

## ОНТОМОРФОГЕНЕЗ ПИХТЫ БЕЛОКОРОЙ (*ABIES NEPHROLEPIS* (TRAUTV.) MAXIM.) В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕГОРНОГО ПОЯСА ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

Комарова Т.А.<sup>1</sup>, Трофимова А.Д.<sup>2</sup>, Ухваткина О.Н.<sup>1</sup>, Ким У-Сан<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

<sup>2</sup> Ростовский гос. пед. ун-т им. А.И. Герцена, г. Ростов

<sup>3</sup> Сеульский национальный университет, г. Сеул, Республика Корея

Пихта белокорая или почкочешуйная (*Abies nephrolepis* Maxim.) - вечнозеленое однодомное анемофильное дерево до 20-22 (25) м высотой. Образует темнохвойные пихтово-еловые леса совместно с елью аянской (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) и обычно формирует второй ярус, располагаясь под пологом более крупных деревьев ели. Чистые насаждения этой породы встречаются крайне редко. В виде примеси отмечается в кедровых и кедрово-широколиственных лесах.

Пихта белокорая достаточно теневыносливая порода и превосходит в этом отношении ель аянскую. По отношению к водному режиму пихта - мезофит и достаточно требовательна к почве. Наиболее успешно она растет на свежих глубоких суглинистых почвах. На переувлажненных почвах равнинных участков, а также на мелких каменисто-щебнистых почвах горных склонов ее рост значительно слабее и резко снижается ее продуктивность. По отношению к температуре воздуха и почв пихта белокорая более теплолюбива, чем ель аянская, что и определяет продвижение последней далее на север и вверх по горным склонам. Верхний предел распространения пихты в Южном Сихотэ-Алине составляет 1400 м, в то время как ель аянская встречается на высоте 1650 м над ур. м.

Пихта белокорая произрастает на склонах хребтов Сихотэ-Алинь и Буреинского, на западе граница ее распространения доходит до хребта Тукурингра. Северные точки распространения отмечены в бассейне р. Уда (Гожев, 1934; Доронина, 1973). На юге проникает в Северо-Восточный Китай до 41<sup>0</sup> с.ш. В горах Кореи сплошной массив пихты белокорой тянется от 42<sup>0</sup> до 40<sup>0</sup> с. ш., а южнее - простирается до южной части Корейского полуострова (Каппер, 1954).

Пихте белокорой посвящена довольно обширная литература по вопросам распространения (Флора СССР, 1934; Строгий, 1934; Каппер, 1954; Усенко, 1969; и др.), биологии и морфологии (Стариков, 1961; Ворошилова, 1973, 2000; Базунова, 1977; Базунова и др., 1977; Гроздова и др., 1986; Орехова, 2005; и др.), физиологии и экологии (Чернышев, 1973; Калиниченко, 1973; Дорошенко, 1987; и др.), возрастного строения и динамики популяций, структуре и динамики образованных ею насаждений (Орлов, 1955; Дуплищев, 1965; Okitsu et al., 1995; Qi-Jing Liu, 1997; Omelko, Yakovleva, 2006), естественного возобновления в коренных лесах, на гарях и вырубках (Ворошилов, 1968, 1973, 1975; Ворошилов, Манько, 1967; Манько, 1999; Манько, Усольцев, 1999). В то же время, вопросы возрастного развития и онтогенеза растений пихты белокорой остались не изученными.

В задачи настоящей работы входило описание онтогенеза и отдельных возрастных состояний растений пихты белокорой, произрастающих в сомкнутых лесных насаждениях, на гарях и вырубках кедрово-темнохвойных и широколиственно-темнохвойно-кедровых лесов Южного Сихотэ-Алиня.

Сбор материалов ограничивался территорией Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара Биолого-почвенного института ДВО РАН, расположенного в бассейне р. Правая Соколовка (приток р. Уссури в верхнем течении) на западном макросклоне Южного Сихотэ-Алиня в пределах высотных отметок от 440 до 1108 м над ур.м. Всего было изучено около 700 экз. молодых прегенеративных растений и около 100 крупных деревьев пихты белокорой. При характеристике растений учитывали их общую высоту, расстояния до первой живой и мертвой ветки, диаметр ствола, порядок ветвления, начало и ширину кроны, а также годовичные приросты.

В работе использована схема возрастной периодизации, предложенная Т.А. Работновым (1950) для травянистых многолетников и в дальнейшем переработанная и дополненная А.А. Урановым (1967) и его учениками. Последовательность сменяющихся возрастных состояний особей от прорастания семени до естественного отмирания особей, следуя за А.А. Урановым (1967, 1975), мы рассматриваем как большой жизненный цикл или как полный онтогенез по О. В. Смирновой (1987).

В большом жизненном цикле многолетних семенных растений Т.А. Работнов (1947, 1950) выделил 4 периода: 1) латентный (пребывание в покоящемся состоянии в виде семян);

виргинильный или прегенеративный (от прорастания семени до половозрелого состояния); 3) генеративный и 4) сенильный или постгенеративный. При переработке и детализации другими авторами (Уранов, 1975; Смирнова и др., 1976) в прегенеративном периоде были выделены 4 возрастных состояния: проростки (р), ювенильные (j), имматурные (im) и виргинильные (v). Следуя за рядом авторов (Васильченко, 1936; Покровская, 1958; Рысина, 1973; Нухимовская, 1971; Комарова, 1986; и др.), мы разграничиваем понятия «проросток» и «всход» и выделяем их в самостоятельные возрастные состояния. Имматурное и виргинильное возрастные состояния мы подразделили на три фазы, соответствующие начальному ( $im_1, v_1$ ) промежуточному ( $im_2, v_2$ ) и заключительному ( $im_3, v_3$ ) этапам их развития в этом возрастном состоянии. В генеративном периоде были выделены молодые ( $g_1$ ), средневозрастные ( $g_2$ ) и старые ( $g_3$ ) генеративные растения, в постгенеративном – сенильные (s) и субсенильные (ss) особи. Вслед за рядом авторов (Работнов, 1978; Смирнова и др., 1984; и др.) выделялось также квазисенильное состояние (qs), характерное преимущественно для молодых растений, пребывающих в угнетенном состоянии в фитоценоотически неблагоприятных условиях.

### Онтогенез растений пихты белокорой

I. Латентный период продолжается в естественных условиях произрастания пихты с момента созревания семян до начала их прорастания весной. Цветение в районе исследований происходит в первой половине июня, созревание и опадение семян - в конце сентября-октябре. Женские стробилы находятся на побегах прошедшего года и располагаются вертикально по всей его длине. Шишки прямостоячие, распадающиеся, продолговато-яйцевидные или овально-цилиндрические, 5-7 см длиной и 1,5-3,0 см толщиной; молодые шишки малинового цвета, затем становятся зеленовато-фиолетовыми, а при рассыпании - бурые. По данным Н.В. Кречетовой с соавторами (1972), масса одной шишки в среднем составляет 7-8 г. Семенные чешуи (рис. 1 Б, В) деревянистые, почковидные, в верхней части плоско-закругленные, цельнокрайние, по бокам мелко зубчатые, к основанию клиновидно суженные. Кроющие чешуи короче семенных. Семена (рис. 1 Г) легкие, ароматные, богатые эфирными маслами, неправильно трехгранной формы, 6-8 мм длиной, 2,5-3 мм шириной, желтые (позднее коричневые), блестящие, с крылышками буровато-фиолетового или темно-бурого цвета. Крылышко около 5-8 мм длиной и 3 мм шириной. Семя состоит из толстой кожуры, образованной из трех слоев, мощного эндосперма и зародыша с 4-мя (редко с 3-мя или 5-ю) семядолями. Масса 1000 свежесобранных семян составляет 9-10 г. Всхожесть семян равна 50-60% и сохраняется до двух-трех лет. Согласно исследованиям Т.П. Ореховой (2005), герметическое хранение семян позволяет продлить их всхожесть до 5 лет.

II. Прегенеративный период начинается с прорастания семени и заканчивается достижением растением половозрелого состояния. В природных условиях семена начинают прорасти в первых числах июня.

**Проростки (р1)** – неветвящиеся растения, сформированные из семени, и имеющие надземный побег с семядолями и первичный корешок. При прорастании, протекающем по надземному типу, гипокотиль дугообразно выгибается и вытягивает пластинки семядолей над поверхностью почвы. Проростки (рис. 2 А) имеют обычно 4 (редко 3 или 5) семядолей 1–2 см длиной и около 0,2 см шириной, плоские, линейные, на верхушке слегка выемчатые. Гипокотиль светло-зеленый с красноватым оттенком; к концу первого года жизни он достигает 2-3 см длины и 0,7-0,9 мм ширины, одревесневает и приобретает светло-коричневый цвет. В первый год верхушечная почка иногда отмирает, и тогда растение остается в состоянии проростка на второй год. Дальнейшее формирование нового побега идет за счет боковой почки, находящейся в пазухе нижних чешуй верхушечной почки.

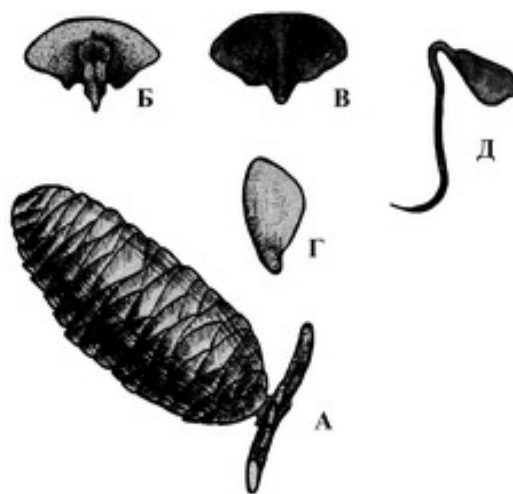


Рис. 1. Шишка (А), семенная чешуя со стороны спинки и брюшка (Б, В) и семя с крылышком (Г, Д) *Abies nephrolepis*

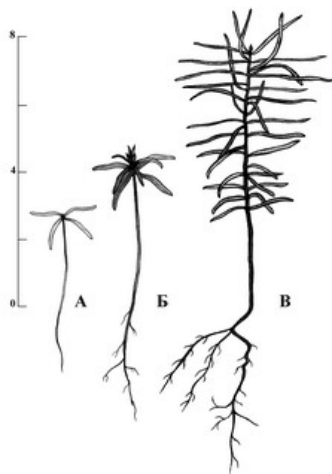


Рис. 2. Проросток (А), всход (Б) и ювенильное растение (В) *Abies nephrolepis*

**Всходы (s)** (рис. 2 Б) – их формирование начинается с момента разворачивания верхушечной почки и продолжается до отмирания семядолей (за исключением индивидуумов, начавших ветвиться уже с семядолями). Верхушечная почка обычно раскрывается на второй год жизни, и выше семядолей формируется новый побег до 1-2 см, несущий первые листья до 1,6-1,8 см длиной и около 0,2 см шириной. Листья ланцетно-линейные, на верхушке закругленные и слегка выемчатые, сверху блестящие, зеленые, снизу с двумя беловатыми полосками. Первичная хвоя располагается кружками на побеге. Семядоли могут сохраняться и на третьем году жизни, и состояние всхода продолжается у этих растений.

**Ювенильное состояние (j)** (рис. 2 В) у молодых растений пихты начинается с момента отмирания семядолей и продолжается до начала ветвления. Растения в ювенильном состоянии пребывают от 2 до 8-10 лет; высота особей 2-10 см, диаметр стволика у корневой шейки 1-1,8 мм, верхушечные приросты составляют 1-3 см. Границы годичных приростов морфологически хорошо различаются по остаткам почечных чешуй или по рубцам, остающимся на побеге после их опадения.

Корневая система у ювенильных растений состоит из первичного корня и боковых корней второго порядка. На гипокотиле начинают формироваться единичные придаточные корни, идущие параллельно поверхности почвы.

Ювенильные растения, также как и всходы, развиваются в пределах кустарничково-травяного яруса и испытывают сильное конкурентное воздействие травянистых растений и затенение кустарниками и деревьями. При этом они отличаются наиболее высокой теневыносливостью.

**Имматурное возрастное состояние (im)** начинается с момента появления первых боковых веточек. Характерными чертами имматурных растений служит слабо ветвящаяся несформированная крона; тонкий стволик, незначительно превышающий диаметр боковых веток. Система главного корня дополняется придаточными корнями, формирующимися на гипокотиле. Благодаря котрактильной деятельности придаточных корней гипокотиль и нижние части стволиков втягиваются в почву и затем лежат горизонтально. Заглубление их в почву и подстилку благоприятствует в дальнейшем развитию горизонтально растущих придаточных корней, все более увеличивающихся в размере. В имматурном состоянии особи пихты прибывают от 8-10 до 45-50 лет, они имеют разную высоту (от 0,1 до 3 м) и различный порядок ветвления (от I до IV-го). В связи с этим, имматурные особи были нами подразделены на 3 категории:  $im_1$ ,  $im_2$  и  $im_3$ , характеризующие, соответственно, начальную, промежуточную и завершающие этапы развития этого возрастного состояния.

Для особей *начального имматурного состояния* ( $im_1$ ) характерны небольшие размеры (до 50 см высотой и 0,6-1,5 см диаметром), несформированная крона из небольшого числа недолговечных боковых веточек с I-II-го порядками ветвления (рис. 3 А). В корневой системе основную роль играют главный и боковые корни. В этом состоянии растения пихты пребывают в естественных условиях произрастания в среднем до 15-20 лет, а под давлением сильного фитоценотического пресса его продолжительность у угнетенных растений возрастает до 40 и более лет. На относительно открытых участках гарей и вырубков растения с повышенной жизненностью переходят в следующее возрастное состояние уже в возрасте 10-15 лет.

*Промежуточное виргинильное состояние* ( $im_2$ ) наступает у молодых растений пихты с нормальной жизненностью в возрасте 15-20 лет и продолжается до 23-35 лет, у угнетенных растений с пониженной жизненностью - до 50-65 лет, тогда как растения с ускоренным ростом и повышенной жизненностью находятся в этом жизненном состоянии от 10-15 до 20-25 лет. Растения пихты различного жизненного состояния не имеют существенных различий в размерах и достигают в среднем высоты 0,7-2,0 м, диаметром в основании ствола 1,5-3,0 см. Слабо выраженная туповершинная крона с незначительным количеством боковых веточек с II-III-им порядками ветвления и шириной 0,8-1,3 м начинается на высоте 0,2-0,5 м (рис. 3 Б). В нижней части кроны находятся отмершие ветки, образовавшиеся в предыдущем возрастном состоянии.

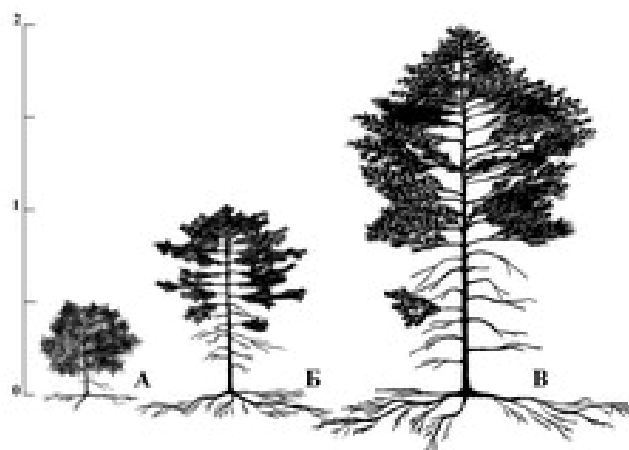


Рис. 3. Разные фазы имматурного возрастного состояния *Abies nephrolepis*: А – растение в начальном имматурном состоянии; Б - растение в промежуточном имматурном состоянии; В - растение в завершающем имматурном состоянии.

Особь в *завершающем имматурном состоянии* ( $im_3$ ) (рис. 3 В) различной жизненности имеют более крупные размеры (в среднем 2-3 м высоты и 3,0-5,0 см диаметра в основании ствола). Слабо оформленная крона 1,5-2,5 м шириной начинается с высоты 1,0-2,0 м, ниже расположены сухие ветки, образовавшиеся в предыдущем возрастном состоянии. Возраст растений разной жизненности довольно значительно различается, несмотря на сравнительно сходные морфометрические показатели. Растения нормальной жизненности проходят завершающее имматурное состояние в возрасте 30-40 лет, угнетенные с пониженной жизненностью - в возрасте 50-80 лет, а растения с повышенной жизненностью – в возрасте 20-30 лет.

**Виргинильное возрастное состояние (v)** характерно для растений с хорошо развитыми стволом и кроной, но не приступивших к семеношению. Рост главного побега превышает приросты у крупных ветвей, что определяет удлиненную пирамидальную форму кроны с заостренной верхушкой. Кора гладкая, зеленоватая и зеленовато-серая.

У пихты белокорой форма почек коническая с широким основанием и несколько смещенной вершиной. На побегах пихт находится одновременно от 1 до 8 почек. Самое большое число почек в мутовках насчитывается в верхней части кроны, наименьшее – в нижней. Число и размеры почек уменьшаются вниз по кроне дерева и к основанию ветки. Размеры почек у подростка на сравнительно открытых участках гарей и вырубков больше, чем под пологом леса.

Виргинильные особи нами были также подразделены на 3 категории, отражающие соответственно начальные ( $v_1$ ), промежуточные ( $v_2$ ) и завершающие ( $v_3$ ) этапы этого возрастного состояния.

У растений пихты *начального этапа виргинильного состояния* ( $v_1$ ) уже выражены основные черты взрослого дерева – крона сформирована, ствол в нижней части очищен от сучьев. В нормальном жизненном состоянии особи имеют широко пирамидальную форму кроны шириной 2,5-3,5 м, начинающуюся на высоте 1,5-2,0 м. Ствол, имеющий в основании 4,5-6,5 см, а на высоте груди – 4,0-5,5 см, очищен от ветвей в нижней части до 1,0-1,5 м (рис. 4 А). Кора на всем протяжении ствола гладкая, зеленоватая. Общая высота растений составляет 4,0-5,0 м, возраст особей находится в пределах 35-70 лет. Растения с пониженной жизненностью и замедленным ростом, развиваясь в течение более длительного времени – 80-95 лет, достигают 6,0-7,0 м высотой, в то время как ускоренное развитие у растений с повышенной жизненностью определяет минимальные сроки их развития – до 30-40 лет, в течение которого они достигают высоты 3,5-4,5 м. В литературе (Richards, Kavanagh, 1945; Махатков, 1991; Комарова, 1992; и др.) неоднократно указывалось на увеличение размеров растений разных биоморф при увеличении длительности их роста и продолжительности жизни и, наоборот, снижении размеров растений при возрастании темпов их развития.

В *промежуточном виргинильном возрастном состоянии* ( $v_2$ ) растения пихты с нормальной жизненностью достигают 7- 10 м высоты, 8,5-12,0 см диаметра в основании ствола и 7,0-10,5 см диаметра на высоте груди. Ствол в нижней части очищен от сучьев до 1,5-2,5 м (рис. 4 Б). Крона пирамидальная, 3,5-4,5 м шириной. Средний возраст в этом возрастном состоянии составляет 50-80 лет. Замедленное развитие угнетенных особей определяет их более значительный

возраст – 90- 120 лет и высоту – 8,0-12,0 м. Ускоренное развитие особей обуславливает снижение возраста растений – до 35-45 лет и их высоты – 5,0-7,0 м.

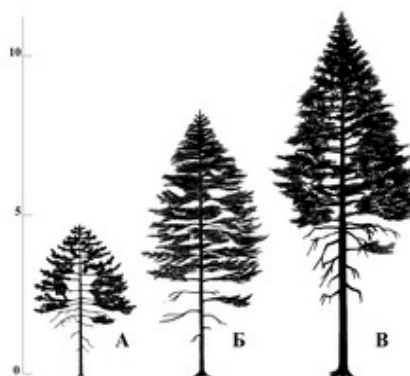


Рис. 4. Разные фазы виргинильного возрастного состояния *Abies nephrolepis*: А – растение в начальном виргинильном состоянии; Б - растение в промежуточном виргинильном состоянии; В - растение в завершающем виргинильном состоянии.

На завершающем этапе виргинильного возрастного состояния ( $v_3$ ) особи пихты имеют узкопирамидальную форму кроны с заостренной верхушкой, ширина кроны 4-5 м, начинается на высоте 3-5 м (рис. 4 В). Ветвление скелетных осей до V-VI-го порядков. Высота нормально развивающихся растений составляет в среднем 8-14 м, диаметр в основании ствола 10-19 см, а на высоте груди – 8,5-15,0 см; средний возраст 70-90 лет. Ствол очищен от сучьев до 2-5 м. Первая живая ветка находится на высоте 3-6 м. Кора зеленовато-серая, гладкая, у основания ствола шероховатая с небольшими темными трещинами. При свободном стоянии и ускоренном развитии растения пихты проходят это состояние в возрасте 40-60 лет и обычно не превышают 8-10 м высоты.

У особей с пониженной жизненностью и замедленным ростом средняя высота растений составляет 11-15 м, а их возраст - 100-120 лет.

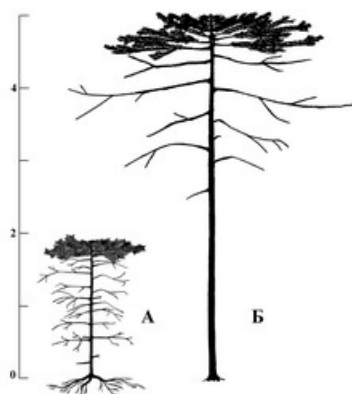


Рис. 5. Квазисенильные особи *Abies nephrolepis* в имматурном (А) и виргинильном (Б) состояниях

В условиях сильного фитоценотического пресса при низком уровне освещенности нередко отмечается переход некоторых имматурных и виргинильных особей пихты белокорой в **квазисенильное состояние (qs)** с сублетальным уровнем жизненности. Для них характерна задержка развития и чрезвычайно низкие годовые приросты; незначительное количество живых ветвей приурочено к самой верхней части кроны, а на стволе преобладают сухие ветки и сучья (рис. 5). Многие квазисенильные особи отмирают, а часть растений, успевших сформировать хорошо развитую корневую систему и достаточное количество спящих почек в надземной и подземной побеговых системах, после длительной задержки развития способны активно развиваться и проходить оставшиеся возрастные состояния при улучшении условий их произрастания.

III. Генеративный период, начинающийся с формирования репродуктивных органов, может наступать у растений пихты на открытых участках при свободном стоянии в возрасте 20-25 лет, а в лесных насаждениях – в 40-60 лет и в более поздние сроки. Как и у других древесных пород, характер плодоношения зависит от условий произрастания; на плодородных и глубоких суглинистых почвах речных террас и нижних частей склонов при отсутствии сильного фитоценотического пресса пихта белокорая начинает раньше и обильнее плодоносить, периодичность плодоношения выражена слабее.

**Молодые генеративные растения ( $g_1$ )** пихты, впервые приступившие к семеношению, слабо и нерегулярно плодоносят и продолжают интенсивно нарастать. Растения нормальной жизненности достигают 15-19 м высоты, 20-30 см диаметра в основании ствола и 15-20 см на уровне груди, ширина кроны 4-6 м. Ствол очищен от сучьев до 4-7 м, первая живая ветка находится на высоте 4-8 м, а начало кроны – на высоте 10-14 м (рис. 6 А). Молодые генеративные пихты достигают максимальной величины годичных приростов на верхушечных побегах (до 50-60 см) и боковых ветвях (до 20-30 см). Средний возраст их растений 80-120 лет. При ускоренном развитии в условиях достаточного освещения и незначительной конкуренции молодые генеративные растения пихты достигают 11-15 м высоты и 10-15 см диаметра на уровне груди при абсолютном возрасте 60-90 лет. Кора на основной части ствола серая с беловатыми пятнами и многочисленными смоляными желваками, в нижней части ствола она шершавая с неглубокими трещинами темного цвета.

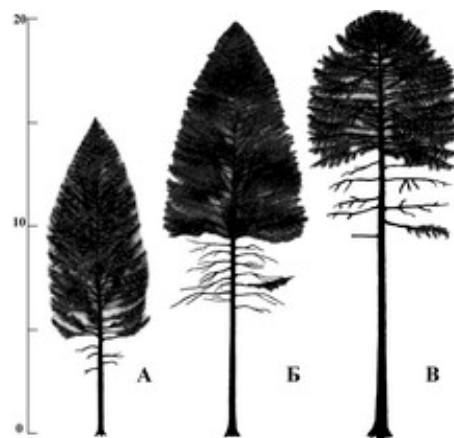


Рис. 6. Молодые (А), средневозрастные (Б) и старые (В) генеративные растения

**Средневозрастные генеративные растения ( $g_2$ )** имеют ширококоническую форму кроны, высота особей достигает 22-24 м, диаметр на уровне груди 20-30 см, а в основании ствола - 30-50 см. Крона начинается на высоте 10-15 м и имеет ширину до 6-7 м (рис. 6 Б). Средневозрастные пихты наиболее обильно плодоносят с повторяющейся периодичностью в 2-3 года, а иногда - и через год. Скорость роста осевого побега ствола и боковых веточек заметно снижается, годичные приросты уменьшаются, составляя у главной оси 12-30 см, а у боковых ветвей 5-10 см.

Корневая система состоит из мощных боковых и придаточных корней, глубоко уходящих в почву и более укороченного центрального.

**Старые генеративные растения ( $g_3$ )** почти перестают нарастать в высоту, замедляется прирост ствола по диаметру. Вершина обычно представлена системой сменяющих друг друга ортотропных побегов, благодаря чему вершина закругляется, и крона приобретает пирамидальную форму с округлой вершиной или обратноконическую форму, максимальная ширина которой приходится на ее верхнюю часть (рис. 6 В). Плодоношение нерегулярное, слабое. Высота растений не превышает 22-24 м, диаметр ствола при основании увеличивается до 50-65 см, а на уровне груди – до 35-40 см. Кора на стволе растрескивается до половины высоты дерева и выше, большая часть смоляных желваков высыхает. Абсолютный возраст старых генеративных особей варьирует от 120 до 150 лет, в среднем он составляет 130-135 лет.

**Постгенеративный период** в онтогенезе пихты выражен слабо, так как стволы деревьев начинают повреждаться гнилью с 60-80 лет. О.Г. Каппер (1954) отметил, что пихта белокорая начинает заболеть древесной гнилью уже в возрасте 15-20 лет. Многие деревья пихты разрушаются в возрастном состоянии старых генеративных растений.

#### Закключение

Для полного онтогенеза пихты белокорой характерна временная и размерная поливариантность как результат изменения темпов индивидуального роста и развития особей на отдельных этапах их возрастного развития в зависимости от уровня жизненности растений в различных условиях произрастания. Особи с повышенной жизненностью и ускоренным прохождением всего жизненного цикла произрастают в условиях сниженного фитоценотического пресса при относительно свободном стоянии. При этом на первых этапах онтогенеза молодые растения с повышенной жизненностью опережают в росте растения с нормальной и пониженной жизненностью, но в последующем они уступают им по размерам. Развитие растений нормальной жизненности протекает в условиях умеренного фитоценотического пресса, что позволяет им без задержки пройти весь жизненный цикл. При этом они опережают в росте все остальные растения в генеративном периоде и отличаются наибольшей долговечностью. Растения с пониженной жизненностью, развивающиеся в условиях сильного фитоценотического пресса, отличаются самыми медленными темпами развития и задержкой на отдельных этапах возрастного развития преимущественно в прегенеративном периоде. При улучшении условий произрастания они способны продолжать свое развитие и проходить основные этапы онтогенеза.

## ЛИТЕРАТУРА

- Базунова Г.Г.* Морфологические показатели вегетативного побега хвойного подроста // Стационарные исследования в лесах Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 52-58.
- Базунова Г.Г., Ворошилова Г.И., Калюжная С.П.* Морфолого-анатомическая характеристика надземных органов хвойных Дальнего Востока // Стационарные исследования в лесах Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 59-72.
- Васильченко И.Т.* О значении морфологии прорастания семян для систематики высших растений и истории их происхождения // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. I. Флора и систематика высших растений. 1936. Вып. 3. С. 7-66.
- Ворошилов В.П.* Масса хвои подроста ели аянской и пихты белокорой на сплошных вырубках пихтово-еловых лесов // Лесоведение. 1968. № 4. С. 90-93.
- Ворошилов В.П., Козин Е.К.* Рост хвойного подроста в высоту за вегетационный период // Физиология и экология древесных растений Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 91-96.
- Ворошилов В.П.* Выживаемость и рост хвойного подроста после рубок в ельниках Среднего Сихотэ-Алиня // Стационарные исследования в пихтово-еловых лесах Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 123-130.
- Ворошилов В.П., Манько Ю.И.* Рост предварительного подроста ели аянской и пихты белокорой на сплошных вырубках пихтово-еловых лесов // Географические аспекты горного лесоведения и лесоводства. Чита: Изд-во Забайкальского филиала Географического об-ва СССР, 1967. С. 140-143.
- Ворошилова Г.И.* Изменение анатомо-морфологической структуры хвойного подроста после сплошных рубок // Физиология и экология древесных растений Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 71-75.
- Ворошилова Г.И.* Строение семян хвойных российского Дальнего Востока // Растения в природе и культуре. Владивосток: Дальнаука, 2000. С. 151-156.
- Гожев А.Д.* Леса Удского района // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Дальневост. 1934. Вып. 3. С. 53-106.
- Гроздова Н.Б., Некрасов В.И., Глоба-Михайленко Д.А.* Деревья, кустарники и лианы. М.: Лесная промышленность, 1986. 349 с.
- Доронина Ю.А.* Флора и растительность бассейна р. Уды. Новосибирск, 1973. 150 с.
- Дорошенко А.В.* Калорийность хвои и побегов текущего года ели аянской и пихты белокорой // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 160-164.
- Дуплищев И.Т.* Определение возраста ели аянской и пихты белокорой по внешним признакам в елово-пихтовых древостоях Нижнего Амура // Сб. тр. ДальНИИЛХ. 1965. Вып. 7. С. 461-473.
- Калиниченко Е.П.* Изменение показателей водообмена и адаптационные признаки хвойных пород в условиях различного влагоснабжения почвы // Физиология и экология древесных растений Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 38-52.
- Каппер О.Г.* Хвойные породы (лесоводственная характеристика). М.; Л.: Гослесбумиздат, 1954. 304 с.
- Комарова Т.А.* Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 224 с.
- Комарова Т.А.* Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: Дальнаука, 1992. 183 с.
- Кречетова Н.В., Емлевская А.Т., Сенчукова Т.В., Штейникова В.И.* Семена и плоды деревьев Дальнего Востока. М.: Лесная промышленность, 1972. 80 с.
- Манько Ю.И.* Выживание и рост сохранившегося подроста ели и пихты на сплошных вырубках в Среднем Сихотэ-Алине // Лесоведение. 2005. № 1. С. 28-36.
- Манько Ю.И., Усольцев В.М.* Мониторинг предварительного подроста ели аянской и пихты белокорой на вырубках в Центральном Сихотэ-Алине // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке: Матер. Междунар. конф., посв. 90-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Б.П. Колесникова, 22-25 августа. Владивосток: ДВО РАН, 1999. С. 150-152.
- Махатков И.Д.* Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 79-88.

- Нухимовская Ю.Д.* Онтогенез пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в условиях Подмоскovie // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76 (2). С. 105-111.
- Орехова Т.П.* Семена дальневосточных деревянистых растений (морфология, анатомия, биохимия и хранение). Владивосток: Дальнаука, 2005. 161 с.
- Орлов А.Я.* Хвойные леса Амгунь-Буреинского междуречья. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 208 с.
- Покровская В.М.* Классификация возрастных состояний растений // Вестн. Моск. ун-та. 1958. № 4. С. 199-201.
- Работнов Т.А.* Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений // Успехи современной биологии. 1947. Т. 24. Вып. 4. С. 133-149.
- Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. III (Геоботаника). 1950. Вып. 6. С. 7-204.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.
- Рысина Г.П.* Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмоскovie. М.: Наука, 1973. 216 с.
- Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д.* Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений разных биоморф // Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. С. 14-44.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И.* Квazисенильность как одно из проявлений фитоценологической толерантности растений // Журн. общей биологии. 1984. Т. 45, № 2. С. 216-225.
- Стариков Г.Ф.* Леса северной части Хабаровского края. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1961. 207 с.
- Строгий А.А.* Деревья и кустарники Дальнего Востока, их лесоводственные свойства, использование и техническое применение. М.; Хабаровск, 1934. 235 с.
- Уранов А.А.* Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3-8.
- Уранов А.А.* Возрастной спектр ценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
- Усенко Н.В.* Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1969. 415 с.
- Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР. 1934. Т. 1. С. 140-141.
- Чернышев В.Д.* Фотосинтез и дыхание подростa в широколиственно-хвойных лесах Южного Приморья // Физиология и экология древесных растений Приморья. Тр. Биолого-почвенного ин-та. Нов. сер. 1973. Т. 16 (119). С.7-22.
- Чернышев В.Д.* Состав и количество пигментов хвои подростa в различных фитоценологических условиях // Физиология и экология древесных растений Приморья. Тр. Биолого-почвенного ин-та. Нов.сер. 1973. Т. 16 (119). С.23-33.
- Okitsu S., Ito K., Li C.* Establishment processes and regeneration patterns of montane virgin coniferous forest in northeastern China // J. Veg. Sci. 1995. Vol. 6. No. 3. P. 305-308.
- Omelko A.M., Yakovleva A.N.* Crown shape prediction model for *Picea ajanensis* and *Abies nephrolepis* trees in young dark coniferous stands // Forest Science and Technology. 2006. Vol. 2. No. 2. P. 129-136.
- Qi-Jing Liu Structure and dynamics of the subalpine coniferous forest on Changbai mountain, China // Plant Ecology. 1997. Vol. 132. P. 97-105.
- Richards O.W., Kavanagh A.J.* The analysis of growing form // Essays on growth and form. Oxford: Clarendon Press, 1945. P. 227-229.