

УДК 582.475.4:581.14 + 58.02

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В БРЯНСКОМ ПОЛЕСЬЕ

© 2014 г. О. И. Евстигнеев

Заповедник "Брянский лес"
224180 ст. Нерусса, Суземский р-н, Брянская обл.
E-mail: quercus-eo@mail.ru

Поступила в редакцию 27.07.2012 г.

Описан онтогенез сосны обыкновенной нормальной и низкой жизненностей. При этом использована концепция биологического возраста растений. Особи сосны изучались в сообществах, которые по эдафической сетке П.С. Погребняка относятся к влажным суборям. В развитии сосны выделено девять онтогенетических состояний. Показана поливариантность развития сосны, которая обусловлена разными ценотическими условиями.

Сосна обыкновенная, онтогенетическое состояние, поливариантность развития.

Отечественными популяционными биологами при возрастной дифференциации растений наряду с календарным возрастном используется биологический [7, 13, 27, 29]. Если календарный возраст представляет собой отрезок астрономического времени с момента возникновения особи до момента исследования, то биологический возраст предусматривает разделение индивидуального развития организма на этапы – онтогенетические состояния. Применение концепции биологического возраста обусловлено двумя причинами: 1) разные особи одного и того же вида могут достигать одноименного онтогенетического состояния в разные календарные сроки; 2) особи разных видов могут проходить одни и те же онтогенетические состояния в течение разного времени. Это означает, что сравнительную оценку роли деревьев в сообществе логичнее связывать не с календарным возрастом, а с уровнем индивидуального развития, его онтогенетическим состоянием. Концепция биологического возраста используется при изучении онтогенеза и популяций большинства видов деревьев хвойно-широколиственного леса [3, 4, 16, 20, 31]. С этой точки зрения не изучен онтогенез сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Цель работы – проанализировать развитие сосны нормальной и низкой жизненности, опираясь на концепцию биологического возраста растений.

РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в Брянском полесье, которое относится к Полесской подпровинции Восточно-европейской широколиственной провинции [23]. Сосна обыкновенная – характерный вид лесных сообществ на территории полесий. Особи сосны изучались в сообществах, которые по эдафической сетке П.С. Погребняка [21], разработанной для полесий, относятся к влажным суборям (B_3).

Развитие сосны рассматривали в двух контрастных ценотических условиях. Особи первой группы начинали развитие, включая прорастание, на незадернованных вырубках и полянах при полной освещенности. При этом подбирали свободностоящие особи не ближе 30 м от стены леса. За этими растениями ухаживали. После 20 лет естественные и культурные насаждения сосны обычно смыкаются. В этом случае в ярусе древостоя подбирали особи, которые принадлежали к I классу роста по классификации Крафта [21]. Популяционные экологи [24, 28] эту группу мощноразвитых особей относят к *растениям нормальной жизненности*. Особи второй группы с момента прорастания развивались под пологом сосняка в условиях светового минимума. Световой минимум – уровень освещенности подроста, при котором еще возможен небольшой положительный баланс растения между образованием

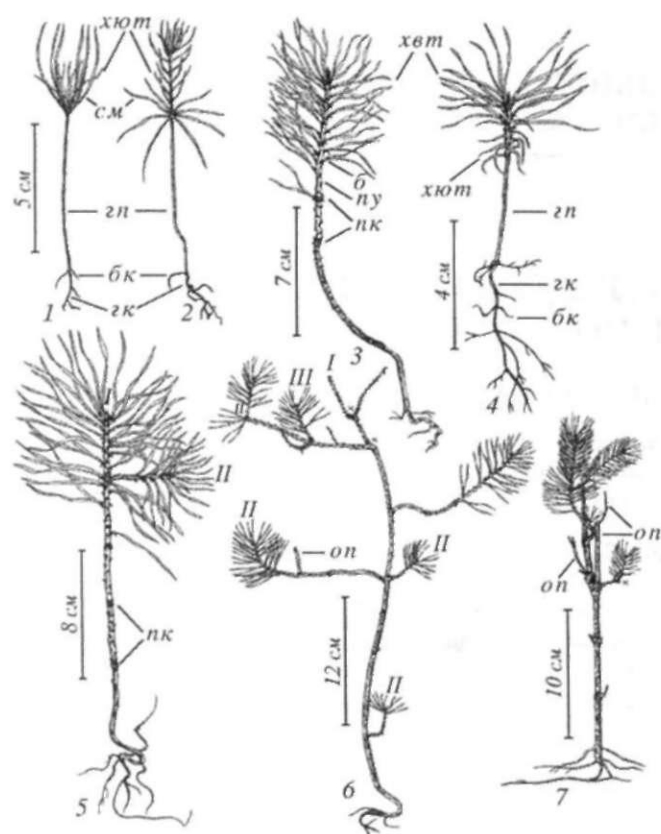


Рис. 1. Сосна обыкновенная: проростки, ювенильные и иматурные особи первой подгруппы
 Онтогенетические состояния: 1 – проросток (весна), 2 – проросток (лето), 3 – ювенильная особь нормальной жизненности, 4 – ювенильная особь низкой жизненности, 5 – иматурная особь первой подгруппы нормальной жизненности, 6 и 7 – иматурные особи первой подгруппы низкой жизненности; см – семядоли, х ю т – хвоя ювенильного типа, х в т – хвоя взрослого типа, г н – гипокотиль, г к – главный корень, б к – боковой корень, б – брахибласт (побег укороченный), п у – ауксибласт (побег удлиненный), п к – почечные кольца, о п – отмершие побеги, I, II, III – побеги ветвления первого, второго и третьего порядков, крестики – перевершинивания в побеговой системе.

органического вещества при фотосинтезе и тратит его на дыхание [1]. При этом подразумевается, что небольшой положительный баланс обеспечивает выживание подростка. Для подростка, который вырос при световом минимуме, характерны наименьшие приросты по высоте, частые перевершинивания в побеговой системе, а также отмирание отдельных веточек [8]. Световой минимум для разных онтогенетических состояний сосны определен ранее [12] по методике, разработанной для лиственных деревьев [9]. Фитоценологи показали, что при недостатке света изоляция корневой системы взрослых деревьев не улучшает жизненного состояния подростка [14]. Под пологом леса, где подбирались особи сосны для изучения онтогенеза, численность подростка была такова, что

их побеговые и корневые системы не перекрывались. Другими словами, конкурентное влияние соседних особей было минимально, а развитие анализируемого подростка в значительной мере определялось освещенностью. Популяционные экологи [24, 28] эту группу угнетенных особей относят к растениям низкой (сублетальной) жизненности.

При выделении онтогенетических состояний применялись методы, разработанные для древесных растений [15, 19, 22, 31]. У каждой особи определяли календарный возраст, высоту надземной части, диаметр ствола на уровне 1.3 м и в его основании, высоту очищения ствола от нижних сучьев, протяженность трещиноватой коры на стволе, форму, длину и ширину кроны, порядок ветвления в побеговой системе, длину годовичного побега по главной оси и на боковой ветви в нижней части кроны, длину хвои в средней части кроны, число женских шишек, которое семеносит в год наблюдения. По этой схеме проанализировано по 20 особей каждого онтогенетического состояния и на полном свете, и под пологом леса. В статье описывается развитие только побеговой системы сосны, поскольку при изучении вида в сообществе, а также демографической структуры его популяций диагностическим признаком чаще служит облик надземной части растения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Онтогенез особей нормальной жизненности

Проростки (р) появляются в конце весны. Зародышевый корешок, который развивается из семени, начинает расти отвесно вниз, закореняется в почве, а семядольные листья благодаря растягиванию гипокотилия выносятся на поверхность (рис. 1, 1). Семядоли линейные слабо трехгранные, слегка изогнутые, зеленые, числом 4–8, длиной 20–25 мм, отмирают к началу зимы. Гипокотиль длиной до 40 мм. У некоторых проростков в первый год из зародышевой почечки образуется первичный побег (рис. 1, 2). Он представлен стеблем длиной 40–60 мм, на котором спирально располагаются единичные линейные хвоинки ювенильного типа, сверху плоские, снизу слабо выпуклые, по краю тонко пильчатые [6]. Изучение анатомии листа [2] выявило, что по сравнению с взрослой хвоей у ювенильной небольшое число устьиц, рыхлый мезофилл и отсутствует гиподерма. Образованием верхушечной почки завершается формирование проростка.

У *ювенильных растений (j)* один удлиненный побег, который состоит из двух-трех годовичных приростов (рис. 1, 3). Удлиненный побег, который

Таблица 1. Биохронологические показатели онтогенетических состояний сосны обыкновенной. Нормальная жизненность

Онтогенетические состояния	возраст, годы	высота дерева, м	высота основания кроны, м	диаметр кроны, м	диаметр ствола на уровне 1,3 м, см	протяженность трещиноватой коры, м	порядок ветвления	длина годовичного прироста, см		длина хвои, мм
								верхушечного	бокового	
<i>j</i>	$\frac{3 \pm 0.2}{(2-4)}$	$\frac{0.1 \pm 0.01}{(0.08-0.15)}$	–	–	–	–	1	$\frac{5 \pm 0.3}{(3-7)}$	–	$\frac{47 \pm 2.2}{(29-64)}$
<i>im</i> ₁	$\frac{4 \pm 0.3}{(2-7)}$	$\frac{0.3 \pm 0.01}{(0.2-0.4)}$	$\frac{0.13 \pm 0.010}{(0.10-0.17)}$	$\frac{0.1 \pm 0.01}{(0.07-0.13)}$	–	–	2	$\frac{10 \pm 0.4}{(7-13)}$	$\frac{9 \pm 0.3}{(7-11)}$	$\frac{49 \pm 1.6}{(38-60)}$
<i>im</i> ₂	$\frac{5 \pm 0.2}{(4-8)}$	$\frac{0.8 \pm 0.03}{(0.5-1.0)}$	$\frac{0.1 \pm 0.01}{(0.05-0.20)}$	$\frac{0.7 \pm 0.03}{(0.4-0.8)}$	–	–	$\frac{3 \pm 0.1}{(3-4)}$	$\frac{20 \pm 1.2}{(13-32)}$	$\frac{16 \pm 0.7}{(10-21)}$	$\frac{63 \pm 2.3}{(40-81)}$
<i>v</i> ₁	$\frac{7 \pm 0.3}{(5-10)}$	$\frac{1.9 \pm 0.10}{(1.1-2.8)}$	$\frac{0.1 \pm 0.01}{(0.0-0.3)}$	$\frac{1.5 \pm 0.08}{(0.6-2.2)}$	$\frac{3 \pm 0.2}{(1-5)}$	–	$\frac{4 \pm 0.1}{(4-5)}$	$\frac{51 \pm 3.0}{(30-78)}$	$\frac{19 \pm 1.2}{(12-30)}$	$\frac{71 \pm 2.2}{(51-88)}$
<i>v</i> ₂	$\frac{12 \pm 0.9}{(8-21)}$	$\frac{4.1 \pm 0.30}{(2.4-7.6)}$	$\frac{0.6 \pm 0.15}{(0.0-2.8)}$	$\frac{2.5 \pm 0.08}{(1.8-3.4)}$	$\frac{7 \pm 0.4}{(4-10)}$	–	$\frac{5 \pm 0.1}{(4-5)}$	$\frac{63 \pm 2.8}{(30-85)}$	$\frac{17 \pm 1.0}{(11-25)}$	$\frac{65 \pm 1.8}{(50-80)}$
<i>g</i> ₁	$\frac{27 \pm 3.7}{(11-55)}$	$\frac{14.0 \pm 1.80}{(4.0-27.0)}$	$\frac{2.8 \pm 0.72}{(0.1-9.5)}$	$\frac{5.8 \pm 0.51}{(3.0-9.0)}$	$\frac{23 \pm 3.3}{(6-32)}$	$\frac{3 \pm 0.6}{(0-7)}$	$\frac{6 \pm 0.2}{(5-7)}$	$\frac{51 \pm 3.8}{(30-80)}$	$\frac{9 \pm 0.7}{(5-14)}$	$\frac{63 \pm 1.6}{(54-71)}$
<i>g</i> ₂	$\frac{80 \pm 5.0}{(55-120)}$	$\frac{27.0 \pm 0.11}{(19.0-35.0)}$	$\frac{13.4 \pm 0.52}{(10.0-17.0)}$	$\frac{10.5 \pm 0.36}{(8.0-13.0)}$	$\frac{29 \pm 1.9}{(18-44)}$	$\frac{8 \pm 0.3}{(5-10)}$	$\frac{8 \pm 0.2}{(7-9)}$	$\frac{14 \pm 1.3}{(7-26)}$	$\frac{11 \pm 0.8}{(6-18)}$	$\frac{84 \pm 1.0}{(77-91)}$
<i>g</i> ₃	$\frac{130 \pm 2.1}{(120-160)}$	$\frac{30.0 \pm 0.65}{(25.0-35.0)}$	$\frac{15.5 \pm 0.23}{(14.0-17.0)}$	$\frac{12.0 \pm 0.32}{(10.0-14.0)}$	$\frac{39 \pm 1.21}{(32-48)}$	$\frac{12 \pm 0.7}{(8-18)}$	$\frac{9 \pm 0.1}{(9-10)}$	$\frac{4 \pm 0.2}{(3-6)}$	$\frac{4 \pm 0.3}{(2-6)}$	$\frac{70 \pm 1.2}{(61-79)}$

Примечание. В табл. 1 и 2 в числителе – среднее арифметическое и ошибка среднего арифметического, в знаменателе – минимальное и максимальные значения признака. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im*₁ – имматурное первой подгруппы, *im*₂ – имматурное второй подгруппы, *v*₁ – виргинильное первой подгруппы, *v*₂ – виргинильное второй подгруппы, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – средневозрастное генеративное, *g*₃ – старое генеративное

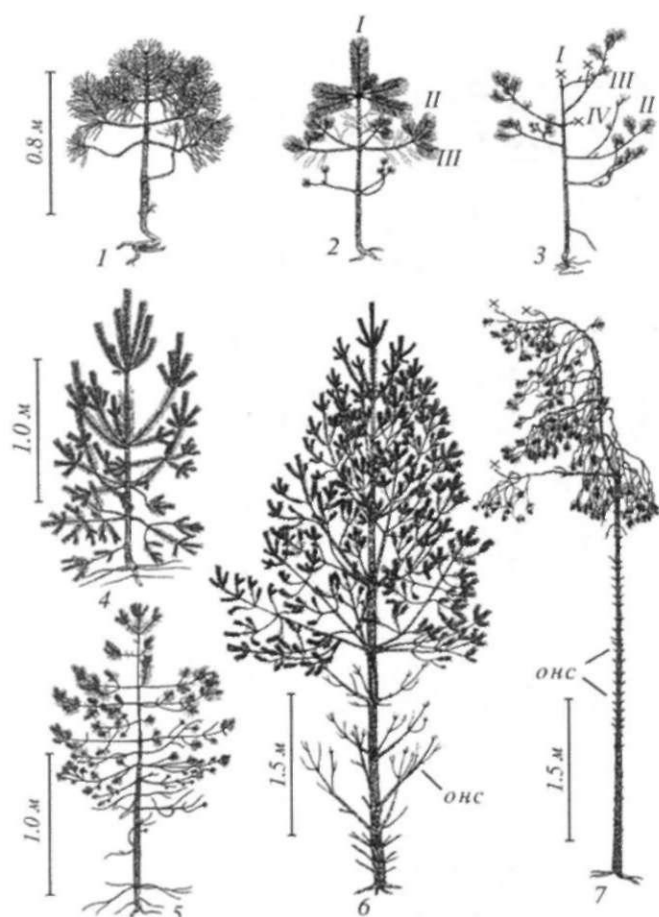


Рис. 2. Сосна обыкновенная: иматурные особи второй подгруппы и виргинильные особи
 Онтогенетические состояния: 1 – иматурная особь второй подгруппы нормальной жизненности, 2 и 3 – иматурные особи второй подгруппы низкой жизненности, 4 – виргинильная особь первой подгруппы нормальной жизненности, 5 – виргинильная особь первой подгруппы низкой жизненности, 6 – виргинильная особь второй подгруппы нормальной жизненности, 7 – виргинильная особь второй подгруппы низкой жизненности; о н с – отмершие нижние сучья, I, II, III, IV – побеги ветвления первого, второго, третьего и четвертого порядков. Остальные обозначения – см. рис. 1.

разворачивается из верхушечной почки, несет чешуевидные листья. И.Г. Серебряков [26] показал, что из пазушных почек этих чешуевидных листьев сразу во время весеннего роста появляются укороченные побеги – брахибласты. Они несут, наряду с низовыми чешуевидными листьями, два листа взрослого типа – длинные хвоинки. В результате у сосны весной образуется не просто удлиненный годичный побег, а целая система годичного побега, где взрослые ассимилирующие листья располагаются не на главной оси, а на укороченных боковых побегах. Хвоинки ювенильного типа, которые располагались на первичном побеге, опа-

дают к концу второго года. Растения отличаются слабой способностью к росту: величина текущего прироста по высоте небольшая, всего 5 см. К концу j -состояния на годичном побеге рядом с верхушечной почкой из части брахибластов образуются крупные боковые почки. На следующий год из них формируются удлиненные боковые побеги. Возраст особей 2–4 года (табл. 1).

У иматурных растений первой подгруппы (im_1) начинается ветвление побегов и образуется крона. Для сосны характерно акромонаподиальное ветвление: удлиненные боковые побеги (ауксибласты) вырастают из почек, которые расположены мутовкой около верхушечной почки (рис. 1, 5). Моноподий, образующий главную ось (стволок), принят за первый порядок. Боковые побеги формируют оси второго порядка. Длина годичного побега, который формируется из верхушечной почки на главной оси, равна боковому. Возраст особей от 2 до 7 лет (табл. 1).

В побеговой системе иматурных растений второй подгруппы (im_2) преобладают оси третьего порядка, реже четвертого. Годичный прирост по высоте небольшой и сопоставим с боковым. Форма кроны – ширококоническая, рыхлая (рис. 2, 1). Возраст особей от 4 до 8 лет (табл. 1).

Виргинильные растения первой подгруппы (v_1) быстро растут в высоту. Длина годичных приростов по главной оси достигает 50 см. Усиленный рост главной оси и верхних боковых побегов тормозят развитие нижних ветвей: их годичные приросты редко бывают больше 20 см. Торможение в развитии нижних ветвей не обязательно связано с их затенением. Напомню, что это явление наблюдается в разреженных посадках с регулярным удалением сорняков, где прямой солнечный свет свободно доходит до нижних ветвей. Физиологи и экологи древесных растений предполагают, что это связано с сильным коррелятивным торможением роста, которое идет от растущей верхушки главной оси [17, 26]. Благодаря такому росту крона становится узкоконической. Нижние ветви кроны касаются поверхности земли (рис. 2, 4). В побеговой системе преобладают оси четвертого порядка. Возраст особей от 5 до 10 лет (табл. 1).

Виргинильные растения второй подгруппы (v_2) полностью сформированы и готовы к плодоношению. Величина годичного прироста по высоте больше, чем у v_1 -особей. Узкоконическая крона еще сильнее вытягивается в вертикальном направлении. Преобладает пятый порядок ветвления. Активный рост главной оси определяет отмирание нижних ветвей: ствол очищается от сучьев на высоту до 2 м (рис. 2, 6). Возраст v_2 -особей от 8 до 21 года (табл. 1).

У молодых генеративных растений (g_1) появляются микростробилы (мужские стробилы) и макростробилы (женские стробилы, шишки). Микростробилы занимают место у основания побега, а макростробилы располагаются на вершине побега, среди боковых мутовчатых вегетативных почек. Женские побеги сосредоточены, как правило, в верхней половине кроны, а мужские тяготеют к ее нижней части [25]. В начале этого состояния на одном дереве насчитывается несколько женских шишек, а в конце – 200–300. Вегетативный рост g_1 -деревьев максимален: например, высота растения в этом состоянии увеличивается в 3–4 раза. Прирост по высоте отличается наибольшими значениями – до 80 см и превышает прирост боковых ветвей в 5–6 раз. К концу g_1 -состояния узкоконическая крона становится ширококонической. От основания и до верхушки дерева, как и у v -особей, прослеживается главная ось, которая возвышается над кроной. У некоторых особей крона поднята над землей до 10 м. Преобладающий порядок ветвления в побеговой системе шестой. В базальной части ствола появляется трещиноватая корка (рис. 3, 1), образующаяся в результате многократного заложения новых прослоек перидермы во все более глубоких слоях коры. Возраст g_1 -особей от 11 до 55 лет (табл. 1).

Отличительная черта *средневозрастных генеративных растений* (g_2) – куполообразная крона (рис. 3, 2, 3), что обусловлено ослаблением роста главной оси: ее годовые приросты сопоставимы с приростами на боковых ветвях. В результате главная ось на верхушке кроны теряется. Изменение формы кроны в этом состоянии совпадает с отмиранием более слабых и тонких ветвей в ее внутренней части, сохраняются только сильные сучья. Нарастание побегов в кроне меняется от моноподиального к симподиальному. Преобладающий порядок ветвления восьмой. Ослабление роста главной оси сопровождается общим торможением ростовых процессов. В g_2 -состоянии высота дерева увеличивается незначительно. Корка с глубокими трещинами у некоторых особей выражена до половины ствола. Семеношение максимально: формируется от 300 до 800 женских шишек. Возраст особей в g_2 -состоянии от 55 до 120 лет (табл. 1).

Характерная черта *старых генеративных растений* (g_3) – плосковершинная крона (рис. 3, 4), поскольку у растений прекращается рост в высоту, а верхняя часть ствола подсыхает и отмирает. В кроне появляются мертвые скелетные ветви. Преобладающий порядок ветвления девятый. Побеги с ассимилирующей хвоей сосредоточены в верхней части осей последних порядков. В остальной

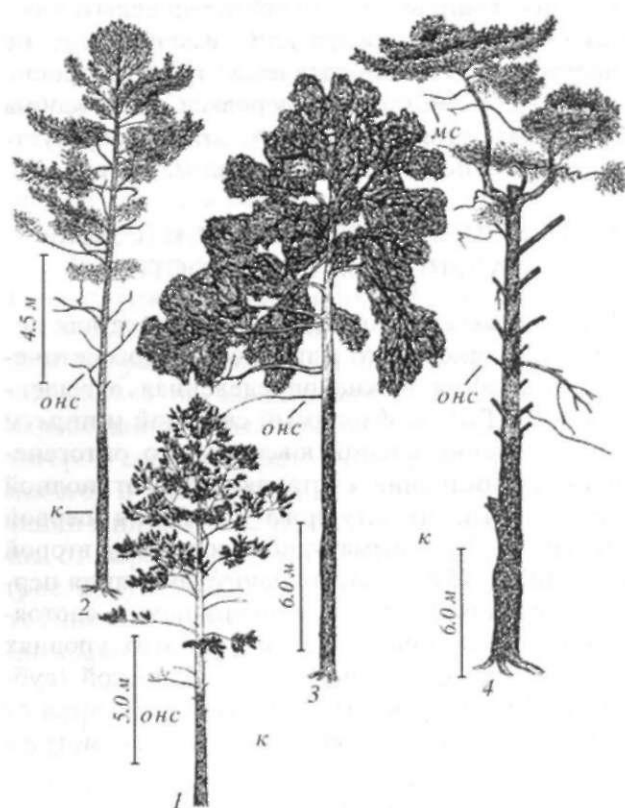


Рис. 3. Сосна обыкновенная: генеративные особи нормальной жизненности

Онтогенетические состояния: 1 – молодая генеративная особь, 2 – средневозрастная генеративная особь в начале онтогенетического состояния, 3 – средневозрастная генеративная особь в середине онтогенетического состояния, 4 – старая генеративная особь; к – корка с глубокими трещинами. Остальные обозначения – см. рис. 2.

части кроны охвоенных побегов практически нет. Крона становится разреженной. Все размеры дерева максимальны. В изученных популяциях наибольшая высота деревьев – 35.0 м, максимальный диаметр ствола на уровне груди – 0.5 м. У большинства особей корка с глубокими трещинами выражена на всем протяжении ствола. В условиях Брянского полесья отмечены g_3 -особи в возрасте от 120 до 160 лет (табл. 1). Это не максимальный возраст сосны, поскольку из-за рубок деревья не доживает до естественной смерти. Судя по данным литературы, одна из внутренних причин старения и смерти деревьев – возрастание в общей биомассе растения доли многолетних дышащих частей (стволов, стеблей, корней) и сокращение доли листьев, создающих пластические вещества для дыхания [5]. Жизнь старых генеративных особей сосны может быть продлена за счет отмирания дышащих (нефотосинтезирующих) частей в виде крупных сучьев и веток.

Особь сенильного онтогенетического состояния, которые прекратили семеношение, не обнаружены. Это определяется тем, что сосна в отличие от лиственных деревьев не способна формировать вторичную крону, которая образуется из спящих почек ствола и крупных ветвей.

ОНТОГЕНЕЗ ОСОБЕЙ НИЗКОЙ (СУБЛЕТАЛЬНОЙ) ЖИЗНЕННОСТИ

Ранее показано, что под пологом леса для достижения сосной того или иного онтогенетического состояния нужна определенная освещенность [12]. Так, необходимый световой минимум для достижения сосной ювенильного онтогенетического состояния составляет 6% от полной освещенности, имматурного состояния первой подгруппы – 10%, имматурного состояния второй подгруппы – 15%, виргинильного состояния первой подгруппы – 25%, а виргинильного состояния второй подгруппы – 35%. При этих уровнях освещенности формируются особи низкой (сублетальной) жизненности, которые отличаются от растений нормальной жизненности. Рассмотрим эти отличия.

У проростков (p), сформированных под пологом леса, не обнаружены морфологические отличия от особей, выросших на свободе. Это связано с их чрезвычайно простой структурой. Проростки обычно встречаются по нарушениям живого напочвенного покрова.

При освещенности 6% особи сосны развиваются только до ювенильного онтогенетического состояния (j). Они формируют небольшую длину годовых приростов (рис. 1, 4; табл. 2). Это свидетельствует о том, что растения направляют основной поток пластических веществ не на рост, а на поддерживающее дыхание. Одновременно у особей увеличена длина хвоинок. Физиологи растений считают, что благодаря этим адаптациям растения могут поддерживать положительный баланс продуктов фотосинтеза при недостатке света [18, 30]. Эти приспособления позволяют j -особям прожить под пологом леса до 6 лет. После этого возраста, если световые условия не улучшатся, растения погибают.

Если под пологом леса освещенность составляет 10%, особи могут перейти в имматурное состояние первой подгруппы (im_1). У im_1 -растений отмечено еще несколько адаптаций к низкой освещенности помимо тех, которые выявлены у j -растений. Так, появляются особи с третьим порядком ветвления в побеговой системе. Возрастание порядка ветвления – своеобразный компенсаторный механизм, который позволяет

увеличить число ассимилирующих побегов в кроне при недостатке освещенности. Дефицит света определяет перевершинивания в побеговой системе. Верхушечная почка и часть лидерного побега отмирают. Боковые веточки функционально замещают главную ось, ствол становится изгибистым (рис. 1, 6, 7). Перевершинивание – результат отрицательного баланса органического вещества, когда пластических веществ, образующихся при фотосинтезе, становится недостаточно для дыхания побегов. Такое отторжение частей растения, по-видимому, способствует более длительному поддержанию положительного баланса и, следовательно, удлинению жизни подроста под пологом леса. В результате im_1 -особи при световом голоде могут жить до 10 лет (табл. 2). После этого возраста, если в верхнем пологе не сформируется окно, подрост погибает.

При освещенности 15% особи сосны в своем развитии могут достигнуть имматурного состояния второй подгруппы (im_2). В начале этого состояния годовые приросты по высоте сравнимы с открытым пространством. Однако из-за недостатка света хвоя на побегах прошлого года быстро опадает, крона выглядит разреженной (рис. 2, 2). В конце im_2 -состояния приросты по высоте в несколько раз меньше, чем у особей, выросших на свободе. В кроне появляется четвертый порядок ветвления, а также отмирают отдельные побеги и целые веточки (рис. 2, 3). Нарастание побегов из-за постоянного отмирания верхушечной почки в основном симподиальное. При освещенности 15% растения живут немногим более двадцати лет (табл. 2).

У виргинильных особей первой подгруппы (v_1), растущих в условиях леса, формируется разреженная крона. Нижняя часть стволика очищена от сучьев. Интенсивность роста в высоту снижена по сравнению с особями, которые выросли на свободе при полной освещенности (табл. 2). В отличие от лиственных деревьев [10] подрост сосны не способен в условиях леса сформировать зонтикообразную крону, при которой листья расположены в одной плоскости и растения улавливают слабый свет с большей площади. У v_1 -особей сосны формируется крона веретеновидной формы, при которой хвоя расположена несколькими слоями (рис. 2, 5). В работе А.В. Алексеева [1] показано, что такое расположение хвои адаптировано к улавливанию солнечного света относительно большой интенсивности, которая характерна для разреженных лесов. Недаром световой минимум v_1 -особей сосны высок и составляет 25% от полной освещенности.

Таблица 2. Биохронологические показатели онтогенетических состояний сосны обыкновенной при световом минимуме под пологом леса. Низкая (сублетальная) жизненность

Онтогенетические состояния	Возраст, годы	Высота дерева, м	Высота основания кроны, м	Диаметр кроны, м	Диаметр ствола на уровне 1,3 м, см	Порядок ветвления	Длина годичного прироста, см		Длина хвои, мм
							верхушечного	бокового	
<i>j</i>	4 ± 0.2 (2-6)	0.1 ± 0.01 (0.08-0.23)	-	-	-	1	3 ± 0.3 (1-6)	-	56 ± 3.1 (25-76)
<i>im₁</i>	6 ± 0.4 (4-10)	0.3 ± 0.01 (0.2-0.4)	0.2 ± 0.01 (0.1-0.3)	0.2 ± 0.01 (0.1-0.3)	-	2 ± 0.1 (2-3)	5 ± 0.4 (2-9)	4 ± 0.3 (2-7)	55 ± 3.6 (41-111)
<i>im₂</i>	16 ± 0.9 (9-22)	1.1 ± 0.03 (0.9-1.3)	0.4 ± 0.01 (0.3-0.5)	0.5 ± 0.03 (0.3-0.7)	-	3 ± 0.1 (3-4)	7 ± 0.4 (5-10)	6 ± 0.4 (4-9)	48 ± 1.6 (37-60)
<i>v₁</i>	19 ± 0.5 (14-21)	2.0 ± 0.10 (1.3-2.8)	0.8 ± 0.03 (0.6-1.0)	1.1 ± 0.07 (0.8-1.4)	3 ± 0.2 (2-4)	4 ± 0.1 (4-5)	13 ± 0.2 (4-20)	11 ± 1.1 (3-18)	56 ± 1.3 (45-63)
<i>v₂</i>	31 ± 2.1 (20-50)	7.8 ± 0.21 (6.1-9.5)	5.7 ± 0.12 (4.7-6.5)	1.6 ± 0.04 (1.2-1.9)	6 ± 0.3 (4-8)	5 ± 0.1 (5-6)	7 ± 0.3 (4-10)	6 ± 0.4 (3-9)	61 ± 1.1 (52-69)

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1

Возраст *виргинильных особей второй подгруппы* (*v₂*), которые сформированы в лесу, достигает 50 лет (табл. 2). Такая отсрочка семенного размножения необходима подрастающей сосне для увеличения высоты, при которой возможно использование дополнительной освещенности верхних ярусов леса для развития генеративных органов. Сосна в условиях светового голода способна в некоторой степени снижать энергетические затраты на поддержание дышащих (нефотосинтезирующих) частей. У *v₂*-особей это осуществляется в двух направлениях: 1) очищения ствола от нижних сучьев на значительную высоту; 2) частые перевершинивания побеговой системы в кроне, которое сопровождается отмиранием отдельных побегов и замещением их боковыми. Такие адаптации к низкой освещенности меняют форму кроны от веретеновидной к раскидисто однобокой (рис. 2, 7). Если освещенность на уровне кроны в течение пятидесяти лет не превысит 35%, особи погибают в *v₂*-состоянии.

С улучшением освещенности сосна может выйти в верхний ярус, сформировать крону, характерную для взрослых деревьев, дать семена и полностью пройти все этапы онтогенеза.

Заключение. В развитии всех особей сосны обыкновенной, также как и у большинства других видов деревьев [3, 15, 19, 20, 22, 28, 31 и др.], выделяются однотипные онтогенетические состояния, которые характеризуются морфологическим сходством. Так, отличительная черта проростков сосны – семядоли, ювенильных растений – один удлинённый побег, который может состоять из нескольких годичных приростов, а иматурных – появление боковых удлинённых побегов. Виргинильные и молодые генеративные особи выделяются конической формой кроны, у которой от основания и до верхушки прослеживается главная ось. Для средневозрастных особей характерна куполообразная крона, а для старых генеративных – плосковершинная крона.

Изучение онтогенеза сосны нормальной жизненности показало, что деревья развиваются без длительных задержек в прегенеративном периоде, имеют максимальные для каждого онтогенетического состояния ежегодные приросты и общие размеры (высота, диаметр ствола и кроны). По способу образования побеговой системы сосна нормальной жизненности до *g₂*-онтогенетического состояния относится к моноподиально нарастающим растениям: скелетные оси ствола и ветвей формируются в результате деятельности одной и той же меристемы. Для сосны характерно акромонаподиальное ветвление: удлинённые боковые побеги вырастают из почек, расположен-

ных около верхушечной почки. Начиная с g_2 -состояния, нарастание меняется на симподиальное.

Рассмотрение онтогенеза сосны низкой жизнеспособности при световом минимуме под пологом леса выявило, что для растений характерны задержки развития в прегенеративном периоде, минимальные ежегодные приросты, мертвые ветви в кроне. Нарастание побеговой системы из-за недостаточной освещенности, начиная с ювенильного онтогенетического состояния, становится неустойчиво моноподиальным: часть скелетной оси стволика и боковых ветвей формируется в результате перевершинивания и представляет собой составную ось, которая образована многолетними частями нескольких побегов замещения. Значительная часть сублетальных особей погибает, не пройдя всех этапов онтогенеза. Однако до тех пор, пока процессы отмирания существенно не затронут корневую и побеговую системы, подрост низкой жизнеспособности способен при улучшении условий освещенности перейти в генеративное состояние и пройти все этапы онтогенеза.

Анализ онтогенеза сосны низкой жизнеспособности, которая сформировалась под пологом леса при световом минимуме, выявил специфические приспособления к ограниченной освещенности. Лесоводы, экологи и физиологи растений [1, 11, 30] показали, что при ограниченной освещенности у подростка по мере увеличения возраста уменьшается отношение массы фотосинтезирующих частей к массе нефотосинтезирующих (то есть только дышащих – корней, стволиков, стеблей). Поэтому расход веществ на дыхание постепенно начинает преобладать над фотосинтезом, и растения погибают. Исследование сосны выявило следующие механизмы продления жизни подростка под пологом леса: 1) сокращение интенсивности ростовых процессов, позволяющее переориентировать поток пластических веществ с дыхания роста на поддерживающее дыхание; 2) увеличение у j - и im_1 -особей длины хвоинок, которое позволяет создать больше продуктов фотосинтеза при недостатке света; 3) увеличение числа ассимилирующих побегов благодаря возрастанию порядка ветвления в кроне; 4) отмирание многолетних дышащих (нефотосинтезирующих) частей растения, которое проявляется в отторжении отдельных побегов и целых веточек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 228 с.
2. Белостоцкая С.Х. Структура хвой ели и сосны на ранних этапах онтогенеза // Посадочный материал для создания плантационных культур. Л.: Ленинградское НИИ лесн. хоз-ва, 1986. С. 15–22.
3. Бобкова Е.В. Жизненные формы и онтогенез *Alnus incana* (Betulaceae) в подзоне хвойно-широколиственных лесов европейской части России // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 75–86.
4. Браславская Т.Ю. Демографическая структура популяций основных лесобразующих видов в поймах рек Пинежского заповедника и окрестных территорий // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России (на примере заповедника “Пинежский”). Архангельск: Изд-во Заповедника “Пинежский”, 2008. С. 75–85.
5. Бугровский В.В., Меллина Е.Г., Цельникер Ю.Л. Механизмы развития и старения отдельно растущих деревьев // Докл. АН СССР. 1985. Т. 280. № 4. С. 1020–1024.
6. Васильченко И.Т. Всходы деревьев и кустарников. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 302 с.
7. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. Смирновой О.В. М.: Наука, 2004. Кн. 2. 575 с.
8. Евстигнеев О.И. Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при различной освещенности // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1730–1736.
9. Евстигнеев О.И. Отношение лиственных деревьев к свету и водообеспеченности в связи со структурой леса // Лесоведение. 1996. № 6. С. 26–35.
10. Евстигнеев О.И. Особенности формирования кроны подростка широколиственных деревьев под пологом леса // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. Кострома: Изд-во Костромского гос. ун-та им. Н.А. Некрасова, 2011. Т. 1. С. 95–98.
11. Евстигнеев О.И. Особенности развития подростка деревьев при световом минимуме под пологом широколиственного леса // Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова. Самара: Изд-во Поволжской гос. социально-гуманитарной академии, 2012. С. 185–188.
12. Евстигнеев О.И. Световой минимум подростка деревьев хвойно-широколиственного леса // Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова. Самара: Изд-во Поволжской гос. социально-гуманитарной академии, 2012. С. 181–184.
13. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Жукова Л.Б., Комаров А.С. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 181 с.
14. Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темной хвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 335 с.
15. Кожневникова Н.Д. Биология и экология тьянь-шаньской ели. Фрунзе: Изд-во Илим, 1982. 240 с.

16. Коротков В.Н. Опыты по ускорению демутационных смен в грабовых лесах Каневского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. № 2. С. 131–141.
17. Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром., 1974. 424 с.
18. Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якишина А.И. Фотосинтез и дыхание подроста (методические подходы к изучению баланса органического вещества). М.: Наука, 1970. 184 с.
19. Махатков И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 6. С. 79–88.
20. Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Журн. Сиб. федерального ун-та. Сер. биол. 2011. Т. 4. № 1. С. 3–22.
21. Погребняк П.С. Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.
22. Полтинкина И.В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 2. С. 79–88.
23. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с.
24. Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском полесье // Ботан. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 72–85.
25. Романовский М.Г. Формирование урожая семян сосны. М.: Наука, 1997. 112 с.
26. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 379 с.
27. Смирнова О.В., Бобровский М.В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова // Экология. 2001. № 3. С. 177–181.
28. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Полтинкина И.В. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М.: Изд-во Прометей, 1989. 102 с.
29. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Рипа С.И., Лысых Н.И. Популяционная организация буковых горных лесов Закарпатья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 5. С. 78–91.
30. Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 212 с.
31. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugol'nova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M. Ontogeny of a tree // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 8–19.

Ontogenesis polyvariancy of Scotch pine in Bryansk Polesia

O. I. Evstigneev

The ontogenesis of Scotch pine of normal and low vitality is described based on the concept of biological age of plants. Pine individuals were studied in communities of moist subors according to the P.S. Pogrebnyak edafic table. Nine ontogenetic states were identified in pine growth. The polyvariancy of pine growth was shown to be due to variety of coenotic conditions.

Scotch pine, ontogenetic state, polyvariancy of growth.