

УДК 581.14:581.4

## Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины

С.А. Николаева\*,

С.Н. Велисевич, Д.А. Савчук

Институт мониторинга климатических

и экологических систем СО РАН

Россия 634055, Томск, пр. Академический, 10/3<sup>1</sup>

Received 4.03.2011, received in revised form 11.03.2011, accepted 18.03.2011

*Впервые приведено полное описание онтогенеза кедра сибирского первого послепожарного поколения на примере наиболее типичного для западно-сибирской тайги восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных. Онтогенетические состояния охарактеризованы по качественным и количественным признакам вегетативной (в том числе приросты в высоту, по радиусу и площади поперечного сечения ствола) и генеративной (включая заложение и сохранность микро- и макростробилов) сфер. Возрастные изменения обобщены в виде двух схем: 1) морфоструктуры кроны, построенной с учетом особенностей происхождения элементов и преобладающих формообразовательных тенденций и 2) скорости роста и репродукции деревьев.*

*Ключевые слова: кедр сибирский, Pinus sibirica, онтогенез, восстановительно-возрастной ряд кедровников зеленомошных, подзоны средней и южной тайги.*

### Введение

В таежной зоне Западно-Сибирской равнины кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Roi) совместно с елью и пихтой образует темнохвойно-кедровую тайгу, в которой этот вид часто играет роль эдификатора. Наиболее широкое распространение имеют сообщества, представляющие этапы послепожарных восстановительно-возрастных смен (Смоляных, 1990). В большинстве случаев жизненный цикл кедра проходит в составе именно таких сообществ, поэтому отдельные этапы

его онтогенеза, как правило, соответствуют этапам восстановительно-возрастной динамики кедровых лесов.

В литературе накоплен значительный фактический и теоретический материал по онтогенезу древесных растений, полученный в ходе физиологических, морфологических, лесоводственных и популяционно-онтогенетических исследований. Их результатом явилось представление о факторах и механизмах морфофункциональных изменений на отдельных этапах онтогенеза

\* Corresponding author E-mail address: sanikoll@rambler.ru

<sup>1</sup> © Siberian Federal University. All rights reserved

(Казарян, 1969; Уранов, 1975; Чайлахян, 1988 и др.). Сведения о морфогенезе деревьев кедров сибирского имеются для эмбрионального (Некрасова, 1972), прегенеративного (Ширская, 1964, 1975; Судачкова и др., 1967; Николаева, 2002 и др.), генеративного (Ирошников, 1985б; Воробьев и др., 1989; Скороходов, 1992; Горошкевич, Велисевич, 1996, 2000; Велисевич, Горошкевич, 1997; Николаева, Савчук, 2002б; Тимошок и др., 2009 и др.) и постгенеративного (Велисевич, 2007) этапов его развития. В большом количестве публикаций приводятся также описания возрастных изменений кроны, ствола, корневых систем и семенной продуктивности деревьев кедров в различных лесорастительных условиях (Красильников, 1956; Некрасова, 1964; Правдин, 1963; Щербакова, 1963; Семечкина, 1965; Ирошников, 1974; Кирсанов, 1981; Семечкин, 2002 и др.). Однако фрагментарность и ограниченная сопоставимость результатов этих исследований создают трудности при их использовании.

На данный момент относительно полная схема онтогенеза кедров, построенная на описании внешних качественных признаков ствола, кроны и плодоношения, разработана В.А. Кирсановым (1976) на примере послепожарных низкогорных кедровников кустарничково-зеленомошных Северного Урала. Она является развитием лесоведческих работ по глазомерному определению абсолютного возраста деревьев. Однако использование автором при описании онтогенеза в качестве «учетной единицы» не отдельных деревьев, а одновозрастных поколений (т.е. совокупности деревьев в сообществе близкого возраста и истории развития, но не всегда одного онтогенетического состояния), а также собственных терминологий и качественных признаков для разграничения этапов, не всегда совпадающих с «общепринятыми» в настоящее время, создает допол-

нительные трудности в применении этой схемы в научных и практических целях. Задача настоящей работы – на основе литературных и собственных данных дать описание онтогенеза кедров сибирского первого послепожарного поколения из наиболее распространенных в западно-сибирской тайге сообществ восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных.

### **Район, объекты и методы исследования**

Районы исследований расположены в среднем течении р. Оби (в пределах Томской области): 1) Кеть-Чулымское междуречье и 2) Обь-Томское междуречье и прилегающие к нему территории. Рельеф представляет собой слабодренированную равнину с абсолютными высотами до 200 м. Климат резко континентальный. Районы находятся в достаточно влажной зоне холодно-умеренного пояса и характеризуются избыточным увлажнением и достаточной теплообеспеченностью (География..., 1988 и др.).

В растительном покрове районов исследования более половины территории занимают леса. Первый район (Кеть-Чулымское междуречье) расположен в южной части подзоны средней тайги. В районе преобладают хвойные леса (70 %), главным образом сосняки и кедровники. Лиственные леса (березняки и осинники) в большинстве случаев являются потенциальными кедровниками. Среди кедровников доминируют зеленомошные и сфагновые типы (Проблемы..., 1989). На территории этого междуречья представлен весь ряд сообществ от начавших формироваться на горах до 500-летних, в которых сохранились единичные деревья кедров первого поколения. Второй район (Обь-Томское междуречье и прилегающие к нему территории) расположен на юге подзоны южной тайги. В его составе

преобладают лиственные леса, главным образом березняки. Здесь сосредоточены наибольшие площади равнинных пихтарников. Кедровая тайга имеет подчиненное значение и тяготеет к гидроморфному ряду. Более половины площади кедровников составляют травяно-болотные и сфагновые типы, оставшаяся часть – зеленомошные, разнотравные и широколиственные. Особое место в изучаемом районе занимают припоселковые кедровники, сформированные местными жителями путем рубки сопутствующих кедров видов. Они представлены разнотравными и зеленомошными типами. В связи с высоким антропогенным воздействием (рубки, пожары, сбор ореха и т.п.) на суходольные сообщества данного района деревья и древостои кедровника старше 200 лет практически не встречаются (Бех, 1974; Горожанкина, Константинов, 1978).

Объект исследования – кедр сибирский из производных и коренных сообществ восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных послепожарного происхождения на Кеть-Чулымском междуречье (1) и из естественных, искусственных и измененных человеком сообществ разнотравного (березняки, лесные культуры, припоселковые кедровники) и сфагнового (кедровники) типов леса на Обь-Томском междуречье (2).

На Кеть-Чулымском междуречье массу семян кедровника исследовали в 140-, 235- и 325-летних древостоях (пробные площади (ПП) № 9, 3, 1). Деревья кедровника в производных ценозах представлены особями первого поколения – всходами, подростом или деревьями второго яруса древостоя, в коренных сообществах – деревьями двух-трех основных поколений, формирующих древостой. Ювенильные, иматурные и виргинильные особи обследовались на открытом участке (ПП № 27, 28) и под пологом березовых (ПП № 29) молодняков, сформировавшихся на вырубках 13-летней

давности, а также под пологом 60-85-летних березняков (ПП № 14, 26) послепожарного происхождения. Виргинильные и молодые генеративные деревья отбирались в березово-осиновых сообществах 80-95- (ПП № 15, 16) и 120-150-летнего (ПП № 11, 17, 9) возраста, а также в темнохвойно-кедровых сообществах 155-180-летнего (ПП № 6, 7, 22) возраста. Средневозрастные генеративные деревья обследовались в 180-240-летних условно-одновозрастных кедровниках (ПП № 13, 12, 21, 23, 3) и старые генеративные деревья – в 325-360-летних условно-разновозрастных кедровниках (ПП № 1, 2, 5). На Обь-Томском междуречье массу и качество семян проверяли в 180-летнем кедровнике. Деревья кедровника прегенеративного и генеративного периодов изучали в естественных (50-70-летние березняки с подростом кедровника), искусственных (39-летние лесные культуры) и направленно измененных человеком (50-180-летние припоселковые кедровники) сообществах, постгенеративного периода – в естественных сообществах (400-450-летние разновозрастные кедровники). В работе использованы 22 пробные площади из сообществ Кеть-Чулымского и 13 – Обь-Томского междуречий.

На постоянных и временных пробных площадях\*, заложенных в 1985-2005 гг., отбирали по 50-100 экземпляров молодых особей или по 25-40 взрослых деревьев кедровника. У них измеряли высоту и диаметр ствола в основании (молодые деревья) и на высоте 1,3 м (взрослые деревья), протяженность и проекцию кроны, прирост ствола в высоту и по радиусу (средний за 5 лет у молодых растений и за 10 лет у взрослых деревьев). У них учитывали среднюю урожайность за 10 лет по следам от шишек на коре побегов (Воробьев и др., 1990), брали керны (спилы) в основании ствола для определения возраста. На постоянных пробных площадях (ПП № 26,

27, 28, 9, 3, 1) отбирали модельные деревья, у которых описывали форму и густоту кроны, наличие летнего побега, строение первичных и вторичных систем ветвления, отмечали количество и положение женских и мужских генеративных органов в кроне дерева, у молодых особей дополнительно обследовали корневую систему. Скорость роста деревьев оценивалась по абсолютным значениям приростов ствола в высоту, по радиусу и площади кольца.

Онтогенетические состояния кедр оценивали по общепринятой в популяционной морфологии растений периодизации (Уранов, 1975; Диагнозы ..., 1989; Smirnova et al., 1999 и др.). Поскольку в вышеуказанной периодизации онтогенеза начальным этапам развития особей уделяется мало внимания, часть признаков этих состояний и терминология уточнены по работам других авторов (Хохрин, 1970; Некрасова, 1972; Полевой, 1989). Учитывая сохранение генеративной функции у кедр до последних лет жизни и редкую встречаемость деревьев старше 400-летнего возраста на равнине, особое внимание направлено на диагностические признаки при выделении постгенеративного периода. В качестве критериев соответствующего онтогенетического состояния деревьев кедр нами были взяты морфологические признаки, качественные изменения хода роста и осваиваемый ярус сообщества (Николаева, Савчук, 2002а, 2009). В каждой ценопопуляции деревья по совокупности признаков делились на три группы жизненности – нормальной, пониженной и низкой (Диагнозы ..., 1989; Smirnova et al., 1999). В данной статье рассматривается онтогенез деревьев кедр первого послепожарного поколения, имеющих на момент обследования нормальный и пониженный уровни жизненности. Особи первого послепожарного поколения низкого уровня жизненности и всех

последующих поколений имеют несколько иные характеристики. Они не включены в описания онтогенетических состояний.

## Результаты и обсуждение

Обычно онтогенез растения делят на четыре периода: латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный, которые состоят из онтогенетических состояний (Уранов, 1975; Диагнозы ..., 1989; Smirnova et al., 1999), или стадий (Кирсанов, 1976). Последние в свою очередь подразделяются на подгруппы (Диагнозы ..., 1989), или фазы (Кирсанов, 1976). В онтогенезе кедр сибирского на юго-востоке Западно-Сибирской равнины нами выделено 4 периода (эмбриональный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный) и 11 онтогенетических состояний.

**Эмбриональный период** включает два состояния: эмбриональное и латентное.

*Эмбриональное состояние (em)* – формирование и развитие зародыша, длящееся с момента оплодотворения яйцеклетки до момента прекращения роста зародыша. Этот процесс у кедр описан Т.П. Некрасовой (1972) на южной границе равнинной части ареала кедр в Западной Сибири (юг Томской области). Он осуществляется в третий вегетационный сезон развития шишек. Внешне начало определяется по росту шишек, конец – по высыханию семян и шишек и опадению последних. В эмбриогенезе кедр автором выделено четыре фазы: оплодотворение, проэмбриональная, эмбриональная и постэмбриональная. Сформировавшийся зародыш в зрелых семенах имеет длину 5-7 мм, 8-14 семядолей, гипокотиль и корневой чехлик (рис. 1, *sm*). Длительность развития зародыша в зависимости от погодных условий составляет от 7 до 12 недель: примерно с конца первой декады июня до конца июля-начала сентября (Некрасова, 1972; Бех, 1974). По нашим данным, в кедров-

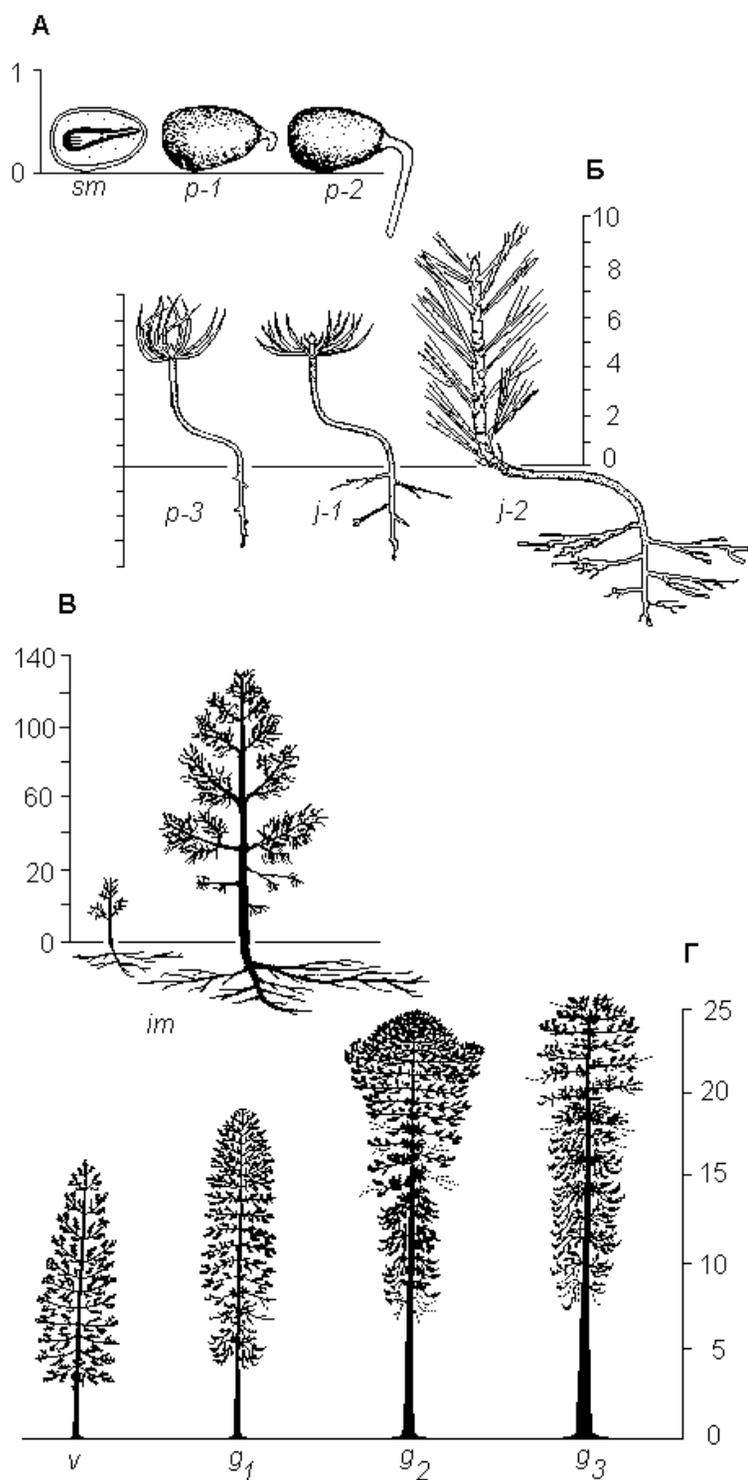


Рис. 1. Внешний вид особей кедра сибирского разного онтогенетического состояния в восстановительно-возрастном ряду кедровников зеленомошных в подзоне средней тайги. По оси абсцисс – онтогенетические состояния: *sm* – покоящиеся семена, *p* – предъювенильное (фаза: *p-1* – проклевывание, *p-2* – проросток, *p-3* – всход), *j* – ювенильное (фаза *j-1* – однолетний сеянец, *j-2* – многолетний сеянец), *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g<sub>1</sub>* – молодое генеративное, *g<sub>2</sub>* – зрелое генеративное, *g<sub>3</sub>* – старое генеративное; по оси ординат – высота деревьев (А, Б, В – см; Г – м)

никах зеленомошных длина зародыша в семенах составляет 4-6 мм, воздушно-сухая масса одного семени (орешка) равна 0,191-0,211 г в южной тайге и 0,155-0,400 г в средней тайге. Они соответствуют данным других авторов (Некрасова, 1972; Кузичкин, 1984 и др.), полученным для этих же районов.

Готовность к прорастанию семян кедр определяется степенью развития зародыша и его жизнеспособностью. Показатель такой готовности – отношение длины зародыша к длине его камеры более 2/3 (по Хохрин, 1970). Доля семян кедр с хорошо развитым зародышем в конце лета составляет в районе исследований от 8 до 90 % от всех обследованных семян. Часть зародышей (в неблагоприятные годы до 31 %) еще недоразвита и имеет слабо дифференцированные ткани (Хохрин, 1970; Некрасова, 1972).

*Латентное состояние (sm)* (или латентный период по общепринятой периодизации онтогенеза) – семя. Оно начинается в конце лета с момента прекращения роста зародыша в шишке и заканчивается весной следующего года прорастанием семян. По данным А.В. Хохрина (1970), зимой при стратификации семян продолжают расти и развиваться все части зародыша, что ведет к специализации тканей и органов. Зародыш к моменту прорастания помимо семядолей и гипокотила имеет уже хорошо развитый корешок.

Продолжительность эмбрионального периода составляет чуть менее года.

**Прегенеративный период** включает четыре онтогенетических состояния: предъювенильное, ювенильное, имматурное и виргинильное. *Предъювенильное состояние (p)* (проросток, или всход в работах разных авторов) начинается с прорастания семени и заканчивается формированием всхода. Оно включает 4 фазы: 1) набухание, 2) проклевывание – прорастание семени, 3) проросток –

гетеротрофный рост в темноте и 4) всход – переход к автотрофному способу питания (Белостоков, 1981; Полевой, 1989). Развитие кедр в первый год жизни описано М.Н. Ширской (1964, 1975), разбивка на фазы проведена нами. При проклевывании появляется кончик зародышевого корешка через разорванные семенные покровы (рис. 1, *p-1*). В фазе проростка растет первичный корешок, который углубляется в почву (рис. 1, *p-2*), затем интенсивно растет корень и гипокотиль. После этого начинается перегибание и закручивание гипокотила для преодоления сопротивления подстилки. В фазе всхода происходит раскручивание гипокотила, освобождение семядолей от семенной кожуры и выпрямление гипокотила, продолжается рост главного корня и начинается рост боковых корней. Оформившийся всход имеет корень, гипокотиль, семядоли и терминальную почку (рис. 1, *p-3*). Осваиваемый ярус сообщества – подстилка и моховой ярус. Продолжительность состояния – около 3-4 недель (с конца мая до конца июня).

*Ювенильное состояние (j)* начинается с роста заложившегося в терминальной почке ювенильного побега и ювенильной хвои на нем. Поскольку кедр является типичным представителем гетеробластного типа развития побегов, при котором между побегами ювенильных и зрелых особей существует качественное отличие в морфогенезе (Міров, 1967), то это состояние подразделено на две фазы, или подгруппы: однолетний и многолетний сеянцы.

Однолетний сеянец. Ювенильный побег развивается непосредственно из почки всхода в первый вегетационный сезон и представляет собой ось с ювенильной хвоей. По нашим наблюдениям, практически каждая хвоинка имеет пазушные почки (от 4-6 штук в проксимальной части побега до 1-3 в дистальной).

Сформировавшийся однолетний сеянец в конце первого вегетационного сезона имеет гипокотиль длиной 5-15 см, 9-13 семядолей, неразветвленный ювенильный побег с ювенильной хвоей и терминальной зимующей почкой, а также корневую систему, состоящую из главного и боковых корней (рис. 1, *j-1*). По наблюдениям других авторов (Судачкова и др., 1967; Ширская, 1975), в нижней части гипокотили над шейкой корня имеются еще и придаточные корешки. В подзоне средней тайги высота растений над подстилкой или моховой подушкой составляет 1-5 см, воздушно-сухая масса растений увеличивается в 1,5-2 раза (0,28-0,67 г), приросты побега незначительны (табл. 1). Фаза однолетнего сеянца продолжается с начала июля текущего года по весну следующего года.

Многолетний сеянец. Весной следующего года терминальная почка растягивается, формируя первый зрелый побег. На нем спирально расположены чешуйчатые листья – катафиллы. В пазухах фертильных катафиллов имеются укороченные побеги с хвоей взрослого типа (брахибласты). Этот цикл воспроизводится ежегодно, образуя стволик сеянца (ось 0-го порядка ветвления) (рис. 1, *j-2*). В сообществах с развитым моховым покровом гипокотиль и нижняя часть стволика кедра полегают и погружаются в мох. При этом у большинства особей старше 6 лет появляются придаточные корни в районе семядольного кольца и нижней части стволика. У наиболее крупных экземпляров к 7-8 годам формируется двухъярусная корневая система, в которой придаточные корни развиты лучше нижележащих боковых (Николаева, 2002). Придаточные корни морфологически приурочены к пазухам ювенильной хвои и катафиллов в дистальной части каждого годичного побега (Ширская, 1975; Николаева, 2002) и, по-видимому, возникают путем трансформа-

ции апекса латентной почки в корневой апекс (Горошкевич, Кустова, 2002). При сохранении ортотропного роста из таких латентных почек в будущем могут сформироваться латеральные ауксибласты (оси 1-го порядка). На протяжении этой фазы сеянцы имеют небольшие высоту, диаметр и незначительные приросты стволика (табл. 1). Масса сеянцев в пять лет (0,45-2,55 г) в 2-3,5 раза превышает массу однолетних и в 3-6,5 раза массу семян.

Осваиваемые ярусы сообщества – вначале моховой, затем травяно-кустарничковый. Продолжительность этого состояния обычно 5-15 лет. В неблагоприятных условиях она затягивается до 25-40 лет, и такие особи редко доживают до генеративного периода. Иногда первые латеральные ауксибласты появляются в возрасте 3-4 года, но в этом случае дальнейшее формирование кроны приостанавливается на 5-10 лет. Предположительно это связано с незначительными размерами корневой системы, без нормального развития которой формирование кроны в дальнейшем проблематично.

*Имматурное состояние (im)* начинается с ветвления стволика и экспоненциального нарастания фитомассы кроны (Уранов, 1975; Белостоков, 1981; Диагнозы..., 1989; Николаева, 2002). Форма кроны пирамидальная или широкопирамидальная, рыхлая (рис. 1, *im*). У хорошо развитых особей на терминальном побеге ежегодно формируются латеральные ауксибласты (1-3 штуки и более в мутовке). Постепенно усложняется структура ветвления за счет нарастания порядка осей до 2-3. Корневая система хорошо развита: длина скелетных корней сопоставима с высотой растений и в 2-3 раза превышает радиус кроны. Высота и диаметр стволика небольшие. Ежегодный прирост в высоту достигает 13-17 см и более, однако его многолетний уровень ниже (табл. 1) из-за гибели терминальных побегов

Таблица 1. Характеристика деревьев кедров сибирского прегенеративного периода нормальной и пониженной жизненности в сообществах Кеть-Чулымского междуречья

№ ПП	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр <sup>2</sup> , см	Крона		Приросты ствола <sup>4</sup> по радиусу, мм	по площади, см <sup>2</sup>
				протяженность, м	диаметр, м		
28	1	0,01-0,05	–	0	0,1-1	0,05-0,35	0,0004-0,007
28	2-12 (7) <sup>1</sup>	0,01-0,14	0,01-0,6	0	1-6	0,09-0,33	0,003-0,026
<b>lim</b>	<b>1-12</b>	<b>0,01-0,14</b>	<b>&lt; 0,6</b>	<b>0</b>	<b>0,1-6</b>	<b>0,05-0,35</b>	<b>0,0004-0,026</b>
27	10-15 (12)	0,4-0,9	0,6-1,2	0,2-0,7	4-13	0,1-0,5	0,011-0,084
28	9-14 (12)	0,2-1,1	0,4-2	0,2-0,9	–	–	–
26	15-42 (31)	0,5-2,3	1,3-5	0,5-2,1	3-14	0,1-0,9	0,1-0,9
14	27-47 (37)	0,5-2,4	1,2-4	0,4-2,2	–	–	–
<b>lim</b>	<b>9-47</b>	<b>0,2-2,4</b>	<b>0,4-5</b>	<b>0,2-2,1</b>	<b>3-14</b>	<b>0,1-0,9</b>	<b>0,01-0,9</b>
14	38-108 (63)	2,6-4,3	$\frac{5-9^3}{-}$	2,4-4,1	–	–	–
26	69-78 (73)	3,4-6,5	$\frac{7-10^3}{4,5-8}$	3,0-5,6	0,7-1,4	0,7-1,2	0,8-1,8
15	59-81 (72)	7-10,5	8-12,5	5-8	–	1,7-2,8	1,5-3
11	82-94 (86)	11-15	10,5-19	–	1,3-2,8	1,2-3,2	2-8
16	77-103 (92)	12-18	9-19	7-12	–	1,4-5,0	1,5-12
17	88-106 (98)	12-19	12-28	7-13	3,5-4,3	0,6-5,0	1-18
9	100-115 (109)	8-14	8-17	4-8	–	1,0-3,2	1-8
<b>lim</b>	<b>59-115</b>	<b>2,6-19</b>	<b>4,5-28</b>	<b>2,4-13</b>	<b>0,7-4,3</b>	<b>0,6-5,0</b>	<b>0,8-18</b>

Примечание. № ПП – номер пробной площади, <sup>1</sup> – пределы и среднее значение (в скобках) признака, прочерк – отсутствие данных, 0 – отсутствие признака, lim – пределы значений признака у деревьев одного онтогенетического состояния из разных сообществ; <sup>2</sup> – диаметр ствола *j*-*lm* особой дан в основании, *v*-*g* особой – на высоте 1,3 м; <sup>3</sup> – в числителе дан диаметр в основании ствола, в знаменателе – на высоте 1,3 м, <sup>4</sup> – приросты в высоту, по радиусу (или ширине кольца) и по площади кольца (или площади поперечного сечения ствола) даны как средние арифметические за 5 лет у *j*-*lm* особой и за 10 лет у *v*-*g* деревьев.

и почек. У имматурных особей по сравнению с ювенильными с началом экспоненциального роста фитомассы кроны синхронно увеличивается скорость роста ствола по радиусу и площади кольца (Николаева, 2002; Николаева, Савчук, 2009).

В этом состоянии выделены две фазы – имматурная 1 и имматурная 2, различающиеся степенью сформированности кроны (несформированная рыхлая и сформированная средней густоты), величиной приростов в высоту (3-10 и 10-25 см) и осваиваемым ярусом сообщества (травяно-кустарничковый и кустарниковый соответственно). Продолжительность состояния – 25-50, при некотором угнетении – до 80 лет. Имматурное состояние обычно завершается в возрасте 40-60 лет.

*Виргинильное (взрослое вегетативное) состояние (v).* Это молодые узкокронные с острой вершиной деревья (рис. 1, v). Крона представлена первичными системами ветвления, сформированными из обычных почек возобновления, с выраженной акротонией и мутовчатым расположением ветвей. К концу состояния в проксимальных частях нижних скелетных ветвей из латентных почек развиваются вторичные «пучковые» системы с преобладанием базитонии в ветвлении. Если на предыдущих этапах онтогенеза активное прорастание латентных почек сдерживалось апикальным «контролем» со стороны первичной системы ветвления, то по мере роста дерева в высоту доминирующий первичный полюс кроны удаляется, его апикальный контроль постепенно ослабевает, что дает возможность для начала формирования вторичной системы ветвления. Этому способствует также прогрессирующее усыхание мелких боковых ветвей в нижних частях кроны и увеличение освещенности, стимулирующее массовое пробуждение латентных почек.

Первичные системы ветвления усложняются до 4-го порядка. За 10-30 лет до перехода виргинильных деревьев в молодые генеративные у них появляется способность к развитию двух элементарных побегов на стволе за сезон – весеннего и летнего. Деревья в начале состояния (высота 3-7 м, диаметр 3-8 см и более) врастают в подчиненную часть древостоя, а во второй половине (8-19 м и 8-28 см соответственно) – во второй ярус темнохвойно-лиственного леса. Ежегодный прирост в высоту становится максимальным за весь онтогенез (до 25-50 см), а среднемноголетний ниже (до 20-33 см) (табл. 1). Отличительной особенностью деревьев этого состояния является то, что количественные признаки, характеризующие вегетативный органогенез побегов, а также скорость (прирост в высоту и по радиусу) роста ствола достигают максимальных величин в конце виргинильного или начале молодого генеративного состояний (Велисевич, 1998; Николаева, Савчук, 2002а,б, 2009).

В этом состоянии выделены две фазы (виргинильная 1 и виргинильная 2), которые различаются осваиваемым ярусом сообщества. Деревья первой фазы – из кустарникового яруса переходят в нижнюю часть древесного яруса, деревья второй фазы из подчиненной части древостоя в основную. Продолжительность состояния 30-80 лет, оно обычно завершается в возрасте 70-160 лет. Следует отметить, что особи кедра, появившись на гарях практически одновременно с березой и осиной, на протяжении всего регенеративного периода растут и развиваются под их пологом, испытывая некоторое угнетение с их стороны до тех пор, пока не выйдут в основной полог. Продолжительность регенеративного периода в подзоне средней тайги варьирует от 70-120 лет под пологом березы до 100-160 лет под пологом осины.

**Генеративный период** включает три онтогенетических состояния: молодое генеративное, зрелое и старое генеративное.

*Молодое генеративное состояние (g<sub>1</sub>).*

Кедр имеет удлинненно яйцевидную форму кроны с относительно острой вершиной в начале состояния и округлой в конце (рис. 1, g<sub>1</sub>). Большая часть кроны представлена первичными системами ветвления, однако в нижней ее части, в основании засохших или обломившихся первичных ветвей, начинают обособляться и увеличиваться в размерах «пучки» вторичных ветвей. Установлено (Воробьев и др., 1989; Горошкевич, Велисевич, 2000), что в течение этого этапа органогенез и рост побегов у ветвей первичной кроны замедляются. В изученных сообществах природы ствола кедров в высоту и по радиусу, достигнув максимальных значений, начинают постепенно снижаться (табл. 2).

У большинства деревьев в начале состояния первые единичные женские шишки (макростробилы, 1-4 шт. за 10 лет) закладываются на ветвях 1-го порядка в верхних 5-7 мутовках (Горошкевич, Велисевич, 2000), в дальнейшем плодоношение становится более регулярным и обильным (табл. 2). Первые мужские шишки (микростробилы) появляются в средней и нижней частях первичной кроны в незначительных количествах и с выраженной ритмичностью. К середине состояния их число возрастает до 7-8 тысяч. Следует отметить, что молодые генеративные деревья, по сравнению со зрелыми, обладают не только более слабой способностью к заложению шишек, но и высокой степенью их абортивности (более 50 % в припоселковых и 80 % в таежных кедровниках). Наибольшие потери урожая приходится на период «цветения» (Некрасова, 1972; Воробьев и др., 1989; Велисевич, 1998; Николаева, Савчук, 2002б), что связано с недостатком собственной пыльцы и недоопы-

лением макростробилов из-за несовпадения фазы перцепции молодых генеративных деревьев и пыльцевого режима находящихся рядом более зрелых деревьев (Велисевич, 1998). Осваиваемый ярус сообщества – второй ярус древостоя в темнохвойно-лиственном лесу и основной ярус в темнохвойном лесу. Продолжительность состояния – 50-90 лет, завершается оно в 150-210 лет.

*Зрелое (средневозрастное) генеративное состояние (g<sub>2</sub>).* Форма кроны изменяется от цилиндрической или овальной с округлой вершиной в начале состояния до удлинненно-обратногрушевидной во второй его половине (рис. 1, g<sub>2</sub>). Благодаря развитию мощных трехметровых скелетных ветвей в самой верхней части кроны в этот период формируется специфичный для кедров канделябровидный габитус. Доля первичных побегов к концу состояния составляет около 80 %. Границы зоны вторичных «пучков» расширяются, постепенно занимая место нижних ветвей бывшего женского яруса. В их системе появляются мужские генеративные побеги (Горошкевич, Велисевич, 2000). Деревья достигают максимально возможных для данного района высоты ствола (22-31 м), протяженности (16-23 м) и диаметра (6-7 м) кроны. Линейные и радиальные приросты ствола продолжают снижаться, а приросты по площади кольца сохраняются на прежнем уровне (табл. 2).

Плодоношение, как правило, регулярное и обильное. У хорошо развитых экземпляров число созревших шишек достигает максимальных величин: 70-280 штук на дерево (табл. 2). В формировании урожая участвуют ветви 1-3-го порядков (Горошкевич, Велисевич, 2000). В этом состоянии при обильном заложении макростробилов отмечены относительно небольшие (не более 1/3) их потери в период опыления и созревания. Заложение микростробилов достигает также наи-

Таблица 2. Характеристика деревьев кедра сибирского генеративного периода нормальной и пониженной жизненности в сообществах Кеть-Чулымского междуречья

№№ пр. пл.	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см	Крона				Приросты ствола		
				протяжен-ность, м	диаметр, м	протяжен-ность плоднонос-пей части, м	урожай, шишек / дерево	в высоту, см	по радиусу, мм	по площади, см <sup>2</sup>
молодые генеративные (g)										
11	71-96 (84)	15-19	16-28	–	2,0-5,9	3,5-7,5	1,2-23 (10)	9-26	2,7-8,4	6-24,5
17	95-116 (106)	17-24	25-33	12-17	2,9-4,7	0,3-7,9	0,3-27 (9)	5-16	1,7-4,0	7-14
9	106-130 (114)	15-18	15-21	12	–	0,3-1,5	0,2-4 (1)	10-28	1,4-4,0	4-9
9	147-162 (153)	18-21	19-31	11-14	3,5-4,0	1,2-3,5	0,6-17 (9)	6-16	1,4-3,4	4-14
7	143-163 (153)	18-25	24-45	9-18	2,3-5,8	2,0-6,0	7-44 (26)	12	1,4-4,6	5-23
6	140-164 (157)	15-21	18-33	6,5-12	1,7-4,6	0,3-3,5	0,1-59 (19)	8-22	1,6-4,0	6-15,5
22	170-200 (182)	19-24	21-36	6,5-18	3,0-5,4	0,7-5,0	0,1-25 (8)	4-13	0,8-4,4	3-22
<b>lim</b>	<b>71-200</b>	<b>15-25</b>	<b>15-45</b>	<b>6,5-18</b>	<b>1,7-5,9</b>	<b>0,3-7,9</b>	<b>0,1-59</b>	<b>4-28</b>	<b>0,8-8,4</b>	<b>3-24,5</b>
зрелые генеративные (g)										
7	150-158 (156)	22-24	32-42	14,5-18	3,3-5,7	4,0-5,5	63-156 (96)	8,5-10	2,3-3,4	10,5-20
6	150-170 (160)	20-26	30-52	11-23	3,6-6,3	5,0-8,5	60-276 (116)	5-11	1,2-5,6	8,3-30
13	172-190 (181)	24-26	33-44	11-19	3,1-6,7	4,5-9,0	32-243 (95)	4-7	0,9-2,0	4,5-11
21	184-213 (200)	19-22	24-42	13-16	3,3-6,3	2,0-5,0	9-74 (31)	3-5	1,0-3,3	4-12
23	225-242 (234)	24-31	30-59	–	2,5-6,6	1,8-14,0	30-118 (56)	2,5-6	0,5-3,2	4-17,5
12	233-257 (242)	20-23	34-39	15-18	4,0-7,2	6,0-11,0	68-190 (135)	3-5	1,2-1,6	6-8
3	210-270 (244)	22-28	32-59	11,5-19	1,9-6,2	2,0-9,5	27-108 (62)	–	0,8-2,4	4-20
<b>lim</b>	<b>150-270</b>	<b>19-31</b>	<b>24-59</b>	<b>11-23</b>	<b>1,9-7,2</b>	<b>1,8-14,0</b>	<b>9-276</b>	<b>2,5-11</b>	<b>0,8-5,6</b>	<b>4-30</b>
старые генеративные (g)										
1	320-380 (349)	20-29	34-62	12-23	2,0-9,0	3,0-16,0	11-274 (76)	1,5-4	0,4-1,6	3-14
2	330-400 (363)	24-29	45-62	15,5-21	3,5-6,1	4,5-14,0	31-233 (98)	2-4,5	0,5-1,5	4-13
5	360-460 (393)	21-27	33-59	14-21	1,9-6,1	–	18-92 (56)	1-5	0,6-1,0	3-7
<b>lim</b>	<b>320-460</b>	<b>20-29</b>	<b>33-62</b>	<b>12-23</b>	<b>1,9-9,0</b>	<b>3,0-16,0</b>	<b>11-274</b>	<b>1-5</b>	<b>0,4-1,6</b>	<b>3-14</b>

Примечания – см. табл. 1.

больших объемов (около 33 тыс. шт/дерево) преимущественно за счет побегов первичной части кроны. Осваиваемый ярус сообщества – основной древесный. Продолжительность состояния 90-110 лет, завершается оно в возрасте 270-320 лет.

*Старое генеративное состояние (g<sub>3</sub>).* Крона наиболее изменчива по форме из-за обламывания и усыхания ее отдельных элементов. В тех случаях, когда крона по-прежнему симметрична, она имеет удлинненно-обратнойцевидную форму (рис. 1, g<sub>3</sub>). Первичные системы ветвления сохраняются только в виде узкой периферической зоны в самой верхней части кроны, а основной ее объем составляют вторичные системы ветвления. Основным свойством вегетативного развития вторичных ветвей является вначале увеличение, а затем снижение уровня органогенеза и роста побегов. В этот период активизируется усыхание первичных ветвей вплоть до полной гибели первичной кроны (Горошкевич, Велисевич, 1996; 2000; Велисевич, Горошкевич, 1997). В результате высота деревьев изменяется мало, а диаметр ствола и размеры кроны продолжают медленно увеличиваться. Величины приростов в высоту и по радиусу ствола снижаются до уровня, характерного для имматурных и даже ювенильных особей, по площади кольца – незначительно по сравнению с молодыми и зрелыми генеративными особями (табл. 2).

Несмотря на активное разрушение первичной части кроны, заложение женских шишек остается довольно высоким и стабильным. Доля потерь урожая, как и у зрелых деревьев, не превышает 1/3 от числа заложившихся макроствобилов. В результате урожай (90-270 шишек на дерево) у деревьев с хорошо развитой кроной сохраняется на уровне зрелых деревьев (табл. 2). Количество микроствобилов снижается до уровня, характерно-

го для молодых генеративных деревьев (около 8 тыс. шт/дерево). Спецификой генеративного развития в этом состоянии служит снижение вклада первичной части кроны в половую репродукцию на фоне возрастания вклада вторичной кроны, хотя основная масса женских шишек формируется на первичных побегах, а в продукции микроствобилов доли первичной и вторичной частей кроны примерно одинаковы. Осваиваемый ярус сообщества – над основным древесным пологом. Это состояние длится 80-150 лет и завершается в возрасте около 400-460 лет.

В подзоне средней тайги генеративный период в онтогенезе этого вида в целом составляет не менее 300 лет. На его протяжении кедр первого послепожарного поколения является доминантом и эдификатором лесных сообществ, формируя основной полог древостоя, а к концу состояния – над основным пологом.

Прогрессирующая дезинтеграция первичных и активное развитие вторичных систем ветвления обуславливает переход от моно- к полиполярной организации кроны, т.е. ее распаду на множество относительно автономных систем ветвления. Большинство особей кедра завершают свой жизненный цикл именно при такой организации кроны еще до окончания старого генеративного состояния. Основной причиной незавершенного онтогенеза выступают ветровалы в возрасте 260-350 лет из-за значительного поражения стволов гнилями и поверхностного расположения корневых систем деревьев (Поляков, 2007 и др.). На Кеть-Чулымском междуречье небольшие по размерам стволовые гнили появляются у виргинильных деревьев в возрасте 60-180 лет, охватывая до 30 % особей. У генеративных деревьев размеры гнилей и процент зараженных особей увеличивается с 60-70 % в возрасте 200-240 лет до 70-100 % в возрасте

270-460 лет. Поэтому при беспожарном развитии таких сообществ к возрасту 450-500 лет в Западном Саяне (Поляков, 2007) и 480-520 лет на Кеть-Чулымском и 500-550 лет на Чулым-Кийском междуречьях (Бех, 1974; Бех, Данченко, 2007) сохраняются только единичные деревья кедр.

Выделение **постгенеративного периода** у деревьев кедр неоднозначно. Несмотря на то, что в заболоченных экотопах южной тайги нами были описаны деревья-долгожители 700-летнего возраста (Велисевич, 2007), которые по многим морфологическим характеристикам могут считаться деревьями *сенильного состояния* (*s*), строгого соответствия с периодизацией онтогенетических состояний (Уранов, 1975; Диагнозы ..., 1989; Smirnova et al., 1999) все же нет, поскольку генеративная функция у этого вида сохраняется, как по литературным (Некрасова, 1972; Кирсанов, 1981; Ирошников, 1985а; и др.), так и по нашим данным (Велисевич, 2007; Тимошок и др., 2009), до последних лет жизни. Поэтому деревья кедр постгенеративного периода нормальной и пониженной жизненности, если их выделять только по отсутствию генеративных органов, в районе исследований не выявлены. В то же время особи постгенеративного периода отличаются от генеративных резким преобладанием процессов отмирания над новообразованием (Уранов, 1975; Диагнозы ..., 1989). В этом случае по таким признакам, как (1) активное отмирание кроны, вплоть до полной гибели вершины и ее первичной части (Горошкевич, Велисевич, 2000), (2) резкое снижение приростов по площади поперечного сечения ствола в последние десятилетия (Николаева и др., 2008), (3) наличие больших по размерам гнилей при сохранении незначительной зоны деятельной ксилемы в нижней 1/4-1/3 ствола, (4) распад древесины на отдельные тяжи, соединяющие живые «пучки» с корнями, а

также (5) только частичное сохранение генеративной функции (мужские стробилы сохраняются, женские – появляются единично на вторичных ветвях или отсутствуют), некоторые из исследованных деревьев кедр старше 400-460 лет условно можно отнести к особям постгенеративного периода.

Учитывая максимальный возраст деревьев кедр, которого они достигают в районе исследования (Бех, 1974; Бех, Данченко, 2007), продолжительность постгенеративного периода предположительно может составлять 80-120 лет, а свой онтогенез кедр сибирский в кедровниках зеленомошных средней тайги завершает в возрасте 480-550 лет (табл. 3). На протяжении этого периода кедр первого послепожарного поколения в лесных сообществах представлен единичными деревьями, а доминируют в древостое деревья кедр, пихты и ели последующих поколений.

В средней тайге деревья кедр первого и особенно последующих (второго-третьего) послепожарных поколений более низких уровней жизненности имеют меньшие показатели вегетативной и генеративной сфер. У деревьев прегенеративного периода некоторое снижение жизненности является закономерным, поскольку кедр в это время растет под пологом лиственных пород, и большая часть его особей испытывает временное угнетение со стороны березы и особенно осины. Это может приводить к увеличению продолжительности прегенеративного периода до 200 лет и более, но, по-видимому, не является существенным фактором снижения жизненного состояния деревьев при переходе к последующим этапам онтогенеза. На генеративном этапе онтогенеза у деревьев пониженной жизненности по сравнению с нормальной уменьшается уровень заложения и созревания генеративных органов, у деревьев низкой жизненности – резко снижается вплоть

Таблица 3. Продолжительность этапов онтогенеза кедр сибирского нормальной и пониженной жизненности на юго-востоке Западно-Сибирской равнины (в пределах Томской области)

Период и онтогенетическое состояние	Подзона тайги, тип ряда				
	средняя	южная			
	таежный (естественный)	припоселковый	лесные культуры		
<b>Эмбриональный</b>	<b><u>0,83</u></b> <b>0,83</b>	<b><u>0,83</u></b> <b>0,83</b>	<b><u>0,83</u></b> <b>0,83</b>		
1) эмбриональное	<u>0,15-0,25</u> 0,15-0,25	<u>0,15-0,25</u> 0,25	<u>0,15-0,25</u> 0,25		
2) латентное	<u>0,75</u> 0,83	<u>0,75</u> 0,83	<u>0,75</u> 0,83		
<b>Прегенеративный</b>	<b><u>70-160<sup>1</sup></u></b> <b>70-160</b>	<b><u>50-70</u></b> <b>50-70</b>	<b><u>20-35</u></b> <b>20-35</b>		
3) предъювенильное	<u>0,25-0,33</u> 0,25-0,33	<u>0,25-0,33</u> 0,25-0,33	<u>0,25-0,33</u> 0,25-0,33		
4) ювенильное	<u>5-20</u> 5-20	<u>4-15</u> 4-15	<u>0,17-3</u> 0,33-3		
5) имматурное	<u>25-50</u> 38-60	}	}		
6) виргинильное	<u>30-80</u> 70-160			<u>20-40</u> 40-70	<u>15-20</u> 19-37
<b>Генеративный</b>	<b><u>290-300</u></b> <b>400-450</b>			–	–
7) молодое генеративное	<u>50-90</u> 150-210	<u>50-80</u> 100-140	<u>≥13-21</u> (>40)		
8) зрелое генеративное	<u>90-110</u> 270-320	<u>(&gt;80)</u> (>190)	–		
9) старое генеративное	<u>80-150</u> 400-450	–	–		
<b>Постгенеративный</b>	<b><u>80-120</u></b> <b>480-550</b>	–	–		
<b>Весь онтогенез</b>	<b><u>480-550</u></b> <b>480-550</b>	–	–		

Примечание. В числителе – продолжительность, в знаменателе – возраст окончания состояния или периода, лет; <sup>1</sup> – данные для деревьев первого послепожарного поколения. Субсенильное (ss) и сенильное (s) состояния в таблицу не внесены.

до полного отсутствия. Так, в обследованных нами древостоях старше 240 лет встречаются *взрослые “мужские” и вегетативные деревья* ( $v/g_2$ ,  $v/g_3$ ), у которых в первом случае образуются исключительно микростробилы, во втором – полностью отсутствуют генеративные органы.

В южной тайге в разнотравных кедровниках, возраст которых не превышает

200 лет, продолжительность онтогенетических состояний установлена только до зрелого генеративного состояния. Припоселковые кедровники начали формироваться в результате окультуривания участков кедровой тайги, заросших пашен и осушенных болот (Бех, 2004). Начальные этапы онтогенеза дерева кедр в этих сообществах проходят под лиственным пологом, и их продолжительность

соответствует установленной для таежных (естественных) сообществ. После того, как местное население начало вырубать сопутствующие кедру лиственные и темнохвойные виды, улучшая тем самым условия для его роста и развития, ускорился процесс прохождения последующих этапов онтогенеза по сравнению с таежными сообществами. В лесных культурах ускоренными темпами проходят не только последующие, но и начальные этапы онтогенеза, поэтому провести границу между иматурными и виргинильными особями в этих условиях затруднительно. В генеративный период такие деревья вступают в возрасте 40-70 лет в припоселковых кедровниках и в 19-37 лет в лесных культурах (табл. 3). В большинстве припоселковых кедровников зрелые генеративные деревья кедра имеют возраст 140-190 лет. В результате активной эксплуатации и начала распада этих сообществ большая часть деревьев кедра погибнет, не достигнув старого генеративного состояния.

Возрастные закономерности изменения количественных показателей деревьев кедра, в первую очередь, скорости роста (прирост в высоту, по радиусу, площади кольца ксилемы и т.п.) и урожая, не всегда четко выявляются по материалам изученных сообществ (табл. 1, 2). Это следствие достаточно высокого их варьирования в разных сообществах и обусловлено использованием статического метода изучения онтогенеза (Александрова, 1964; Изучение..., 1986) и невозможностью учесть все факторы, которые способствуют снижению этих показателей у деревьев в изучаемых сообществах. Динамический метод изучения онтогенеза растений (Александрова, 1964; Изучение..., 1986) дает реальное представление об онтогенезе отдельных особей, но по отношению к кедру как долгоживущему виду практически неприменим. Последний метод в какой-то мере реализован нами на основе ре-

троспективного анализа различных дендрохронологических рядов конкретных деревьев (Николаева, 2002; Николаева, Савчук, 2002а, б, 2009; Бех, Николаева, 2008).

Анализ количественных показателей онтогенетических состояний деревьев, полученных статическим методом из разных сообществ, и этих же показателей, полученных по ретроспективным данным на конкретных деревьях из тех же сообществ, позволил проследить реальное изменение скорости роста при переходе от одного онтогенетического состояния к другому на одних и тех деревьях. На основе этого анализа нами предлагается схема изменения скорости роста и урожайности в онтогенезе деревьев кедра (рис. 2 Б). В средней тайге наибольшего линейного и радиального прироста ствола дерева кедра сибирского нормальной и пониженной жизнестойкости достигают в виргинильном и начале молодого генеративного состояний, по площади кольца – в молодом и зрелом генеративном состояниях. В результате максимальными высотами ствола и размерами кроны (протяженность и диаметр) отличаются деревья в зрелом и старом генеративных состояниях, однако диаметр ствола может увеличиваться практически до самой гибели дерева. Апогей плодоношения приходится на зрелое и первую половину старого генеративных состояний. Деревья кедра из припоселковых кедровников по сравнению со среднетаежными отличаются более быстрым снижением прироста по радиусу и площади кольца в молодом генеративном состоянии.

Возрастные изменения морфоструктуры кроны кедра сибирского при последовательной смене этапов онтогенеза обобщены в схеме (рис. 2А), построенной с учетом особенностей происхождения элементов – первичных (из обычных почек возобновления) или вторичных (из латентных почек), а также пре-

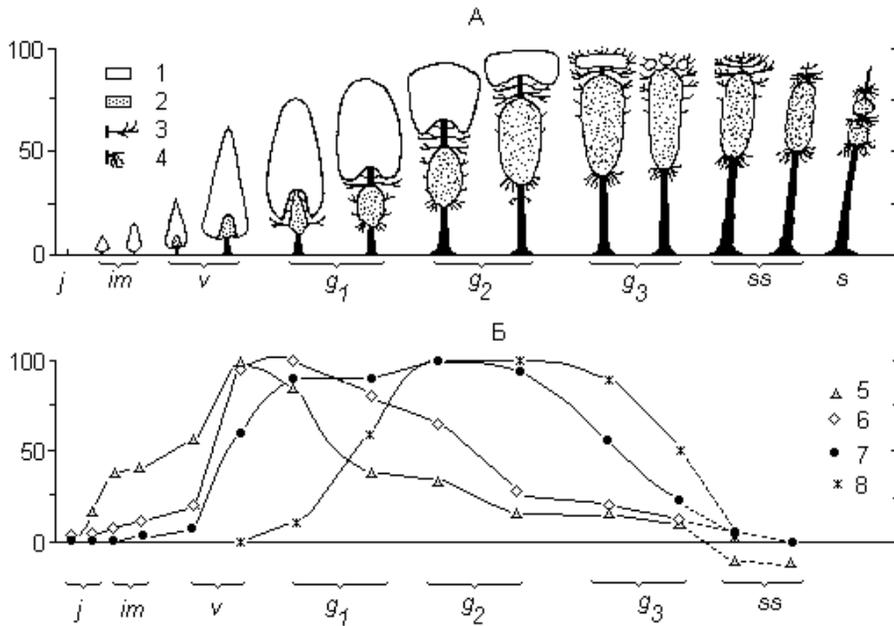


Рис. 2. Схемы возрастных изменений морфоструктуры кроны (А), скорости роста и репродукции (Б) деревьев кедра сибирского на юго-востоке Западно-Сибирской равнины. А – элементы кроны: первичные (1, 3), и вторичные (2, 4), живые (1,2), погибшие (3,4). Б – приросты: 5 – в высоту, 6 – по радиусу, 7 – по площади кольца; 8 – урожай. По оси абсцисс – онтогенетические состояния (начало и конец), по оси ординат – показатели роста и развития деревьев, % от максимальных величин. Сплошная линия – наблюдаемые, пунктирная – предполагаемые изменения, отрицательные значения приростов означают уменьшение высоты дерева за счет усыхания и обломов привершинных ветвей. Онтогенетические состояния: *ss* – субсенильное, *s* – сенильное, остальные состояния см. на рис. 1

обладающих формообразовательных тенденций. Процесс развития кроны можно описать как смену ее центробежного расширения на восходящей части онтогенетической кривой на центростремительное сжимание во второй половине жизни.

В молодом возрасте основным содержанием морфогенеза кроны является активное нарастание первичных элементов, связанное с выходом в верхний ярус и началом плодоношения. Имматурное, виргинильное и молодое генеративное состояния характеризуются преобладанием центробежных тенденций в изменении общего объема кроны. В это время процессы усыхания слабо выражены и приурочены к основанию кроны. Первоначально скорость засыхания первичных ветвей и размеры зоны оголения ствола увеличиваются.

Именно здесь у виргинильных и молодых генеративных деревьев начинает формироваться вторичная крона, постепенно занимая пространство, освободившееся в результате засыхания первичных ветвей. Ее развитию способствует увеличение освещенности углубленных частей плотной кроны молодых деревьев вследствие элиминации сопутствующих лиственных пород в ходе естественных процессов восстановительно-возрастной динамики. При переходе от молодого генеративного состояния к зрелому центробежные тенденции в формировании кроны замедляются. Первичная крона достигает максимальных размеров, но, ограниченная возможностями корнелистовых связей, приостанавливает поступательное развитие. Начинается обратный процесс, связанный с неуклонным снижением

ем уровня вегетативного роста. Происходит постепенная деградация кроны, которая сопровождается отмиранием первичных ветвей из верхней части кроны и вторичных пучков из нижней.

У старых генеративных деревьев центростремительные тенденции сопровождаются усилением деструктивных процессов, приводящих к усыханию дистальных частей первичных скелетных ветвей верхнего яруса кроны, а затем и всей вершины. Массовое отмирание элементов первичной кроны способствует временному улучшению корнеобеспеченности живых вторичных ветвей, которые частично берут на себя репродуктивную функцию. Вслед за дальнейшим усилением центростремительного сжатия кроны происходит оголение дистальных частей оставшихся живых «пучков» вторичных ветвей. Размер живой кроны уменьшается не только в радиальном направлении, но и в продольном. Вследствие засыхания верхних вторичных пучков крона «опускается» вниз по стволу и распадается на отдельные фрагменты. Сохранившаяся живая часть состоит исключи-

тельно из «пучков» вторичных ветвей (Велисевич, 2007).

### Заключение

Полный жизненный цикл кедрового на юго-востоке Западно-Сибирской равнины включает 4 периода и 11 онтогенетических состояний. В автоморфных (разнотравный тип леса) и полугидроморфных (зеленомошный тип леса) условиях произрастания его онтогенез включает только три первых периода вследствие повышенной смертности деревьев второй половины зрелого генеративного состояния от естественных причин или вырубки лесов. В результате до конца старого генеративного состояния доживают единичные деревья. Деревья постгенеративного периода изредка можно обнаружить в гидроморфных условиях (сфагновый тип леса). Возрастные изменения обобщены в виде двух схем: 1) морфоструктуры кроны, построенной с учетом особенностей происхождения элементов и преобладающих формообразовательных тенденций, и 2) скорости роста и репродукции.

\* Часть полевого материала на Кеть-Чулымском междуречье собрана группой таксации Отдела кедровых лесов Института леса и древесины СО РАН под руководством к.с.-х.н. П.П. Квеглиса.

*Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных исследований СО РАН (проекты VI. 44.2.6 и VII.63.1.4).*

### Список литературы

- Александрова В.Д. (1964) Динамика растительного покрова. В: Полевая геоботаника. М.-Л., Наука, 3: 300-447.
- Белостоков Г.П. (1981) Возрастные фазы в морфогенезе подроста древесных растений. Бот. журн. 66(1): 86-98.
- Бех И.А. (1974) Кедровники Южного Приобья. Новосибирск: Наука, 212 с.
- Бех И.А., Данченко А.М. (2007) Возрастная структура и прогнозируемая динамика зеленомошных и мелкотравно-зеленомошных кедровников средней тайги Западной Сибири. Вестник Томск. гос. ун-та. Биология. 1: 119-137.
- Бех И.А., Николаева С.А. (2008) Оценка жизненного состояния кедрового подроста, освобожденного из-под полога лиственных пород. Лесное хоз-во. 5: 21-23.

Велисевич С.Н. (1998) Возрастная динамика генеративной структуры кроны кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. 06.03.01 – лесные культуры, селекция и семеноводство. Красноярск. 23 с.

Велисевич С.Н. (2007) О продолжительности жизни *Pinus sibirica* (*Pinaceae*). Бот. журн. 92(6): 877-884.

Велисевич С.Н., Горошкевич С.Н. (1997) Особенности развития латентных почек *Pinus sibirica* Du Tour. Укр. бот. журн. 54(3): 261-265.

Воробьев В.Н., Воробьева Н. А., Горошкевич С.Н. (1989) Рост и пол кедр сибирского. Новосибирск: Наука, 167 с.

Воробьев В.Н., Горошкевич С.Н., Савчук Д.А. (1990) Ретроспективное изучение динамики половой репродукции кедр сибирского. В: Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии. Свердловск, с. 33–34.

География Томской области (1988) Земцов А.А. (ред.). Томск: Изд-во Томск. ун-та, 246 с.

Горожанкина С.М., Константинов В.Д. (1978) География тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 190 с.

Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. (1996) Структура и развитие элементов вторичной кроны кедр сибирского. Онтогенез. 27(1): 53-61.

Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. (2000) Структура кроны кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза. Krylovia: Сиб. бот. журн. 2(1): 110-122.

Горошкевич С. Н., Кустова Е. А. (2002) Морфогенез жизненной формы стланика у кедр сибирского на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна. Экология. 4: 243–249.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники (1989). Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Полтинкина И.В. и др. М. 1: 102 с.

Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций (1986). Серебрякова Т.И., ред. М.: МГПИ, 74 с.

Ирошников А.И. (1974) Полиморфизм популяций кедр сибирского. В: Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: ИЛиД АН СССР, с. 77-103.

Ирошников А.И. (1985а) Биоэкологические свойства и изменчивость кедр сибирского. В: Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука, с. 8-40.

Ирошников А.И. (1985б) Орехопродуктивность кедровников. В: Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука, с. 132-150.

Казарян В.О. (1969) Старение высших растений. М., Наука, 312 с.

Кирсанов В.А. (1976) Формирование и развитие кедровника зеленомошно-ягодникового на Северном Урале. В: Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и Зауралье. Свердловск: УНЦ АН СССР, с. 104-113.

Кирсанов В.А. (1981) Биолого-экологическая характеристика кедр сибирского как главного лесообразователя кедровых лесов. В: Воспроизводство кедровых лесов на Урале и в Западной Сибири. Свердловск: УНЦ АН СССР, с. 3-12.

Красильников П.К. (1956) Придаточные корни и корневая система у кедр в Центральном Саянах. Бот. журн. 41(8): 1194-1206.

Кузичкин А.А. (1984) Экологическая разнокачественность шишек и семян кедр сибирского в средне- и южнотаежных районах Западной Сибири. В: Экология семенного размножения хвойных Сибири. Красноярск: ИЛИД АН СССР, с. 39-51.

Некрасова Т.П. (1964) Строение корневой системы кедр сибирского, ее значение для повышения урожаев семян. В: Тр. по лесн. хоз-ву Сибири, Новосибирск, Биол. ин-т АН СССР, 8: 145-155.

Некрасова Т.П. (1972) Биологические основы семеношения кедр сибирского. Новосибирск: Наука, 274 с.

Николаева С.А. (2002) Начальные этапы онтогенеза *Pinus sibirica* в условиях средней тайги. Бот. журн. 87(3): 62-71.

Николаева С.А., Бех И.А., Савчук Д.А. (2008) Оценка этапов восстановительно-возрастной динамики темнохвойно-кедровых лесов по дендрохронологическим данным (на примере Кеть-Чулымского междуречья). Вестник Томск. гос. ун-та. 309: 180-184.

Николаева С.А., Савчук Д.А. (2002а) Биологические и экологические факторы роста кедр сибирского в бассейне среднего течения Оби. В: Эколого-биогеохимические исследования в бассейне Оби. Томск: МИЦФОСЭ ТНЦ СО РАН, с. 328-350.

Николаева С.А., Савчук Д.А. (2002б) Вариабельность фонового состояния кедр сибирского. В: *Environis* 2002. Томск: ИОМ СО РАН, с. 239-243.

Николаева С.А., Савчук Д.А. (2009) Комплексный подход и методика реконструкции роста и развития деревьев и лесных сообществ. Вестник Томск. гос. ун-та. Биология. 2(6): 111-125.

Полевой В.В. (1989) Физиология растений. М.: Высш. шк., 464 с.

Поляков В.И. (2007) Черневые кедровники Западного Саяна: контроль и прогнозирование хода роста. Новосибирск: СО РАН, 181 с.

Правдин Л.Ф. (1963) Селекция и семеноводство кедр сибирского. В: Плодоношение кедр сибирского в Восточной Сибири. М.: АН СССР, с. 5-21.

Проблемы кедр. Оптимизация использования и воспроизводства ресурсов (1989) Паневин В.С., Воробьев В.Н., Парамонов Е.Г. и др. Томск: ТНЦ СО АН СССР, 158 с.

Семечкин И.В. (2002) Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск: СО РАН, 253 с.

Семечкина М.Г. (1965) Применение внешних признаков растущих деревьев кедр сибирского для глазомерного определения их возраста. В: Пути совершенствования инвентаризации лесов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, с. 131-143.

Скорыходов С.Н. (1992) Некоторые экологические аспекты формирования крон кедр сибирского. В: Проблемы кедр. Экология кедровых лесов. Томск: ИЭПК СО РАН, т.5, с. 131-137.

Смолоногов Е.П. (1990) Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины (эколого-лесоводственные основы оптимизации хозяйства). Свердловск: УрО АН СССР, 286 с.

Судачкова Н.Е., Расторгуева Е.Я., Коловский Р.А. (1967) Физиология подроста кедр. М.: Наука, 123 с.

Тимошок Е.Е., Николаева С.А., Скорыходов С.Н., Савчук Д.А., Бочаров А.Ю. (2009) Особенности онтогенетических состояний генеративного периода *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) в лесах Центрального Алтая. Раст. ресурсы. 45(1): 3-12.

Уранов А.А. (1975) Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. Биол. науки. 2: 7-34.

Хохрин А.В. (1970) О биологической сущности подготовки семян кедра к прорастанию. В: Тр. Уральск. лесотехн. ин-та, т. 21, с. 339-343.

Чайлахян М.Х. (1988) Регуляция цветения высших растений. М.: Наука, 560с.

Ширская М.Н. (1964) Культуры кедра сибирского в горных лесах Сибири. М.: Лесная промышленность, 100 с.

Ширская М.Н. (1975) Об особенностях и лесоводственном значении образования придаточных корней у подроста кедра сибирского в горных лесах Восточного Саяна. В: Тр. гос. заповед. «Столбы», т.10, с. 61-67.

Щербакова М.А. (1963) Плодоношение кедра сибирского в прителецкой черни Алтайского края. В: Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири. М.: АН СССР, с. 120-126.

Mirov N.T. (1967) The genus *Pinus*. NY.: Ronald, 602 p.

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

## **Ontogeny of Siberian Stone Pine (*Pinus Sibirica* du Tour) in Southeastern West Siberian Plain**

**Svetlana A. Nikolaeva,  
Svetlana N. Velisevich, and Dmitry A. Savchuk**  
*Institute for Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS  
10/3 Academichesky prospekt, Tomsk, 634055 Russia*

---

*The complete ontogeny of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) trees of the first after-fire generation is described for the regeneration and aged series of green mossy Siberian stone pine forests which are typical in West Siberian taiga. Classic scheme of ontogenetic periods is used. The ontogenetic states are described using quantitative and qualitative vegetative (including height, radial, and basal area increments) and generative (initiation and preservation of microstrobili and macrostrobili) parameters. The age changes are generalized into two schemes: i) morphological structure of the crown taking into account the patterns of origin of their elements and prevailing form trends and ii) tree growth and cone development rate.*

*Keywords: Siberian stone pine, *Pinus sibirica*, ontogeny, regeneration and aged series, green mossy Siberian stone pine forests, middle subzone of taiga, southern subzone of taiga.*

---