

С.А. Николаева, С.Н. Велисевич, Д.А. Савчук

ОНТОГЕНЕЗ КЕДРА СИБИРСКОГО В УСЛОВИЯХ КЕТЬ-ЧУЛЫМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ

Работа выполнена в рамках программы фундаментальных исследований СО РАН (проект 6.3.1.16 и 7.10.1.3).

Аннотация. *Впервые даются полное описание онтогенеза и количественная характеристика онтогенетических состояний деревьев кедров сибирского первого послепожарного поколения нормальной и пониженной жизненности на примере наиболее типичного для западно-сибирской тайги восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных.*

Ключевые слова: *Pinus sibirica*, эдификатор, онтогенез, возрастное развитие.

В таежной зоне Западно-Сибирской равнины кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) совместно с елью и пихтой образует темнохвойно-кедровую тайгу, в которой нередко выступает в качестве вида-эдификатора. Наиболее широкое распространение имеют сообщества, представляющие собой этапы послепожарных восстановительно-возрастных смен [1]. В большинстве случаев жизненный цикл кедров проходит в составе именно таких сообществ, поэтому отдельные этапы его онтогенеза, как правило, соответствуют определенным этапам восстановительно-возрастной динамики кедровых лесов.

В литературе имеются сведения о морфогенезе кедров на отдельных этапах его развития: латентном [2], прегенеративном [3–5], генеративном [6–11], сенильном [12]. В большом количестве публикаций приведены отдельные количественные характеристики возрастных изменений структуры кроны и семенной продуктивности деревьев различного возраста и в различных лесорастительных условиях [13–18 и др.]. Однако фрагментарность и ограниченная сопоставимость полученных ранее результатов создают методические трудности в их практическом использовании. Единственная относительно полная схема возрастного развития одновозрастных поколений кедров сибирского, разработанная В.А. Кирсановым [19] на примере послепожарных зеленомошно-ягодниковых низкогорных кедровников Северного Урала, построена на описании внешних качественных признаков ствола и кроны. Кроме того, автор пользуется собственной классификацией возрастных изменений, что ограничивает возможность сравнения его результатов с литературными данными.

Задача настоящей работы – на основе собственных наблюдений и с привлечением литературных данных дать количественное и качественное описание онтогенеза кедров сибирского на примере первого послепожарного поколения наиболее типичного для западно-сибирской тайги восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных Кеть-Чулымского междуречья.

Объекты исследований – семена и особи кедров сибирского с момента прорастания и до 460 лет из производных и коренных сообществ, представляющих восстановительно-возрастный ряд наиболее распространенных на Кеть-

Чулымском междуречье (в пределах Томской области) кедровников зеленомошных послепожарного происхождения. Масса и качество семян кедрa исследовались в шишках, взятых с материнских деревьев из 140-, 235- и 325-летних древостоев (пробные площади (ПП) № 9, 3, 1 соответственно). Деревья кедрa в производных сообществах (на открытых участках и под пологом лиственных пород) представлены особями первого поколения – всходами, самосевом, подростом или вторым ярусом древостоя, в коренных сообществах – деревьями двух-трех основных поколений, формирующих древостой.

Ювенильные, имматурные и виргинильные особи обследовались на открытом участке (ПП В33д, Д98) и под пологом березовых (ПП В33п) молодняков, сформировавшихся на вырубках 13-летней давности, а также под пологом 60–85-летних (ПП 14, Б2-6) березняков послепожарного происхождения. Виргинильные и молодые генеративные деревья отбирались в березово-осиновых сообществах 80–95-летнего (ПП 15, 16), 120–150-летнего (ПП 11, 17, 9) возраста, а также в темнохвойно-кедровых сообществах 155–180-летнего (ПП 6, 7, 22) и 220–240-летнего (ПП 13, 12) 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).

В данной статье рассматривается онтогенез деревьев кедрa сибирского первого послепожарного поколения, имеющих на момент обследования ценопопуляций нормальный и пониженный уровни жизненности. Особи последующих поколений и имеющие низкий уровень жизненности отличаются иными особенностями онтогенеза и поэтому исключены из рассмотрения.

На постоянных и временных ПП*, заложенных в 1986–1998 гг., отбирали по 50–100 экз. молодых особей или по 25–40 экз. взрослых деревьев кедрa. Измеряли высоту и диаметр ствола в основании (у молодых деревьев) и на высоте 1,3 м (у взрослых деревьев), 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); оценивали онтогенетическое состояние, учитывали среднюю урожайность за 10 лет по следам от шишек на коре побегов [15], брали керны (спилы) в основании ствола для определения возраста. На постоянных ПП (Д98, В33д, Б2-6, 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, у молодых особей дополнительно обследовали корневую систему.

Онтогенетические состояния деревьев кедрa выделялись по качественным признакам согласно общепринятой в популяционной морфологии растений классификации [20–22]. Для особей начальных этапов развития часть признаков уточнена по работам других авторов [2, 23–24]. Кроме того, привлекались работы, в которых описаны возрастные или онтогенетические изменения деревьев на отдельных этапах развития [1–6, 8, 12–18, 25 и др.], а также

* Часть полевого материала была собрана группой таксации отдела кедровых лесов Института леса и древесины СО РАН под руководством канд. с.-х. наук П.П. Квеглиса.

возрастные состояния одновозрастных поколений кедрового происхождения [19]. В качестве критериев соответствующего онтогенетического состояния деревьев кедров нами были взяты морфологические признаки, качественные изменения хода роста в онтогенезе и осваиваемая экологическая ниша.

Весь онтогенез древесного организма делят на 4 периода: латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный, которые состоят из онтогенетических состояний [20–22], или стадий [19]. Последние в свою очередь подразделяются на подгруппы [20–22] или фазы [19]. В онтогенезе деревьев кедров сибирского Кетъ-Чулымского междуречья нами выделено 3 периода (латентный, прегенеративный и генеративный) и 9 онтогенетических состояний.

Латентный период продолжается от момента оплодотворения яйцеклетки до начала прорастания зародыша и подразделяется на два состояния (эмбриональный и покоящихся семян). В развитии зародыша выделяют три фазы: проэмбриональную, эмбриональную, и постэмбриональную, описанные в работе Т.П. Некрасовой [2]. Сформировавшийся зародыш в зрелых семенах имеет длину 5–6 мм и 8–14 семядолей, гипокотиль и корневой чехлик (рис. 1, *sm*). Длительность развития зародыша составляет около 1,5–2 мес (с середины июня до конца июля – середины августа), а до момента прорастания семени следующей весной – около года [2, 14]. Количество семян с развитым зародышем и эндоспермом в шишке в районе исследований составляет в среднем 53–82 шт., или 69–89% всех семян. Воздушно-сухая масса одного семени (орешка) колеблется от 0,155 до 0,400 г.

Прегенеративный период включает четыре онтогенетических состояния: предъювенильное, ювенильное, имматурное и виргинильное.

Предъювенильное состояние (*p*) начинается с прорастания семени и заканчивается формированием всхода. Оно включает 4 фазы: 1) набухание; 2) проклевывание (прорастание семени); 3) проросток (гетеротрофный рост в темноте); 4) всход (переход к автотрофному способу питания) [23, 24]. Проклевывание – появление кончика зародышевого корня через разорванные семенные покровы (см. рис. 1, *p-1*). Проросток – рост первичного корешка, который углубляется в почву (рис. 1, *p-2*), затем следует интенсивный рост корня и гипокотили. После этого начинается перегибание и даже закручивание гипокотили для преодоления сопротивления подстилки. В фазе всхода наблюдается раскручивание гипокотили, освобождение семядолей от семенной кожуры и выпрямление гипокотили, продолжается рост главного корня и начинается рост боковых корней [3, 4]. Сформировавшийся всход имеет главный корень, сильно развитый гипокотиль, семядоли и почечку (см. рис. 1, *p-3*).

Осваиваемая экологическая ниша – подстилка и моховой ярус. Продолжительность состояния – около 3–4 нед. (с конца мая до конца июня).

Ювенильное состояние (*j*) начинается с роста вторичного стебля и появления ювенильной хвои на нем. Растения одноосны и имеют малую площадь листовой поверхности. Состояние включает две фазы: однолетний и многолетний сеянцы [5].

Однолетний сеянец имеет сильно развитый гипокотиль длиной 5–15 см, 9–13 семядолей, стебель с ювенильной хвоей, расположенной спирально, по-

чечку и корневую систему, состоящую из главного и боковых корней (см. рис. 1, *j-1*). Высота растений над подстилкой или моховой подушкой составляет 1,0–5,3 см, приросты стволика незначительные (табл. 1), воздушно-сухая масса растений равна 0,29–0,41 г. Установлено также, что у кедр в это время имеются придаточные корни на гипокотиле над шейкой корня [4]. Однолетний сеянец формируется к концу первого вегетационного сезона.

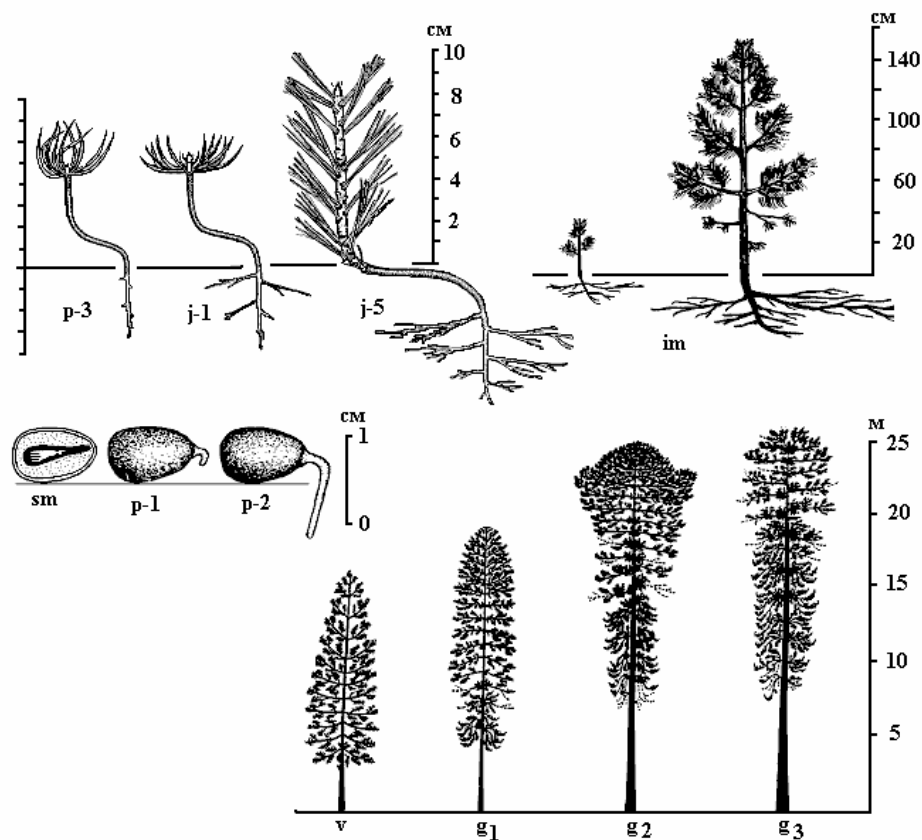


Рис. 1. Внешний вид особей кедр сибирского разного онтогенетического состояния на Кеть-Чулымском междуречье. Онтогенетические состояния: *sm* – покоящиеся семена; *p* – предъювенильное (фазы: *p-1* – проклевывание, *p-2* – проросток, *p-3* – всход); *j* – ювенильное (фазы: *j-1* – однолетний сеянец, *j-5* – многолетний сеянец); *im* – имматурное; *v* – виргинильное; *g1* – молодое генеративное; *g2* – зрелое (средневозрастное) генеративное; *g3* – старое генеративное. Около каждого рисунка – масштабная линейка

Таблица 1

**Характеристика деревьев кедр сибирского прегенеративного периода
нормальной и пониженной жизнеспособности**

№ ПП	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см	Крона		Приросты ствола		
				протя- жен- ность, м	диаметр, м	в вы- соту, см	по радиу- су, мм	по пло- щади, см ²
Ювенильные (j)								
B33д	1	0,01–0,05	–	0	0	0,1–1	0,05–0,35	0,0004–0,007
B33д	2–12 (7)	0,01–0,14	0,01–0,6	0	0	1–6	0,09–0,33	0,003–0,026
lim	1–12	0,01–0,14	Менее 0,6	0	0	0,1–6	0,05–0,35	0,0004–0,026
Имматурные (im)								
Д98	10–15 (12)	0,4–0,9	0,6–1,2	0,2–0,7	0,06–0,17	4–13	0,1–0,5	0,011–0,084
B33п	9–14	0,2–1,1	0,4–2	0,2–0,9	0,02–0,7	–	–	–
14	27–42 (34)	0,5–1,5	1,2–4	0,3–1,3	0,3–1,0	–	–	–
Б2–6	25–42 (33)	0,8–3,5	1,5–7	0,7–3,2	0,4–1,7	3–17	0,1–1,4	0,1–1,3
lim	9–42	0,2–3,5	0,4–7	0,2–3,2	0,02–1,7	3–17	0,1–1,4	0,01–1,3
Виргинильные (v)								
14	38–50 (44)	2,2–3,2	–	2,0–2,8	0,3–0,4	–	–	–
Б2–6	69–78 (73)	3,4–6,5	$\frac{7-10}{4,5-8}$	3,0–5,5	0,4–0,7	13–19	0,7–1,2	0,8–1,8
15	59–81 (72)	7–10,5	8–12,5	5–8	–	24–30	1,7–2,8	1,5–3,4
11	82–94 (86)	11–15	10,5–19	–	1,3–2,8	8–25	1,2–3,2	1,6–8,4
16	$\frac{77-103}{(92)}$	12–18	9–19	7–12	–	13–33	1,4–5,0	15–119
17	$\frac{88-106}{(98)}$	12–19	12–28	7–13	3,5–4,3	5–21	0,6–5,0	10–181
9	100–115 (109)	8–14	8–17	4–8	–	3,5–33	1,0–3,2	12–77
lim	38–115	2,2–19	4,5–28	2,0–13	0,3–4,3	3,5–33	0,7–5,0	0,8–181

Примечание. 2–12 (7) – размах и среднее значение признака, прочерк – отсутствие данных, 0 – отсутствие признака, lim – размах значений признака по группе; диаметр ствола *j–im* особей дан в основании, *v–g* особей – на высоте 1,3 м; для пробной площади № Б2–6 в числителе дан диаметр в основании ствола, в знаменателе – на высоте 1,3 м; приросты ствола в высоту, по радиусу (или ширине кольца) и по площади кольца (или площади поперечного сечения ствола) даны как средние арифметические за 5 лет для *j–im* особей и за 10 лет для *v–g* деревьев.

Многолетний сеянец. Весной следующего года трогается в рост верхушечная почка, из которой развивается терминальный ауксибласт (удлиненный побег), имеющий метамеры вегетативных побегов взрослого дерева – чешуйчатые катафиллы (покровные почечные, стерильные и фертильные). В пазухах последних развиваются брахибласты (укороченные побеги) с 5 хвоинками. Ось не ветвится (см. рис. 1, *j–5*). На протяжении этой фазы кедр имеет небольшие высоту, диаметр и приросты стволика (см. табл. 1). Гипокотиль и нижняя часть стволика растений лежат и погружаются в мох, при этом на них формируются придаточные корни. У большинства особей старше 6 лет они уже имеются в районе семядольного кольца и нижней части ство-

лика. У наиболее крупных экземпляров к 7-8 годам формируется двухъярусная корневая система, в которой придаточные корни в районе семядольного кольца развиты лучше нижележащих [5].

Осваиваемая экологическая ниша – вначале моховой, затем травяно-кустарничковый ярусы. Продолжительность этого состояния обычно составляет 5–15 лет, а в неблагоприятных условиях затягивается на 25–40 лет. *Имматурное состояние (im)* начинается с ветвления главной оси и экспоненциального нарастания фитомассы кроны [5, 20, 21, 23]. Форма кроны пирамидальная или широкопирамидальная, рыхлая (см. рис. 1, *im*), высота и диаметр небольшие. Ежегодный прирост в высоту достигает 13–17 см и более, однако его многолетний уровень может быть существенно ниже из-за нередкой гибели терминальных побегов и перевершинивания (см. табл. 1). У хорошо развитых особей на осевом побеге обычно регулярно образуются боковые побеги, латеральные ауксибласты (1–3 и более в мутовке). Порядок ветвления 1–3 [5]. Корневая система хорошо развита: длина скелетных корней сопоставима с высотой растений и в 2–3 раза превышает радиус кроны.

В этом состоянии выделяют 2 фазы (имматурная 1 и имматурная 2), различающиеся степенью сформированности кроны (несформированная и сформированная), величиной текущих приростов в высоту (3–10 и 10–25 см) и осваиваемой экологической нишей (травяно-кустарничковый и кустарничковый ярусы соответственно). Продолжительность состояния – 30–40, при некотором угнетении – до 80 лет.

Виргинильные (взрослые вегетативные) особи (v) – молодые узкокронные с острой вершиной деревца (см. рис. 1, *v*). В начале состояния они почти достигают высоты подчиненной части древостоя (3–7 м) и диаметра на высоте груди 2–8 см и более, а во второй половине состояния выходят во второй ярус темнохвойно-лиственного леса, достигая высоты 8–19 м (см. табл. 1). Ежегодный прирост в высоту достигает максимальных за весь онтогенез величин (до 25–50 см), средний – существенно ниже (3,5–33 см). У кедрa в начале состояния появляются оси 4-го порядка ветвления, а в дальнейшем – способность к развитию двух элементарных побегов на стволе за сезон – весеннего и летнего. Образование летнего побега начинается за 10–30 лет до перехода виргинильных деревьев в молодые генеративные [11].

В этом состоянии выделяют 2 фазы (виргинильная 1 и виргинильная 2), которые различаются осваиваемой экологической нишей. В первой фазе деревья из кустарничкового входят в нижнюю часть древесного яруса, во второй – из подчиненной части древостоя переходят в основную. Виргинильное состояние и прегенеративный период в целом обычно завершаются в возрасте 90–160 лет. Продолжительность состояния – 30–70 лет.

Генеративный период включает 3 онтогенетических состояния: молодое генеративное, зрелое (средневозрастное) и старое генеративное.

Молодые генеративные деревья (g₁) кедрa имеют удлинненно-яйцевидную форму кроны с острой вершиной в начале состояния. Большая часть кроны представлена первичными системами ветвления с четко выраженной акротонией и мутовчатым расположением первичных ветвей (из обычных почек возобновления) [16]. В середине состояния в нижней четверти кроны начина-

ется формирование вторичных систем ветвления (из латентных почек). Это несколько слаборазвитых «пучков», расположенных в основании засохших и/или обломившихся первичных ветвей (см. рис. 1, g_1). Прирост в высоту начинается постепенно снижаться, а приросты по радиусу и площади кольца достигают максимальных за весь онтогенез значений.

Плодоношение у большинства деревьев в начале состояния нерегулярное и необильное (1–4 шишки за 10 лет), в дальнейшем становится более или менее регулярным и обильным (см. табл. 2). В этом процессе участвуют оси I порядка из верхних 5–7 мутовок [16]. В мужском цветении участвуют около 7–8 тысяч микростробилов из первичной части кроны.

Экологическая ниша – второй ярус древостоя в темнохвойно-лиственном лесу и основной ярус в темнохвойном лесу. Продолжительность состояния – 50–90 лет.

Зрелые (средневозрастные) генеративные деревья (g_2) достигают максимально возможных для данного района высоты ствола (22–31 м), протяженности и диаметра кроны. Форма кроны изменяется от цилиндрической или овальной с округлой вершиной в начале состояния до удлинено-обратногрушевидной во второй его половине. Во второй половине зрелого генеративного состояния ее верхняя часть расширенная, состоит из мощных канделябровидно изогнутых ветвей. В средней трети кроны появляются «пучки» вторичных ветвей. Они располагаются в проксимальной части живых или усыхающих скелетных ветвей первичной кроны. Нижняя треть кроны представлена исключительно вторичными системами ветвления (см. рис. 1, g_2). Доля первичных побегов в кроне к концу состояния составляет около 80%. Приросты в высоту и по радиусу ствола по сравнению с молодыми генеративными деревьями продолжают снижаться, а приросты по площади кольца сохраняются на таком же высоком уровне, как и у молодых деревьев (см. табл. 2).

Плодоношение, как правило, регулярное и обильное, в формировании урожая участвуют оси I–III порядков [16]. У хорошо развитых экземпляров урожай достигает максимальных величин (70–240 шишек на дерево). Заложение микростробилов достигает также наибольших величин (около 33 тыс. шт./дерево) преимущественно за счет побегов первичной части кроны.

Экологическая ниша – основной древесный ярус. Продолжительность состояния – 90–110 лет.

Старые генеративные деревья (g_3) достигают максимальных для данного района высоты (26–30 м) и диаметра ствола (60–63 см). Их крона наиболее изменчива по форме из-за обламывания и усыхания отдельных элементов. В случаях, когда крона сохраняет симметрию, она имеет удлинено-обратнояйцевидную форму. Первичные системы ветвления сохраняются только в виде узкой периферической зоны в ее верхней части, вторичные же составляют основной объем кроны (см. рис. 1, g_3). К концу состояния активизируется усыхание первичных ветвей, вплоть до полной гибели первичной кроны [16, 17]. 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 (см. табл. 2).

Таблица 2

Характеристика деревьев кедра сибирского генеративного периода нормальной и пониженной жизненности

№ ПП	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см	Крона				Приросты ствола		
				протя- жен- ность, м	диаметр, м	протяжен- ность плодо- носящей части, м	урожай, шишек / дерево	в высоту, см	по радиусу, мм	по площа- ди, см ²
Молодые генеративные (<i>g</i> ₁)										
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	60–245
9	106–130 (114)	15–18	15–21	12	–	0,3–1,5	0,2–4 (1)	10–28	1,4–4,0	42–91
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	37–141
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	57–155
7	143–163 (153)	18–25	24–45	9–18	2,2–6,0	2,0–6,0	7–85 (35)	6–16	1,4–4,6	51–232
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	31–216
13	176–219 (188)	18–24	22–30	9–17	2,2–4,8	2,5–7,5	1,9–30 (14)	5,5–9	0,5–2,0	15–70
12	203–240 (227)	20–23	25–39	13–17	2,1–6,7	4,0–7,0	0,3–69 (41)	3–6	0,6–3,0	22–127
lim	71–240	15–24	15–45	6,5–18	1,7–6,7	0,3–7,5	0,1–69	3–28	0,5–8,4	15–245
Зрелые (средневозрастные) генеративные (<i>g</i> ₂)										
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	45–113
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	40–124
23	225–242 (234)	24–31	30–59	–	2,5–6,6	1,8–14	30–118 (56)	2,5–6	0,5–3,2	36–175
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	63–79
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	38–199
lim	172–270	1–31	24–59	11–19	1,9–7,2	1,8–11,0	9–243	2,5–7	0,8–3,3	38–199
Старые генеративные (<i>g</i> ₃)										
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	32–144
2	330–374 (364)	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	38–134
5	360–460 (393)	21–27	33–63	14–21	1,9–6,1	–	14–92 (51)	1,4–5	0,6–1,0	29–73
lim	320–460	20–29	33–63	12–21	1,9–9,0	3,0–16,0	11–274	1,4–5	0,4–1,6	29–144
Вегетативные и «мужские» генеративные (<i>v/g</i> ₂ , <i>v/g</i> ₃)										
3	220–260 (232)	15,5–19	14–22	13–15,5	0,8–2,8	–	0	–	0,7–1,1	15–26
2	262	10	14,5	4	0,8–1,1	–	0	–	0,8	17
1	350	17	21	12	2,0–2,1	–	0	2	0,2	56
lim	220–350 (253)	10–19	14–22	4–15,5	0,8–2,8	–	0	(2)	0,2–1,1	17–26

Примечания см. табл. 1.

Плодоношение деревьев сохраняется на достаточно высоком уровне, а количество микростробилов снижается до уровня, характерного для молодых генеративных деревьев (около 8 тыс. шт./дерево). Вклад первичной части кроны в репродуктивную сферу снижается, вторичной – возрастает. Основная масса шишек формируется на побегах первичной части кроны, а в продукции микростробилов доля первичной и вторичной частей кроны примерно одинакова.

Экологическая ниша – над основным древесным пологом. Максимальный возраст обследованных деревьев составляет 400–460 лет. Продолжительность состояния – не менее 80–150 лет.

Большинство особей кедра завершает свой жизненный цикл еще до наступления постгенеративного периода вследствие высокой фаутиности деревьев перестойных древостоев и подверженности ветровалам из-за поверхностного расположения корневой системы [27, 28]. Так, в районе Кеть-Чулымского междуречья небольшие по размерам стволовые гнили появляются уже у особей прегенеративного периода в возрасте 60–180 лет, охватывая до 30% деревьев в древостоях, у генеративных деревьев размеры гнилей и процент зараженных особей увеличивается с 60 в возрасте 200–240 лет до 70–100 в возрасте 270–460 лет. Поэтому к возрасту 480–520 лет при беспожарном развитии в таких сообществах, по данным И.А. Беха и А.М. Данченко, сохраняются единичные деревья кедра [26].

Выделение деревьев кедра **постгенеративного периода** в районе исследований не является однозначным. Так, в районах с явно выраженным действием лимитирующих факторов нами ранее описаны деревья-долгожители 700-летнего возраста [12]. По многим морфологическим характеристикам они могут считаться *сеньильными особями* (*s*), однако строгого соответствия с классификацией онтогенетических состояний все же нет, поскольку генеративная функция у этого вида обычно сохраняется до последних лет жизни [20–22]. Поэтому деревья кедра 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 (субсеньильные и сеньильные) отличаются резким преобладанием процессов отмирания над новообразованием [20–21]. В этом случае большую часть деревьев кедра старше 400 лет из этих сообществ по активному отмиранию кроны, вплоть до полной гибели вершины и первичной части кроны [16, 17], резкому снижению приростов по радиусу и площади поперечного сечения ствола за последние двадцать лет [29], наличию больших по размерам гнилей и сохранению очень небольшой части деятельной ксилемы можно отнести к сеньильным особям.

У деревьев кедра первого и особенно последующих (второго-третьего) послепожарных поколений уменьшение количественных показателей вегетативной сферы приводит к ухудшению жизненности. А у генеративных деревьев низкой жизненности снижаются величина и регулярность плодоношения вплоть до его полного отсутствия у особей, которые должны находиться в зрелом или старом генеративном состоянии. В результате в обследованных древостоях старше 240 лет встречаются *взрослые «мужские» и вегетативные*

деревья (v/g_2 , v/g_3), у которых либо образуются только микростробилы, либо полностью отсутствуют генеративные органы.

У деревьев прегенеративного периода некоторое ухудшение жизненности является закономерным, поскольку кедр на этом этапе развития растет под пологом лиственных пород и 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.

Таким образом, продолжительность онтогенеза деревьев кедр сибирского первого послепожарного поколения, которые проходят свое развитие в восстановительно-возрастном ряду кедровников зеленомошных Кеть-Чулымского междуречья, составляет не менее 400–460 (и даже 520) лет. При этом продолжительность прегенеративного периода деревьев нормальной и пониженной жизненности составляет 70–120 лет, низкой жизненности – до 200 лет и более, генеративного периода – 290–300 лет. Деревья кедр **постгенеративного периода**, учитывая весь комплекс признаков, характерных для данного этапа развития, выделить затруднительно.

Деревья кедр достигают максимально возможных для данного района размеров (высота и диаметр ствола, протяженность и диаметр кроны) и плодоношения в зрелом и старом генеративных состояниях. Наибольшие приросты ствола по радиусу и в высоту у хорошо развитых экземпляров отмечаются в виргинильном и начале молодого генеративного состояниях, а по площади кольца – в молодом и зрелом генеративном состояниях.

Литература

1. Смолоногов Е.П. Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины: Эколого-лесоводственные основы оптимизации хозяйства. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 286 с.
2. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедр сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 274 с.
3. Ширская М.Н. Культуры кедр сибирского в горных лесах Сибири. М.: Лесная промышленность, 1964. 100 с.
4. Ширская М.Н. Об особенностях и лесоводственном значении образования придаточных корней у подроста кедр сибирского в горных лесах Восточного Саяна // Труды гос. заповедника «Столбы». Красноярск, 1975. Вып. 10. С. 61–67.
5. Николаева С.А. Начальные этапы онтогенеза *Pinus sibirica* в условиях средней тайги // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 3. С. 62–71.
6. Семечкина М.Г. Применение внешних признаков растущих деревьев кедр сибирского для глазомерного определения их возраста // Пути совершенствования инвентаризации лесов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1965. С. 131–143.
7. Воробьев В.Н., Воробьева Н.А., Горошкевич С.Н. Рост и пол кедр сибирского. Новосибирск: Наука, 1989. 167 с.
8. Скороходов С.Н. Некоторые экологические аспекты формирования крон кедр сибирского // Проблемы кедр. Томск: ИЭПК СО РАН, 1992. Вып. 5: Экология кедровых лесов. С. 131–137.
9. Семечкин И.В. Структура и динамика кедровников Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 253 с.

10. Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. Структура кроны кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза // Krynovia: Сиб. ботан. журн. 2000. Т. 2, № 1. С. 110–122.
11. Николаева С.А., Савчук Д.А. Биологические и экологические факторы роста кедр сибирского в бассейне среднего течения Оби // Эколого-биогеохимические исследования в бассейне Оби. Томск. 2002. С. 328–350.
12. Велисевич С.Н. О продолжительности жизни *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Ботан. журн. 2007. Т. 92, № 6. С. 877–884.
13. Плодоношение кедр сибирского в Восточной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 190 с.
14. Прошников А.И. Орехопродуктивность кедровников // Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. С. 132–150.
15. Воробьев В.Н. Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. Новосибирск: Наука, 1983. 256 с.
16. Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. Структура и развитие элементов вторичной кроны кедр сибирского // Онтогенез. 1996. Т. 27, № 1. С. 53–61.
17. Велисевич С.Н., Горошкевич С.Н. Особенности развития латентных почек *Pinus sibirica* Du Tour // Укр. ботан. журн. 1997. Т. 54, № 3. С. 261–265.
18. Николаева С.А., Савчук Д.А. Вариабельность фоновое состояние кедр сибирского // Environ 2002. Измерения, моделирование и информационные системы как средства снижения загрязнений на городском и региональном уровне. Томск: ЦНТИ, 2002. Т. 2. С. 239–243.
19. Кирсанов В.А. Формирование и развитие кедровника зеленомошно-ягодникового на северном Урале // Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1976. С. 104–113.
20. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
21. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М.: Прометей МГПИ, 1989. Ч. 1. 102 с.
22. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B. et al. Ontogeny of a tree // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 12. С. 8–20.
23. Белостоков Г.П. Возрастные фазы в морфогенезе подроста древесных растений // Ботан. журн. 1981. Т. 66, № 1. С. 86–98.
24. Полевой В.В. Физиология растений. М.: Высшая школа, 1989. 464 с.
25. Красильников П.К. Придаточные корни и корневая система у кедр в Центральных Саянах // Ботан. журн. 1956. Т. 41, № 8. С. 1194–1206.
26. Бех И.А., Данченко А.М. Возрастная структура и прогнозируемая динамика зеленомошных и мелкотравно-зеленомошных кедровников средней тайги Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2007. № 1. С. 119–137.
27. Поварницын В.А. Кедровые леса СССР. Красноярск: Изд-во СибЛТИ, 1944. 220 с.
28. Крылов Г.В., Таланцев Н.К., Козакова Н.Ф. Кедр. М.: Лесная промышленность, 1983. 216 с.
29. Николаева С.А., Бех И.А., Савчук Д.А. Оценка этапов восстановительно-возрастной динамики темнохвойно-кедровых лесов по дендрохронологическим данным (на примере Кеть-Чулымского междуречья) // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 309. С. 180–184.