

## ОНТОМОРФОГЕНЕЗ ЕЛИ АЯНСКОЙ (*PICEA AJANENSIS* (LINDL. ET GORD.) FISCH. EX CARR.) В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕГОРНОГО ПОЯСА ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

Ухваткина О.Н.<sup>1</sup>, Комарова Т.А.<sup>1</sup>, Трофимова А.Д.<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена, г. Санкт-Петербург

Ель аянская (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) – основной лесообразователь пихтово-еловых лесов Дальнего Востока. Северная граница ее распространения на севере находится на 57° с.ш., не достигая северной границы распространения ели сибирской. Крайним северным пределом ее произрастания на Охотском побережье служат бассейны рек Алдома и Лантарь, впадающие в Охотское море вблизи пос. Аян. Южнее вид отмечен по побережью Охотского моря, в бассейнах рек Уды, Амгуни, Тунгуски, Зеи, Селемджи, Буреи, Среднему и Нижнему Приамурью и по всему Сихотэ-Алиню. Западная граница доходит до бассейна р. Зеи и отрогов Станового хребта в юго-восточных районах Якутии, смежных с Хабаровским краем. Встречается ель аянская также на Камчатке, Сахалине, Шантарских и Курильских островах (Усенко, 1969; Манько, 1987; и др.).

За пределами территории России встречается в северо-восточной части Китая (Яо Кайюань, 1955; Цянь Чуншу и др., 1957) в провинциях Ляонин, Гирин, Хэйлуцзян (Иллюстрированная флора..., 1955), в северной и центральной частях п-ва Корея (Комаров, 1901; Nakai, 1911; Им Рок Ця, 1964), на острове Хоккайдо (Япония).

К настоящему времени накоплен большой фактический материал по вопросам распространения ели аянской (Комаров, 1901, 1902; Васильев, 1950; Бобров, 1971, 1978; Губанов, 1981; и др.), биологии и экологии этого вида (Миддендорф, 1867; Манько, 1987; Базунова и др., 1977; Ворошилова, 1978, 1987; Ворошилова и др., 1979; и др.), морфологического строения вегетативных и генеративных органов (Тагильцев, 1966; Ильина, 1987; Козина, 1987; Дорошенко, 1987; Мелашенко, 1987; Комарова, Глушко, 1987; Орехова, 2005; Омелько, 2004, 2006). Начальные этапы онтогенеза ели аянской рассматриваются в работе Т.А. Комаровой (1986). Детальные исследования по вопросам строения, динамики и классификации лесов, образуемых елью аянской, проведены Ю.И. Манько (1958, 1972, 1986 и др.), П.В. Крестовым и Nakamura Y. (Krestov, Nakamura, 2002) и др. Вместе с тем, остались еще неизученными особенности жизненного цикла и онтоморфогенеза рассматриваемого вида.

Особенности возрастного развития европейских видов ели описаны в ряде работ (Серебряков, 1954; Smirnova et al., 1999; Романовский, 2001), детальное описание их морфогенеза проведено И.Г. Серебряковым (1962), сведения о начальных этапах развития ели сибирской приведены в работах В.И. Алексеева (1978), А.Н. Давыдычева и А.Ю. Кулагина (2007).

Целью настоящей работы было описание онтоморфогенеза ели аянской в условиях среднегорного пояса южного Сихотэ-Алиня.

### Материал и методика

В качестве материала для изучения возрастного развития ели аянской служили 463 растения, из которых 350 экз. были представлены молодыми прегенеративными, а остальные – генеративными растениями.

Описания растений проводили на 15 пробных площадях, заложенных на разных стадиях лесовосстановительных сукцессий после пожаров и рубок в хвойно-широколиственных и кедрово-темнохвойных лесах на территории Верхнеуссурийского биогеоценологического стационара Биолого-почвенного института ДВО РАН, расположенного в бассейне р. Правая Соколовка (приток IV порядка р. Уссури в верхнем ее течении).

При описании возрастного состояния растений за основу была взята классификация, предложенная Т.А. Работновым (1950) и дополненная другими авторами (Уранов, 1967, 1975; Смирнова и др., 1976; и др.).

В процессе жизненного цикла или полного онтогенеза растений ели аянской были выделены 4 возрастных периода – латентный, прегенеративный или виргинильный, генеративный и постгенеративный или сенильный, которые подразделялись на возрастные состояния. В прегенеративном периоде учитывали пять возрастных состояний: проростки, всходы, ювенильное, имматурное и виргинильное. Генеративный период подразделяли на молодые, средневозрастные и старые генеративные растения. В постгенеративном периоде были описаны сенильные растения.

При описании растений устанавливали их основные морфометрические показатели: высоту; диаметр ствола у корневой шейки и на высоте груди; порядок ветвления, количество живых и мертвых веток; начало и ширину кроны, а также высоту ее максимальной ширины у генеративных особей; приросты за последние 5 и 10 лет и текущий прирост верхушечного побега. Кроме того, зарисовывали надземную и подземную сферы у растений разных возрастных состояний. Для изучения хода роста и определения возраста были вырублены 5 модельных деревьев и взяты керны у 82 деревьев.

### Результаты и их обсуждение

**I. Латентный период** начинается с момента созревания семени и заканчивается его прорастанием весной. Цветение у ели аянской происходит в конце мая-начале июня, вскоре после начала роста молодых побегов, и длится 10-12 дней. Семена созревают в конце сентября в год «цветения». Мужские колоски красновато-желтого цвета сидят по всей длине побега, пылят в мае-июне; женские стробилы пурпурно-красные, стоячие, расположены на концах побегов (Гроздова и др., 1986).



Рис. 1. Семенная чешуя со стороны спинки и брюшка (А), семя с крылышком (Б), хвоинка (В), шишка (Г) ели аянской

Шишки мелкие (4-7 см дл., 2-2,5 см толщ.), овально-продолговатые (рис. 1Г), молодые зеленовато-желтые или пурпурные, зрелые – светло-бурые. Семенные чешуи овальные или эллиптические, 10-12 мм дл., 5-7 мм шир., с волнистым и выемчато-зубчатым краем (рис. 1А). При созревании шишки широко раскрываются, и семена свободно опадают, начиная с конца августа. Наиболее интенсивное выпадение семян происходит в конце сентября-октябре до образования устойчивого снежного покрова.

Семена ели аянской мелкие (рис. 1Б), косо обратнойцевидные или двояковыпуклые, 2,5-3,0 мм дл., около 1,5 мм толщ., с эллиптическим крылом 8-10,5 мм дл. и 3-3,6 мм шир. (Орехова, 2005). Масса 1000 семян с крылатками 2,3 г, без крылаток - 1,8 г. Семена имеют мощный эндосперм и прямой зародыш, содержащий от 6-8 зародышей (Орехова, 2005); прорастают сразу после созревания, но холодная стратификация в течение 1-2 месяцев повышает их всхожесть (Seeds..., 1974; Усенко, 1984).

Семена елей потребляют многие виды птиц, среди которых в исследуемом районе следует, прежде всего, назвать рябчика (*Tetrastes pomasia*), вальдшнепа (*Scolopax rusticola*), большого пестрого дятла (*Dendrocopus major*), поползня (*Sitta europaea*), свиристель обыкновенную (*Bombycilla garrulous*) и др. Клест-еловик (*Loxia curvivostra*) сбрасывает шишки в значительном количестве на землю, где, наряду с птицами, семена собирают красно-серые полевки.

Семена быстро теряют всхожесть и к началу второго вегетационного сезона жизнеспособных семян в почве фактически не остается. После освобождения от снега семена оказываются стратифицированными и в конце мая прорастают.

**II. Прегенеративный (виргинильный) период** начинается с прорастания семени и заканчивается достижением растением половозрелого состояния. В лабораторных условиях стратифицированные семена ели аянской прорастают в течение 5-7 дней (Комарова, 1986). Прорастание надземное.

Проростки (р) – неветвящиеся растения, сформированные из семени в год его прорастания и имеющие надземный побег с семядолями и первичный корешок (рис. 2А).

Подсемядольная часть (гипокотиль) тонкоцилиндрическая, до 25 мм дл. и 0,7 шир., светло-зеленая, позднее – желтовато-бурая. Гипокотиль завершается мутовкой семядольных листьев в числе 4-6. Семядоли темно-зеленые, шиловидные, слегка саблевидно изогнутые, на верхушке острые, в поперечном сечении треугольные, 10-12 мм дл. и 0,5 мм шир. В течение первого вегетационного сезона верхушечная почка в условиях сильного затенения может не раскрыться, и растения пребывают в состоянии проростка только с семядольными листьями. В

условиях достаточного освещения или умеренного затенения через 8-10 дней после появления семядолей формируются первые листья – гладкие, плоские, около 10 мм дл. и 1 мм шир., в поперечном сечении плоскоромбические, на верхушке – острые. Семядольные листья могут сохраняться в течение 2-3 лет.

Всходы (s). Это возрастное состояние начинается с момента разворачивания верхушечной почки и продолжается до отмирания семядолей (рис. 2Б). На второй год из верхушечной почки образуется новый верхушечный густо олиственный побег (1,0-2,0 см выс.), завершающийся новой терминальной почкой. Кроме того, на верхушке побега могут сформироваться 1-3 боковые пазушные почки.

Ювенильное состояние (j) начинается на второй-третий год жизни растения после отмирания семядольных листьев и продолжается до начала ветвления растений (рис. 2В).

На третьем году жизни в условиях кедрово-темнохвойных и пихтово-еловых лесов Южного Сихотэ-Алиня раскрывается обычно только верхушечная почка и образуется новый верхушечный побег 1,0-3,0 см выс. Первичный побег неветвящийся, листья ювенильной формы, корневая система образована первичным корнем и небольшим количеством боковых корней. В ювенильном состоянии растения ели аянской могут находиться в течение 3-8 лет. Высота растений составляет 4-11 см, диаметр стволика у корневой шейки – 1-1,2 мм; верхушечные приросты – 0,7-1,2 см. Наряду с главным корнем возможно формирование придаточного, располагающегося вместе с главным параллельно поверхности почвы. К концу ювенильного состояния придаточный корень по диаметру почти равен главному. На главном корне развиваются 1-2 боковых корня. Глубина проникновения корней 1-3 см.

Ювенильные растения являются теневыносливыми, что позволяет им выносить затенение крупными травянистыми растениями, кустарниками и деревьями.

В имматурном состоянии растения (im) характеризуются небольшими размерами, слаборазвитой кроной, тонким стволиком, незначительным количеством боковых ветвей и слабо развитой корневой системой. Очищение стволика от сухих ветвей обычно не происходит, поэтому имматурные растения имеют в кроне от 1 до 5 сухих ветвей.

При переходе в имматурное состояние у растений появляется хвоя теневого типа, характерная для взрослых деревьев (рис. 1В). Длина хвои в Приморском крае – 17,9 мм, период ее жизни в среднем 6-9 лет (Ворошилова, 1987).

Продолжительность имматурного состояния у ели аянской колеблется от 5 до 75 лет, высота растений изменяется от 9 см до 2,5 м. В связи с большими различиями по высоте имматурное состояние было подразделено нами на три фазы:

В начальном имматурном состоянии (im<sub>1</sub>) растения отличаются несформированной кроной (рис. 3А), состоящей из разреженных 3-5 веточек, небольшими размерами (до 50 см выс. и 1,5 см диам.). Первая сухая веточка находится на высоте 5 см в среднем при амплитуде 1-13 см; первая живая веточка - на высоте 8 см (при амплитуде от 2 до 25 см). Начало кроны, нередко совпадающее с первой живой веткой, в среднем приходится на 12 см при амплитуде от 7 до 30 см, ежегодный прирост в среднем составляет 2 см и колеблется от 0,7 до 23 см.

Для растений начального имматурного состояния характерно ветвление 2-3 порядка. В начале этой фазы особи имеют одну боковую веточку, а к концу периода - до 5-8 боковых веточек, располагающихся по 1-2 шт. в мутовке. Крона начинается почти от основания стволика, нижние ветви имеют длину 60-100 см, средние – 30-50 см. В нижней части кроны растения имеют 2-3 сухие веточки. Кора растений серая с белыми наплывами, шероховатая.

Корневая система состоит из хорошо выраженного главного корня, 2-3 придаточных и боковых корней.

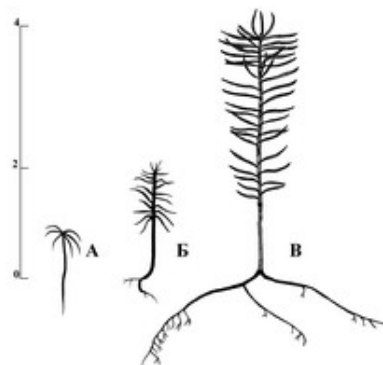


Рис. 2. Проросток (А), всход (Б) и ювенильное растение (В) ели аянской

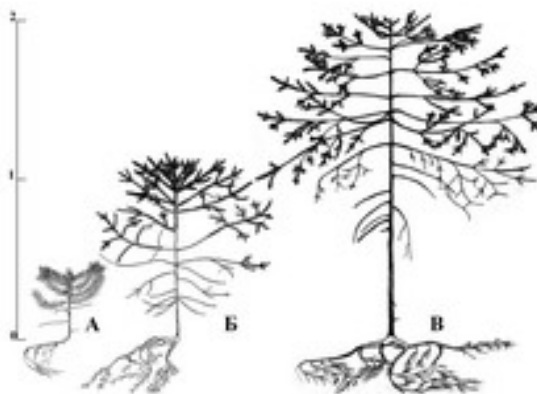


Рис. 3. Разные фазы имматурного возрастного состояния ели аянской: А – растение в начальном имматурном состоянии; Б - растение в промежуточном имматурном состоянии; В - растение в завершающем имматурном состоянии

В промежуточном имматурном состоянии ( $im_2$ ) растения (рис. 3Б) могут достигать от 40 см до 2 м в высоту (средняя высота 1 м), абсолютный возраст колеблется от 15 до 58 лет, а в среднем составляет 24 года. Средний диаметр растений у корневой шейки составляет 2 см (при амплитуде от 0,7 до 3,7 см), на высоте груди – 1,2 см (при амплитуде от 0,6 до 2 см). Крона приобретает яйцевидную форму (от 40 см до 1,4 м шир.) и начинается в среднем на высоте 55 см (при амплитуде от 14 см до 1,2 м). Начало кроны часто совпадает с первой живой веткой (в среднем на высоте 49 см). В кроне с 3-4-ым порядками ветвления увеличивается количество (до 10-12) живых веточек. В нижней части стволика находятся отмершие веточки, сформированные в предыдущем возрастном состоянии. Высота первой сухой ветки – 17 см (при амплитуде 4-30 см).

Кора серая, шероховатая, с серыми наплывами. Корневая система поверхностно-стержневая, имеются боковые корни, уступающие по длине главному.

Завершающая фаза имматурного состояния ( $im_3$ ) характеризуется более крупными размерами растений (рис. 3В): от 1,8 до 3 м выс., а в среднем 2,43 м; диаметр стволика у корневой шейки колеблется от 1,4 до 6,3 см, в среднем – 4 см; диаметр на высоте груди варьирует от 1,3 до 4,4 см, а в среднем составляет 3 см. Абсолютный возраст растений в завершающем имматурном состоянии колеблется от 20 до 75 лет.

Крона остается слабо сформированной, имеет широко-коническую или широко-овальную форму от 1 до 5 м (в среднем 2 м) шир., начинается на высоте 0,8-2,1 м. Начало кроны и первой живой ветки приходится в среднем на высоту 1,15 м (при амплитуде от 0,6 до 2 м).

Порядок ветвления кроны составляет III-V. В нижней части стволика находится большое количество сухих веточек, первая из которых располагается на высоте 32 см в среднем (при амплитуде от 14 до 80 см).

Кора бурая с фиолетовым оттенком, шероховатая. У некоторых растений в нижней части стволика (до 10-20 см выс. ствола) начинает формироваться корка в виде мелких вертикальных трещин.

Корневая система поверхностная, боковые корни незначительно отличаются от главного.

Виргинильное возрастное состояние (V) у ели аянской начинается в возрасте 28-42 лет, а в среднем - в 35 лет. В этом возрастном состоянии наблюдается формирование более выраженной кроны, ствол начинает очищаться от сучьев и происходит формирование корки в нижней его части. Кроме того, идет усиление прироста стволика в высоту, в связи с чем, крона приобретает коническую форму с заостренной верхушкой.

К концу виргинильного возрастного состояния растения имеют вид взрослых деревьев, отличаясь от генеративных отсутствием семеношения.

В связи с большими различиями в размерах виргинильные растения были подразделены нами на три фазы:  $V_1$ ,  $V_2$ ,  $V_3$ .

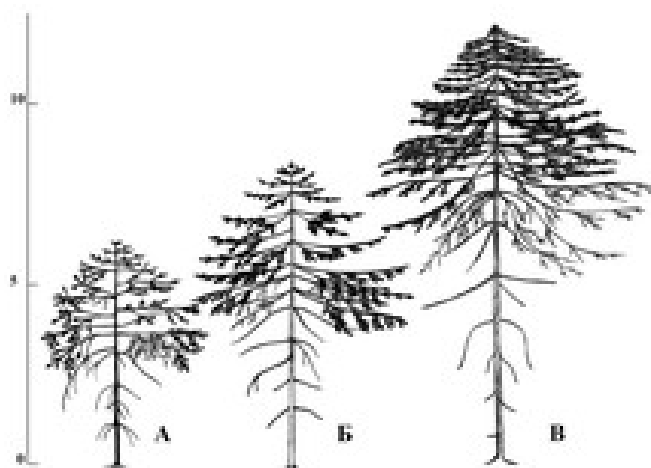


Рис. 4. Разные фазы виргинильного возрастного состояния ели аянской: А – растение в начальном виргинильном состоянии; Б - растение в промежуточном виргинильном состоянии; В - растение в завершающем виргинильном состоянии

У растений в начальном виргинильном состоянии ( $V_1$ ) уже начинают формироваться черты взрослых особей (рис. 4А). В этот период они достигают от 3 до 7 м (в среднем 4 м) выс., диаметр стволика у комля варьирует от 4 до 15 см, а на высоте груди – от 3 до 10 см (в среднем 5 см).

В нижней части стволика начинается очищение от сухих веточек прошлых лет. Первая сухая ветка начинается на высоте 15-30 см на начальных этапах этой фазы развития и до 3 м - в конце этой фазы. Начало кроны варьирует от 1,0 до 5,6 м выс., а в среднем составляет 2,3 м, и обычно не совпадает с расположением первой живой ветви, начинающейся на высоте от 0,75 см до 4,5 м (в среднем – 1,8 м). Крона уже достаточно оформлена, конической формы с вытянутой заостренной верхушкой, ширина – от 1,3 до 6 м (средняя 2,5 м). Возраст растений от 28 до 80 лет (в среднем 35 лет).

Кора в нижней части ствола (до 50-70 см) мелкочаеисто-трещиноватая, а выше - шелушащаяся с белыми наплывами.

В фазе промежуточного виргинильного состояния ( $V_2$ ) высота растений варьирует от 4 до 9 м (рис. 4Б), в среднем 7 м, диаметр у корневой шейки составляет от 6 до 16 см, а на высоте груди – от 5 до 10 см. Крона имеет коническую форму с заостренной вершиной, начинается на высоте от 1,3 до 7,8 м (в среднем 5 м), ширина ее от 1,6 до 6 м (в среднем 4 м). Длина нижних и средних веток достигает 2-2,5 м. Первая живая ветка находится на высоте 0,9-5,6 м (в среднем 3,5 м), первая сухая ветка располагается ниже - от 0,2 до 4,5 м. Возраст растений, пребывающих в этой возрастной фазе, варьирует от 34 до 96 лет, а в среднем составляет 70 лет.

Кора в нижней части ствола (до 60-150 см) ячеисто-трещиноватая, а выше – шероховатая.

На завершающей фазе виргинильного состояния ( $V_3$ ) растения ели аянской имеют все основные черты взрослых особей, но у них отсутствует плодоношение (рис. 4В). Возраст растений изменяется от 74 до 120 лет (средний – 105 лет). Общая высота варьирует от 8 до 18 м, а в среднем составляет 12 м, диаметр у основания ствола от 12 до 23 см (средний - 17 см), на высоте груди – от 9 до 22 см (средний - 14 см).

Крона конической формы, начинается в пределах высоты от 3 до 14 м, а в среднем – на 8 м; ширина ее варьирует от 1,5 до 6 м, а в среднем составляет 4 м; максимальная ширина кроны характерна на высоте от 6 до 15 м (в среднем на 10 м). Сухие ветки начинаются на высоте 1-5 м (в среднем 2,4 м), а первая живая ветка приходится на высоту от 1,8 до 7 м (в среднем 4 м). Ветвление в кроне достигает V-VI порядков. Кора в нижней части ствола (до 1,5-2 м выс.) ячеисто-трещиноватая, выше – шероховатая.

Квазисенильное состояние. Интенсивная конкуренция и сильное затенение молодых растений сдерживают их рост и способствуют переходу в квазисенильное состояние. Характерными чертами растений этого состояния служит наибольшая задержка развития, минимальные ежегодные приросты, преобладание в кроне сухих ветвей. Квазисенильное состояние выделено для имматурных и виргинильных растений.

Растения в имматурном квазисенильном (рис. 5А) состоянии характеризуются минимальным ежегодным приростом в высоту. Рост боковых ветвей более интенсивный, чем у верхушечного побега, что определяет короткую уплощенную зонтиковидную форму кроны. В хвое может уменьшаться диаметр смоляных ходов и их количество (Бацамыгина, 1973). Высота растений колеблется от 1,35 до 1,7 м, диаметр на высоте груди варьирует от 0,3 до 1,3 см. Крона начинается на высоте 90-140 см. Количество сухих ветвей невелико (4-5), обычно они остаются на стволе, при этом сильно искривлены и опущены книзу, начинаются низко (от 10-20 см выс.). Живые ветви также чаще всего опущены книзу и начинаются с высоты 30-50 см. Возраст растений в имматурном квазисенильном состоянии изменяется от 35 до 51 лет.

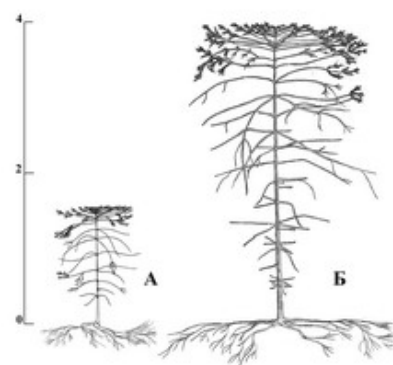


Рис. 5. Квазисенильные особи ели аянской в имматурном (А) и виргинильном (Б) состояниях

Виргинильные квазисенильные растения имеют высоту от 4 до 16 м (рис. 5Б), диаметр на уровне груди варьирует от 5 до 16 см (средний 10 см). Очищение ствола от сучьев обычно не происходит и, искривленные, опущенные книзу сухие ветви остаются на стволе. Первая сухая ветка начинается в среднем на высоте 70 см, первая живая ветка – на высоте 2,8-4,4 м. Крона имеет уплощенную зонтикообразную форму из-за минимального прироста верхушечного побега и более значительных приростов боковых ветвей. Начинается крона в пределах высоты 3-13 м, а в среднем с 6 м. Возраст растений варьирует в пределах 50-110 лет. Кора растений на протяжении всего ствола ячеисто-трещиноватая, темно-бурая с фиолетовым оттенком. В том случае, если процессы отмирания не затрагивают корневую систему, квазисенильные растения способны в дальнейшем активно развиваться и сформировать плодоносящее дерево при улучшении условий их произрастания.

**III. Генеративные период** связан с началом формирования генеративных органов и продолжается до потери растениями способности к плодоношению. Начало этого периода на открытых участках приходится на возраст растений ели аянской 20-25 лет, а под пологом лесных насаждений – 40-50 лет и позже.

Молодые генеративные растения ( $g_1$ ), впервые приступающие к семеношению, отличаются нерегулярным плодоношением и небольшим количеством шишек, локализованных в верхней части кроны. Рост растений наиболее интенсивный, порядок ветвления в кроне достигает VII-VIII и более. Возраст растений варьирует в пределах от 90 до 168 лет, а в среднем составляет 124 года. Высота деревьев варьирует от 15 до 24 м (в среднем 20 м), диаметр ствола на высоте груди изменяется в пределах 15-28 см (в среднем 23 см). Ствол очищен от сучьев до высоты 2 м. Форма кроны коническая с расширенным основанием и вытянутой верхушкой (рис. 6А). Начинается крона с высоты 8-15 м (в среднем с 13 м), ширина кроны в среднем составляет 4-6 м, максимальная ширина кроны приходится на высоту 10-18 м (в среднем 15 м). В нижней части кроны характерны ветви, отогнутые книзу.

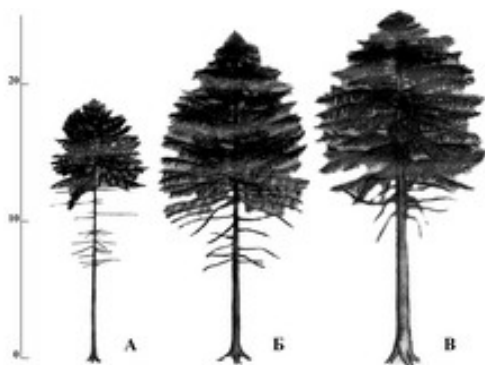


Рис. 6. Молодые (А), средневозрастные (Б) и старые (В) генеративные растения ели аянской

Наклонное положение таких ветвей у елей, по мнению И.Г. Серебрякова (1954), связано с двумя причинами – характером распределения питательных веществ и тормозящим действием главной оси на рост боковых побегов. Усиленное питание и интенсивный рост побегов определяют их ортотропное положение, в то время как недостаток питательных веществ – ослабление их роста в длину и толщину и плагиотропное положение. Верхние побеги обычно лучше снабжены влагой и минеральными солями, чем нижние ветви, у которых затрудняется водоснабжение (Серебряков, 1952). Слабый рост боковых ветвей и их наклонное положение в кроне дерева Л. Эррера (Errera, 1904) связал с

тормозящим действием главной оси на рост боковых ветвей. Позднее некоторые авторы причины этих взаимных корреляций начали связывать с действием ростовых веществ или гормонов роста. Так, В. Циммерман (Zimmerman, 1936) показал полное соответствие между интенсивностью роста побегов в пределах кроны ели и содержанием в их верхушечных почках ростовых веществ.

Кора темно-серая, покрыта отслаивающимися чешуйками до высоты 3-4 м, выше – бурая с фиолетовым оттенком. Корка с вертикальными трещинами расположена в нижней части ствола до 2 м выс.

Средневозрастные генеративные растения ( $g_2$ ) способны к обильному и регулярному плодоношению, генеративные органы располагаются в верхней и средней частях кроны. Последняя имеет ширококоническую или широкоовальную крону в среднем 8 м шир., начинается с 12-16 м выс., а в среднем - с 13-14 м (рис. 6Б). Высота деревьев достигает 20-26 м (в среднем 23 м), диаметр на высоте груди изменяется в пределах 21-40 см (в среднем 28 см). Ствол очищен от веток и сучьев до 5-6 м. В нижней части кроны значительное количество сучьев может быть опущено книзу.

Кора темно-серая, покрыта округлыми или неправильной формы вытянутыми пластинками 4-5 см дл. и 2-3 см шир., выше 4-5 м обычно с округлыми чешуями, а далее – трещиноватая. Возраст растений изменяется в пределах 137-190 лет.

Старые генеративные растения ( $g_3$ ) имеют ширококоническую или округлую крону с тупой верхушкой (рис. 6В). Генеративные органы сосредоточены в верхней части кроны. К концу возрастного состояния семеношение нерегулярное или отсутствует, число семян невелико. Крона начинается с высоты 11-16 м (в среднем 14 м), максимальная ширина кроны соответствует высоте 14-18 м (в среднем 16 м). Крона рыхлая, с сухими ветвями.

Высота растений варьирует в пределах от 23 до 27 м, а в среднем составляет 25 м, средний диаметр на уровне груди равен 34-35 см. На значительной части ствола ветви бывают отогнуты книзу, особенно в нижней части кроны.

На стволах и скелетных ветвях имеются пробуждающиеся спящие почки, и образуется много охвоенных побегов. В кроне находится большое количество искривленных сухих сучьев. Размеры кроны и корневой системы растений уменьшаются по мере отмирания скелетных ветвей и корней.

Кора темно-серая, многослойная, ячеистая почти до вершины кроны. Ячейки различной формы. Между ними образуются трещины, имеющие вид глубоких прерывающихся борозд, глубиной до 3 см (Дуплищев, 1965).

**IV. Сенильный период** - сенильные растения, развивающиеся из старых генеративных, не плодоносят. Крона неопределенной формы. В ней имеется большое количество отмерших скелетных ветвей, опущенных книзу или прижатых к стволу. Вершина растений тупая. За счет многократного отмирания верхушечной почки и с переходом растения от моноподиального к симподиальному нарастанию главной оси (Серебряков, 1954) крона становится туповершинной. Окончательное отмирание главной оси и верхних боковых ветвей приводит к отмиранию всего дерева, так как у ели спящие почки функционируют на ветвях и стволе не более 7-10 лет (Серебряков, 1952). Если процесс замены главного побега боковыми не происходит, то деревья усыхают.

Кора у старых деревьев многослойная, отслаивающаяся отдельными кругловатыми пластинками под действием ветра и осадков. Процессы отмирания происходят и в корневой системе. Такие деревья сильно подвержены ветровалу.

#### **Заключение**

Анализ онтоморфогенеза растений позволяет более глубоко понять закономерности роста и темпы индивидуального развития особей на отдельных их возрастных этапах. Как показали наши исследования, растения ели аянской имеют характерные черты на каждом этапе онтогенеза. Наиболее отчетливыми признаками для иматурных растений являются высота растений, количество веточек и порядков ветвления, высота начала кроны, развитие корневой системы. Для виргинильных особей наиболее показательны – общая высота, высота начала кроны и ее форма, высота начала сухих и живых ветвей, изменение внешнего вида коры и образование корки. Для генеративного периода важными признаками являются интенсивность плодоношения и размещение органов семеношения, форма кроны, наличие или отсутствие опущенных книзу, искривленных и сухих ветвей, изменение коры в процессе развития растений.

В условиях сильного затенения и высокого уровня конкуренции характерен переход молодых растений в квазисенильное состояние. В этом состоянии растения имеют пониженную

жизненность, рост и развитие их сведено к минимуму. Однако при улучшении условий произрастания эти растения способны в дальнейшем продолжать и ускорять темпы роста, поэтому их можно рассматривать как резерв для ценопопуляций на случай улучшения ценотической обстановки.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В.И.* Возобновление ели на вырубках. М., 1978. 130 с.
- Базунова Г.Г., Ворошилова Г.И., Калюжная С.П.* Морфолого-анатомическая характеристика надземных органов хвойных Дальнего Востока // Стационарные исследования в лесах Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1977. С. 59-72.
- Бобров Е.Г.* История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1971. Т. 7. С. 5-40.
- Бобров Е.Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.
- Васильев В.Н.* Дальневосточные ели секции *Omorica* Willkm. // Ботан. журнал. 1950. Т. 35. № 5. С. 498-511.
- Ворошилова Г.И.* Особенности структуры хвои ели аянской // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 139-144.
- Ворошилова Г.И.* Строение эпидермы листа основных лесообразующих пород Приморья // Биоценологические исследования на Верхнеуссурийском стационаре. Владивосток, 1978. С. 107-113.
- Ворошилова Г.И., Королева Р.А., Опритова З.В.* Диагностическое значение эпидермы листа хвойных советского Дальнего Востока // Тез. XIV Тихоокеанского научного конгресса. Комитет Н. М.: Наука, 1979. С. 64-65.
- Гроздова Н.Б., Некрасов В.И., Глоба-Михайленко Д.А.* Деревья, кустарники и лианы: Справочное пособие. М.: Лесная промышленность, 1986. 349 с.
- Губанов И.А., Игнатов М.С., Новиков В.С., Петелин Д.А.* Сосудистые растения // Флора и растительность хребта Тукуринга (Амурская область). М.: Изд-во МГУ, 1981. С. 86-166.
- Давыдычев А.Н., Кулагин А.Ю.* Характеристика ювенильного периода в большом жизненном цикле ели сибирской в широколиственно-хвойных лесах Уфимского плато // ИВУЗ. Лесной журнал. 2007. № 1. С. 27-33.
- 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.
- Иллюстрированная флора деревьев и кустарников Северо-Восточного Китая. Мукден, 1955. 568 с.
- Ильина Т.М.* Химический состав хвои ели аянской // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 144-153.
- Им Рок Ця* Определитель деревьев Кореи, имеющих экономическое значение. Пхеньян, 1964. 467 с.
- Козина Л.В.* Динамика массы хвои ели аянской и кедра корейского в связи с процессами запасаения и использования ассимилятов // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 154-159.
- Комаров В.Л.* Флора Маньчжурии. М., 1901. Т. 1. 559 с.
- Комаров В.Л.* Хвойные деревья Маньчжурии // Тр. Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 1902. Т. 32. Вып. 1. 12 с.
- Комарова Т.А.* Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 224 с.
- Комарова Т.А., Глушко С.Г.* Влияние корневых выделений и водных экстрактов из надземных частей растений на прорастание семян и развитие сеянцев ели аянской // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 173-176.
- Манько Ю.И.* Возобновление темнохвойных лесов Северного Сихотэ-Алиня и некоторые вопросы их развития // Тез. докл. на сессии совета ДВ филиала АН СССР по итогам научных исследований за 1957 г. Владивосток, 1958. С. 62-63.
- Манько Ю.И.* Ель аянская. Л.: Наука, 1987. 280 с.



- Манько Ю.И. Краткая характеристика аянских ельников северной географической фации // Проблемы типологии и классификации лесов. Свердловск, 1972. С. 124-134.
- Манько Ю.И. Схема классификации лесов из ели аянской (методические рекомендации). Владивосток, 1986. 47 с.
- Мелашенко В.В. Отложение запасных веществ в семенах ели аянской // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 165-169.
- Миддендорф А.Ф. Путешествие на север и восток Сибири. Ч. 1. Север и Восток Сибири в естественноисторическом отношении. Отд. 4. Растительность Сибири. Спб., 1867. 758 с.
- Омелько А.М. Модель роста деревьев темнохвойных пород на основе L-систем // Сибирский экологический журнал. 2006. № 3. Т. XIII. С. 345-351.
- Омелько А.М. Формирование кроны деревьев темнохвойных пород при различных условиях освещенности: модель на основе L-систем // Биологические исследования на Горнотаежной станции: Сб. науч. тр. Вып. 9. Владивосток: Дальнаука, 2004. с. 123-131.
- Орехова Т.П. Семена дальневосточных деревянистых растений (морфология, анатомия, биохимия и хранение). Владивосток: Дальнаука, 2005. 161 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III (Геоботаника). 1950. Вып. 6. С. 7-204.
- Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском полесье // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 72-85.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 390 с.
- Серебряков И.Г. О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород средней полосы Европейской части СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1954. Т. LIX(1). С. 53-68.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 378 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.
- Тагильцев Ю.Г. К вопросу исследований смолопродуктивности ели аянской (*Picea ajanensis* Fisch.) // Сб. тр. ДальНИИЛХ. 1966. Вып. 8. С. 93-100.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов // Научн. докл. Высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
- Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3-8.
- Усенко Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск: Хабаровское книжное изд-во, 1984. 272 с.
- Цян Чунишу, У Чженьи, Чэнь Чандау. Проект геоботанического районирования Китая // Физико-географическое районирование Китая. М., 1957. Вып. 1. С. 131-216.
- Яо Кайюань. Размещение лесов в Китае // Дили чжиши. 1955. Т. 6. № 9. С. 270-274.
- Krestov P.V., Nakamura Y. Phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East // Folia Geobotanica. 2002. Vol. 37. N 4. P. 441-474.
- Nakai T. Flora Koreana // J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo. 1911. Vol. 31. P. 1-573.
- Seeds of woody plants in the United States. Washington, 1974. 883 p.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M. Ontogeny of a tree // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 8-19.
- Zimmerman W.A. Untersuchungen über die raumliche und zeitliche Verteilung des Wuchsstoffes. Zeitschr. Bot. 1936. Bd. 30. H. 5-6.