

## **ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСТОЯНИЯ ДЕРЕВЬЕВ: ОБЗОР**

*О.И. Евстигнеев<sup>1</sup>, В.Н. Коротков<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>*Заповедник «Брянский лес», 242180 Нерусса, Брянская обл., quercus\_eo@mail.ru*

<sup>2</sup>*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 119991, Москва, 1-12 Ленинские горы, korotkovv@list.ru*

Статья, опираясь на концепцию биологического возраста растений, разработанную российскими учеными, знакомит читателя с онтогенетическими состояниями, которые выделяются в индивидуальном развитии деревьев: семенами, проростками, ювенильными особями, имматурными (2 подгруппы), виргинильными (2 подгруппы), молодыми, средневозрастными и старыми генеративными, а также сенильными особями. Дана подробная характеристика этих состояний. Онтогенетические состояния выделяются на основе комплекса качественных и количественных признаков растений. К качественным признакам относятся: наличие или отсутствие эмбриональных, ювенильных, полувзрослых или взрослых структур; способность индивида к семенному и вегетативному размножению; соотношение процессов новообразования и отмирания в побеговой и корневой системах. К количественным признакам принадлежат: календарный возраст, высота надземной части, диаметр ствола на уровне 1.3 м и в его основании, высота очищения ствола от нижних сучьев, протяженность трещиноватой коры на стволе, длина и ширина кроны, порядок ветвления в побеговой системе, длина годичного побега по главной оси и на боковой ветви, число семязачатков и др. Основная ценотическая роль семян – в расселении популяции, проростков – в приживании в сообществе, ювенильных – в адаптации к травостою, имматурных – в приспособлении к ярусу подлеска, а виргинильных – ко второму ярусу древостоя, генеративных – в создании ценотической среды и в производстве семян, а сенильных – в постепенном освобождении дополнительных ресурсов (света, пространства и т.п.) для подрастающего поколения.

Ключевые слова: дерево, биологический возраст, онтогенетическое состояние, онтогенез, старение деревьев

В основе демографии растений лежит возрастная дифференциация особей, которая необходима для исследования структуры и динамики популяций. При этом фитоценологи проводят возрастное деление путем определения календарного возраста [1-3]. Календарный (абсолютный) возраст – отрезок астрономического времени с момента возникновения особи до момента исследования. Однако трудами Т.А. Работнова [4] и его последователей [5-9] обоснован и развит подход к возрастной дифференциации особей, основанный на изучении онтогенеза организмов от рождения до смерти. Этот метод предусматривает разделение индивидуального развития на этапы – онтогенетические состояния, которые отражают биологический возраст растения. Применение концепции биологического возраста обусловлено двумя причинами: 1) особи одного кален-

дарного возраста могут находиться на разных этапах онтогенетического развития; 2) особи одного онтогенетического состояния могут быть разного календарного возраста [10-12]. Асинхронность развития особей определяется, как правило, разными условиями существования. Это означает, что сравнительную оценку роли деревьев в сообществе логичнее связывать не с календарным возрастом, а с уровнем индивидуального развития, его онтогенетическим состоянием. Начиная с работ Л.Б. Заугольной [13, 14], концепция биологического возраста получила распространение среди российских демографов растений, которые изучают популяции деревьев, а также организацию лесных сообществ [15-21]. Однако определение календарного возраста до сих пор доминирует в лесоведении, а в зарубежной литературе проблеме биологического возраста деревьев посвящены единичные работы [22-24].

Задача статьи – опираясь на концепцию биологического возраста растений, разработанную российскими учеными, познакомить читателя с онтогенетическими состояниями, которые выделяются в индивидуальном развитии деревьев.

### Результаты

Согласно концепции биологического возраста онтогенетические стадии универсальны для растений разных жизненных форм, в том числе для деревьев [14, 25-32]. Онтогенез разных видов деревьев подразделяется на 4 периода и 9 стадий: 1) латентный период (семена); 2) прегенеративный период (проростки, ювенильные, имматурные и виргинильные); 3) генеративный период (молодые, средневозрастные и старые); 4) постгенеративный период (сенильные) (табл. 1).

Таблица 1

Онтогенетические периоды и онтогенетические состояния деревьев [8, 33]

Онтогенетический период	Онтогенетическое состояние	Индекс
1. Латентный	(1) Семя	<i>se</i>
2. Прегенеративный	(2) Проросток	<i>p</i>
	(3) Ювенильное	<i>j</i>
	(4) Имматурное	<i>im</i>
	(5) Виргинильное	<i>v</i>
	3. Генеративный	(6) Молодое
	(7) Средневозрастное	<i>g2</i>
	(8) Старое	<i>g3</i>
4. Постгенеративный	(9) Сенильное	<i>s</i>

Онтогенетические состояния выделяются на основе комплекса качественных и количественных признаков растений. К качественным признакам дерева относятся: наличие или отсутствие эмбриональных, ювенильных, полувзрослых или взрослых структур; способность индивида к семенному и вегетативному размножению; соотношение процессов новообразования и отмирания в побеговой и корневой системах. К количественным признакам принадлежат: календарный возраст, высота надземной части, диаметр ствола на уровне 1.3 м и в его основании, высота очищения ствола от нижних сучьев, протяженность трещиноватой коры на стволе, длина и ширина кроны, порядок ветвления в побеговой системе, длина годовичного побега по главной оси и на боковой ветви, число семязачатков и др. [14, 33, 34].

Каждое онтогенетическое состояние обычно включает особи разных уровней жизненности. Жизненность – это свойство растений, которое проявляется в мощности особей и в различных перспективах их развития [10]. У деревьев выделяют, как правило, три уровня жизненности: нормальную, пониженную и низкую (сублетальную). Это связано с разнообразием ценологических и экологических условий. Группы по жизненности дифференцируются преимущественно на основе количественных признаков [33, 35-37].

Далее подробно описываются морфологические, а иногда и физиологические перемены, которые переживают деревья разной жизненности с переходом из одного онтогенетического состояния в другое.

**Латентный период.** Представлен покоящимися семенами (*se*). Период начинается с момента опадения семян с дерева и заканчивается их прорастанием. Покой семян у деревьев бывает двух типов: вынужденный и врожденный. Вынужденный покой характерен для семян, которые готовы к прорастанию, но их рост тормозится неблагоприятными экологическими и ценологическими обстоятельствами. Этот тип покоя отмечен у *Acer platanoides* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., виды *Betula*, *Fagus sylvatica* L., *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L., *Quercus robur* L., *Salix caprea* L., виды *Ulmus*. Их семена могут прорасти в сезон семеношения. Однако, если отсутствуют условия, необ-

ходимые для развития проростков, семена ивы и осины теряют всхожесть в течение 1-3 месяцев. У вяза и клена остролистного жизнеспособные семена в почве обычно сохраняются только до первой весны после семеношения, у бука – до второй, у дуба – до третьей, а у сосны, ели, ольхи и березы семена могут пролежать в почве 5 лет и более [38-40]. Врожденный покой семян обусловлен внутренними причинами – их созреванием. В этом случае первые проростки появляются только на следующий год после плодоношения. При этом отдельные семена *Fraxinus excelsior* L., *Carpinus betulus* L. и *Tilia cordata* Mill. могут созревать в почве 6 лет, *Sorbus aucuparia* L. – 5 лет, а у *Malus sylvestris* Mill., *Acer campestre* L. и *A. tataricum* L. все семена прорастают в ближайшую весну [33, 41]. Таким образом, в популяциях отдельных деревьев прорастание семян растягивается на некоторое число лет. Это может скомпенсировать слабый урожай в отдельные годы.

С латентным периодом связана и другая важная сторона жизни дерева – расселение. Оно позволяет популяции занимать освободившиеся участки и расширять площадь обитания, равномерно распределять особи по территории и снижать внутривидовую конкуренцию, уходить от изменившихся ценотических условий и возобновлять участие в сукцессионных циклах растительности. Семена многих деревьев входят в состав более сложного образования – диаспоры. Диаспора, или зачаток, – часть растения, которая обеспечивает воспроизведение, размножение и расселение вида [42]. Деревья по преобладающим адаптациям диаспор к агентам расселения делятся на две группы: анемо- и зоохорные.

Зачатки анемохорных видов разнообразны по морфологии (рис. 1) и способам перемещения по воздуху. Диаспора кленов – мерикарпий, представленный крылаткой. Это односемянный фрагмент плода. Он формируется при дроблении ценокарпной двукрылатки. Диаспора *Ulmus glabra* Huds., *Fraxinus excelsior* и *Betula pendula* Roth – ценокарпный плод в виде семянки с крыловидными выростами околоплодника [43]. Это образование также называют крылаткой. У вязов крылатка представлена дисковидным крылом, у ясеня – однобоким крылом, а у березы – двумя симметричными крыльями (рис. 1). Диаспо-

ра *Salix caprea* и *Populus tremula* – семя с хохолком из длинных волосков, выросших из семеножки. У *Tilia cordata* при анемохорном способе расселения функцию диаспоры выполняет соплодие с крыловидным кроющим листом соцветия, а у *Carpinus betulus* – ценокарпный орех вместе с листовидной трехлопастной плюской. Диаспора *Picea abies* и *Pinus sylvestris* – семя, снабженное крыловидным придатком, который образуется из поверхностных тканей семенной чешуи [44, 45]. Центр тяжести диаспор клена, ясеня, граба, липы, ели и сосны смещен к одному из концов. Благодаря этому зачатки вращаются винтообразно. У плодов вяза и березы точка тяжести близка к геометрическому центру. В результате диаспоры медленно планируют. Планирующий полет характерен также для ивы и осины, поскольку центр тяжести лежит ниже хохолка. Эти приспособления позволяют семенам ивы и осины отлетать от материнского дерева на 1-2 км [46]; ели, березы и сосны – на 500 м [47-49]; граба, вяза шершавого и клена остролистного – на 200 м, ясеня – на 120 м, клена полевого – на 100 м, а липы – на 80 м [50].

По преобладающим формам диссеминации зоохорные виды делятся на две группы: эндо- и синзоохорные. К первой относятся *Sorbus aucuparia* и *Malus sylvestris*. Их диаспоры, сочные яблоки, поедаются позвоночными животными. При этом большинство семян проходят через пищеварительный тракт неповрежденными [51]. Крупные копытные и медведь могут перемещать семена яблони и рябины в массовом количестве на расстояние до 1 км. Диаспоры синзоохорных видов, например, желуди *Fagus sylvatica* и *Quercus robur*, активно растаскиваются животными в гнезда или в кладовые. При этом часть семян теряется, а некоторые запасы остаются недоиспользованными. Мелкие мышевидные грызуны могут перенести желуди от материнского растения на 25 м, поползень – на 100 м, а сойка – на 450 м [17].

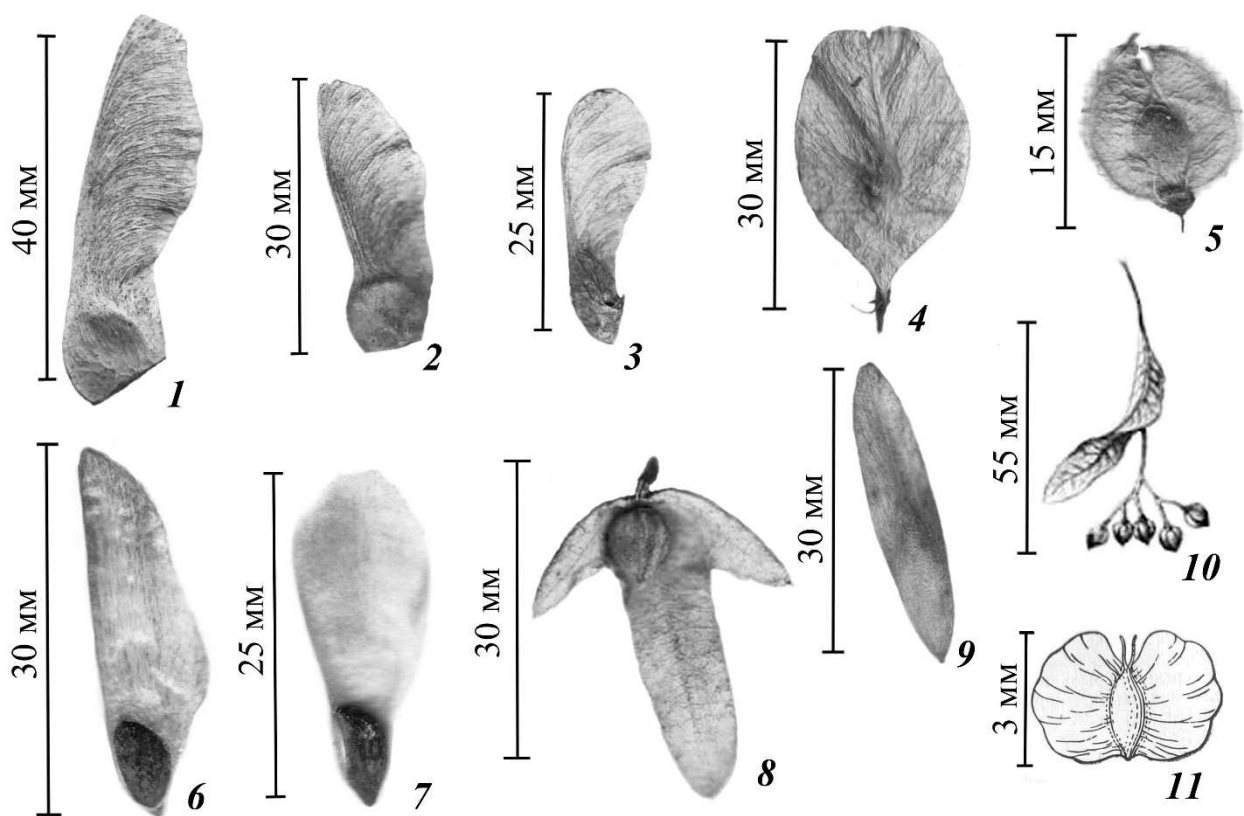


Рис. 1. Примеры диаспор: 1 – *Acer platanoides*, 2 – *A. campestre*, 3 – *A. tataricum*, 4 – *Ulmus glabra*, 5 – *U. laevis*, 6 – *Pinus sylvestris*, 7 – *Picea abies*, 8 – *Carpinus betulus*, 9 – *Fraxinus excelsior* L., 10 – *Tilia cordata*, 11 – *Betula pendula*

**Прегенеративный период.** В этом периоде в жизни дерева выделяют четыре онтогенетических состояния: проросток, ювенильное, имматурное и виргинильное.

**Проростки, или всходы (р).** Этими терминами обозначают растения от стадии прорастания и до образования эпикотиля и первых ювенильных листьев. Эпикотиль, или надсемядольное колено, – междуузлие между семядольным узлом и узлом первого листа. В строении проростка отчетливо выражены структуры зародыша: семядоли, почечка, корешок и гипокотиль. Семядоля – первый листовой орган растения в семени, который возникает на апикальном полюсе зародыша до начала формирования почечки. Почечка – верхушечная почка сначала зародыша, а затем проростка. Она содержит обычно зачаток эпикотиля и примордии первых листьев. Гипокотиль, или подсемядольное колено, – уча-

сток стебля между семядольным узлом и корешком [52]. Для деревьев характерно два типа прорастания семян: надземное и подземное.

Надземное прорастание чаще встречается у растений с относительно мелкими семенами. Питательных веществ, запасенных в семядолях, хватает только для формирования гипокотилия и для закрепления корня в почве. В этом случае выгоднее надземное прорастание, при котором семядоли быстро выносятся на дневную поверхность, зеленеют, начинают фотосинтезировать и поставлять пластические вещества для развития проростка. Первым появляется корешок. Затем гипокотиль образует петлеобразный изгиб, который пробивает слой почвы. Меристематическая верхушка побега остается скрытой между семядолями. Выйдя из-под земли, гипокотиль выпрямляется и вытаскивает семядоли, иногда вместе с покровами семени. На свету семядоли зеленеют, а заключенная между ними почка дает начало следующим метамерам первичного, или главного, побега [53].

Облик всходов с надземным прорастанием определяют число и форма семядолей, а также особенности роста главного побега (рис. 2). У голосеменных растений число семядолей разное: у *Pinus sylvestris* – от 4 до 8, у *Picea abies* – от 7 до 9, а у *Pinus sibirica* Du Tour – от 10 до 15 [54]. Семядоли обычно линейные. У двудольных в основном две семядоли. Форма семядолей разная: у *Acer platanoides* и *Fraxinus excelsior* – продолговато-ланцетная, у *Carpinus betulus*, *Ulmus glabra* и *U. laevis* – обратно-яйцевидная, у *Fagus sylvatica* – полулунная, у *Salix caprea* – широкоэллиптическая, у *Tilia cordata* – пальчато-семираздельная (рис. 2).

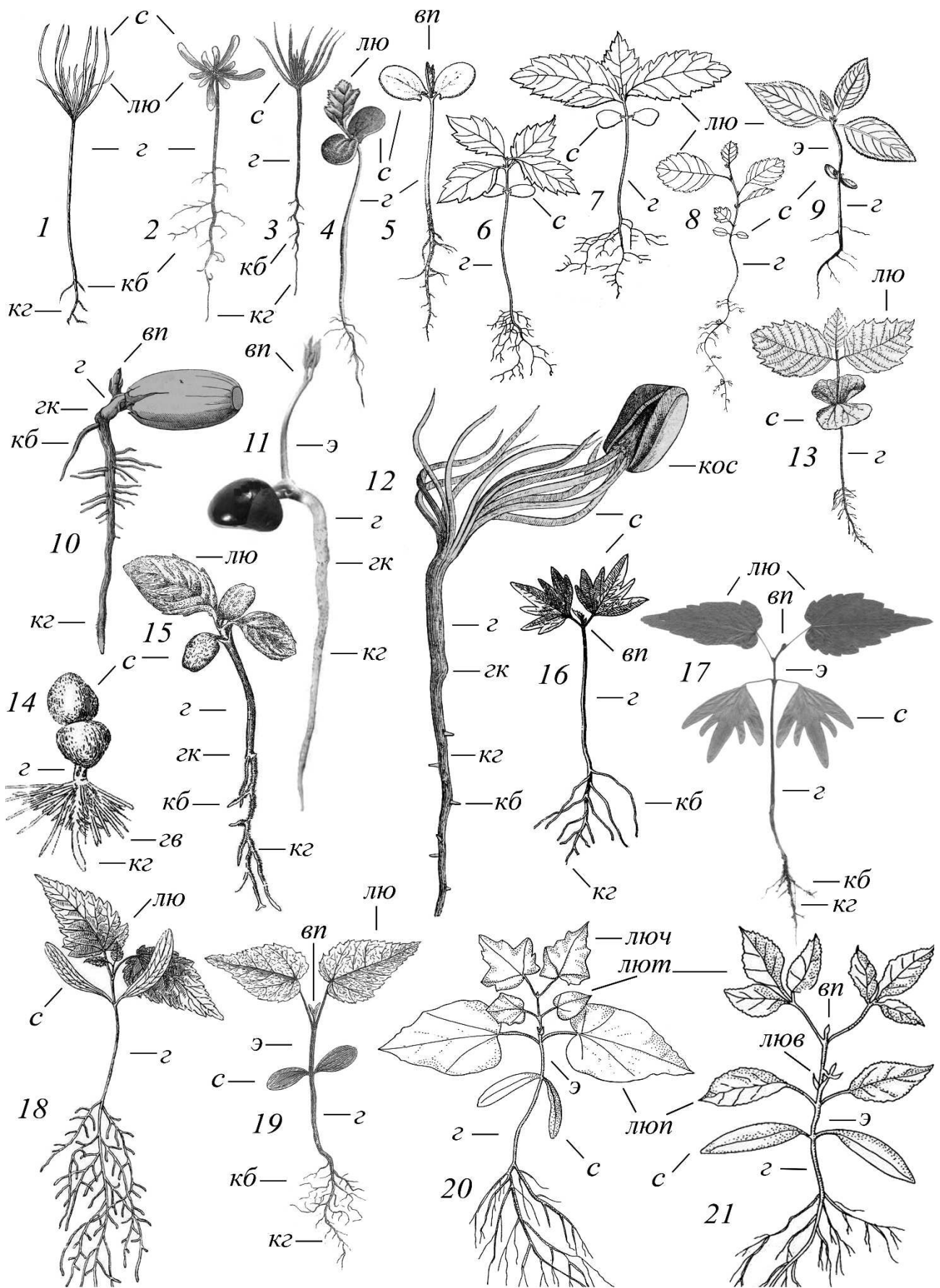


Рис. 2. Проростки. 1 – *Pinus sylvestris* (длина проростка – 8 см), 2 – *Abies sibirica* (4 см), 3 – *Larix sibirica* (5 см), 4 – *Carpinus betulus* (5 см), 5 – *Ulmus laevis* (июнь, 5 см), 6 – *U. laevis* (ав-



густ, 6 см), 7 – *U. glabra* (6 см), 8 – *Alnus glutinosa* (5 см), 9 – *Padus avium* (6 см), 10 – *Quercus robur* (10 см), 11 – *Aesculus hippocastanum* (15 см), 12 – *Pinus sibirica* (9 см), 13 – *Fagus sylvatica* (9 см), 14 – *Salix caprea* (май, 1 см), 15 – *S. caprea* (июнь, 4 см), 16 – *Tilia cordata* (май, 9 см), 17 – *T. cordata* (август, 11 см), 18 – *Acer pseudoplatanoides* (15 см), 19 – *A. tataricum* (14 см), 20 – *A. platanoides* (16 см), 21 – *Fraxinus excelsior* (15 см). Обозначения: *вп* – верхушечная почка, *г* – гипокотиль, *гв* – волоски, сформированные из эпидермальных клеток гипокотыля, *гк* – граница между гипокотилем и корнем, *кб* – корень боковой, *кг* – корень главный, *кос* – кожура семени, *лю* – листья (хвоя) ювенильные, *люв* – вторая пара ювенильных листьев, *люп* – первая пара ювенильных листьев, *лют* – третья пара ювенильных листьев, *люч* – четвертая пара ювенильных листьев, *с* – семядоли, *э* – эпикотиль.

Источники и авторы рисунков: 1 – Н.А. Татаренкова; 2-4, 10, 12, 13, 16, 18, 19 – [55]; 5 – [56]; 6, 7 – [57]; 8 – К.В. Беляков; 9 – [58]; 11, 17 – О.И. Евстигнеев; 14, 15 – [59]; 20, 21 – [60]

В год прорастания при хороших условиях из верхушечной почки, расположенной между семядолями, может продолжить развитие первичный побег. На нем формируются листья ювенильного типа. Они отличаются от взрослых формой и размещением на стебле. Первый вариант листорасположения – по спирали. Он характерен для *Abies sibirica* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, у которых многочисленные ювенильные листья представлены линейными хвоинками. Второй вариант – очередное расположение (частный вариант спирального). Оно свойственно *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Salix caprea*, *Tilia cordata*. У этих видов на свету может сформироваться до пяти ювенильных листьев, а в затенении – только один. Ювенильные листья *Tilia cordata*, в отличие от взрослых, удлинено-яйцевидные (рис. 2, 17), иногда трехлопастные, у *Betula pendula* – тройчатолопастные с зубчатым краем, опушенные, у *Carpinus betulus* и *Alnus glutinosa* – яйцевидные, на верхушке коротко заостренные. Третий вариант листорасположения – супротивный. Здесь выделяется две группы видов. Одна – *Fagus sylvatica* L., *Salix alba* L., *S. fragilis* L., *Ulmus glabra* и *U. laevis*. У этих видов листья ювенильного типа расположены супротивно, а взрослые – очередно. Другая группа – *Acer campestre*, *A. platanoides*, *A. pseudoplatanoides* L., *A. tataricum*, *Fraxinus excelsior*. Все листья этих видов как ювенильные, так и взрослые расположены супротивно. Форма ювенильных листьев *A. campestre* – широкояйцевидная, *A. tataricum* и *A. pseudoplatanoides* – яйцевидная. Е.А. Кондратьева-Мельвиль [60] описала у *Acer platanoides* и *Fraxinus excelsior* несколько вариантов ювенильных листьев.

У *A. platanoides* первая пара ювенильных листьев, которая принадлежит эпикотилу, крупная и широкояйцевидная, вторая пара – недоразвитая, чешуевидная, расположенная на укороченном метамере, третья и четвертая пары – пальчато-лопастные мелкие (рис. 2, 20). У проростков *F. excelsior* первая пара ювенильных листьев однолисточковая, вторая – чешуевидная, которая развивается на укороченном метамере, третья пара – сложная с тремя листочками (рис. 2, 21). Вторая пары листьев клена и ясеня не может сформировать полноценную листовую пластинку, поскольку закладывается и формируется во время усиленного роста корня и активного развития первой пары листьев [60]. При световом дефиците видимый рост верхушечной почки задерживается и проростки клена до конца вегетации остаются с одной парой широкояйцевидных листьев, а ясень – с одной парой простых продолговато-ланцетных листьев.

Всходы достаточно теневыносливы, поскольку формируют теневую структуру листьев и фотосинтезируют при низкой освещенности. У ряда видов деревьев теневая структура ювенильных листьев сохраняется даже на свету. Это свидетельствует о том, что признак закреплен генетически [26, 82]. Длительность состояния проростка у деревьев с наземным прорастанием определяется интервалом времени от прорастания до отмирания семядолей и, как правило, ограничена первым вегетационным сезоном [33].

Подземное прорастание чаще встречается у деревьев с крупными семенами (*Quercus robur*, *Aesculus hippocastanum* L.). Их семена активно запасают мышечные грызуны в норах и в почвенных ходах. В этих обстоятельствах выгоднее подземное прорастание, при котором семядоли не выносятся на дневную поверхность. Всходы имеют особые приспособления к прорастанию. У дуба, как и у всех древесных растений, первоначально трогаются в рост главный корень и гипокотиль. Однако гипокотиль не делает изгиба как у надземно прорастающих растений, а углубляется, вдвигая корень в нижние слои почвы. Длина гипокотилия у сформированного проростка достигает 15 см [61]. На нем формируются придаточные корни. Затем из зародышевой почечки появляется первичный побег (рис. 2, 10, 11). Он сильно вытягивается и выносит почечку вверх,

которая активно «пробивает дорогу» сквозь почву: первые семь-девять листьев после семядолей имеют форму чешуек, которые в начале развития проростка сомкнуты и защищают конус нарастания во время подземного роста. Благодаря высокому тургору чешуек верхушка растущего побега становится острой и легко пробуравливает почву [53]. Всходы дуба, которые прорастают из желудей, запасенных животными глубоко в норах, иногда не в состоянии сразу пробить толстый слой почвы, они формируют сильно искривленный стебель и могут появиться на поверхности лишь спустя два года. В это время проростки питаются за счет семядолей. О.Б. Михалевская [62] показала, что семядоли в этих условиях теряют до 80% сухого веса. Продолжительность состояния всхода (от начала прорастания и до появления зеленых ассимилирующих листьев) у дубочков, которые появляются из желудей, лежащих под подстилкой, составляет не более шести недель [63]. Эти особи тратят значительно меньше питательных веществ во время прорастания. После формирования зеленых ассимилирующих листьев отмершие семядоли дуба могут оставаться на растении до 8 лет. Эти семядоли не выполняют своей функции и поэтому не могут служить признаком, который разграничивает проросток от ювенильного состояния.

**Ювенильные особи (*j*).** Эта группа растений не выходит за пределы травяного покрова. Высота особей обычно не выше 50 см [33]. Функция *j* растений – закрепиться в сообществе и адаптироваться к нему. С переходом в *j*-состояние семядоли опадают. Однако у некоторых видов семядоли, выполнившие свою функцию, могут остаться на растении (дуб, каштан). В этом случае переход в *j*-состояние связан с появлением зеленых листьев с развитой пластинкой (рис. 3, 13, 18). Структура *j* особей проста. Это небольшие одноосные неразветвленные растения с листьями ювенильного типа. Например, у дуба ювенильные листья, в отличие от взрослых, вытянутые, обратнойцевидные с небольшим числом боковых лопастей и с клиновидным основанием.

У *j* растений один удлиненный побег может состоять из двух-семи годичных приростов. Деревья по способу нарастания побегов делятся на моноподиальные и симподиальные. Способ нарастания закреплен генетически, поскольку

проявляется в условиях свободного роста на полном свету. При моноподиальном нарастании все годовые приросты растений формируются в результате деятельности одной и той же апикальной меристемы. Это нарастание характерно для хвойных деревьев – *Abies sibirica*, *Juniperus communis* L., *Picea abies*, *Pinus sibirica*, *P. sylvestris* и др., а также для некоторых лиственных – виды *Acer*, *Fraxinus excelsior*, *Malus sylvestris*, *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia* и др. При симподиальном нарастании годовые приросты образуются в результате деятельности разных апикальных меристем. Обычно к началу второго вегетационного сезона (*Tilia cordata*, *Carpinus betulus*, виды *Betula*, *Populus*, *Salix*), иногда к началу третьего (виды *Ulmus*), верхушечная почка главного (первичного) побега отмирает и моноподиальное нарастание оси первого порядка прекращается. Тем не менее формирование вертикального стволика продолжается за счет боковой почки, обычно одной из верхних, ближайших к отмершей. Перевершинивание повторяется ежегодно. В результате стволик представляет собой симподий, состоящий из нескольких побегов, которые сформированы разными апикальными меристемами. Внешние следы перевершинивания в виде подсохшей верхушки или рубца от погибшей почки хорошо заметны у ювенильных растений (рис. 3, 6, 8).

У некоторых *j* особей базальный участок стебля полегает и укореняется (рис. 3, 22). Горизонтальная часть представлена гипокотилем и несколькими приростами последующих лет [26, 58]. Полегание стебля определяется слабым развитием механических тканей, а легкость укоренения – повышенной влажностью подстилки и высокой меристематической активностью ювенильных особей [64]. Доля полегших *j* особей *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* и *Acer campestre* значительна и составляет 50-80% [14, 27, 34]. Это не случайно. Благодаря контрактильности придаточных корней плагиотропная часть стебля втягивается в почву на глубину до 1 см. Одновременно мышевидные грызуны присыпают побеги выбросами из своих нор. В результате горизонтальные участки оказываются на глубине до 3-5 см [13]. Благодаря этому растения формируют



см) происхождения, 16, 17 – *Tilia cordata* семенного (14 см) и ксилоризомного (17 см) происхождения, 18 – *Aesculus hippocastanum* (30 см), 19 – *Ulmus glabra* ксилоризомного происхождения (24 см), 20 – *U. laevis* семенного происхождения (14 см), 21 – *Populus tremula* корнеотпрыскового происхождения (25 см), 22 – *Fraxinus excelsior* (7 см), 23 – *Carpinus betulus* (10 см), 24 – *Acer platanoides* (10 см). Обозначения: *кл* – клубеньки, *км* – корень материнского растения, *кп* – кольца почечные, *кпг* – корни придаточные, сформированные на гипокотиле, *кпр* – корни придаточные, сформированные на ксилоризоме, *кс* – ксилоризом, *лп* – лист полувзрослый, *лч* – листья чешуевидные, *обп* – оболочка плода, *пб* – почки боковые, *пбс* – почка боковая спящая, *пс* – почки, расположенные в пазухе семядолей, *хв* – хвоя взрослая, *хю* – хвоя ювенильная, *чс* – черешок семядоли. Крестики – перевершинивание побегов. Остальные обозначения – см. рис. 2.

Источники и авторы рисунков: 1, 2 – Н.А. Татаренкова; 3, 4 – [36]; 5, 6 – [65]; 7 – [58]; 8 – [32]; 9-11, 14, 15 – А.С. Брок-Волчанский; 13 – Г.В. Шут; 12 – К.В. Беляков; 16, 18, 20, 21, 22, 23, 24 – О.И. Евстигнеев; 17 – [34]; 19 – [66]

Ювенильные особи теневыносливее растений последующих онтогенетических состояний. Определение светового минимума показало, что *Acer platanoides* может существовать при освещенности 0.3% от полного света, *Fraxinus excelsior* и *Acer campestre* – при 0.4%, *Tilia cordata* – при 0.6%, а *Picea abies* – при 1.0% [67]. Способность *j* растений жить при низкой освещенности определяется несколькими причинами. Во-первых, теневой структурой хвоинок и листовых пластинок, при которой наиболее полно используется рассеянный свет низкой плотности. Во-вторых, под пологом леса особи формируют небольшую длину годовых приростов по высоте. Например, у *j* особей *Acer platanoides* на полном свете длина годового прироста составляет 10.0 см, а при световом дефиците – только 0.3 см. Это свидетельствует о том, что растения в условиях угнетения направляют основной поток пластических веществ не на рост, а на поддерживающее дыхание. Одновременно у особей увеличивается длина хвоинок и площадь листовых пластинок. Физиологи растений считают, что благодаря этим адаптациям растения способны длительное время поддерживать положительный баланс продуктов фотосинтеза при недостатке света [68, 69]. Эти приспособления позволяют *j* особям *Picea abies* прожить под пологом леса при световом минимуме до 6 лет, *Fraxinus excelsior* – до 7 лет, *Acer platanoides* и *Tilia cordata* – до 10 лет, а *Acer campestre* – до 13 лет [76]. После этого возраста, если световые условия не улучшатся, растения погибают.

Механизм гибели  $j$  подростка под пологом леса при световом минимуме одинаков для всех видов деревьев. Рассмотрим его. Для нормального развития подростка необходим положительный баланс органического вещества, когда при фотосинтезе образуется гораздо больше пластических веществ, нежели тратится на дыхание [68-71]. При этих условиях у растения возможны новообразования: появление ветвей новых порядков в корневой и побеговой системах, ведущих к увеличению поглощающей поверхности. Это способствует переходу особей в последующее онтогенетическое состояние. Однако при постоянном световом дефиците у растения с возрастом неуклонно уменьшается положительный баланс органического вещества, поскольку увеличивается доля дышащих частей – корней и стеблей [68, 72]. Анализ возрастных изменений соотношения массы фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих частей  $j$  особей, выросших при световом минимуме под пологом леса, показал, что с календарным возрастом уменьшается доля листьев и увеличивается доля осевых (дышащих) частей (рис. 4). Уменьшение доли листьев отрицательно сказывается на положительном балансе органических веществ. Об этом можно косвенно судить по возрастному угасанию нетто-ассимиляции при ограниченном потоке света (рис. 5). В итоге наступает момент в жизни  $j$  растения, когда баланс становится равным нулю или даже отрицательным. Нулевой баланс органического вещества соответствует точке компенсации на световой кривой продуктивности организма [72-74]. В этом случае все пластические вещества, образующиеся при фотосинтезе, поглощаются дышащими частями и для дальнейшего развития таковых не остается. В этот момент ростовые процессы затухают, длина годовичных приростов по высоте снижается, растения истощаются и погибают. Описанный механизм снижения жизнеспособности  $j$  особей, а затем их гибели, отражает общую закономерность развития подростка для всех онтогенетических состояний под пологом леса при световом минимуме [75].

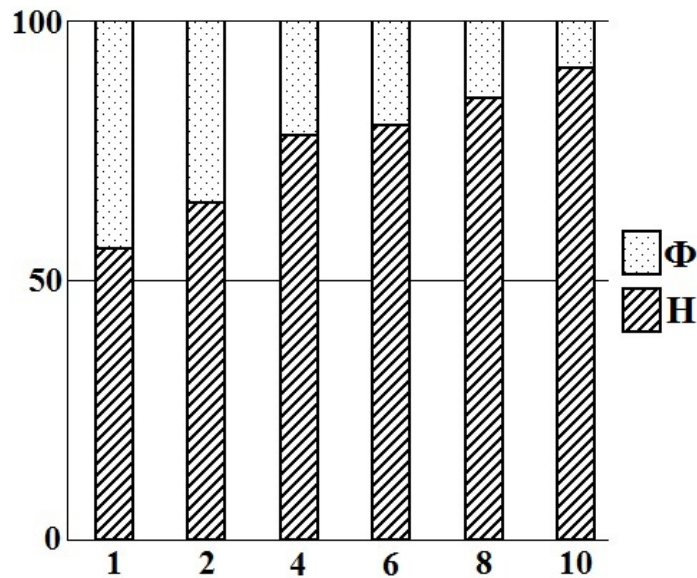


Рис. 4. Изменение с абсолютным возрастом соотношения массы фотосинтезирующих (Φ) и нефотосинтезирующих (Н) частей у  $j$  особей *Acer platanoides*, которые росли при 0,3% освещенности от полной под пологом леса [76]. По оси ординат – доля в %; по оси абсцисс – возраст, годы

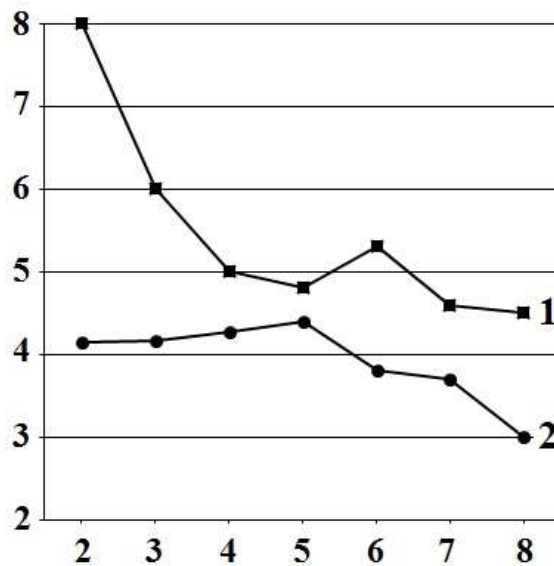


Рис. 5. Изменение с абсолютным возрастом нетто-ассимиляции  $j$  особей *Carpinus betulus* (1) и *Ulmus glabra* (2) под пологом леса при ограниченной освещенности [75]. По оси ординат – нетто-ассимиляция, мг/см<sup>2</sup>-год; по оси абсцисс – возраст, годы. Освещенность в местообитании граба – 0,7%, в местообитании вяза – 0,5% от полной

Ювенильные особи бывают разного происхождения: семенного и вегетативного. Семенные растения описаны выше. Вегетативные особи формируются или на ксилоризомах, или на корнях. Ксилоризом – многолетнее одревесневающее корневище [77]. Деревья формируют два варианта ксилоризомов: гипогенные и эпигенные [34, 58]. Гипогенные ксилоризомы развиваются



из спящих почек, расположенных на побегах под землей (рис. 3, 17). Эпигеогенные ксилоризомы представлены ветками и побегами, которые полегли, покрылись подстилкой и укоренились (рис. 3, 10, 15, 19, 22). Из спящих почек ксилоризомов в первый год появляются надземные одноосные побеги – ювенильные особи вегетативного происхождения. На этих побегах формируются листья ювенильного или полувзрослого типа. Особи ксилоризомного происхождения характерны для *Acer campestre*, *A. tataricum*, *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Malus sylvestris*, *Padus avium* Mill., *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, виды *Ulmus* и др. Длительность *j*-состояния ксилоризомных растений обычно меньше особей семенного происхождения [33].

Корневые отпрыски, возникающие из придаточных почек на горизонтальных корнях, расположены, как правило, у поверхности почвы (рис. 3, 11, 21). Частая причина их формирования – травматическая. Такие регенеративные отпрыски характерны для большинства деревьев, кроме *Quercus robur*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior* и хвойных [78]. Отпрыски, которые появляются без предварительного повреждения корней, свойственны для *Populus tremula*, *Cerasus avium* (L.) Moench и видов *Ulmus*. Эти отпрыски называют пропативными (*propagatio* – размножение). Деревья этой группы после травмы корней образуют еще большее число отпрысков. Ценотическое назначение пропативных отпрысков – усилить положение популяции в сообществе. Недаром, доля корневых отпрысков в составе вегетативного потомства может быть значительной – 60-100% [79]. Ювенильные особи корнеотпрыскового происхождения, как и семенные, одноосные. Однако они не имеют гипокотильного участка, а длина побега, который развивается из придаточной почки, достигает больших значений: например, у *Populus tremula* около метра (рис. 3, 21). Корнеотпрысковые побеги осины несут листья ювенильного типа – яйцевидные с сердцевидным основанием и мелкопильчатым краем. Придаточные почки редко появляются по одной, чаще образуют группы, из которых развиваются до 12 отпрысков. В дальнейшем сохраняется только один побег, остальные погибают [80, 81]. Участок материнского корня, который расположен после отпрыска, обычно толще.

Это связано с тем, что он обеспечивается продуктами ассимиляции одновременно и взрослого растения и отпрыска [78]. Корневая система ювенильных особей вегетативного происхождения (ксилоризомного и корнеотпрыскового) придаточного типа. Длительность  $j$ -состояния корнеотпрысковых особей обычно небольшая, через год или два они переходят в следующее онтогенетическое состояние.

Особь вегетативного происхождения проходит те же онтогенетические состояния, что и семенные. Это связано с тем, что через один или два онтогенетических состояния особь ксилоризомного и корнеотпрыскового происхождения по размерам и темпам развития становится близки с растениями, которые появились из семени [26, 27, 33].

***Имматурные особи ( $im$ ).*** Эти растения приступают к активному освоению ресурсов в ярусе трав и над ним. В связи с этим начинается ветвление побегов и образование кроны. Для деревьев характерно акротонное ветвление, при котором наиболее крупные боковые ветви формируются ближе к верхушке материнского побега. На годичных побегах сильнее развиты пазушные почки верхних узлов. Из них в следующем году формируются самые мощные удлиненные ростовые побеги. Часть нижних почек годичного побега становятся спящими [65]. При таком ветвлении дерево может захватить наибольший объем воздушного пространства и обеспечить листья светом.

У моноподиально нарастающих растений главную ось (стволик) образует моноподий, а у симподиально нарастающих – симподий. Моноподий – многолетний осевой орган растения, образованный в результате деятельности одной и той же апикальной меристемы. Симподий – многолетний осевой орган, который сформирован в результате деятельности последовательно сменяющихся друг друга апикальных меристем. Стволик обычно принимают за первый порядок ветвления, а боковые побеги – за второй. По степени развития побеговой и корневой систем имматурные особи подразделяется на две подгруппы.

***Имматурные особи первой подгруппы ( $im_1$ ).*** Растения находятся в ярусе трав. Существенный природный фактор, который во все времена влиял на фор-

мирование  $im_1$  особей в травяном покрове – непрерывная пастьба многочисленных диких копытных. Они обкусывали подрост. С возникновением сельского хозяйства к этому фактору добавился выпас скота. В результате деревья обычно надолго задерживаются в  $im_1$ -состоянии.

В травяном покрове опушек и полян подрост дуба может «просидеть» 16 лет, а подрост граба 17 лет. Однако в течение этого времени деревца готовятся к выходу из травяного покрова: создают разветвленную побеговую и корневую системы. Формируется зачаточная крона, в которой появляются оси второго и третьего порядков (рис. 6). Длина годовичного побега, который развивается на лидерной оси, как правило, равен боковому. В связи с этим дифференциация побегов на лидерную ось и боковые ветви иногда не заметна, особенно в середине и в конце онтогенетического состояния. В это время крона напоминает форму зонтика (рис. 6, 7, 10, 11). На побегах образуются листья в основном полувзрослого типа. Они отличаются от ювенильных формой пластинки. Например, полувзрослые листья *Tilia cordata* удлинненно-яйцевидные, *Quercus robur* – узко обратнояйцевидные с 3-4 парами боковых лопастей, *Alnus glutinosa* – широкоокруглые с выемкой на верхушке, а сложные листья *Fraxinus excelsior* состоят из 7, 9 или 11 листочков. Площадь листьев полувзрослого типа обычно больше взрослых. Это связано с тем, что  $im_1$  особи формируются в нижнем ярусе сообщества, где поступление солнечной радиации ограничено. Широкая листовая пластинка улавливает рассеянный свет низкой плотности с большей площади. Этот онтогенетический признак закреплен генетически, поскольку проявляется у  $im_1$  особей в разных ценологических условиях: на опушках и под пологом леса. Исследователи отмечают, что анатомия листьев  $im_1$  особей по-прежнему сохраняют теневую структуру [34, 82], при которой слабый свет эффективнее используется на фотосинтез [69].

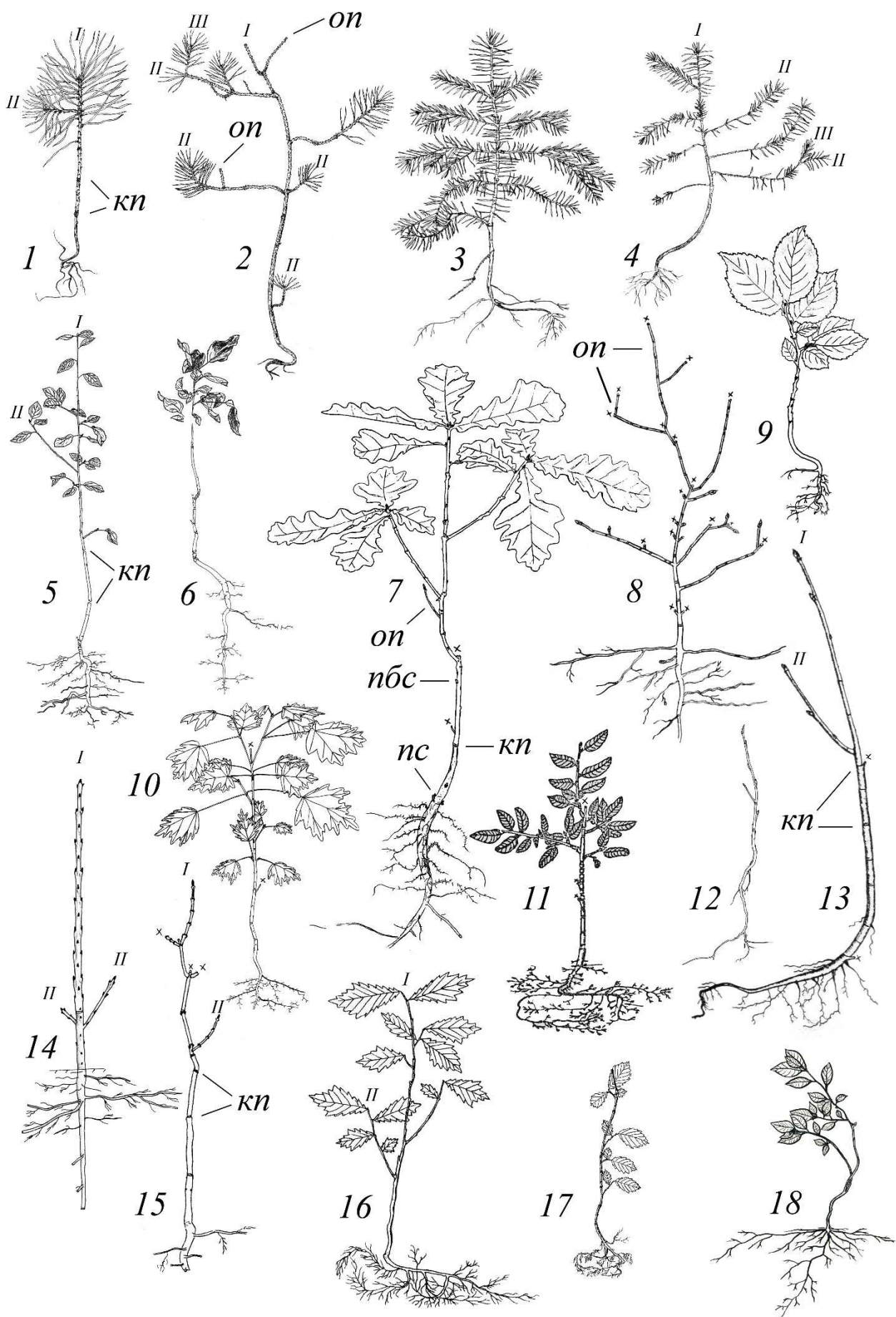


Рис. 6. Имматурные особи первой подгруппы. 1, 2 – *Pinus sylvestris* нормальной (высота 20 см) и пониженной (40 см) жизненности; 3, 4 – *Picea abies* нормальной (40 см) и пониженной (37 см) жизненности; 5, 6 – *Malus sylvestris* нормальной (43 см) и пониженной (34 см) жизненности; 7 – *Quercus robur* (50 см); 8 – *Acer platanoides* (35 см); 9 – *Carpinus betulus* (17 см); 10 – *Acer campestre* (лес, 45 см); 11 – *Fagus sylvatica* (46 см); 12 – *Betula pendula* (16 см); 13 – *Tilia cordata* (лес, 33 см); 14, 15 – *Fraxinus excelsior* нормальной (35 см) и пониженной (38 см) жизненности; 16, 17 – *Ulmus glabra* нормальной (48 см) и пониженной (27 см) жизненности; 18 – *Salix caprea* (35 см). Обозначения: *on* – отмершие побеги; *I, II, III* – побеги ветвления первого, второго и третьего порядков. Остальные обозначения – см. рис. 2, 3.

Источники и авторы рисунков: 1, 2 – Н.А. Татаренкова; 3, 4 – [36]; 5, 6 – А.С. Брок-Волчанский; 7 – М.Д. Максимчук; 8, 15 – О.И. Евстигнеев; 9 – Т.В. Кишенкова; 10 – А.В. Короткова; 11, 13 – [26, 34, 83]; 12 – Н.И. Лысых; 14 – В.Н. Коротков; 16, 17 – [66]; 18 – [32]

Подрост  $im_1$ -состояния отличаются высокой теневыносливостью. Однако для выживания под пологом леса им нужно больше освещенности, чем  $j$  особям. Например, световой минимум  $im_1$  растений *Acer platanoides* составляет 0.4%, *Fraxinus excelsior* и *Acer campestre* – 0.5%, *Tilia cordata* – 0.7%, а *Picea abies* – 1.1%. Некоторое ослабление теневыносливости  $im_1$  подроста связано с увеличением доли дышащих частей (стеблей и корней) в общей биомассе растения [67, 76]. У  $im_1$  особей отмечено еще несколько морфологических адаптаций к низкой освещенности помимо тех, которые выявлены у  $j$  растений. Во-первых, в условиях светового дефицита формируются особи с бóльшим порядком ветвления: если у *Acer campestre* и *Pinus sylvestris* в условиях свободного роста на полном свету формируется только второй порядок ветвления, то под пологом леса появляются особи с третьим порядком. Возрастание порядка ветвления – своеобразный компенсаторный механизм, который позволяет увеличить число ассимилирующих побегов в кроне при недостатке освещенности. Во-вторых, существенное затенение определяет перевершинивание в побеговой системе. Оно обусловлено ценотически, а не генетически, поскольку в условиях светового дефицита выражено как у симподиально, так и у моноподиально нарастающих деревьев. Верхушечная почка и часть лидерного побега отмирают. Боковые веточки функционально замещают главную ось, ствол становится изгибистым (рис. 6, 2, 4, 8, 15, 18). Перевершинивание – результат отрицательного баланса органического вещества, когда пластических веществ, образующихся при фотосинтезе, становится недостаточно для дыхания побегов. Такое

отторжение частей растения, по-видимому, способствует более длительному поддержанию положительного баланса и, следовательно, удлинению жизни подроста под пологом леса. В результате  $im_1$  особи *Picea abies* при световом голоде могут прожить до 10 лет, *Acer platanoides* и *Fraxinus excelsior* – до 17 лет, а *Acer campestre* и *Tilia cordata* – до 18 лет [76]. После этого возраста, если в верхнем пологе леса не сформируется окно, подрост погибает.

**Имматурные особи второй подгруппы ( $im_2$ ).** На опушках, полянах и в лесных прогалинах задача  $im_2$  подроста – быстро выйти из яруса трав и соответственно из зоны обкусывания копытными. Эту проблему деревья решают по-разному.

Имматурный подрост *Malus sylvestris* и *Pyrus communis* L., который чаще приживается на опушках и полянах и находится под постоянным давлением травоядных, может «просидеть» в травяном покрове до 15 лет. За это время растения создают условия для быстрого выхода из зоны обкусывания: формируют разветвленную побеговую и корневую системы. У  $im_2$  особей из спящей почки в базальной части стволика пробуждается и развивается побег формирования (рис. 7, 7, 8). Этот омоложенный побег отличается усиленным ростом и крупными размерами, длина которого за один год достигает более метра. На второй год на нем появляются боковые побеги. В результате за три-четыре года высота яблони и груши становится около четырех метров. При этом крона быстро выносятся из зоны обкусывания копытными. Аналогичный способ формирования кроны на опушках и полянах отмечен у единичных особей *Sorbus aucuparia*.

У подроста *Acer platanoides*, *Quercus robur*, *Populus tremula*, *Ulmus glabra* и др., который относится к лесным растениям, выход из зоны обкусывания решается по-другому. Растения, «накопив силы» в  $im_1$ -состоянии, быстро выходят из травяного покрова за счет развития мощного побега из почки, которая расположена на верхушке стволика или в пазухе его верхних боковых листьев (рис. 7, 5, 9-11). Эти побеги также отличаются интенсивным ростом и значительными размерами. Их длина за год может составить один метр и более. В итоге за

три-четыре года после выхода из травяного покрова высота подроста достигает четырех-пяти метров.

Таким образом, у лиственных деревьев одна и та же результативность (быстрый выход из зоны обкусывания) реализуется за счет разворачивания разных почек: у опушечных видов (яблоня, груша) благодаря формированию побега из спящей почки, расположенной в основании стволика, а у лесных – вследствие развития побега из наиболее мощной почки, размещенной на верхушечке стволика. Благодаря тому, что длина текущего прироста по высоте  $im_2$ -особей на освещенных местах (окна, опушки, поляны) во много раз превышает боковой прирост, верхняя часть кроны подроста, которая возвышается над травой, становится узкоцилиндрической, вытянутой в вертикальном направлении. Нижняя часть кроны обычно широкая, поскольку представляет собой наследие от зонтиковидной кроны  $im_1$  особей, которая была сформирована в травяном покрове (рис. 7).

Известно, что подрост *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в качестве корма не так привлекателен для копытных как подрост лиственных деревьев [84-87]. Хвойным нет нужды быстро выходить из-под морды животных. Прирост по высоте ели и сосны в  $im_2$ -состоянии относительно лиственных деревьев небольшой (всего 10-20 см) и сопоставим с приростом на боковых осях. По этой причине высота  $im_2$  подроста не более одного метра, а форма кроны широкоцилиндрическая или ширококоническая (рис. 7, 1, 3).

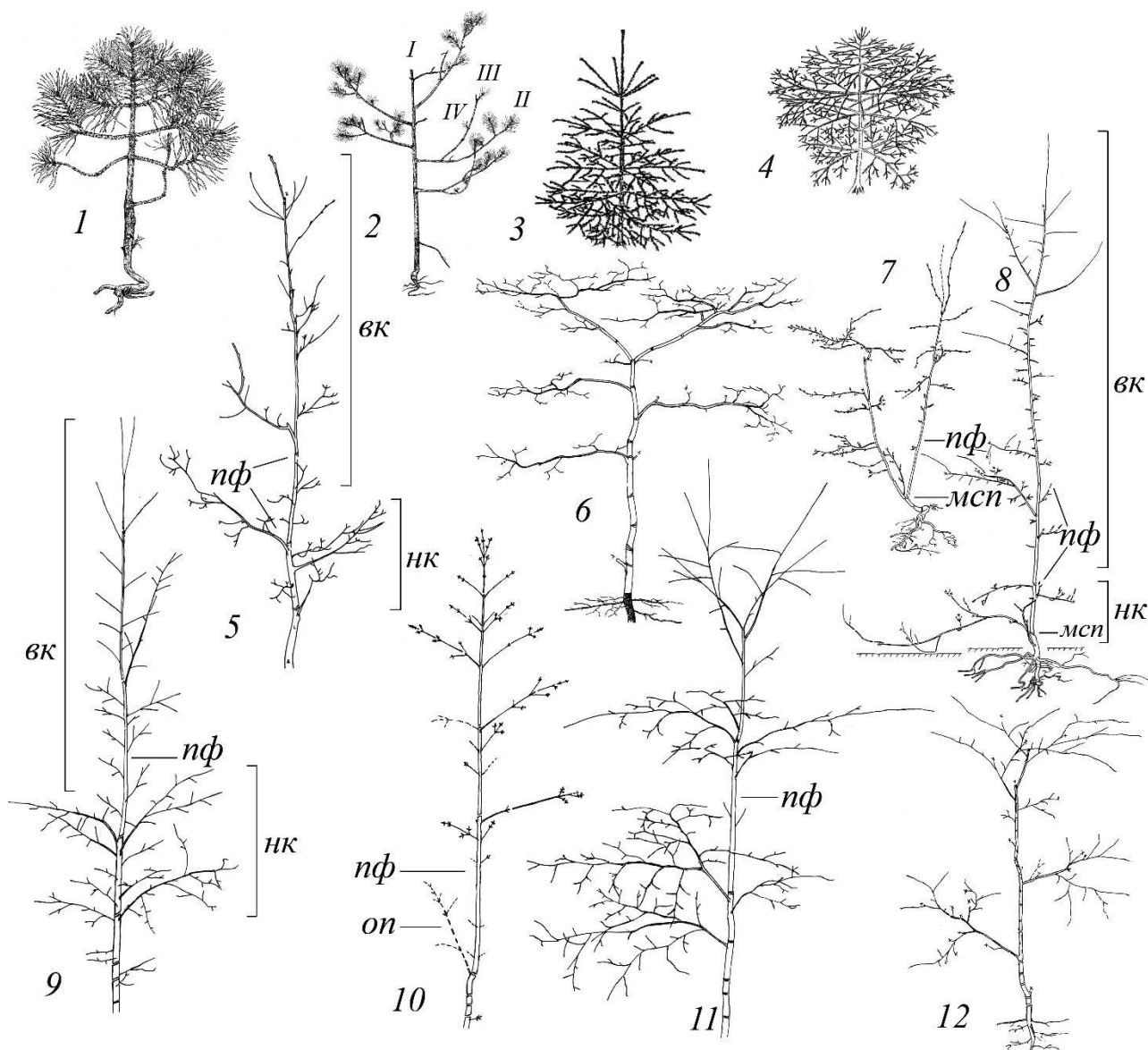


Рис. 7. Имматурные особи второй подгруппы. 1, 2 – *Pinus sylvestris* нормальной (высота 0.7 м) и пониженной (0.7 м) жизненности; 3, 4 – *Picea abies* нормальной (0.7 м) и пониженной (0.6 м) жизненности; 5, 6 – *Quercus robur* нормальной (3.0 м) и пониженной (2.0 м) жизненности; 7, 8 – *Malus sylvestris* в начале (1.3 м) и в середине (2.8 м) онтогенетического состояния нормальной жизненности; 9 – *Populus tremula* (4.0 м) нормальной жизненности; 10 – *Acer platanoides* (3.5 м) нормальной жизненности; 11, 12 – *Ulmus glabra* нормальной (4.0 м) и пониженной (2.0 м) жизненности. Обозначения: *вк* – верхняя часть кроны, вытянутая в вертикальном направлении, *нк* – нижняя часть кроны, вытянутая в горизонтальном направлении, *мсп* – место спящей почки в базальной части стволика, из которой проснулся побег формирования, *нф* – побег формирования, *I, II, III, IV* – побеги ветвления первого, второго, третьего и четвертого порядков. Остальные обозначения – см. рис. 6.

Источники и авторы рисунков: 1, 2 – Н.А. Татаренкова; 3, 4 – [36]; 5, 6, 9-12 – А.В. Короткова; 7, 8 – А.С. Брок-Волчанский

Под пологом леса  $im_2$  подрост лиственных деревьев и хвойных несколько отличается способами адаптации к низкой освещенности. Например, у подроста *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в начале  $im_2$ -состояния годовые приросты по вы-



соте сравнимы с открытым пространством. Однако из-за недостатка света хвоя на побегах прошлого года быстро опадает, крона выглядит разреженной. В конце  $im_2$ -состояния приросты по высоте в несколько раз меньше, чем у особей, выросших на свободе (рис. 7, 2, 4). В кроне увеличивается порядок ветвления, а также отмирают отдельные побеги и целые веточки. Нарастание побегов из-за постоянного отмирания верхушечной почки в основном симподиальное. Максимальная продолжительность жизни  $im_2$  подростка сосны под пологом леса при световом минимуме 22 года [37], а ели – 25 лет [36].

У  $im_2$  подростка большинства лиственных деревьев под пологом леса при световом минимуме формируется зонтиковидная крона (рис. 7, 6, 12). Это связано с тем, что приросты побегов уменьшаются до минимальных размеров, а боковые веточки догоняют по высоте лидерную ось. Зонтиковидная крона позволяет растению улавливать скудный свет с большей площади. При длительном росте в условиях ограниченной освещенности крона не получает достаточно пластических веществ, которые необходимы для поддержания ее структуры, и начинает разрушаться. Появляются мертвые ветви. Такое отторжение дышащих частей продлевает растению существование под пологом леса. Если и за это время не улучшится световая обстановка, то подрост переходит в состояние «торчка» (лесоводственный термин, [88]). У этих особей из-за светового дефицита отмирает вся надземная часть (рис. 8). Растение начинает куститься: на сохранившемся базальном участке ствола трогаются в рост спящие почки [89-92]. Появляющиеся надземные побеги из-за недостатка света через каждые 15-25 лет отмирают. В результате в основании растения формируется система многочисленных «пеньков» с придаточными корнями. «Пеньки» содержат запас спящих почек, из которых периодически формируются недолговечные побеги сначала ювенильного, а затем имматурного облика, они сменяют друг друга (рис. 8). В таком состоянии растения ожидают появления окон в ярусе древостоя для дальнейшего развития. В лесной фитоценологии «торчки» называют квазисенильными особями ( $qs$ ), поскольку при улучшении светового режима эти растения способны снова начать развитие, выйти в верхний ярус и стать ге-

неративными [63, 93]. Биологический смысл перехода в *qs*-состояние – отторжение значительной доли многолетних (дышащих) частей. В результате у растения появляются дополнительные резервы пластических веществ, необходимые для длительного существования при фитоценоотическом стрессе. Например, максимальный возраст *Acer campestre* в *im*<sub>2</sub>-состоянии под пологом леса составляет всего 24 года, а с переходом в *qs*-состояние он увеличивается до 52 лет [76]. А.А. Чистякова [83] отмечает, что *im* подрост *Fagus sylvatica* под пологом леса при недостатке света может сохранять жизнеспособность в *qs*-состоянии до 70 лет.

Демографические исследования популяций деревьев, проведенные в теневых лесах, показали, что в скоплениях *im* растений *Fagus sylvatica* и *Acer campestre* на долю *qs* особей может приходиться от 60 до 70%, а в скоплениях *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior* и *Ulmus glabra* – от 5 до 20%. Это обстоятельство обеспечивает выживание существенной части подростка до момента образования окна в верхнем ярусе [15, 92, 93]. В синузии деревьев выделяется четыре группы видов по особенностям формирования *qs* особей. К первой группе относятся *Fagus sylvatica*, *Acer campestre* и *A. platanoides*. Их *qs* подрост формируется в наиболее темных сообществах, которые создаются буком и грабом. Ко второй группе принадлежат *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Tilia cordata*, *Sorbus aucuparia* и *Carpinus betulus*. У этих видов *qs* растения чаще встречаются в местообитаниях с бóльшим световым довольствием – например, под пологом дубрав. Третья группа представлена *Quercus robur*, *Malus sylvestris*, *Acer tataricum*, *Betula pendula*, *Salix caprea* и *Populus tremula*. Их *qs* особи встречаются только в подросте светлых сообществ – березняков и сосняков, а также в приопушечной полосе широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Четвертая группа образована *Picea abies* и *Pinus sylvestris*. Подрост этих видов, из-за отсутствия спящих почек в основании стволиков, не способен переходить в *qs* состояние [94].

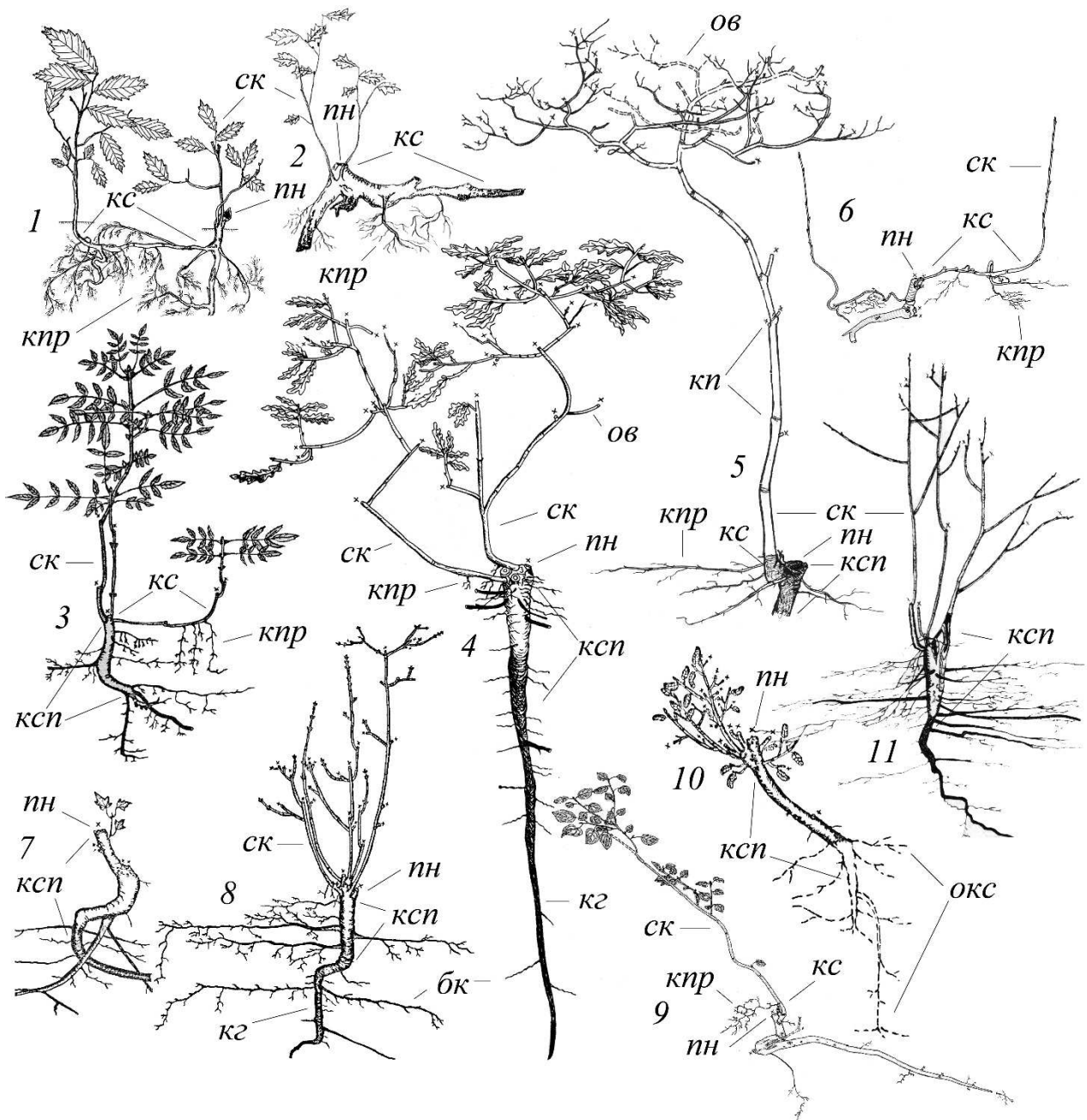


Рис. 8. Квазисенильные особи. 1 – *Ulmus glabra* с тонким ксилоризомом (высота – 40 см, онтогенетическое состояние –  $im_1$ ), 2 – *Ulmus glabra* с толстым ксилоризомом (40 см,  $im_1$ ), 3 – *Fraxinus excelsior* (55 см,  $im_1$ ), 4 – *Quercus robur* (65 см,  $im_1$ ), 5 – *Q. robur* (210 см,  $v_1$ ); 6 – *Sorbus aucuparia* (20 см,  $j$ ), 7 – *Acer platanoides* (8 см,  $j$ ), 8 – *A. campestre* (65 см,  $im_1$ ), 9 – *Malus sylvestris* (55 см,  $im_1$ ), 10 – *Fagus sylvatica* (30 см,  $im_1$ ), 11 – *Tilia cordata* (60 см,  $im_1$ ). Обозначения: *ксп* – ксилоподий, *пн* – «пенек» (базальная часть отмершего надземного побега), *ск* – скелетная ось (надземный побег), *ов* – отмершие веточки, *окс* – отмершая часть корневой системы. Остальные обозначения – см. рис. 2, 3, 6, 7.

Источники и авторы рисунков: 1, 2 – [66]; 3, 4, 7, 8, 10, 11 – [26, 33, 34, 93]; 5 – А.В. Короткова; 6, 9 – А.С. Брок-Волчанский

**Виргинильные особи ( $v$ ).** Основное назначение виргинильного подростка – быстрый захват окон в верхнем ярусе леса, которые периодически возникают на месте гибели старых деревьев. Переход в эту группу связан с началом «периода большого роста» в жизни дерева, который отмечают лесоводы, физиологи и морфологи растений. Этот период характеризуется значительными приростами по высоте, существенным развитием кроны и ствола, а также большой скоростью накопления биомассы [33, 61, 74, 95, 96]. Усиленный рост дерева обеспечен физиологически: интенсивность фотосинтеза листьев, например, дуба черешчатого возрастает вдвое. Одновременно меняется анатомия листьев. Палисадная однослойная паренхима дуба сменяется на двухслойную, а губчатая ткань становится менее рыхлой [97, 98]. Эти анатомические и физиологические обновления характерны для листьев взрослого типа. Они преобладают в кроне виргинильных деревьев и последующих онтогенетических состояний. Взрослые листья отличаются формой пластинки. Например, у *Quercus robur* она становится широко обратнояйцевидной с 6-8 парами боковых лопастей, у *Tilia cordata* – округло-яйцевидной, у *Alnus glutinosa* – округлой с выемкой на верхушке, сложные листья *Fraxinus excelsior* состоят из 11-15 листочков. В результате интенсивного роста  $v$  особи представляют собой сформированные деревца с хорошо выраженной кроной и стволом. В отличие от растений генеративного периода они характеризуются меньшими размерами и не семяносятся. По степени развития побеговой и корневой систем виргинильные особи подразделяется на две подгруппы.

**Виргинильные особи первой подгруппы ( $v_1$ ).** Растения на опушках, полянах и в окнах леса быстро растут в высоту. Длина годовых приростов по главной оси достигает 100 см и более. Усиленный рост главной оси и верхних боковых побегов тормозит развитие нижних ветвей: их годовые приросты в два-три раза меньше лидерной оси. Торможение в развитии нижних ветвей не обязательно связано с их затенением, поскольку это явление наблюдается в разреженных посадках с регулярным удалением сорняков, где прямой солнечный свет свободно доходит до нижних ветвей. Экологи и физиологи древесных рас-

тений предполагают, что это связано с сильным коррелятивным торможением роста, которое идет от растущей верхушки главной оси [61, 74]. Благодаря такому росту крона становится узкоконической (рис. 9, 1, 3, 6, 11, 13). У большинства видов нижние ветви кроны касаются поверхности земли. В побеговой системе интенсивно ветвящихся растений (например, *Acer campestre*, *Carpinus betulus*, *Quercus robur*) преобладают оси пятого порядка, а у менее ветвящихся (*Acer platanoides*, *A. pseudoplatanoides*, *Fraxinus excelsior*) – четвертого. У большей части деревьев боковые побеги отходят от ствола под острым углом (рис. 9, 1, 5, 6). Листья в кроне расположены несколькими слоями. Эффективность работы многослойных крон выше при больших плотностях света. На длинных годовичных побегах размещено несколько пар листьев. Большая ажурность ветвей постепенно ослабляет свет и позволяет дереву развивать крону в вертикальном направлении. Формирование многослойной кроны обусловлено развитием мощного лидерного побега. Со временем он становится стволом, который несет крону. Таким образом, многослойная крона, вытянутая вертикально, а также длинные годовичные приросты с большим числом листьев – свидетельство активных ростовых процессов у подростка.

Особи, которые развивались под сомкнутым пологом леса в условиях светового дефицита, обычно имеют крону зонтиковидной формы (рис. 9, 8, 9, 12), при которой листья размещены в один слой. Эффективность работы таких однослойных крон выше при низких плотностях света. Растения образуют длинные, горизонтально расположенные побеги, на которых формируются широкие и тонкие листовые пластинки. Взаимозатенение листьев минимально. Годичные приросты последних лет короткие: например, у кленов и ясеня не более одного сантиметра, на них образуется всего одна пара листьев. Однако в побеговой системе по сравнению с опушками и полянами формируется бóльший порядок ветвления. Благодаря этому в кроне увеличивается число побегов с листьями. Все это позволяет использовать рассеянный свет и солнечные блики с большей площади. При детальном рассмотрении кроны можно заметить большее число следов от перевершинивания побегов, которое определяется не на-

следственностью, а недостатком света. Стволик  $v_1$  подростка очищается от нижних ветвей. Это связано с тем, что верхний слой листьев зонтиковидной кроны перехватывает большую часть скудного света, для нижних ветвей его не хватает, дыхание начинает преобладать над фотосинтезом, и ветви отмирают (рис. 9, 8, 9). Выгоду зонтиковидной кроны при световом дефиците отмечали и другие исследователи [72, 99]. По их мнению сильное затенение подростка изменяет распределение ассимилятов: меньшая часть направляется к осевым частям (стеблям и корням), а большая – на листообразование. Это повышает продуктивность организма при недостатке света. Таким образом, зонтиковидная крона, частые перевершинивания побеговой системы, очищение стволика от нижних сучьев, минимальные годовые приросты – признаки того, что растение снизило ростовые процессы и ожидает улучшения световой обстановки на низком уровне жизненности. В таком состоянии  $v_1$  особи дуба могут тлеть под пологом леса до 24 лет, ясеня – до 28 лет, клена остролистного – до 37 лет, а ели – до 48 лет [76]. После этого предельного возраста подрост ели погибает, а лиственные деревья обычно переходят в  $qs$ -состояние (рис. 8, 4, 5, 11) и продолжают существовать в условиях угнетения многие годы [93].

Склонность к формированию зонтиковидной кроны у видов деревьев разная. Выраженная зонтиковидная крона не обнаружена у  $v$ -подроста *Pinus sylvestris*, *Populus tremula* и *Salix caprea*. Это связано с тем, что их успешное возобновление приурочено к разреженным парковым лесам, а также к большим лесным окнам. В этих условиях солнечная энергия эффективно усваивается кроной, которая вытянута в вертикальном направлении. Например,  $v_1$  особи сосны в притенении формируют крону веретеновидной формы, при которой разреженная хвоя расположена несколькими слоями (рис. 9, 2). Зонтиковидная крона *Betula pendula* и *Quercus robur* выявлена исключительно в светлых лесах, а у *Acer platanoides*, *A. campestre*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* и *Ulmus glabra* – в темных. В группе  $v_1$  особей наибольшую площадь кроны формируют теневыносливые *Ulmus glabra* и *Acer platanoides*. Отметим ясеня, у которого одна из возможных причин существенного ослабления тене-

выносливости в виргинильном состоянии – неспособность создавать широкую зонтиковидную крону, подобную клену и вязу [76, 100].

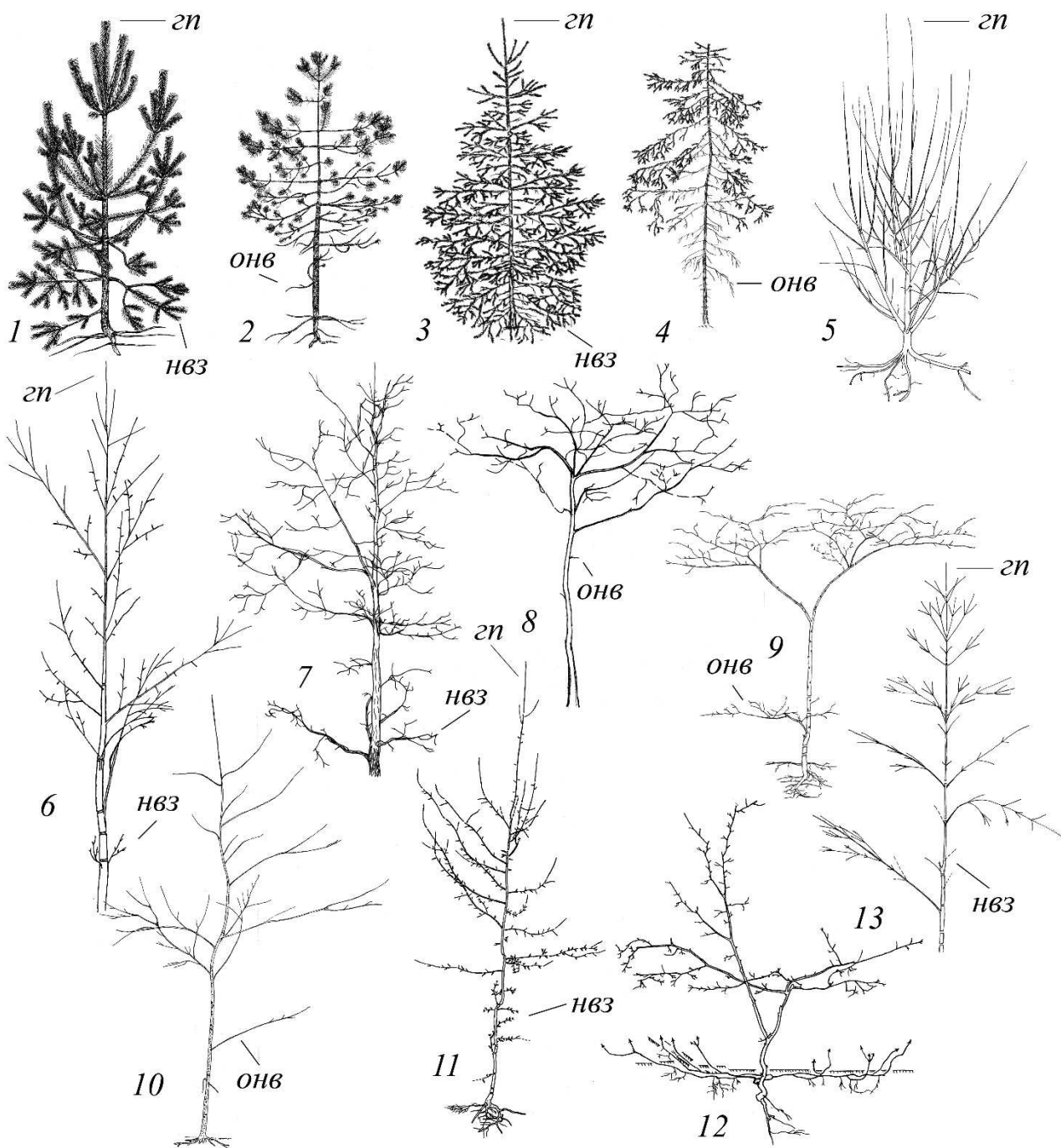


Рис. 9. Виргинильные особи первой подгруппы. 1, 2 – *Pinus sylvestris* нормальной (высота 2.0 м) и пониженной (2.0 м) жизненности; 3, 4 – *Picea abies* нормальной (2.0 м) и пониженной (2.0 м) жизненности; 5 – *Tilia cordata* нормальной жизненности (2.5 м); 6 – *Populus tremula* нормальной жизненности (7.0 м); 7, 8 – *Quercus robur* нормальной (5.0 м) и пониженной (4.0 м) жизненности; 9 – *Ulmus glabra* пониженной (4.2 м) жизненности; 10 – *Alnus glutinosa* пониженной жизненности (7.0 м); 11, 12 – *Malus sylvestris* нормальной (6.0 м) и пониженной (2.0 м) жизненности. Обозначения: gn – годичный прирост по высоте с усиленным ростом, нвз – нижние ветви с заторможенным ростом; онв – отмирающие и отмершие нижние ветви.

Источники и авторы рисунков: 1, 2 – Н.А. Татаренкова; 3, 4 – [36]; 5 – В.Н. Коротков; 6-9, 13 – А.В. Короткова, 10 – К.В. Беляков; 11, 12 – А.С. Брок-Волчанский

Важный фактор нормализации фотосинтетической деятельности взрослого подростка – постоянное улучшение условий освещенности при отмирании старых деревьев. Наблюдения за отдельными  $v_1$  особями ели и лиственных деревьев с зонтиковидной кроной показали, что с образованием окна они активизируют рост и за два-три года формируют крупный ствол и многослойную крону, которая вытянута в вертикальном направлении. Экологический смысл такой перестройки – быстрое освоение освободившихся ресурсов и стремительный выход в верхний ярус для дальнейшего развития.

**Виргинильные особи второй подгруппы ( $v_2$ ).** Растения полностью сформированы и готовы к плодоношению. На опушках и полянах величина годового прироста по высоте больше, чем у  $v_1$  особей. Узкоконическая крона еще сильнее вытягивается в вертикальном направлении (рис. 10). В побеговой системе интенсивно ветвящихся растений преобладают оси шестого порядка, а у менее ветвящихся – пятого. Активный рост главной оси определяет отмирание нижних ветвей: ствол очищается от сучьев на высоту до 2 м (рис. 10, 1, 9). В базальной части ствола некоторых особей появляется трещиноватая корка, образующаяся в результате многократного заложения новых прослоек перидермы во все более глубоких слоях коры (рис. 10, 6, 7, 9). На открытом пространстве возраст  $v_2$  особей относительно небольшой – от 10 до 25 лет.

Возраст  $v_2$  особей, сформированных в лесу, значительно больше, чем на опушках и полянах: например, для *Fagus sylvatica* и *Quercus robur* он составляет 60 лет, для *Picea abies* и *Fraxinus excelsior* – 50 лет, для *Pinus sylvestris*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides* и *Acer campestre* – 40 лет [19, 33, 36]. Такая отсрочка семенного размножения необходима подрастающим деревьям для увеличения высоты, при которой можно использовать дополнительную освещенность верхних ярусов леса для развития генеративных органов. Для продления жизни под пологом леса  $v_2$  растения, как и растения предыдущих онтогенетических состояний, способны в некоторой степени снижать энергетические затраты на поддержание дышащих (нефотосинтезирующих) частей. Они очищают ствол от нижних ветвей на значительную высоту (рис. 10, 2, 4, 5, 10, 11). Эти ветви из-за



низкой освещенности работают неэффективно: они не вносят вклад в прирост биомассы всего растения. Исследователи отмечают, что баланс пластических веществ нижних ветвей в условиях светового дефицита отрицательный: фотосинтез их листьев и хвои не может покрыть расходы на дыхание [75]. В результате ветви отмирают. В этом случае многослойная крона преобразуется в однослойную, приобретая иногда вид зонтика (рис. 10, 10, 11). Порядок ветвления побеговой системы возрастает. Такая крона эффективнее улавливает рассеянный свет под пологом леса. В кроне часто отмирают небольшие веточки, которые перестали работать результативно. Об этом свидетельствует большое число перевершиниваний в побеговой системе. Зонтиковидную крону под пологом леса не образуют  $v_2$  особи сосны и ели. У сосны крона при световом дефиците обычно раскидисто однобокая, а у ели – узкопирамидальная и односторонняя (рис. 10, 2, 4). С появлением окна деревья занимают место в ярусе древостоя, верхняя часть кроны полностью освещается. Известно, что дополнительный свет, усиливая фотосинтез и соответственно производство углеводов, стимулирует образование генеративных органов у деревьев [74].

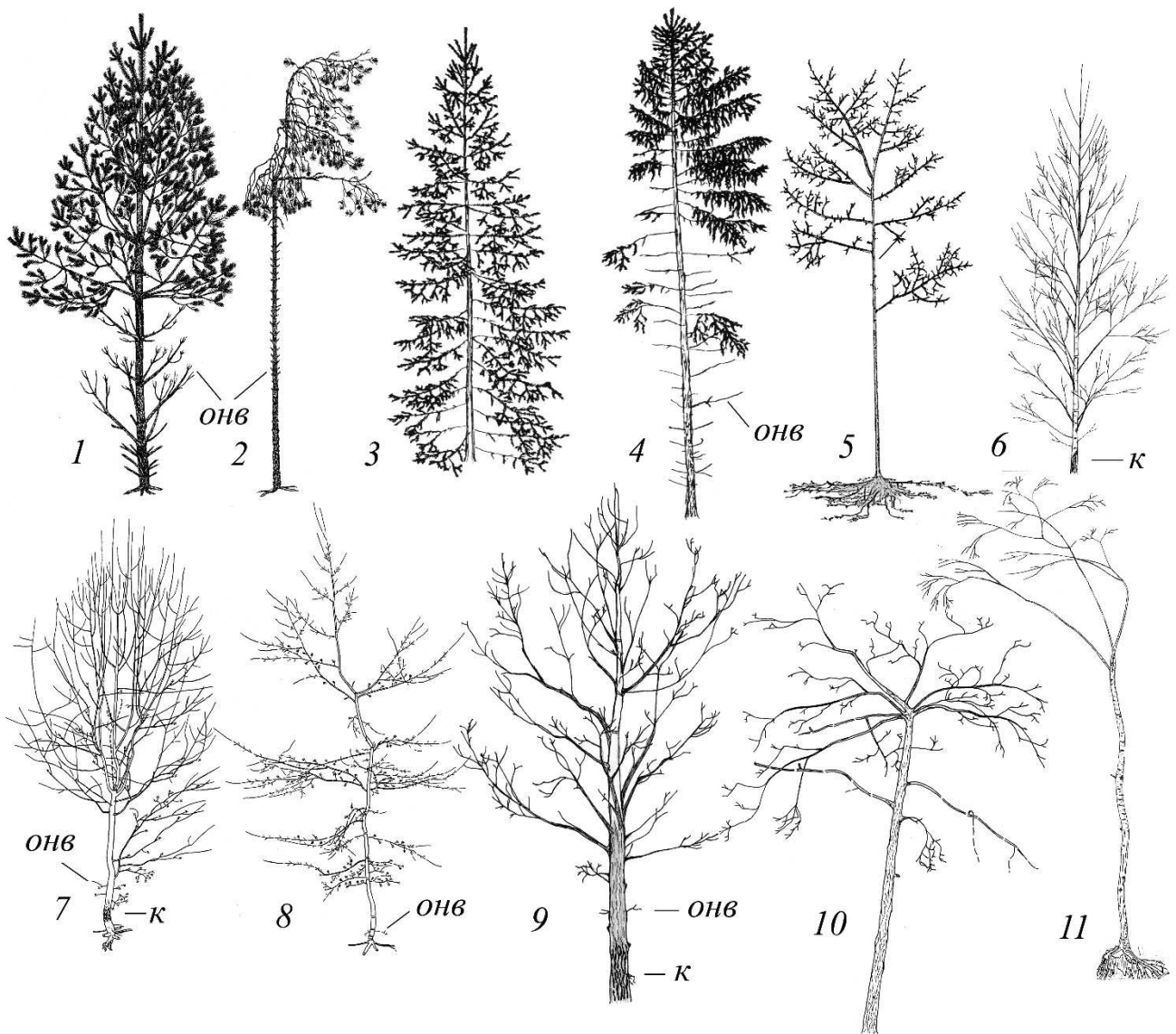


Рис. 10. Виргинильные особи второй подгруппы. 1, 2 – *Pinus sylvestris* нормальной (высота 12 м) и пониженной (11 м) жизненности; 3, 4 – *Picea abies* нормальной (12 м) и пониженной (15 м) жизненности; 5 – *Tilia cordata* нормальной жизненности (13 м); 6 – *Betula pendula* нормальной жизненности (6 м); 7, 8 – *Malus sylvestris* нормальной (7 м) и пониженной (8 м) жизненности; 9, 10 – *Quercus robur* нормальной (11 м) и пониженной (12 м) жизненности; 11 – *Alnus glutinosa* пониженной жизненности (13 м). Обозначения: к – корка с глубокими трещинами. Остальные обозначения – см. рис. 9.

Источники и авторы рисунков: 1, 2 – Н.А. Татаренкова; 3, 4 – [36]; 5 – [34]; 6, 9, 10 – А.В. Короткова; 7, 8 – А.С. Брок-Волчанский; 11 – К.В. Беляков

**Генеративный период.** Деревья с выходом в ярус древостоя направляют основное усилие на удержание позиций в сообществе, т.е. на освоение как можно большего объема ресурсов и на уменьшение их доступности для прочих организмов. Другая важная задача генеративных особей – обеспечить популяцию семенами. В связи с этим все морфофизиологические преобразования в ге-

неративном периоде устремлены на решение этих проблем. В этом периоде в жизни дерева выделяют три онтогенетических состояния: молодое, средневозрастное и старое генеративное.

**Молодые генеративные особи ( $g_1$ ).** Отличительная черта этого онтогенетического состояния – появление генеративных органов. Плоды цветковых и макростробилы голосеменных деревьев сосредоточены, как правило, в верхней половине кроны [26, 33]. На опушках и полянах вегетативный рост  $g_1$  деревьев максимален: высота растений в течение этого онтогенетического состояния увеличивается в 3-4 раза. Прирост по высоте отличается наибольшими значениями: у некоторых особей *Pinus sylvestris* и *Quercus robur* его длина составляет 80 см, у *Picea abies* и *Acer platanoides* – 90 см, у *Betula pendula* – 120 см, а у *Ulmus glabra* и *Alnus glutinosa* – 130 см. Одновременно с активным ростом лидерной оси усиливается рост и боковых ветвей. В результате у части особей в  $g_1$ -состоянии узкопирамидальная крона сменяется на широкопирамидальную (рис. 11). Преобладающий порядок ветвления в побеговой системе интенсивно ветвящихся деревьев седьмой, а менее ветвящихся – шестой. Главная ось, как и у  $v$  особей, возвышается над кроной и прослеживается от основания и до верхушки. Крона поднята над землей от 1 до 10 м. В базальной части ствола у всех видов формируется корка с широкими и глубокими трещинами: например, у *Acer campestre* ее протяженность составляет 0.3 м, а у сосны – 3.0 м (рис. 11).

В условиях леса большинство деревьев отличаются пониженной и низкой жизненностью. Растения пониженной жизненности медленнее растут в высоту, имеют крону небольшого размера, однако их ствол толще. Деревья низкой жизненности суховершинные, с минимальными приростами главной оси и со сравнительно большими по диаметру стволами.

Таблица 2

Некоторые характеристики семеношения деревьев ([76], с дополнениями)

Вид дерева	Начало семеношения, годы		Потенциальная семенная продуктивность, число семязачатков на одно дерево		
	лес	поляны, опушки	$q_1$		$q_2$
			в 1-й год семеношения	в 20 лет	в 40-50 лет
<i>Betula pendula</i>	25	6	17000	11352000	90000000

<i>Salix caprea</i>	15	4	5000	15580000	38700000
<i>Populus tremula</i>	25	8	12000	-	23500000
<i>Carpinus betulus</i>	30	11	12000	31000	500000
<i>Tilia cordata</i>	40	16	-	-	583000
<i>Acer campestre</i>	40	12	60	25000	832000
<i>Ulmus glabra</i>	30	16	4700	165000	4965000
<i>Picea abies</i>	50	13	450	16000	1537000
<i>Quercus robur</i>	60	13	140	-	112000
<i>Acer platanoides</i>	40	11	400	-	466000
<i>Fraxinus excelsior</i>	45	12	390	-	170000
<i>Pinus sylvestris</i>	40	11	300	15000	1346000
<i>Malus sylvestris</i>	20	10	120	18000	971000
<i>Acer tataricum</i>	30	10	620	-	4566000

На открытом месте *Betula pendula* может дать семена в 6 лет, *Carpinus betulus*, *Acer platanoides* и *Pinus sylvestris* – в 11 лет, *Picea abies* и *Quercus robur* – в 13 лет, *Ulmus glabra* и *Tilia cordata* – в 16 лет (таб. 2). У деревьев встречается юношеская фертильность. В Каневском заповеднике (Украина) отдельные семилетние особи дуба, выросшие на полянах и имеющие облик  $im_2$  подроста, могут сформировать единичные желуди. В Костомукшском заповеднике (Республика Карелия) в условиях свободного роста некоторые сосны, имеющие вид  $im_1$  подроста, образует микро- и даже макростробилы. Раннее плодоношение дуба (в 5 лет) отмечали под Волгоградом [61]. Физиологи утверждают, что преждевременное образование генеративных органов при хороших условиях освещения часто связано с недостатком азота. У молодых деревьев избыток света и нехватка азота индуцируют формирование репродуктивных органов, а хорошее обеспечение азотом стимулирует вегетативный рост и подавляет семеношение [74]. В условиях леса деревьям необходимы многие десятилетия вегетативного развития, прежде чем появятся первые генеративные органы (табл. 2).

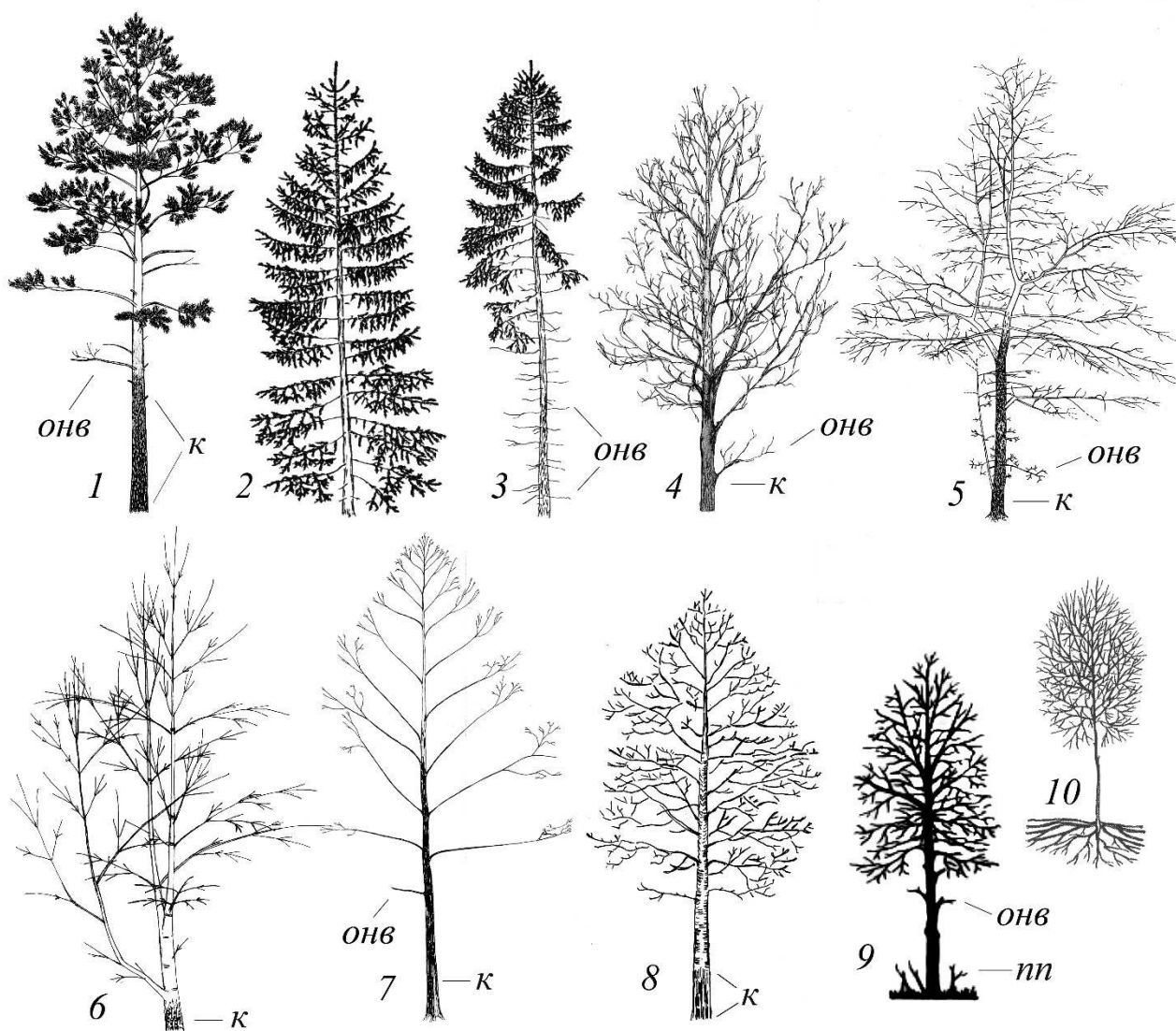


Рис. 11. Молодые генеративные особи. 1 – *Pinus sylvestris* нормальной жизненности (высота – 15 м); 2, 3 – *Picea abies* нормальной (14 м) и пониженной (17 м) жизненности; 4 – *Quercus robur* нормальной жизненности (13 м); 5 – *Malus sylvestris* нормальной жизненности (12 м); 6 – *Acer campestre* нормальной жизненности (9 м); 7 – *Alnus glutinosa* нормальной жизненности (16 м); 8 – *Populus tremula* нормальной жизненности (13 м); 9 – *Tilia cordata* нормальной жизненности (14 м); 10 – *Salix caprea* нормальной жизненности (7 м). Обозначения: nn – по-рослевые побеги в основании ствола. Остальные обозначения – см. рис. 9, 10.

Источники и авторы рисунков: 1 – Н.А. Татаренкова; 2, 3 – [36]; 4, 6 – А.В. Короткова; 5 – А.С. Брок-Волчанский; 7 – К.В. Беляков; 8 – О.И. Евстигнеев; 9 – А.И. Широков; 10 – [32]

**Средневозрастные генеративные особи ( $g_2$ ).** Отличительная черта большинства деревьев в  $g_2$ -состоянии – куполообразная крона (рис. 12). Это обусловлено ослаблением роста главной оси: ее годичные приросты сопоставимы с приростами на боковых ветвях. Г. Зединг [101] считает, что тормозящее влияние оказывает не только главный верхушечный побег на боковые, но и эти последние, в свою очередь, сдерживают развитие верхушечного. В результате под

влиянием суммирующихся торможений со стороны все большего числа появляющихся боковых ветвей пирамидальная и островершинная крона постепенно преобразуется в куполообразную. В итоге главная ось на верхушке теряется. Изменение формы кроны совпадает с отмиранием более слабых и тонких ветвей в ее внутренней части, сохраняются только сильные сучья. У моноподиально нарастающих деревьев в  $g_2$ -состоянии система побегов меняется на симподиальную. Преобладающий порядок ветвления в кроне интенсивно ветвящихся деревьев восьмой, а менее ветвящихся – седьмой. Ослабление роста главной оси сопровождается общим торможением ростовых процессов: в этом состоянии высота дерева увеличивается незначительно. Корка с глубокими трещинами у разных видов деревьев простирается на высоту от одной до двух третей ствола.

В лесных условиях часто встречаются особи пониженной и низкой жизненности. Деревья пониженной жизненности имеют небольшой диаметр кроны, в ее нижней части обычны отмершие сучья (рис. 12, 4, 9). Диаметр ствола такой же или несколько больше, чем у деревьев нормальной жизненности. На стволе иногда видны крупные рубцы – результат значительных перевершиниваний в прошлом. Деревья низкой жизненности отличаются от деревьев пониженной жизненности меньшим диаметром ствола.

Семенная продуктивность  $g_2$  особей максимальна. Семеношение, как правило, рассредоточено по всей кроне. Оценить плодovitость деревьев можно, выяснив их потенциальную семенную продуктивность, т.е. число семязачатков, которое производит одна особь за вегетационный сезон. Этот показатель, в отличие от реальной семенной продуктивности, в меньшей степени зависит от внешних условий [102]. Если *Tilia cordata* в  $g_1$ -состоянии формирует только 18 тыс. семязачатков, *Acer campestre* – 25 тыс., *Carpinus betulus* – 31 тыс., *Ulmus glabra* – 165 тыс., а *Betula pendula* – 11 млн. семязачатков, то в  $g_2$ -состоянии деревья формируют на один-два порядка больше семязачатков (табл. 2). Реальная семенная продуктивность  $g_2$  деревьев существенно меньше: например, *Tilia*

*cordata* в сообществе формирует только несколько тысяч орешков [26], а *Acer campestre* – лишь две тысячи крылаток [27].

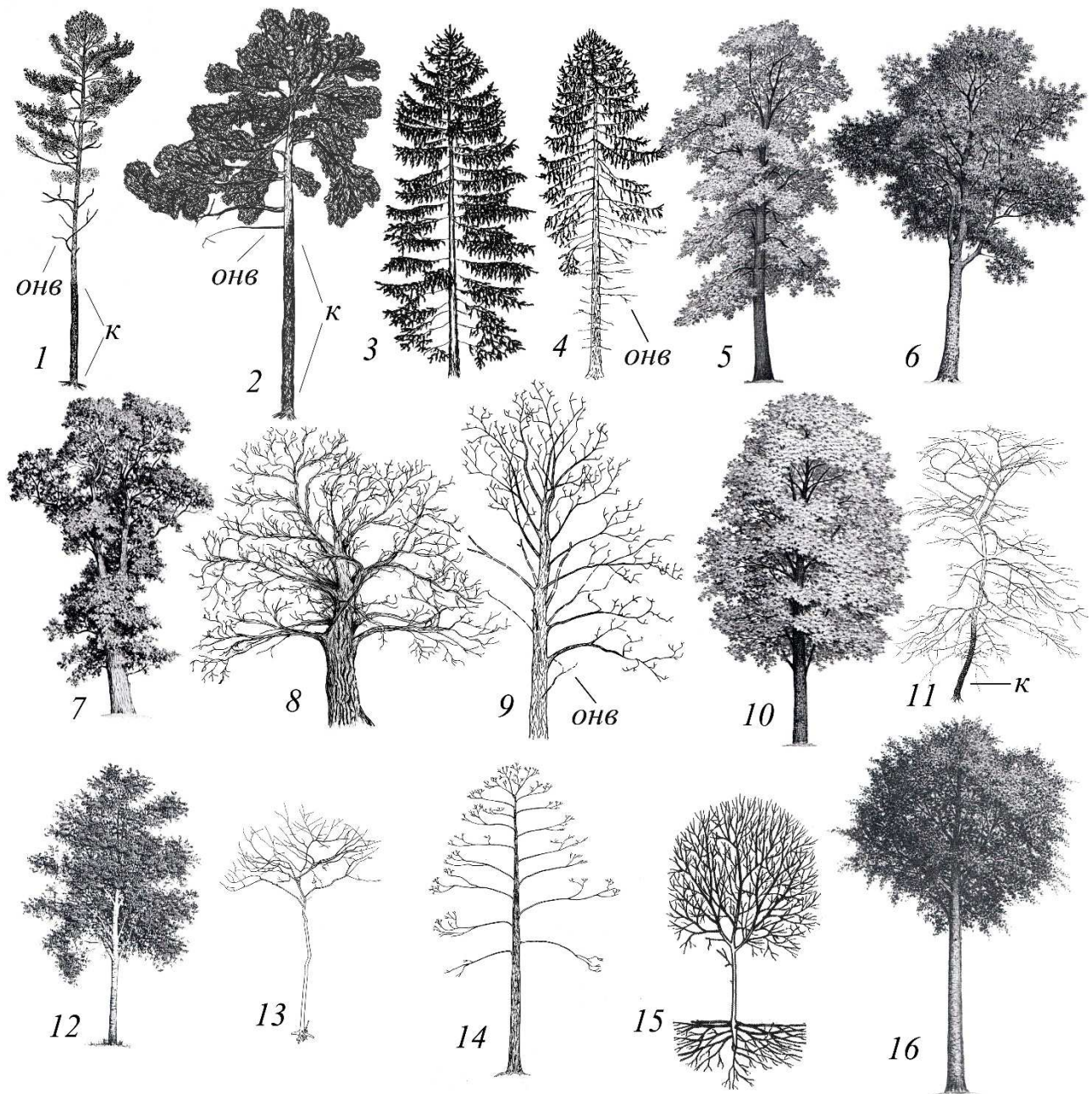


Рис. 12. Средневозрастные генеративные особи. 1, 2 – *Pinus sylvestris* нормальной жизненности в начале (высота 20 м) и в середине (24 м) онтогенетического состояния; 3, 4 – *Picea abies* нормальной (19 м) и пониженной (20 м) жизненности; 5 – *Tilia cordata* нормальной жизненности (23 м); 6 – *Fraxinus excelsior* нормальной жизненности (22 м); 7 – *Ulmus levis* нормальной жизненности (23 м); 8, 9 – *Quercus robur* нормальной (19 м) и пониженной (22 м) жизненности; 10 – *Acer platanoides* нормальной жизненности (23 м); 11 – *Malus sylvestris* нормальной жизненности (16 м); 12, 13 – *Sorbus aucuparia* нормальной (15 м) и пониженной (12 м) жизненности; 14 – *Alnus glutinosa* нормальной жизненности (22 м); 15 – *Salix caprea* нормальной жизненности (12 м); 16 – *Fagus sylvatica* нормальной жизненности (24 м). Обозначения – см. рис. 9, 10.

Источники и авторы рисунков: 1 – Н.А. Татаренкова; 2, 8, 9 – А.В. Короткова; 3, 4 – [36]; 5-7, 10, 12, 16 – [103, 104]; 11, 13 – А.С. Брок-Волчанский; 14 – К.В. Беляков; 15 – [32]

Массовое семеношение отражается на развитии вегетативной сферы дерева: в год обильного семеношения и после него приросты ствола в толщину обычно снижаются в 1.5-2 раза [74]. Поэтому деревья щедро семеносят только периодически. Анализ литературы показал, что в генеративном периоде на долю неурожайных лет дуба, ели и бука приходится от 65 до 72% времени, у ясеня, сосны, граба и клена остролистного – от 35 до 50%, а у рябины, клена полевого и татарского – от 13 до 26%. У липы, берез, осины, ивы и ольхи годы со слабым урожаем отмечаются редко [94]. В годы слабого семеношения основной поток пластических веществ направляется на развитие вегетативных органов, которые усиливают конкурентную мощьность дерева.

**Старые генеративные особи ( $g_3$ ).** В начале  $g_3$ -состояния крона остается обычно куполообразной (рис. 13, 2, 5-7). Однако в середине и в конце состояния она становится плосковершинной (рис. 13, 1, 3, 4, 8). Это связано с тем, что у растений прекращается рост в высоту, а верхняя часть ствола усыхает и отмирает. В кроне появляются мертвые скелетные ветви. Преобладающий порядок ветвления интенсивно ветвящихся растений девятый, а менее ветвящихся – восьмой. Высота деревьев нормальной жизненности максимальна: у *Fraxinus excelsior* и *Picea abies* она может быть 60 м, у *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* и *Pinus sylvestris* – 50 м, у *Acer platanoides*, *Populus tremula*, *Tilia cordata* и *Ulmus glabra* – 40 м, а у *Acer campestre* и *Betula pubescens* – 25 м [94, 105, 106]. У старых деревьев корка с глубокими трещинами выражена, как правило, на всем протяжении ствола.

Деревья пониженной жизненности меньше по высоте. Ствол их часто больше по диаметру, чем у нормально развитых особей. Поверхность ствола покрыта крупными веточными рубцами. Эти деревья могут поражаться сердцевинной гнилью. Растения низкой жизненности имеют все перечисленные выше признаки, однако диаметр ствола у них значительно меньше [15, 33].



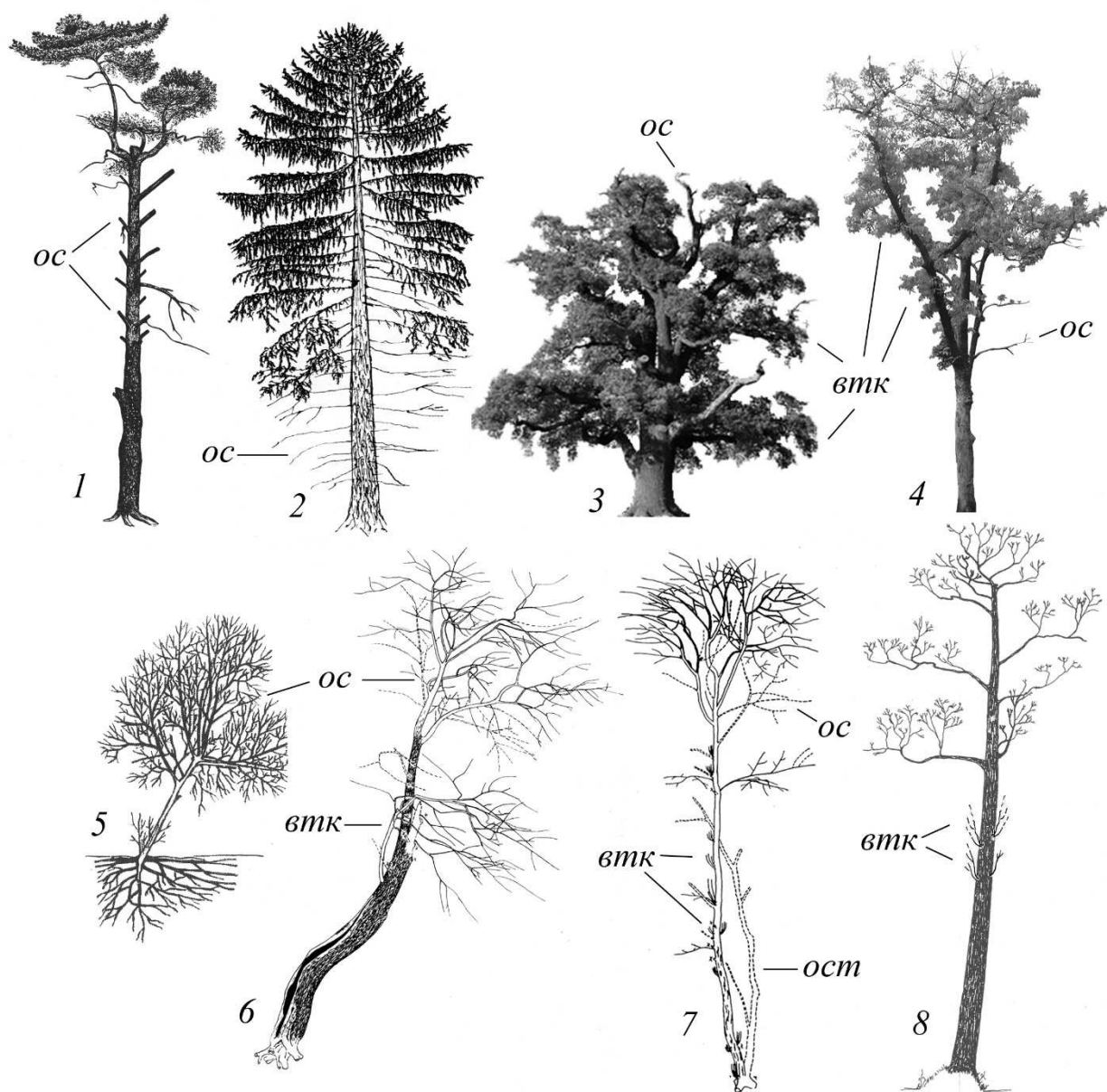


Рис. 13. Старые генеративные особи нормальной жизнеспособности. 1 – *Pinus sylvestris* (высота 23 м); 2 – *Picea abies* (23 м); 3 – *Quercus robur* (21 м); 4 – *Fraxinus excelsior*, сформированный в лесу (24 м); 5 – *Salix caprea* (12 м); 6 – *Malus sylvestris* (18 м); 7 – *Sorbus aucuparia* (15 м); 8 – *Alnus glutinosa* (23 м). Обозначения: *втк* – вторичная крона, *ос* – отмершие сучья, *ост* – отмерший ствол.

Источники и авторы рисунков: 1 – Н.А. Татаренкова; 2 – [36]; 3, 4 – О.И. Евстигнеев; 5 – [32]; 6, 7 – А.С. Брок-Волчанский; 8 – К.В. Беляков

Работы физиологов показывают, что одна из причин старения и смерти дерева – увеличение с возрастом в общей биомассе доли многолетних дышащих частей (стволов, стеблей, корней) и сокращение доли листьев, создающих пластические вещества для дыхания [107, 108, 109]. В результате в жизни дерева наступает момент, когда баланс ассимилятов приближается к нулю или стано-

вится отрицательным. Другими словами, все пластические вещества, образующиеся при фотосинтезе, поглощаются дышащими тканями и для дальнейшего развития таковых не остается. При этом ростовые процессы замедляются и останавливаются, растение истощается и погибает. Однако смерть наступает не сразу. У деревьев существует механизм продления жизни. Он проявляется в отторжении неэффективно работающих дышащих частей в виде старых скелетных сучьев и крупных веток, у которых практически все пластические вещества, образующиеся при фотосинтезе, расходуются на дыхание, а на экспорт ничего не остается. С отмиранием сучьев и ветвей крона становится разреженной, внутри ее световое довольствие увеличивается. Многие исследователи [78, 110 и др.] считают, что улучшение освещенности – одна из причин пробуждения спящих почек на стволе, ветвях и формирования вторичной кроны. Среди деревьев вторичная крона не образуется у *Pinus sylvestris*. И.В. Туркевич [111], изучив дуб, пишет, что площадь отдельных листьев вторичной кроны в пять раз больше листьев первичной кроны, они тоньше и содержат больше хлорофилла. Это позволяет растению эффективнее использовать рассеянный свет внутри кроны. В результате ассимилирующая поверхность растения снова увеличивается и формируется положительный баланс пластических веществ, который необходим для поддержания жизнедеятельности стареющих деревьев. В.А. Казарян [112] утверждает, что суховершинность, отмирание скелетных ветвей и образование вторичной кроны временно восстанавливает корне-листовую связь, нарушенную с возрастом, и способствует некоторому омоложению старого дерева.

Благодаря такому механизму продления жизни предельный возраст *Betula pubescens* в условиях свободного роста может достигать 150 лет, *Acer campestre* – 200 лет, *Betula pendula* и *Populus tremula* – 250 лет, *Alnus glutinosa* и *Ulmus glabra* – 300 лет, *Acer platanoides* – 500 лет, *Fraxinus excelsior* и *Pinus sylvestris* – 600 лет, *Tilia cordata* – 815 лет, *Fagus sylvatica* – 930 лет, *Picea abies* – 1200 лет, а *Quercus robur* – более 2000 лет [1, 74, 94]. Этот предельный возраст установлен для особей, которые выросли на свободе. В лесном сообществе жизнь дерева

короче. Например, в заповеднике «Брянский лес» наибольший возраст *Betula pendula* и *Populus tremula* – только 100 лет, *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior* и *Tilia cordata* – 110 лет, *Acer platanoides* – 130 лет, *Picea abies* – 150 лет, *Pinus sylvestris* – 160 лет, а *Quercus robur* – 180 лет. Это связано с тем, что в лесу подрастающие деревья затевают нижние листья взрослых и ослабляют их фотосинтетическую деятельность. Неблагоприятный баланс фотосинтеза и дыхания нижних и средних ветвей, а также всего организма, определяет раннее старение деревьев в лесном сообществе. Особенно быстро стареют осина и береза. Известно, что эти виды отличаются относительно меньшей лабильностью световых кривых фотосинтеза [68, 113], в их кроне отсутствуют теневые листья [72]. Кроме того, относительно небольшой возраст деревьев определяется коротким оборотом рубки в эксплуатируемых лесах. В этом случае деревья редко доживают до естественной смерти.

**Постгенеративный период.** Большая часть деревьев, пораженная болезнями, погибает обычно в  $g_3$ -состоянии. В постгенеративный период онтогенеза переходят только единичные особи деревьев. Период представлен лишь одним онтогенетическим состоянием. Он охватывает время с момента потери способности деревьев к формированию генеративных органов до отмирания.

**Сенильные особи ( $s$ ).** Крайнее проявление старения у деревьев – сенильные особи. Они отличаются чрезвычайной дряхлостью. У сенильных растений полностью отмирает первичная крона. Верхушка деревьев сухая или сломлена (рис. 14). Сохраняется только вторичная крона, которая образуется из спящих почек преимущественно средней и нижней части ствола. На ее побегах формируются листья ювенильного или полувзрослого типа. Живая древесина сохраняется только по периферии ствола, местами отслаивается корка. Генеративные органы не образуются [33, 63, 83]. Под пологом сенильного дерева по мере разреживания его кроны постепенно изменяются световой, температурный и прочие режимы. При этом подрастающее поколение деревьев может плавно приспособливаться к новым условиям существования в течение 5 – 50 лет. Это время соответствует длительности сенильного состояния дерева.

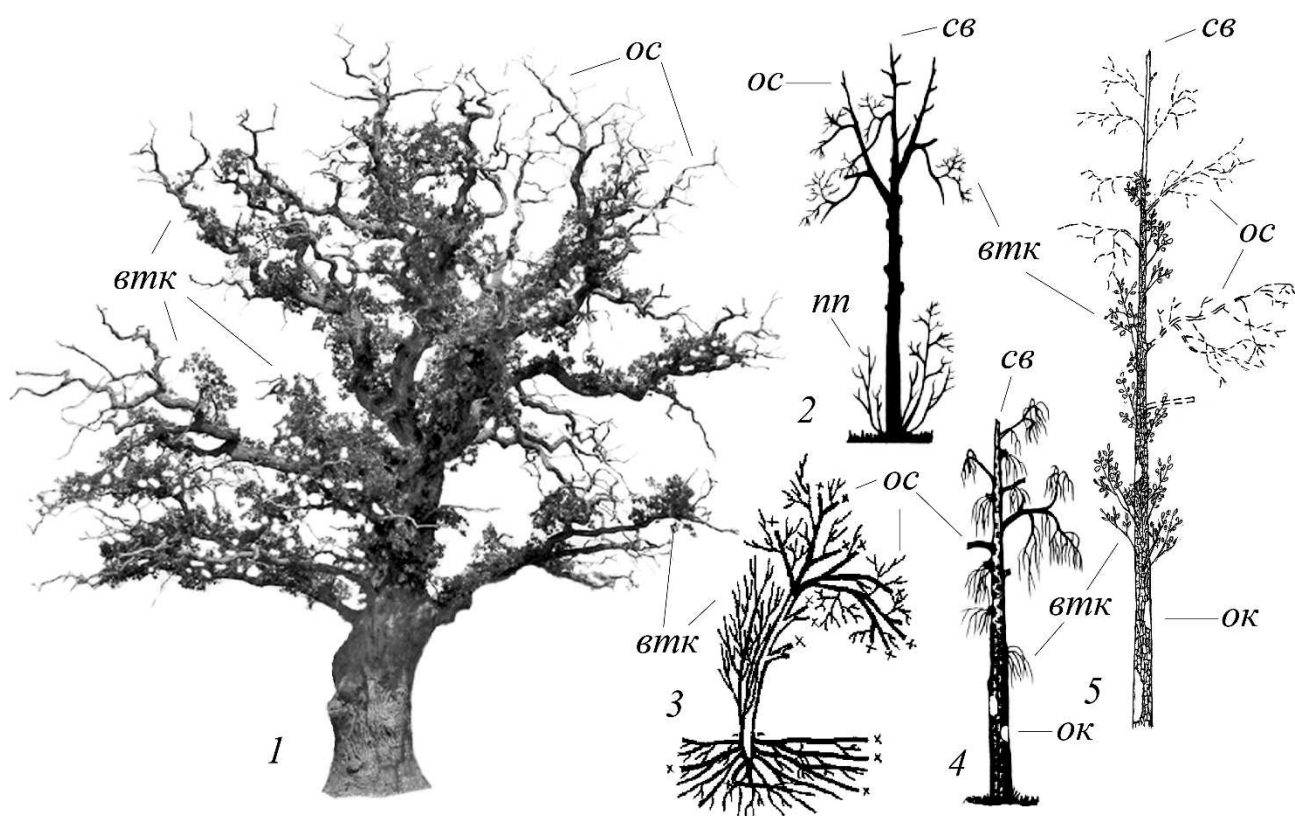


Рис. 14. Сенильные особи. 1 – *Quercus robur* нормальной жизненности, сформированный на лугу (высота 20 м); 2 – *Tilia cordata* нормальной жизненности, сформированная в лесу (19 м); 3 – *Salix caprea* нормальной жизненности, сформированная на опушке (10 м); 4 – *Betula pendula* нормальной жизненности, сформированная на открытом месте (19 м); 5 – *Alnus glutinosa* пониженной жизненности, сформированная в лесу (18 м). Обозначения: ок – отслоение коры, пп – порослевые побеги в основании ствола, св – сломанная верхушка. Остальные обозначения – см. рис. 13.

Источники и авторы рисунков: 1 – О.И. Евстигнеев; 2, 4 – А.И. Широков; 3 – [32]; 5 – А.В. Короткова

## Заключение

В развитии всех видов деревьев выделяются однотипные онтогенетические состояния, которые характеризуются морфологическим сходством. Отличительная черта проростков – семядоли, ювенильных растений – один удлиненный побег, который может состоять из нескольких годичных приростов, а иматурных – появление боковых удлиненных побегов. Виргинильные и молодые генеративные особи, как правило, выделяются конической формой кроны, у которых от основания и до верхушки прослеживается главная ось. Для средневозрастных особей большинства видов деревьев характерна куполообразная крона, для старых генеративных – плосковершинная крона, в которой присутствуют

мертвые сучья. У сенильных деревьев полностью отмирает первичная крона, сохраняется только вторичная.

Разнообразие условий существования в лесных сообществах определяют морфологические вариации особей разных онтогенетических состояний и отражаются на уровне их жизненности. Одни особи проходят весь онтогенез мощноразвитыми, другие – на среднем уровне, а третьи оказываются настолько угнетенными, что не могут пройти все этапы индивидуального развития.

Растения, относящиеся к первому уровню, характеризуются нормальной жизненностью: развитие проходит без длительных задержек в прегенеративном периоде; деревья имеют максимальные для данного онтогенетического состояния ежегодные приросты и общие размеры (высоту, диаметр кроны и ствола); система побегов формируется из почек регулярного возобновления.

Растения, находящиеся на втором, или пониженном уровне жизненности, дольше задерживаются в прегенеративном состоянии. У них меньше размеры ствола, кроны, а также ежегодные приросты в высоту. Для подростка характерна зонтиковидная форма кроны. В формировании ствола могут участвовать не только почки регулярного возобновления, но и спящие почки базальных участков годичных побегов. Вне зависимости от наследственных ростовых возможностей лидерная ось нарастает симподиально.

Растения, находящиеся на третьем уровне жизненности (сублетальном), характеризуются наибольшей задержкой развития, минимальными ежегодными приростами, преобладанием мертвых ветвей в кроне. Большая часть сублетальных особей погибает, не пройдя всех этапов онтогенеза. Однако до тех пор, пока процессы отмирания существенно не затронут корневую и побеговые системы, сублетальный подрост способен при улучшении условий освещенности перейти в генеративное состояние и пройти все этапы онтогенеза.

### **Благодарности**

Авторы выражают особую благодарность нашему Учителю, главному научному сотруднику Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, профессору Ольге Всеволодовне Смирновой за инициативу написания этой

статьи, её плодотворные идеи и энтузиазм в изучении лесов России и популяционной жизни деревьев. Мы благодарны всем исследователям в области популяционной биологии, чьи работы оказались полезными для этой статьи. Мы также благодарны д.б.н. М.В. Бобровскому за полезные комментарии, которые позволили улучшить рукопись статьи.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Корчагин А.А. Определение возраста деревьев умеренных широт // Полевая геоботаника. – М.; Л. : АН СССР, 1960. Т. 2. – С. 209-240.
2. Harper J.L. Population biology of plants. – London; New York : Academic Press, 1977. – 892 p.
3. Silvertown J.W. Introduction to plant ecology. – London; New York : Longman, 1982. – 209 p.
4. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. – М.; Л. : АН СССР, 1960. Т. 6. – С. 7-204.
5. Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений / под ред. А.А. Уранова. – М. : Наука, 1967. – 156 с.
6. Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций / под ред. А.А. Уранова. – М. : Наука, 1968. – 233 с.
7. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1989. – №11. – С. 7-34.
8. Gatzuk L.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.I., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A. Age states of plants of various growth forms: a review // Journal of Ecology. – 1980. – V. 68 (3). – P. 675-696.
9. Shorina N.I., Smirnova O.V. The population biology of ephemeroïdes // Handbook of vegetation science. Part. III. The population structure of vegetation. /ed. J. White. – Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 1985. – P. 225-240.
10. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М. : Наука, 1976. – 217 с.

11. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М. : Наука, 1988. – 184 с.
12. Smirnova O.V., Palenova M.M., Komarov A.S. Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations // *Russian Journal of Developmental Biology*. – 2002. – V. 33 (1). – P. 1–10. [Translated from *Ontogenez*. – 2002. – V. 33 (1). – P. 5–15].
13. Заугольнова Л.Б. О биологии самосева обыкновенного ясеня (*Fraxinus excelsior* L.) // *Биол. науки*. – 1967. – № 5. – С. 98-102.
14. Заугольнова Л.Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // *Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций*. – М. : Наука, 1968. – С. 81-102.
15. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Рипа С.И. Лысых Н.И. Популяционная организация буковых лесов Закарпатья // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* – 1989. – Т. 94 (5). – С. 78-91.
16. Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Бакалына Л.В. Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* – 1992. – Т. 97 (2). – С. 81-89.
17. Евстигнеев О.И., Воеводин П.В., Коротков В.Н., Мурашев И.А. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы // *Успехи соврем. биол.* – 2013. – Т. 133 (4). – С. 392-400.
18. Восточноевропейские широколиственные леса / под ред. О.В. Смирновой. – М. : Наука, 1994. – 364 с.
19. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / под ред. О.В. Смирновой. – М. : Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.
20. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / под ред. О.В. Смирновой. – М. : Наука, 2004. – Кн. 2. – 575 с.
21. Браславская Т.Ю. Возобновительные процессы в популяциях широколиственных видов деревьев, обитающих в лесистых пойменных

ландшафтах Европейской России // Известия Самарского НЦ РАН. – 2013. Т. 15 (3). – С. 1041-1045.

22. Bernacci L.C., Martins F.R., Maës dos Santos F.F. Estrutura de estádios ontogenéticos em população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) *Glassman* (Arecaceae) // Acta Botanica Brasilica. – 2008. – V. 22 (1). – P. 119-130.

23. Silveira A.S., Martins F.R., Araújo F.S. Are tree ontogenetic structure and allometric relationship independent of vegetation formation type? A case study with *Cordia oncocalyx* in the Brazilian Caatinga // Acta Oecologica. – 2012. – V. 43. – P. 126-133.

24. Rosseto V., Carneiro M.S., Ramos F.N., Maes dos Santos F.F. Ontogeny, allometry and architecture of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) // Acta Botanica Brasilica. – 2013. – V. 27 (4). – P. 730-736.

25. Нухимовский Ю.Д. Онтогенез пихты сибирской в условиях Подмосковья // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1971. – Т. 76 (2). – С. 105-112.

26. Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1979. – Т. 84 (1). – С. 85-98.

27. Полтинкина И.В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах Европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1985. Т. 90 (2). – С. 79-88.

28. Махатков И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1991. – Т.96 (4). – С. 79-88.

29. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovskii A.M. Ontogeny of a tree // Бот. журн. – 1999. – V. 84 (12). – P. 8-20.

30. Ухваткина О.Н., Комарова Т.А., Трофимова А.Д. Особенности онтогенеза *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. в условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня // Вестник Московского государственного университета леса. – 2010. – №. 3. – С. 169-173.



31. Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2011. – № 4. – Р. 3-22.

32. Недосеко О.И. Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы. – Нижний Новгород : ННГУ им. Н.И. Лобачевского, 2014. – 426 с.

33. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. – М. : Прометей, 1989. – 102 с.

34. Чистякова А.А. Большой жизненный цикл и фитоценотическая роль липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) в разных частях ареала. Дис. ... канд. биол. наук. – М. : МГПИ им. В.И. Ленина, 1978. – 256 с.

35. Воронцова Л.И., Гатцук Л.Е., Чистякова А.А. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляций // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. – М. : Прометей, 1987. – С. 7-24.

36. Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском полесье // Бот. журн. – 2001. – Т. 86 (8). – С. 72-85.

37. Евстигнеев О.И. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье // Лесоведение. – 2014. – № 2. – С. 69-77.

38. Филимонова В.Д. Биологические основы хранения желудей в зимний период // Тр. ин-та леса. – М.: АН СССР, 1958. – Т. 29. – Вып. 1. – С. 83-132.

39. Нестерович Н.Д., Чекалинская И.И., Сироткин Ю.Д. Плоды и семена лиственных древесных растений. – Минск : Наука и техника, 1967. – 286 с.

40. Thompson K., Bakker J.P., Bekker R.M. The soil seed banks of North West Europe. – Cambridge, 1996. – 288 p.

41. Заборовский Е.П. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород. – М. : Гослесбумиздат, 1962. – 303 с.

42. Ильинский А.П. Расселение растений (основные понятия и термины) // Природа. – 1945. – № 5. – С. 45-55.

43. Артюшенко Т.З. Атлас по описательной морфологии растений. Плод. – Л. : Наука, 1989. – 392 с.
44. Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. – М. : МГУ, 1957. – 360 с.
45. Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. – Л. : Наука, 1987. – 160 с.
46. Нестеров В.Г. Общее лесоводство. – М.; Л. : Гослесбумиздат, 1949. – 664 с.
47. Декатов Н.Е. Мероприятия по возобновлению леса при механизированных рубках. – М. : Гослесбумиздат, 1961. – 279 с.
48. Денисов А.К., Денисов С.А., Кудрявцев Е.К. Анемохория берез пушистой и бородавчатой // Изв. высших учебных заведений. Лесн. журн. – 1973. – № 3. – С. 6-9.
49. Лукьянец А.И. Распространение древесных растений на промышленных отвалах Урала // Экология. – 1982. – № 2. – С. 80-83.
50. Евстигнеев О.И., Мурашев И.А., Коротков В.Н. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев восточноевропейских лесов // Лесоведение. – 2016. – № 6. В печати.
51. Образцов Б.В. Материалы опытов и наблюдений по распространению дикими животными семян деревьев и кустарников в открытые биотопы лесостепи // Сообщения лаборатории лесоведения. Вып. 3. – М. : АН СССР, 1961. – С. 69-88.
52. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. – М. : МГУ, 2002. – 240 с.
53. Серебрякова Т.И. Зародыш и проросток – начальные этапы онтогенеза цветкового растения // Ботаника: морфология и анатомия растений. – М. : Просвещение, 1988. С. – 130-151.
54. Васильченко И.Т. Всходы деревьев и кустарников. – М.; Л. : АН СССР, 1960. – 302 с.

55. Полная энциклопедия русского сельского хозяйства и соприкасающихся с ним наук. – СПб: Из-во А.Ф. Девриена, 1900-1912. Т. 1 – 12.
56. Деревья и кустарники СССР. Т. 2. – М.; Л. : АН СССР, 1951. – 612 с.
57. Киселева К.В. Морфологические отличия проростков ильма (*Ulmus scabra* Mill.) и вяза (*Ulmus laevis* Pall.) // Биол. науки. – 1964. – № 4. – С. 103-105.
58. Буланая М.В. Биология и фитоценотическая роль черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.) в разных частях ареала : дис. ... канд. биол. наук. – М. : МГПИ им. В.И. Ленина, 1989. – 200 с.
59. Правдин Л.Ф. Ива, ее культура и использование. – М.: АН СССР, 1952. – 168 с.
60. Кондратьева-Мельвиль Е.А. О разнолистности у сеянцев некоторых древесных растений // Бот. журн. – 1965. – Т. 50 (5). – С. 605-613.
61. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных растений. – М. : Высшая школа, 1962. – 379 с.
62. Михалевская О.Б. Биологические особенности развития и роста дуба (*Quercus robur* L.) на ранних этапах онтогенеза : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М. : МГПИ им. В.И. Ленина, 1953. – 13 с.
63. Чистякова А.А. Дуб черешчатый // Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. – М. : Прометей, 1989. – С. 18-25.
64. Комиссаров Д.А. Биологические основы размножения древесных растений черенками. – М. : Лесн. пром-сть, 1964. 292 с.
65. Ботаника: морфология и анатомия растений. – М. : Просвещение, 1988. – 479 с.
66. Леонова Н.А. Структура ценопопуляций *Ulmus glabra* и *Ulmus laevis* в плакорных и пойменных лесах центральной России : дис. ... канд. биол. наук. – М. : МПГУ, 1999. – 200 с.

67. Евстигнеев О.И. Световой минимум подроста деревьев хвойно-широколиственного леса // Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова. – Самара : ПГСГА, 2012. – С. 181-184.

68. Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якшина А.М. Фотосинтез и дыхание подроста. – М. : Наука, 1970. – 181 с.

69. Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. – М. : Наука, 1978. – 212 с.

70. Князева И.Ф., Малкина И.С., Якшина А.М. Определение баланса органического вещества у саженцев клена остролистного в условиях разного затенения // Лесоведение. – 1971. – № 2. – С. 15-22.

71. Якшина А.М. Об интенсивности дыхания корневой системы клена при разном затенении // Физиология растений. – 1978. – Т. 25 (1). – С. 64-69.

72. Алексеев В.А. Световой режим леса. – Л. : Наука, 1975. – 228 с.

73. Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Леса умеренной зоны. – М. : Прогресс, 1974. Т. 2. – 423 с.

74. Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И. Физиология древесных растений. – М. : Лесн. пром-сть, 1974. – 424 с.

75. Евстигнеев О.И. Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при различной освещенности // Бот. журн. – 1988. – Т. 73 (12). – С. 1730-1736.

76. Евстигнеев О.И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов : дис. ... д-ра биол. наук. – Нижний Новгород : НГУ им. Н.И. Лобачевского, 2010. – 513 с.

77. Дервиз-Соколова Т.Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *S. phlebophylla* Andress. // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1966. – Т. 71 (2). – С. 28-38.

78. Пятницкий С.С., Коваленко М.П., Лохматов Н.А., Туркевич И.В., Ступников В.Г., Сущенко В.П., Чони Г.П. Вегетативный лес. – М. : Сельхозиздат, 1963. – 448 с.

79. Чистякова А.А., Кутьина И.С. Вяз шершавый, или ильм горный // Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. – М. : Прометей, 1989. – С. 82-89.

80. Лярская Р.П. Образование придаточных почек на корнях яблони // Вестник Московского ун-та. – 1957. – № 4. – С. 53-62.

81. Лащинский Ник. Н. Осина // Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. – М. : Прометей, 1989. – С. 89-96.

82. Заугольнова Л.Б. Анатомо-морфологическое строение листьев и почек у разных возрастных групп ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Биол. науки. – 1971. – № 9. – С. 56-64.

83. Чистякова А.А. Бук европейский // Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. – М. : Прометей, 1989. – С. 25-35.

84. Тимофеева Е.К. Лось (экология, распространение, хозяйственное значение). – Л. : Изд-во ЛГУ, 1974. – 168 с.

85. Тимофеева Е.К. Косуля. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1985. – 224 с.

86. Данилкин А.А. Оленьи (*Cervidae*). – М. : ГЕОС, 1999. – 552 с.

87. Данилкин А.А. Полорогие (*Bovidae*). – М. : КМК, 2005. – 550 с.

88. Юницкий А.А. О возобновлении дуба «торчками» // Лесоведение и лесоводство. – 1927. – №. 4. – С. 190-193.

89. Белостоков Г.П. Морфогенез кустовидного подроста клена остролистного (*Acer platanoides* L.) // Биол. науки. – 1976. – № 3. – С. 75-80.

90. Белостоков Г.П. Формирование габитуса кустовидного подроста вяза гладкого // Лесоведение. – 1981. – № 2. – С. 82-86.

91. Белостоков Г.П. Габитус кустовидного подроста древесных растений // Бот. журн. – 1980. – Т. 65 (3). – С. 391-404.

92. Истомина И.И. Квазисенильность и ее роль в жизни древесных растений : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М. : МГПИ им. В.И. Ленина, 1992. – 16 с.

93. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квazисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общ. биол. – 1984. – Т. 45 (2). – С. 216-225.

94. Евстигнеев О.И. Популяционные стратегии видов деревьев // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – С. 176-205.

95. Иванов Л.А. Физиология растений. – Л. : Гослестехиздат, 1936. – 386 с.

96. Морозов Г.Ф. Учение о лесе. – М.; Л. : Гослесбумиздат, 1949. – 456 с.

97. Малкина И.С. Связь интенсивности фотосинтеза листьев дуба с их структурой и возрастом дерева // Лесоведение. – 1983. – № 4. – С. 68-71.

98. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Влияние возраста дерева на структуру и функцию фотосинтетического аппарата дуба черешчатого // Физиология растений. – 1983. – Т. 30 (2). – С. 349-354.

99. Whitehead F.H., Myerscough P.J. Growth analysis of plant. The ratio of mean relative rate of leaf area increase. // New Phytol. – 1962. – V. 61 (3). – P. 314-321.

100. Евстигнеев О.И. Особенность формирования кроны подростa широколиственных деревьев под пологом леса // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. Т. 1. – Кострома : КГУ им. Н.А. Некрасова, 2011. – С. 95-98.

101. Зединг Г. Ростовые вещества растений. – М. : Иностранная лит., 1955. – 388 с.

102. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. – М. : Наука, 1981. – 96 с.

103. Лесная энциклопедия. Т. 1. – М. : Сов. энциклопедия, 1985. – 563 с.

104. Лесная энциклопедия. Т. 2. – М. : Сов. энциклопедия, 1986. – 631 с.

105. Гроздов Б.В. Дендрология. – М.; Л. : Гослесбумиздат, 1960. – 355 с.

106. Шиманюк А.П. Дендрология. – М. : Лесн. пром-сть, 1974. – 264 с.

107. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. – М. : Лесн. пром-сть, 1983. – 464 с.

108. Бугровский В.В., Меллина Е.Г., Цельникер Ю.Л. Механизмы развития и старения отдельно растущих деревьев // Докл. АН СССР. – 1985. – Т. 280 (4). – С. 1020-1024.

109. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г., Чмора С.Н., Мамаев В.В., Молчанов А.Г. Рост и газообмен CO<sub>2</sub> у лесных деревьев. – М. : Наука, 1993. – 256 с.

110. Гордиенко М.И., Гордиенко Н.М. Морфологические особенности водяных побегов ясеня обыкновенного // Лесоведение. – 1992. – № 3. – С. 61-68.

111. Туркевич И.В. Водяные побеги // Вегетативный лес. – М. : Сельхозиздат, 1963. – С. 148-179.

112. Казарян В.О. Старение высших растений. – М. : Наука. 1969. – 313 с.

113. Малкина И.С. Световые кривые фотосинтеза подростов лиственных пород // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. – М. : Наука, 1967. – С. 220-231.