
**СТРУКТУРА
ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ**

УДК 582.475.2:581.14:581.555.3(1-924.82)

**ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ ОСОБЕЙ *PICEA OBOVATA* (PINACEAE)
В СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ СОСНОВО-ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ
КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА**© 2019 г. А. Е. Мишко^{1, *}, Н. И. Ставрова², В. В. Горшков^{2, 3}¹Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия,
г. Краснодар, Россия²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия³Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,
г. Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: mishko-alisa@mail.ru

Поступила в редакцию 14.08.2018 г.

После доработки 17.09.2018 г.

Принята к публикации 25.09.2018 г.

Проанализировано размерное, онтогенетическое и виталитетное разнообразие особей первого послепожарного поколения *Picea obovata* L. в северотаежном елово-сосново-березовом кустарничково-зеленомошном сообществе с давностью пожара 85 лет (Кольский п-ов). Выявлена повышенная степень вариабельности большинства исследованных параметров ($CV = 40\text{--}55\%$). Показано, что крайние значения высоты, диаметра ствола, параметров кроны, текущего прироста в пределах всего поколения различаются в 8–10 раз, у одновозрастных особей – в 3–3.5 раза. Поколение отличается высоким онтогенетическим разнообразием. Особи ели сибирской могут находиться на пяти разных стадиях развития – от im_3 до g_1 ; большинство из них (80%) относится к категориям умеренно и сильно ослабленных. Установлено, что возрастными различиями обусловлено в среднем около 50% варьирования высоты и диаметра, около 35% варьирования текущего прироста, примерно 30% онтогенетического разнообразия и не более 15% виталитетных различий особей. Сделан вывод, что дифференциация особей ели сибирской в составе первого послепожарного поколения в наибольшей степени обусловлена высокой контрастностью локальных участков сообщества по степени напряженности корневой конкуренции.

Ключевые слова: сосново-еловые леса, *Picea obovata* L., первое послепожарное поколение, структурная поливариантность, динамическая поливариантность, северная тайга

DOI: 10.1134/S0033994619010084

Полный жизненный цикл древесного растения в зависимости от условий произрастания претерпевает различные изменения. В одних случаях, обусловленных как внешними, так и внутренними факторами, он ускоряется или замедляется; в других приобретает какие-либо новые качественные характеристики. Данное явление получило название поливариантности онтогенеза [1]. Выделяют несколько основных типов поливариантности: структурную, динамическую, функциональную и экологическую [2–5]. Чаще всего в работах, посвященных вопросам изучения поливариантности онтогенеза растений, затрагивают структурный и динамический типы. Первый включает размерную, морфологическую, виталитетную дифференциацию особей, а также разделение растений по способам размножения. Второй подразделяется на временной подтип и ритмологический.

Как показали результаты наших предыдущих исследований, для ценопопуляций ели сибирской в северотаежных сосново-еловых лесах характерно существенное рас-

слоение особей одного возраста по размерным показателям, скорости роста, жизненному состоянию и стадиям развития [6].

Цель настоящей работы заключается в изучении поливариантности роста и развития особей ели сибирской первого послепожарного поколения на одной из начальных стадий восстановления северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесов после катастрофических пожаров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на территории Кольского п-ва в районе среднего течения р. Лива (67°49'26" с.ш., 31°19'12" в.д.) в елово-сосново-березовом сообществе, сформировавшемся через 85 лет после пожара в условиях местообитания, характерных для кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесов (*Pineto–Piceetum empetroso–myrtilloso–hylocomiosum*), которые большинством исследователей рассматриваются как коренной тип леса, характерный для европейской северной тайги [7–10].

В изученном сообществе древесный ярус сложен тремя видами – елью сибирской *Picea obovata* Ledeb., сосной обыкновенной *Pinus sylvestris* L. и березой пушистой *Betula pubescens* Ehrh. На рассматриваемой стадии послепожарной сукцессии в древесном ярусе по числу особей доминирует береза пушистая (1120 экз./га), участие ели и сосны составляет соответственно 640 и 128 экз./га. По сумме площадей сечения около 42% составляет участие березы, 36% – сосны и 22% – ели. Наиболее высокими значениями средней высоты и диаметра на высоте 1.3 м отличается сосновый компонент древесного яруса – соответственно 13.9 м и 22 см, высота и диаметр деревьев березы пушистой составляют соответственно 7.9 м и 8.0 см, наиболее низкими параметрами высоты и диаметра характеризуется еловый древостой – 6.8 м и 7.7 см. Средний возраст деревьев березы пушистой, сосны обыкновенной и ели сибирской в древесном ярусе составляет соответственно 80, 76 и 62 г. Сквозистость древесного яруса составляет в среднем 60% (14–94%). Общая численность живых особей в ценопопуляции ели – 2096 экз./га, более половины из них входит в полог подроста (крупный подрост – 448 экз./га, мелкий – 1008 экз./га).

Доминантами травяно-кустарничкового яруса являются *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. при общем проективном покрытии 30–40%. В мохово-лишайниковом ярусе преобладает *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, проективное покрытие которого составляет 80%.

Интенсивность последнего пожара в исследованном сообществе была высокой, о чем свидетельствует отсутствие на этом участке допожарного компонента (т.е. деревьев, переживших пожар) в составе сосновой части древостоя. Всходы ели, появившиеся в первые годы после пожара, по-видимому, погибли из-за высоких перепадов температур на открытой гари. Наиболее благоприятные условия для прорастания семян, выживания всходов и роста сеянцев ели сложились после образования полога из крупного подроста березы (~10–15 лет после пожара). Этот период продолжался до формирования относительно сомкнутого напочвенного покрова (~40–60 лет после пожара), который приводит к “зависанию” семян и угнетает развитие всходов. Еловый компонент древостоя сформировался из особей, заселившихся в течение 22-летнего интервала в период от 13 до 35 лет после пожара.

В работе проанализированы параметры первого послепожарного поколения ели сибирской, особи которого имели на момент исследования возраст от 50 до 72 лет. Мы рассматриваем объект исследования как подсистему ценопопуляции этого вида [11]. В выборку включены 92 модельные особи. У каждой особи ели устанавливали возраст у основания ствола (у 55% особей – по кернам, у остальных особей – по калибровочной кривой, связывающей возраст с величиной диаметра ствола). Стадии онтогенеза

определялись в соответствии с общепринятой классификацией [1, 12–14] и результатами наших исследований онтогенеза ели сибирской [15].

Жизненное состояние особей ели определяли на основе интегрального параметра – плотности кроны [16–19] с учетом совокупности признаков, характеризующих ее форму и относительные размеры, степень разветвленности, долю сухих ветвей, состояние (наличие и степень проявления хлороза и некроза) и продолжительность жизни хвои. Живые особи подразделялись на четыре группы: I – здоровые (неугнетенные), II – умеренно ослабленные (умеренно угнетенные), III – сильно ослабленные (сильно угнетенные), IV – усыхающие.

Комплекс определяемых морфометрических показателей включал общую высоту, диаметр основания ствола, диаметр ствола на высоте 1.3 м, диаметр и протяженность кроны, верхушечный прирост главной и боковой оси (за последние 5 лет).

Обработка данных проводилась на основе методов описательной статистики. Оценка значений коэффициента вариации (CV) параметров осуществлялась по модифицированной шкале С.А. Мамаева [20]: 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. Для оценки связи между средними значениями параметров особей использован корреляционный и линейный регрессионный анализ. Аппроксимация эмпирических распределений теоретическими проводилась на основе нормального распределения, гамма-распределения и распределения Вейбулла с 2 и 3 параметрами с оценкой значимости по критерию хи-квадрат.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе изучения параметров особей ели сибирской первого послепожарного поколения было выявлено, что они находятся на пяти различных онтогенетических стадиях. Большинство из них (70%) относится к прегенеративному периоду. Распределение особей ели по онтогенетическим стадиям является бимодальным: максимальная встречаемость (30 и 29%) характерна для v_1 и g_1 , встречаемость im_3 и v_3 (10%) является наиболее низкой (рис. 1).

Анализ виталитетной структуры показал, что только 3% особей ели сибирской первого послепожарного поколения относятся к категории здоровых; преобладают умеренно и сильно ослабленные (33 и 50%); доля усыхающих составляет 14% (рис. 2).

Величина диаметра основания ствола особей ели варьирует от 1.7 до 14.5 см (табл. 1). Коэффициент вариации отличается повышенным значением ($CV = 41\%$). Распределение симметричное, плосковершинное (коэффициент асимметрии примерно равен 0, коэффициент эксцесса имеет значительную отрицательную величину) и имеет два довольно хорошо выраженных максимума частот в области значений 4–5 и 8–10 см (рис. 3а). Аппроксимация этого распределения теоретическими дает достоверные результаты, но точность ее невысока и примерно одинакова для нормального распределения и распределения Вейбулла (табл. 2).

При анализе диаметра ствола на высоте 1.3 м установлено, что его диапазон изменяется от 0.7 до 10.2 см при среднем значении равном 5.3 см (табл. 1). Этот параметр, так же как диаметр основания ствола, имеет повышенную вариабельность ($CV = 44\%$). Распределение симметричное, выражено плосковершинное (табл. 1; рис. 3б): в основной части диапазона значений (от 2 до 9 см) частоты практически одинаковы – 8–13%. Рассматриваемое распределение аппроксимируется нормальным распределением и распределением Вейбулла (табл. 2).

Высота ели сибирской в составе первого послепожарного поколения находится в пределах от 1 до 8 м (табл. 1) и характеризуется повышенной вариабельностью ($CV = 44\%$). Распределение особей по грациям высоты отличается симметричностью и плоско-

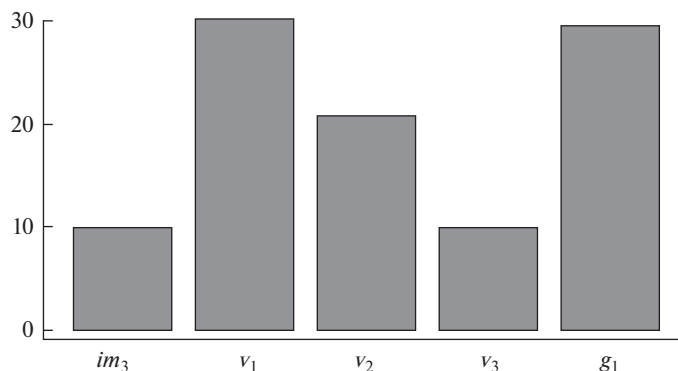


Рис. 1. Онтогенетическая структура первого послепожарного поколения *Picea obovata* в северотаежном кустарничково-зеленомошном елово-сосново-березовом сообществе с давностью пожара 85 лет. По горизонтали – стадии онтогенеза: im_3 – поздняя стадия имматурного состояния, v_1 – начальная стадия виргинильного состояния, v_2 – промежуточная стадия виргинильного состояния, v_3 – поздняя стадия виргинильного состояния, g_1 – начальная стадия генеративного состояния; по вертикали – доля участия, %.

Fig. 1. Ontogenetic structure of the first post-fire generation of *Picea obovata* in the northern taiga Siberian spruce-Scots pine-white birch dwarf shrub-green moss community 85 years post-fire. X-axis – ontogenetic stages: im_3 – late sub-stage of the immature stage, v_1 – initial sub-stage of the virginile stage, v_2 – intermediate sub-stage of the virginile stage, v_3 – late sub-stage of the virginile stage, g_1 – initial sub-stage of the generative stage; y-axis – participation, %.

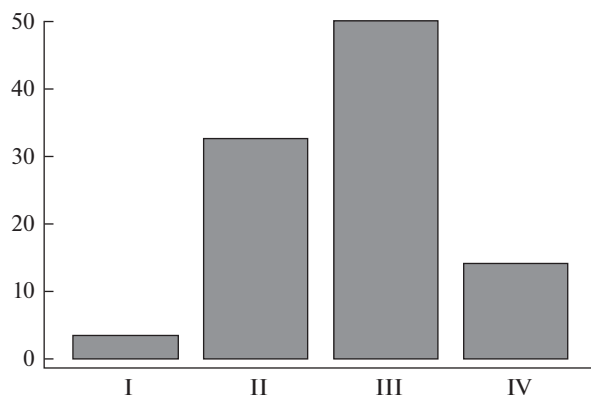


Рис. 2. Виталитетная структура первого послепожарного поколения *Picea obovata* в северотаежном кустарничково-зеленомошном елово-сосново-березовом сообществе с давностью пожара 85 лет. По горизонтали – категории жизненного состояния: I – здоровые (неугнетенные) особи, II – умеренно ослабленные (умеренно угнетенные), III – сильно ослабленные (сильно угнетенные), IV – усыхающие; по вертикали – доля участия, %.

Fig. 2. Vitality structure of the first post-fire generation of *Picea obovata* in the northern taiga Siberian spruce-Scots pine-white birch dwarf shrub-green moss community 85 years post-fire. X-axis – vitality classes: I – healthy (not oppressed) individuals, II – moderately weakened (moderately oppressed), III – severely weakened (severely oppressed), IV – dying out; y-axis – participation, %.

Таблица 1. Параметры распределений морфометрических характеристик особей *Picea obovata* (первое послепожарное поколение) в северотаежном елово-сосново-березовом сообществе с давностью пожара 85 лет

Table 1. Distribution of morphometric parameters of *Picea obovata* individuals (first post-fire generation) in the northern taiga Siberian spruce-Scots pine-white birch community 85 years post-fire

Параметр Parameter	<i>N</i>	<i>M</i>	<i>S</i>	<i>CV</i>	Min	Max	<i>A</i>	<i>E</i>
Высота, м Height, m	92	4.4	1.9	44.2	1	8.4	0.02	-0.99
Диаметр основания ствола, см Basal diameter, cm	92	7.7	3.1	40.8	1.7	14.5	0.02	-0.81
Диаметр ствола на высоте 1.3 м, см Breath height diameter, cm	86	5.3	2.3	43.7	0.8	10.2	-0.05	-0.91
Протяженность кроны, м Crown length, m	91	3.4	1.8	53.3	0.3	7.0	0.14	-1.04
Диаметр кроны, см Crown diameter, cm	91	1.5	0.5	32.7	0.3	2.9	-0.14	0.0
Текущий линейный прирост ствола, см/год Current linear trunk increment, cm/year	42	12.6	6.9	55.3	2.7	30.5	0.39	-0.53
Текущий линейный прирост боковых ветвей, см/год Current linear increment of the lateral branches, cm/year	37	6.0	2.6	43.4	1.7	11.7	0.49	-0.49

Примечание. *N* – объем выборки, *M* – среднее значение, *S* – стандартное отклонение, *CV* – коэффициент вариации, Min – минимальное значение, Max – максимальное значение, *A* – коэффициент асимметрии, *E* – коэффициент эксцесса.

Note. *N* – sample size, *M* – average, *S* – standard deviation, *CV* – coefficient of variation, Min – minimum, Max – maximum, *A* – skewness, *E* – kurtosis.

вершинностью (табл. 1); особи высотой от 2 до 7 м имеют очень близкую долю участия, составляющую от 12 до 17% (рис. 3с). Распределение высот может быть достоверно аппроксимировано нормальным распределением и распределением Вейбулла (табл. 2).

Протяженность кроны особей ели первого послепожарного поколения составляет от 0.3 до 7.0 м и отличается повышенным уровнем изменчивости (*CV* = 53%). Распределение близко к симметричному, плосковершинное (табл. 1): примерно половина всех особей имеет протяженность кроны от 1 до 4 м (рис. 4а). Распределение не аппроксимируется ни одним из теоретических распределений (табл. 2).

У такого параметра как диаметр кроны диапазон значений составляет от 0.3 до 2.9 м при среднем значении 1.5 м (табл. 1) и среднем уровне варьирования (*CV* = 33%). Кривая распределения (рис. 4б) относительно симметричная и имеет близкую к колоколообразной форму (коэффициент эксцесса равен 0). Распределение хорошо аппроксимируется нормальным распределением и распределениями Вейбулла с двумя и тремя параметрами (табл. 2).

Текущий прирост главной оси у особей ели сибирской первого послепожарного поколения в среднем составляет 12.6 см/год при диапазоне от 2.7 до 30.5 см/год (табл. 1) и отличается повышенным уровнем вариабельности (*CV* = 55%). Распределение значений этого показателя имеет умеренную положительную асимметрию и хорошо выраженную бимодальность (рис. 5а). Два максимума частот приходятся на величины прироста 6–9 и 15–18 см/год. Распределение не аппроксимируется ни одним из теоретических распределений (табл. 2).

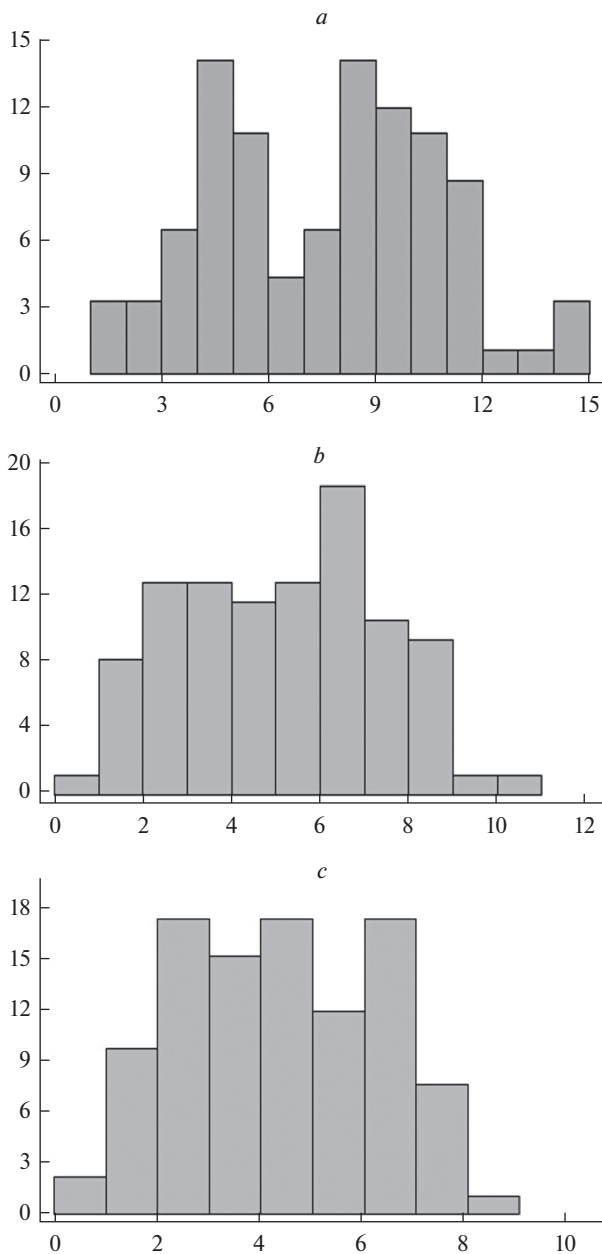


Рис. 3. Распределение особей первого послепожарного поколения *Picea obovata* по диаметру основания ствола (а), диаметру на высоте 1.3 м (b) и высоте (c) в северотаежном кустарничково-зеленомошном елово-сосново-березовом сообществе с давностью пожара 85 лет. По горизонтали – градации диаметра, см (а, b) и высоты, м (c); по вертикали – частота, %.

Fig. 3. Distribution of the first post-fire generation of *Picea obovata* by basal diameter (a), breast height diameter (b) and height (c) in the northern taiga Siberian spruce-Scots pine-white birch dwarf shrub-green moss community 85 years post-fire. X-axis – gradation of diameter, cm (a, b) and height, m (c); y-axis – frequency, %.

Таблица 2. Результаты аппроксимации распределений параметров особей *Picea obovata* теоретическими распределениями**Table 2.** The results of approximation of distributions parameters of *Picea obovata* individuals by theoretical distributions

Параметр Parameter	Нормальное распределение Normal distribution	Гамма-распреде- ление Gamma distribution	Распределение Вейбулла Weibull distribution	Распределение Вейбулла с 3 пара- метрами 3-parameter Weibull distribution
Диаметр основания ствола, см Basal diameter, cm	$\frac{7.7; 3.13^*}{0.09}$	$\frac{5.03; 0.66}{0.08}$	$\frac{2.71; 8.64}{0.20}$	$\frac{2.80; 8.87; -0.22}{0.16}$
Диаметр ствола на высоте 1.3 м, см Breath height diameter, cm	$\frac{5.3; 2.30}{0.15}$	–	$\frac{2.50; 5.94}{0.28}$	$\frac{2.96; 6.80; -0.79}{0.20}$
Высота ствола, м Height, m	$\frac{4.4; 1.94}{0.11}$	–	$\frac{2.47; 4.96}{0.11}$	$\frac{2.50; 5.01; -0.05}{0.06}$
Протяженность кро- ны, м Crown length, cm	–	–	–	–
Диаметр кроны, см Crown diameter, m	$\frac{1.48; 0.48}{0.67}$	$\frac{7.58; 5.12}{0.06}$	$\frac{3.43; 1.65}{0.63}$	$\frac{3.99; 1.89; -0.23}{0.37}$
Текущий линейный прирост ствола, см/год Current linear trunk increment, cm/year	–	–	–	–
Текущий линейный прирост боковых ветвей, см/год Current linear incre- ment of lateral branches, cm/year	$\frac{5.96; 2.59}{0.14}$	$\frac{5.20; 0.87}{0.30}$	$\frac{2.52; 6.74}{0.21}$	$\frac{1.87; 5.22; 1.33}{0.18}$

Примечание. *Над чертой – коэффициенты распределений: для нормального распределения – среднее значение и стандартное отклонение; для распределений гамма и Вейбулла – коэффициент формы и коэффициент масштаба; для распределения 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%-ном доверительном уровне).

Note. *Above the line – distribution coefficients: for the normal distribution – the mean and standard deviation; for gamma and Weibull distributions – shape and scale parameters; for the 3-parameter Weibull distribution – the shape, scale and threshold parameters. Below the line – significance level (at $P > 0.05$ hypothesis that the distribution is consistent with the theoretical distribution is confirmed at 95% confidence level).

Текущий прирост боковой оси II порядка у особей первого послепожарного поколения ели составляет от 1.7 до 11.7 см/год при среднем значении 6 см (табл. 1), т.е. он примерно в 2 раза ниже прироста главной оси и имеет более низкую вариабельность (43%). Так же как распределение величин прироста главной оси, распределение этого параметра является слабо положительно асимметричным (рис. 5b). Наиболее часто встречающиеся значения прироста лежат в области от 3 до 7 см/год (70% всех особей). Распределение с примерно одинаковой точностью может быть аппроксимировано всеми использованными для анализа теоретическими распределениями (табл. 2).

Таким образом, в изученном сообществе распределения особей ели сибирской первого послепожарного поколения по основным морфометрическим и ростовым пара-

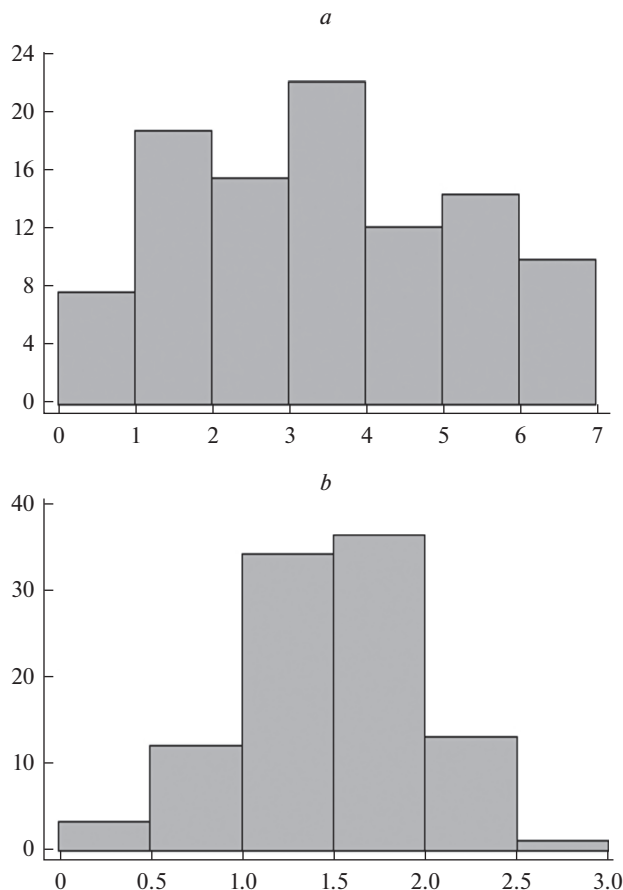


Рис. 4. Распределение особей первого послепожарного поколения *Picea obovata* по протяженности (а) и диаметру (b) кроны в северотаежном кустарничково-зеленомошном елово-сосново-березовом сообществе с давностью пожара 85 лет. По горизонтали – градации протяженности и диаметра кроны, м; по вертикали – частота, %.

Fig. 4. Distribution of the first post-fire generation of *Picea obovata* by crown length (a) and diameter (b) in the northern taiga Siberian spruce-Scots pine-white birch dwarf shrub-green moss community 85 years post-fire. X-axis – gradation of crown length and diameter, m; y-axis – frequency, %.

метрам симметричны или слабо положительно асимметричны, часто плосковершинны и в большинстве случаев могут быть с удовлетворительной точностью описаны теоретическими двускатными кривыми, среди которых наибольшей близостью к эмпирическим данным и наибольшей универсальностью отличаются кривые распределения Вейбулла.

Морфометрические параметры особей характеризуются довольно тесной линейной связью. Наиболее высокая степень взаимной положительной корреляции ($r = 0.93-0.97$; $R^2 = 0.86-0.94$; $P < 0.001$) характерна для общей высоты, диаметра основания ствола, диаметра на высоте 1.3 м и протяженности кроны. Морфометрические параметры примерно в равной мере связаны с текущим приростом ($r = 0.72-0.82$; $R^2 = 0.51-0.66$; $P < 0.001$) и возрастом особей ($r = 0.69-0.74$; $R^2 = 0.47-0.55$; $P < 0.001$). Заметно более слабой является их связь с уровнем жизненного состояния ($r = -0.37-0.52$; $R^2 = 0.13-0.27$;

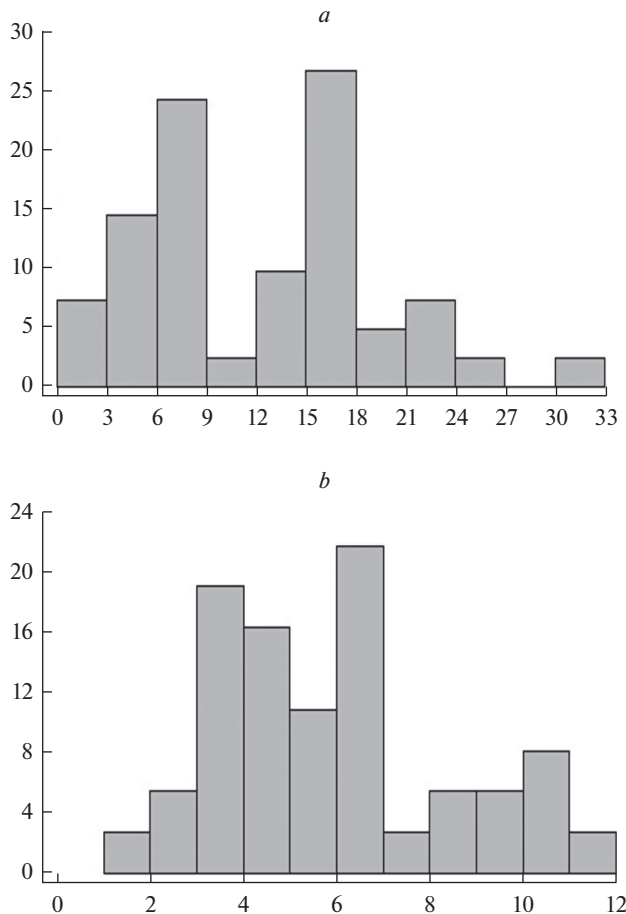


Рис. 5. Распределение особей первого послепожарного поколения *Picea obovata* по величине текущего прироста ствола (а) и боковых ветвей (b) в северотаежном кустарничково-зеленомошном елово-сосново-березовом сообществе с давностью пожара 85 лет. По горизонтали – градации прироста, см; по вертикали – частота, %.

Fig. 5. Distribution of the first post-fire generation of *Picea obovata* by the value of current increment of the trunk (a) and lateral branches (b) in the northern taiga Siberian spruce-Scots pine-white birch dwarf shrub-green moss community 85 years post-fire. X-axis – gradation of increment, cm; y-axis – frequency, %.

$P < 0.05$) (отрицательное значение коэффициента обусловлено тем, что более высокий уровень жизненного состояния соответствует более низкому ранговому значению). Связь текущего прироста с возрастом ($r = 0.56-0.60$; $R^2 = 0.32-0.36$; $P < 0.001$) и уровнем жизненного состояния особи ($r = -0.37-0.41$; $R^2 = 0.13-0.16$; $P < 0.05$) заметно слабее, чем с морфометрическими параметрами. Уровень жизненного состояния особей ели достоверно, но очень слабо связан с календарным возрастом ($r = 0.34$; $R^2 = 0.11$; $P = 0.001$) и стадией развития ($r = -0.38$; $R^2 = 0.16$; $P < 0.001$).

Варьирование особей по размерным параметрам и скорости роста зависит от двух основных факторов; возраста (времени заселения) и условий произрастания. П.В. Воробановым [21] было отмечено разнообразие вариантов начальной и конечной скорости роста особей в составе северотаежных древостоев. Основной причиной этих раз-

личий на ранних этапах послепожарного восстановления является разнообразие микрорестообитаний на гари, обусловленное неравномерным выгоранием напочвенного покрова и подстилки, что приводит в свою очередь к высокой вариабельности толщины, водоудерживающих и химических свойств субстрата [22, 23]. В дальнейшем на первый план выступает формирующаяся неоднородность ценотической среды и уровень напряженности корневой конкуренции [24–26]. Освещенность в условиях района исследований не является лимитирующим фактором. Доступность света создает возможность длительного выживания особей не только в благоприятных для роста условиях, но и при высокой напряженности корневой конкуренции и низкой скорости роста. Это приводит к формированию размерной структуры, отличающейся примерно одинаковой долей участия особей с разными морфометрическими параметрами. В то же время следует отметить и проявление тенденции к упорядочению размерной структуры, проявляющейся в бимодальности распределения текущего прироста. В дальнейшем это должно привести к формированию в составе поколения размерно и функционально обособленных групп особей. Такого рода процессы характерны как для отдельных поколений древесных растений, так и для древостоев в целом и являются результатом конкуренции на ресурсы среды [27–31].

Для исследованного поколения ели сибирской характерно не только размерное, но и онтогенетическое разнообразие: особи одного календарного возраста могут находиться на четырех-пяти разных стадиях развития: от im_3 до g_1 . Судя по онтогенетическому спектру высокая поливариантность развития особей, имеющих узкий диапазон календарного возраста (не более 20–25 лет), отмечалась в разных регионах для разных видов хвойных: ели аянской [32], пихты белокорой [33], кедра сибирского [34]. Факт отсутствия прямой (точнее тесной) связи между календарным возрастом и стадией развития конкретных особей неоднократно отмечался в литературе [2, 13]. Результаты выполненного анализа показывают, что в среднем, даже в пределах 20-летнего поколения, чем больше возраст особи (т.е. чем раньше она заселилась после пожара), тем выше вероятность ее более быстрого развития. Однако связь онтогенетического состояния и календарного возраста является относительно слабой: в исследованном сообществе стадия развития особей первого послепожарного поколения лишь на ~30% обусловлена их возрастом.

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, здоровые особи встречаются редко. Этот результат согласуется с данными многих исследователей, согласно которым особи высокой жизненности развиваются в основном на открытых или полукрытых пространствах в условиях высокого уровня освещенности и низкого уровня конкуренции [33, 35, 36]. По данным С.А. Николаевой с соавторами [34], в составе первого послепожарного поколения хвойных, даже при одновременном с лиственными заселением, представленные особи как высокой, так и пониженной и низкой жизненности. В изученном сообществе уровень жизненного состояния особей ели на 10–15% определяется их календарным возрастом и положением в онтогенетическом ряду: те из них, которые появились раньше и достигли более высокой стадии развития, имеют в среднем несколько лучшее жизненное состояние.

Следует отметить, что, по данным И.Д. Махаткова [35], которые подтверждают сделанный ранее вывод Г.Г. Левина [37], оптимальным путем развития особей древесных растений является развитие на среднем уровне жизненности (примерно соответствует умеренно ослабленным особям и, возможно, части сильно ослабленных особей в настоящем исследовании). Они формируются в условиях “умеренного фитоценотического пресса”, при котором растение способно пройти полный жизненный цикл, активно мобилизуя при этом свой биологический потенциал. Эти особи наиболее жиз-

нестойки и составляют основу господствующего компонента ценопопуляций. Трудно не согласиться с этой точкой зрения, учитывая результаты исследований по оценке виталитетной структуры древостоев лесообразующих видов в малонарушенных темнохвойных лесах [38–40].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В северотаежном елово-сосново-березовом сообществе с давностью пожара 85 лет первое послепожарное поколение ели сибирской *Picea obovata* Ledeb., состоящее из особей в возрасте 50–70 лет, отличается значительной гетерогенностью морфометрических параметров и скорости роста. Крайние значения высоты, диаметра ствола, параметров кроны, текущего прироста в пределах всего поколения различаются в 8–10 раз, у одновозрастных особей – в 3–3.5 раза. На рассматриваемой стадии сукцессии для изученного поколения характерна, с одной стороны, относительная выравненность большинства размерных распределений, т.е. близкая доля участия особей с разными размерными параметрами, с другой – начало процесса упорядочения структуры, формирования размерно (а, следовательно, и функционально) обособленных групп. Как показало выполненное исследование, возрастными различиями обусловлено в среднем около 50% варьирования высоты и диаметра и только 35% варьирования текущего линейного прироста. Это свидетельствует о том, что роль возрастного фактора в размерной дифференциации особей, еще довольно существенная на рассматриваемой стадии сукцессии, с течением времени будет снижаться.

Параметры роста и развития тесно связаны между собой, поэтому различиям в скорости роста сопутствует выраженная поливариантность онтогенеза особей первого послепожарного поколения: на рассматриваемом этапе сукцессии они находятся на пяти разных стадиях развития – от поздней иматурной до начальной генеративной. По доле участия выделяются v_1 и g_1 особи (60% всех особей). Выявленное онтогенетическое разнообразие лишь на 30% определяется возрастными различиями.

При значительном размерном и онтогенетическом разнообразии исследованному поколению присуща относительная упорядоченность виталитетной структуры. В его составе представлены особи всех категорий жизненного состояния – от здоровых (неугнетенных) до усыхающих, однако подавляющее большинство из них (80%) относится к двум категориям – умеренно и сильно ослабленных. Варьирование жизненного состояния особей ели в очень слабой степени (на 10–15%) обусловлено их возрастом и стадией развития.

Результаты выполненного исследования позволяют заключить, что роль возрастных различий (20 лет) особей первого послепожарного поколения ели сибирской в их размерной, онтогенетической и виталитетной дифференциации в процессе сукцессии снижается. Правомерно предположить, что основным фактором становится неоднородность ценотической среды и прежде всего различие локальных участков сообщества по степени напряженности корневой конкуренции. Через 85 лет после пожара медленно изменяющиеся параметры (размерные) еще сохраняют относительно высокую степень зависимости от фактора возраста, в то время как более лабильные (текущий прирост, стадия развития, жизненное состояние) в значительной мере ее утрачивают.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (тема АААА-А18-118031590075-8) при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 14-04-01394). Авторы выражают благодарность н. с. Лаборатории экологии растительных сообществ к. б. н. П.Н. Катютину за участие в сборе полевого материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). 1976. М. 216 с.
2. 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.
3. *Поливариантность* развития организмов, популяций и сообществ. 2006. Йошкар-Ола. 326 с.
4. Жукова Л.А. 2008. Роль популяционно-онтогенетического направления в сохранении биоразнообразия растений. — В сб.: Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всерос. науч. конф. Марийский гос. ун-т. Йошкар-Ола; Пушкино. С. 22–23. https://istina.msu.ru/media/publications/article/a5f/067/26761635/Zhukova_LA_2008_01.pdf
5. Жукова Л.А., Османова Г.О., Ведерникова О.П., Козырева С.В. 2011. Развитие идей А.А. Уранова в работе популяционно-онтогенетического музея Марийского государственного университета. — В сб.: Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: Материалы междунар. науч. конф., посвящ. 110-летию А.А. Уранова. Кострома. Т. 1. С. 99–103. <http://csl.isc.irk.ru/BD/Books/Пробл%20экология%20т1.pdf>
6. Мишко А.Е., Ставрова Н.И., Горшков В.В. 2018. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Picea obovata* на разных стадиях послепожарных сукцессий в северотаежных сосново-еловых лесах. — Бот. журн. 103(9.): 50–78.
7. Некрасова Т.П. 1961. Взаимоотношения сосны и ели в лесах Кольского полуострова. — В кн.: Леса Кольского полуострова и их возобновление. М. С. 63–70.
8. Никольский П.Н., Изотов И.И. 1936. Очерк растительности полосы вдоль Парандово-Ругозерского тракта (Карелия). — Тр. АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 3: 345–393.
9. Steijlen I., Zackrisson O. 1987. Long-term regeneration dynamics and successional trends in Northern Swedish coniferous forest stand. — Can. J. Bot. 65: 839–848. <https://doi.org/10.1139/b87-114>
10. Nicklasson M., Hörnberg G., Zackrisson O. 1998. Age structure and disturbance history in a boreal *Pinus-Picea* forest. — Acta Universitatis Agriculturae Sueciae. Silvustria. 52: 23 p.
11. Дырников С.А. 1984. Структура и динамика таежных ельников. Л. 174 с.
12. Работнов Т.А. 1950. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. — Проблемы ботаники. 1: 466–483.
13. Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр ценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов. — Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 2: 7–34.
14. *Диагнозы и ключи* возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. 1989. М. 102 с.
15. Ставрова Н.И., Горшков В.В., Мишко А.Е. 2017. Онтогенез ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в малонарушенных северотаежных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесах. — Бот. журн. 102(2): 163–185.
16. *Санитарные правила* в лесах СССР. 1970. М. 16 с.
17. Алексеев В.А. 1989. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев. — Лесоведение. 4: 51–57.
18. Алексеев В.А. 1990. Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем. — В кн.: Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л. С. 33–53.
19. 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. — Растит. ресурсы. 39 (4): 1–19.
20. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений: (на примере семейства Pinaceae на Урале). М. 1973. 282 с.
21. Воропанов П.В. 1950. Ельники Севера. М.; Л. 179 с.
22. Попова Э.П. 1979. О продолжительности пирогенного воздействия на свойства лесных почв. — В кн.: Горение и пожары в лесу. Ч. 3. Красноярск. С. 110–116.
23. Санников С.Н., Санникова Н.С. 1985. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М. 152 с.
24. Санников С.Н., Санникова Н.С. 2014. Лес как подземно-сомкнутая дендроценоэкосистема. — Сиб. лесн. журн. 1: 25–34. <http://сибирскийлеснойжурнал.рф/upload/iblock/b62/b62af78f6a11a64fea970b13df821c49.pdf>
25. Санникова Н.С., Санников С.Н., Петрова И.В., Мицкихина Ю.Д., Черепанова О.Е. 2012. Факторы конкуренции древостоя-эдификатора: количественный анализ и синтез. — Экология. 6: 403–409.
26. Pothier D. 2017. Relationships between patterns of stand growth dominance and tree competition mode for species of various shade tolerances. — Forest Ecology and Management. 406: 155–162. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.066>

27. *Инатов В.С.* 1968. Дифференциация древостоя I. — Вестн. ЛГУ. Сер. Биология. 21: 59–68.
28. *Инатов В.С.* 1969. Дифференциация древостоя II. — Вестн. ЛГУ. Сер. Биология. 3: 43–54.
29. *Инатов В.С.* 2010. Дифференциация деревьев в лесных сообществах. — Междисциплинарный научный и прикладной журнал “Биосфера”. 2 (4): 544–553.
30. *Fraver S., Jonsson B.G., Jönsson M., Esseen P.-A.* 2008. Demographics and disturbance; history of a boreal old-growth *Picea abies* forest. — J. Veg. Sci. 19(6): 789–798. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18449>
31. *Василенко Н.А.* 2009. Динамика строения древостоев смешанных лесов юга Дальнего Востока. — Бюл. Бот. сада-ин-та ДВО РАН. 3: 78–86. http://botsad.ru/media/oldfiles/journal/number3/number3_5.pdf
32. *Ухваткина О.Н., Комарова Т.А., Трофимова А.Д.* 2010. Онтоморфогенез ели аянской (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) в условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня. — Бюл. Бот. сада-ин-та ДВО РАН. 2010. 5: 150–158. <http://botsad.ru/media/oldfiles/journal/number5/25.pdf>
33. *Комарова Т.А.* 2011. Рост и развитие *Abies nephrolepis* (Pinaceae) в Южном Сихотэ-Алине. — Раст. ресурсы. 47(4): 19–33.
34. *Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А.* 2011. Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины. — Журн. Сиб. федерального ун-та. Биология. 4(1): 3–22. <http://elib.sfu-kras.ru/bitstream/handle/2311/2375/Nikolaeva.pdf;jsessionid=7ADA96590603CE-CD6690B8AAD9193067?sequence=1>
35. *Махатков И.Д.* 1991. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 96 (4): 79–88.
36. *Евстигнеев О.И.* 2014. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полевье. — Лесоведение. 2: 69–77.
37. *Левин Г.Г.* 1966. Возрастные изменения у растений (анализ некоторых понятий и представлений). — Бот. журн. 51(12): 1774–1795.
38. *Алексеев В.А., Ярмишко В.Т.* 1990. Влияние атмосферного загрязнения двуокисью серы с примесью тяжелых металлов на строение и продуктивность северотаежных древостоев. — В кн.: Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л. С. 105–114. https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/Les_eco/text.pdf
39. *Бебуя С.М.* 2000. Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев. — Лесоведение. 4: 35–43.
40. *Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н.* 2010. Динамика виталитетной структуры ценопопуляций *Picea obovata* Ledeb. и *Betula pubescens* Ehrh. в процессе послепожарных сукцессий северотаежных еловых лесов. — Бот. журн. 95 (11): 1550–1566.

Polyvariety of Individual Development of *Picea obovata* (Pinaceae) in Middle-Aged Pine-Spruce Forests of the Kola Peninsula

A. E. Mishko^{a, *}, N. I. Stavrova^b, V. V. Gorshkov^{b, c}

^aNorth Caucasian Regional Research Institute of Horticulture and Viticulture, Krasnodar, Russia

^bKomarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, Russia

^cSaint Petersburg State Forest Technical University, St. Petersburg, Russia

*e-mail: mishko-alisa@mail.ru

Abstract—Studies were carried out on the territory of the Kola Peninsula in the Siberian spruce-Scots pine-white birch dwarf shrub-green moss community 85 years post-fire, representing one of the stages of post-fire restoration of dwarf shrub-green moss Scots pine-Siberian spruce forests (*Pineto-Piceetum empetroso-myrtilloso-hylocomiosum*). The object of the study was Siberian spruce (*Picea obovata* L.) of the first post-fire generation (a model sampling of 92 individuals) aged 50 to 72 years. The dimensional, ontogenetic and vital diversity of the generation has been analyzed. The increased variability in the majority of the evaluated parameters was revealed ($CV = 40\text{--}55\%$). It is shown that the extreme values of height, trunk diameter, crown parameters and current linear increment within the whole generation differ by 8–10 times, and for one-aged individuals – by 3–3.5 times.

At the considered stage of succession, for the studied generation, a relative evenness of the distributions of the majority of the dimensional parameters was observed, i.e. the proportions of individuals with different dimensional parameters are roughly the same. On the other hand, the process of structure ordering begins: dimensionally and, therefore, functionally isolated groups are formed. The study showed that on average, about 50% of the variation in

height and diameter, and only 35% of the variation in the current linear increment is due to age differences. This indicates that the age factor in the dimensional differentiation of individuals is still quite significant at the studied stage of succession, though its significance will be decreasing over time. The parameters of growth and development are closely related, therefore, differences in the growth rate are accompanied by a pronounced multivariate in ontogenesis of the first post-fire generation. At the studied stage of succession five different development stages of Siberian spruce individuals are observed – from the late immature to the initial generative. v_1 and g_1 individuals are distinguished by high proportion of their participation (60%). Only 30% of the revealed ontogenetic diversity is determined by age differences. While having a significant dimensional and ontogenetic diversity, the investigated generation has a relatively ordered vitality structure. It consists of individuals of all vitality classes from healthy (not oppressed) to dying out, but the majority (80%) of the trees belongs to moderately and severely weakened categories. Variety in the vitality status of Siberian spruce individuals is determined by their age and ontogenetic stage for 10–15% only.

It may be concluded that the role of age differences (20 years) in individuals of the first post-fire generation of Siberian spruce in their dimensional, ontogenetic and vitality differentiation decreases during succession. It is possible to assume that the main factor is the heterogeneity of the coenotic environment, and, first of all, the local differences in the intensity of the root competition. 85 years after the fire, the slowly changing (dimensional) parameters still retain a relatively high dependence on the age factor, while the more labile ones (current increment, developmental stage, vitality status) are less dependent.

Keywords: Scots pine–Siberian spruce forest, *Picea obovata* L., the first post-fire generation, structural multivariate, dynamic multivariate, northern taiga.

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the Komarov botanical institute state assignment (theme AAAA-A18-118031590075-8) with the financial support from the Russian Foundation for Basic Research (project № 14-04-01394). The authors are grateful to P.N. Katyutin, the scientific researcher of the Laboratory of Ecology of Plant Communities, for participation in field data collection.

REFERENCES

1. *Tsenopopulatsii* rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura) [Plant coenotic populations (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 216 p. (In Russian)
2. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M. 1999. Ontogeny of a tree. – *Botanicheskiy Zhurnal*. 84 (12): 8–19.
3. *Polivariantnost* razvitiya organizmov, populyatsiy i soobshchestv. 2006. [Multivariate of development of organisms, populations and communities]. Yoshkar-Ola. 326 p. (In Russian)
4. Zhukova L.A. 2008. Rol populyatsionno-ontogeneticheskogo napravleniya v sohraneniі bioraznoobraziya rasteniy [The role of the population-ontogenetic approach in the conservation of plant biodiversity]. – In: *Principy i sposoby sohraneniya bioraznoobraziya: materialy III Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii*. Yoshkar-Ola; Pushchino. P. 22–23. (In Russian) https://istina.msu.ru/media/publications/article/a5f/067/26761635/Zhukova_LA_2008_01.pdf
5. Zhukova L.A., Osmanova G.O., Vedernikova O.P., Kozyreva S.V. 2011. Razvitie idey A. A. Uranova v rabote populyatsionno-ontogeneticheskogo muzeya Mariyskogo gosudarstvennogo universiteta [Development of A.A. Uranov's ideas in the studies of the population-ontogenetic museum of the Mari State University]. – In: *Sovremennye problemy populyatsionnoy ekologii, geobotaniki, sistematiki i floristiki: materialy mezhdunarod. nauch. konferentsii, posvyashch. 110-letiyu A.A. Uranova*. Kostroma. V. 1. P. 99–103. <http://csl.isc.irk.ru/BD/Books/Пробл%20экология%20т1.pdf>
6. Mishko A.E., Stavrova N.I., Gorshkov V.V. 2018. Ontogenetic structure of *Picea obovata* Ledeb. ceno-populations on different stages of postfire succession in northern taiga forests. – *Botanicheskiy Zhurnal*. 109 (9): 50–78. (In Russian)

7. *Nekrasova T.P.* 1961. Vzaimootnosheniya sosny i eli v lesah Kolskogo poluostrova [Pine–spruce interaction in the Kola Peninsula forests]. In: Lesa Kolskogo poluostrova i ikh vozobnovleniye. Moscow. P. 63–70. (In Russian)
8. *Nikolskiy P.N., Izotov I.I.* 1936. Ocherk rastitelnosti polosy vdol Parandovo-Rugozerskogo trakta (Kareliya). [An outline of the vegetation of the strip along the Parandovo-Rugozersky road (Karelia)]. – Trudy Botanicheskogo Instituta AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. 3: 345–393. (In Russian)
9. *Steijlen I., Zackrisson O.* 1987. Long-term regeneration dynamics and successional trends in Northern Swedish coniferous forest stand. *Can. J. Bot.* 65: 839–848. <https://doi.org/10.1139/b87-114>
10. *Nicklasson M., Hörnberg G., Zackrisson O.* 1998. Age structure and disturbance history in a boreal *Pinus-Picea* forest. – *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae. Silvustria.* 52: 23 p.
11. *Dyrenkov S.A.* 1984. Struktura i dinamika taezhnykh yelnikov [Structure and dynamics of the boreal spruce forests]. Leningrad. 174 p. (In Russian)
12. *Rabotnov T.A.* 1950. Voprosy izucheniya sostava populyatsiy dlya tseley fitotsenologii [The problems of studying population composition for the purposes of phytocenology]. – *Problemy botaniki.* 1: 466–483. (In Russian)
13. *Uranov A.A.* 1975. Vozrastnoy spektr tsenopopulyatsii kak funktsii vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [The age spectrum of coenopopulations as a function of time and energy wave processes]. – *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskyye nauki.* 2: 7–34. (In Russian)
14. *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derevyia i kustarniki.* 1989. [Diagnoses and keys of age-specific states of forest plants. Trees and shrubs]. Moscow. 102 p. (In Russian)
15. *Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Mishko A.E.* 2017. Ontogeny of *Picea obovata* (Pinaceae) in old-growth northern taiga dwarf shrub-green moss pine-spruce forests. – *Botanicheskii Zhurnal.* 102 (2): 163–185. (In Russian)
16. *Sanitarnye pravila v lesakh SSSR.* 1970. [The USSR sanitary forest regulations]. Moscow. 16 p. (In Russian)
17. *Alekseev V.A.* 1989. Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya derevyev i drevostoyev [Diagnosis of the vital state of trees and stands]. – *Lesovedenie.* 4: 51–57. (In Russian)
18. *Alekseev V.A.* 1990. Nekotoryye voprosy diagnostiki i klassifikatsii povrezhdennykh zagryazneniem lesnykh ekosistem [Some problems in the diagnosis and classification of damaged forest ecosystems]. – In: *Lesnye ekosistemy i atmosfernoye zagryazneniye.* Leningrad. P. 38–54. (In Russian)
19. *Yarmishko V.T., Gorshkov V.V., Stavrova N.I.* 2003. *Pinus sylvestris* L. vital state structure in the tree layer of pine forest with different degree and type of anthropogenic disturbance (Kola Peninsula). – *Rastitelnye resursy.* 39 (4): 1–19. (In Russian)
20. *Mamayev S.A.* 1973. Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy (na primere semeystva Pinaceae na Urale) [Forms of intraspecific variability in woody plants (by the example of the family Pinaceae in the Urals)]. Moscow. 282 p. (In Russian)
21. *Voropanov P.E.* 1950. Yelniki Severa [Spruce forests of the North]. Moscow-Leningrad. 179 p. (In Russian)
22. *Popova E.P.* 1979. O prodolzhitelnosti pirogennogo vozdeystviya na svoystva lesnykh pochv. [On the duration of the fire-induced effect on forest soil properties]. *Goreniye i pozhary v lesu.* 3. Krasnoyarsk: 110–116.
23. *Sannikov S.N., Sannikova N.S.* 1985. Ekologiya yestestvennogo vozobnovleniya sosny pod pologom lesa [Ecology of natural pine regeneration under forest canopy]. Moscow. 152 p. (In Russian)
24. *Sannikov S.N., Sannikova N.S.* 2014. Forest as underground-closed dendroecosystem. – *Siberian J. of Forest Science.* 1: 25–34. (In Russian)
<http://xn--80abmehbaibgnewcmzjeef0c.xn--p1ai/upload/iblock/b62/b62af78f6a11a64fea970b13df821c49.pdf>
25. *Sannikova N.S., Sannikov S.N., Petrova I.V., Mishchihina Ju.D., Cherepanova O.E.* 2012. Competition factors of edicator tree stand: Quantitative analysis and synthesis. – *Russian J. Ecology.* 43(6): 426–432. <https://doi.org/10.1134/S1067413612060070>
26. *Pothier D.* 2017. Relationships between patterns of stand growth dominance and tree competition mode for species of various shade tolerances. – *Forest Ecology and Management.* 406: 155–162. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.066>
27. *Ipatov V.S.* 1968. Differentsiatsiya drevostoya I [Tree stand differentiation I]. – *Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya.* 21: 59–68. (In Russian)
28. *Ipatov V.S.* 1969. Differentsiatsiya drevostoya II [Tree stand differentiation II]. – *Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya.* 3: 43–54. (In Russian)
29. *Ipatov V.S.* 2010. Tree differentiation in forest tree communities. – *Biosfera.* 2 (4): 544–553. (In Russian)
30. *Fraver S., Jonsson B.G., Jönsson M., Esseen P.-A.* 2008. Demographics and disturbance history of a boreal old-growth *Picea abies* forest. – *J. Veg. Sci.* 19(6). P. 789–798. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18449>

31. *Vasilenko N.A.* 2009. Dynamics of stand structure in mixed forests of the southern Far East. – *Bulleten Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN.* 3: 78–86. (In Russian) http://botsad.ru/media/oldfiles/journal/number3/number3_5.pdf
32. *Ukhvatkina O.N., Komarova T.A., Trofimova A.D.* 2010. Ontomorfogenez yeli ayanskoy (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) v usloviyakh srednegornogo poyasa Yuzhnogo Sikhote-Alinya [Ontomorphogenesis of *Picea ajanensis* (Lindl., Et Gord.) Fisch. Ex Carr. in the mid-mountain belt of the Southern Sikhote-Alin]. – *Bulleten Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN.* 5: 150–158. (In Russian) <http://botsad.ru/media/oldfiles/journal/number5/25.pdf>
33. *Komarova T.A.* 2011. Growth and development of *Abies nephrolepis* (Pinaceae) in the Southern Sikhote-Alin mountains. – *Rastitelnye resursy.* 47(4): 19–33. (In Russian)
34. *Nikolaeva S.A., Velisevich S.N., Savchuk D.A.* 2011. Ontogeny of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* du Tour) in Southeastern West Siberian Plain. – *J. of Siberian Federal University. Biology.* 4(1): 3–12. (In Russian) <http://elib.sfu-kras.ru/bitstream/handle/2311/2375/Nikolaeva.pdf;jsessionid=7ADA96590603CE-CD6690B8AAD9193067?sequence=1>
35. *Makhatkov I.D.* 1991. Polivariation of the *Abies sibirica* ontogenesis]. – *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 96 (4): 79–88. (In Russian)
36. *Yevstigneyev O.I.* 2014. Ontogenesis polyvariancy of Scotch pine in Bryansk Polesia. *Lesovedenie.* 2: 69–77. (In Russian)
37. *Levin G.G.* 1966. Vozrastnye izmeneniya u rastenij (analiz nekotorykh ponyatiy i predstavleniy) [Age changes in plants (analysis of some concepts and ideas)]. – *Botanicheskiy Zhurnal.* 51(12): 1774–1795. (In Russian)
38. *Alekseev V.A., Yarmishko V.T.* 1990. Vliyanie atmosfernogo zagryazneniya dvuokisyom sery s primesyu tyazhelykh metallov na stroenie i produktivnost severotaezhnykh drevostoev [Impact of air pollution with sulfur dioxide and heavy metals on the structure and productivity of northern taiga stands]. In: *Lesnye ekosistemy i atmosfernoye zagryaznenie.* Leningrad. P. 105–114. (In Russian) https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/Les_eco/text.pdf
39. *Bebiya S.M.* 2000. Differentsiatsiya derevyev v lesu, ih klassifikatsiya i opredeleniye zhiznennogo sostoyaniya drevostoev [Differentiation of trees in the forest, their classification and determination of the vital state of stands]. – *Lesovedeniye.* 4: 35–43. (In Russian)
40. *Stavrova N.I., Gorshkov V.V., Katyutin P.N.* 2010. Dynamics of vitality structure of *Picea obovata* and *Betula pubescens* coenopopulations during postfire succession in northern taiga spruce forest. – *Botanicheskiy Zhurnal.* 95 (11): 1550–1566. (In Russian)