

УДК 582.475.2:631.524.82:631.524.5  
DOI:10.17238/issn0536-1036.2019.2.56

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОСТРУКТУРНЫХ ПРИЗНАКОВ ЕЛИ РАЗНОГО ВОЗРАСТА В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

*С.Н. Тарханов, д-р биол. наук*

*Е.А. Пинаевская, мл. науч. сотр.*

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова РАН, наб. Северной Двины, д. 23, г. Архангельск, Россия, 163000; e-mail: tarkse@yandex.ru

Таежным ельникам присущи большая возрастная изменчивость и разнообразная морфометрическая структура, от которых зависят таксационные характеристики древостоев в определенных лесорастительных условиях. Цель исследования – изучение изменчивости морфоструктурных показателей древостоев ели разного возрастного состояния для выявления особенностей их роста и развития на севере Архангельской области. Объектами исследований являлись ельники черничные свежие плесецкой (63° с.ш., 40° в.д.), пинежской (64...65° с.ш., 43...44° в.д.) и онежской (64° с.ш., 38° в.д.) популяций. На пробных площадях были сформированы выборки из 25 вступающих в стадию семеношения относительно «молодых» ( $g_1$ ) и «средневозрастных» ( $g_2$ ) деревьев, у которых определяли размеры ствола и кроны, размеры и число боковых охвоенных побегов, длину и предельный возраст хвои в нижней части кроны, длину и массу у 10 «зрелых» шишек в воздушно-сухом состоянии и коэффициент формы их семенных чешуй. Уровни индивидуальной изменчивости признаков оценивали по эмпирической шкале С.А. Мамаева. В разных популяциях выявлена тенденция снижения индивидуальной вариабельности высоты и диаметра ствола на высоте 1,3 м, абсолютной протяженности и диаметра кроны в старшей возрастной группе деревьев ( $g_2$ ) по сравнению с более молодой ( $g_1$ ). Вероятно, это обусловлено более высокой чувствительностью молодых деревьев к действию факторов внешней среды. Установлены корреляции диаметра ствола с возрастом в пределах выборок средневозрастных ( $r = 0,82...0,92$ ;  $p < 0,05$ ) и молодых ( $r = 0,48...0,89$ ;  $p < 0,05$ ) генеративных деревьев. Достоверные связи диаметра кроны с возрастом ( $r = 0,40...0,62$ ) представленных популяций выявлены только в старшей возрастной группе деревьев ( $g_2$ ). В пинежской популяции большее число «межмутовчатых» побегов формируется у молодых генеративных деревьев ( $g_1$ ), в онежской – у средневозрастных ( $g_2$ ). Более длинная хвоя в нижней части кроны образуется у средневозрастных деревьев. В онежской популяции у более молодых деревьев ели ( $g_1$ ) длина побегов значительно меньше, а предельная продолжительность жизни хвои – больше по сравнению со средневозрастными экземплярами ( $g_2$ ). Уровни индивидуальной изменчивости длины и массы шишки соответствуют лимитам, установленным С.А. Мамаевым для ели на Урале. Выявлено: длина и масса шишки в пинежской популяции в среднем значительно меньше по сравнению с онежской и плесецкой популяциями.

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова РАН (№ ГР АААА-А18-118011690221-0).

**Для цитирования:** Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А. Изменчивость морфоструктурных признаков ели разного возраста в условиях севера Архангельской области // Лесн. журн. 2019. № 2. С. 56–66. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.2.56

**Ключевые слова:** ель, популяция, изменчивость, возраст древостоя, возрастное состояние ( $g_1$ ,  $g_2$ ), морфоструктурные признаки, Архангельская область.

### *Введение*

Рациональное использование лесных ресурсов должно основываться на всестороннем исследовании закономерностей формирования, роста и продуктивности древостоев разного возраста. Вопрос о возрастной изменчивости таежных лесов сложен и недостаточно изучен. На Европейском Севере ельники являются основным зональным типом лесной растительности. Известно, что они характеризуются в основном разновозрастной структурой [2, 3, 12, 16]. Изменение возрастных показателей древостоя является критерием, определяющим наступление климаксового состояния [6, 19]. Продолжительность жизни, возраст вступления в репродуктивную фазу, периодичность и интенсивность семеношения определяют естественное возобновление и процессы формирования еловых древостоев в различных лесорастительных условиях [1, 5, 15]. Морфоструктурные характеристики отражают динамику развития отдельных деревьев и формирования древостоя в целом. С одной стороны, индивидуальная изменчивость является результатом наследственных различий деревьев, с другой – расхождением в условиях жизни, причем первый фактор имеет наибольшее значение.

Ранее нами установлено [13], что уровни эндогенной изменчивости количественных признаков вегетативной сферы ели (на организменном уровне), например размеры бокового побега в пределах одного и того же года, подвержены значительным колебаниям. Следовательно, в один и тот же год эндогенная вариабельность морфоструктурных признаков ели зависит от индивидуальных особенностей деревьев и связана с нормой реакции генотипа на изменения внешних условий. При этом признаки, имеющие более низкую эндогенную изменчивость, например длина хвои, сохраняют свою относительную стабильность на разных возрастных стадиях. По мнению авторов [10], это может свидетельствовать о функциональной важности признака и указывает на довольно жесткую наследственную программу его индивидуального развития. Морфоструктурные признаки, отличающиеся более высоким уровнем эндогенной вариабельности, сохраняют его в разные годы. Ранее было показано, что диапазоны коэффициентов возрастной вариации морфоструктурных признаков меньше (хотя и не каждый год), чем эндогенной, но больше – чем индивидуальной. Однако в среднем уровни индивидуальной и эндогенной изменчивости ели по типу варьирующего признака довольно близки [13]. Это подтверждает результаты, полученные С.А. Мамаевым [4], о сходстве уровней эндогенной и индивидуальной изменчивости морфологических признаков видов семейства Pinaceae.

Цель работы – изучение изменчивости морфоструктурных показателей ели разного возрастного состояния в ельниках черничных свежих для выявления особенностей их роста и развития на севере Архангельской области.

#### *Объекты и методы исследования*

Объектами исследования являлись ельники черничные свежие на севере Архангельской области, произрастающие на подзолистых почвах, верхняя часть профиля которых представляет собой супесь, нижняя – суглинок, в том числе карбонатный. Ельники представлены древостоями смешанного состава (7...9Е 1...2С 1...2Б ед. Ос), IV класса бонитета, полнотой 0,6...0,8. На пробных площадях сформированы выборки из вступающих в стадию семеношения относительно «молодых» ( $g_1$ ) и «средневозрастных» ( $g_2$ ) генеративных деревьев с более обильными (на год наблюдения и для данных участков) урожаями

шишек. В плесецкой популяции ( $63^\circ$  с. ш.,  $40^\circ$  в. д.) выборки деревьев образованы в возрасте 45–80 лет ( $g_1$ ) и 140–210 лет ( $g_2$ ); в пинежской ( $64...65^\circ$  с. ш.,  $43...44^\circ$  в. д.) – соответственно 40–65 лет ( $g_1$ ) и 100–190 лет ( $g_2$ ); в онежской ( $64^\circ$  с. ш.,  $38^\circ$  в. д.) – 30–60 лет ( $g_1$ ) и 70–110 лет ( $g_2$ ). При определении необходимого объема выборок руководствовались полученными нами ранее результатами по эндогенной и индивидуальной изменчивости морфометрических признаков с учетом 5 %-го уровня значимости средней величины, хотя при высокой вариации допускался и 10 %-й уровень [14]. У 25 деревьев разного возрастного состояния ( $g_1$  и  $g_2$ ) определяли высоту ( $H$ ) и диаметр ствола ( $d$ ) на высоте 1,3 м, абсолютную протяженность кроны ( $L_k$ ) и ее диаметр ( $D_k$ ). На ветвях первого порядка у 20 однолетних боковых побегов в нижней части кроны определяли их длину ( $L_{бп}$ ) и диаметр ( $D_{бп}$ ), число побегов в «мутовке» ( $N_m$ ) и «междутовочных» побегов ( $N$ ), длину ( $L_x$ ) и предельный возраст ( $A_n$ ) хвои. Отбирали по 10 шишек (урожая прошлого года) с 14...25 деревьев каждого возрастного состояния. Определяли длину ( $L_{ш}$ ) и массу ( $M_{ш}$ ) шишки в воздушно-сухом состоянии, коэффициент «вытянутости» семенных чешуй ( $C_p$ ) [7]. Уровни изменчивости признаков оценивали по эмпирической шкале С.А. Мамаева [4]. При сравнении одноименных признаков использовали критерии Фишера  $F$  и Стьюдента  $t$  [11].

#### *Результаты исследования и их обсуждение*

Полученные результаты показали, что в более молодом ельнике (онежская популяция) уровень индивидуальной изменчивости возраста деревьев (в общей совокупности) меньше (коэффициент изменчивости  $C.V. = 27,5\%$ ) по сравнению с более старыми древостоями (плесецкая и пинежская популяции), у которых он очень высокий ( $C.V. = 47\%$ ). Коэффициенты вариации индивидуального возраста деревьев ели довольно близки по величине к литературным данным для разновозрастных древостоев ( $C.V. = 22...44\%$ ) [3]. В пределах выборок деревьев разных возрастных состояний коэффициенты изменчивости возраста значительно меньше:  $C.V. = 13...17\%$  ( $g_1$ ) и  $C.V. = 11...20\%$  ( $g_2$ ) (табл. 1).

Изменчивость морфоструктурных признаков в процессе онтогенеза определяется наследственными свойствами деревьев и влиянием внешних факторов среды. Одним из главных факторов является освещенность, которая в свою очередь связана со ступенчато-вертикальной сомкнутостью древесного полога. Лучшая освещенность способствует процессам сексуализации побегов. Ель вступает в репродуктивную фазу в молодом возрасте, хотя у разных деревьев, в связи с их наследственными особенностями, в разных типах леса этот период может сильно колебаться. В пределах выборок деревьев по возрастному состоянию уровни индивидуальной изменчивости высоты колеблются от низкого ( $C.V.$  – менее 12 %) до повышенного ( $C.V.$  – менее 30 %), диаметра ствола – от среднего ( $C.V.$  – менее 20 %) до повышенного (более 30 %). Параметры кроны характеризуются индивидуальной вариабельностью в диапазоне от низкого до высокого ( $C.V.$  – более 30 %) уровня (протяженность кроны) и от среднего до повышенного уровня (диаметр кроны). Длина и диаметр однолетних боковых побегов имеют средний и повышенный уровень индивидуальной изменчивости. Меньше всего проявляются индивидуальные различия деревьев ели по длине и предельной продолжительности жизни хвои (низкий, средний уровень), а больше всего (более 40 %) – по числу междутовочных побегов (очень высокий уровень) (табл. 1).

Таблица 1

**Индивидуальная изменчивость морфоструктурных признаков деревьев  
( $n = 25$  шт.) и охвоенных побегов ели разного возрастного состояния ( $g_1, g_2$ )**

Возрастное состояние	Показатель	$A_d$ , лет	$H$ , м	$d$ , см	$L_k$ , м	$D_k$ , м	$L_{бп}$ , см	$D_{бп}$ , мм	$L_x$ , мм	$A_{п.}$ , лет	$N_m$ , шт.	$N$ , шт.
<i>Пинежская популяция</i>												
$g_1$	min	40	6,0	10,0	4,1	2,0	2,95	0,97	11,4	6,2	0,4	0,0
	max	65	15,0	21,0	13,3	4,5	7,80	2,94	18,7	11,7	2,7	3,1
	<i>C.V.</i> , %	12,9	24,1	16,8	27,9	20,3	22,8	27,3	12,2	14,2	36,7	88,8
$g_2$	min	100	13,0	26,0	11,5	5,0	2,40	1,04	12,0	7,1	0,8	0,1
	max	190	21,5	62,0	19,3	9,0	6,34	2,08	19,9	12,1	2,2	1,2
	<i>C.V.</i> , %	20,0	11,0	25,2	12,7	19,5	22,2	16,3	13,4	12,3	21,5	66,7
<i>Плесецкая популяция</i>												
$g_1$	min	45	10,0	10,0	8,5	2,0	3,34	1,08	11,8	4,9	0,7	0,2
	max	80	15,0	23,0	20,8	5,0	6,36	2,18	20,5	11,4	2,1	2,1
	<i>C.V.</i> , %	17,4	11,5	19,8	20,7	18,9	16,0	19,1	12,5	15,9	23,5	57,0
$g_2$	min	140	17,5	26,0	14,0	3,0	2,95	1,16	11,6	6,1	0,6	0,1
	max	210	24,5	47,0	21,6	6,0	6,34	2,09	17,6	11,2	2,0	2,0
	<i>C.V.</i> , %	12,1	7,4	16,3	9,9	16,5	19,8	17,9	10,5	15,0	28,8	70,2
<i>Онежская популяция</i>												
$g_1$	min	30	5,0	8,0	3,6	2,0	2,78	1,10	12,1	7,3	0,5	0,0
	max	60	17,5	22,0	14,9	6,3	7,33	2,68	17,4	12,8	2,9	1,6
	<i>C.V.</i> , %	16,3	27,8	24,3	34,2	27,4	23,6	22,1	9,9	14,3	28,4	112,7
$g_2$	min	70	20,0	31,0	3,2	3,5	3,10	1,39	13,3	5,9	1,2	0,1
	max	110	27,0	62,0	24,2	9,0	8,02	2,39	19,2	12,0	2,2	1,8
	<i>C.V.</i> , %	11,4	9,1	22,1	20,5	23,5	20,2	16,2	10,2	16,2	16,8	74,1

Примечание.  $A_d$  – возраст дерева.

Можно отметить некоторую тенденцию снижения индивидуальной вариативности в старшей возрастной группе ( $g_2$ ) по сравнению с более молодой ( $g_1$ ) для высоты и диаметра ствола, протяженности и диаметра кроны деревьев (во всех изучаемых популяциях), а также морфоструктурных показателей охвоенных побегов (в пинежской популяции). По-видимому, в молодом возрасте деревья более чувствительны к влиянию факторов внешней среды. Однако в более благоприятных климатических условиях эта тенденция не проявляется в отношении таких признаков, как длина и число боковых побегов (плесецкая популяция), длина и продолжительность жизни хвои (онежская популяция).

Различия между выборками деревьев разного возрастного состояния ( $g_1$  и  $g_2$ ) в исследуемых популяциях по высоте, диаметру ствола, протяженности и диаметру кроны достоверны на 0,1 %-м уровне значимости ( $t = 4,55 \dots 20,42$ ;  $t_{0,001} = 3,74$ ) (рис. 1).

Для познания закономерностей роста необходимо выявить корреляции основных таксационных и морфоструктурных показателей с возрастом деревьев. В пределах выборок молодых генеративных деревьев ( $g_1$ ) установлены достоверные зависимости высоты ( $r = 0,53 \pm 0,18 \dots 0,60 \pm 0,17$  – плесецкая и онежская популяции) и диаметра ствола на высоте 1,3 м ( $r = 0,48 \pm 0,18 \dots 0,89 \pm 0,10$  – пинежская, плесецкая и онежская популяции) от их возраста. В выборках более старых деревьев ( $g_2$ ) связь высоты и возраста прослеживается только в онежской популяции ( $r = 0,74 \pm 0,14$ ). Между диаметром ствола и возрастом деревьев установлена тесная корреляция во всех популяциях ( $r = 0,82 \pm 0,12 \dots 0,92 \pm 0,08$ ). Таким образом, связь высоты ствола и возраста более выражена в выборках более молодых генеративных деревьев ели, а диаметра ствола и возраста – в более старых.

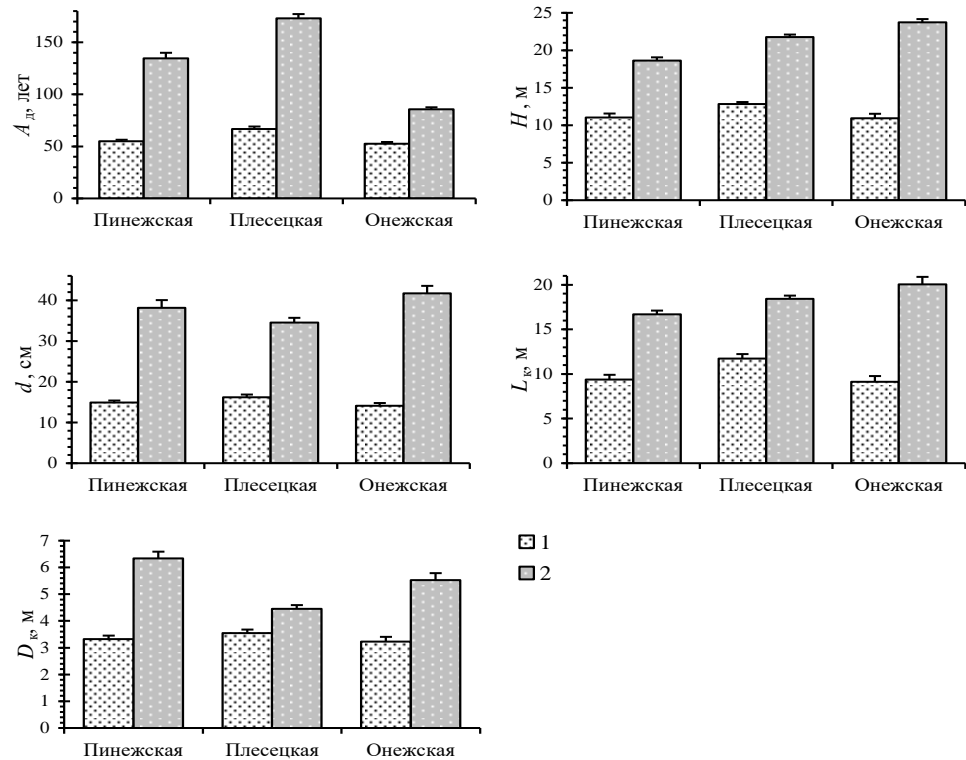


Рис. 1. Морфоструктурные показатели (среднее значение с ошибкой) деревьев ели разного возрастного состояния (1 –  $g_1$ , 2 –  $g_2$ ) в пинежской, плесецкой и онежской популяциях

Fig. 1. Morphostructural parameters (mean value with an error) of uneven-aged spruce trees (1 –  $g_1$ , 2 –  $g_2$ ) in the Pinega, Plesetsk and Onega populations

Ранее установлено [3], что в более молодых древостоях ели преобладают деревья с «возрастающей» формой линейного прироста по длине ствола. Начиная с периода интенсивного изреживания и до зрелого древостоя (70–120 лет) создаются условия для формирования более широких годичных слоев в нижней части ствола и увеличения числа деревьев с «вогнутой» и «постоянной» формой прироста. Эти выводы подтверждаются полученными нами корреляциями высоты и диаметра ствола с возрастом деревьев (в пределах отдельных возрастных групп). Достоверные связи диаметра кроны с возрастом установлены для выборок молодых генеративных деревьев ( $g_1$ ) только в плесецкой популяции ( $r = 0,77 \pm 0,13$ ), а для выборок деревьев старшего возраста ( $g_2$ ) – во всех изучаемых популяциях ( $r = 0,40 \pm 0,19 \dots 0,62 \pm 0,13$ ). Следовательно, связь диаметра кроны с индивидуальным возрастом деревьев в молодом генеративном возрасте присуща не всем изучаемым популяциям. Вероятно, это связано с их возрастной структурой, ступенчато-вертикальной сомкнутостью древесного полога, восстановительными процессами, составом древостоя, неравномерностью и густотой стояния деревьев, наличием «окон» и другими факторами, влияющими на освещенность крон деревьев и формирование древостоев, динамичными в пространстве и во времени, в том числе и антропогенных факторов (пожаров, рубок и др.).

Результаты однофакторного дисперсионного анализа подтверждают зависимость морфоструктурных показателей от индивидуального возраста деревьев

( $F = 21 \dots 417$ ;  $p < 0,001$ ;  $\eta^2 = 0,30 \dots 0,90$ ). В пинежской популяции большее число межмутовчатых побегов формируется у более молодых генеративных деревьев, в онежской – у средневозрастных ( $t = 2,46 \dots 2,59$ ;  $p < 0,05$ ). Более длинная хвоя в нижней части кроны образуется у средневозрастных генеративных деревьев. В пинежской популяции эти различия достоверны ( $t = 2,13$ ;  $p < 0,05$ ). В онежской популяции у более молодых деревьев ели длина побегов меньше ( $t = 3,06$ ;  $p < 0,05$ ), а предельная продолжительность жизни хвои больше по сравнению со средневозрастными генеративными деревьями ( $t = 2,38$ ;  $p < 0,05$ ) (рис. 2). Обращает на себя внимание разное количественное соотношение побегов в мутовке и межмутовчатых побегов на боковых ветвях первого порядка в связи с возрастным состоянием ели. Отношение числа побегов в мутовке к численности межмутовчатых побегов составляет  $0,4 \dots 2,9 / 0 \dots 3,1$  ( $g_1$ ) и  $0,6 \dots 2,2 / 0,1 \dots 2,0$  ( $g_2$ ). Средние величины этого относительного показателя равны  $1,4 \dots 5,0$  ( $g_1$ ) и  $1,8 \dots 2,8$  ( $g_2$ ), что свидетельствует о более широком диапазоне его изменения в выборках более молодых деревьев. Это обусловлено влиянием многих онтогенетических и внешних факторов [15, 17, 18].

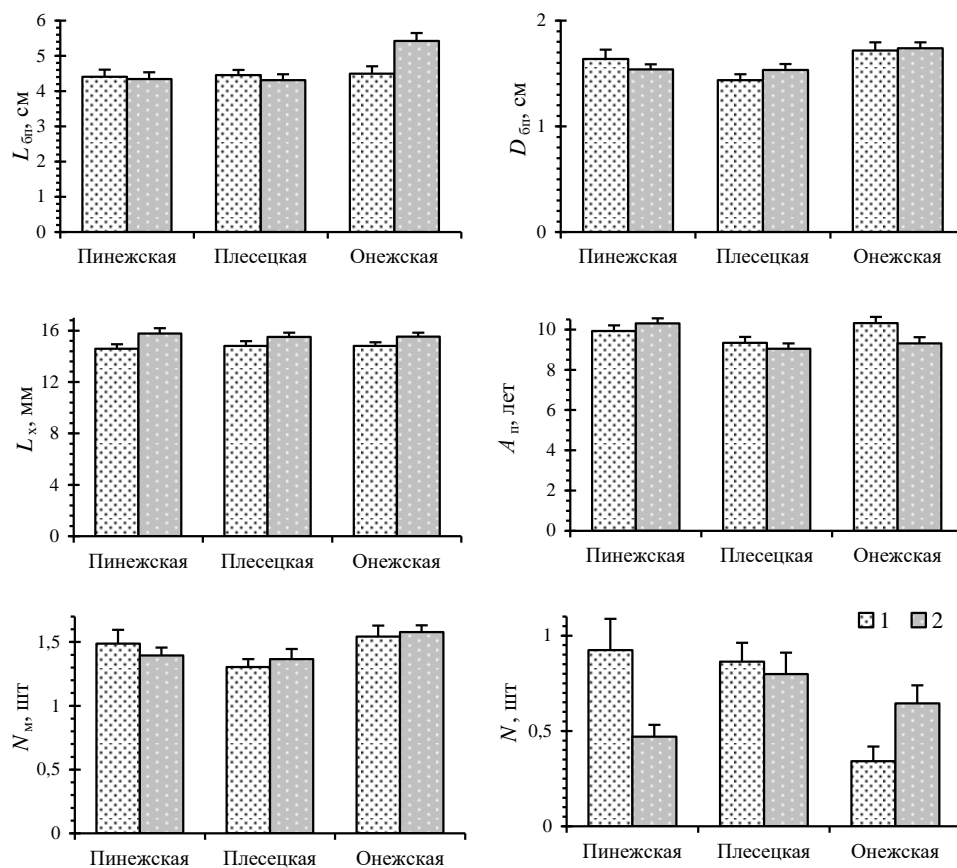


Рис. 2. Морфоструктурные показатели (среднее значение с ошибкой) охвоенных побегов ели разного возрастного состояния (1 –  $g_1$ , 2 –  $g_2$ ) в пинежской, плесецкой и онежской популяциях

Fig. 2. Morphostructural parameters (mean value with an error) of needle covered shoots of uneven-aged spruce (1 –  $g_1$ , 2 –  $g_2$ ) in the Pinega, Plesetsk and Onega populations

Длина шишки является одним из важнейших параметров, характеризующих биологические признаки ели [17]. Этому показателю присущ некоторый уровень индивидуальной изменчивости, связанный не только с экологическими условиями, но и с генотипом деревьев, причем последнее часто является определяющим [9]. Длина шишек изменяется по годам урожая, однако ранги деревьев в погодичной репродукции сохраняются [8]. Длина шишки не зависит от степени раскрытости семенных чешуй в отличие от ее ширины, что позволяет корректно проводить сравнительные оценки по этому параметру в разные временные периоды вне зависимости от температуры, влажности воздуха и других факторов. Полученные результаты показали, что уровень индивидуальной изменчивости деревьев разного возрастного состояния по длине шишки в исследуемых популяциях ели низкий ( $C.V.$  – менее 13 %), по показателю «вытянутости» семенных чешуй ( $C_p$ ) – очень низкий ( $C.V.$  – менее 7 %), по массе шишки – довольно высокий ( $C.V.$  достигает 30 %) (табл. 2), что соответствует уровням изменчивости этих параметров между деревьями ели, установленным С.А. Мамаевым [4].

Таблица 2

**Индивидуальная изменчивость морфоструктурных признаков шишек деревьев ( $n = 25$  шт.) ели разного возрастного состояния ( $g_1, g_2$ )**

Показатель	Пинежская популяция						Плесецкая популяция						Онежская популяция					
	$L_{ш}, мм$		$M_{ш}, г$		$C_p$		$L_{ш}, мм$		$M_{ш}, г$		$C_p$		$L_{ш}, мм$		$M_{ш}, г$		$C_p$	
	$g_1$	$g_2$	$g_1$	$g_2$	$g_1$	$g_2$	$g_1$	$g_2$	$g_1$	$g_2$	$g_1$	$g_2$	$g_1^*$	$g_2$	$g_1^*$	$g_2$	$g_1^*$	$g_2$
min	38,4	48,3	1,6	3,1	55,3	56,2	57,9	56,7	4,6	2,9	49,4	52,6	52,3	59,2	4,2	4,6	59,9	62,0
max	72,8	75,6	8,3	8,9	70,9	71,2	84,5	83,6	13,3	12,3	65,7	67,9	81,6	78,9	10,2	10,5	71,7	69,8
$C.V., \%$	12,9	10,5	30,5	28,9	5,5	5,8	10,6	10,1	28,0	28,1	7,4	6,2	11,8	7,8	25,0	18,4	5,1	2,9

\* $n = 14$  деревьев.

Однофакторный дисперсионный анализ не подтверждает влияния возрастного состояния деревьев на длину, массу шишек и степень «вытянутости» семенных чешуй в разных популяциях ели ( $F < F_{0,05}$ ). Вместе с тем, в пинежской популяции длина и масса шишки в среднем значительно меньше ( $t = 4,55 \dots 7,48$ ;  $t_{0,001} = 3,50 \dots 3,56$ ) по сравнению с онежской и плесецкой популяциями (рис. 3).

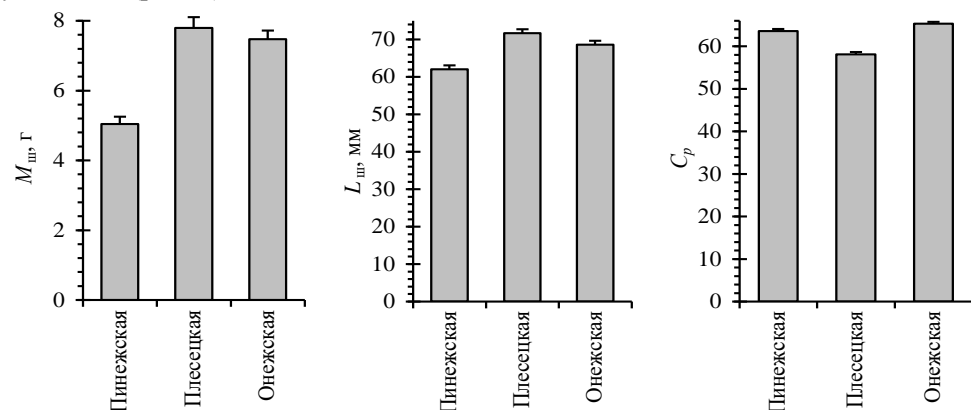


Рис. 3. Морфоструктурные показатели (среднее значение с ошибкой) шишек деревьев ели в пинежской, плесецкой и онежской популяциях

Fig. 3. Morphostructural parameters (mean value with an error) of cones in the Pinega, Plesetsk and Onega populations

Коэффициент вытянутости семенных чешуй в плесецкой популяции существенно уступает этому показателю в пинежской и онежской популяциях ( $t = 7,31 \dots 10,42$ ;  $p < 0,001$ ).

#### *Заключение*

Изменчивость морфоструктурных показателей как в пределах отдельных возрастных групп, так и в популяциях в целом зависит от наследственных свойств деревьев и условий произрастания. Проведенные исследования показали, что более широким диапазоном индивидуальной вариабельности в пределах выборок деревьев ели разного возрастного состояния характеризуется протяженность кроны (от низкого до высокого уровня). Меньше всего проявляются индивидуальные различия деревьев ели по длине и предельной продолжительности жизни хвои (низкий, средний уровень), больше всего – по числу межмутовчатых побегов (очень высокий уровень). Наблюдается тенденция снижения индивидуальной вариабельности в старшей возрастной группе ( $g_2$ ) по сравнению с более молодой ( $g_1$ ) для высоты и диаметра ствола, протяженности и диаметра кроны деревьев. Можно предположить, что это обусловлено более высокой чувствительностью деревьев ели в молодом возрасте к действию внешних факторов и наряду с наследственными различиями в росте деревьев способствует их дифференциации по жизненному состоянию.

Текущий прирост, от которого зависят параметры ствола и кроны деревьев, суммирует воздействие климатических, эдафических, ценологических и других факторов внешней среды. В свою очередь, колебания показателей роста принято рассматривать как результат адаптации деревьев к изменяющимся экологическим условиям. От этого зависят морфоструктурные параметры деревьев в определенных лесорастительных условиях. В ельниках черничных свежих более тесные корреляционные связи между возрастом и высотой ствола наблюдаются в более молодых группах деревьев ( $g_1$ ), а между возрастом и диаметром ствола – в выборках более старых генеративных деревьев ( $g_2$ ). В молодом возрасте у ели в пределах выборок  $g_1$  отмечается более интенсивный рост по высоте, а для деревьев старшего возраста в выборках  $g_2$  более выражен прирост по диаметру ствола.

В пинежской популяции большее число межмутовчатых побегов формируется у молодых генеративных деревьев ели ( $g_1$ ), в онежской – у средневозрастных. Более длинная хвоя в нижней части кроны образуется у средневозрастных генеративных деревьев. В онежской популяции у средневозрастных деревьев формируются более длинные боковые побеги. Предельная продолжительность жизни хвои в этой популяции значительно больше у молодых генеративных деревьев по сравнению со средневозрастными.

Определенные нами лимиты индивидуальной изменчивости длины (С.V. – менее 13 %) и массы (С.V. – менее 30 %) зрелой шишки для ельников черничных свежих на севере Архангельской области соответствуют ранее установленным уровням индивидуальной изменчивости этих показателей на Урале [4]. В пинежской популяции длина и масса шишки в среднем значительно меньше, чем в плесецкой и онежской популяциях. Коэффициент вытянутости семенных чешуй в плесецкой популяции существенно уступает этому показателю в пинежской и онежской популяциях. Вместе с тем возрастное состояние деревьев не влияет на размеры шишки и форму семенных чешуй.

Особенности роста и развития ели на разных возрастных стадиях необходимо учитывать при проведении лесохозяйственных мероприятий, направленных на формирование и повышение продуктивности насаждений в определенных лесорастительных условиях.



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Барабин А.И.* Закономерности семеношения ели на Европейском Севере и основы лесосеменного прогнозирования: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. М., 1990. 35 с.
2. *Валяев В.Н.* Динамика таксационных показателей разновозрастных еловых насаждений // Лесн. журн. 1963. № 4. С. 22–26. (Изв. высш. учеб. заведений).
3. *Гусев И.И.* Продуктивность ельников Севера. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 232 с.
4. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале) М.: Наука, 1972. 284 с.
5. *Молчанов А.А.* География плодоношения главнейших древесных пород в СССР. М.: Наука, 1967. 102 с.
6. Основы лесной биогеоценологии. Гл. I. Основные понятия лесной биогеоценологии / под ред. В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1964. С. 5–49.
7. *Попов П.П.* Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири // Лесоведение. 1999. № 1. С. 68–73.
8. *Попов П.П.* Популяционно-географическая изменчивость шишек ели европейской и сибирской // Лесоведение. 2011. № 5. С. 54–60.
9. *Правдин Л.Ф.* Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука. 1975. 178 с.
10. *Путенихин В.П., Фарукишина Г.Г.* Внутривидовая фенотипическая изменчивость лиственницы Сукачева на Урале // Лесоведение. 2004. № 1. С. 38–47.
11. *Свалов Н.Н.* Вариационная статистика: учеб. пособие. М.: Лесн. пром-сть, 1977. 178 с.
12. *Семенов Б.А., Цветков В.Ф., Чибисов Г.А., Елизаров Ф.П.* Притундровые леса европейской части России (природа и ведение хозяйства). Архангельск: СевНИИЛХ, 1998. 332 с.
13. *Тарханов С.Н.* Формы внутривидовой изменчивости хвойных в условиях атмосферного загрязнения (на примере Северо-Двинского бассейна). Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 230 с.
14. *Труль О.А.* Математическая статистика в лесном хозяйстве: учеб. пособие. Минск: Вышэйш. шк., 1966. 232 с.
15. *Чертовской В.Г.* Еловые леса европейской части СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 176 с.
16. *Ярославцев С.В.* Возрастное строение ельников Крайнего Севера // Лесн. журн. 1986. № 3. С. 9–13. (Изв. высш. учеб. заведений).
17. *Andersson E.* Cone and Seed Studies in Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // Studia Forestalia Suecica. 1965. No. 23. 214 p.
18. *Cousens J.* An Introduction to Woodland Ecology. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1974. 151 p.
19. *Pukkala T., Hokkanen T., Nikkanen T.* Prediction Models for the Annual Seed Crop of Norway Spruce and Scots Pine in Finland // *Silva Fennica*. 2010. Vol. 44, no. 4. Pp. 629–642. DOI: 10.14214/sf.131

Поступила 12.06.18

UDC 582.475.2:631.524.82:631.524.5

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.2.56

**Variability of Morphostructural Features of Uneven-Aged Spruce in the North of Arkhangelsk Region***S.N. Tarkhanov, Doctor of Biological Sciences**E.A. Pinaevskaya, Junior Research Scientist*

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, RAS, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163000, Russian Federation; e-mail: tarkse@yandex.ru

Large age variability and diverse morphometric structure are inherent to taiga spruce forests. Valuation parameters of tree stands under certain site conditions depend on these characteristics.

The research purpose is to study the variability of morphostructural parameters of uneven-aged spruce stands in order to identify the features of their growth and development in the north of Arkhangelsk region. The research objects are fresh blueberry spruce forests of the Plesetsk (63°N, 40°E), Pinega (64...65°N, 43...44°E) and Onega (64°N, 38°E) populations of Arkhangelsk region. Samplings on the study plots were formed out of 25 relatively young and middle-aged trees coming into seeding stage. Sizes of trunk and crown, sizes and number of needle covered side shoots, length and limit age of needles in a lower part of crown, length and weight of 10 mature cones in air dry condition and diameter quotient of their seed scales were determined in these trees. The levels of character individual variability were estimated using the empirical scale of S.A. Mamaev. A tendency to reduce the individual variability of trunk height and diameter at a height of 1.3 m, and crown total length and diameter in the elder age group of trees ( $g_2$ ) in comparison with the younger one ( $g_1$ ) has been found in different populations. Probably, this is due to the higher sensitivity of young trees to the action of environmental factors. The correlations between trunk diameter and age within the samplings of middle-aged ( $r = 0.82...0.92$ ;  $p < 0.05$ ) and young ( $r = 0.48...0.89$ ;  $p < 0.05$ ) generative trees were established. Positive correlation between crown diameter and age ( $r = 0.40...0.62$ ) of the represented populations were revealed only in the elder age group of trees ( $g_2$ ). In the Pinega population, a greater number of intraverticillate shoots are formed in young generative trees ( $g_1$ ); in the Onega population the shoots are formed in middle-aged trees ( $g_2$ ). Longer needles in the lower part of crown are formed in middle-aged trees. The length of shoots is significantly less and life expectancy of needles is longer in younger spruce trees ( $g_1$ ) in comparison with middle-aged trees ( $g_2$ ) of the Onega population. The levels of individual variability of length and weight of cones correspond to the limits established by S.A. Mamaev for spruce growing in the Urals. It was found that length and weight of cones in the Pinega population are on average significantly less in comparison with the Onega and Plesetsk populations.

**Funding:** The research was carried out within the framework of the state assignment of N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research (state registration no. AAAA-A18-118011690221-0).

**For citation:** Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A. Variability of Morphostructural Features of Uneven-Aged Spruce in the North of Arkhangelsk Region. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2019, no. 2, pp. 56–66. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.2.56

**Keywords:** spruce, population, variability, forest stand age, uneven-aged trees ( $g_1$ ,  $g_2$ ), morphostructural features, Arkhangelsk region.

#### REFERENCES

1. Barabin A.I. *Patterns of Spruce Seed Production in the European North and the Basics of Forest Seed Prediction*: Dr. Agric. Sci. Diss. Abs. Moscow, 1990. 35 p.
2. Valyayev V.N. Dynamics of Valuation Indicators of Uneven-Aged Spruce Plantations. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 1963, no. 4, pp. 22–26.
3. Gusev I.I. *Productivity of Spruce Forests of the North*. Leningrad, LGU Publ., 1978. 232 p.
4. Mamayev S.A. *Forms of Intraspecific Variation of Woody Plants (Case Study of Pinaceae Family in the Urals)*. Moscow, Nauka Publ., 1972. 284 p.
5. Molchanov A.A. *Geography of Fruiting of the Main Tree Species in the USSR*. Moscow, Nauka Publ., 1967. 102 p.
6. *Basics of Forest Biogeocenology*. Ch. I. Basic Concepts of Forest Biogeocenology. Ed. by V.N. Sukachev, N.V. Dylis. Moscow, Nauka Publ., 1964, pp. 5–49.
7. Popov P.P. Geographic Variability of Seed Scale Forms of Spruce in Eastern Europe and Western Siberia. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1999, no. 1, pp. 68–73.

8. Popov P.P. Population and Geographical Variation of Norway Spruce and Siberian Spruce Cones. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2011, no. 5, pp. 54–60.
9. Pravdin L.F. *Norway Spruce and Siberian Spruce in the USSR*. Moscow, Nauka Publ., 1975. 178 p.
10. Putenikhin V.P., Farukshina G.G. Intraspecies and Phenotypic Variability of Sukachev Larch in the Urals. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2004, no. 1, pp. 38–47.
11. Svalov N.N. *Analysis of Variance: Educational Textbook*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1977. 178 p.
12. Semenov B.A., Tsvetkov V.F., Chibisov G.A., Elizarov F.P. *Subtundra Forests of the European Part of Russia (Nature and Farming)*. Arkhangelsk, SevNIILKh Publ., 1998. 332 p.
13. Tarkhanov S.N. *Forms of Intrapopulation Variability of Conifers in Terms of Atmospheric Pollution (Case Study of the North Dvina Basin)*. Ekaterinburg, UB RAS Publ., 2010. 230 p.
14. Trull' O.A. *Mathematical Statistics in Forestry*. Minsk, Vysheyshaya shkola Publ., 1966. 232 p.
15. Chertovskoy V.G. *Spruce Forests of the European Part of the USSR*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1978. 176 p.
16. Yaroslavtsev S.V. Age Structure of Spruce Forests of the Far North. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 1986, no. 3, pp. 9–13.
17. Andersson E. Cone and Seed Studies in Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), *Studia Forestalia Suecica*, 1965, no. 23. 214 p.
18. Cousens J. *An Introduction to Woodland Ecology*. Edinburgh, Oliver and Boyd, 1974. 151 p.
19. Pukkala T., Hokkanen T., Nikkanen T. Prediction Models for the Annual Seed Crop of Norway Spruce and Scots Pine in Finland. *Silva Fennica*, 2010, vol. 44, no. 4, pp. 629–642. DOI: 10.14214/sf.131

Received on June 12, 2018

---