Кроме того, для  $im_3$ -особей поздней стадии сукцессии характерны самые высокие значения приростов боковых ветвей по всей протяженности кроны (табл. 4.1). Это обстоятельство еще раз подтверждает наличие качественного перехода между промежуточной и поздней стадиями имматурного состояния, преодоление которого возможно только для наиболее жизнеспособных особей. Средний диаметр ствола и параметры кроны у исследованных особей в сообществах с разной давностью пожара идентичны. Наибольшая возрастная неоднородность ( $Cv=51\%$ ) характерна для особей 380-летнего сообщества (табл. 4.2). Степень варьирования размерных признаков  $im_3$ -особей на разных этапах сукцессии составляет 30–33%.

Во всех изученных ценопопуляциях ели у имматурных растений поздней стадии выявлена положительная корреляция размерных параметров ствола и кроны ( $r=0.64$ – $0.79$ ,  $P<0.001$ ) и отсутствие связи данных признаков с уровнем жизненного состояния. Только в субклимаксовом сообществе с категорией виталитета слабо скоррелирована общая высота ствола ( $r=0.35$ ,  $P<0.01$ ), а в сообществе с давностью 85 лет после пожара – с диаметром основания ствола ( $r=0.38$ ,  $P<0.05$ ). Также следует отметить, что в 200-летнем сообществе усиливается связь величины годичных приростов с возрастом ( $r=0.79$ ,  $P<0.01$ ) и с уровнем

жизненного состояния ( $r=0.58-0.72$ ,  $P<0.001$ ) в отличие от предшествующей стадии онтогенеза.

Анализ виталитетных спектров имматурных особей ели сибирской свидетельствует, что, несмотря на значимые различия ряда морфометрических параметров и текущей скорости роста, общий уровень их жизненного состояния в сообществах разного сукцессионного статуса существенно не различается (рис. 4.1–4.2, *a–в*; гл. 3, рис. 3.2, *a–в*). Во всех случаях преобладают сильно ослабленные и усыхающие особи, суммарная доля которых составляет от 85 до 93% ( $L_n=0.25-0.39$ ; табл. 4.3). Результаты корреляционного анализа свидетельствуют об отсутствии тесной связи основных морфометрических параметров – высоты и диаметра – с категорией жизненного состояния имматурных особей во всех изученных сообществах. Это означает, что для особей и относительно высокого и крайне низкого уровня виталитета характерна размерная неоднородность. По-видимому, связь параметров роста с уровнем жизненного состояния имматурных растений ели нарушает их повреждение насекомыми и грибными инфекциями. Этому способствует современное широкое распространение в районе исследований гарей и вырубок. Такие повреждения могут в короткий срок изменять состояние даже успешно растущих особей.

Таблица 4.3. Индексы жизненного состояния онтогенетических состояний и стадий ели сибирской в северотаежных сосново-еловых кустарничково-зеленомошных лесах с разной давностью пожара

Давность пожара, лет	Онтогенетические состояния и стадии								
	$im_1$	$im_2$	$im_3$	$v_1$	$v_2$	$v_3$	$g_1$	$g_2$	$g_3$
<b>85</b>	0.34	0.33	0.25	0.49	0.60	0.59	0.64	-	-
<b>200</b>	0.37	0.38	0.33	0.38	0.44	0.57	0.52	0.65	-
<b>380</b>	0.31	0.30	0.39	0.36	0.55	0.48	0.63	0.67	0.42

### Особь виргинильного состояния

Переход особей ели сибирской в виргинильное состояние в изученных сообществах возможен в возрасте 35–50 лет. Виргинильные растения *начальной стадии*, также как имматурные, относятся к подчиненному компоненту ценопопуляций и испытывают конкурентное подавление со стороны древесного яруса. Максимальная продолжительность этой стадии в районе исследования составляет ~40–50 лет и характерна для ценопопуляций второй половины сукцессии. Наибольшее возрастное разнообразие (36–85 лет) наблюдается у виргинильных особей ели в субклимаксовом сообществе (табл. 4.4), что определяется высокой степенью гетерогенности ценофитической

среды в условиях активной оконной динамики. Растения ели в этом сообществе имеют наименьший средний возраст (56 лет), и для них свойственны более высокие скорости роста боковых ветвей в средней и нижней частях кроны (на 10–30%) по сравнению с показателями в других исследованных ценопопуляциях. При этом степень варьирования размерных и возрастных параметров находится в диапазоне от 18 до 48% (табл. 4.5).

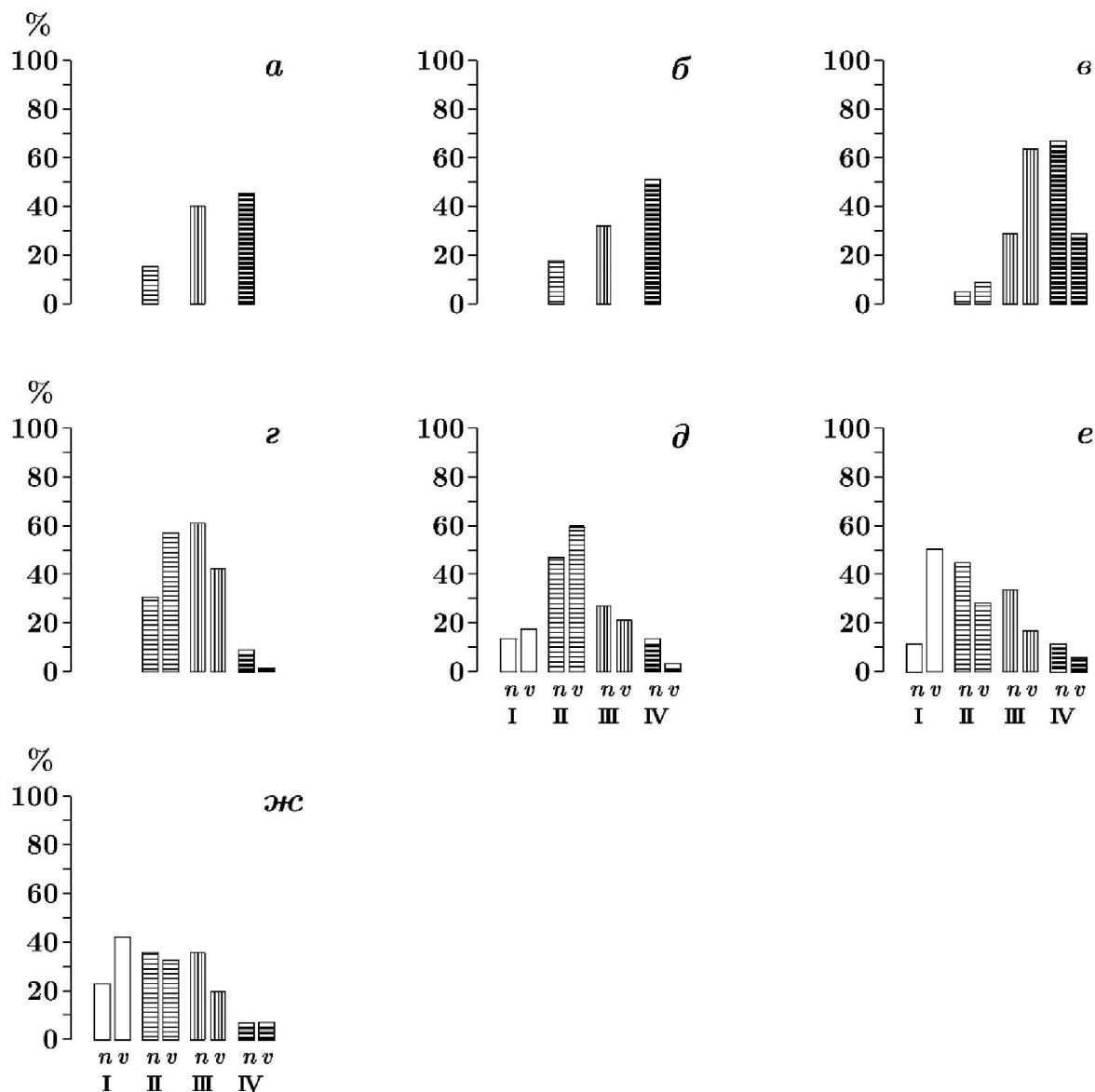


Рисунок 4.1. Виталитетная структура особей *Picea obovata* разных онтогенетических состояний и стадий в лесном сообществе с давностью пожара 85 лет

Примечание. Условные обозначения: а –  $im_1$ ; б –  $im_2$ ; в –  $im_3$ ; г –  $v_1$ ; д –  $v_2$ ; е –  $v_3$ ; ж –  $gl$ . По горизонтали: категории состояния (I – здоровые, II – умеренно ослабленные, III – сильно ослабленные, IV – усыхающие, V – сухие); n – доля участия по числу особей, v – доля участия по объему древесины. По оси ординат: доля участия, %.

Самые высокие средние значения возраста характерны для растений 200-летнего сообщества (73 года), которые испытывают более значительное конкурентное подавление

со стороны сосново-елового древостоя и отличаются более медленным развитием, чем в сообществах с давностью пожара 85 и 380 лет. Конкуренционное подавление отражается в низком среднегодовом приросте ствола в высоту (3.6 см год<sup>-1</sup>) и в низких темпах роста боковых ветвей в средней и нижней частях кроны (табл. 4.4). Благоприятные условия для роста  $v_1$ -особей ели складываются на начальном этапе сукцессии и проявляются в больших величинах средней высоты ствола и протяженности кроны (на 16–30%; табл. 4.4). Для них характерны самые низкие значения коэффициента вариации ( $Cv=9-47\%$ , табл. 4.5).

По остальным морфометрическим параметрам и величине текущего прироста ствола у особей начальной стадии виргинильного состояния, развивающихся в сообществах разных стадий сукцессии, значимых различий обнаружено не было (табл. 4.4). Наиболее вариабельным параметром для  $v_1$ -особей исследованных ценопопуляций оказалась высота основания нижней боковой ветви ( $Cv=47-59\%$ ; табл. 4.5).

Как и в случае с имматурными растениями, размерные характеристики особей начальной стадии виргинильного состояния тесно скоррелированы между собой на разных этапах сукцессии сосново-елового сообщества ( $r=0.46-0.64$ ,  $P<0.01$ ;  $r=0.62-0.93$ ,  $P<0.001$ ). В тоже время, в отличие от  $im_3$ -особей для них характерна связь уровня жизненного состояния с параметрами кроны ( $r=0.44-0.73$ ,  $P<0.01$ ) и ствола ( $r=0.60$ ,  $P<0.05$ ), а также со скоростью роста главной оси во второй половине сукцессии ( $r=0.67$ ,  $P<0.01$  при давности пожара 200 лет;  $r=0.53$ ,  $P<0.05$  при давности пожара 380 лет). Зависимость морфометрических параметров от возраста не была выявлена.

В *промежуточную стадию* виргинильного состояния в изученных северотаежных сообществах ель сибирская вступает в возрасте от ~40 до 60 лет. Причем наибольшая вариабельность данного показателя ( $Cv=47\%$ , табл. 4.5) встречается в субклимаксовом сообществе, мозаичность внутриценотических условий которого обеспечивается за счет формирования ветровальных комплексов. В этой ценопопуляции переход растений ели в  $v_2$ -стадию возможен уже после 40 лет, а максимальный возраст особей равен 170 лет (табл. 4.4).

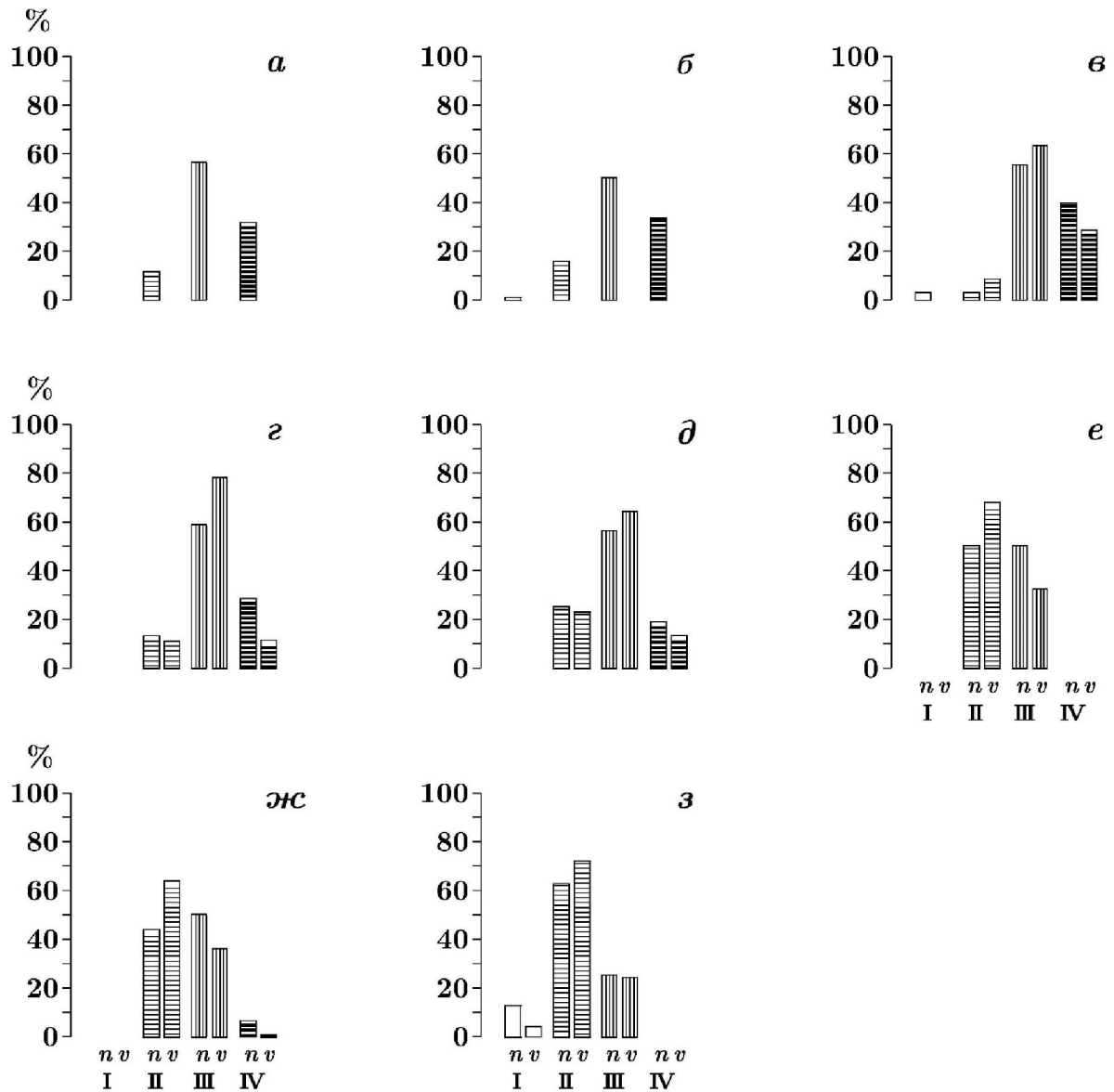


Рисунок 4.2. Виталитетная структура особей *Picea obovata* разных онтогенетических состояний и стадий в лесном сообществе с давностью пожара 200 лет

Примечание. Условные обозначения: а –  $im_1$ ; б –  $im_2$ ; в –  $im_3$ ; г –  $v_1$ ; д –  $v_2$ ; е –  $v_3$ ; ж –  $g_1$ ; з –  $g_2$ . По горизонтали: категории состояния (I – здоровые, II – умеренно ослабленные, III – сильно ослабленные, IV – усыхающие, V – сухие);  $n$  – доля участия по числу особей,  $v$  – доля участия по объему древесины. По оси ординат: доля участия, %.

При давности пожара 85 лет возраст растений ели всех трех стадий виргинильного состояния значимо не различается. Все  $v_2$ -особи относятся к первому послепожарному поколению ели сибирской, в связи с чем, им свойственны достаточно высокие темпы роста и развития. Они входят в состав относительно молодого хвойно-лиственного древостоя (гл. 2, табл. 2.1) и соответственно испытывают относительно слабое конкурентное подавление. Поэтому средние показатели общей высоты ствола, протяженности кроны, среднего линейного прироста главной оси  $v_2$ -особей в сообществе

с давностью пожара 85 лет на 15–30% превышают соответствующие значения в сообществах с большей давностью нарушения (табл. 4.4). Но вариабельность данных параметров в целом ниже, чем в сообществах с давностью пожара 200 и 380 лет (табл. 4.5). В середине сукцессии особи промежуточной стадии виргинильного состояния входят в нижний полог зрелого 200-летнего древостоя и испытывают сильное конкурентное воздействие со стороны деревьев верхнего полога. Это проявляется в более низких значениях размерных и ростовых характеристик растений ели (табл. 4.4).

Зависимость размерных характеристик ствола от параметров кроны  $v_2$ -особей исследованных сообществ сопоставима с соответствующими данными виргинильных растений ели сибирской начальной стадии ( $r=0.60-0.82$ ,  $P<0.01$ ;  $r=0.68-0.95$ ,  $P<0.001$ ). В первой половине сукцессии диаметр ствола ( $r=0.81$ ,  $P<0.05$ ) и величина боковых приростов ( $r=0.74$ ,  $P<0.05$ ) скоррелированы с возрастом. В середине сукцессии характеристики кроны связаны с уровнем жизненного состояния особей ( $r=0.74-0.82$ ,  $P<0.01$ ). В субклимаксовом сообществе корреляции морфометрических параметров с возрастом и категорией виталитета не выявлены (гл. 3, табл. 3.5).

Особь *поздней стадии* виргинильного состояния имеют в изученных сообществах возрастной диапазон от 50 до 160 лет. Наибольшее возрастное разнообразие отмечено в субклимаксовом сообществе, максимальные средние значения данного признака (92 года) наблюдаются в сообществе с давностью пожара 200 лет (табл. 4.4). Ценотическое положение особей поздней стадии виргинильного состояния в 85-летнем сообществе сопоставимо с положением особей предшествующей стадии – они входят в состав основного полога древостоя и, тем самым, испытывают минимальное конкурентное давление. В соответствии с этим, наибольшие размеры ствола и кроны (на 15–20%) характерны для  $v_3$ -особей ели, развивающихся в сообществах первой половины сукцессионного периода. Для них же свойственны минимальные диапазоны варьирования исследованных признаков при сравнении с соответствующими значениями растений ели сибирской средней и поздней стадий сукцессии (табл. 4.5). При давности пожара 85 и 200 лет показатели роста  $v_3$ -особей в среднем идентичны (табл. 4.4).

Таблица 4.4. Параметры виргинильных особей *Picea obovata* в северотаежных лесах с разной давностью пожара

Параметры	Онтогенетические стадии								
	$v_1$			$v_2$			$v_3$		
	Давность пожара, лет								
	85	200	380	85	200	380	85	200	380
Объем выборки, экз.	34	52	33	20	28	25	12	8	15
Высота, см	$279 \pm 79a$ 176–445	$223 \pm 75b$ 122–420	$241 \pm 70b$ 136–380	$542 \pm 75a$ 414–650	$469 \pm 71b$ 359–610	$394 \pm 72c$ 260–520	$686 \pm 92a$ 600–940	$651 \pm 123ab$ 500–892	$581 \pm 64b$ 460–730
Диаметр основания ствола, см	$5 \pm 1$ 3.0–8.4	$5 \pm 2$ 2.2–11.9	$5 \pm 1$ 2.6–8.9	$9 \pm 1a$ 7.3–12.8	$10 \pm 2a$ 7–12.2	$7 \pm 1b$ 5.0–10.9	$12 \pm 2$ 9.8–17.2	$13 \pm 3$ 9.1–18.3	$11 \pm 2$ 8.1–16.3
Диаметр ствола на высоте 1.3 м, см	$3 \pm 1$ 1.1–5.2	$3 \pm 1$ 0.6–5.9	$2.5 \pm 1$ 0.5–6.0	$6.2 \pm 0.8a$ 4.8–7.6	$6 \pm 1a$ 3.9–7.5	$4.7 \pm 0.9b$ 3.3–6.6	$8 \pm 2$ 6.3–16.0	$8 \pm 2$ 5.8–11.5	$7 \pm 2$ 6.0–13.4
Объем выборки, экз.	34	35	22	20	28	25	12	8	15
Диаметр кроны, см	$113 \pm 33$ 40–195	$118 \pm 33$ 61–235	$109 \pm 27$ 50–155	$173 \pm 26$ 125–223	$179 \pm 48$ 105–341	$157 \pm 34$ 103–245	$202 \pm 37$ 150–288	$187 \pm 49$ 135–281	$202 \pm 33$ 160–250
Протяженность кроны, см	$189 \pm 63a$ 90–338	$151 \pm 60b$ 70–303	$144 \pm 64b$ 60–316	$415 \pm 97a$ 130–565	$350 \pm 79b$ 194–571	$312 \pm 74b$ 193–421	$597 \pm 94a$ 495–853	$511 \pm 148ab$ 320–779	$474 \pm 65b$ 375–567
Возраст, лет	$63 \pm 5b$ 51–70	$73 \pm 12a$ 52–94	$56 \pm 12b$ 36–85	$66 \pm 4b$ 56–72	$83 \pm 12a$ 63–101	$76 \pm 35ab$ 42–169	$68 \pm 3$ 65–71	$92 \pm 5$ 82–96	$87 \pm 31$ 51–163
Высота основания нижней боковой ветви, м	$0.7 \pm 0.3a$ 0.2–1.5	$0.4 \pm 0.2b$ 0.1–0.9	$0.5 \pm 0.2b$ 0.2–0.9	$0.8 \pm 0.3ab$ 0.3–1.5	$0.9 \pm 0.3a$ 0.3–1.5	$0.6 \pm 0.2b$ 0.4–1.2	$0.8 \pm 0.2$ 0.6–1	$0.7 \pm 0.3$ 0.1–1.1	$0.7 \pm 0.3$ 0.5–1.1
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	$4.8 \pm 1b$ 3.1–6.3	$3.6 \pm 1c$ 1.6–5.5	$5.8 \pm 1a$ 3.8–7.5	$8.0 \pm 1a$ 5.8–9.8	$6 \pm 1b$ 4.0–8.6	$6.5 \pm 2b$ 2.5–11.2	$9.6 \pm 1a$ 8.9–11.1	$7 \pm 1b$ 5.5–9.6	$7.5 \pm 2b$ 4.5–11.6
Объем выборки, экз.	14	20	17	9	8	8	4	4	5
Текущий линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	$7.5 \pm 2$ 3.8–10.1	$7.5 \pm 3$ 3.6–13.2	$7.5 \pm 3$ 4.3–14.2	$16 \pm 6$ 6.5–24.6	$11 \pm 3$ 7.4–15.8	$14 \pm 8$ 4.1–24.0	$17.5 \pm 3$ 13.4–22	$23.5 \pm 8$ 17.9–29.4	Н.д.
Текущий линейный прирост боковых ветвей в верхней части кроны, см год <sup>-1</sup>	$4.5 \pm 1$ 2.5–6.9	$5 \pm 1$ 2.9–7.9	$4.6 \pm 0.9$ 3.2–6.0	$7 \pm 2$ 3.4–10.6	$4.5 \pm 2$ 2.9–7.2	$6 \pm 2$ 2.8–8.3	$8 \pm 3$ 4.9–10.6	$10 \pm 1$ 9.1–10.7	Н.д.
Текущий линейный прирост боковых ветвей в средней части кроны, см год <sup>-1</sup>	$3.4 \pm 1.2ab$ 1.5–6.6	$3.2 \pm 0.9b$ 1.6–5.4	$4.1 \pm 1.5a$ 1.1–8.1	$3.5 \pm 0.9$ 1.9–4.9	$3.2 \pm 1.2$ 1.5–5.6	$3.8 \pm 1.1$ 2–5.6	$3.6 \pm 1.2$ 2.4–4.6	$3.1 \pm 1$ 1.7–4.6	Н.д.
Текущий линейный прирост боковых ветвей в нижней части кроны, см год <sup>-1</sup>	$2.1 \pm 0.8ab$ 0.8–3.4	$1.7 \pm 0.5b$ 0.8–2.6	$2.3 \pm 1.1a$ 0.7–4.7	$1.9 \pm 0.8$ 0.7–3.2	$2 \pm 0.9$ 0.5–3.7	$2.2 \pm 0.9$ 1.1–4.8	$2.5 \pm 1.4$ 1.4–5.3	$1.9 \pm 1$ 1.1–3.5	$2.8 \pm 0.9$ 1.6–4.1

Примечание. Условные обозначения те же, что в табл. 4.1.

Значения коэффициентов корреляции размерных характеристик ствола и кроны виргинильных растений поздней стадии в исследованных сообществах варьируют от 0.71–0.96 при  $P < 0.01$  до 0.38–0.95 при  $P < 0.001$ . Только на раннем этапе сукцессии отмечена связь уровня жизненного состояния особей с диаметром кроны ( $r = 0.68$ ,  $P < 0.05$ ). Во второй половине сукцессии зависимость морфометрических параметров растений ели от категории виталитета и календарного возраста не была выявлена. Причиной этому в позднесукцессионном сообществе, скорее всего, является динамичность ценотической среды (периодическое образование окон), обеспечивающая возможность быстрого улучшения жизненного состояния отдельных медленно растущих особей. Это происходит в результате усиления разветвленности кроны, увеличения продолжительности жизни хвои и уменьшения проявлений хлороза.

Таблица 4.5. Значения коэффициента вариации (%) исследуемых параметров виргинильных особей *Picea obovata* в северотаежных лесах с разной давностью пожара

Параметры	Давность пожара, лет								
	85			200			380		
	Онтогенетические стадии								
	$v_1$	$v_2$	$v_3$	$v_1$	$v_2$	$v_3$	$v_1$	$v_2$	$v_3$
Высота, см	28.2	13.8	13.4	33.5	15.1	18.9	29.0	18.2	11.1
Диаметр основания ствола, см	26.6	13.4	16.9	36.6	18.0	22.5	30.1	20.6	19.8
Диаметр кроны, см	29.5	15.1	18.1	28.1	27.0	26.2	24.4	22.0	16.4
Протяженность кроны, см	33.7	23.5	15.8	39.6	22.6	29.0	44.3	23.7	13.6
Высота основания нижней боковой ветви, м	46.7	43.4	22.7	58.6	37.1	49.6	48.0	33.7	36.7
Возраст, лет	8.5	6.7	4.7	16.8	14.8	5.8	22.1	46.7	35.4
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	23.9	15.2	10.3	30.1	21.2	20.8	18.2	36.3	30.5
Текущий линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	27.2	35.9	19.6	38.5	26.3	34.5	40.8	60.3	Н.д.
Текущий линейный прирост боковых ветвей в верхней части кроны, см год <sup>-1</sup>	28.1	33.1	34.1	28.9	44.8	11.0	20.3	39.1	Н.д.
Текущий линейный прирост боковых ветвей в средней части кроны, см год <sup>-1</sup>	35.3	26.5	32.1	29.0	36.8	33.5	36.4	28.3	Н.д.
Текущий линейный прирост боковых ветвей в нижней части кроны, см год <sup>-1</sup>	39.9	41.3	55.5	32.6	44.6	50.1	46.8	44.1	32.2

Примечание. Условные обозначения те же, что в табл. 4.2.

Уровень жизненного состояния виргинильных особей ели сибирской является в целом более высоким, чем имматурных (рис. 4.1–4.2,  $z-e$ ; гл. 3, рис. 3.2,  $z-e$ ) и при давности пожара 85 лет он является более высоким ( $L_n = 0.49-0.60$ ), чем в сообществах второй половины сукцессии (от 0.36–0.38 до 0.55–0.57; табл. 4.3). Это связано, как уже говорилось выше, с разным внутривидовым статусом виргинильных особей и соответственно разным уровнем их конкурентного подавления на разных стадиях сукцессии. В сообществе с давностью пожара 85 лет критическим является рубеж  $im_3-v_1$ -стадий развития: индекс жизненного состояния особей ели сибирской возрастает на 0.2. Во второй половине сукцессии особи

начальной стадии виргинильного состояния по уровню жизненного состояния ( $L_n=0.36-0.38$ ) еще близки к имматурным.

Выраженным критическим рубежом на начальном и позднем этапах сукцессии (85 и 380 лет после пожара) является граница  $v_1$ - и  $v_2$ -стадий: здоровые и умеренно ослабленные особи имеют в целом более высокую вероятность перехода с  $v_1$ - на  $v_2$ -стадию ( $L_n$  возрастает на 0.1–0.2), а усыхающие значительно более низкую. В сообществе с давностью пожара 200 лет рубеж существенного повышения уровня жизненного состояния наблюдается позже, при переходе виргинильных особей промежуточной стадии в позднюю, что, по-видимому, можно рассматривать как косвенное отражение наиболее высокой напряженности конкуренции особей в древесном ярусе на среднем этапе сукцессии.

Сопоставление долей участия особей разных стадий виргинильного состояния по числу и объему ствола позволяет заключить, что в большинстве случаев в пределах конкретных сообществ особи более высокого уровня жизненного состояния отличаются более крупными размерами: их доля по объему превышает долю по числу, обратное соотношение характерно для категорий сильно ослабленных и усыхающих. Более четко эта закономерность выражена при давности пожара 85 лет (рис. 4.1,  $z-e$ ) и очень слабо – при максимальной давности пожара 380 лет (гл. 3, рис. 3.2,  $z-e$ ).

#### **Особь начального генеративного состояния**

В генеративное состояние ель сибирская может вступать в возрасте ~50–60 лет, как в первой половине сукцессии (85 лет после пожара), так и на позднем ее этапе (380 лет после пожара). В середине сукцессионного периода, из-за высокой напряженности в конкуренции этот переход происходит на 20–25 лет позже (табл. 4.6). У особей ели сибирской начального генеративного состояния в наибольшей степени проявляются сукцессионные различия среднего возраста и возрастного диапазона. При давности нарушения 85 лет их средний возраст (65 лет) является соответственно в 1.5 и 2 раза более низким, чем на средней и поздней стадиях сукцессии (табл. 4.6).

Возрастной диапазон  $g_1$ -особей на начальном этапе сукцессии составляет только 15 лет, в сообществе с давностью пожара 200 лет он возрастает до 50 лет, а на позднем этапе сукцессии превышает 200 лет. Это отражается на морфометрических параметрах: высоте и диаметре ствола, размерах кроны, которые при давности пожара 85 лет являются значимо более низкими (на 15–40%), чем во второй половине сукцессии (табл. 4.6). При сравнении среднего линейного прироста главной оси  $g_1$ -особей выявляется обратная закономерность: более высокая (на 20%) скорость роста в высоту характерна для особей 85-летнего сообщества. При этом величины текущего прироста осевого и боковых побегов в верхней части кроны у  $g_1$ -растений ели на разных этапах восстановления идентичны, а в средней части кроны максимальные значения

прироста боковых побегов отмечены в субклимаксовом сообществе (табл. 4.6). Указанные особенности обусловлены с одной стороны разным внутривидовым статусом  $g_1$ -особей, с другой – тем, что во второй половине сукцессии среди  $g_1$ -особей присутствуют высоковозрастные экземпляры, которые в течение длительного периода отличались очень медленным ростом и развитием, а затем в результате локального снижения конкурентного давления смогли ускорить рост и вступить в генеративную стадию. Минимальная вариабельность исследованных признаков характерна для особей раннего этапа сукцессии, что было выявлено и для виргинильных особей (табл. 4.7).

Среди  $g_1$ -особей доля здоровых и умеренно ослабленных экземпляров составляет 45–58% (рис. 4.1–4.2, *ж*; гл. 3, рис. 3.2, *ж*). При этом на начальной и поздней стадиях восстановления индекс жизненного состояния является более высоким ( $L_n=0.63–0.64$ ), чем в середине сукцессии ( $L_n=0.52$ ; табл. 4.3). В последнем случае генеративные особи начального состояния находятся в менее благоприятных условиях, поскольку являются подчиненным компонентом древостоя (в отличие от  $g_1$ -особей в сообществе с давностью пожара 85 лет), не вступившего в фазу активной оконной динамики (в отличие  $g_1$ -особей в сообществе с давностью пожара 380 лет).

Соотношение особей разных категорий состояния по числу и объему древесины свидетельствует о том, что особи высокого уровня жизненного состояния имеют более крупные размеры (доля по объему выше доли по числу), в отличие от сильно ослабленных и усыхающих, для которых характерно обратное соотношение (рис. 4.1–4.2, *ж*; гл. 3, рис. 3.2, *ж*). Также, как и у виргинильных растений ели, эта закономерность более отчетливо проявляется при давности пожара 85 лет ( $r=0.46$ ,  $P<0.05$ ). На поздней стадии сукцессии она в значительной степени нивелируется: относительно малоразмерные быстро развивающиеся в окнах полога древостоя особи, рано осуществившие переход в генеративное состояние, могут иметь более высокий уровень жизненности, чем более крупные, высоковозрастные, имеющие более низкую жизненность из-за высокой напряженности конкуренции с господствующими  $g_2$ -деревьями (гл. 3, табл. 3.5). Причем по результатам корреляционного анализа обратная зависимость между возрастом особи и уровнем ее жизненного состояния в большей степени проявляется в 200-летнем сообществе ( $r=-0.64$ ,  $P<0.05$ ). На данном этапе сукцессии для умеренно ослабленных  $g_1$ -особей характерно наличие темноокрашенной корки ( $r=-0.82$ ,  $P<0.01$ ), область растрескивания которой поднимается на высоту около 2 м ( $r=0.66$ ,  $P<0.05$ ).

Таблица 4.6. Параметры генеративных особей *Picea obovata* в северотаежных лесах с разной давностью пожара

Параметры	Онтогенетические состояния				
	g <sub>1</sub>			g <sub>2</sub>	
	Давность пожара, лет				
	85	200	380	200	380
Объем выборки, экз.	36	19	40	8	40
Высота, м	$\underline{6\pm 2b}$ 2.2–9.2	$\underline{7\pm 2a}$ 3.3–12.0	$\underline{8\pm 3a}$ 3.5–13.5	$\underline{15\pm 4}$ 10.5–19.0	$\underline{14\pm 2}$ 8.9–20.5
Диаметр основания ствола, см	$\underline{11\pm 3b}$ 3.6–21.0	$\underline{14\pm 4a}$ 6.8–22.0	$\underline{14\pm 4a}$ 6.0–23.2	$\underline{38\pm 15a}$ 23.6–6	$\underline{26\pm 6b}$ 15.5–41.0
Диаметр ствола на высоте 1.3 м, см	$\underline{7\pm 3b}$ 1.7–15.3	$\underline{9\pm 3a}$ 4.4–14.4	$\underline{10\pm 3a}$ 4.1–15.3	$\underline{27\pm 11}$ 16.7–41.0	$\underline{19\pm 4}$ 12.7–29.0
Диаметр кроны, см	$\underline{179\pm 41b}$ 105–270	$\underline{219\pm 42a}$ 1143–320	$\underline{203\pm 57a}$ 83–320	$\underline{404\pm 119a}$ 278–595	$\underline{260\pm 71b}$ 135–445
Протяженность кроны, м	$\underline{5\pm 2b}$ 1.6–8.7	$\underline{6\pm 2ab}$ 2.0–11.1	$\underline{7\pm 2a}$ 2.4–11.2	$\underline{13\pm 3}$ 8.8–26.7	$\underline{13\pm 2}$ 7.9–18.1
Объем выборки, экз.	19	14	40	8	35
Возраст, лет	$\underline{64\pm 5c}$ 56–71	$\underline{98\pm 17b}$ 74–126	$\underline{129\pm 53a}$ 51–267	$\underline{147\pm 48b}$ 94–197	$\underline{220\pm 61a}$ 105–368
Высота основания нижней боковой ветви, м	$\underline{0.9\pm 0.3}$ 0.4–1.5	$\underline{0.8\pm 0.3}$ 0.2–1.3	$\underline{0.8\pm 0.3}$ 0.3–1.4	$\underline{1.6\pm 0.5}$ 0.9–2.3	$\underline{1.5\pm 0.4}$ 0.9–2.3
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	$\underline{8.9\pm 2.8a}$ 3.6–13.6	$\underline{8.1\pm 2.2ab}$ 4.7–11.3	$\underline{6.8\pm 2.4b}$ 2.6–14.9	$\underline{10.4\pm 1.4a}$ 9.0–12.5	$\underline{6.8\pm 2.3b}$ 3.8–13.6
Объем выборки, экз.	14	9	10	8	15
Текущий линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	$\underline{18\pm 7}$ 8.3–30.5	$\underline{17\pm 7}$ 5.4–29.6	$\underline{15\pm 5}$ 8.6–21.0	Н.д.	Н.д.
Текущий линейный прирост боковых ветвей в верхней части кроны, см год <sup>-1</sup>	$\underline{7.4\pm 2.1}$ 4.9–11.7	$\underline{7\pm 2}$ 3.0–9.7	$\underline{7.2\pm 1.3}$ 5.8–9.4	Н.д.	Н.д.
Текущий линейный прирост боковых ветвей в средней части кроны, см <sup>-1</sup> год	$\underline{3.5\pm 1.0b}$ 2.2–6.1	$\underline{2.9\pm 1.2ab}$ 1.3–5.2	$\underline{4.0\pm 0.9a}$ 2.8–5.2	Н.д.	Н.д.
Текущий линейный прирост боковых ветвей в нижней части кроны, см <sup>-1</sup> год	$\underline{2.1\pm 0.9}$ 0.8–4.2	$\underline{1.8\pm 0.8}$ 0.9–4.1	$\underline{2.3\pm 0.7}$ 1.1–3.5	$\underline{2.2\pm 0.7}$ 1.1–3.7	$\underline{2.9\pm 0.8}$ 1.9–4.7

Примечание. Условные обозначения те же, что в табл.4.1.

### Особь зрелого генеративного состояния

Переход в g<sub>2</sub>-состояние у ели сибирской в районе исследований происходит в возрасте 95–105 лет, связи с чем они были представлены только в сообществах с давностью пожара 200 и 380 лет (табл. 4.6). Возрастной диапазон зрелых генеративных растений *P. obovata* на среднем этапе сукцессии составляет 100 лет, на позднем достигает 260 лет. Средний возраст g<sub>2</sub>-особей при давности пожара 200 лет (~150 лет) достоверно меньше, чем на поздней стадии послепожарного восстановления (220 лет).

Несмотря на более молодой возраст в 200-летнем сообществе средние значения диаметра ствола и кроны, а также среднего линейного прироста главной оси на ~50% выше соответствующих показателей, наблюдаемых на поздней стадии сукцессии (табл. 4.6). Причиной тому является разный фитоценотический статус g<sub>2</sub>-особей. В сообществе с давностью пожара 200 лет зрелые генеративные деревья относятся к первому послепожарному поколению, сформировавшемуся на открытой гари при слабом конкурентном воздействии

отдельных переживших пожар деревьев сосны. В субклимаксовом сообществе сопоставление давности пожара (380 лет) и среднего возраста  $g_2$ -особей (220 лет) показывает, что значительная их часть уже не относится к первым послепожарным генерациям, а значит развивалась под их пологом и конкурентным воздействием.

Таблица 4.7. Значения коэффициента вариации (%) параметров генеративных особей *Picea obovata* в северотаежных лесах с разной давностью пожара

Параметры	Давность пожара, лет				
	85	200		380	
	$g_1$	$g_1$	$g_2$	$g_1$	$g_2$
Высота, см	29.3	35.1	24.4	32.4	17.7
Диаметр основания ствола, см	32.9	31.3	39.4	31.4	24.2
Диаметр кроны, см	22.7	19.0	29.4	28.1	27.5
Протяженность кроны, см	33.7	42.0	25.8	36.8	18.9
Высота основания нижней боковой ветви, м	31.7	36.2	31.7	36.7	27.9
Возраст, лет	7.8	17.3	32.8	40.9	27.7
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	31.8	27.3	13.3	36.0	34.5
Текущий линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	37.8	40.3	Н.д.	35.2	Н.д.
Текущий линейный прирост боковых ветвей в верхней части кроны, см год <sup>-1</sup>	28.4	28.6	Н.д.	18.6	Н.д.
Текущий линейный прирост боковых ветвей в средней части кроны, см год <sup>-1</sup>	29.5	39.6	Н.д.	22.5	Н.д.
Текущий линейный прирост боковых ветвей в нижней части кроны, см год <sup>-1</sup>	39.5	45.5	33.5	30.1	27.0

Примечание. Условные обозначения те же, что в табл. 4.2.

В исследованных ценопопуляциях особи зрелого генеративного состояния, имеющие более крупные размеры ствола, обладают более протяженной и широкой кроной ( $r=0.78-0.80$ ,  $P<0.05$  для 200-летнего сообщества;  $r=0.66-0.93$ ;  $P<0.001$  для субклимаксового сообщества). На средней стадии сукцессии сосново-елового сообщества  $g_2$ -особи при высоких значениях размерных параметров ствола и кроны имеют наибольший возраст ( $r=0.92-0.96$ ;  $P<0.001$ ), но данная закономерность не отражается на улучшении их жизненного состояния. В субклимаксовом сообществе для генеративных растений ели характерна зависимость уровня виталитета от скорости роста осевых и боковых побегов, а также слабая обратная связь между возрастом особей и протяженностью их кроны (гл.3, табл. 3.5).

В целом  $g_2$ -особи отличаются наиболее высоким уровнем жизненного состояния ( $L_n=0.65-0.67$ ; табл. 4.3), как на средней, так и на поздней стадиях сукцессии. Однако следует отметить, что доля здоровых  $g_2$ -деревьев в северотаежных сосново-еловых древостоях невелика и составляет от 15 до 25% (рис. 4.2, з; гл. 3, рис. 3.2, з), среди особей этой стадии развития преобладают умеренно ослабленные, составляющие 45–60%.

Таким образом, различия параметров древесного яруса в изученных сообществах позволяют предположить разную степень напряженности конкурентных отношений древесных

растений и разную скорость роста и развития особей ели сибирской в ходе послепожарной сукцессии. Правомерно допустить, что наиболее слабое воздействие на подчиненные компоненты ценопопуляций ели оказывает относительно молодой хвойно-лиственный древостой, а максимально жесткое – зрелый послепожарный древостой средних стадий сукцессии. Для поздних стадий сукцессии характерно локальное ослабление конкурентного воздействия господствующего компонента ценопопуляций на подчиненные компоненты, обусловленное процессами оконной динамики. На разных стадиях сукцессии особи одного и того же онтогенетического состояния могут иметь разный ранг и относиться либо к подчиненному, либо к господствующему компоненту ценопопуляции.

В соответствии с вышесказанным, в сообществе с давностью пожара 85 лет под пологом молодого хвойно-лиственного древостоя иматурные особи ели сибирской обладают максимальной высотой и разветвленностью кроны, а скорость роста главной и боковых осей уступает только соответствующим показателям, наблюдающимся на 8-летней гари.

Виргинильные особи ели также развиваются в первой половине послепожарной сукцессии в более благоприятных условиях, чем на поздних этапах, так как большая их часть принадлежит к господствующему компоненту ценопопуляции и входит в состав верхнего полога древостоя. В дальнейшем к середине сукцессионного периода их ценотический статус меняется: они находятся в нижнем, подчиненном пологе древостоя, что отражается соответствующим образом на темпах роста и уровне жизненного состояния. Молодые генеративные растения ели в 85-летнем сообществе имеют лидирующее положение в составе ценопопуляции (высокие темпы роста), но за счет меньшего по сравнению с особями второй половины сукцессии возраста для них характерны более низкие значения морфометрических параметров.

На средней стадии сукцессии (200 лет после пожара) морфометрические показатели особей ели сибирской иматурного и виргинильного состояний являются наиболее низкими и имеют невысокий уровень варьирования (~30%) по сравнению с показателями особей тех же стадий развития в сообществах начального и позднего этапов сукцессии. В этот период они испытывают наиболее сильное конкурентное подавление со стороны зрелого хвойного древостоя, не вступившего еще в фазу оконной динамики. Отсутствие окон усиливает конкурентное взаимодействие деревьев и в самом древесном ярусе, что отражается в пониженном уровне жизненного состояния генеративных растений ели. В то же время некоторые параметры  $g_2$ -особей (в частности, диаметр ствола и средний линейный прирост) превышают соответствующие показатели в субклимаксовом сообществе, несмотря на их более молодой средний возраст. При этом уровень жизненного состояния господствующего компонента ценопопуляций ели на средней и поздней стадиях сукцессии одинаков. Указанные

различия обусловлены тем, что господствующий компонент ценопопуляции в 200-летнем сообществе представлен первым послепожарным поколением, сформировавшимся на открытой гари при минимальном конкурентном воздействии отдельных деревьев сосны допожарного происхождения, в то время как в субклимаксовом сообществе  $g_2$ -особи относятся к поколениям, появившимся через 150–250 лет после пожара уже под пологом древостоя в условиях значительного конкурентного подавления.

При давности пожара 380 лет под пологом субклимаксового разновозрастного березово-сосново-елового древостоя (гл. 2, табл. 2.1), находящегося в состоянии оконной динамики, темпы роста и размеры имматурных особей ели несколько ниже, чем на начальном этапе восстановления. Однако в результате более жесткого конкурентного отбора при переходе на позднюю стадию имматурного состояния они характеризуются максимальной скоростью роста ствола и боковых ветвей. Морфометрические параметры виргинильных растений ели и особей начального генеративного состояния в субклимаксовом сообществе сопоставимы с аналогичными величинами на средней стадии сукцессии. Морфометрические и ростовые показатели особей ели зрелого генеративного состояния ниже, чем в 200-летнего сообществе, поскольку изначально развивались под пологом и конкурентным воздействием особей первых послепожарных поколений.

Подводя итог, можно заключить, что на начальных этапах сукцессии складываются наиболее благоприятные условия для роста и развития особей ели сибирской, затем вследствие усиления внутри- и межпопуляционной конкуренции в сообществе скорость роста и развития особей ели сибирской снижается, морфометрические параметры особей, относящихся к подчиненным компонентам, уменьшаются. С момента образования первых окон в результате выпадения деревьев допожарного происхождения, затем первого послепожарного поколения, условия для произрастания растений на отдельных участках улучшаются, что приводит к повышению варьирования почти всех изученных морфометрических параметров.

**Выводы:**

1. Особи ели сибирской *имматурного* состояния на всех стадиях сукцессии характеризуются низким общим уровнем виталитета ( $L_n=0.30-0.39$ ); на раннем этапе восстановления (8 лет) имеют наиболее низкий возраст и размерные параметры, но наиболее высокий линейный прирост; в конце первого 100-летия после пожара и на позднем этапе сукцессии (380 лет) по сравнению с серединой сукцессионного периода отличаются большей (на 15–35%) высотой, разветвленностью кроны и большим текущим линейным приростом.
2. *Виргинильные* растения ели сибирской в конце первого 100-летия после пожара по сравнению со второй половиной сукцессионного периода (200 и более лет после пожара) характеризуются на 15–25% большей высотой и протяженностью кроны, более высокой средней скоростью роста и более высоким уровнем жизненного состояния ( $L_n=0.49-0.60$ ).
3. Особи *начального генеративного* состояния в конце первого 100-летия после пожара имеют на 15–25% более низкие значения возраста и размерных параметров, чем во второй половине сукцессии; на начальном (85 лет) и позднем (380 лет) этапах сукцессии отличаются более высоким уровнем жизненного состояния ( $L_n=0.63-0.64$ ).
4. Особи *зрелого генеративного состояния* на среднем этапе сукцессии (200 лет) по сравнению с поздним (380 лет) имеют в 1.5 раза более высокие значения диаметра ствола, размеров кроны и среднего прироста, более низкий средний возраст при одинаковом уровне жизненного состояния ( $L_n=0.65-0.67$ ).
5. Сукцессионные различия параметров особей ели сибирской разных онтогенетических состояний на разных этапах послепожарной сукцессии определяются календарным возрастом особей, их ценопопуляционным статусом, особенностями ценогенетической среды (активность процессов оконной динамики).

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

В рамках описания особенностей онтогенетической структуры ели сибирской были рассмотрены ценопопуляции ели сибирской, сформировавшиеся на разных этапах послепожарного восстановления северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесов, в сообществах с давностью пожара 8, 85, 200 и 380 лет.

В молодом сообществе с преобладанием подроста березы пушистой на гари с давностью последнего **пожара 8 лет** ценопопуляция ели сибирской практически полностью состоит из особей прегенеративного периода (рис. 5.1, *a*). 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%. Виргинильные особи в составе ценопопуляции ели отсутствуют, генеративные допожарного происхождения представлены единично (<1% по числу), на их долю приходится 100% запаса древесины в исследованной ценопопуляции (рис. 5.1, *б*).

Характер онтогенетического спектра типичен для ранних этапов послепожарного восстановления ценопопуляции при наличии близко расположенных источников семян ели. В рассматриваемом случае первые немногочисленные особи ели заселились уже через 1–2 года после пожара и к моменту исследования достигли в большинстве случаев начальной стадии имматурного состояния, в единичных случаях – промежуточной стадии. Массовое заселение произошло через 3–4 года после пожара: большинство этих особей в период исследования достигли только ювенильного состояния и составили основную часть особей ценопопуляции. В последние годы, по-видимому, из-за низкого количества жизнеспособных семян новые поколения не появлялись, в связи с чем проростки в составе ценопопуляции практически отсутствуют, хотя благоприятные условия для прорастания семян сохраняются.

Согласно критериям классификации, предложенной А.А. Урановым и О.В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969), ценопопуляция ели сибирской в 8-летнем сообществе по характеру онтогенетического спектра относится к инвазионному типу, т.к. абсолютное большинство – это растения прегенеративного периода онтогенеза, среди которых отсутствуют виргинильные особи. Генеративные деревья представлены только в виде допожарного компонента, численность которого составляет менее 1% от общего числа особей в исследованной ценопопуляции. Доминирование ранних стадий онтогенеза отражается в крайне низких значениях индекса возрастности и индекса эффективности, равных 0.02 и 0.1 соответственно, и в близком к единице значении индекса восстановления ( $I_6=0.99$ ).

В составе ценопопуляции ели сибирской в **85-летнем** сосново-еловом сообществе проростки и ювенильные растения на момент исследования не были обнаружены (рис. 5.1, *в*), что обусловлено, по-видимому, наличием сплошного, плотного мохово-лишайникового покрова, который практически не проницаем для семян ели. В условиях северной тайги время его полного восстановления составляет 80–90 лет после пожара (Горшков и др., 2009).

Наиболее многочисленными являются растения ели промежуточной и поздней стадий имматурного состояния: на их долю приходится соответственно 30 и 20% от всех особей. Относительно высокой долей по числу (в сумме около 25%) и особенно по запасу (около 40%) отличаются виргинильные особи. Доля участия в составе ценопопуляции ели генеративных растений (15%) на рассматриваемом этапе сукцессии существенно выше, чем на раннем и поздних этапах (рис. 5.1, *а*, *д*, *ж*), при этом генеративные особи имеют максимальную долю по запасу древесины – 56% (рис. 5.1, *з*).

Повышенная доля особей промежуточной стадии имматурного состояния является отражением последней по времени волны возобновления, которая судя по величине среднего возраста и возрастного диапазона  $t_{m2}$ -особей ели (гл. 4, табл. 4.1) произошла около 20 лет назад, т.е. через ~60–65 лет после пожара. Небольшая часть особей, относящихся к этой волне, но отличающихся замедленным развитием, находится на начальной стадии имматурного состояния. Имматурные растения поздней стадии в основном (70%) относятся к другому поколению, имеющему возраст 40–50 лет (предшествующая волна возобновления). Около 45% особей ценопопуляции имеют возраст 50–70 лет и представляют первое массовое послепожарное поколение, заселившееся в течение 20-летнего интервала в период от 15 до 35 лет после пожара. Для них характерно значительное расслоение по скорости роста и развития: от имматурных поздней стадии до молодых генеративных. Более половины из них на момент исследования составляют виргинильные особи (рис. 5.1, *в*).

Характерной чертой онтогенетического спектра в сообществе с давностью пожара 85 лет является значительно более высокая по сравнению с другими этапами сукцессии, выровненность соотношения долей участия имматурных, виргинильных и генеративных особей – примерно 4:1.5:1.

Согласно критериям, предложенным в работах А.А. Уранова (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975) ценопопуляция ели сибирской в сообществе с давностью пожара 85 лет относится к молодым нормальным неполночленным. Неполночленность ценопопуляции определяется отсутствием особей ранних и завершающих стадий онтогенеза. За счет преобладания группы прегенеративных особей онтогенетический спектр смещен влево. Наблюдаемая левосторонняя асимметрия характерна для молодых нормальных ценопопуляций древесных видов (Заугольнова, 1994; Стаменов, 2016). По этой причине индекс возрастности

ценопопуляции имеет низкое значение ( $\Delta=0.10$ ), а индекс восстановления ( $I_r=0.85$ ) – высокое. С учетом величины индекса эффективности ( $\omega=0.33$ ) по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского рассматриваемая ценопопуляция относится к молодым.

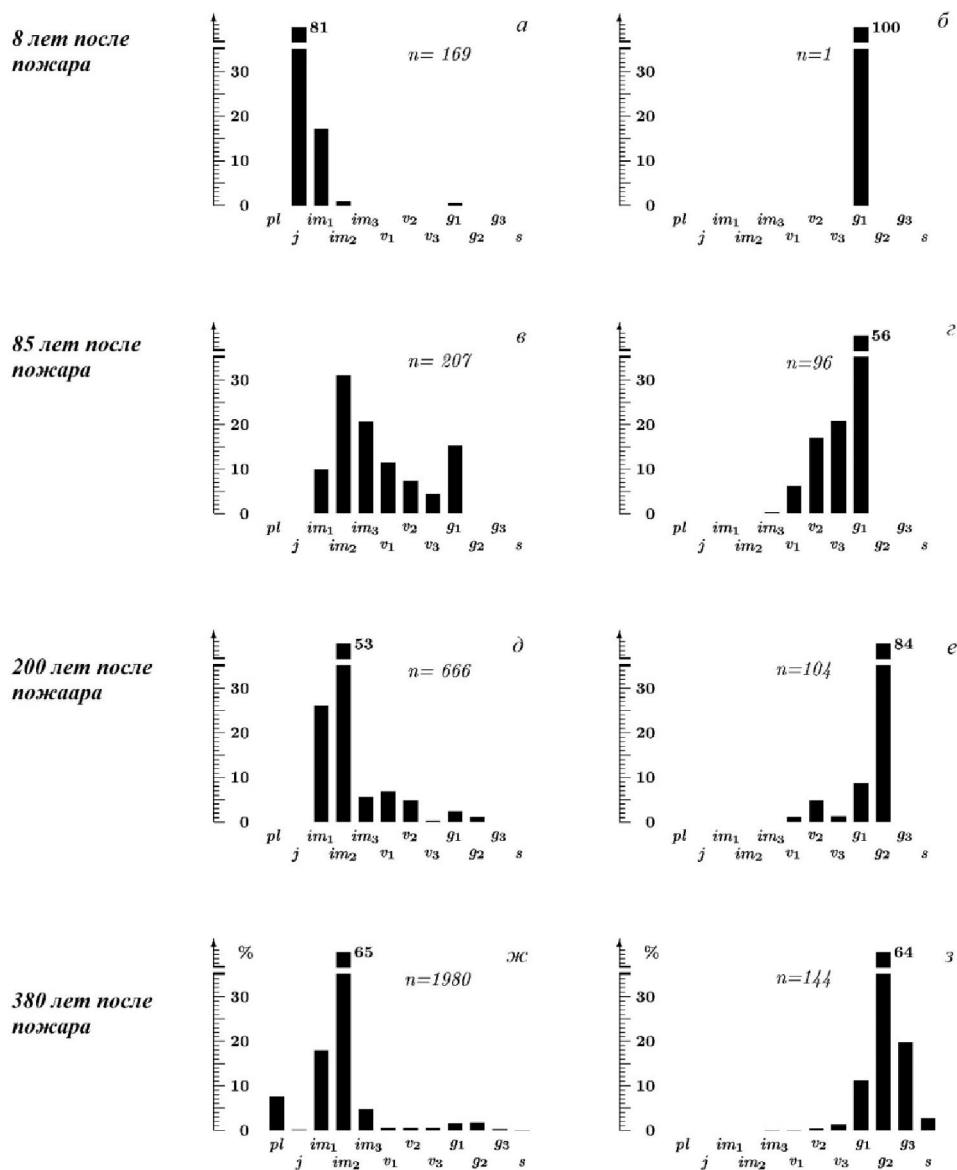


Рисунок 5.1. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Picea obovata* в северотаежных сосново-еловых сообществах с разной давностью пожара

Примечание. Условные обозначения: а, б – давность пожара 85 лет; в, г – давность пожара 200 лет; д, е – давность пожара 380 лет; а, в, д – распределение числа особей; б, г, е – распределение запаса древесины. По горизонтали: стадии онтогенеза. По оси ординат: доля участия, %.

В сосново-еловом сообществе с давностью пожара 200 лет в ценопопуляции ели по доле участия резко выделяются (более 80% от общего числа) имматурные особи (рис. 5.1, д). Наиболее многочисленными являются особи промежуточной стадии имматурного состояния (53%). Последняя волна возобновления ели, имевшая место 20 лет назад, в онтогенетическом

спектре рассматриваемой ценопопуляции отразилась более резко, вследствие большей площади микроместообитаний, благоприятных для прорастания семян (Смирнова, Бобровский, 2001), в результате вывала в этот период деревьев сосны, относящихся к допожарному компоненту древесного яруса. В последующий период вывальная динамика отсутствовала, поскольку послепожарный компонент сосново-елового древостоя в 200-летнем сообществе состоит из особей, не достигших возрастного предела. Этим видимо объясняется практически полное отсутствие в составе ценопопуляции ели сибирской проростков и ювенильных особей.

Отличительной особенностью онтогенетического спектра ели в рассматриваемом сообществе по сравнению с сообществом с давностью пожара 85 лет, является резкий спад численности (до 5%) на границе промежуточной и поздней стадии имматурного состояния (рис. 5.1, д). Это явление обусловлено значительно более сильным конкурентным давлением со стороны зрелого сосново-елового древостоя по сравнению с более молодым хвойно-лиственным (гл.2, табл. 2.1; давность пожара 85 лет). На долю виргинильных особей *P. obovata* приходится 11% по числу и 14% по запасу древесины, что в 2–3 раза меньше, чем в 85-летнем сообществе, в котором виргинильные растения ели вместе с молодыми генеративными являются господствующим компонентом ценопопуляции (рис. 5.1, д, е).

На средней стадии послепожарного восстановления генеративные растения составляют только 4.5% в составе ценопопуляции ели, но вносят наибольший вклад в запас древесины – более 90% (рис. 5.1, д, е). Доля генеративных особей начальной стадии примерно в 2 раза больше, чем зрелых генеративных. Это является следствием значительного запаздывания начала формирования елового древостоя: большая часть особей в его составе имеет возраст от 85 до 125 лет. Вероятнее всего, запаздывание вызвано высокой интенсивностью пожара и послепожарным дефицитом семян этого вида, т.к. ель отличается очень низкой выживаемостью при сильных пожарах (Молчанов, 1954; Koolström, Kellomäki, 1993).

Онтогенетический спектр ценопопуляции ели в сосново-еловом сообществе средней стадии сукцессии по сравнению со спектром в сообществе с давностью пожара 85 лет, отличается значительно более высокой контрастностью соотношения особей имматурного, виргинильного и генеративного состояний, которое составляет примерно 20:3:1.

Ценопопуляция ели сибирской в 200-летнем сообществе относится к молодым нормальным (Уранов, Смирнова, 1969) и отличается неполночленностью (отсутствием ранних и завершающих стадий онтогенеза). Существенное доминирование особей имматурного состояния отражается в низком индексе возрастности ( $\Delta=0.07$ ) и высоком индексе восстановления ( $Iv=0.96$ ). Индекс эффективности равен 0.23, что по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского, характеризует ценопопуляцию, как молодую.

В субклимаксовом березово-сосново-еловом сообществе с **давностью пожара 380 лет** онтогенетический спектр ценопопуляции ели отличается полночленностью, в нем представлены особи всех онтогенетических состояний и стадий. Спектр является резко левосторонним: как и в сообществе с давностью пожара 200 лет, абсолютно доминируют растения имматурного состояния, среди которых наиболее многочисленны особи промежуточной стадии (65%; рис. 5.1, ж). Возраст особей данной стадии (гл. 3, табл. 3.1) свидетельствует о том, что они относятся к последней волне семенного возобновления ели сибирской, наблюдавшейся в районе исследований около 20 лет назад. Также как в сообществе с давностью пожара 200 лет при переходе из промежуточной стадии имматурного состояния в позднюю численность особей резко сокращается (в 10 раз).

Доля проростков и ювенильных особей, имеющих возраст до 10 лет, в исследованной ценопопуляции составляет около 8% от общего числа (рис. 5.1, ж).

Если доля имматурных особей в рассматриваемой ценопопуляции ели аналогична доле в сообществе с давностью пожара 200 лет, то участие виргинильных растений является более низким и составляет в сумме только 1.5% (рис. 5.1, ж). Численность растений предыдущей стадии развития ( $im_3$ ) в 10 раз выше, чем численность  $v_1$ -особей, что свидетельствует о крайне малом числе растений, способных перейти к ускоренному росту в высоту.

Участие особей начального и зрелого генеративного состояний в рассматриваемой ценопопуляции ели сибирской является примерно одинаковым и составляет в сумме примерно 3.5% (рис. 5.1, ж). По объему древесины на деревья  $g_1$ - и  $g_2$ -состояний приходится соответственно около 10% и 65% запаса древесины (рис. 5.1, з).

Особи ели позднего генеративного состояния в рассматриваемой ценопопуляции по числу составляют всего 0.25%, но их доля по запасу древесины является существенно более высокой – примерно 20% (рис. 5.1, ж, з). Вместе со зрелыми генеративными они составляют господствующий компонент ценопопуляции ели.

Единичными экземплярами в субклимаксовом сообществе представлены особи ели сибирской сенильного состояния. По запасу древесины доля их участия составляет около 4% (рис. 5.1, ж, з).

Несмотря на то, что онтогенетические спектры ценопопуляций ели сибирской на средней и поздней стадиях сукцессии имеют черты сходства, соотношение имматурных, виргинильных и генеративных особей в них существенно различается. Наиболее важным отличием является обратное соотношение виргинильных и генеративных особей: 3:1 – в сообществе с давностью пожара 200 лет и 1:2.5 – в поздне-сукцессионном сообществе.

Онтогенетический спектр ценопопуляции ели сибирской на поздней стадии послепожарной сукцессии в северотаежных сосново-еловых лесах является нормальным

полночленным, одновершинным, левосторонним. Его характер свидетельствует о том, что ценопопуляция непрерывно пополняется молодыми особями, которые имеют потенциальную возможность прохождения полного цикла развития: величина индекса восстановления близка к 1.0 ( $I_B=0.96$ ), индекс возрастности имеет низкое значение ( $\Delta=0.06$ ). Рассматриваемая ценопопуляция, также как ценопопуляция в сообществе с давностью пожара 200 лет, по классификации А.А. Уранова, О.В. Смирновой (1969) относится к молодым нормальным. В соответствии со значением индекса эффективности (0.20) по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского ценопопуляция относится к молодым.

Однако следует отметить, что онтогенетический спектр ценопопуляции в поздне-сукцессионном сообществе существенно отличается от спектра в сообществе среднего этапа сукцессии по соотношению особей виргинильного и генеративного состояния (соответственно 1:2.5 и 3:1) и соотношению особей начального и зрелого генеративного состояния. Та же закономерность наблюдается и в еловых лесах района исследований (Ставрова и др., 2017б). Различие типов онтогенетических спектров ели сибирской в сообществах средней и поздней стадий сукцессии четко диагностируется на основе использования подхода, предложенного Л.А. Жуковой (Жукова, 1967). Согласно этому подходу, ценопопуляции, в которых подрост преобладает над состарившимися особями, а доля молодых генеративных ( $g_1$ ) особей над долей средневозрастных ( $g_2$ ) генеративных (что как раз характерно для ценопопуляции ели в сообществе с давностью пожара 200 лет), относятся к молодым нормальным. Ценопопуляции, в которых соотношение молодых и средневозрастных (зрелых) генеративных особей обратное, рассматриваются как средневозрастные (зрелые) нормальные. Этому типу соответствует ценопопуляция ели в поздне-сукцессионном сообществе.

Онтогенетический спектр ценопопуляции вида является отражением его биологических особенностей, реализующихся на фоне определенных условий ценогенетической среды. На всех этапах сукцессии в северотаежных сосново-еловых лесах онтогенетические спектры ценопопуляций ели сибирской являются левосторонними, с преобладанием особей прегенеративного периода, то есть ценопопуляции обладают стабильно высоким восстановительным потенциалом, который обеспечивается благодаря наличию условий для постоянного пополнения молодыми поколениями. На ранних стадиях восстановления этому способствует отсутствие сомкнутого мохово-лишайникового покрова, в дальнейшем – появление ветровальных комплексов, формирующихся в результате вывала допозарного компонента сосновой части древостоя, а в субклимаксовом сообществе – в результате распада послепожарного сосново-елового древостоя и вступления в фазу оконной динамики.

Процесс возобновления в условиях севера имеет волновой характер. Согласно данным о периодичности семеношения и всхожести семян ели в северотаежных лесах (Козубов, 1974;

Басов, 1985) волны возобновления формируются один раз в 10–30 лет. Волновой процесс может проявляться в онтогенетических спектрах через резко повышенную долю участия особей начальных состояний и стадий онтогенеза (проростков, ювенильных, имматурных начальной и промежуточной стадий), причем волны возобновления данного вида прослеживаются на всей исследованной территории. В периоды между семенными годами новые поколения ели либо совсем не появляются, либо состоят из крайне малого числа особей. Отсутствие особей некоторых состояний прегенеративного периода в изученных ценопопуляциях отражает волновой характер процессов семеношения и вызревания семян ели сибирской.

В районе исследования последняя выраженная волна возобновления имела место примерно 20 лет назад. Степень выраженности волн возобновления в онтогенетических спектрах зависят от площади микроместообитаний, благоприятных для прорастания семян и выживания проростков. Площадь таких участков значительно выше на самых ранних и самых поздних этапах сукцессии, по сравнению со средними. Вместе с тем, выполненное исследование показало, что в сосново-еловых лесах, в отличие от чисто еловых, и на средних этапах сукцессии наличие в составе древостоя дожарного соснового компонента и его распад через 100–150 лет после пожара может способствовать яркому проявлению волн возобновления.

Особь ели сибирской начальных стадий развития наименее требовательны к условиям среды. Т.А. Работнов (Работнов, 1950а) особо подчеркивал значение такого свойства растений, как способность длительно пребывать в прематурном состоянии, довольствуясь низким уровнем освещенности, обеспеченности влагой и элементами питания. Однако в северотаежных лесах, согласно полученным данным, максимальный период пребывания особей ели сибирской на поздней промежуточной стадии имматурного состояния составляет не более 30 лет. Затухание очередной волны (массовая гибель особей) происходит при переходе от промежуточной к поздней имматурной стадии, в соответствии с повышением потребности в элементах питания и влагообеспеченности. Граница промежуточной и поздней стадий имматурного состояния является важным рубежом в онтогенезе ели сибирской (гл. 3).

Степень снижения численности и доли участия особей поздней стадии имматурного состояния по отношению к имматурным промежуточной стадии, а также соотношение имматурных и виргинильных особей в составе ценопопуляции зависит от силы конкурентного подавления со стороны господствующего компонента ценопопуляции ели и древостоя в целом. На начальных этапах восстановления воздействие молодых хвойно-лиственных древостоев проявляется слабее, чем зрелых хвойных древостоев на средних и поздних этапах. В соответствии с этим в сообществе с давностью пожара 85 лет доля имматурных особей лишь в 2.5 раза превышает долю виргинильных, тогда как при давности пожара 200 и 380 лет – в

десятки раз. Следует отметить, что в условиях оконной динамики, особенно при наличии крупных окон в пологе древостоя, доля виргинильных растений может быть низкой из-за быстрого перехода особей, сумевших достичь этой стадии развития в генеративное состояние (гл. 3, 4).

В целом, как было показано выше, соотношение виргинильных и генеративных особей, а также соотношение особей начального, зрелого и позднего генеративных состояний, является важным аспектом и критерием различий типов онтогенетической структуры ценопопуляций. В ценопопуляциях ели сибирской эти соотношения претерпевают существенное изменение в процессе послепожарной сукцессии. На протяжении первой половины сукцессионного периода доля виргинильных особей превышает (в 1.5–3 раза) долю генеративных, а участие особей начального генеративного состояния – долю зрелых генеративных. На поздних этапах послепожарного восстановления формируется обратное соотношение долей участия особей этих онтогенетических категорий, которое можно рассматривать как отражение зрелости и «выработанности» ценопопуляции. Это состояние наблюдается в изученном сообществе с давностью пожара 380 лет. Ценопопуляции такого типа, по мнению А.А. Уранова, могут составлять устойчивую основу коренных фитоценозов (Уранов, Смирнова, 1969). Согласно полученным данным для полного восстановления онтогенетической структуры ценопопуляций ели сибирской, уничтоженных в результате пожара, в изученных сосново-еловых лесах необходимо не менее 300–350 лет.

**Выводы:**

1. Онтогенетические спектры ценопопуляций ели сибирской в северотаежных сосново-еловых лесах характеризуются преобладанием особей прегенеративного периода, что свидетельствует о наличии условий для пополнения новыми поколениями на всем протяжении сукцессии.
2. Соотношение особей разных онтогенетических состояний в ценопопуляциях ели сибирской существенно изменяется в процессе послепожарной сукцессии. Доля особей имматурного состояния в период от 8 до 380 лет после пожара последовательно возрастает до 80–90%; доля виргинильных и генеративных особей достигает максимума по числу (соответственно 35–40% и 15–20%) к концу первого 100-летия после пожара, а на поздних этапах сукцессии снижается соответственно до 1.5 и 3.5%.
3. В процессе послепожарной сукцессии сменяются следующие типы ценопопуляций ели сибирской: инвазионная (8 лет после пожара), молодая нормальная неполночленная (85 и 200 лет после пожара), зрелая нормальная полночленная (380 лет после пожара). Классификация Л.А. Животовского мало информативна для характеристики динамики онтогенетической структуры ценопопуляций изученного вида.

## Глава 6. Поливариантность онтогенеза ели сибирской в условиях северной тайги

В рамках популяционно-онтогенетического направления была сформулирована концепция поливариантности развития растений (Ценопопуляции..., 1976, 1988), согласно которой жизненный цикл особей любого вида в зависимости от экологических условий, претерпевает различные изменения, которые могут касаться морфоструктуры, темпов развития, жизненного состояния, способов размножения. При рассмотрении ценопопуляций ели сибирской на трех этапах послепожарного восстановления сосново-еловых сообществ было выявлено расслоение особей отдельных возрастных поколений по размерным показателям, скорости роста, жизненному состоянию и стадиям индивидуального развития, что и является отражением структурной и динамической поливариантности (Жукова, 2008; Жукова и др., 2011; Онтогенетический атлас..., 2013).

Для анализа были выбраны три 20-летних поколения: поколение возрастом 50–70 лет, появившееся в период от 15 до 35 лет после пожара (в сообществе с давностью пожара 85 лет); поколение возрастом 80–100 лет, появившееся через 100–120 лет после пожара (в сообществе с давностью пожара 200 лет); поколение возрастом 10–30 лет, появившееся через 170–190 лет после пожара (в сообществе с давностью пожара 200 лет); группа поколений в возрасте 200–280 лет, появившихся 100–180 лет после пожара (в сообществе с давностью пожара 380).

В сообществе **начального периода восстановительной сукцессии, имеющем давность пожара 85 лет**, изученное поколение ели, имеющее возраст 50–70 лет, является первым послепожарным, старшим в составе ценопопуляции. Отличительной чертой этого поколения является то, что оно сформировалось при отсутствии конкурентного воздействия со стороны предшествующих поколений этого вида.

Абсолютное большинство исследованных особей рассматриваемого поколения находится в прегенеративном периоде развития: 88% составляют виргинильные трех стадий и 7% – имматурные поздней стадии (рис. 6.1, *а*). Доля растений начального генеративного состояния составляет 5%.

Анализ виталитетной структуры показал, что в составе поколения преобладают умеренно и сильно ослабленные особи – соответственно 33% и 50% (рис. 6.1, *б*). Доля участия усыхающих особей составляет 15%.

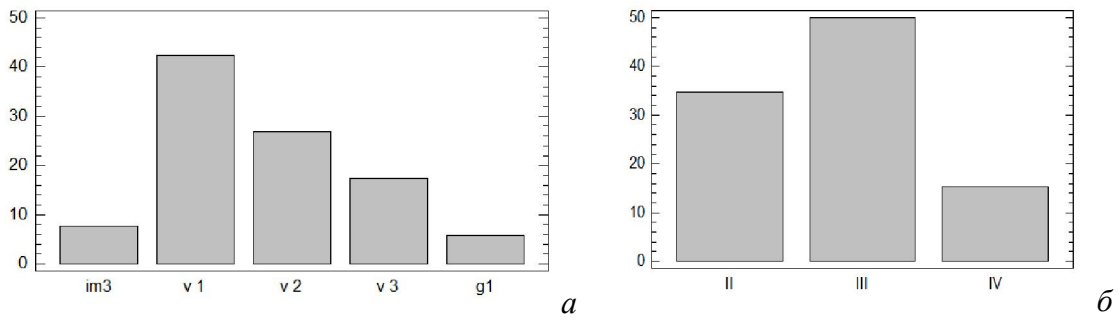


Рисунок 6.1. Онтогенетическая (а) и виталитетная (б) структура особей ели сибирской первого послепожарного поколения в сообществе с давностью нарушения 85 лет

Примечание. По горизонтали: стадии онтогенеза (а) и категории жизненного состояния (б). По оси ординат: доля участия, %. Условные обозначения: II – умеренно ослабленные, III – сильно ослабленные, IV – усыхающие.

Высота особей первого послепожарного поколения в 85-летнем сообществе варьирует от 1 до 8 м при среднем значении равном 4.2 м (табл. 6.1). Вариабельность данного параметра повышенная и составляет около 44%. Большинство исследованных растений ели (более 70%) имеют высоту 2–7 метров, в этом интервале высот частоты отдельных градаций близки (12–18%). Распределение по 1-метровым градациям высоты является симметричным и плосковершинным (рис. 6.2; табл. 6.1). Оно может быть достоверно аппроксимировано нормальным распределением, гамма-распределениями и распределениями Вейбулла (табл. 6.2), но наиболее точной является аппроксимация гамма-распределением и распределением Вейбулла с двумя параметрами.

Таблица 6.1. Характеристики распределений особей ели сибирской первого послепожарного поколения в сообществе с давностью пожара 85 лет по размерам и скорости линейного роста

Параметры	Описательные статистики					
	N	$m \pm Sd$	Cv	Min-Max	As	Ex
Высота, м	52	4.2±1.8	43.7	1.0–8.0	0.11	-1.06
Диаметр основания ствола, см	52	7.5±3.0	40.0	1.7–14.5	0.08	-0.70
Диаметр на высоте 1.3 м, см	50	4.9±2.2	45.4	0.8–9.0	-0.11	-1.03
Протяженность кроны, м	52	3.2±1.7	54.1	0.3–6.4	0.22	-1.00
Диаметр кроны, м	52	1.5±0.5	33.1	0.4–2.9	-0.04	-0.04
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	34	6.7±2.6	38.3	2.0–11.2	-0.18	-0.87

Примечание.  $N$  – объем выборки,  $m$  – среднее значение,  $Sd$  – стандартное отклонение,  $Cv$  – коэффициент вариации,  $Min$  – минимальное значение,  $Max$  – максимальное значение,  $As$  – асимметрия,  $Ex$  – эксцесс.

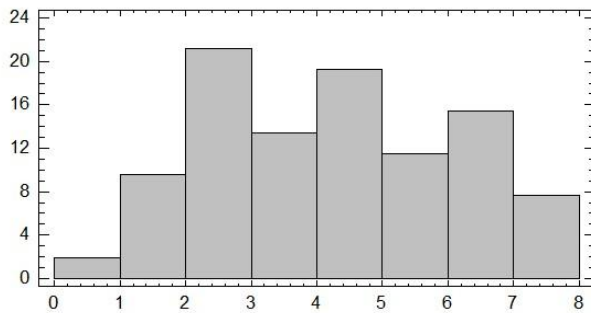


Рисунок 6.2. Распределение особей первого послепожарного поколения ели сибирской по высоте ствола в сообществе с давностью нарушения 85 лет

Примечание. По оси абсцисс: высота, м; по оси ординат: доля участия, %.

Таблица 6.2. Результаты аппроксимации распределений параметров особей первого послепожарного поколения ели сибирской в сообществе с давностью пожара 85 лет теоретическими распределениями

Параметр	Типы распределений				
	Нормальное	Гамма	Гамма с 3 параметрами	Вейбулла	Вейбулла с 3 параметрами
Высота, м	$\frac{4.23; 1.85^*}{0.36}$	$\frac{4.58; 1.08}{0.56}$	$\frac{12.11; 1.85; -2.30}{0.29}$	$\frac{2.52; 4.78}{0.51}$	$\frac{2.17; 4.23; 0.49}{0.34}$
Диаметр основания ствола, см	$\frac{7.54; 3.01}{0.56}$	$\frac{5.43; 0.72}{0.36}$	$\frac{61.82; 2.62; -16.04}{0.71}$	$\frac{2.78; 8.48}{0.67}$	$\frac{2.69; 8.25; 0.21}{0.60}$
Диаметр ствола на высоте 1.3 м, см	$\frac{4.90; 2.23}{0.50}$	$\frac{3.75; 0.76}{0.29}$	$\frac{487.18; 9.96; -44.0}{0.33}$	$\frac{2.40; 5.53}{0.30}$	$\frac{3.17; 6.91; -1.26}{0.54}$
Протяженность кроны, м	$\frac{3.21; 1.74}{0.41}$	$\frac{2.68; 0.83}{0.13}$	–	$\frac{1.92; 3.61}{0.36}$	$\frac{2.01; 3.74; -0.10}{0.29}$
Диаметр кроны, м	$\frac{1.52; 0.50}{0.86}$	$\frac{7.78; 5.11}{0.15}$	$\frac{447.51; 42.14; -9.1}{0.81}$	$\frac{3.38; 1.70}{0.86}$	$\frac{3.53; 1.76; -0.06}{0.71}$
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	$\frac{6.68; 2.56}{0.68}$	$\frac{5.73; 0.86}{0.15}$	$\frac{964.38; 12.27; -71.94}{0.28}$	$\frac{2.98; 7.49}{0.40}$	$\frac{3.71; 9.04; -1.46}{0.47}$

Примечание. \*Над чертой – коэффициенты распределений: для нормального распределения и логнормального – среднее значение и стандартное отклонение; для распределений гамма и Вейбулла – коэффициент формы и коэффициент масштаба; для распределений гамма и Вейбулла с тремя параметрами – коэффициент формы, коэффициент масштаба, сдвиг. Под чертой – уровень значимости (при  $P > 0.05$  подтверждается гипотеза о соответствии распределения теоретическому распределению на 95% доверительном уровне).

Диаметр основания ствола особей исследованного поколения изменяется в диапазоне от 1.7 до 14.5 см, среднее значение составляет 7.5 см (табл. 6.1). Величина коэффициента вариации является повышенной – 40%. Распределение симметричное, плосковершинное. Преобладают значения от 4 до 11 см (рис. 6.3, а). Наиболее точно эмпирическая кривая частот соответствует гамма-распределению с тремя параметрами и распределению Вейбулла, с несколько меньшей

точностью может быть аппроксимировано распределением Вейбулла с двумя и тремя параметрами и нормальным распределением (табл. 6.2).

При анализе диаметра ствола на высоте 1.3 м установлено, что его диапазон изменяется от 0.8 до 9 см при среднем значении равном 4.9 см (табл. 6.1). Этот признак также, как и два вышеописанных параметра, имеет повышенную вариабельность ( $C_v=45.4\%$ ). Распределение симметричное, выражено плосковершинное (табл. 6.1; рис. 6.3, б): практически во всем диапазоне значений (от 1 до 8 см) частоты, за единичным исключением, близки и составляют от 10 до 16%.

Рассматриваемое распределение наиболее точно аппроксимируется нормальным распределением и распределением Вейбулла с тремя параметрами, а также достаточно хорошо соответствует гамма-распределению с двумя и тремя параметрами и распределению Вейбулла (табл. 6.2).

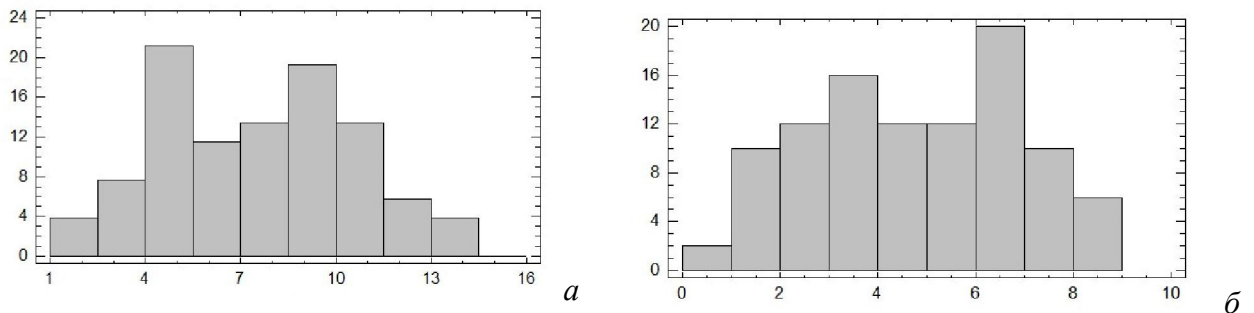


Рисунок 6.3. Распределение особей первого послепожарного поколения ели сибирской по диаметру основания ствола (а) и по диаметру ствола на высоте 1.3 м (б) в сообществе с давностью нарушения 85 лет

Примечание. По оси абсцисс: диаметр, см; по оси ординат: доля участия, %.

Протяженность кроны особей ели первого послепожарного поколения варьирует от 0.3 до 6.4 м (табл. 6.1) и отличается повышенным уровнем изменчивости ( $C_v=54\%$ ). Распределение близко к симметричному и является плосковершинным (табл. 6.2). Примерно 60% всех особей имеет протяженность кроны от 1 до 4 м (рис. 6.4). Эмпирическая кривая частот наиболее точно аппроксимируется распределением Вейбулла и удовлетворительно соответствует нормальному распределению, гамма-распределению с тремя параметрами и распределению Вейбулла с тремя параметрами (табл. 6.2).

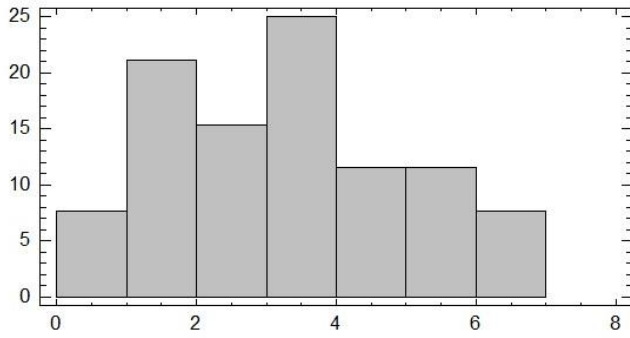


Рисунок 6.4. Распределение особей первого послепожарного поколения ели сибирской по протяженности кроны в сообществе с давностью нарушения 85 лет

Примечание. По оси абсцисс: протяженность кроны, м; по оси ординат: доля участия, %.

Среднее значение диаметра кроны у особей ели сибирской первого послепожарного поколения составляет 1.5 м. Диапазон значений находится в пределах от 0.4 до 2.9 м (табл. 6.1). Этот параметр имеет средний уровень вариабельности ( $Cv=33\%$ ). Кривая распределения отличается симметричной, близкой к колоколообразной формой (рис. 6.5). В силу этого, распределение хорошо аппроксимируется нормальным распределением и распределением Вейбулла, а также гамма-распределением с тремя параметрами и распределением Вейбулла с тремя параметрами (табл. 6.2).

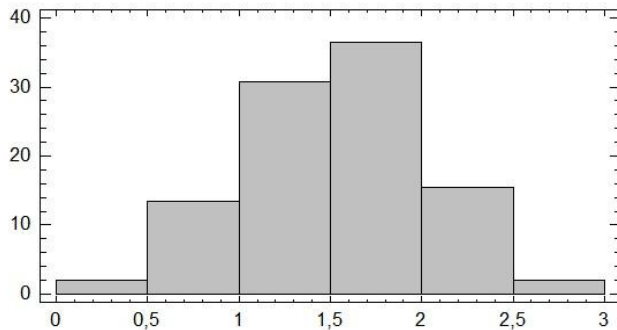


Рисунок 6.5. Распределение особей первого послепожарного поколения ели сибирской по диаметру кроны в сообществе с давностью нарушения 85 лет

Примечание. По оси абсцисс: диаметр кроны, м; по оси ординат: доля участия, %.

Скорость роста в высоту особей ели первого послепожарного поколения составляет в среднем  $6.7 \text{ см год}^{-1}$  при диапазоне от  $2.0$  до  $11.2 \text{ см год}^{-1}$  (табл. 6.1). Линейный прирост ствола характеризуется средним уровнем вариабельности (38%). Кривая распределения слабо отрицательно асимметричная и плосковершинная (рис. 6.6). С наибольшей точностью рассматриваемое эмпирическое распределение может быть аппроксимировано нормальным распределением, удовлетворительную степень аппроксимации дают распределение Вейбулла с двумя и тремя параметрами и гамма-распределение с тремя параметрами и (табл. 6.2).

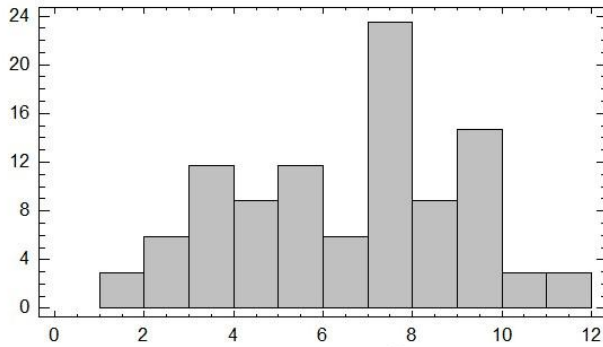


Рисунок 6.6. Распределение особей первого послепожарного поколения ели сибирской по величине среднего линейного прироста ствола в сообществе с давностью нарушения 85 лет  
Примечание. По оси абсцисс: линейный прирост, см год<sup>-1</sup>; по оси ординат: доля участия, %.

Таким образом, особи ели сибирской первого послепожарного 20-летнего поколения в сообществе с давностью пожара 85 лет отличаются широким диапазоном морфометрических параметров и скорости линейного роста: различие их минимальных и максимальных значений составляет 5–10 крат. Степень вариабельности анализируемых признаков лежит в основном в области от 40 до 50–55%, то есть является повышенной. Распределения особей по основным морфометрическим и ростовым параметрам, как правило, симметричны и плосковершинны. В большинстве случаев они могут быть с удовлетворительной точностью описаны теоретическими двускатными кривыми, среди которых наибольшей близостью к эмпирическим данным отличаются нормальное распределение и распределения Вейбулла. Плосковершинность распределений размерных параметров, то есть одинаковая или близкая доля участия особей с разными морфометрическими параметрами, отражает высокую размерную хаотичность изученного 20-летнего поколения.

Морфометрические параметры характеризуются довольно тесной взаимной связью. Наиболее высокая степень положительной корреляции ( $r=0.73-0.97$ ,  $P<0.001$ ) характерна для высоты, диаметра основания ствола, диаметра на высоте 1.3 м и протяженности кроны. Все морфометрические параметры довольно тесно скоррелированы со скоростью линейного роста ствола ( $r=0.70-0.98$ ,  $P<0.001$ ).

Связь календарного возраста с размерными ( $r=0.55-0.63$ ,  $P<0.001$ ) и ростовыми ( $r=0.45$ ,  $P<0.01$ ) характеристиками особей выражена значительно слабее. Низкий уровень корреляции имеют морфометрические параметры ( $r=0.36-0.46$ ,  $P<0.001-0.01$ ) и линейный прирост ствола ( $r=0.38$ ,  $P<0.05$ ) с уровнем жизненного состояния исследованных растений. Согласно результатам корреляционного анализа, пребывание особи в определенном онтогенетическом состоянии в незначительной степени определено ее возрастом ( $r=0.44$ ,  $P<0.01$ ) и уровнем виталитета ( $r=0.36$ ,  $P<0.01$ ).

Для исследованного поколения ели сибирской характерно как размерное, так и онтогенетическое разнообразие: особи одного календарного возраста могут находиться на четырех–пяти разных этапах развития – от  $im_3$  до  $g_1$ . Высокая поливариантность развития особей, имеющих узкий диапазон календарного возраста (около 20 лет), отмечалась в разных регионах для разных видов хвойных: ели аянской (Ухваткина и др., 2010), пихты белокорой (Комарова и др., 2010), кедра сибирского (Николаева и др., 2011).

При высоком онтогенетическом разнообразии первое послепожарное поколение ели относительно однородно по уровню жизненного состояния особей: абсолютное большинство из них (~80%) относится к категориям умеренно и сильно ослабленных, причем половину составляют сильно ослабленные. В изученном сообществе те особи, которые появились раньше и достигли более высокой стадии развития, имеют в среднем несколько лучшее жизненное состояние.

**В сосново-еловом сообществе с давностью пожара 200 лет, находящемся на среднем этапе сукцессии** были рассмотрены два поколения ели сибирской, возраст которых составляет 10–30 лет и 80–100 лет.

*Молодое поколение 10–30-летнего возраста* ели сибирской в сообществе с давностью пожара 200 лет появилось через 170–190 лет после пожара. Особи этого поколения росли и развивались в условиях конкурентного воздействия со стороны многочисленных предшествующих поколений ели, а также предшествующих поколений сосны обыкновенной, самые старшие из которых имеют возраст 200 лет и более, т.е. достигли максимума своего развития. В составе ценопопуляции ели рассматриваемое 10–30-летнее поколение является сугубо подчиненным. Оно состоит главным образом из имматурных особей, хотя в единичных случаях были отмечены ювенильные и виргинильные растения (11-летняя ювенильная и 30-летняя виргинильная особи). Большинство имматурных особей относится к промежуточной стадии (66%), доля участия особей начальной стадии составляет 33%, поздней – 1% (рис. 6.7, а).

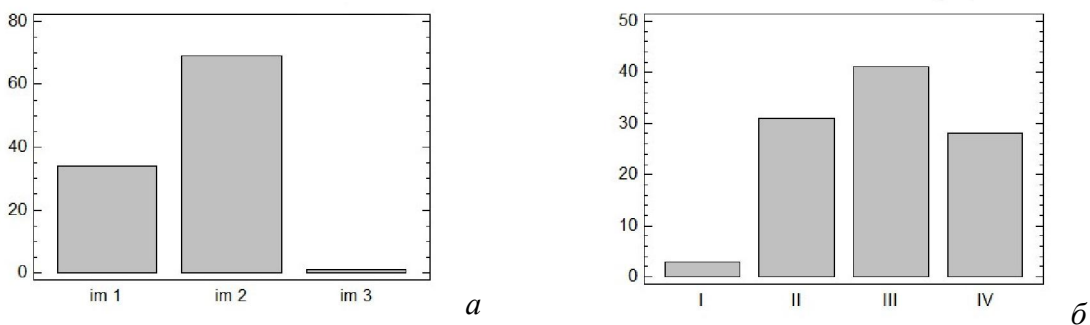


Рисунок 6.7. Онтогенетическая (а) и виталитетная (б) структура особей ели сибирской 10–30-летнего возраста в сообществе с давностью нарушения 200 лет

Примечание. Условные обозначения те же, что и на рис. 6.1.

В виталитетном спектре 10–30-летних особей ели сибирской в 200-летнем сообществе представлены особи всех выделенных категорий виталитета: от здоровых до усыхающих. Однако в целом для поколения характерен низкий уровень жизненного состояния: 40% особей являются сильно ослабленными, около 30% относятся к категории усыхающих (рис. 6.7, б).

Среднее значение высоты ствола составляет 0.25 м при варьировании от 0.09 до 0.64 м (табл. 6.3). Коэффициент вариации имеет повышенное значение – 43%. Кривая распределения (рис. 6.8) отличается выраженной правосторонней (положительной) асимметрией и островершинностью, максимальные частоты приходятся на значения высоты 0.1–0.3 м. Кривая частот с удовлетворительной точностью может быть аппроксимирована гамма-распределением с двумя и тремя параметрами и логнормальным распределением (табл. 6.4).

Таблица 6.3. Характеристики распределений особей ели сибирской 10–30-летнего возраста в сообществе с давностью пожара 200 лет по размерам и скорости линейного роста

Параметры	Описательные статистики					
	N	m±Sd	Cv	Min–Max	As	Ex
Высота, м	104	0.25±0.11	43.1	0.09–0.64	1.38	2.00
Диаметр основания ствола, см	104	0.57±0.29	50.7	0.22–1.6	1.45	1.59
Протяженность кроны, м	42	0.15±0.09	60.0	0.07–0.47	2.09	4.34
Диаметр кроны, м	42	0.14±0.13	90.4	0.03–0.62	2.26	4.48
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	95	1.37±0.36	26.3	0.68–2.74	0.87	1.27

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 6.1.

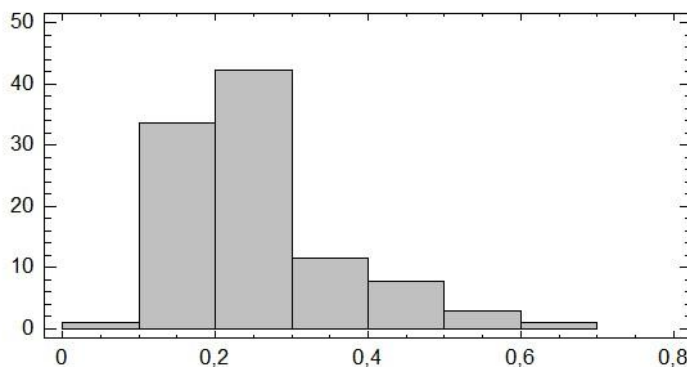


Рисунок 6.8. Распределение особей 10–30-летнего поколения ели сибирской по высоте ствола в сообществе с давностью нарушения 200 лет

Примечание. По оси абсцисс: высота, м; по оси ординат: доля участия, %.

Диаметр основания ствола особей изменяется в диапазоне от 0.2 до 1.6 см (табл. 6.3). Среднее значение составляет около 0.6 см. Уровень варибельности признака несколько выше, чем у предшествующего параметра, и составляет ~50%. Распределение островершинное,

асимметричное: максимум частот (0.3–0.7 см) смещен в сторону низких значений (рис. 6.9). Распределение удовлетворительно аппроксимируется только гамма-распределением с тремя параметрами и логнормальным (табл. 6.4).

Таблица 6.4. Результаты аппроксимации распределений параметров особей 10–30-летнего поколения ели сибирской в сообществе с давностью пожара 200 лет теоретическими распределениями

Параметр	Типы распределений					
	Нормальное	Логнормальное	Гамма	Гамма с 3 параметрами	Вейбулла	Вейбулла с 3 параметрами
Высота, м	–	$\frac{0.25;0.10}{0.08}$	$\frac{6.40;25.54}{0.18}$	$\frac{2.73;15.94;0.08}{0.10}$	–	$\frac{1.60; 0.18;0.09}{0.06}$
Диаметр основания ствола, см	–	$\frac{0.57;0.27}{0.06}$	–	$\frac{1.68;4.66;0.21}{0.20}$	–	–
Протяженность кроны, м	–	–	–	–	–	–
Диаметр кроны, м	–	$\frac{0.14;0.11}{0.48}$	$\frac{1.18;13.45}{0.06}$	$\frac{0.82;7.61;0.03}{0.13}$	–	$\frac{0.92; 0.10;0.03}{0.18}$
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	$\frac{1.37;0.36}{0.34}$	$\frac{1.37;0.37}{0.91}$	$\frac{15.44;11.30}{0.98}$	$\frac{7.05;7.49;0.43}{0.88}$	$\frac{3.87;1.50}{0.28}$	$\frac{2.15;0.83;0.63}{0.21}$

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 6.2.

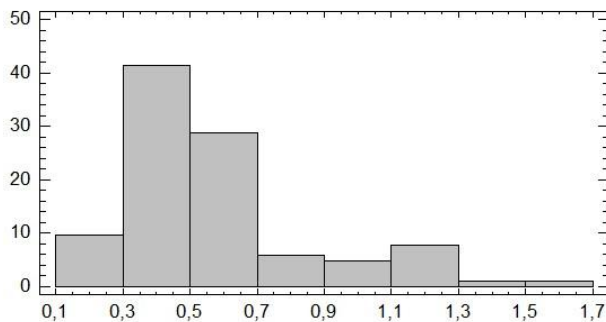


Рисунок 6.9. Распределение особей 10–30-летнего поколения ели сибирской по диаметру основания ствола в сообществе с давностью нарушения 200 лет

Примечание. По оси абсцисс: диаметр, см; по оси ординат: доля участия, %.

Протяженность кроны варьирует от 0.07 до 0.47 м, диаметр кроны – от 0.03 до 0.62 м при средних значениях соответственно 0.15 м и 0.14 м (табл. 6.3). Для этих параметров характерны высокие коэффициенты вариации (60% и более). Распределения отличаются резкой положительной асимметрией и островершинностью. В составе поколения преобладают особи, протяженность кроны которых составляет 0.1–0.2 м, диаметр – менее 0.2 м (рис. 6.10, 6.11).

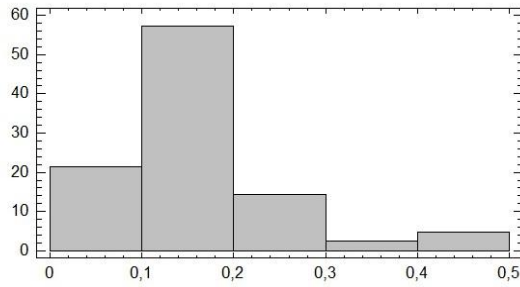


Рисунок 6.10. Распределение особей 10–30-летнего поколения ели сибирской по протяженности кроны в сообществе с давностью нарушения 200 лет

Примечание. По оси абсцисс: протяженность кроны, м; по оси ординат: доля участия, %.

Кривая частот значений протяженности кроны не аппроксимируются теоретическими распределениями (табл. 6.4). Распределение величины диаметра кроны достаточно точно аппроксимируется логнормальным распределением и удовлетворительно – гамма-распределением с тремя параметрами и распределением Вейбулла с тремя параметрами.

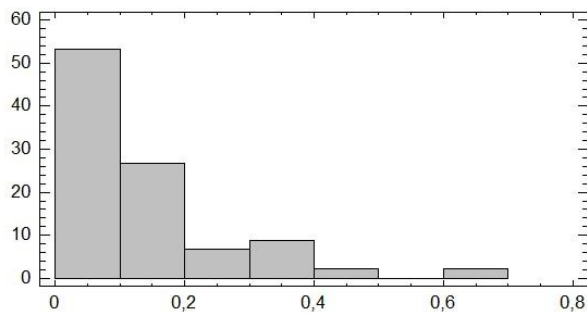


Рисунок 6.11. Распределение особей 10–30-летнего поколения ели сибирской по диаметру кроны в сообществе с давностью нарушения 200 лет

Примечание. По оси абсцисс: диаметр, см; по оси ординат: доля участия, %.

Средний линейный прирост ствола в среднем составляет  $1.4 \text{ см год}^{-1}$  при диапазоне  $0.7\text{--}2.7 \text{ см год}^{-1}$  (табл. 6.3). Вариабельность признака имеет среднее значение – 26%. Для распределения характерна умеренная положительная асимметрия и островершинность. Преобладают величины прироста от 1 до  $1.5 \text{ см год}^{-1}$  (рис. 6.12). Кривая частот имеет колоколообразную форму и с очень высокой точностью аппроксимируется логнормальным и гамма-распределением с двумя и тремя параметрами, а также соответствует (табл. 6.4).

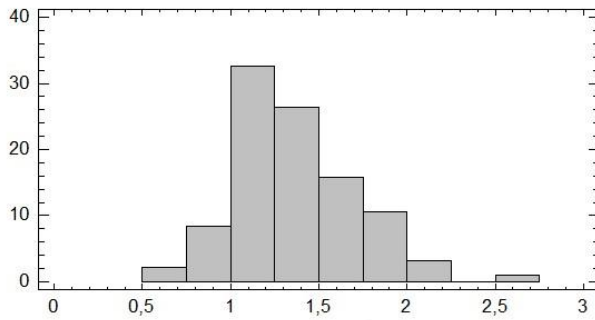


Рисунок 6.12. Распределение особей 10–30-летнего поколения ели сибирской по величине среднего линейного прироста ствола в сообществе с давностью нарушения 200 лет

Примечание. По оси абсцисс: прирост, см; по оси ординат: доля участия, %.

Обобщая данные, полученные для 10–30-летнего поколения особей ели в сообществе средней стадии послепожарного восстановления, можно заключить, что при низких средних значениях основных морфометрических параметров, различия их минимальных и максимальных значений достаточно велики – от 4 до 7–8 крат. Распределения значений анализируемых признаков, наиболее точно соответствующие логнормальному распределению, свидетельствуют о размерной упорядоченности поколения – выраженном преобладании особей с определенными, чаще низкими морфометрическими параметрами.

Корреляционный анализ показал, что параметры ствола особей ели сибирской имеют тесную положительную связь с параметрами кроны ( $r=0.88-0.98$ ,  $P<0.001$ ). С величиной среднего линейного прироста ствола в большей степени скоррелированы общая высота ствола и протяженность кроны ( $r=0.72-0.82$ ,  $P<0.001$ ), в меньшей – параметры кроны ( $r=0.53-0.63$ ;  $P<0.001$ ).

Выявлена зависимость морфометрических характеристик особей от их календарного возраста ( $r=0.66-0.76$ ,  $P<0.001$ ). Следует отметить, что стадия развития исследованных молодых растений ели сибирской слабо зависит от их возраста ( $r=0.47$ ,  $P<0.001$ ) и совсем не связана с уровнем жизненного состояния, который, который тесно скоррелирован с диаметром основания ствола и протяженностью кроны ( $r=0.89$ ,  $P<0.001$ ).

Поколение особей ели сибирской в возрасте от 80 до 100 лет в сообществе с давностью пожара 200 лет, также как рассмотренное выше, является подчиненным. Условием его появления и выживания в интервале от 100 до 120 лет после пожара явился распад основной части допожарного древостоя сосны и появление «окон» в пологе и подземной сфере сообществ. Несмотря на развитие в окнах, особи этого поколения не могут не испытывать конкурентного воздействия со стороны первых послепожарных поколений.

Анализ онтогенетического спектра показывает, что особи в составе данного поколения отличаются высоким уровнем поливариантности развития (рис. 6.13, *а*). Основная их доля (~65%) находится на начальной и промежуточной стадиях виргинильного состояния. Около 20% составляют особи начального генеративного состояния. Меньшая доля участия приходится на особи поздней стадии имматурного (8.5%) и виргинильного (5%) состояния и на особи, находящиеся в зрелом генеративном состоянии (3%).

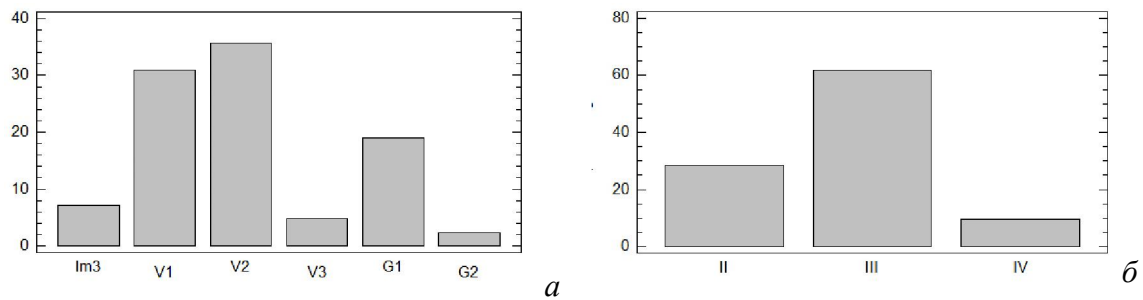


Рисунок 6.13. Онтогенетическая (*а*) и виталитетная (*б*) структура 80–100-летнего поколения ели сибирской в сообществе с давностью нарушения 200 лет

Примечание. По горизонтали: стадии онтогенеза (*а*) и категории жизненного состояния (*б*). По оси ординат: доля участия, %.

По жизненному состоянию особи делятся на три категории: преобладают (60%) сильно ослабленные, около 30% составляют умеренно ослабленные, остальные относятся к категории усыхающих (рис. 6.13, *б*). Такой характер виталитетного спектра свидетельствует о выраженном, но умеренном конкурентном подавлении со стороны господствующего компонента древостоя.

Особи *P. obovata* 80–100-летнего поколения имеют высоту от 1 до 10.5 м (табл. 6.5) при среднем значении 4.6 м, вариабельность этого параметра высокая ( $C_v=50\%$ ). Кривая распределения высот отличается заметной положительной асимметрией и в силу этого не соответствует нормальному распределению, в составе поколения преобладают особи высотой от 2 до 3 и от 4 до 6 м, деревья первой величины, высотой более 10 м, единичны (рис. 6.14). Распределение может быть аппроксимировано несколькими теоретическими кривыми, но с наибольшей точностью нормальным распределением (табл. 6.6).

Таблица 6.5. Описательные статистики особей ели сибирской 80–100-летнего возраста в сообществе с давностью пожара 200 лет

Параметры	Описательные статистики					
	N	m±Sd	Cv	Min–Max	As	Ex
Высота, м	42	4.6±2.3	50.1	1.1–10.5	0.76	0.46
Диаметр основания ствола, см	42	10.0±4.5	45.4	2.9–23.6	1.13	1.78
Диаметр на высоте 1.3 м, см	38	6.6±3.2	48.9	2.4–18.2	1.60	3.58
Протяженность кроны, м	42	3.6±2.1	59.3	0.6–9.4	1.07	0.98
Диаметр кроны, м	42	1.8±0.6	34.5	0.7–3.4	0.39	0.11
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	42	5.1±2.5	49.0	1.3–11.3	0.89	0.81

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 6.1.

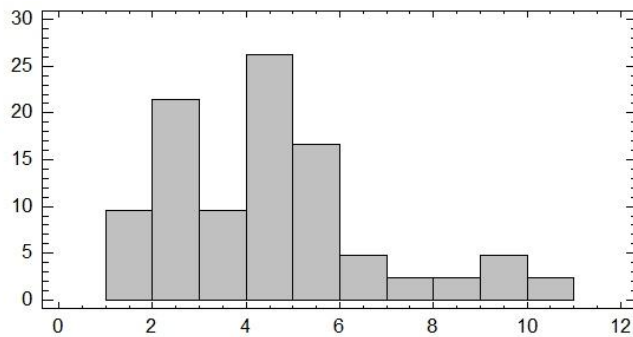


Рисунок 6.14. Распределение особей 80–100-летнего поколения ели сибирской по высоте ствола в сообществе с давностью нарушения 200 лет

Примечание. По оси абсцисс: высота, м; по оси ординат: доля участия, %.

Диаметр основания ствола особей в составе поколения варьирует от ~3 до 23.5 см при средней величине 10 см (табл. 6.5). Параметр отличается повышенной вариабельностью ( $Cv=45\%$ ). Распределение значений диаметра основания ствола характеризуется выраженной положительной асимметрией и островершинностью – в составе поколения преобладают особи с диаметром от 5 до 12 см (рис. 6.15, а). Относительно крупные особи с диаметром основания ствола более 20 см составляют менее 10%. Распределение может быть достоверно аппроксимировано несколькими теоретическими кривыми, но в наибольшей степени соответствует логнормальному распределению и распределению Вейбулла (табл. 6.6).

Таблица 6.6. Результаты аппроксимации распределений параметров особей 80–100-летнего поколения ели сибирской в сообществе с давностью пожара 200 лет теоретическими распределениями

Параметр	Типы распределений					
	Нормальное	Логнормальное	Гамма	Гамма с 3 параметрами	Вейбулла	Вейбулла с 3 параметрами
Высота, м	$\frac{4.58;2.29}{0.52}$	$\frac{4.68;2.88}{0.25}$	$\frac{3.78;0.83}{0.21}$	$\frac{4.91;0.96;-0.51}{0.16}$	$\frac{2.14;5.18}{0.30}$	$\frac{1.77;4.41;0.64}{0.11}$
Диаметр основания ствола, см	$\frac{10.0;4.55}{0.25}$	$\frac{10.1;4.85}{0.59}$	$\frac{5.25;0.52}{0.35}$	$\frac{3.58;0.42;1.50}{0.33}$	$\frac{2.35;11.32}{0.65}$	$\frac{1.71;8.35;2.56}{0.16}$
Диаметр ствола на высоте 1.3 м, см	–	$\frac{6.65;3.17}{0.46}$	$\frac{5.07;0.76}{0.16}$	$\frac{2.00;0.44;2.12}{0.38}$	$\frac{2.19;7.53}{0.33}$	$\frac{1.38;4.74;2.31}{0.38}$
Протяженность кроны, м	–	$\frac{6.65;3.17}{0.46}$	$\frac{2.90;0.81}{0.15}$	$\frac{2.30;0.70;0.28}{0.11}$	$\frac{1.80;4.01}{0.18}$	$\frac{1.44;3.33;0.52}{0.07}$
Диаметр кроны, м	$\frac{1.80;0.62}{0.78}$	$\frac{1.81;0.69}{0.72}$	$\frac{8.16;4.53}{0.83}$	$\frac{12.58;5.72;-0.40}{0.77}$	$\frac{3.17;2.01}{0.83}$	$\frac{2.11;1.39;0.56}{0.77}$
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	$\frac{5.08;2.48}{0.25}$	$\frac{5.17;2.97}{0.52}$	$\frac{4.15;0.82}{0.35}$	$\frac{4.86;0.90;-0.34}{0.33}$	$\frac{2.19;5.75}{0.40}$	$\frac{1.76;4.73;0.86}{0.16}$

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 6.2.

Величина диаметра ствола на высоте 1.3 м варьирует от 2.5 до 18 см и в среднем составляет 6.6 см (табл. 6.5). Также как высота и диаметр основания ствола этот параметр отличается повышенной вариабельностью ( $Cv \approx 49\%$ ). Распределение характеризуется четко выраженной положительной асимметрией и резкой островершинностью – максимальная доля участия характерна для особей с диаметром от 2.5 до 7.5 см (рис. 6.15, б). Распределение аппроксимируется несколькими теоретическими кривыми, лучший результат дает аппроксимация логнормальным, гамма-распределением с тремя параметрами и распределением Вейбулла с тремя параметрами (табл. 6.6).

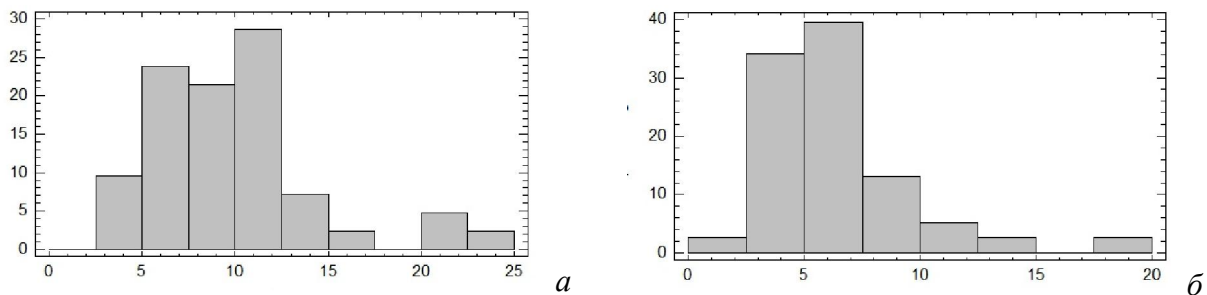


Рисунок 6.15. Распределение особей 80–100-летнего поколения ели сибирской по диаметру основания ствола (а) и по диаметру ствола на высоте 1.3 м (б) сообществе с давностью нарушения 200 лет

Примечание. По оси абсцисс: диаметр, см; по оси ординат: доля участия, %.

Протяженность кроны у особей рассматриваемого поколения изменяется от 0.6 до 9.5 м, среднее значение составляет 3.6 м (табл. 6.5). Степень варьирования признака высокая ( $Cv=59\%$ ). Кривая распределения отличается положительной асимметрией и островершинностью. Около половины всех особей имеют протяженность кроны от 2 до 4 м (рис. 6.16). Эмпирическая кривая соответствует нормальному распределению, но более точно аппроксимируется логнормальным распределением, гамма-распределением и распределением Вейбулла (табл. 6.6).

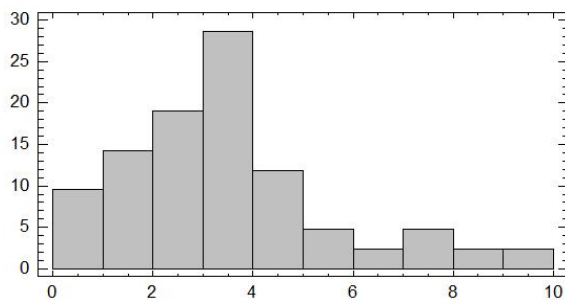


Рисунок 6.16. Распределение особей 80–100-летнего поколения ели сибирской по протяженности кроны в сообществе с давностью нарушения 200 лет

Примечание. По оси абсцисс: протяженность кроны, м; по оси ординат: доля участия, %.

Величины диаметра кроны особей анализируемого поколения лежат в области 0.7–3.5 м при среднем значении равном 1.8 м (табл. 6.5). Рассматриваемый параметр отличается средним уровнем варьирования ( $Cv=34\%$ ). Кривая распределения почти симметрична, максимум приходится на величины от 1.5 до 2.5 м (рис. 6.17). Эмпирическая кривая с соответствует всем рассмотренным теоретическим распределениям (табл. 6.6).

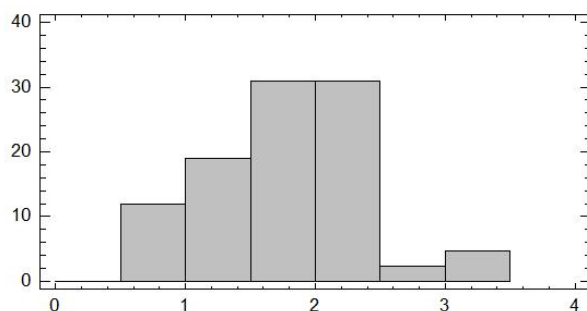


Рисунок 6.17. Распределение особей 80–100-летнего поколения ели сибирской по диаметру кроны в сообществе с давностью нарушения 200 лет

Примечание. По оси абсцисс: диаметр кроны, м; по оси ординат: доля участия, %.

При анализе значений линейного прироста ствола 80–100-летних особей ели сибирской выявлено, что его величина лежит в пределах от  $\sim 1.5$  до  $11 \text{ см год}^{-1}$ , а в среднем составляет  $5 \text{ см год}^{-1}$  (табл. 6.5). Скорость роста особей ели в высоту характеризуется повышенной вариабельностью ( $Cv=49\%$ ). Кривая распределения отличается умеренной положительной асимметрией и умеренной островершинностью (рис. 6.18). Около 60% особей имеют средний линейный прирост ствола в пределах от 3 до 6  $\text{см год}^{-1}$ . Рассматриваемое распределение аппроксимируется всеми рассмотренными теоретическими, но более точно логнормальным распределением распределением Вейбулла (табл. 6.6).

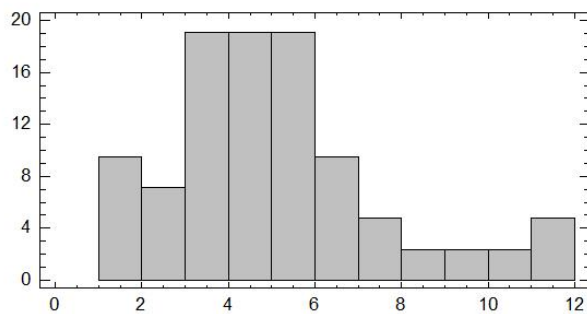


Рисунок 6.18. Распределение особей 80–100-летнего поколения ели сибирской по величине среднего линейного прироста ствола в сообществе с давностью нарушения 200 лет

Примечание. По оси абсцисс: линейный прирост,  $\text{см год}^{-1}$ ; по оси ординат: доля участия, %.

Обобщая результаты оценки поливариантности роста особей 80–100-летнего поколения ели сибирской в сообществе средней стадии сукцессии, можно заключить, что все основные морфометрические параметры варьируют в довольно широких пределах: разница минимальных и максимальных значений является в среднем 10-кратной. Вариабельность практически всех изученных параметров отличается повышенными значениями (45–50%) в отличие от вариабельности абсолютного возраста особей, которая является очень низкой (6%). Максимумы кривых распределений большинства морфометрических параметров сдвинуты в сторону низких значений, в связи с чем, распределения наиболее корректно аппроксимируются логнормальным и гамма-распределениями. Это означает, что основная часть поколения отличается пониженной скоростью роста и развития, хотя отдельные 80–100-летние особи в изученном сообществе могут достигать 10–12 м в высоту и 23–24 см в диаметре.

Различия календарного возраста особей этого поколения не повлияли на скорость их роста и развития и уровень жизненного состояния ( $r=0.08-0.34$ ,  $P \geq 0.05$ ). Уровень жизненного состояния слабо, но достоверно ( $r=0.39-0.45$ ,  $P \leq 0.01$ ) связан со стадией развития и морфометрическими параметрами особей: чем больше продвинута особь в онтогенетическом ряду и чем больше ее размеры, особенно степень развития кроны, тем в среднем выше и ее

виталитет. Однако указанными факторами определяется не более 15–20% варьирования уровня жизненного состояния 80–100-летних особей ели в сообществе средней стадии сукцессии. Все сказанное свидетельствует о том, что выявленный характер поливариантности роста и развития особей в составе изученного поколения ели сибирской обусловлен воздействием существенного конкурентного пресса, действующего в условиях неоднородной и динамичной ценотической среды.

**В субклимаксовом сообществе с давностью пожара 380 лет** изучена группа поколений ели сибирской, в составе которой особи имеют возраст 200–280 лет. Поколения сформировались в результате распада допожарного компонента соснового древостоя, происходившего в период от 100 до 180 лет после пожара. Поскольку к моменту исследования первый послепожарный сосново-еловый древостой в рассматриваемом сообществе отчасти распался, а основная часть оставшихся особей находилась на поздней стадии генеративного состояния и была сильно ослаблена, особи ели в составе анализируемой группы поколений не испытывали значимого конкурентного подавления со стороны предшествующих поколений, являясь, наряду с самыми старшими поколениями, господствующими и согосподствующими.

Все 200–280-летние особи ели находятся в генеративном периоде развития: основная часть (70%) – это особи зрелого генеративного состояния, особи начального и позднего генеративного состояния составляют соответственно 13% и 17% (рис. 6.19, а). По категориям виталитета (рис. 6.19, б) исследованные особи подразделяются на здоровые (12%), умеренно ослабленные (более 48%), сильно ослабленные (15%) и усыхающие (25%), то есть 60% растений ели характеризуется довольно высоким уровнем жизненного состояния, что характерно для господствующих поколений.

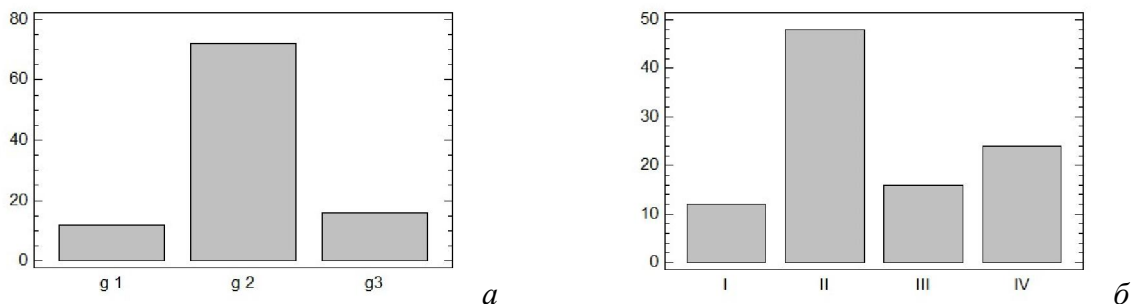


Рисунок 6.19. Онтогенетическая (а) и виталитетная (б) структура 200–280-летних особей ели сибирской в 380-летнем сообществе

Примечание. Условные обозначения те же, что и на рис. 6.1.

Высота изученных особей варьирует от 7.4 до 20.9 м при среднем значении равном 13.8 м (табл. 6.7). Степень вариабельности данного признака средняя и составляет 26%. Кривая

распределения частот симметричная, колоколообразная. Максимальная доля участия приходится на деревья, высотой от 11 до 15 м (рис. 6.20). Распределение высот наиболее точно может быть аппроксимировано нормальным и гамма-распределением, но также соответствует логнормальному, гамма-распределению с тремя параметрами и распределениям Вейбулла с двумя и тремя параметрами (табл. 6.8).

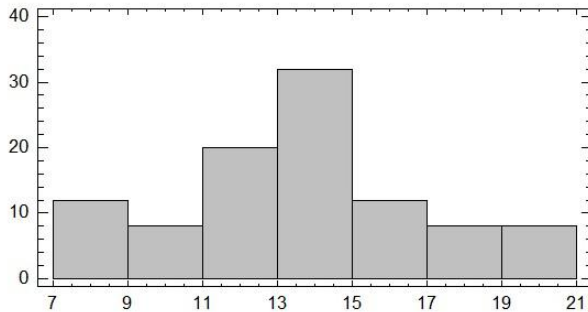


Рисунок 6.20. Распределение 200–280-летних особей ели сибирской по высоте ствола в сообществе с давностью нарушения 380 лет

Примечание. По оси абсцисс: высота, м; по оси ординат: доля участия, %.

Таблица 6.7. Описательные статистики особей ели сибирской 200–280-летнего возраста в сообществе с давностью пожара 380 лет

Параметры	Описательные статистики					
	N	$m \pm Sd$	Cv	Min-Max	As	Ex
Высота, м	25	13.8±3.6	26.1	7.4–20.9	0.13	-0.15
Диаметр основания ствола, см	25	26.1±7.9	30.3	12.1–44.3	0.28	-0.11
Диаметр на высоте 1.3 м, см	25	19.4±6.4	33.2	8.5–35.4	0.42	0.52
Протяженность кроны, м	22	12.4±3.3	26.4	6.1–18.2	0.04	-0.09
Диаметр кроны, м	22	2.3±0.6	25.5	0.8–3.1	-0.83	0.28
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	23	5.5±1.3	24.0	3.0–7.7	-0.19	-0.54

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 6.1.

Средний диаметр основания ствола 200–280-летних генеративных особей составляет 26 см при диапазоне значений от 12 до 44 см (табл. 6.7). Коэффициент вариации равен 30%. Кривая распределения относительно симметрична и имеет два выраженных максимума: на величинах диаметра 20–24 и 32–36 см (рис. 6.21, а). Распределение достоверно может быть аппроксимировано нормальным, гамма-распределением и распределением Вейбулла, аппроксимация остальными распределениями, хотя и дает достоверный результат, но точность ее является низкой (табл. 6.8).

Таблица 6.8. Результаты аппроксимации распределений параметров 200–280-летних особей ели сибирской в сообществе с давностью пожара 380 лет теоретическими распределениями

Параметр	Типы распределений					
	Нормальное	Логнормальное	Гамма	Гамма с 3 параметрами	Вейбулла	Вейбулла с 3 параметрами
Высота, м	<u>13.77;3.60</u> 0.81	<u>13.81;3.91</u> 0.43	<u>14.37;1.04</u> 0.81	<u>100.51;2.83;-21.75</u> 0.66	<u>4.30;15.12</u> 0.51	<u>2.74;9.97;4.89</u> 0.66
Диаметр основания ствола, см	<u>26.11;7.88</u> 0.16	<u>26.23;8.62</u> 0.06	<u>10.85;0.42</u> 0.16	<u>24.65;0.66;-13.98</u> 0.08	<u>3.69;28.94</u> 0.16	<u>2.42;19.66;8.67</u> 0.08
Диаметр ствола на высоте 1.3 м, см	<u>19.37;6.43</u> 0.51	<u>19.50;7.19</u> 0.61	<u>8.90;0.46</u> 0.61	<u>22.33;0.75;-10.46</u> 0.54	<u>3.30;21.58</u> 0.51	<u>2.32;15.60;2.99</u> 0.17
Протяженность кроны, м	<u>12.35;3.27</u> 0.37	<u>12.41;3.63</u> 0.22	<u>13.77;1.11</u> 0.23	<u>169.35;4.06;-29.37</u> 0.08	<u>4.30;13.57</u> 0.32	<u>3.24;10.45;5.52</u> 0.07
Диаметр кроны, м	<u>2.33;0.59</u> 0.59	–	–	<u>8572.6;159.0;-51.58</u> 0.54	<u>5.01;2.54</u> 0.25	<u>270993;120330;-120327</u> 0.42
Средний линейный прирост ствола, см год <sup>-1</sup>	<u>5.08;2.48</u> 0.90	<u>5.17;2.97</u> 0.32	<u>4.15;0.82</u> 0.69	<u>4.86;0.90;-0.34</u> 0.79	<u>2.19;5.75</u> 0.98	<u>1.76;4.73;0.86</u> 0.79

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 6.2.

Значения диаметра ствола на высоте 1.3 м лежат в диапазоне от 8.5 до 35.4 см при среднем показателе равном 19.4 см (табл. 6.7). Также как диаметр основания ствола, рассматриваемый параметр отличается средним уровнем варьирования ( $C_v=33\%$ ). Кривая распределения слабо положительно асимметрична и слабо островершинна. Около 60% особей имеют диаметр на высоте 1.3 м от 16 до 24 м (рис. 6.21, б). Эмпирическая кривая с примерно одинаковой точностью аппроксимируется нормальным, логнормальным, гамма-распределением с двумя и тремя параметрами и распределением Вейбулла (табл. 6.8).

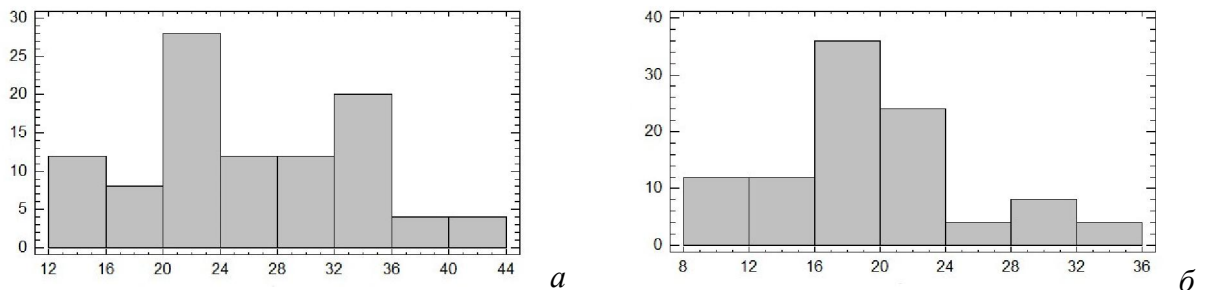


Рисунок 6.21. Распределение 200–280-летних особей ели сибирской по диаметру основания ствола (а) и по диаметру ствола на высоте 1.3 м (б) в сообществе с давностью нарушения 380 лет

Примечание. По оси абсцисс: диаметр, см; по оси ординат: доля участия, %.

Протяженность кроны особей изменяется от 6.1 до 18.2 м (табл. 6.7). Среднее значение признака составляет 12.4 м, уровень вариабельности средний – 26%. Максимум приходится на величины 12–14 м (рис. 6.22). Кривая распределения симметрична и имеет колоколообразную форму. В наибольшей степени она соответствует кривой нормального распределения и распределения Вейбулла, аппроксимация остальными распределениями является менее точной (табл. 6.8).

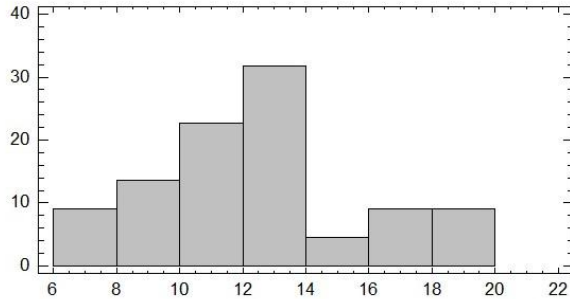


Рисунок 6.22. Распределение 200–280-летних особей ели сибирской по протяженности кроны в сообществе с давностью нарушения 380 лет

Примечание. По оси абсцисс: протяженность кроны, м; по оси ординат: доля участия, %.

Диаметр кроны в среднем равен 2.3 м при варьировании значений от 0.8 и 3.1 м и коэффициенте вариации ~26% (табл. 6.7). Кривая распределения имеет выраженную отрицательную асимметрию: заметно преобладают особи с диаметром кроны от 2.5 до 3 м (рис. 6.23). Рассматриваемое распределение в наибольшей степени соответствует нормальному и гамма-распределению с тремя параметрами, а также аппроксимируется распределением Вейбулла с двумя и тремя параметрами (табл. 6.8).

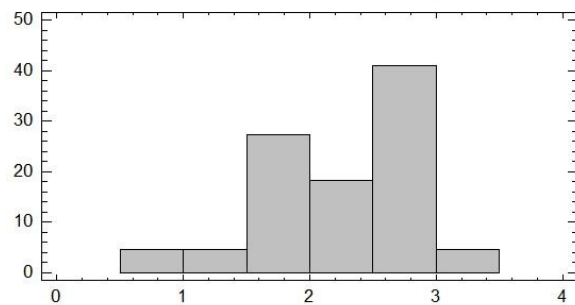


Рисунок 6.23. Распределение 200–280-летних особей ели сибирской по диаметру кроны в сообществе с давностью нарушения 380 лет

Примечание. По оси абсцисс: диаметр кроны, м; по оси ординат: доля участия, %.

Средний линейный прирост ствола особей исследованных особей составляет 5.5 см год<sup>-1</sup> при диапазоне от 3.0 до 7.7 см год<sup>-1</sup> (табл. 6.7). Скорость роста ствола в высоту характеризуется низкой вариабельностью ( $C_v=24\%$ ). Распределение значений является слабо отрицательно

асимметричным и слабо плосковершинным (рис. 6.24). Ближе всего к рассматриваемому эмпирическому распределению нормальное и распределение Вейбулла, но аппроксимация гамма-распределением с двумя и тремя параметрами и распределением Вейбулла с тремя параметрами также имеет высокую точность (табл. 6.8).

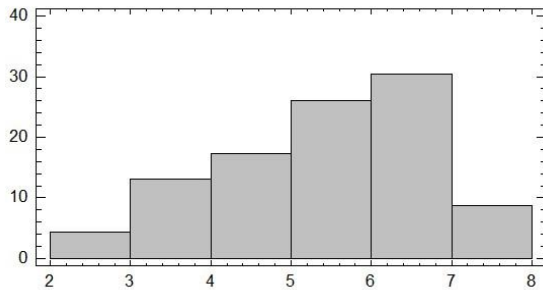


Рисунок 6.24. Распределение 200–280-летних особей ели сибирской по величине среднего линейного прироста ствола в сообществе с давностью нарушения 380 лет

Примечание. По оси абсцисс: линейный прирост ствола, см год<sup>-1</sup>; по оси ординат: доля участия, %.

Морфометрические параметры 200–280-летних особей ели тесно скоррелированы между собой ( $r=0.77-0.96$ ,  $P<0.001$ ), исключение составляет диаметр кроны ( $r=0.49-0.54$ ,  $P\leq 0.05$ ). Скорость роста ствола имеет тесную корреляцию с общей высотой, диаметром основания ствола и диаметром ствола на высоте 1.3 м ( $r=0.76-0.94$ ,  $P<0.001$ ), а также с протяженностью кроны ( $r=0.96$ ,  $P<0.001$ ). Важно отметить, что ни размерные параметры (за исключением высоты:  $r=0.49$ ,  $P<0.05$ ), ни уровень жизненного состояния, ни стадия развития особей рассматриваемых поколений не имеют достоверной связи с календарным возрастом. Факт отсутствия прямой (точнее тесной) связи между календарным возрастом и стадией развития конкретных особей развития неоднократно отмечался в литературе (Уранов, 1975; Smirnova et al, 1999). Жизненное состояние особей не коррелирует с темпами их роста и развития. Только с диаметром кроны уровень жизненного состояния имеет довольно тесную связь ( $r=0.77$ ,  $P<0.001$ ), что легко объяснимо.

Анализ структурной организации разных поколений ели сибирской, сформировавшихся в условиях разной напряженности внутри- и межпопуляционной конкуренции, позволяет сделать ряд заключений об особенностях и причинах структурной и динамической поливариантности особей в их составе.

Наименее угнетенными поколениями в составе ценопопуляций ели сибирской являются первые послепожарные, которые изначально формируются на открытой территории при относительно низком уровне конкурентного воздействия (только со стороны пионерных мелколиственных видов). Выше было охарактеризовано в качестве примера одно из таких

поколений в сосново-елово-березовом сообществе с давностью пожара 85 лет, имеющее возраст 50–70 лет. Полученные результаты показали, что это поколение отличается значительной онтогенетической и размерной неоднородностью. Размерная неоднородность имеет характер хаотичности, то есть особи с разными морфометрическими параметрами (за исключением самых больших и самых маленьких) имеют примерно одинаковую долю участия в его составе. Кроме того, отмечается значительное расслоение особей по стадиям развития – от поздней стадии имматурного состояния до начального генеративного состояния. Следует подчеркнуть, что высокая поливариантность развития особей, имеющих узкий диапазон календарного возраста (около 20 лет), отмечалась в разных регионах для разных видов хвойных: ели аянской (Ухваткина и др., 2010), пихты белокорой (Комарова и др., 2010), кедра сибирского (Николаева и др., 2011). При высоком онтогенетическом разнообразии первое послепожарное поколение ели относительно однородно по уровню жизненного состояния особей. В составе поколения здоровые особи отсутствуют, абсолютное большинство из них (~80%) относится к категориям умеренно и сильно ослабленных, причем доля сильно ослабленных в 1.5 раза превышает долю умеренно ослабленных. Все это свидетельствует о том, что отсутствие выраженного внутривидового угнетения не исключает значительного расслоения особей близкого возраста по скорости роста и развития и низкого уровня виталитета большинства из них.

Очень слабая связь скорости роста, стадии развития и виталитета особей ели с их календарным возрастом свидетельствует о том, что размерное и онтогенетическое расслоение поколения обусловлено не возрастными различиями особей. Разнообразие вариантов начальной скорости роста особей в составе послепожарных северотаежных древостоев отмечалось П.В. Воропановым (Воропанов, 1950). Основной причиной этих различий на ранних этапах послепожарного восстановления, по-видимому, является разнообразие микроместообитаний, обусловленное наличием микрорельефа, неравномерным выгоранием напочвенного покрова и подстилки (Комарова, 1986, 1992, 1999; Санников, 1992), что приводит, в свою очередь, к высокой вариабельности толщины, водоудерживающих и химических свойств субстрата (Попова, 1979; Санников, Санникова, 1985). В дальнейшем на первый план выступает формирующаяся неоднородность ценотической среды и уровень напряженности корневой конкуренции (Санникова и др., 2012; Санников, Санникова, 2014; Pothier, 2017).

Развитие большинства 80–100-летних особей в сообществе с давностью пожара 200 лет является замедленным, они не смогли перейти к генеративной деятельности, относятся к категории сильно ослабленных и имеют пониженные (относительно всего диапазона значений) размерные параметры. В наиболее благоприятных условиях, по-видимому, в крупных окнах на месте вывала допожарных деревьев сосны, часть особей (около 20%) достигла генеративного состояния, умеренно ослаблена и отличается относительно высокими размерными

параметрами. Наблюдаемый у поколения характер размерного, онтогенетического и виталитетного расслоения особей свидетельствует о неоднородности ценотической среды, существенных различиях отдельных участков по степени напряженности внутри- и межпопуляционной конкуренции.

Сравнение онтогенетической и виталитетной поливариантности особей ели сибирской в составе первого послепожарного 50–70-летнего поколения и, относительно близкого по возрасту, 80–100-летнего поколения в сообществе с давностью пожара 200 лет показало наличие, как черт сходства, так и различий.

Оба поколения отличаются выраженным расслоением особей по стадиям развития и виталитетной однородностью – преобладанием умеренно и сильно ослабленных особей. В то же время характер размерной поливариантности особей двух сравниваемых поколений имеет существенные различия. Поколение 80–100-летних особей в 200-летнем сообществе, испытывающее конкурентное воздействие первых послепожарных генераций сосны и ели, отличается упорядоченностью распределения особей по размерным и ростовым параметрам с преобладанием относительно малоразмерных экземпляров. В то время как в 85-летнем сообществе хаотичность размерных распределений первого послепожарного поколения свидетельствует о более высоком разнообразии и примерно равной представленности разных типов микроместообитаний.

Группа поколений ели сибирской, изученных в позднесукцессионном сообществе с давностью пожара 380 лет, также как охарактеризованное выше 80–100-летнее поколение, сформировалась в результате распада допожарной части соснового древостоя и в начале своего развития испытывала угнетение со стороны первых послепожарных генераций сосны и ели. В момент исследований, как говорилось выше, эти поколения конкурентного подавления уже практически не испытывали, являясь господствующими и согосподствующими. Сравнение динамической и структурной поливариантности поколений, имеющих аналогичное происхождение, но разный возраст в момент исследований (80–100 и 200–280 лет), позволяет выявить закономерности их динамики в процессе сукцессии. Преобразование онтогенетической структуры состоит в смене значительного онтогенетического разнообразия (от  $im_3$  до  $g_1$ ) онтогенетической однородностью (только генеративные особи с доминированием зрелых генеративных). Распределения морфометрических и ростовых параметров, отличающиеся смещением максимума в сторону низких значений (преобладание малоразмерных особей) сменяются распределениями, соответствующими нормальному закону (преобладание особей со средними размерными параметрами). Виталитетное разнообразие повышается за счет появления здоровых особей, общий уровень жизненного состояния поколения возрастает в результате двукратного увеличения суммарной доли особей высших категорий состояния

(здоровых и умеренно ослабленных). Эти изменения являются закономерным следствием отмирания в процессе сукцессии медленно растущих, ослабленных растений, не выдерживающих внутри- и межпопуляционной конкуренции.

Примером наиболее угнетенного поколения является молодое поколение ели сибирской (10–30 лет), сформировавшееся в сообществе с давностью пожара 200 лет в условиях конкурентного подавления со стороны многочисленных предшествующих поколений сосны и ели. В отличие от умеренно угнетенного 80–100-летнего поколения в том же сообществе, для него характерна онтогенетическая однородность: в результате сильного угнетения абсолютное большинство особей достигло только промежуточной стадии имматурного состояния. Упорядоченность распределения морфометрических параметров и преобладание малоразмерной группы особей в 10–30-летнем поколении выражены значительно резче, чем в 80–100-летнем. Виталитетное разнообразие особей 10–30-летнего поколения несколько выше, но общий уровень виталитета является более низким: соотношение сильно ослабленных и усыхающих особей составляет 1.3:1, тогда как в 80–100-летнем сообществе доля сильно ослабленных в 6 раз превышает долю усыхающих. Наблюдаемое онтогенетическое, размерное и виталитетное различие особей в составе поколения практически не зависит от их возраста. В связи с этим, логично заключить, что оно определяется различиями условий микроместообитаний, из которых наиболее благоприятными для начальных стадий развития особей ели сибирской являются ветровальные комплексы и участки с разлагающимся крупным валежом (Siren, 1955; Карпов и др., 1983; Дыренков, 1984; Steijlen, Zackrisson, 1987; Kuuluvainen, 1994; Смирнова, Бобровский, 2001), возникающие в результате вывала единичных сохранившихся деревьев сосны допожарного происхождения. На таких участках имматурные особи ели, характеризующиеся относительно низкой потребностью в элементах питания и во влаге, могут иметь даже высокий уровень жизненного состояния.

Таким образом, выполненный анализ показал, что характер динамической и структурной поливариантности особей в составе отдельных возрастных поколений ели сибирской определяется возрастом и временем заселения поколений после пожара (разницей между возрастом и давностью пожара).

Можно отметить ряд общих особенностей исследованных сосново-еловых сообществ и конкурентных отношений особей, которые оказывают влияние на характер онтогенетической, размерной и виталитетной поливариантности особей разных поколений ели сибирской.

Высокое световое довольствие в северотаежных сосново-еловых лесах создает возможность довольно длительного выживания особей не только в благоприятных, но и в относительно неблагоприятных для роста микроместообитаниях. Характерной чертой исследованных сообществ является постоянное образование окон, начиная с первой половины

сукцессии. Это явление, отсутствующее в чисто еловых лесах, обусловлено наличием и постепенным распадом допожарной части соснового древостоя. В результате этого в сообществах на протяжении всей сукцессии поддерживается высокая степень гетерогенности ценоценотической среды. В то же время низкая влагоудерживающая способность и бедность элементами питания песчаных почв является причиной высокой напряженности корневой конкуренции на основной части территории сообществ. Эти факторы создают условия для формирования хаотичной размерной структуры, высокого онтогенетического разнообразия особей в составе отдельных возрастных поколений на начальных этапах их развития, но одновременно являются причиной их относительной виталитетной однородности и довольно низкого общего уровня жизненного состояния.

Во всех поколениях ели сибирской, независимо от степени их угнетения, участие здоровых особей является низким и не превышает 10–20%, или они вовсе отсутствуют, и большинство особей (60–85%) относится к категориям умеренно и сильно ослабленных. На начальных этапах восстановительной сукцессии для первых послепожарных поколений ели, развивающихся в условиях конкуренции с березовым древостоем, характерна высокая доля сильно ослабленных особей (50%). По данным С.А. Николаевой с соавторами (Николаева и др., 2011) в составе первого послепожарного поколения хвойных, даже при одновременном заселении с лиственными древесными видами, представлены особи пониженной и низкой жизненности.

К концу сукцессии в субклимаксовом сообществе в группе 200–280-летних поколений, входящих в состав господствующего компонента ценопопуляции ели (древостоя), участие сильно ослабленных особей снижается в 4 раза, а лидирующая роль переходит к умеренно ослабленным (50%). Это согласуется с мнением многих исследователей, согласно которым особи высокой жизненности развиваются в основном на открытых пространствах (Махатков, 1991; Комарова, 2011; Евстигнеев, 2014), т.е. в условиях низкого уровня конкуренции, достаточно высокой и стабильной обеспеченности влагой и элементами питания. В лесных сообществах они немногочисленны. По данным И.Д. Махаткова (Махатков, 1991), которые подтверждают сделанный ранее вывод Г. Г. Левина (Левин, 1966), развитие на среднем уровне жизненности (примерно соответствует умеренно ослабленным особям в настоящем исследовании) является оптимальным путем для древесных растений. Такие особи формируются в условиях «умеренного фитоценоценотического пресса», при котором растение способно пройти полный жизненный цикл, активно мобилизуя при этом свой биологический потенциал.

**Выводы:**

1. 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).
2. Высокая степень онтогенетической поливариантности характерна для слабо и умеренно угнетенных поколений в возрасте от 50 до 100 лет; онтогенетическая однородность – для неугнетенных (господствующих и согосподствующих) поколений в возрасте более 200 лет и сильно угнетенных молодых поколений в возрасте до 30 лет.
3. Слабо угнетенные поколения в возрасте до 100 лет отличаются размерной хаотичностью; остальным поколениям свойственна размерная упорядоченность: неугнетенным – с преобладанием средних (в пределах всего диапазона) значений, умеренно и сильно угнетенным – с преобладанием низких значений.
4. Наибольшим виталитетным разнообразием особей характеризуются неугнетенные старшие и сильно угнетенные (но с низкой потребностью в ресурсах) молодые поколения; относительной виталитетной однородностью (с преобладанием сильно ослабленных) – слабо и умеренно угнетенные.

**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 границе  $im_2$ - и  $im_3$ -стадии,  $v_1$ - и  $v_2$ -стадии, 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 ценогенетической 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 (200 лет после пожара) – минимальными размерами и приростом прегенеративных особей, максимальными размерными параметрами и приростом генеративных особей; поздний этап сукцессии (~400 лет после пожара) – 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 литературы

1. Аврорин, Н.А. Материалы по растительности Хибинских гор / Н.А. Аврорин, М.Х. Качурин, А.А. Коровкин // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Кольская. – М.; Л., 1936. – Вып. 11. – С. 3–95.
2. Алексеев, В.А. Световой режим леса / В.А. Алексеев. – Л.: Наука, 1975. – 228 с.
3. Алексеев, В.А. Особенности описания древостоев в условиях атмосферного загрязнения / В.А. Алексеев // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. – Таллинн, 1982. – Ч. 1. – С. 97–115.
4. Алексеев, В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев / В.А. Алексеев // Лесоведение. – 1989. – №4. – С. 51–57.
5. Алексеев, В.А. Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем / В.А. Алексеев // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. – Л.: Наука ЛО, 1990. – С. 33–53.
6. Алексеев В.А. Определение жизненного состояния древостоев / В.А. Алексеев // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. – СПб., 2004. – Вып. 2 (12). – С. 24–33.
7. Алисов, Б.П. Климат СССР / Б.П. Алисов. – М.: Изд-во МГУ, 1956. – 547 с.
8. Атлас Мурманской области. – М.: Гидромет, 1971. – 33 с.
9. Атрохин, В.Г. Лесоводство и дендрология: учебник для техникумов / В.Г. Атрохин. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 368 с.
10. Басов, В.А. Семеношение хвойных как основа устойчивости таежных экосистем / В.А. Басов // Информ. листок Коми Межотрасл. терр. центра НТИиП. №100-85. – Сыктывкар, 1985. – 6 с.
11. Белов, Н.П. Почвы Мурманской области / Н.П. Белов, А.В. Барановская. – Л.: Наука, 1969. – 146 с.
12. Бобкова, Е.В. Жизненные формы и онтогенез *Alnus incana* (Betulaceae) в подзоне хвойно-широколиственных лесов европейской части России / Е.В. Бобкова // Ботан. журн. – 2001. – Т. 86, № 4. – С. 75–86.
13. Бобров, Е.Г. История и систематика рода *Picea* A.Dietr. / Е.Г. Бобров // Новости систематики высших растений. – 1971. – Вып. 7. – С. 5–40.

14. Боброва, Л.И. Очерк растительности Монче-тундры / Л.И. Боброва, М.Х. Качурин // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Кольская. – М.; Л., 1936. – Вып. 2. – С. 95–121.
15. Буланая, М.В. Онтоморфогенез черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.) / М.В. Буланая // Экологические и популяционно-онтогенетические исследования растений: Мат. конф. – Саратов, 1985. – С. 98–105.
16. Воронцова, Л.И. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляций / Л.И. Воронцова, Л.Е. Гатцук, А.А. Чистякова // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. – М.: МГПИ, 1987. – С.7–23.
17. Воропанов, П.В. Ельники Севера / П.В. Воропанов. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1950. – 179 с.
18. Воскресенская, О.Л. Экологические аспекты функциональной поливариантности онтогенеза растений: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16, 03.00.12 / Воскресенская Ольга Леонидовна. – Казань, 2009. – 49 с.
19. Гаврилова, М.Н. Онтогенетическая структура ценопопуляций ракитника русского в республике Марий Эл / М.Н. Гаврилова // Вестник ОГУ. – 2009. – №4. – С. 117–121.
20. Гашева, Н.А. Структура популяции ели сибирской, определяемая по радикальным признакам в разных эколого-географических условиях среднего Урала: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16/ Гашева Наталья Александровна. – Тюмень, 2004. – 26 с.
21. Геоботаническое районирование Нечерноземья Европейской части РСФСР. – Л.: Наука, 1989. – 54 с.
22. Геологическая карта Кольского региона. М-б 1:500000 [Электронный ресурс] – Апатиты: ГИ КНЦ РАН, 2001. Режим доступа: <http://www.geokniga.org/maps/5457>
23. Глотов, Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений / Н.В. Глотов // Жизнь популяций в гетерогенной среде (Ч. 1). – Йошкар-Ола: Периодика Марий-Эл, 1998. – С. 146–149.
24. Гортинский, Г.Б. Продуктивность лесов европейской части СССР / Г.Б. Гортинский, А.А. Молчанов, М.А. Абражко, А.Д. Вакуров, И.И. Гусев, И.В. Забоева, В.В. Смирнов, А.И. Уткин // Ресурсы биосферы. – Л.: Наука, 1975. – Вып. 1. – С. 35–42.
25. Горшков, В.В. Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров / В.В.

- Горшков // ДАН России. – 1993. – Т. 333, №6. – С. 111–114.
26. Горшков, В.В. Послепожарное восстановление сосновых лесов Европейского Севера: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05 / Горшков Вадим Викторович. – СПб., 2001. – 35 с.
  27. Горшков, В.В. Восстановление напочвенного покрова еловых (*Picea obovata* Ledeb.) лесов / В.В. Горшков, И.Ю. Баккал // Динамика лесных сообществ Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов. – СПб.: ВВМ, 2009. – С. 197–204.
  28. Горшков, В.В. Основные этапы восстановительной динамики северотаежных лесов / В.В. Горшков, Н.И. Ставрова, И.Ю. Баккал // Динамика лесных сообществ Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов. – СПб.: ВВМ, 2009. – С. 228–236.
  29. Громцев, А.Н. Пожарный режим в спонтанных лесах ландшафтов северо-запада тайги / А.Н. Громцев // Экология. – 1993. – №3. – С. 22–26.
  30. Громцев, А.Н. Ландшафтная экология таежных лесов: теоретические и прикладные аспекты / А.Н. Громцев. – Петрозаводск: КНЦ РАН, 2000. – 144 с.
  31. Громцев, А.Н. Динамика коренных таежных лесов в Европейской части России при естественных нарушениях / А.Н. Громцев // Актуальные проблемы геоботаники: III Всероссийская школа-конференция. Лекции. – Петрозаводск, 2007. – С. 383–301.
  32. Давыдычев, А.Н. Феномен различия календарного и биологического возрастов ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в широколиственнохвойных лесах Уфимского плато / А.Н. Давыдычев, А.Ю.Кулагин // Вестник МГУЛ-Лесной вестник. – 2004. – № 4 (35). – С. 28–32.
  33. Давыдычев, А.Н. Характеристика предгенеративного периода онтогенеза ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в подзоне широколиственно-хвойных лесов Уфимского плато / А.Н. Давыдычев, А.Ю.Кулагин // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 2010. – 115 (2). – С. 59–66.
  34. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей. Ч. I. / Под ред. О. В. Смирновой. – М.: «Прометей» МГПУ им. В.И. Ленина, 1989. – 102 с.

35. Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. – СПб: ВВМ, 2009. – С. 197–227.
36. Димо, В.М. Зонально-провинциальные особенности температуры почв СССР и классификация температурного режима / В.М. Димо // Тепловой и водный режим почв СССР. – М.: Наука. – 1968. – С. 5–87.
37. Добровольский, В.В. Минералогия и ландшафтно-геохимическая характеристика четвертичных отложений Кольского полуострова / В.В. Добровольский // Материалы к геохимии ландшафтов Кольского полуострова. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1972. – С. 3–68.
38. Донец, Е. В. Влияние нефтяного загрязнения на прорастание семян хвойных видов древесных растений в условиях вегетационного опыта / Е. В. Донец, А.И. Григорьев, Л.В. Должанкина // Омский научный вестник. – 2012. – № 2 (114). – С. 193–196.
39. Дыренков, С.А. Структура и динамика таежных ельников / С.А. Дыренков. – Л.: Наука, 1984. – 174 с.
40. Дыренков, С.А. Демографические особенности ели европейской и ели сибирской / С.А. Дыренков // Экология популяций: тез. докл. Всесоюз. совещ. (Новосибирск, 4–6 окт. 1988 г.). Ч. 1. – М., 1988. – С. 216–217.
41. Дэви, Н.М. Особенности формирования многоствольных куртин ели сибирской на Южном Урале / Н.М. Дэви // Динамика экосистем в голоцене: материалы Второй Росс. науч. конф. – Екатеринбург; Челябинск: Рифей, 2010. – С. 51–55.
42. Евстигнеев, О.И. Поливариатность сосны обыкновенной в Брянском полесье / О.И. Евстигнеев // Лесоведение. – 2014. – №2. – С. 69–77.
43. Животовский, Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л.А. Животовский // Экология. – 2001. – №1. – С. 3–7.
44. Жукова, Л.А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого (*Deschampsia caespitosa* P.V.) под влиянием выпаса / Л.А. Жукова // Биол. науки. – 1967. – №8. – С. 66–72.
45. Жукова, Л.А. Онтогенезы и цикл воспроизводства растений / Л.А. Жукова // Журн. общ. биологии. – 1983. – Т. 44, № 3. – С. 361–374.
46. Жукова, Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах

- / Л.А. Жукова // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – Киев: Наукова думка, 1987. – С. 9–19.
47. Жукова, Л.А. Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
48. Жукова, Л.А. Роль популяционно-онтогенетического направления в сохранении биоразнообразия растений / Л.А. Жукова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы III Всероссийской научной конференции (27 января – 1 февраля 2008 г.) – Йошкар-Ола; Пушино: Марийский государственный университет, 2008. – С. 22–23.
49. Жукова, Л.А. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений / Л.А. Жукова, А.С. Комаров // Журн.общ.биол. – 1990. – Т. 51, №4. – С.450–461.
50. Жукова, Л.А. Развитие идей А.А. Уранова в работе популяционно-онтогенетического музея Марийского государственного университета / Л.А. Жукова, Г.О. Османова, О.П. Ведерникова, С.В. Козырева // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: материалы международ. науч. конференции, посвящ. 110-летию А.А. Уранова (31 октября – 3 ноября 2011 г.). – Кострома: КГУ им. Н.А. Некрасова, 2011. – Т.1. – С. 99–103.
51. Жукова, О.В. Онтогенетические спектры ценопопуляции *Alchemilla vulgaris* L. s. l. / О.В. Жукова, С.М. Иванов, Н.В. Глотов // Вестник Удмуртского ун-та. Биология. Науки о Земле. – 2014. – Вып. 2. – С. 14–21.
52. Журавлева, И.А. Онтогенез и онтоморфогенез *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) / И.А. Журавлева // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: материалы международ. науч. конференции, посвящ. 110-летию А.А. Уранова (31 октября – 3 ноября 2011 г.). – Кострома: КГУ им. Н.А. Некрасова, 2011. – Т.1. – С. 103–107.
53. Журавлева, И.А. Онторморфогенез паслена сладко-горького / И.А. Журавлева, Н.П. Савиных // Вестник Тюменского государственного ун-та. – 2013. – №6. – С 7–14.
54. Закс, Л. Статистическое оценивание / Л. Закс. – М.: Статистика, 1976. – 598 с.
55. Зайцева, И.В. Коренные старовозрастные леса Мурманской области / И.В. Зайцева, К.Н. Кобяков, В.В. Никонов, Д.Ю. Смирнов // Лесоведение. – 2002. – №2. – С. 14–22.

56. Заугольнова, Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*). / Л. Б. Заугольнова // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяции / Под ред. А. А. Уранова. – М.: Наука, 1968. – С. 81–102.
57. Заугольнова, Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблема их мониторинга: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05. / Заугольнова Людмила Борисовна. – СПб., 1994. – 72 с.
58. Заугольнова, Л.Б. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика / Л. Б. Заугольнова, О.В. Смирнова // Журн. общ. биологии. – 1978. – Т.39, №6. – С. 849–858.
59. Злобин, Ю.А. Оценка качества ценопопуляций подроста древесных пород / Ю.А. Злобин // Лесоведение. – 1976. – №6. – С. 72–79.
60. Злобин, Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений / Ю.А. Злобин // Бот. журнал. – 1989а. – Т. 74, №6. – С. 769–780.
61. Злобин, Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: учебно-методическое пособие / Ю.А. Злобин. – Казань: изд. Каз. ун-та, 1989б. – 146 с
62. Злобин, Ю.А. Структура фитопопуляций / Ю.А. Злобин // Успехи совр. биологии. – 1996. – Т. 116, №2. – С. 133–146.
63. Злобин, Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста / Ю.А. Злобин. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.
64. Игнатов, М.С. Список мохообразных бывшего СССР / М.С. Игнатов, О.М. Афолина // Arctoa. – 1992. – №1 (1-2). – С. 1–86.
65. Истомина, И.И. Явление квазисенильности и его роль в жизни популяций на примере лещины обыкновенной / И.И. Истомина // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. – М.: Наука, 1982. С. 150–154.
66. Истомина, И.И. Квазисенильность и ее роль в жизни древесных растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Истомина Ирина Игоревна. – М., 1992. – 16 с.
67. Каппер, О.Г. Хвойные породы: Лесоводственная характеристика / О.Г. Каппер. – М.; Л.: Гослесбумиздат, 1954. – 303 с.
68. Кардашевская, В. Е. Онтогенез и онтоморфогенез *Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Reschkoва с позиций модульной организации растений / В.Е. Кардашевская, А. А.

- Кириллина // Вестник СВФУ. – 2016. – № 5 (55). – С. 29–41.
69. Карпов, В.Г. Возрастная структура популяции и динамика численности ели / В.Г. Карпов, А.В. Пугачевский, П.П. Трескин // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. – Л.: Наука ЛО, 1983. – С. 35–62.
  70. Киричок, Е. И. Онтогенез можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* M. Bieb) в редколесьях черноморского побережья Крыма и Кавказа / Е. И. Киричок // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (3). – С. 1–22.
  71. Классификация и диагностика почв России / Л.Л. Шишов, В.Д. Тонконогов, И.И. Лебедева, М.И. Герасимова. – Смоленск: Ойкумена, 2004. – 342 с.
  72. Кожевникова, Н.Д. Морфологическая характеристика возрастных этапов онтогенеза ели Шренка в высокосомкнутых ельниках средней части лесного пояса / Н.Д. Кожевникова // Биоэкологические исследования в еловых лесах Тянь-Шаня. – Фрунзе: Илим, 1981. – С. 93–112.
  73. Кожевникова, Н.Д. Биология ели Шренка – *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey.: автореф. на ...докт. биол. наук: 03.00.05 / Кожевникова Наталья Дмитриевна. – М., 1983. – 41 с.
  74. Козубов, Г.М. Биология плодоношения хвойных на Севере / Г.М. Козубов. – Л.: Наука, 1974. – 134 с.
  75. Комарова, Т.А. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня) / Т.А. Комарова. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. – 221 с.
  76. Комарова, Т.А. Послепожарные сукцессии в лесах южного Сихотэ-Алиня / Т.А. Комарова. – Владивосток: Дальнаука ДВО РАН, 1992. – 224 с.
  77. Комарова, Т.А. Лесовосстановительные сукцессии после пожаров в лесах Южного Сихотэ-Алиня / Т.А. Комарова // Лесоведение. – 1999. – №3. – С. 51–58.
  78. Комарова, Т.А. Этапы онтогенеза *Pinus koraiensis* (Pinaceae) в Южном Сихотэ-Алине / Т.А. Комарова, А.Д. Трофимова // Растительные ресурсы. – 2010. – Т. 46, Вып. 4. – С. 1–15.
  79. Комарова, Т.А. Рост и развитие *Abies nephrolepis* (Pinaceae) в Южном Сихотэ-Алине / Т.А. Комарова // Растительные ресурсы. – 2011. – Т 47, №4. – С. 19–33.
  80. Комарова, Т.А. Онтоморфогенез пихты белокорой (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.) в условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня Алине / Т.А. Комарова, А.Д.

- Трофимова, О.Н. Ухваткина, У-Сан Ким // Бюллетень ботанического сада-института ДВО РАН. – 2010. – №5. – С. 94–101.
81. Королева, Н.Е. Синтаксономический обзор горно-тундровой растительности Хибин / Н.Е. Королева // Бюлл. МОИП. Отд. Биология. – 2001. – Т.106, Вып.4. – С. 50–57.
82. Королева, Н.Е. Основные биотопы горных и зональных тундр Мурманской области / Н.Е. Королева // Вестник МГТУ. – 2008. – Т. 11, №3. – С.533–542.
83. Королева, Н.Е. Основные биотопы северо-таежных лесов и березовых криволесий Мурманской области: ландшафтное и ботаническое разнообразие, необходимость охраны / Н.Е. Королева // Вестник МГТУ. – 2011. – Т. 14, №4. – С. 819–832.
84. Коровкин, А.А. Геоботанический очерк Хибинского массива / А.А. Коровкин // Изв. ВГО. – 1934. – Т. 66, Вып. 6. – С. 787–826.
85. Корчагин, А.А. Условия возникновения пожаров и горимость лесов Европейского севера / А.А. Корчагин // Уч. зап. ЛГУ. Сер. геогр. наук. – 1951. – Вып. 9, № 166. – С. 182–328.
86. Корчагин, А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожаров на Европейском Севере / А.А. Корчагин // Тр. БИН АН СССР. Сер. III. – 1954. – Вып. 9. – С. 75–149.
87. Кравченко, Г. А. Этапы онтогенеза сосны обыкновенной / Г. А. Кравченко // Лесоведение. – 1971. – № 6. – С. 25–29.
88. Кулешова, Л.В. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) / Л.В. Кулешова, В.Н. Коротков, Н.А. Потапова, О.И. Евстигнеев, А.Б. Козленко, О.М. Русанова // Бюлл. МОИП, Отдел биол. – 1996. –Т.101, Вып. 4. – С. 3–15.
89. Купецкая, К.Н. Климатическая характеристика отдельных районов Кольского полуострова. / К.Н. Купецкая // Озера различных ландшафтов Кольского полуострова. Ч. I. – Л.: Наука, 1974. – С. 111–125.
90. Куусела, К. Динамика бореальных хвойных лесов. / К. Куусела. – Хельсинки: А/О Репола, 1991. – 210 с.
91. Кучеров, И.Б. Сосновые леса и редколесья карельского берега Белого моря (Республика Карелия) / И.Б. Кучеров, Е.О. Головина, В.В. Чепинога, Д.Е. Гимельбрант, А.И.

- Максимов, Т.А. Максимова // Тр. КарНЦ РАН. Сер. Биогеогр. – 2009. – №4. – С. 30–52.
92. Кучеров, И.Б. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России / И.Б. Кучеров, А.А. Зверев // Вестн. Томского гос. Ун-та. Биология. – 2012. – Т. 19, Вып. 3. – С. 46–80.
93. Лаврова, М.А. Четвертичная геология Кольского полуострова / М.А. Лаврова. – М.–Л.: Изд. АН СССР, 1960. –233 с.
94. Левин, Г.Г. Жизненные циклы растений, их связи и эволюция / Г.Г. Левин // Бот. журн. – 1963. – Т. 48, № 7. – С. 1039–1059.
95. Левин, Г.Г. Индивидуальность и жизненные циклы растений / Г.Г. Левин // Бот. журн. – 1964. – Т. 49, № 2. – С. 272–280.
96. Левин, Г.Г. Возрастные изменения у растений (анализ некоторых понятий и представлений) / Г.Г. Левин // Бот. журн. – 1966. – Т.51, №12. – С. 1774–1795.
97. Лесные пожары и их последствия. – Красноярск: АН СССР, СО, 1979. – 267 с.
98. Любимова, А.А. Растительность и почвы побережья оз. Ловозеро (Кольский полуостров) / А.А. Любимова // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1937. – Вып. 2. – С. 345–490.
99. Мазуренко, М.Т. Биоморфологические адаптации растений к экстремальным условиям Крайнего Севера / М.Т. Мазуренко. – М.: Наука, 1986. – 209 с.
100. Мазуренко, М.Т. Эволюционные перестройки онтогенеза растений / М.Т. Мазуренко // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Тр. IX школы по теоретич. морфологии растений "Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений" (31 января - 3 февраля 2001 г.). – СПб.: Санкт-Петербургский союз учёных, 2001. – С. 236–243.
101. Малаховский, Д.Б. Некоторые формы ледникового аккумулятивного рельефа на Северо-Западе Русской равнины / Д.Б. Малаховский, М.Е. Вигдорчик // Краевые формы рельефа материкового оледенения на Русской равнине. – М., 1963. С. 47–53.
102. Малкина, И.С., Фотосинтез и дыхание подроста / И.С. Малкина, Ю.Л. Цельникер, А.М. Якшина. – М.: Наука, 1970. – 181 с.
103. Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений: (на примере семейства Pinaceae на Урале) / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 282 с.

104. Махатков, И. Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской / И. Д. Махатков // Бюллетень. МОИП. Отд. биол. – 1991. – 96 (4). – С. 79–88.
105. Мелехов, И.С. О возобновлении ели на гарях / И.С. Мелехов // Лесное хоз.-во и лесозэксплуатация. – 1933. – №10. – С. 30–32.
106. Мелехов, И.С. Влияние пожаров на лес / И.С. Мелехов. – 2-е изд. – М.-Л.: Гос. лесотехн. изд., 1948. – 126 с.
107. Мелехов, И.С. Особенности лесов Кольского полуострова и пути их изучения / И.С. Мелехов // Леса Кольского полуострова и их возобновление. – М.: Изд. АН СССР, 1961. – С. 5–18.
108. Методы изучения лесных сообществ. – СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. – 240 с.
109. Мировая реферативная база почвенных ресурсов 2014. Международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт. Исправленная и дополненная версия 2015: доклады о мировых почвенных ресурсах 106. – М.: ФАО, МГУ им. М.В. Ломоносова. – 2017. – 203 с.
110. Молчанов, А.А. Влияние пожаров на древостой / А.А. Молчанов // Тр. Ин-та леса АН СССР. – 1954. – С.314–335.
111. Молчанов, А.А. География плодоношения главнейших древесных пород в СССР / А.А. Молчанов. – М.: Наука, 1967. – 103 с.
112. Морозова, О.В. Классификация бореальных лесов севера Европейской России. I. Олиготрофные хвойные леса / О.В. Морозова, Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Исаева, В.А. Костина // Растительность России. – 2008. – №13. – С. 61–82.
113. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Сер. 3. Многолетние данные. Ч. 1-6. Вып. 2. Мурманская область. – Л.: Гидрометеиздат, 1988. – 316 с.
114. Национальный атлас почв Российской Федерации. – М: Астрель: АСТ, 2011. – 632 с.
115. Недосеко, О.И. Онтоморфогенез ивы черниковидной *Salix myrtilloides* L. в условиях Нижегородской области / О.И. Недосеко // Мир науки, культуры, образования. – 2012. – №1 (32). – С. 302–305.
116. Некрасова, Т.П. Очерк растительности Лапландского заповедника / Т.П. Некрасова // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. – 1935. – Т. 64, Вып. 2. – С. 239–272.
117. Некрасова, Т.П. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чунатундры /

- Т.П. Некрасова // Тр. Лапландск. гос. запов. – 1938. – Вып. 1. – С. 7–178.
118. Некрасова, Т.П. Взаимоотношения сосны и ели в лесах Кольского полуострова. / Т.П. Некрасова // Леса Кольского полуострова и их возобновление. – М.: АН СССР, 1961. – С. 63–70.
119. Нешатаев, В.Ю. Синтаксономическое разнообразие сосновых лесов Лапландского заповедника / В.Ю. Нешатаев, В.Ю. Нешатаева // Бот. журн. – 2002. – Т. 87, № 1. – С. 99–106.
120. Николаева, С.А. Онтогенез кедра сибирского в условиях Кеть-Чулымского междуречья / С.А. Николаева, С.Н. Велисевич, Д.А. Савчук // Вестник Томского гос. ун-та. Сер. Биология. – 2008. – № 3. – С. 24–34.
121. Николаева, С.А. Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины / С.А. Николаева, С.Н. Велисевич, Д.А. Савчук // Журн. Сиб. федерального ун-та. Сер. биол. – 2011. – Т. 4, № 1. – С. 3–22.
122. Никольский, П.Н. Очерк растительности полосы вдоль Парандово-Ругозерского тракта (Карелия) / П.Н. Никольский, И.И. Изотов // Тр. Бот. Ин-та АН. Сер. 3 Геоботаника. – 1936. – Вып. 3. – С. 345–393.
123. Никонов, В.В. Почвообразование на северном пределе сосновых биогеоценозов / В.В. Никонов. – Л.: Наука, 1987. – 142 с.
124. Никонов, В.В. Ель и еловые леса в центральной части Кольского полуострова / В.В. Никонов, Р.М. Лебедева // Изучение растительных ресурсов Мурманской области. – Апатиты: КНЦ АН СССР, 1976. – С. 53–64.
125. Никонов, В.В. Почвообразование в Кольской субарктике. / В.В. Никонов, В.Н. Переверзев. – Л.: Наука, 1989. – 168 с.
126. Норин, Б. Н. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре / Б. Н. Норин // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – С. 154–244.
127. Нотов, А.А. О роли популяционно-онтогенетического подхода в развитии современной биологии и экологии / А.А. Нотов, Л.А. Жукова // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. – 2013. – № 31, Вып. 32. – С. 296–317.
128. Нухимовская, Ю.Д. Онтогенез пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в условиях

- Подмосковья / Ю.Д. Нухимовская // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1971. – 76 (2). – С. 105–111.
129. Нухимовский, Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. / Е.Л. Нухимовский. – М.: Недра, 1997. – 630 с.
130. Онтогенетический атлас лекарственных растений: учебное пособие. Т. 1. / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. – 240 с.
131. Онтогенетический атлас лекарственных растений: учебное пособие. Т. 2. / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – 268 с.
132. Онтогенетический атлас лекарственных растений: учебное пособие. Т. 3. / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. – 280 с.
133. Онтогенетический атлас лекарственных растений: учебное пособие. Т. 4. / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – 240 с.
134. Онтогенетический атлас лекарственных растений: учебное пособие. Т. 5. / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. Т. 5. – 372с.
135. Онтогенетический атлас лекарственных растений: учебное пособие. Т. 7. / Отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. – 364 с.
136. Паршевников, А.Л. Типы еловых лесов и почвы Терского лесхоза / А.Л. Паршевников, В.Г. Чертовской // Леса Кольского полуострова и их возобновление. – М.: Изд. АН СССР, 1961. – С. 40–62.
137. Паянская-Гвоздева, И.И. Структура растительного покрова северной тайги Кольского полуострова / И.И. Паянская-Гвоздева. – Л.: БИН РАН, 1990. – 109 с.
138. Переверзев, В. Н. Лесные почвы Кольского полуострова / В.Н. Переверзев. – М.: Наука, 2004. – 232 с.
139. Переверзев, В.Н. Почвообразование в лесной зоне Кольского полуострова / В.Н. Переверзев // Вестник КНЦ РАН. – Апатиты: КНЦ РАН, 2011. – С. 74–82.
140. Петрова, С.Е. Онтоморфогенез некоторых восточноевропейских представителей семейства *Umbelliferae Moris.* (Apiaceae Lindl.): дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Петрова Светлана Евгеньевна. – М., 2008. – 215 с.
141. Погода и климат. Справочно-информационный портал [Электронный ресурс] – 2019.

Режим доступа: <http://www.pogodaiklimat.ru>

142. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: науч. издание. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. – 326 с.
143. Полтинкина, И. В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляции клена полевого в широколиственных лесах европейской части СССР / И. В. Полтинкина // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1985. – Вып. 2, Т. 90. – С. 79–88.
144. Попов, П.П. Географическая изменчивость и фенотипическая структура популяций ели обыкновенной по форме семенных чешуи / П.П. Попов, А.Х. Александров, Е.Б. Недкова // Forest science. – 2015a. – No 2. – С. 3–17.
145. Попов, П.П. Качество семян *Picea obovata* (Pinaceae) на северной границе ареала (Ямало-Ненецкий автономный округ) / П.П. Попов, С.П. Арефьев, Н.А. Гашева, М.Н. Казанцева // Раст. ресурсы. – 2015б. – Вып. 4. – С. 512–519.
146. Попова, Э.П. О продолжительности пирогенного воздействия на свойства лесных почв / Э.П. Попова // Горение и пожары в лесу. Ч. 3. – Красноярск: Изд-во ИЛиД СО АН СССР, 1979. – С. 110–116.
147. Пошкурлат, А.П. Строение и развитие дерновины чия / А.П. Пошкурлат // Уч. зап. МПШ им. В.И. Ленина. – 1941. – Т. 30, Вып. 1. – С. 101–151.
148. Правдин, Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР / Л.Ф. Правдин. – М.: Наука, 1975. – 177 с.
149. Приходько, О.Ю. Онтогенетические спектры деревьев в условиях хвойно-широколиственных лесов / О.Ю. Приходько, М.В. Чупчук // Известия Самарского науч. центра РАН. Отд. биологии. – 2017. – Т.19, №2. – С. 159–163.
150. Программа «Statistica»: методические указания к выполнению лабораторных работ / Сост.: Н.И. Тебайкина. – Екатеринбург: ГОУ ВПО УГТУ–УПИ, 2006. – 44 с.
151. Программные статистические комплексы. Часть 1. Stadia и Statgraphics: лабораторный практикум / Сост. А.С. Кучеров. – Самара: Самар. гос. аэрокосм. ун-т, 2005. – 32 с.
152. Пушкина, Н.М. Растительность сосновых гарей Лапландского заповедника и характер ее восстановления / Н.М. Пушкина // Тр. Лапландск. гос. заповедника. – 1938. – Вып. 1. – С. 307–350.
153. Пушкина, Н.М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях / Н.М.

- Пушкина // Тр. Лапландского гос. заповедника. – 1960. – Вып. 4. – С. 5–125.
154. Работнов, Т.А. Вопросы изучения состава популяции для целей фитоценологии / Т.А. Работнов // Проблемы ботаники. – 1950а. – Вып. 1. – С. 463–483.
155. Работнов, Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. БИН АН СССР Сер. III. Геоботаника. – 1950б. – Вып. 6. – С. 7–204.
156. Работнов, Т.А. Некоторые вопросы изучения ценоотических популяций / Т.А. Работнов // // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74, Вып. 1. – С. 119–134.
157. Работнов, Т.А. Изучение ценоотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений / Т.А. Работнов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1975. – Т. 20, Вып. 2. – С. 5–17.
158. Работнов, Т.А. Некоторые вопросы изучения фитоценозов как систем ценоотических популяций / Т.А. Работнов // Журн. общ. биол. – 1982. – Т. 43, №2. – С. 168–174.
159. Работнов, Т.А. Фитоценология / Т.А. Работнов. – 3-е изд. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 352 с.
160. Работнов, Т.А. Еловый лес как трехстадийная сукцессионная система / Т.А. Работнов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1994. – Т. 99, Вып. 2. – С. 53–60.
161. Работнов, Т.А. О ценоотических популяциях видов растений, входящих в состав фитоценозов, сменяющих друг друга при сукцессиях / Т.А. Работнов // Бот. журн. – 1995. – Т. 80, № 7. – С. 67–72.
162. Романовский, А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье / А.М. Романовский // Бот. журн. – 2001. – Т.86, №8. – С. 72–85.
163. Рысин, Л. П. Еловые леса России / Л. П. Рысин, Л. И. Савельева. – М.: Наука, 2002. – 335 с.
164. Савиных, Н. П. Модульная организация растений / Н.П. Савиных // Онтогенетический атлас растений. Т. 5. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – С. 15–34.
165. Савиных, Н. П. Модуль у растений как структура и категория / Н.П. Савиных, Т.А. Мальцева // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. – 2008. – Вып. 9. – С. 227–234.
166. Салазкин, А.С. Очерк растительности бассейна р. Умбы / А.С. Салазкин // Тр. БИН АН

- СССР. Сер. III. Геоботаника. – 1936. – Вып. 3. – С. 37–68.
167. Санников, С.Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов / С.Н. Санников // Экология. – 1981. – № 6. – С.10–20.
168. Санников, С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной / С.Н. Санников. – М.: Наука, 1992. – 263 с.
169. Санников, С.Н. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. / С.Н. Санников, Н.С. Санникова. – М.: Наука, 1985. – 152 с.
170. Санников С.Н. Лес как подземно-сомкнутая дендроценоэкосистема / С.Н. Санников, Н.С. Санникова. // Сиб. лесн. журн. – 2014. – №1. – С. 25–34.
171. Санникова Н.С. Факторы конкуренции древостоя-эдификатора: количественный анализ и синтез / Н.С. Санникова, С.Н. Санников, И.В. Петрова, Ю.Д. Мищикина, О.Е. Черепанова // Экология. – 2012. – № 6. – С. 403–409.
172. Санитарные правила в лесах СССР. – М.: Гослесхоз СССР, 1970. – 16 с.
173. Санитарные правила в лесах Российской Федерации. – Утв. Ком. по лесу М-ва экологии и природ. ресурсов РФ18.05.92. – М.: Экология, 1992. – 16 с.
174. Санитарные правила в лесах Российской Федерации (с изменениями от 5 апреля 2006 г.). – М., 2006.
175. Серебряков, И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений: учеб. пособие для гос. ун-тов / И.Г. Серебряков. – М.: Сов. наука, 1952. – 392 с.
176. Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений / И.Г. Серебряков // Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
177. Смирнова, О.В. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений / О.В. Смирнова, А.А. Чистякова, И.И. Истомина // Журн. общ. биол. – 1984. – Т. 45, № 2.– С. 216–225.
178. Смирнова, О.В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова / О.В. Смирнова, М.В. Бобровский // Экология. – 2001. – №3. – С. 177–181.
179. Сохранение и восстановление биоразнообразия: учебно-методическое издание. – М.: НУМЦ, 2002. – 286 с.

180. Ставрова, Н.И. Структура популяций основных лесообразующих видов на европейском севере России: автореф. дисс. ...докт. биол. наук: 03.02.08 / Ставрова Наталья Игоревна. – СПб., 2012. – 39 с.
181. Ставрова, Н.И. Формирование структуры ценопопуляций лесообразующих видов в процессе послепожарного восстановления северотаежных лесов / Н.И. Ставрова, В.В. Горшков, П.Н. Катютин // Тр. Карельского научного центра РАН. Серия Биогеография. – 2016. – Т. 3. – С. 10–28.
182. Ставрова, Н.И. Онтогенез ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в малонарушенных северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесах / Н.И. Ставрова, В.В. Горшков, А.Е. Мишко // Ботанический журнал. – 2017а. – Т. 102, №2. – С. 163–185.
183. Ставрова, Н.И. Онтогенетическая структура ценопопуляции *Picea obovata* Ledeb. на разных стадиях послепожарных сукцессий в северотаежных елово-сосновых лесах / Н.И. Ставрова, В.В. Горшков, А.Е. Мишко // Тезисы докладов Всероссийской конф. с международ. участием «Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги (Петрозаводск, 11–15 сент. 2017). – Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2017б. – С. 275–277.
184. Стаменов, М.Н. Структура ценопопуляций *Quercus robur* L. (Fagaceae) в южном Подмоскowie / М.Н. Стаменов // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. – 2016. – Вып. 2. – С. 87–99.
185. Тищенко, М.П. Онтогенез рябины сибирской (*Sorbus sibirica* Hedl.) / М.П. Тищенко // Онтогенетический атлас лекарственных растений: учебное пособие. Т. 4. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. – С. 31–37.
186. Уланова, Н.Г. Структура и динамика популяции березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth) в наземновейниковых фитоценозах сплошных вырубок ельников в Костромской области / Н.Г. Уланова, О.В. Жуковская, Н.В. Куксина, А.Н. Демидова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2005. – Т. 110, Вып. 5. – С. 27–35.
187. Уранов, А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций / А.А. Уранов // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 3–8.
188. Уранов, А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Науч. докл. Высш. школы. Биол. Наука. – 1975. – №2. – С. 7–33.
189. Уранов, А.А. Классификация и основные черты развития популяций многолетних

- растений / А.А. Уранов, О.В. Смирнова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 79, Вып. 1. – С. 119–135.
190. Уткин, А.И. Углеродные пулы фитомассы, почв и депонирование углерода в еловых лесах России / А.И. Уткин, Д.Г. Замолотчиков, О.В. Честных // Хвойные бореальной зоны: теоретический и научно-практический журнал. – 2004. – Вып. 2. – С. 21–30.
191. Ухваткина, О.Н., Особенности онтогенеза *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. в условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня / О.Н. Ухваткин, Т.А. Комарова, А.Д. Трофимова // Вестник МГУЛ. – 2010. – Т. 3 – С. 169–173.
192. Фуряев, В.В. Роль пожаров в процессе лесообразования / В.В. Фуряев // Новосибирск: Наука, 1996. – 252 с.
193. Цветков, В.Ф. Классификационные типологические схемы и лесорастительное районирование Мурманской области / В.Ф. Цветков, В.Г. Чертовской. – Архангельск: АИЛиЛХ, 1978. – 35 с.
194. Цветков, В.Ф. Сосняки Крайнего Севера / В.Ф. Цветков, Б.А. Семенов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 116 с.
195. Цветков, В.Ф. Мониторинг состояния лесов Европейского Севера: методические рекомендации / В.Ф. Цветков [и др.]. – Архангельск: Изд-во АГТУ, 1995. – 35 с.
196. Цветков, В.Ф. Старовозрастные притундровые леса Европейской части России / В.Ф. Цветков, Б.А. Семенов, И.В. Цветков // Лесоведение. – 2002. – №5. – С. 12–17.
197. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.
198. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М: Наука, 1988. – 182 с.
199. Цинзерлинг, Ю.Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР / Ю.Д. Цинзерлинг // Тр. Геоморфологич. ин-та АН СССР. Сер. физико-географ. – 1934. – Вып. 4. – С. 1–377.
200. Чепик, Ф.А. Определитель деревьев и кустарников / Ф.А. Чепик. – М.: Агропромиздат, 1985. – 320 с.
201. Чепурко, Н.Л. Структура и годовой баланс биомассы в лесах Хибинского горного массива / Н.Л. Чепурко // Почвы и продуктивность растительных сообществ. – М: МГУ, 1972. – С. 94–116.
202. Черепанов, С.К. Сосудистые растения СССР / С.К. Черепанов. – СПб: Мир и семья,

1995. – 990 с.
203. Черненкова, Т.В. Ценогическое разнообразие и картографирование растительного покрова центральной части Мурманской области / Т.В. Черненкова, М.Ю. Пузаченко, Е.В. Басова, Н.Е. Королева // Геоботаническое картографирование. – СПб.: Бостон-спектр Санкт-Петербург, 2015. – С. 78–94.
204. Чистякова, А.А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной / А.А. Чистякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Т. 83, Вып. 2. – С. 129–138.
205. Чистякова, А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. / А.А. Чистякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1979. – Т. 84, Вып. 1. – С. 85–98.
206. Чистякова, А.А. Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев широколиственных лесов / А.А. Чистякова // Популяционная экология растений. – М.: Наука, 1987. – С. 39–43.
207. Чистякова, А.А. Жизненные формы и их спектры как показатель состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) / А.А. Чистякова // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1988. – Т. 93, Вып. 6. – С. 93–105.
208. Шестакова, Э.В. Тмин обыкновенный / Э.В. Шестакова // Изучение проблем популяционной экологии растений. Популяционно-онтогенетические аспекты экологического мониторинга: отчет о НИР; № ГР 01910056055. – Йошкар-Ола, 1991. – С.13–15.
209. Щербакова, М.А. Генэкологические особенности ели в северо-западной части ее ареала / М.А. Щербакова // Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии. – Петрозаводск, 1975. – С. 154–177.
210. Щербаков, Н.М. Эколого-генетические адаптации ели в условиях Севера / Н.М. Щербаков, М.А. Щербакова // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1984. – С. 78–89.
211. Экологический атлас Мурманской области. – М.; Апатиты, 1999. – 48 с.
212. Юрковская, Т.К. Болота / Т.К. Юрковская // Растительность европейской части СССР. – Л.: Наука, 1980. – С. 300–345.
213. Юсупов, И.Р. Естественное возобновление ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в провинции широколиственно-темнохвойных

- лесов южного Урала (на примере южно-уральского государственного природного заповедника): дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / Юсупов Ильдар Равилович. – Уфа; Ревель, 2014. – 190 с.
214. Яблоков, А.В. Популяционная биология / А.В. Яблоков. – М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.
215. Ярмишко, В.Т. Формировании фитомассы хвои в сосновых молодняках Кольского полуострова / В.Т. Ярмишко // Бот. ж. – 1989. – Т. 74, № 9. – С. 1376–1386.
216. Ярмишко, В.Т. Состояние сосновых древостоев / В.Т. Ярмишко // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. – Л.: БИН АН СССР, 1990. – 104–109.
217. Ярмишко, В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском севере / В.Т. Ярмишко. – СПб.: НИИхимииСПбГУ, 1997. – 210 с.
218. Ярмишко, В.Т. Виталитетная структура *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах с разной степенью и типом антропогенной нарушенности (Кольский полуостров) / В.Т. Ярмишко, В.В. Горшков, Н.И. Ставрова // Растительные ресурсы. – 2003. – Т. 39, Вып. 4. – С. 1–18.
219. Ярмишко, В.Т. Многолетняя динамика виталитетной структуры древесного яруса хвойных лесов при разном уровне промышленного загрязнения на Кольском полуострове / В.Т. Ярмишко [и др.] // Проблемы экологии растительных сообществ Севера. – СПб.: ООО «ВВМ», 2005. – С. 58–70.
220. Яковлев, Б.А. Климатические карты: осадки, температура воздуха / Б.А. Яковлев, Л.Г. Козлова // Атлас Мурманской области. – М., 1971. – С. 9–11.
221. Ahlgren, I.F. Ecological effects of forest fires / I.F. Ahlgren, C.E. Ahlgren // Bot. rev. – 1960. – V. 26, № 4. – P. 483–533.
222. Bannister, P. Frost resistance and the distribution of conifers in F.J. Bigras and S.J. Colombo (eds.) / P. Bannister, G. Neuner // Conifer cold hardiness. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001. – P. 3–22.
223. Begon, M. Ecology: Individuals, Populations and Communities / M. Begon, J.L. Harper, C. R. Townsend. – 3rd ed. – Oxford: Blackwell Science, 1996. – 1068 p.
224. Cajander, A.K. The theory of forest types / A.K. Cajander // Acta Forest. Fenn. – 1926. – V.

- 29(3). – P. 1–108.
225. Engelmark, O. Fire history correlations to forest type and topography in northern Sweden / O. Engelmark // *Annales Bot. Fennici*. – 1987. – V. 24. – P. 317–324.
226. Engelmark, O. Fire and age structure of Scots pine and Norway spruce in northern Sweden during the past 700 years / O. Engelmark, L. Kullman, Y. Bergeron // *New Phytol.* – 1994. – V. 126. – P. 163–168.
227. Evstigneev, O.I. Ontogenetic stages of trees: an overview / O.I. Evstigneev, V.N. Korotkov // *Russian Journal of Ecosystem.* – 2016. – Vol. 2(2). – P. 1–31.
228. Forest condition in Europe // Report on the 1993 survey. UN/ECE. EC. – Geneva, Brussels, 1994. – 174 p.
229. Forest damage and air pollution // Report of the 1989 forest damage survey in Europe. UNEP and ECE. – Geneva, 1990. – 125 p.
230. Fraver, S. Demographics and disturbance: history of a boreal old-growth *Picea abies* forest / S. Fraver, B.G. Jonsson, M. Jönsson, P.-A. Esseen // *J. Veg. Sci.* – 2008. – V. 19(6). – P. 789–798.
231. Gatzuk, L.E. Age states of plants of various growth forms: a review / L.E. Gatzuk, O.V. Smirnova, L.I. Vorontzova, L.B. Zaugolnova, L.A. Zhukova // *Journal of Ecology.* – 1980. – V. 68 (3). – P. 675–696.
232. Gromtsev, A.A. Retrospective analysis of natural fire regimes in landscapes of Eastern Fennoscandia and their anthropogenic transformation / A.A. Gromtsev // *Fire in Ecosystem of Boreal Eurasia.* – Kluwer, 1996. – P.45–54.
233. Haeckel, E. Generelle Morphologie der Organismen: allgemeine Grundzüge der Organischen Formen. Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von C. Darwin reformirte Decendenz –Theorie / E. Haeckel. – Berlin: Georg Remer, 1866. –Bd. 1. – 574 p.; –Bd. 2. – 462 p.
234. Hanisch, B. Waldschäden erkennen. Fichte und Kiefer. / B. Hanisch, E. Kilz. – Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 1990. – 334 p.
235. Kalela, A. Classification of the vegetation, especially of the forest, with particular reference to regional problems / A. Kalela // *Silva Fennica.* – 1960. – V. 105. – P. 40–49.
236. Kjellsen, T.D. Proteomics of extreme freezing tolerance in Siberian spruce (*Picea obovata*) / T.D. Kjellsen, L. Shiryaeva, W.P. Schroder, G.R. Strimbeck // *J. Proteomics.* – 2010. – V. 73

- (5). – P. 965–975.
237. Koolstroöm, T. Tree survival in wildfires / T. Koolstroöm, S. Kellomäki // *Silva Fennica*. – 1993. – № 27. – P. 277–281.
238. Koroleva, N.E. Mountain birch forests of Murmansk Province, Russia / N.E. Koroleva. – *Skograektarritith*, 2001. – P. 137–143.
239. Krutovskii, K.V. Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst. and Siberian, *P. obovata* Ledeb., spruce species studied by isozyme loci / K.V. Krutovskii, F. Bergmann // *The Genetical Society of Great Britain*. – *Heredity*, 1995. – V. 74. – P. 464–480.
240. Kuuluvainen, T. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forest in Finland: a review / T. Kuuluvainen // *Ann. Zool. Fennici*. – 1994. – V. 31. – P. 35–51.
241. Ilvessalo, Y. Perä-Pohjolan luonnonnormalien metsiköiden kasvu ja kehitys. Summary: Growth of natural normal stands in central North-Suomi (Finland) / Y. Ilvessalo // *Comm. Inst. For. Fennica*. – 1937. – V. 24, № 2. – P. 1–168.
242. Lehtonen, H. Forest fire history in Viena Karelia, Russia / H. Lehtonen, T. Koolström // *Scand. J. For. Res.* – 2000. – V. 15. – P. 585–590.
243. Lundqvist, J.L. The Last Scandinavian Ice Sheet and Its Down-Wasting / J.L. Lundqvist // *Late Glacial and Postglacial Environmental Changes Quaternary, Carboniferous-Permian and Proterozoic*. – NY, 1997. – P. 28–52.
244. Lundqvist, J.L. Regeneration dynamics in an uneven-aged virgin Norway spruce forest in northern Sweden / J.L. Lundqvist, K. Nilson // *Scand. J. For. Res.* – 2007. – V. 22, is. 4. – P. 304–309.
245. Manual on methodologies and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forest. – Hamburg, Prague: Programme Co-ordinating Centers, 1994. – 177 p.
246. Morneau, C.S. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Quebec / C.S. Morneau, S. Payette // *Can. J. Bot.* – 1989. – V. 67. – P. 2770–2782.
247. Neshatayev, V.Yu. Forest vegetation of Ponoï river valley (the unpolluted area) / V.Yu. Neshatayev, V.Yu. Neshatayeva // *Aerial pollution in Kola Peninsula: Proc. of the*

- International Workshop, St.-Petersburg (April 14–16, 1992). – St.-Petersburg, Apatity, 1993. – P. 346–360.
248. Nicklasson, M. Age structure and disturbance history in a boreal Pinus-Picea forest N. Sweden / M. Nicklasson, G. Hörnberg, O. Zackrisson // Dep. of for. veget. ecol. Swedish Univ. of Agr. Sci. – Umeaa, 1998. – 23 p.
249. Oksanen, J. Lichen-rich pine forest in Finland / J. Oksanen, T. Ahti // Ann. Bot. Fennici. – 1982. – N 19. – P. 275–301.
250. Pothier, D. Relationships between patterns of stand growth dominance and tree competition mode for species of various shade tolerances / D. Pothier // Forest Ecology and Management. – 2017. – V. 406. P. 155–162.
251. Regel, K. Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola. Memories de la faculte des sciences de l'universite de Lithuanie. Tail 2. Lapponia Ponoensis / K. Regel. – 1923. – P. 164–293.
252. Rosseto, V. Ontogeny, allometry and architecture of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) / V. Rosseto, M.S. Carneiro, F.N. Ramos, F.F. Maes dos Santos // Acta Botanica Brasilica. – 2013. – V. 27 (4). – P. 730–736.
253. Salemaa, M. Vitality of Scots pine stands at different distances from emission sources in the Kola Peninsula / M. Salemaa, M. Lindgren, E.-L. Jukola-Sulonen // Symposium on the State of the Environment and Environmental Monitoring in Northern Fennoscandia and the Kola Peninsula. – Rovaniemi, 1992. – P. 323–324.
254. Sambuk, F.V. Forests of the Pechora Region / F.V. Sambuk // Tr. Bot. Muz. Akad. Nauk SSSR. – 1932. – №24. – P. 63–250.
255. Santesson, R. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia / R. Santesson, R. Moberg, A. Nordin, T. Tonsberg, O. Vitikainen – Uppsala, 2004. – 359 p.
256. Silveira, A.S. Are tree ontogenetic structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian Caatinga / A.S. Silveira, F.R. Martins, F.S. Araújo // Acta Oecologica. – 2012. – V. 43. – P. 126–133.
257. Siren, G. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology / G. Siren // Acta Forest. Fennica. – 1955. – V. 62. – P.1-363.
258. Smirnova, O.V. Ontogeny of a tree / O.V. Smirnova, A.A. Chistyakova, L.B. Zaugolnova, O.I. Evstigneev, R.V. Popadiouk, A.M. Romanovsky // Bot. zhurn. – 1999. – V. 84 (12). – P.

- 8–19.
259. Souza, A.F. Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic forest / A.F. Souza, F.R. Martins, D.M. Silva Matos // Canadian Journal of Botany. – 2000. – V. 78. – P. 1227–1237.
260. Steijlen, I. Long-term regeneration dynamics and successional trends in northern Swedish coniferous forest stand / I. Steijlen, O. Zackrisson // Can. J. Bot. – 1987. – V. 65. – P. 839–848.
261. The role of fire in northern circumpolar ecosystems. – NY: Wiley & Sons, 1983. – 460 p.
262. Tryterud, E. Forest fire history in Norway: from fire-disturbed pine forest to fire-free spruce forest / E. Tryterud // Ecography. – 2003. – V. 26. – P. 161–170.
263. Vanha-Majamaa, I. Vegetation changes in a burned area planted by *Pinus sylvestris* in Northern Finland / I. Vanha-Majamaa, E. Lahde // Ann. Bot. Fenn. – 1991. – V. 28. – P. 161–170.
264. Wallenius, T. Fire histories and tree ages in unmanaged boreal forests in Eastern Fennoscandia and Onega peninsula: academic dissertation / Tuomo Wallenius. – Helsinki, 2004 – 31 p.
265. Wallenius, T. Spatial tree age structure and fire history in two old-growth forests in eastern Fennoscandia / T. Wallenius, T. Kuuluvainen, R. Heikkilä, T. Lindholm // Sylva Fennica. – 2002. – V. 36 (1). – P. 185–199.
266. Wallenius, T. Fire history and forest age distribution of an unmanaged *Picea abies* dominated landscape / T. Wallenius, A. Pitkänen, T. Kuuluvainen, J. Pennanen, H. Karttunen // Can. J. For. Res. – 2005. – V. 35 (7). – P. 1540–1552.
267. Wang, X.-R. Island population of Norway spruce (*Picea abies*) in northern Sweden / X.-R. Wang, V. E. Chhatre, M.-Ch. Nilsson, W. Song, O. Zackrisson, A. E. Szmíd // Intern. J. of Plant Sci. – 2003. – V. 164, № 5. – P. 711–717.
268. Zackrisson, O. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forests / O. Zackrisson // Oikos. – 1977. – V. 29. – P. 22–32.