УДК 582.475.2: 581.14: 581.555.2 (1—924.82) Бот. журн., 2017 г., т. 102, № 2

© Н. И. Ставрова,[1] В. В. Горшков,[1, 2] А. Е. Мишко[3]

ОНТОГЕНЕЗ ЕЛИ СИБИРСКОЙ *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*) В МАЛОНАРУШЕННЫХ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ КУСТАРНИЧКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНЫХ СОСНОВО-ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 Россия, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: NStavrova@binran.ru, VGorshkov@binran.ru
[2] Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова
194021 Россия, С.-Петербург, Институтский пер., 5
E-mail: Vadim-V-Gorshkov@yandex.ru
[3] Всероссийский научно-исследовательский институт цветоводства и субтропических культур
354002 Россия, Краснодарский край, Сочи, ул. Яна Фабрициуса, 2/28
E-mail: Mishko-alisa@mail.ru
Поступила 17.10.2016

Охарактеризованы качественные признаки и количественные параметры особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) всех онтогенетических состояний и стадий в северотаежном сосново-еловом сообществе поздней стадии сукцессии с давностью последнего пожара 380 лет (Кольский п-ов). Установлены средние значения и диапазон календарного возраста, высоты и диаметра ствола, протяженности и радиуса кроны, высоты расположения нижней живой ветви, высоты нижней границы кроны, годичного прироста ствола и боковых ветвей за последние 5 лет, максимального порядка ветвления и некоторых других показателей. Среди изученных качественных признаков — форма кроны и ее верхушки, цвет и текстура корки ствола, категория жизненного состояния. Дана оценка поливариантности развития особей, выявлены основные качественные рубежи в онтогенезе изученного вида. Охарактеризованы онтогенетическая структура ценопопуляции ели сибирской и виталитетная структура особей разных онтогенетических стадий. Установлено, что в составе ценопопуляции доминируют (65 %) растения промежуточной стадии имматурного состояния, наиболее низким участием (1.5 %) отличаются растения виргинильного состояния, а доля генеративных составляет 3.5 %. Показано, что изученная ценопопуляция ели сибирской является сбалансированной и устойчивой (стационарной, дефинитивной).

Ключевые слова: *Picea obovata*, онтогенез, морфогенез, ценопопуляция, онтогенетическая структура, сосново-еловые леса, северная тайга.

N. I. Stavrova,[1] V. V. Gorshkov,[1, 2] A. E. Mishko[3]

ONTOGENY OF *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*) IN OLD-GROWTH NORTHERN TAIGA DWARF SHRUB-GREEN MOSS PINE-SPRUCE FORESTS

[1] Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
197376 Russia, St. Petersburg, Professor Popov Str., 2
E-mail: NStavrova@binran.ru, VGorshkov@binran.ru
[2] Saint Petersburg State Forest Technical University
194021 Russia, St. Petersburg, Institutskiy Lane, 5
E-mail: Vadim-V-Gorshkov@yandex.ru
[3] All-Russian Scientific Research Institute of Floriculture and Subtropical Crops
354002 Russia, Krasnodar Kray, Sochi, Jan Fabricius Str., 2/28
E-mail: Mishko-alisa@mail.ru

The goal of the study is to characterize the features of growth and development of the Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) and ontogenetic structure of its coenopopulation in the European northern taiga forest at late stages of its post-fire succession. The investigations were carried out in the Kola Peninsula (67°49′26′′ N, 31°19′12′′ E) in mixed Scots pine-Siberian spruce forest of green moss type with the last fire 380 years ago. To study the ontomorphogeny of the Siberian spruce, the description of 486 model individuals at different ontogenetic stages was made: 395 individuals in pre-reproductive period (seedling, juvenile, immature, virginal), 90 individuals in reproductive period (initial, mature and final reproductive) and 1 individual in post-reproductive period (senile). The following parameters were determined for each

model individual: trunk height, diameter at trunk base and at breath height, annual linear increment of trunk and lateral branches over the last 3—5 years, crown diameter and length, the height of lower edge of crown, shape of crown, order of branching, colour and texture of trunk bark, age (years), ontogeny stage, vitality state and some others. This made it possible to identify characteristic qualitative features, ranges of the age and morphometric parameters, vitality structure of individuals for each ontogeny stage of the Siberian spruce under conditions of the northern taiga forest. The main ontogenetic boundaries at which the change of life strategy and mass death of weakened individuals occur were characterized. It was found that the Siberian spruce coenopopulations in the old-growth northern taiga forest include individuals of all ontogenetic stages with predominance of immature plants. The ontogenetic spectrum shows that the coenopopulation under study is in dynamic equilibrium, i. e. stable (stationary, definitive). These properties are largely due to polyvariancy of an individual ontogeny.

Key words: *Picea obovata*, ontogeny, morphogeny, coenopopulation, ontogenetic structure, Scots pine-Siberian spruce forest, northern taiga.

Ель сибирская является одним из основных лесообразующих видов европейских северотаежных лесов. На территории Кольского п-ова, 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.* × *fennica* (Regel) Kom., при выделении которых основным морфологическим признаком является форма семенных чешуй (Bobrov, 1971; Pravdin, 1975). По имеющимся данным, в популяциях ели на территории Мурманской обл. 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 % (Shcherbakova, 1975; Shcherbakov, Shcherbakova, 1984). В районе, где проводилось настоящее исследование, доля участия гибридных форм не превышает 10 %. В связи с этим правомерно предположить, что представленные в данной статье результаты характеризуют онтогенез и онтогенетическую структуру *P. obovata*.

Анализ литературы, затрагивающей проблемы онтогенеза и онтогенетической структуры популяций древесных растений, показывает, что онтогенез ели сибирской по сравнению с другими хвойными лесообразующими видами Евразии (Nukhimovskaya, 1971; Makhatkov, 1991; Romanovskii, 2001; Ukhvatkina et all., 2010; Komarova, 2011; Nikolayeva et al., 2011; Evstigneyev, 2014) изучен крайне мало, фрагментарно и только в южной части ареала (Smirnova et al., 1999; Davydychev, Kulagin, 2010).

Особый интерес представляет исследование онтогенеза древесных растений в субклимаксовых и климаксовых лесах, в которых он может быть охарактеризован с наибольшей полнотой (Rabotnov, 1950, 1969; Dyagnozy.., 1989).

Цель настоящей работы — выявление особенностей роста и развития ели сибирской и онтогенетической структуры ее ценопопуляций в северотаежных сосново-еловых лесах поздних стадий послепожарной сукцессии.

Материал и методика

Исследования были проведены в западной части Кольского п-ова в районе среднего течения р. Лива (67°49′26′′ с. ш., 31°19′12′′ в. д.). Онтогенез ели сибирской изучен в северотаежном сосново-еловом сообществе кустарничково-зеленомошного типа, имеющем давность последнего пожара 380 лет. При оценке давности нарушения учитывались следующие факты: ни одно из деревьев в составе древостоя и валежа не имело внешних или внутренних пожарных повреждений ствола; максимальный возраст деревьев сосны на пробной площади составил 376 лет, ели — 371 год; распределения особей в составе ценопопуляций сосны и ели по

10-летним градациям возраста (Stavrova et al., 2016) образуют непрерывный ряд, что свидетельствует об отсутствии промежуточных пожарных нарушений.

В условиях северной тайги, по мнению ряда исследователей (Nekrasova, 1961; Steijlen, Zackrisson, 1987), которое разделяют авторы, кустарничково-зеленомошные сосново-еловые леса являются коренным типом сообществ, встречающимся на отдельных участках хорошо дренированных моренных равнин, сложенных супесчаными завалуненными отложениями. Под ними формируются почвы, относящиеся к типу Al-Fe-гумусовых подзолов, подтипу иллювиально-гумусовых подзолов, которые широко распространены на территории Кольского п-ова (Pereverzev, 2004). Для указанного подтипа почв характерен профиль O-E-Bhf-BC-C с толщиной грубогумусной подстилки от 6 до 10 см и содержанием гумуса в иллювиальном горизонте 5—6 %.

Древесный ярус (особи с диаметром на высоте 1.3 м более 4 см) в изученном сообществе сформирован *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb. и *Betula pubescens* Ehrh. Его характерными чертами являются разреженность (плотность особей сосны обыкновенной — 72 экз./га, ели сибирской — 182, березы пушистой — 350 экз./га), низкие значения средней высоты (сосна — 17—18 м, ель — 14—15, береза — 9—10 м), диаметра (сосна — 32 см, ель — 16, береза — 11 см) деревьев и общей суммы площадей сечений (13 м^2/га). Средний возраст деревьев составил: сосны — 310 лет, ели — 229 лет, березы — 154 года.[1]

В составе полога подроста представлены те же виды, что и в древесном ярусе.

Доминантами травяно-кустарничкового яруса являются *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup.; общее покрытие яруса составляет от 30 до 40 %. В мохово-лишайниковом ярусе доминирует *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., доля лишайников **(***Cladina rangiferina* (L.) Nyl, *C. mitis* (Sandst.) Hustich**)** составляет 13 %, общее проективное покрытие яруса — 80 %.

Предваряя описание методики изучения онтогенеза ели сибирской в условиях Севера следует отметить способность этого вида к вегетативному размножению. На поздних стадиях сукцессий за счет процессов вегетативного возобновления простые индивиды ели сибирской семенного происхождения могут формировать сложные индивиды или клональные колонии (Diagnozy.., 1989). Это происходит в результате погружения низко опущенных ветвей в толщу мохово-лишайникового покрова и подстилку, их укоренения и последующего развития надземных побегов из спящих почек. В своем исследовании мы постарались не включать растения вегетативного происхождения в выборку модельных особей, использованных для характеристики стадий онтогенеза ели сибирской, но они учитывались на пробной площади при сборе материала для анализа онтогенетической и виталитетной структуры ценопопуляции.

Для исследования структуры ценопопуляции ели сибирской в изученном сообществе была заложена постоянная пробная площадь размером 0.5 га, на которой по квадратам 5 × 5 м был проведен учет всех особей и парциальных образований ели сибирской высотой более 0.1 м. Учет особей меньшего размера выполнен на 150 площадках 1 м^2. У каждой особи были определены следующие морфометрические характеристики: высота осевого побега (ствола), диаметр основания осевого побега, диаметр ствола на высоте 1.3 м, протяженность и диаметр кроны по четырем сторонам света, а также оценены стадия онтогенеза и категория жизненного состояния.

---

[1] Приводятся взвешенные по запасу величины средней высоты, диаметра и возраста особей в древостое.

Для изучения онтогенеза ели сибирской на 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.

У каждой модельной особи были определены следующие дополнительные параметры: диаметр наиболее развитой нижней боковой ветви II порядка, максимальный порядок ветвления нижних боковых ветвей, годичный прирост верхушки осевого побега и соответствующего побега II порядка за последние 5 лет, количество женских шишек (при наличии). Были оценены цвет и текстура (шероховатая, мелкочешуйчатая, мелкоплитчатая, среднеплитчатая, крупноплитчатая) корки ствола, высота растрескивания корки, форма кроны и ее верхушки. Выделялись следующие основные формы кроны: ширококонусовидная, удлиненно-конусовидная, узкоконусовидная, колонновидная и формы верхушки: острая, широкоугольная заостренная, округлая.

Календарный возраст у деревьев ели сибирской с диаметром ствола на высоте 1.3 м более 4 см определялся по кернам, которые отбирали буравом Пресслера у основания ствола на максимально близкой к уровню почвы высоте, во многих случаях при наклонном положении бурава Пресслера. Календарный возраст особей меньшего размера был определен по спилам и срезам, которые были отобраны у 120 модельных растений в 5-метровой зоне, расположенной по периметру пробной площади. Поперечный срез ствола у подроста ели высотой менее 0.5 м осуществляли на погребенной части осевого побега с целью определить наиболее точный возраст растения.

Категория жизненного состояния особей ели устанавливалась на основе комплекса параметров кроны: размеров, степени разветвленности, 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). Выделялось 4 категории состояния живых особей: I — не угнетенные (здоровые) особи, II — умеренно угнетенные (умеренно ослабленные), III — сильно угнетенные (сильно ослабленные), IV — усыхающие (Yarmishko et al., 2003).

При определении биологического возраста (стадии онтогенеза) ели сибирской за основу была принята классификация Т. А. Работнова (Rabotnov, 1950) с дополнениями и уточнениями А. А. Уранова и его сотрудников (Uranov, 1967, 1975; Tsenopopulatsyy.., 1976; Diagnozy.., 1989). При выделении и описании стадий онтогенеза ели сибирской был использован опыт исследователей, изучавших стадийность развития хвойных древесных растений (Diagnozy.., 1989; Makhatkov, 1991; Smirnova et al., 1999; Romanovskii, 2001; Ukhvatkina et al., 2010; Komarova, 2011).

Названия сосудистых растений приводятся по работе С. К. Черепанова (Cherepanov, 1995), названия мохообразных — в соответствии со сводкой М. С. Игнатова с соавторами (Ignatov et al., 2006), лишайников по Р. Сантессону с соавторами (Santesson et al., 2004).

Сравнение количественных значений признаков, характеризующих разные онтогенетические состояния ели сибирской, проводили с использованием непараметрического критерия Краскелла-Уоллиса.

Результаты исследования

Согласно общепринятой классификации жизненный цикл многолетних семенных растений делится на 4 периода: латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный.

Латентный период длится с момента созревания семян до начала их прорастания.

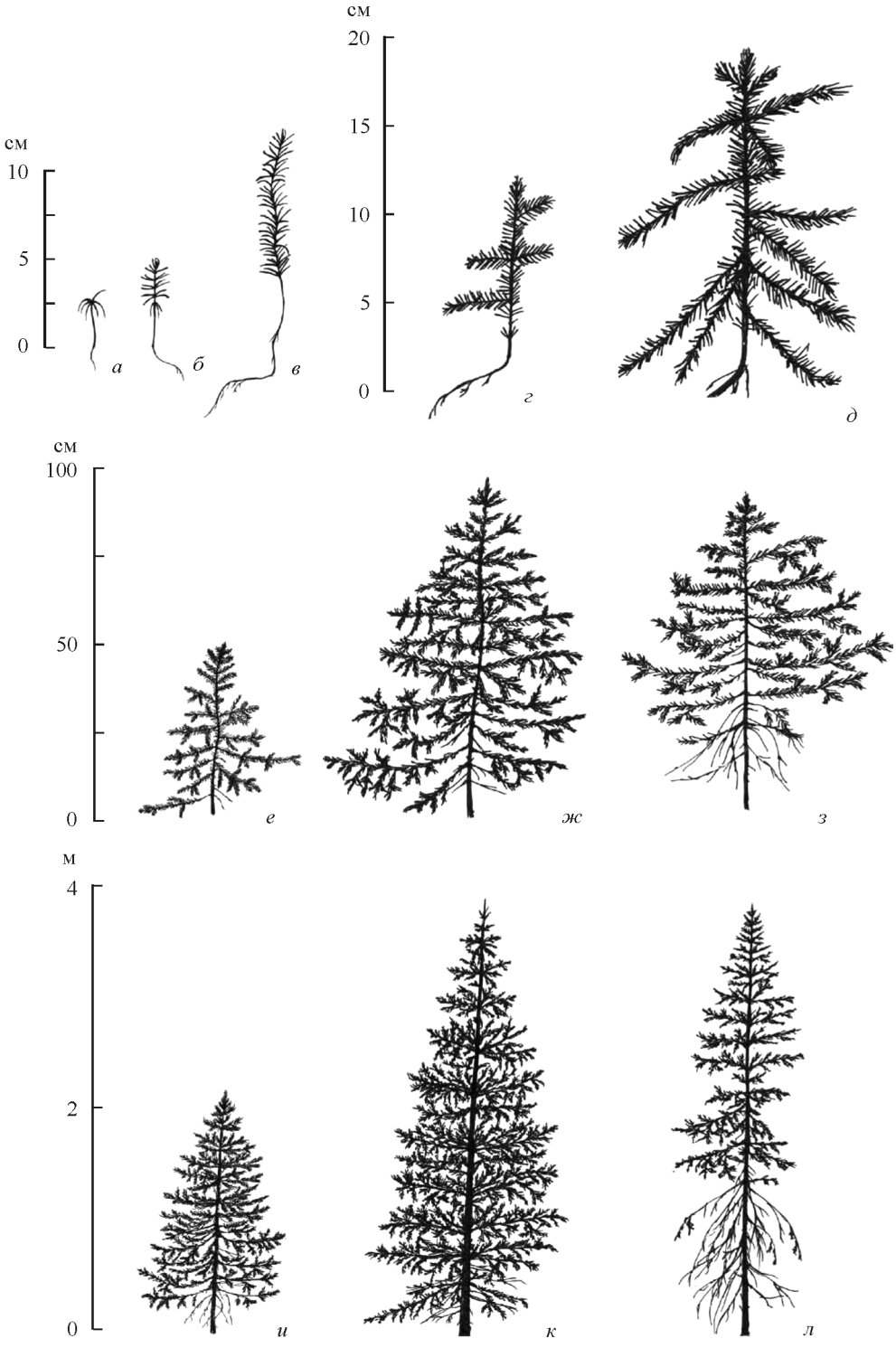
Зрелые семена ели сибирской коричневые (до темно-бурых), матовые, косообратно-яйцевидные, 4—5 мм дл. и 2.5—3 мм шир., с охватывающим семя языковидным тонкопленчатым светло-коричневым крылом, длина которого составляет 10—14 мм, а ширина — 5—7 мм (Kapper, 1954). В условиях Кольского п-ова вес 1000 семян ели даже в благоприятные по погодным условиям годы является низким — в среднем 2.82 г, при этом количество нормально развитых семян составляет около 20 % (Kozubov, 1974).

Прегенеративный период представляет собой этап жизненного цикла растения от стадии проростка до начала формирования генеративных органов. В прегенеративном периоде нами выделялись следующие онтогенетические состояния: проростков (*p*), ювенильное (*j*), имматурное (*im*) и виргинильное (*v*). В связи со значительным варьированием морфометрических параметров и степени разветвленности кроны особей имматурного и виргинильного возрастных состояний мы, вслед за Т. А. Комаровой (Komarova, 2011), выделяли для каждого из них 3 стадии: начальную (im_1, v_1), промежуточную (im_2, v_2) и позднюю (im_3, v_3). Вместе с тем в отличие от ряда исследователей (Smirnova et al., 1984; Ukhvatkina et al., 2010) мы не выделяли квазисенильного онтогенетического состояния (состояние отмирания) у особей прегенеративного периода, руководствуясь тем, что «растение может полностью пройти все этапы развития или умереть на одном из этапов онтогенеза...» (Diagnozy.., 1989: 17).

Проростки ели сибирской (рис. 1, *а*) — это одноосные растения, имеющие главный корень, гипокотиль, в среднем около 7 игловидных, трехгранных в поперечном сечении, слегка изогнутых семядолей длиной до 15 мм и верхушечную почку. Гипокотиль длиной 20—30 мм, зеленый, к концу 1-го года одревеснеет и приобретает светло-коричневый цвет. Семядоли отмирают, как правило, на следующий год, но могут сохраняться на растении в сухом виде до 2—4 лет (Davydychev, Kulagin, 2010). При развитии под пологом лесного сообщества в 1-й год жизни семядоли в большинстве случаев являются единственными фотосинтезирующими органами. На 2-й год жизни, а при благоприятных условиях уже в 1-й год из верхушечной почки развивается эпикотильная часть главного побега длиной от 0.5 до 2 см (рис. 1, *б*) с короткой и тонкой ювенильной хвоей, имеющей длину до 10 мм и диаметр 0.4—0.5 мм. Общая высота проростков в среднем составляет 3—5 см.

В ***ювенильное состояние*** особи переходят после отмирания семядолей. Для ювенильных растений характерно наличие осевого побега с короткой хвоей ювенильного типа и отсутствие ветвления (рис. 1, *в*). На главном корне формируется несколько боковых корней. На этом этапе происходит полегание базальной части гипокотиля, образование на ней придаточных корней и формирование многолетнего одревеснеющего корневища — ксилоризома (Davydychev, Kulagin, 2010).

В изученном сообществе возраст ювенильных особей ели сибирской составляет от 2 до 16 лет (см. таблицу), высота — 3—12 см, диаметр основания осевого побега — 0.6—1.6 мм, годичный прирост по высоте — от 0.6 до 1.7 см · год$^{-1}$. Наиболее быстрое развитие и более ранний переход в следующее онтогенетиче-


см
10
5
0
а
б
в
см
20
15
10
5
0
г
д
см
100
50
0
е
ж
з
м
4
2
0
и
к
л

ское состояние возможен для особей, растущих на ветровальных комплексах, где затенение и конкуренция со стороны растений нижних ярусов наименьшая, а также на разлагающейся древесине упавших деревьев. В условиях высокой сомкнутости напочвенного покрова ювенильные особи ели отличаются замедленным ростом и развитием, а также низким уровнем жизненного состояния (сильно ослабленные и усыхающие).

Имматурное состояние является переходным между ювенильным и взрослым и начинается с момента появления первых боковых побегов. Начало ветвления означает качественный скачок — переход к экспоненциальному увеличению числа точек роста. Однако в этот период онтогенеза крона отличается небольшими размерами и относительно слабой разветвленностью: порядок ветвления II—IV, в ряде случаев к концу имматурного состояния — V. Хвоя приобретает структуру, присущую взрослым растениям.

Имматурные особи ели сибирской имеют высоту от 5—5.5 см до 2—2.5 м. Характерной особенностью этого состояния является формирование ширококонусовидной кроны с соотношением длины и диаметра в пределах 0.6—0.8 (см. таблицу). Форма кроны обусловлена отсутствием различий или небольшими различиями в величине линейного прироста главной оси и осей II порядка (соотношение варьирует от 1.1 до 1.3). Для имматурных особей характерна постепенная редукция главного корня и возрастание доли придаточных корней.

По сравнению с предшествующим этапом онтогенеза потребность особей в свете и элементах питания возрастает, поэтому при их нехватке растения задерживаются в развитии на длительное время (возраст имматурных елей варьирует от 4 до 88 лет).

У растений *начальной стадии имматурного состояния* крона отличается наиболее низкой степенью разветвленности, она сформирована в основном боковыми ветвями II порядка (рис. 1, *г*, *д*), III порядок встречается в единичных случаях. На осевом побеге может развиваться от 1—3 до 30 побегов II порядка со средним диаметром основания 1 мм (см. таблицу). Они образуют разреженную крону, диаметр которой в среднем составляет около 10 см, протяженность — 8 см. Верхушечные приросты осевого и боковых побегов не различаются и составляют в среднем соответственно 1.6 и 1.5 см · год$^{-1}$, варьируя у разных особей от 0.3—0.6 до 2.6—2.9 см · год$^{-1}$. Высота особей составляет от 5 до 26 см, диаметр основания осевого побега — 0.1—0.6 см (см. таблицу).

Возраст преобладающей части (около 80 %) особей ели сибирской, находящихся в начальном имматурном состоянии, составляет от 10 до 20 лет; хотя в отдельных случаях при благоприятных условиях развития ювенильные растения могут перейти в начальное имматурное состояние уже в 4-летнем возрасте.

Рис. 1. Фазы прегенеративного периода онтогенеза *Picea obovata* в малонарушенных северотаежных сосново-еловых лесах.

а, *б* — проросток (*p*); *в* — особь ювенильного состояния (*j*); *г*, *д* — особи начальной стадии имматурного состояния (im_1); *е* — особь промежуточной стадии имматурного состояния (im_2); *ж* — здоровая и *з* — сильно ослабленная особи поздней стадии имматурного состояния (im_3); *и* — особь начальной стадии виргинильного состояния (v_1); *к* — здоровая и *л* — сильно ослабленная особи промежуточной стадии виргинильного состояния (v_2).

Fig. 1. The phases of pre-reproductive period of *Picea obovata* ontogeny in the old-growth Scots pine-Siberian spruce northern taiga forests.

а, *б* — seedling (*p*); *в* — juvenile individual (*j*); *г*, *д* — individuals at early stage of immature state (im_1); *е* — individual at intermediate stage of immature state (im_2); *ж* — healthy and *з* — severely weakened individuals at later stage of immature state (im_3); *и* — individual at early stage of virginal state (v_1); *к* — healthy and *л* — severely weakened individuals at intermediate stage of virginal state (v_2).

Параметры особей *Picea obovata* разных онтогенетических стадий в малонарушенных лесах северной тайги
Parameters of *Picea obovata* individuals at different ontogenetic stages in old-growth northern taiga forest

Параметр Parameter	Онтогенетические стадии / Ontogenetic stages									
	J	Im_1	Im_2	Im_3	V_1	V_2	V_3	G_1	G_2	G_3
Высота, м Height, m	0.06 ± 0.04* 0.03—0.12	0.15 ± 0.06 0.05—0.27	0.33 ± 0.14 0.15—0.74	0.94 ± 0.34 0.47—2.20	2.4 ± 0.7 1.4—3.8	3.9 ± 0.7 2.6—5.2	5.8 ± 0.6 4.6—7.3	8 ± 2.5 3.5—13.5	14 ± 2.5 8.9—20.5	18 ± 2 15.5—22.0
Диаметр основания ствола, см Diameter at trunk base, cm	0.11 ± 0.05 0.06—0.16	0.36 ± 0.11 0.10—0.65	0.75 ± 0.28 0.29—1.6	2.1 ± 0.9 0.95—7.0	4.7 ± 1.4 2.6—8.9	7.2 ± 1.5 5.0—10.9	10.7 ± 2.1 8.1—16.3	13.6 ± 4.3 6.0—23.2	26.2 ± 6.4 15.5—41.0	36.5 ± 6.9 25.5—46.5
Диаметр ствола на высоте 1.3 м, см Diameter at breath height, cm	—	—	—	1.5 ± 1.3 0.5—4.1	2.2 ± 1.2 0.5—6.0	4.7 ± 0.9 3.3—6.6	7.4 ± 1.8 6.0—13.4	9.6 ± 3.3 4.1—15.3	19.5 ± 4.2 12.7—29.0	28.0 ± 6.7 19.2—39.2
Возраст, лет Age, years	7 ± 6 2—16	13 ± 4 4—20	21 ± 5 11—29	33 ± 17 21—88	56 ± 12 36—85	76 ± 35 42—169	87 ± 31 51—163	129 ± 53 51—267	220 ± 61 105—368	289 ± 48 249—371
Диаметр кроны, см Crown diameter, cm	—	11 ± 5 3—20	25 ± 10 6—57	60 ± 14 44—107	109 ± 27 50—155	157 ± 34 103—245	202 ± 33 160—250	203 ± 57 83—320	260 ± 71 135—445	266 ± 54 185—330
Высота основания нижней живой ветви, см Height of the base of the lower live branch, cm	—	Не опр.	Не опр.	Не опр.	78 ± 39 21—189	106 ± 36 45—176	149 ± 72 61—250	144 ± 51 43—230	211 ± 57 125—348	275 ± 59 160—390
Высота нижней границы кроны, см Height of lower edge of crown, cm	—	7 ± 2 3—10	12 ± 5 7—21	56 ± 25 16—96	70 ± 38 11—178	79 ± 35 38—158	103 ± 35 54—155	111 ± 52 35—250	78 ± 67 0—310	103 ± 26 74—135
Максимальный порядок ветвления Maximum branching order	—	2.1 ± 0.4 2—3	3.3 ± 0.5 3—4	4.3 ± 0.5 4—5	4.9 ± 0.9 4—7	5.7 ± 0.9 4—7	6 ± 1 5—8	6.1 ± 0.6 5—7	7 ± 1 6—10	8 ± 1 7—10

Линейный прирост ствола за последние 3—5 лет, см · год$^{-1}$ Linear increment of trunk over the last 3—5 years, cm · year^{-1}	$\frac{0.7 \pm 0.4}{0.4—1.0}$	$\frac{1.6 \pm 0.6}{0.7—2.9}$	$\frac{3 \pm 1}{1.1—7.6}$	$\frac{6 \pm 2}{3.0—11.4}$	$\frac{8 \pm 3}{4.3—14.2}$	$\frac{14 \pm 8}{4.1—24.0}$	Н. д.	$\frac{16 \pm 5}{8.5—21.0}$	$\frac{12 \pm 2}{10.1—14.3}$	$\frac{8 \pm 1}{7.2—9.2}$
Линейный прирост боковых ветвей за последние 3—5 лет, см · год$^{-1}$ Linear increment of lateral branches over the last 3—5 years, cm · year^{-1}	—	$\frac{1.5 \pm 0.6}{0.2—2.6}$	$\frac{3 \pm 1}{1.1—5.3}$	$\frac{5 \pm 1}{2.7—7.3}$	$\frac{4.6 \pm 0.9}{3.2—6.0}$	$\frac{6 \pm 2}{2.8—8.3}$	Н. д.	$\frac{7 \pm 1}{5.8—9.4}$	$\frac{9 \pm 3}{6.6—11.1}$	$\frac{6 \pm 1}{5.6—6.8}$

Примечание. * — над чертой — среднее значение и стандартное отклонение, под чертой — диапазон значений.

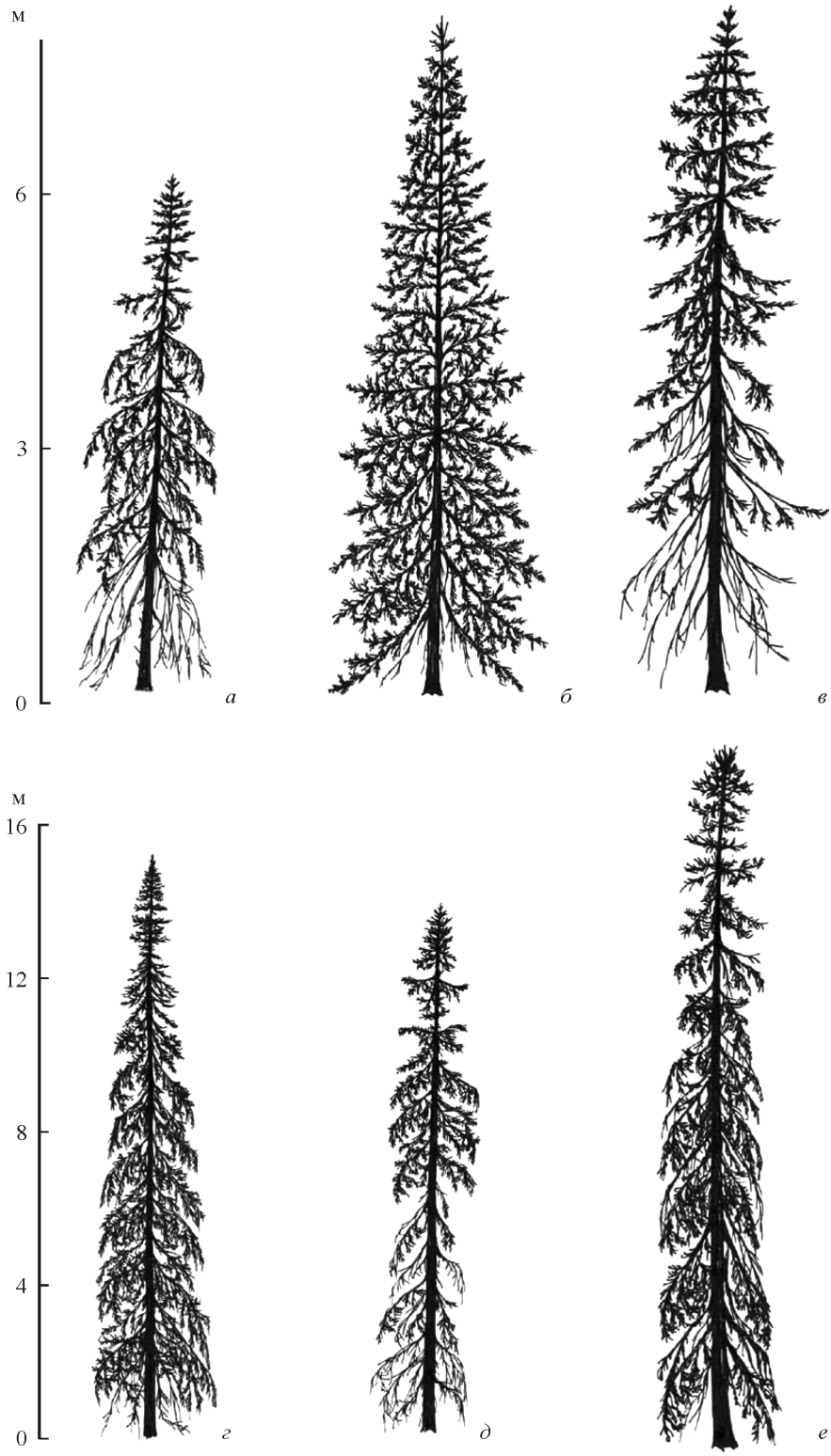
Note. * — figures above the line — the mean and standard deviation, below the line — a range of values. For abbreviations of the ontogenetic stages see captions to figs. 1 and 2.

В рассматриваемых ценотических условиях особи ели сибирской пребывают в начальном имматурном состоянии минимум 7—10, максимум 15 лет. Далее они либо переходят на следующий этап развития, либо гибнут.

Анализ виталитетного спектра свидетельствует о том, что преобладающая часть (более 90 %) особей начального имматурного состояния характеризуется низким уровнем жизненности (рис. 3, *а*): около 50 % относится к категории усыхающих, т. е. находится в критическом состоянии. Однако сравнение онтогенетических спектров позволяет предположить, что массовый отпад имматурных особей происходит на более позднем этапе (рис. 4, *а*).

Для особей *промежуточной стадии имматурного состояния* характерна значительно более разветвленная широко-конусовидная крона, которая у 80 % особей включает от 11 до 40 боковых ветвей II порядка со средним диаметром основания 2 мм, несущих побеги III-го порядка (рис. 1, *е*), реже (~30 % особей) — III и IV порядков. Диаметр кроны составляет в среднем 25 см, протяженность — около 20 см при варьировании до 5—10 крат. Высота растений колеблется от 10 до 75 см, диаметр основания ствола — от 0.3 до 1.6 см (см. таблицу). Средний верхушечный прирост осевого побега (3.3 см · год$^{-1}$) достоверно не отличается от прироста побегов II порядка (2.9 см · год$^{-1}$), оба параметра характеризуются 5—10-кратным варьированием у разных особей. Большинство параметров достоверно возрастает (в 2—3 раза) по сравнению с предшествующей стадией онтогенеза.

Возрастной диапазон особей ели сибирской промежуточного имматурного состояния в изученном сообществе находится в пределах от 11 до 29 лет. Однако данные, полученные в


м
6
3
0
а
б
в
м
16
12
8
4
0
г
д
е

других сообществах того же лесного массива, свидетельствуют, что возрастной максимум на этом этапе онтогенеза составляет 40— 45 лет. Принимая во внимание диапазон возраста особей следующей онтогенетической стадии, можно заключить, что в старовозрастных северотаежных лесах особи ели сибирской находятся в промежуточном имматурном состоянии минимум 10, максимум 30—35 лет.

Абсолютное большинство особей ели этой стадии развития отличается низким уровнем жизненного состояния (рис. 3, *б*). Особи нормальной жизненности составляют не более 10 %, и по-видимому, именно они имеют наибольшую вероятность перейти на следующую (позднюю) стадию.

На *поздней стадии имматурного состояния* особи ели сибирской имеют более крупные размеры: их средняя высота и диаметр основания ствола увеличиваются примерно в 3 раза по сравнению с предшествующим этапом онтогенеза (см. таблицу). Форма кроны остается широко-конусовидной, но ее размеры и разветвленность существенно возрастают (рис. 1, *ж*, *з*). Диаметр кроны составляет в среднем 60 см, протяженность — около 40 см, что примерно в 2—2.5 раза выше, чем у растений промежуточной стадии. Более половины особей имеет от 40 до 70 боковых ветвей II порядка; максимальный порядок ветвления в большинстве случаев — III—IV, у 30 % особей имеются ветви V порядка. На рассматриваемой стадии в отличие от предшествующих средний верхушечный прирост осевого побега (6.3 см · год$^{-1}$) начинает достоверно превышать прирост побегов II-го порядка (4.8 см · год$^{-1}$).

Возраст растений ели составляет от 20 до ~90 лет. Этому способствует разреженность северотаежных лесов и относительно высокий уровень светового довольствия. На поздней стадии имматурного состояния особи ели сибирской могут находиться от 15 до 70 лет.

Уровень жизненного состояния особей в рассматриваемый период развития является более высоким, чем на предшествующих стадиях онтогенеза. Виталитетный спектр становится более симметричным: доля усыхающих экземпляров снижается с 55 до 35 %, а доля умеренно ослабленных возрастает с 2—5 до 25—30 % (рис. 3, *в*). Это свидетельствует о гибели большинства растений, относящихся к категории усыхающих, на границе промежуточной и поздней стадий имматурного состояния.

Растения ели сибирской, достигшие ***виргинильного состояния*** характеризуются максимальным текущим приростом в высоту, который существенно (в 1.5—2.5 раза) превышает прирост боковых ветвей II порядка (см. таблицу). Это отражается на форме кроны, которая становится удлиненно-конусовидной (рис. 1, *и—л*). К концу виргинильного состояния протяженность кроны превышает ее диаметр в 2—2.5 раза (см. таблицу). У большинства особей максимальный порядок ветвления V—VI, значительно реже — IV или VII—VIII.

Рис. 2. Фазы прегенеративного и генеративного периодов *Picea obovata* в малонарушенных северотаежных сосново-еловых лесах.

а — особь поздней стадии виргинильного состояния (v_3); *б* — здоровая и *в* — сильно ослабленная особи начальной стадии генеративного состояния (g_1); *г* — здоровая и *д* — сильно ослабленная особи зрелого генеративного состояния (g_2); *е* — особь завершающей стадии генеративного состояния (g_3).

Fig. 2. The phases of pre-reproductive and reproductive periods of *Picea obovata* ontogeny in old-growth Scots pine-Siberian spruce northern taiga forests.

а — individual at later stage of virginal state (v_3); *б* — healthy and *в* — severely weakened individuals at initial stage of reproductive state (g_1); *г* — healthy and *д* — severely weakened individuals of mature reproductive state (g_2); *е* — individual at final stage of reproductive state (g_3).

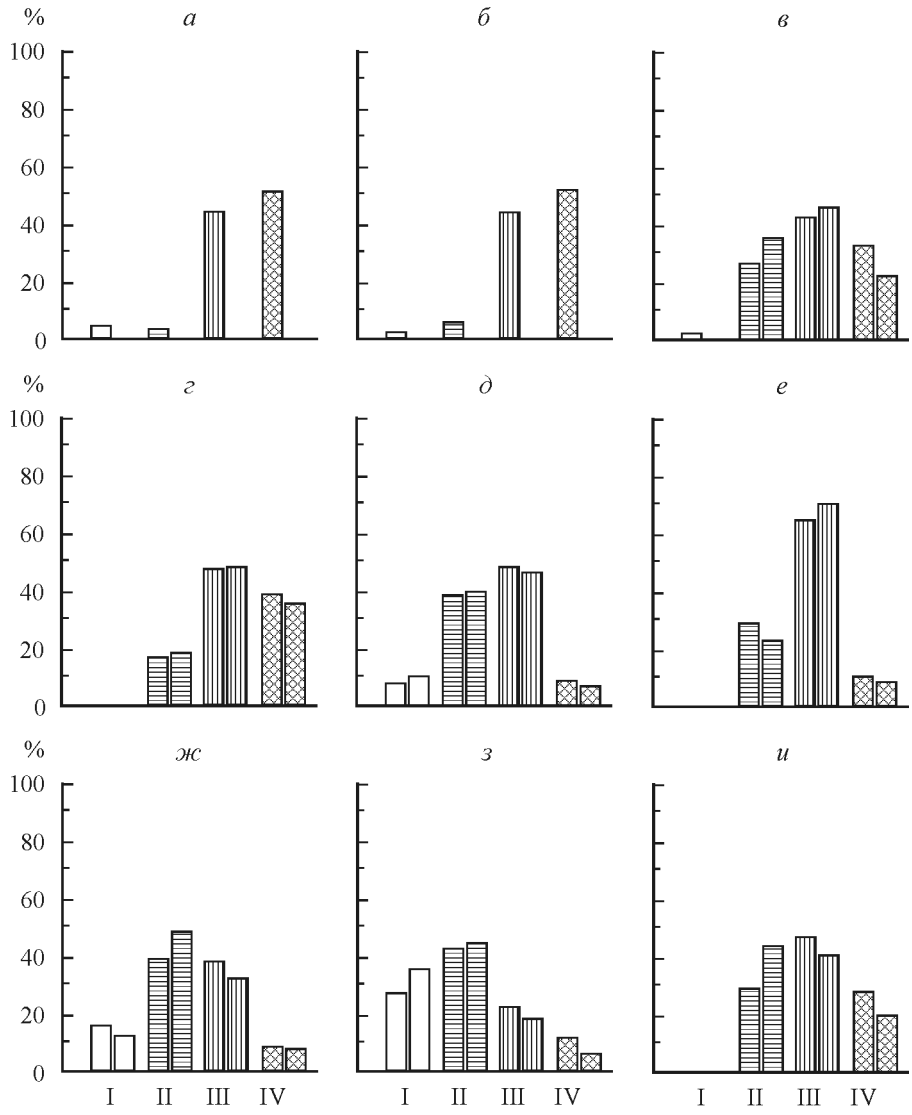


Рис. 3. Виталитетная структура особей *Picea obovata* разных онтогенетических стадий в малонарушенных северотаежных сосново-еловых лесах.

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.

Fig. 3. Vitality structure of *Picea obovata* individuals at different ontogenetic stages in old-growth Scots pine-Siberian spruce northern taiga forests.

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. *Horizontally*: vitality levels (I — healthy individuals, II — moderately weakened, III — severely weakened, IV — obsolescent). *Y-axis*: share of participation, %. The first column — by the number of individuals, the second column — by trunk volume.

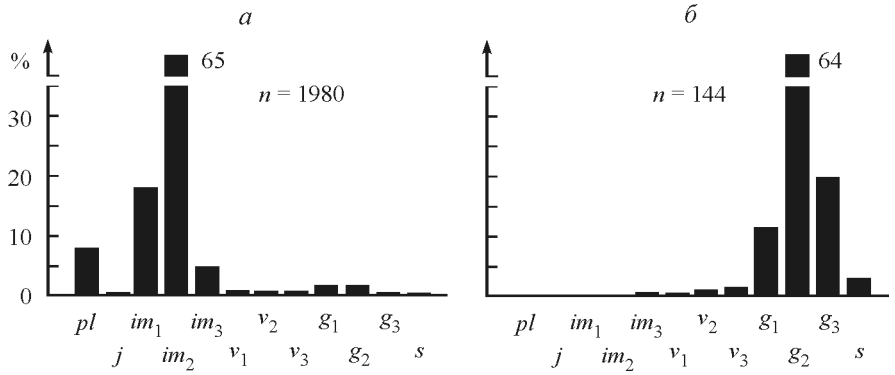


Рис. 4. Онтогенетическая структура ценопопуляции *Picea obovata* в малонарушенных северотаежных сосново-еловых лесах.

а — распределение числа особей; *б* — распределение объема стволов. *По горизонтали*: стадии онтогенеза; *по оси ординат*: доля участия, %.

Fig. 4. Ontogenetic structure of *Picea obovata* coenopopulation in old-growth Scots pine-Siberian spruce northern taiga forests.

a — distribution by the number of individuals; *б* — distribution by trunk volume. *Horizontally*: ontogenetic stages; *Y-axis*: share of participation, %.

Нижние живые ветви находятся на относительно небольшой высоте, составляющей в среднем от 0.8 до 1.5 м (см. таблицу), при этом рассматриваемый параметр существенно варьирует у разных особей (от 20—30 см до 2.5 м). В нижней части ствола формируется корка серо-коричневого цвета. Высота растрескивания корки на всех стадиях виргинильного состояния в среднем одинакова и составляет 0.55—0.65 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 (Serebryakov, 1952).

В исследованном сообществе виргинильные особи ели сибирской имеют возраст от 30 до ~170 лет и могут находиться в этой фазе развития от 15 до 135 лет. Уровень жизненного состояния виргинильных елей в среднем выше, чем у имматурных: доля особей нормальной жизненности (здоровых и умеренно ослабленных) на отдельных этапах составляет 20—50 % (рис. 3, *г—е*).

Особи начальной стадии виргинильного состояния имеют высоту от 1.4 до 3.8 м, диаметр основания ствола в пределах от 2.5—3 до 9 см, диаметр на высоте 1.3 м — от 0.4 до 6 см (см. таблицу). Конусовидная крона по сравнению с кроной имматурных особей становится более вытянутой (соотношение протяженности и диаметра кроны ~ 1.3), а ее вершина более острой. Это обусловлено тем, что верхушечный прирост ствола, составляющий в среднем 7.6 см, примерно в 1.5 раза превышает прирост побегов II порядка.

Нижние живые ветви сохраняют присущее начальным стадиям развития горизонтальное или близкое к горизонтальному направление: их основания находятся в среднем на высоте около 80 см, концы — на высоте около 70 см. Порядок ветвления не ниже IV, около 60 % особей имеют V—VI (единично VII) порядки ветвления. Корка ствола серо-коричневая с мелко-чешуйчатой текстурой.

Возраст особей начальной стадии виргинильного состояния в изученном сообществе находится в пределах от 36 до 85 лет, при этом возраст большинства особей (70 %) не превышает 60 лет. Общая продолжительность этой стадии он-

тогенеза составляет от 6 до 50 лет, но для основной части особей она не превышает 20 лет.

По уровню жизненного состояния особи рассматриваемой стадии развития близки к особям позднего имматурного состояния: доля растений нормальной жизненности составляет не более 20 % (рис. 3, *г*).

На *промежуточной стадии виргинильного состояния* текущий годичный прирост особей ели сибирской в высоту достигает максимальных значений (в среднем 14—15 см · год$^{-1}$), сохраняющихся до молодого генеративного состояния. При этом прирост боковых ветвей II порядка ниже в 2 раза. Основные морфометрические параметры достоверно увеличиваются по сравнению с предшествующей стадией развития. Общая высота растений варьирует от 2.5—3 до 5—5.5 м, диаметр основания ствола — от 5 до 11 см (см. таблицу). Протяженность кроны возрастает примерно в 2 раза, диаметр кроны — в 1.5 раза, соотношение этих параметров достигает 2 крат. Форма кроны становится удлиненно-конусовидной (рис. 1, *к*, *л*). Основания нижних живых ветвей находятся на высоте от 0.4 до 1.8 м, концы нижних ветвей начинают опускаться вниз (в среднем на 25 см). У большинства особей максимальный порядок ветвления V—VI, в отдельных случаях — VII (см. таблицу). У 70 % особей текстура корки ствола мелкоплитчатая, у остальных — мелкочешуйчатая.

Возраст находится в пределах от 40—45 до ~170 лет, но у большинства (75 %) особей не превышает 80 лет. Таким образом, общая продолжительность этой стадии может достигать 130 лет, но у большей части особей составляет не более 40 лет. Существенная возрастная неоднородность подразумевает значительные различия в скорости роста, что подтверждается, в частности, 6-кратным варьированием верхушечного прироста (см. таблицу).

Уровень жизненного состояния является более высоким, чем на предыдущей стадии: особи нормальной жизненности (здоровые и умеренно ослабленные) составляют в сумме около 50 %, доля усыхающих (10 %) снижается в 4 раза (рис. 3, *д*). Это свидетельствует о существенном отпаде наиболее ослабленных экземпляров на рубеже начальной и промежуточной стадий виргинильного состояния.

На *поздней стадии виргинильного состояния* по сравнению с предшествующей особи ели сибирской отличаются в 1.5 раза большей высотой, диаметром ствола у основания и на высоте 1.3 м (см. таблицу). Соотношение протяженности и диаметра кроны (2—2.5) меняется незначительно, но размеры кроны увеличиваются: протяженность составляет от 3.8 до 5.7 м, диаметр — от 1.6 до 2.5 м (см. таблицу). Вершина кроны в большинстве случаев тупо заостренная (рис. 2, *а*). Порядок ветвления преимущественно VI, реже V или VII—VIII.

Высота прикрепления нижних ветвей II-го порядка варьирует от 0.6 до 2.5 м, концы ветвей опускаются в среднем на 0.5 м. Высота нижней границы кроны по сравнению с начальной стадией виргинильного состояния возрастает в 1.5 раза, достигая среднем 1 м. Отметим, что в более южных районах у особей *P. abies* в течение виргинильного периода происходит более существенное повышение нижней границы кроны (Romanovskii, 2001). Корка ствола серо-коричневая, мелкоплитчатая, реже — среднеплитчатая.

Средний возраст особей на двух последних стадиях виргинильного состояния (соответственно 76 и 87 лет) существенно не различается. Однако анализ распределения по возрастным группам показывает, что среди особей поздней стадии доля относительно молодых (в возрасте 40—80 лет) в 1.5 раза ниже, а более старых (>80—160 лет) в 2 раза выше. Таким образом, в эту стадию вступают, с одной

стороны, быстро растущие особи 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: доля деревьев нормальной жизненности сокращается с 50 до 30 % (рис. 3, *е*), преобладают сильно ослабленные деревья (рис. 2, *а*), доля которых возрастает до 65 %.

Генеративный период в онтогенезе ели сибирской в северотаежных сообществах поздних стадий сукцессии является наиболее длительным: диапазон возраста особей составляет более 300 лет (см. таблицу). На его протяжении деревья достигают максимума развития вегетативной и генеративной сферы, наибольшей полноты реализации основных признаков биоморфы (Uranov, 1975; Tsenopopulatsyy.., 1976). С другой стороны, во второй половине этого периода начинает проявляться действие процессов старения: снижение линейных приростов ствола, а затем и боковых ветвей.

Большая продолжительность генеративного периода в онтогенезе ели сибирской в условиях северной тайги предполагает существенное изменение количественных параметров и качественных признаков особей. В соответствии с общепринятым подходом мы выделяли три состояния генеративных особей (g_1, g_2, g_3). Однако, по нашему мнению, широко распространенное использование для их обозначения понятия возраста (молодые, средневозрастные, старые) не является удачным, поскольку, как особо подчеркивалось А. А. Урановым (Uranov, 1967, 1975) и было подтверждено данными других исследователей, прямое соответствие стадии онтогенеза и календарного возраста особей отсутствует. Поэтому мы используем термины «начальное», «зрелое» и «позднее» генеративное состояние.

Отличительными чертами *начального генеративного состояния* являются низкая активность семеношения (число женских шишек не более 30); локализация генеративных органов в верхней части кроны; высокий текущий прирост в высоту (в среднем 15.5 см · год$^{-1}$), примерно в 2 раза превышающий линейный прирост боковых ветвей II порядка, и обусловленная этим островершинность кроны, форма которой приближается к узко-конусовидной с соотношением протяженности и диаметра до 3—3.5 крат (рис. 2, *б*, *в*).

Характерной чертой рассматриваемого онтогенетического состояния является также высокая возрастная и размерная гетерогенность особей. Их возраст варьирует от 50 до 267 лет, высота — от 3.5 до 13.5 м, диаметр основания ствола — от 6 до 23 см, протяженность кроны — от 3 до 11 м (см. таблицу). Это обусловлено тем, что при достаточно высоких темпах роста и развития, имея нормальный уровень жизненности, часть виргинильных особей ели сибирской может перейти на новую онтогенетическую ступень и приступить к семеношению уже в возрасте 50—60 лет. В то же время среди особей по уровню развития, соответствующих начальному генеративному состоянию, имеются и такие, которые получили возможность вступить в репродуктивный период только после длительного пребывания в виргинильном состоянии (до 170—250 лет). Последние испытывали сильное конкурентное подавление, отличались очень медленным ростом и развитием, но в результате улучшения условий (гибель рядом стоящих деревьев) смогли перейти на новый этап онтогенеза.

У особей начального генеративного состояния порядок ветвления, высота нижней границы кроны и высота расположения на стволе нижней живой ветви по сравнению с предшествующей стадией онтогенеза практически не меняются

(см. таблицу). Корка ствола серо-коричневая, реже серая, преимущественно мелкоплитчатой текстуры. Высота растрескивания корки доходит до 3 м.

Более половины особей (55 %) отличается нормальной жизненностью (здоровые и умеренно ослабленные), 40 % являются сильно ослабленными и около 10 % — усыхающими (рис. 3, *ж*). В целом уровень жизненного состояния особей начального генеративного состояния является более высоким, чем на предыдущей стадии онтогенеза. Это свидетельствует о наличии связи между уровнем жизненного состояния и вероятностью перехода в генеративное состояние.

Растения *зрелого генеративного состояния* наиболее полно отражают все признаки жизненной формы этого вида в условиях Севера. Высота особей варьирует от 9 до 20.5 м, диаметр основания ствола — от 15 до 40 см, диаметр на высоте 1.3 м — от 13 до 29 см (см. таблицу). Форма кроны узконусовидная с примерно 5-кратным превышением протяженности над диаметром (рис. 2, *г*, *д*). Максимальный порядок ветвления у большинства особей VII—VIII, в отдельных случаях IX—X. Вершина кроны обычно менее острая, чем у молодых генеративных елей, и может быть охарактеризована как широкоугольная заостренная. Это обусловлено некоторым уменьшением верхушечного прироста главной оси (см. таблицу) при сохранении величины прироста верхних боковых ветвей, что отражается на соотношении этих параметров, которое составляет примерно 1.4 (у особей начальной стадии генеративного состояния 2—2.5). Однако у части особей верхушечный прирост остается высоким, а вершина кроны — остроугольной.

Основания нижних живых ветвей находятся в среднем на высоте около 2 м, а их концы опускаются вниз на 1—1.5 м (см. таблицу), в связи с чем особи имеют заметно более низкие кроны по сравнению с особями начального генеративного состояния. Корка ствола серая, средне- или крупноплитчатая, средняя высота растрескивания корки 4.5 м.

Особи зрелого генеративного состояния отличаются наиболее обильным семеношением. Число женских шишек может достигать 100—300 штук. Женские шишки формируются не только в верхней, но частично и в средней части кроны. В отдельные годы на Кольском п-ове отмечены случаи формирования макростробилов даже на нижних боковых ветвях (Kozubov, 1974).

Календарный возраст деревьев зрелого генеративного состояния в изученном сообществе варьирует от 105 до 368 лет. Особи первых послепожарных поколений, имеющие возраст более 350 лет, представлены единично. Около 60 % составляют особи в возрасте от 200 до 300 лет, появившиеся после распада допожарного (сохранившегося при пожаре 380-летней давности) соснового древостоя, что обеспечило их выживание и включение в состав современного древостоя. Около 15 % составляют особи, характеризующиеся наиболее высокими темпами роста и развития, достигшие стадии зрелых генеративных уже в возрасте 100—150 лет.

Уровень жизненного состояния особей зрелого генеративного состояния является наиболее высоким. Доля деревьев нормальной жизненности составляет около 70 %, причем 25—30 % относятся к категории здоровых (рис. 3, *з*). Этот результат представляется вполне закономерным, так как эти особи, на долю которых приходится 65 % объема древесины, являются господствующим компонентом древостоя.

У особей *позднего генеративного состояния* начинают отчетливо проявляться признаки процессов старения: уменьшается линейный прирост ствола и боковых ветвей; снижается активность семеношения; происходит отмирание мелких,

а затем все более крупных ветвей в средней и верхней частях кроны. За счет побегов, образованных из спящих почек, формируется вторичная крона. Важно подчеркнуть, что в отличие от сходных процессов и признаков, проявляющихся у сильно ослабленных и отмирающих особей более ранних онтогенетических стадий, эти процессы и признаки имеют необратимый характер.

Средний верхушечный прирост ствола снижается до 8 см · год$^{-1}$, побегов II порядка — до 5—6 см · год$^{-1}$ (см. таблицу). Деревья имеют колонновидную форму кроны с округлой вершиной (рис. 2, *е*). Отношение протяженности кроны к ее диаметру имеет наибольшее значение за весь период онтогенеза и достигает 6 крат. Степень разветвленности кроны является высокой: у большей части особей максимальный порядок ветвления VIII—IX, однако из-за усыхания части ветвей крона становится более разреженной. Число шишек снижается по сравнению с предшествующей стадией в 3—10 раз.

У особей позднего генеративного состояния возрастной диапазон (250—370 лет) является более узким, чем у зрелых генеративных, а их размеры достигают максимальных за период онтогенеза значений. Общая высота варьирует от 15.5 до 22 м, диаметр основания ствола — от 25.5 до 46.5 см, диаметр на высоте 1.3 м — от 19 до 39 см (см. таблицу). Корка ствола светло-серая, крупноплитчатая. Растрескивание корки занимает более половины высоты ствола.

Уровень жизненного состояния деревьев позднего генеративного состояния является значительно более низким, чем на предшествующем этапе онтогенеза. Особи пониженной жизненности составляют около 50 %, низкой — 30 %, здоровые особи отсутствуют (рис. 3, *и*).

В **постгенеративный период** процессы отмирания превалируют над процессами нарастания, корневая и побеговая системы разрушаются за счет усыхания скелетных осей. Характерной его особенностью является уменьшение соотношения протяженности и диаметра живой части кроны за счет усыхания верхушки. Такие особи отличаются низким уровнем жизненного состояния и не обладают потенциалом для его улучшения, поскольку он обусловлен не конкурентным подавлением (степень которого может снизиться), а необратимыми процессами старения.

Постгенеративный период в онтогенезе ели сибирской выражен крайне слабо, так как жизненный цикл особей в ценопопуляциях хвойных растений завершается, как правило, в позднем генеративном состоянии (Komarova, 2011; Nikolayeva et al., 2011; Yevstigneyev, 2014). На обследованной территории была обнаружена лишь одна сенильная особь ели сибирской. Ее высота составляла 14.4 м, диаметр основания ствола — 35.5 см, диаметр ствола на высоте 1.3 м — 26 см, возраст 303 года, категория состояния — усыхающая.

Формирование онтогенетической структуры

В составе изученной ценопопуляции ели сибирской представлены особи всех онтогенетических стадий при абсолютном доминировании прегенеративных (рис. 4, *а*), т. е. ценопопуляция периодически пополняется новыми поколениями. Этот процесс имеет волновой характер. Согласно данным о периодичности семеношения и всхожести семян ели в северотаежных лесах (Kozubov, 1974; Basov, 1988), волны возобновления формируются один раз в 10—30 лет. Волновой процесс проявляется в онтогенетическом спектре через резко повышенную долю участия (65 %) особей промежуточной стадии имматурного состояния. Их возра-

стная структура отражает наличие двух последовательных волн возобновления давностью 18—20 и 26—28 лет. К этим двум волнам относится и примерно треть особей, находящихся на начальной и поздней стадиях имматурного состояния. В периоды между семенными годами новые поколения ели либо совсем не появляются, либо состоят из крайне малого числа особей. В частности, доля ювенильных растений, имеющих преимущественно возраст от 2 до 10 лет, составляет лишь около 0.1 % от числа всех особей.

Затухание очередной волны происходит при переходе от промежуточной к поздней имматурной стадии. Величина возрастного диапазона основной части (80—85 %) особей на этих стадиях одинакова и составляет примерно 20 лет (12—30 и 20—40 лет соответственно). Это позволяет напрямую сопоставить долю их участия в составе ценопопуляции и констатировать 10-кратное снижение этого показателя (рис. 4, *а*) за счет наиболее ослабленных экземпляров, о чем свидетельствует повышение уровня жизненного состояния особей на этом рубеже (рис. 3, *б*, *в*). Необходимо также отметить, что максимальный период пребывания особей ели сибирской на поздней имматурной стадии по сравнению с промежуточной возрастает примерно вдвое — с 30 до 70 лет. Т. А. Работнов (Rabotnov, 1950) особо подчеркивал значение такого свойства растений, как способность длительно пребывать в прематурном состоянии, довольствуясь низким уровнем освещенности, обеспеченности влагой и элементами питания.

Таким образом, граница промежуточной и поздней стадий имматурного состояния может рассматриваться как важный качественный рубеж второго порядка по отношению к границам между разными онтогенетическими состояниями, проявляющимися в изменении общего габитуса особей, степени сформированности характерной для вида биоморфы (Uranov, 1975; Tsenopopulatsyy.., 1976) и смене жизненной стратегии.

Граница имматурного и виргинильного онтогенетических состояний связана с ускорением роста главной оси и переходом от максимально возможного занятия пространства в нижнем ярусе сообществ к освоению верхних ярусов. Особи всех стадий виргинильного состояния имеют примерно равную и крайне низкую (0.5—0.6 %) долю участия в составе изученной ценопопуляции. Численность особей начальной виргинильной стадии составляет не более 1/10 от численности особей поздней имматурной стадии (рис. 4, а). Это означает, что лишь небольшая часть последних находится в условиях, позволяющих перейти к ускорению роста в высоту. При этом максимальная продолжительность пребывания (50—70 лет) на соответствующей стадии и характер виталитетной структуры особей в конце имматурного и начале виргинильного состояний (рис. 3, *в*, *г*) существенно не различаются.

В то же время переход от начальной к промежуточной стадии виргинильного состояния отмечен значительным изменением указанных параметров: время максимального пребывания (до ~130 лет) и доля участия здоровых и умеренно ослабленных особей (рис. 3, *г*, *д*) увеличиваются вдвое. Все это позволяет предположить, что растения ели, которые смогли преодолеть рубеж имматурного и виргинильного состояний, не задерживаются на начальной виргинильной стадии. Они либо быстро (за ~10—20 лет) переходят на следующую стадию с повышением уровня жизненности, конкурентоспособности и устойчивости, либо, не имея возможности поддерживать высокие темпы роста и развития, столь же быстро отмирают. Таким образом, граница между первыми двумя стадиями виргинильного состояния является еще одним важным качественным рубежом второго порядка в онтогенезе ели сибирской.

Значительная часть особей промежуточной стадии, а также отдельные особи начальной стадии виргинильного состояния, развивающиеся в наиболее благоприятных условиях и имеющие более высокий уровень жизненности, могут достаточно быстро (примерно за 10—20 лет) совершить очередной качественный скачок в развитии и перейти к репродуктивной деятельности уже в возрасте 50—70 лет. Об этом свидетельствует диапазон варьирования возраста, морфометрических параметров и степени разветвленности кроны растений начального генеративного состояния. Наиболее вероятен быстрый переход в генеративное состояние здоровых и умеренно ослабленных виргинильных особей, отличающихся высокими темпами роста и достаточно высокой конкурентоспособностью, что подтверждается при сравнении виталитетных спектров особей начального генеративного и виргинильного состояний (рис. 3, *г—е*, *ж*). Часть виргинильных особей ели сибирской, оказавшихся в менее благоприятных условиях, «задерживается» на этом этапе развития. Низкий уровень жизненного состояния (рис. 3, *е*) позволяет предполагать их повышенный отпад. Все сказанное в определенной мере объясняет низкую долю виргинильных растений в составе изученной ценопопуляции ели сибирской.

Участие особей начального генеративного состояния по числу соответствует суммарной доле всех виргинильных особей (1.6 %), а по запасу (~10 %) превосходит их примерно в 5 раз (рис. 4, *а*, *б*). Это объясняется значительно более высокими темпами роста (см. таблицу) и в 1.5—2 раза большим возможным периодом пребывания на данной стадии (~220 лет). Особи начального генеративного состояния, отличающиеся наиболее успешным ростом и высоким уровнем жизненности, являются основным резервом для перехода на следующую ступень развития.

Для растений зрелого генеративного состояния по сравнению с особями других стадий онтогенеза характерен наиболее высокий уровень жизненного состояния (рис. 3, *з*) и наибольшая возможная продолжительность пребывания на этом этапе развития (до 260 лет). Они составляют господствующий компонент ценопопуляции ели и формируют наряду с особями сосны обыкновенной зрелого и позднего генеративного состояний основу эдификаторного яруса изученного северотаежного сообщества. По числу они имеют практически одинаковую долю участия с особями начального генеративного состояния, но по объему стволов их доля (65 %) значительно выше (рис. 4, *а*, *б*).

Процесс старения, сопутствующее ему необратимое снижение уровня жизненного состояния и потеря конкурентоспособности являются причиной повышенной смертности и низкой доли участия в составе ценопопуляции (0.25 %) особей позднего генеративного состояния. В то же время из-за крупных размеров, которые близки к максимальным для этого вида в условиях региона, их доля по объему стволов является относительно высокой и составляет примерно 20 % (рис. 4, *а*, *б*).

Таким образом, онтогенетический спектр изученной ценопопуляции ели сибирской по критериям существующей классификации является нормальным (полночленным), одновершинным левосторонним (Rabotnov, 1950; Uranov, 1975; Tsenopopulatsyy.., 1976). Его характер свидетельствует о том, что на поздней стадии сукцессии в северотаежных сосново-еловых лесах ценопопуляции ели сибирской непрерывно пополняются молодыми особями, которые имеют потенциальную возможность прохождения полного цикла развития.

Заключение

Выполненное исследование показало, что в северотаежном кустарничково-зеленомошном сосново-еловом сообществе поздней стадии послепожарной сукцессии (давность пожара 380 лет) морфометрические параметры, возраст и уровень жизненного состояния особей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) всех онтогенетических стадий отличаются высокой вариабельностью. Причиной поливариантности их развития является мозаичность условий ценотической среды, что характерно для позднесукцессионных сообществ с активно идущими процессами оконной динамики.

Основные рубежи в онтогенезе ели сибирской отражают не только качественные скачки в развитии, но и смену жизненной стратегии особей. Граница ювенильного и имматурного состояний — это переход 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.

Полученные данные показали, что кроме указанных наиболее важных рубежей выделяются качественные рубежи второго порядка. Такими рубежами у ели сибирской являются: переход с промежуточной на позднюю стадию имматурного состояния и переход с начальной на промежуточную стадию виргинильного состояния. Для них характерен массовый отпад наиболее ослабленных особей, существенное повышение общего уровня жизненного состояния и 2-кратное увеличение возможного времени пребывания на следующей стадии онтогенеза.

Онтогенетический спектр ценопопуляции ели сибирской в изученном сообществе является полночленным и характеризуется абсолютным преобладанием (95 %) особей прегенеративного периода. В их составе доминируют растения промежуточной стадии имматурного состояния, на долю которых приходится 65 %. Наиболее низким участием в составе ценопопуляции (1.5 %) отличаются растения виргинильного состояния, поскольку к ускорению роста в высоту способна перейти лишь малая часть особей поздней имматурной стадии и большинство из них быстро (за 20—40 лет) проходит этот период развития и вступает в генеративное состояние. Доля генеративных особей примерно в 2 раза выше (3.5 %), что обусловлено более высоким уровнем жизненного состояния и значительной возможной продолжительностью репродуктивного периода у ели сибирской (более 300 лет).

Характер онтогенетической структуры ценопопуляции свидетельствует о том, что она непрерывно пополняется новыми поколениями и этот процесс имеет волновой характер, особенно резко выраженный в условиях Севера в связи с относительно редким массовым вызреванием семян. Затухание волн происходит при переходе особей с промежуточной на позднюю имматурную стадию. Условия ценотической среды создают для части особей возможность последовательного прохождения всех онтогенетических состояний вплоть до позднего генеративного и в отдельных случаях сенильного.

Изученная ценопопуляция ели сибирской является сбалансированной, динамически равновесной (стационарной) или дефинитивной (Uranov, Smirnova, 1969; Tsenopopulatsyy.., 1988), т. е. способной к постоянному обновлению и дли-

тельному самоподдержанию. Эти ее свойства в значительной степени обусловлены поливариантностью развития особей, которая выражается в различиях скорости роста и времени перехода особей на очередную онтогенетическую стадию, разном уровне их жизненного состояния и разных тенденциях его изменения в процессе онтогенеза, наличии разных способов размножения (семенное, вегетативное).

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 11-04-01664 и 14-04-01394). Авторы выражают благодарность н. с. Лаборатории экологии растительных сообществ к. б. н. П. Н. Катютину и выпускнику Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета им. С. М. Кирова С. Лосеву за участие в сборе полевого материала, использованного для анализа онтогенетической и виталитетной структуры ценопопуляции ели сибирской.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Basov] Басов В. А. 1988. Эколого-географические закономерности семенной продуктивности ели на европейском Севере. *Биолого-технологические основы создания постоянной лесосеменной базы в Коми АССР*. Сыктывкар, с. 21—38.

[Bobrov] Бобров Е. Г. 1971. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. *Новости систематики высших растений.* 7: 5—40.

[Cherepanov] Черепанов С. К. 1995. *Сосудистые растения России и сопредельных государств*. СПб. 990 с.

[Davydychev, Kulagin] Давыдычев А. Н., Кулагин А. Ю. 2010. Характеристика предгенеративного периода онтогенеза ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в подзоне широколиственно-хвойных лесов Уфимского плато. *Бюл. МОИП. Отд. биол*. 115 (2): 59—66.

[Diagnozy...] *Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники.* 1989. М. 102 с.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa.* 15: 1—130. DOI: 10.15298/arctoa.15.01.

[Kapper] Каппер О. Г. 1954. *Хвойные породы (лесоводственная характеристика)*. М.; Л. 304 с.

[Komarova] Комарова Т. А. 2011. Рост и развитие *Abies nephrolepis* (Pinaceae) в Южном Сихотэ-Алине. *Раст. ресурсы.* 4: 19—33.

[Kozubov] Козубов Г. М. 1974. *Биология плодоношения хвойных на Севере*. Л. 134 с.

[Makhatkov] Махатков И. Д. 1991. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской. *Бюл. МОИП. Отд. биол*. 96 (4): 79—88.

[Nekrasova] Некрасова Т. П. 1961. Взаимоотношение сосны и ели в лесах Кольского полуострова. *Леса Кольского полуострова и их возобновление.* М., с. 63—70.

[Nikolaeva, Velisevich, Savchuk] Николаева С. А., Велисевич С. Н., Савчук Д. А. 2011. Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины. *Журн. Сибирского федерального ун-та. Биология.* 4 (1): 3—12.

[Nukhimovskaya] Нухимовская Ю. Д. 1971. Онтогенез пихты сибирской (Abies sibirica Ledeb.) в условиях Подмосковья. *Бюл. МОИП. Отд. биол*. 76 (2): 105—111.

[Pereverzev] Переверзев В. Н. 2004. *Лесные почвы Кольского полуострова*. М. 232 с.

[Pravdin] Правдин Л. Ф. 1975. *Ель европейская и ель сибирская в СССР*. М. 177 с.

[Rabotnov] Работнов Т. А. 1950. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. *Проблемы ботаники*. 1: 466—483.

[Rabotnov] Работнов Т. А. 1969. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций. *Бюл. МОИП. Отд. биол*. 1: 105—111.

[Romanovskii A. M.] Романовский А. М. 2001. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье. *Бот. журнал*. 86(8): 72—85.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tonsberg T., Vitikainen O. 2004. *Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennosandia*. Uppsala. 359 p.

[Serebryakov] Серебряков И. Г. 1952. *Морфология вегетативных органов высших растений*. М. 392 с.

[Shcherbakova] Щербакова М. А. 1975. Генэкологические особенности ели в северо-западной части ее ареала. *Вопросы лесоведения и лесоводства в Карелии.* Петрозаводск, с. 154—177.

[Shcherbakov, Shcherbakova] Щербаков Н. М., Щербакова М. А. 1984. Эколого-генетические адаптации ели в условиях Севера. *Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды*. Петрозаводск, с. 78—89.

[Smirnova, Chistyakova, Istomina] Смирнова О. В., Чистякова А. А., Истомина И. И. 1984. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений. *Журнал общей биологии.* 45 (2): 216—225.

Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugolnova L. B., Evstigneev O. I., Popadiouk R. V., Romanovsky A. M. 1999. Ontogeny of a tree. *Бот. журн*. 84 (12): 8—19.

[Stavrova, Gorshkov, Katyutin] Ставрова Н. И., Горшков В. В., Катютин П. Н. 2016. Формирование структуры ценопопуляций лесообразующих видов в процессе послепожарного восстановления северотаежных лесов. Тр. Карельского научного центра РАН. Серия Биогеография. 3: 10—28. DOI: 10.17076/bg221.

Steijlen I., Zackrisson O. 1987. Long-term regeneration dynamics and successional trends in Northern Swedish coniferous forest stand. *Canadian Journal of Botany*. 65: 839—848.

[Tsenopopulatsyy...] *Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)*. 1976. М. 216 с.

[Tsenopopulatsyy...] *Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии).* 1988. М. 181 с.

[Ukhvatkina, Komarova, Trofimova] Ухваткина О. Н., Комарова Т. А., Трофимова А. Д. 2010. Особенности онтогенеза *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. в условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня. *Вест. МГУЛ.* 3: 169—173.

[Uranov] Уранов А. А. 1967. Онтогенез и возрастной состав популяций. *Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений*. М., с. 3—8.

[Uranov] Уранов А. А. 1975. Возрастной спектр ценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов. *Научные доклады высшей школы. Биол. науки.* 2: 7—34.

[Uranov, Smirnova] Уранов А. А., Смирнова О. В. 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. *Бюл. МОИП. Отд. биол*. 74 (1): 119—134.

[Yarmishko, Gorshkov, Stavrova] Ярмишко В. Т., Горшков В. В., Ставрова Н. И. 2003. Виталитетная структура *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах с разной степенью и типом антропогенной нарушенности. *Раст. ресурсы.* 39 (4): 1—19.

[Yevstigneyev] Евстигнеев О. И. 2014. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье. *Лесоведение.* 2: 69—77.

REFERENCES

Basov V. A. 1988. [Ecological and geographical patterns of spruce seed production in the European North]. *Biologo-tekhnologicheskie osnovy sozdaniya postoyannoi lesosemennoi bazy v Komi ASSR*. Syktyvkar, 21—38. (In Russ.).

Bobrov E. G. 1971. History and taxonomy of the genus *Picea* A. Dietr. *Novosti Sistematiki Vizshikh Rastenii.* 7: 5—40. (In Russ.).

Cherepanov S. K. 1995. *Vascular Plants of Russia and Neighboring Countries*. St. Petersburg. 990 p. (In Russ.).

Coenopopulations of plants (basic concepts and structure). 1976. Moscow. 216 p. (In Russ.).

Coenopopulations of plants (essays of population biology). 1988. Moscow. 181 p. (In Russ.).

Davydychev A. N., Kulagin A. Yu. 2010. Characteristics of pregenerative period of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) ontogenesis in the broad-leaved-coniferous forest subzone in the Ufa plateau. *Bulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biol*. 115(2): 59—66. (In Russ.).

Diagnoses and keys of age states of forest plants. Trees and shrubs. 1989. Moscow. 102 p. (In Russ.).

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. 2006. Check—list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa.* 15: 1—130. DOI: 10.15298/arctoa.15.01.

Kapper O. G. 1954. Coniferous species (silvicultural characteristic). Moscow; Leningrad. 304 p. (In Russ.).

Komarova T. A. 2011. Growth and development of *Abies nephrolepis* (Pinaceae) in the Southern Sikhote-Alin. *Rastitelnie resursy.* 4: 19—33. (In Russ.).

Kozubov G. M. 1974. Biology of conifers fructification in the North. Leningrad. 134 p. (In Russ.).

Makhatkov I. D. 1991. Polivariancy of Siberian fir ontogeny. *Bulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biol*. 96 (4): 79—88. (In Russ.).

Nekrasova T. P. 1961. [Pine—spruce interraction in forests of the Kola Peninsula]. *The forests of the Kola Peninsula and their reproduction.* Moscow, 63—70. (In Russ.).

Nikolaeva S. A., Velisevich S. N., Savchuk D. A. 2011. The ontogeny of Pinus sibirica in the southeast of the West Siberian Plain. *Zhurnal Sibirskogo federalnogo universiteta. Biol.* 4 (1): 3—12. (In Russ.).

Nukhimovskaya Yu. D. 1971. Ontogeny of Siberian fir (Abies sibirica Ledeb.) under the conditions of the Moscow region. *Bulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biol*. 76 (2): 105—111. (In Russ.).

Pereverzev V. N. 2004. *Forest soils of the Kola Peninsula*. Moscow. 232 p. (In Russ.).

Pravdin L. F. 1975. *Norway spruce and Siberian spruce in the USSR*. Moscow. 177 p. (In Russ.).

Rabotnov T. A. 1950. The study of the coenotic populations composition for the purposes of phytocenology. *Problemy botaniki*. 1: 466—483. (In Russ.).

Rabotnov T. A. 1969. Some questions of coenotic populations study. *Bulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biol*. 1: 105—111. (In Russ.).

Romanovskii A. M. 2001. Polyvariation of *Picea abies* (Pinaceae) ontogeny in the Bryansk woodland. *Botanicheskii Zhurnal*. 86(8): 72—85.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tonsberg T. Vitikainen O. 2004. *Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennosandia*. Uppsala. 359 p.

Serebryakov I. G. 1952. *The morphology of vegetative organs of higher plants*. Moscow. 392 p. (In Russ.).

Shcherbakova M. A. 1975. [Genecological features of spruce in the north-western part of its area]. *Questions of forest science and forestry in Karelia.* Petrozavodsk, 154—177. (In Russ.).

Shcherbakov N. M., Shcherbakova M. A. 1984. [Ecological-genetic adaptation of spruce under North conditions]. *Adaptation of woody plants to extreme environmental conditions*. Petrozavodsk, 78—89. (In Russ.).

Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Istomina I. I. 1984. Quasisenility as one of the manifestations of phytocoenotic plant tolerance. *Zhurnal obshchei biologii.* 45 (2): 216—225. (In Russ.).

Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugolnova L. B., Evstigneev O. I., Popadiouk R. V., Romanovsky A. M. 1999. Ontogeny of a tree. *Botanicheskii Zhurnal.* 84 (12): 8—19. (In Russ.).

Stavrova N. I., Gorshkov V. V., Katyutin P. N. 2016. Formation of coenopopulation structure of forest tree species in the process of post-fire recovery of northern taiga forests. Transactions of the Karelian Research Center of the Russian Academy of Science. BIOGEOGRAPHY Series. 3: 10—28. DOI: 10.17076/bg221. (In Russ.).

Steijlen I., Zackrisson O. 1987. Long-term regeneration dynamics and successional trends in northern Swedish coniferous forest stand. *Can. J. Bot.* 65: 839—848.

Ukhvatkina O. N., Komarova T. A., Trofimova A. D. 2010. Features of *Picea ajanensis* (Lindl. Et Gold.) Fisch. ex Carr. ontogeny in a mid-mountain zone of the South Sikhote-Alin. *Vestnik MGUL.* 3: 169—173. (In Russ.).

Uranov A. A. 1967. Ontogenesis and age structure of populations. *Ontogenesis and age structure of flowering plants populations*. Moscow, 3—8. (In Russ.).

Uranov A. A. 1975. The age spectrum of coenopopulations as functions of time and energy wave processes. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskye nauki.* 2: 7—34. (In Russ.).

Uranov A. A., Smirnova O. V. 1969. Classification and main features of perennial plant populations. *Bulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biol*. 74 (1): 119—134. (In Russ.).

Yarmishko V. T., Gorshkov V. V., Stavrova N. I. 2003. Vitality structure of Pinus sylvestris L. in forest communities with varying degrees and types of anthropogenic disturbance. *Rastitelnye resursy.* 39 (4): 1—19. (In Russ.).

Yevstigneyev O. I. 2014. Multivariate of Scots pine in the Bryansk woodland. *Lesovedenie*. 2: 69—77. (In Russ.).