

УДК 58.08:581.14

С.А. Николаева, Д.А. Савчук

КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД И МЕТОДИКА РЕКОНСТРУКЦИИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ДЕРЕВЬЕВ И ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ

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

Аннотация. Предложен комплексный подход исследования развития растительных объектов разного уровня организации (особь, популяция, сообщество), в котором статические подходы и методы, существующие в лесоведении, популяционной экологии и морфологии растений, объединяются с дендрохронологическим методом исследования динамики древесных организмов. В результате этапы роста объекта, выделенные по ретроспективным данным временных рядов и серий вегетативной и генеративной сфер деревьев, совмещаются с этапами развития объекта, выделенными по его качественным признакам на момент наблюдения. Подход апробирован на примере ценопопуляций кедра сибирского из сообществ, представляющих собой наиболее типичный для Западно-Сибирской тайги восстановительно-возрастной ряд кедровников зеленомошных.

Ключевые слова: *Pinus sibirica*, подход и методика исследований, рост и развитие.

Растительным объектам разных уровней организации (особь, популяция, сообщество) свойственны изменения во времени под влиянием как внутренних, так и внешних факторов. При изучении динамики растительных объектов используются два основных метода: динамический и статический [1–4]. Первый метод возможен на постоянных пробных площадях, на которых проводятся периодические замеры различных параметров [3, 5]. Он дает реальное представление о динамике растительного объекта, но требует большой временной продолжительности реализации [1 и др.], особенно при изучении динамики долгоживущих видов древесных растений. Второй метод предполагает сравнительный анализ пространственных рядов и их трансформацию во временные [1, 3, 4, 6]. Он позволяет быстро наметить этапы развития особей, ценопопуляций и сообществ, но имеет определенную схематичность и допускает возможность ошибки. Большинство исследований возрастных изменений древесных объектов (онтогенез деревьев, возрастные изменения их популяций, восстановительно-возрастная динамика лесных сообществ) проведено с помощью статического метода [6–11 и др.].

Поэтому поиск новых подходов и методов изучения динамики растительных объектов имеет важное теоретическое и прикладное значение. Мы предлагаем совместно со статическими методами, т.е. методами трансформации пространственных рядов во временные, использовать дендрохронологиче-

ские методы с анализом различных временных рядов и серий (приросты ствола в высоту, по радиусу и площади кольца, динамика количества ежегодно образующихся побегов и генеративных органов и т.п.) [12, 13 и др.], поскольку эти методы позволяют не только ретроспективно учесть возрастные особенности роста и развития деревьев и их ценопопуляций в конкретном местообитании, но и точно датировать возникшие в прошлом изменения. Цель данной работы – предложить ретроспективный способ оценки этапов роста и развития древесных объектов (дерева, ценопопуляции, лесного сообщества): датировка их временных границ, установление их продолжительности, определение продуктивности.

Данный подход был апробирован на деревьях и ценопопуляциях кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) из сообществ одного восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных на юге подзоны средней тайги Западной Сибири (Кеть-Чулымское междуречье). Дополнительно привлекался материал из более южных районов (Обь-Томское междуречье и правобережье Томи), представленный лесными культурами, припоселковыми кедровниками и лесными сообществами с участием кедр разнотравного типа, а также кедровниками зеленомошными.

Ниже описывается комплексный подход исследования роста и развития древесных объектов, который включает в себя совокупность подходов и методик, существующих в лесоведении [6, 9–11], популяционной экологии, морфологии и морфофизиологии растений [2, 3, 7, 14, 15] и дендрохронологии [13, 16, 17 и др.], в том числе и в одном из ее разделов – репрохронологии [12]. При этом основное внимание уделяется анализу влияния внутренних факторов.

Периодизации возрастного развития растительных объектов на основе статических подходов разработаны достаточно хорошо. Выделение этапов развития растительных объектов (периоды и онтогенетические состояния дерева, типы ценопопуляций, периоды и фазы восстановительно-возрастной динамики лесных сообществ) в момент наблюдения обычно осуществляется по каким-либо качественным признакам. Онтогенетические состояния деревьев выделяются по морфологическим признакам и специфическому росту [2, 7, 15]. Отнесение ценопопуляции растений к тому или иному этапу ее возрастного развития осуществляется по форме ее онтогенетического спектра и рассчитанных на его основе показателей – индексов возрастности [2, 3] и эффективности [18]. Этапы восстановительно-возрастной динамики кедровников выделяются по эдификаторной роли и составу лесообразователей, морфоструктуре сообществ, интенсивности продукционного процесса, реге – по соотношению этапов онтогенеза совокупностей особей всех лесообразователей. В качестве границ между этапами авторы предлагают использовать смену доминантных или эдификаторных видов либо другие контрастные изменения в динамике сообществ, например изменения высоты или запаса древостоев [6, 9–11 и др.].

В онтогенезе деревьев кедр, развивающегося в составе сообществ восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных Кеть-Чулымского междуречья, нами было описано 3 периода (латентный, прегенеративный и генеративный) и 9 онтогенетических состояний [19, 20]. В разви-

тии ценопопуляций кедров выделено 4 типа (молодые, зреющие, зрелые и стареющие) [21], а в восстановительно-возрастном ряду кедровников зеленомошных – 3 периода (восстановления, стабилизации и распада первых послепожарных поколений) и 7 фаз развития [22].

Периодизации онтогенеза деревьев кедров и восстановительно-возрастного развития кедровников были дополнены анализом дендрохронологических данных генеративной и вегетативной сферы его деревьев и ценопопуляций.

Этапы роста: методика построения и анализ дендрохронологических рядов и серий. Ростовые процессы у деревьев за длительные промежутки времени чаще всего изучаются по годичным кольцам (рис. 1, А). Для лучшего выявления возрастных особенностей их роста ряды и серии радиального прироста преобразуются в ряды и серии прироста по площади поперечного сечения ствола (Z_S) [13, 16], т.к. динамика Z_S лучше отражает специфику накопления стволовой биомассы деревом в его онтогенезе и древостоем в течение восстановительно-возрастного развития лесных сообществ в конкретных лесорастительных условиях [23–25 и др.]. Общий характер возрастной кривой Z_S [23] имеет вид колокола или его части (см. рис. 1, Б). Для выделения на такой кривой участков со сходной динамикой изменения прироста используют математические приемы приведения криволинейных функций к прямолинейному виду, например логарифмирование [17, 26–30]. Возможность использования таких кривых роста, построенных в логарифмической и полулогарифмической системе координат, подтверждается наличием у живых организмов этапов с определенной скоростью роста, а также переходов между ними, когда скорость роста резко изменяется [29–33 и др.].

Кривая Z_S , построенная в полулогарифмической шкале, разбивается на отрезки со сходной динамикой изменения прироста (см. рис. 1, В). Каждый такой отрезок ограничен параллельными прямыми, которые проводятся по максимальным и минимальным значениям прироста (далее тренды, или тенденции, прироста). Пространство между ними представляет собой «коридор», ограниченный амплитудой колебаний Z_S (см. рис. 1, В, а–б). Такие отрезки кривой Z_S обычно однородны по закономерностям роста, т.е. по уровню (величина прироста, или скорость роста), темпу (угол наклона тенденций прироста к оси абсцисс, или ускорение роста) изменений или характеру флюктуаций (амплитуда и длина циклов) прироста. Они соответствуют этапам роста [13] изучаемого объекта. Линии регрессии в полулогарифмической системе координат обычно аппроксимируются уравнениями прямых:

$$\lg Z_S = a + bt,$$

где $\lg Z_S$ – десятичный логарифм Z_S ; t – время (в годах); a , b – коэффициенты регрессии.

Коэффициенты регрессии могут служить показателями динамики продуктивности деревьев и их ценопопуляций на разных этапах их роста.

Переход от одного этапа роста к другому сопровождается изменением формы кривой, когда на этом участке фиксируются изменения хотя бы одного из показателей однородности прироста, т.е. уровня (коэффициент a) и темпа (коэффициент b) изменений или характера флюктуаций (амплитуда и длина циклов) прироста.

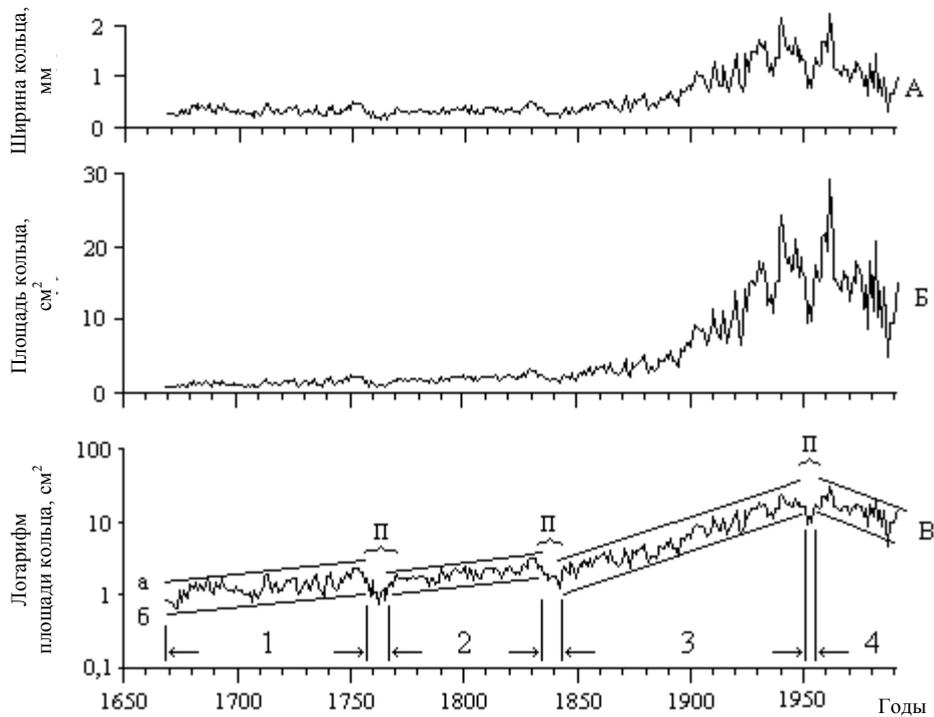


Рис. 1. Преобразование исходного древесно-кольцевого ряда в ряд прироста по площади поперечного сечения ствола: *A* – радиальный прирост, или ширина кольца ксилемы; *B* – прирост по площади поперечного сечения ствола, или площадь кольца ксилемы; *B* – десятичный логарифм прироста по площади сечения ствола; *a*, *б* – прямые (тенденции), проведенные по максимальным и минимальным значениям прироста соответственно; *1–4* – условные этапы роста, *П* – переход от одного этапа роста к другому. Вертикальными линиями показаны границы этапов роста и переходов между ними

Нами было выделено два типа переходов при смене тенденций Z_S : «кратковременный» и «долговременный» [19]. Тип I – «кратковременный» переход – переход от одной тенденции прироста к другой осуществляется без ее прерывания во времени, т.е. значения Z_S не выходят за рамки «коридора» хотя бы одной из соседних тенденций (рис. 2, *Ia–b*), и включает два подтипа: без наложения (*Ia*) и с наложением (*Ib*) соседних тенденций друг на друга. Тип II – «долговременный» переход – переход с прерыванием во времени двух соседних тенденций. При этом конец предыдущей и начало следующей тенденции разделены промежутком, на котором значения Z_S выходят за рамки «коридоров» обеих соседних тенденций, т.е. здесь зафиксированы начало и конец перехода (см. рис. 2, *IIc–i*). Этот тип включает три подтипа: без депрессии (*IIc*), с депрессией (*IId*) и с экспрессией (*IIi*) прироста.

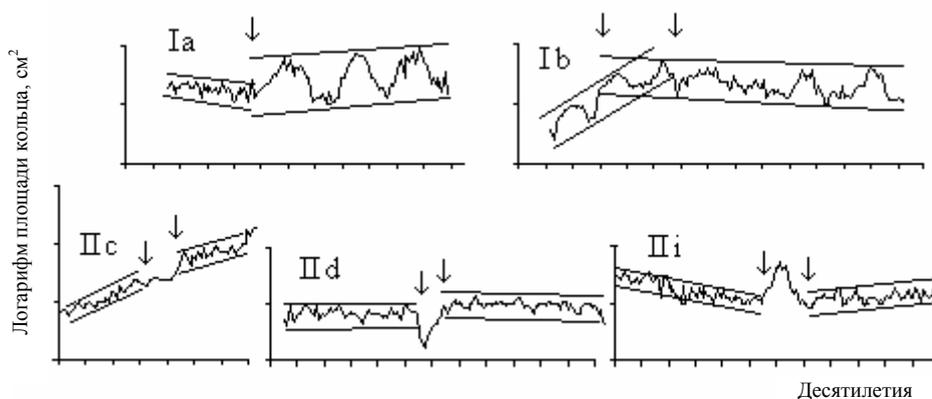


Рис. 2. Типы и подтипы переходов между этапами роста.

Типы: I – кратковременный, II – долговременный; подтипы: *a* – без перекрытия тенденций, *b* – с перекрытием тенденций, *c* – без изменения величины прироста, *d* – с депрессией, *i* – с экспрессией прироста. Остальные обозначения см. на рис. 1

Переходы одних отрезков кривой в последующие служат границами между этапами роста. В течение этих этапов отношения между средой и объектом определенным образом стабилизированы или меняются с некоторой постоянной скоростью, а переход от одного этапа роста к другому может означать сдвиг либо во внутренних механизмах роста, либо во внешних условиях [17, 26, 27, 30].

Преимущество таких графиков – быстрый графический анализ динамики роста объекта на качественном уровне с выделением этапов роста и границ между ними. Кроме того, такие графики по сравнению с графиками, представленными в арифметической шкале, позволяют анализировать без изменения масштаба возрастные ряды, значения которых отличаются друг от друга на несколько порядков, как, например, в рядах Z_s .

Дополнительно анализируются прирост в высоту, количество ежегодно образующихся в кроне побегов, динамика формирования генеративных органов и т.п. Два первых показателя восстанавливаются за небольшие отрезки времени из-за трудностей в их датировке вследствие частой гибели верхушечных побегов или постоянного естественного отмирания боковых побегов в нижней части кроны. Динамика последнего показателя у кедра восстанавливается последовательно год за годом по следам от шишек на коре и поперечных спилах каждого годичного побега модельных деревьев [12] до сотни последних лет.

Сопоставление результатов разных методик. В дальнейшем проводится сопоставление этапов развития дерева, ценопопуляции и сообщества в целом, выделенных по морфологическим признакам, с этапами роста дерева, ценопопуляции и древостоя, выделенными по дендрохронологическим данным. Теоретической предпосылкой для объединения вышеописанных подходов при изучении временных изменений систем разных уровней организации может служить представление о чередовании в их развитии устойчивых и

критических состояний. Устойчивые состояния предполагают сохранение качественно определенной системы или ее восстановление после нарушений, а также постоянство интенсивностей процессов во времени. Критические состояния предполагают изменения структуры и реакции на внешние воздействия [4, 34]. При этом наблюдаются определенные соответствие и степень синхронности между ростом и развитием различных частей дерева, между ростом и развитием отдельных компонентов (деревьев) в сообществе и развитием сообщества как единого целого [6, 13, 14, 29, 30].

Предварительно нами были установлены особенности роста (по данным Z_S) отдельных деревьев и их совокупностей на разных этапах их развития, изменения этого роста и причины (внутренние и внешние), их вызвавшие. При изучении объектов **организованного уровня** нами учитывалось следующее. При возрастном развитии растения и увеличении его размеров прогрессивно увеличиваются его требования к факторам внешней среды [35], переход дерева в каждое последующее состояние возможен при наличии условий среды, определяющих оптимальное протекание процессов роста и развития [36]. То есть если речь идет о смене этапов роста в связи с возрастным развитием дерева, то предполагается и адекватное увеличение ресурсов среды. При наличии необходимых и достаточных для роста и развития растений условий окружающей среды они полностью проходят свой онтогенез. При этом деревья нормального и пониженного уровня жизнеспособности будут иметь вполне определенные соотношения между скоростями роста их различных частей, а при переходе от одного онтогенетического состояния к другому эти соотношения также будут изменяться.

В частности, у деревьев кедра прослеживаются связи между этапами роста ствола и интенсивностью формирования кроны, между этапами роста ствола и началом и интенсивностью плодоношения (рис. 3). Следует отметить, что смена тенденций прироста ствола отражает не появление нового морфологического признака (например, первый боковой побег, первые зачатки и шишки) как такового, по которым обычно диагностируют переход дерева в следующее онтогенетическое состояние, а другой уровень образования этих структур. У иматурных особей – это регулярное и массовое образование боковых побегов и, как следствие, экспоненциальное нарастание биомассы кроны; у молодых генеративных – не единичное, а более или менее регулярное и массовое заложение и формирование женских шишек. Анализ материала показал, что если у деревьев кедра нормальной и отчасти пониженной жизнеспособности оба эти процесса совпадают по времени или незначительно отличаются друг от друга, то у них по переходу от одного этапа роста к другому можно диагностировать переход к следующему этапу развития, т.е. смену онтогенетического состояния. У деревьев кедра низкой жизнеспособности образование новых структур является единичным и нерегулярным, и переход от одного этапа роста к другому, если он обнаруживается, не может служить диагностическим признаком начала следующего онтогенетического состояния.

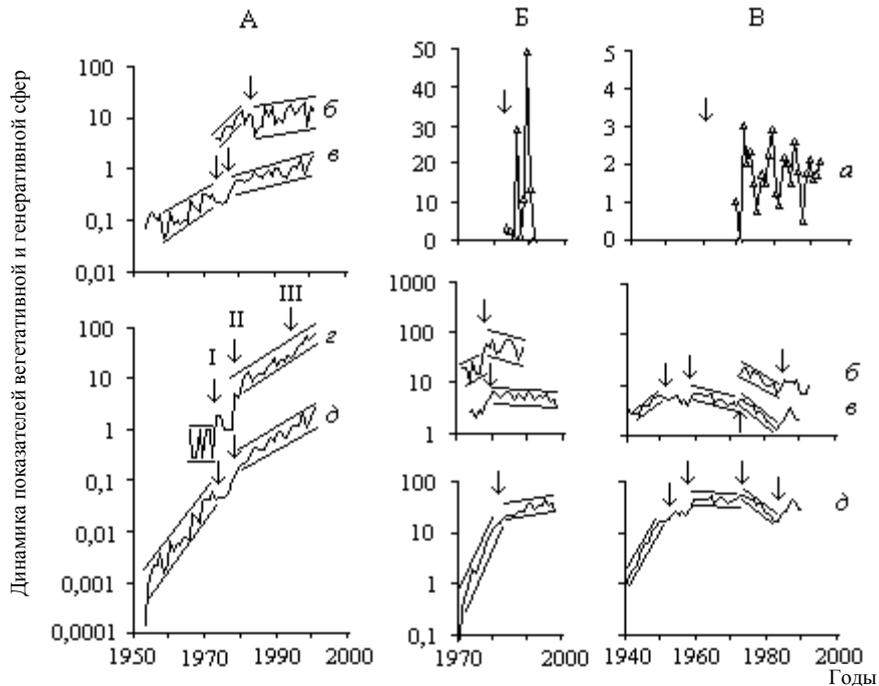


Рис. 3. Динамика показателей вегетативной и генеративной сфер деревьев кедра сибирского в подзоне южной тайги: иматурной особи в березняке (А), молодых генеративных особей в лесных культурах (Б) и припоселковом кедровнике (В): а – количество зачатков шишек, шт./дер. (А) и шт./поб. (Б); б – прирост в высоту, см; в – по радиусу, мм; z – количество вновь образованных годичных побегов, шт./дер.; д – прирост по площади поперечного сечения ствола, см². Вертикальными стрелками показаны границы этапов роста (б, в, д), начало заложения шишек (а) и начало регулярного появления годичных побегов I–III порядков ветвления (z). Отсутствие боковых побегов в логарифмической шкале условно принято за 0,3. Остальные обозначения см. на рис. 1

У деревьев кедра разных онтогенетических состояний нами выявлены следующие закономерности динамики логарифма Z_s . У особей прегенеративного и начала генеративного периодов одной ценопопуляции, имеющих близкий возраст и одно онтогенетическое состояние, наблюдается весь спектр тенденций прироста – от положительной до отрицательной. Абсолютные величины прироста и углы наклона их тенденций зависят от размеров и жизненного состояния молодых особей и, как правило, диагностируют отсутствие или наличие угнетения в данный период роста, его степень и длительность [19, 37, 38], т.е. отражают фитоценоотические взаимоотношения.

Особь прегенеративного периода, имевшие положительные тенденции прироста, обычно успешно развиваются и переходят в следующее онтогенетическое состояние. Особи с отрицательными тенденциями прироста, как правило, погибают еще до перехода в него. Поэтому на возрастных графиках

у деревьев определенного онтогенетического состояния отрезки, соответствующие предыдущим состояниям, обычно имеют положительные тенденции прироста. Особи кедра с отрицательными тенденциями прироста могут перейти в следующее онтогенетическое состояние, если у них эти тенденции были относительно непродолжительными и сменились на положительные в результате улучшения условий существования, например при выпадении из состава древостоя угнетавших их листовенных деревьев в ходе восстановительно-возрастного развития кедровников [19, 22].

Характерной особенностью роста молодых генеративных деревьев нормальной и пониженной жизненности из ценопопуляций, имеющих различные историю развития и лесорастительные условия, является наличие разнонаправленных тенденций: от слаболожительной до отрицательной. В кедровниках зеленомошных с естественным ходом развития обнаружены слаболожительные, нулевые или слабоотрицательные тенденции, в припоселковых кедровниках разнотравных, сформировавшихся в результате вмешательства человека в ход развития, – обычно отрицательные [19, 39].

У деревьев кедра генеративного периода (зрелые и старые деревья) прирост обычно стабилизируется: тенденции Z_S близки к нулевым. Если же у них наблюдаются стабильно высокие положительные или отрицательные тенденции прироста с большим углом наклона, то нередко это указывает на долговременные изменения внешних факторов (климата, лесорастительных условий и т.п.) либо на прогрессирующее снижение ростовых процессов в конце онтогенеза [19, 22]. Кроме того, различные абсолютные величины прироста, реже углы наклона их тенденций, связаны с разной степенью развития (жизненности, продуктивности) взрослых деревьев [23, 37, 39 и др.].

В целом у деревьев кедра максимальные значения скорости роста (абсолютные значения прироста) могут наблюдаться в любом из состояний генеративного периода, максимальное ускорение роста (температура прироста, или угол наклона тенденций) – в любом из состояний прегенеративного периода, а одновременно высокие и скорость, и ускорение роста – обычно в конце виргинильного состояния.

Особенностью всего жизненного цикла развития растений является увеличение длительности каждого последующего онтогенетического состояния [2, 8]. Аналогичная тенденция наблюдается и в длительности этапов роста у деревьев кедра нормальной и пониженной жизненности, т.е. удлинение во времени каждого последующего его этапа. При этом молодые особи (ювенильные и имматурные) по сравнению со взрослыми деревьями (виргинильные и генеративные), вышедшими в верхний ярус древостоя, отличаются более короткими по длительности этапами роста (5–30 лет у молодых деревьев и 40–125 лет у взрослых) и переходами между ними (1–10 и 1–25 лет соответственно) [19].

Закономерная длительность этапов роста и этапов развития, обусловленная внутренними (возрастные особенности накопления биомассы) факторами, сокращается или удлиняется под воздействием внешних факторов. Поэтому в зависимости от конкретных лесорастительных и фитоценологических условий у деревьев кедра соотношение этапов роста и этапов развития (онто-

генетических состояний) может быть различным. У особей нормальной и пониженной жизненности (при средней скорости роста) одному этапу развития может соответствовать несколько этапов роста (1–5) и переходов между ними. У особей повышенной жизненности, например в лесных культурах (при высокой скорости роста, особенно в начале жизни дерева), их развитие протекает быстрыми темпами на фоне одной или нескольких близких тенденций прироста, т.е. одному этапу роста дерева может соответствовать несколько онтогенетических состояний (2, 3). У особей низкой (сублетальной) жизненности (при низкой скорости роста) развитие замедляется, и, в конечном счете, растения гибнут, а абсолютные значения ростовых параметров практически не отличаются от таковых предыдущего онтогенетического состояния или даже резко снижаются. Этапы роста и этапы развития у таких особей обычно диагностируются с трудом.

При изучении объектов **популяционного и фитоценологического уровней** нами учитывалось следующее. Жизненный цикл древесных растений проходит в составе лесных сообществ, поэтому выделяемые качественные этапы будут отражать не только внутренние закономерности роста и развития отдельных организмов, но и «общие для всех растений особенности онтоценогенеза и состояния сообществ в целом» [6. С. 171], т.е. влияние главным образом факторов популяционного и фитоценологического уровней [7, 40]. Границы этапов роста, выявленные для отдельных деревьев, будут маркировать определенные события в жизни деревьев и древостоев и, соответственно, и лесных сообществ в целом [13]. При этом смены этапов роста (на графиках точки перегиба скорости роста [27, 30]) у деревьев близкого возраста из одной ценопопуляции могут осуществляться как синхронно, так и асинхронно. Синхронная смена этапов роста у большинства деревьев совпадает по времени с изменением других параметров древостоя, например его густоты [13, 30]. Поэтому особенности роста и развития деревьев и ценопопуляций кедров сибирского, как биологически и экологически главного лесообразующего вида кедровников Западно-Сибирской равнины, будут отражать основные особенности восстановительно-возрастной динамики этих лесов.

В исследованных нами сообществах взрослые деревья кедров разного фитоценологического положения растут и развиваются достаточно синхронно по времени [19]. В многолетней динамике это проявляется в сходных колебаниях прироста деревьев разного диаметра и близких по времени переходах от одного этапа роста к другому у большинства деревьев (рис. 4). При этом деревья кедров одного поколения из сообществ восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных обычно представлены одним или двумя соседними онтогенетическими состояниями [21]. Из 18 обследованных ценопопуляций кедров, средний возраст первого послепожарного поколения которых увеличивается с 80 до 390 лет, в 12 ценопопуляциях подавляющее большинство (90–100%) деревьев имеют одно онтогенетическое состояние, в 5 ценопопуляциях деревья имеют два, и в 1 ценопопуляции – три онтогенетических состояния с близкими долями их участия.

Факторы, влияющие на развитие ценопопуляций растений, могут быть как синхронизирующими, так и десинхронизирующими. При синхронизации они

действуют массово, при десинхронизации – точечно, единично [40–42]. Внутренними факторами синхронизации смены этапов роста у деревьев одной ценопопуляции могут быть закономерности в накоплении биомассы деревьями в ходе их онтогенеза и перестройка структуры сообществ при восстановительно-возрастном развитии кедровников. Такие смены отражают «одномоментные» и «массовые» изменения в фитоценологических отношениях между видами и в экологической обстановке в лесу, т.е. при переходе от одного этапа развития сообщества к другому. В результате большинство деревьев кедра практически одновременно переходит в следующее онтогенетическое состояние.

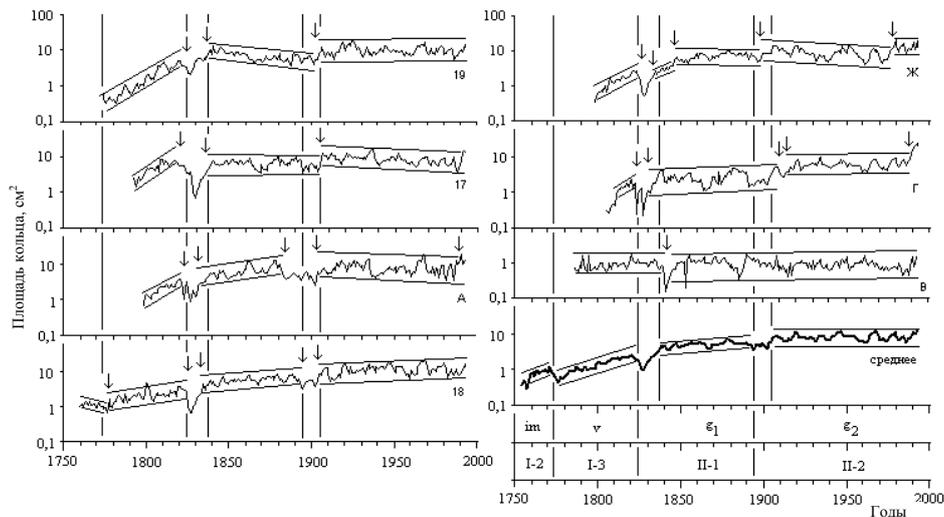


Рис. 4. Динамика прироста по площади поперечного сечения ствола деревьев кедра в 240-летнем кедровнике зеленомошном: господствующих (диаметр ствола выше среднего, слева), угнетенных (диаметр ствола ниже среднего, справа) и среднее для совокупности деревьев ($n=15$, справа внизу). Стрелками показаны границы этапов роста и переходов для отдельных деревьев, вертикальными линиями – для совокупности деревьев. Онтогенетические состояния большей части деревьев ценопопуляции: *im* – имматурное; *v* – виргинильное; *g₁* – молодое генеративное; *g₂* – зрелое генеративное. Разбивка на периоды (I–II) и фазы (1–3) восстановительно-возрастной динамики дана по [22]

На внутренние закономерности роста накладываются внешние факторы (цикличность солнечной активности, периоды существенных изменений климата, другие массовые воздействия и т.п.) [19, 37, 38 и др.], которые на разных временных отрезках развития деревьев и лесных сообществ синхронизируют их рост по-разному. Смена этапов роста и этапов развития наиболее синхронно осуществляется у взрослых генеративных деревьев, менее синхронно – у молодых, что, по-видимому, связано с изменением доли вклада факторов разного масштаба (климатических, фитоценологических и т.д.) в их рост.

Если деревья находятся в самом конце какого-либо этапа роста, то достаточно сильные внешние воздействия могут ускорить или притормозить пере-

ход от этого этапа роста к следующему у большинства деревьев сообщества, тем самым синхронизируя его. Например, переходы по типу Pd у деревьев кедра, наблюдавшиеся в 1820–30-х гг. в 240-летнем кедровнике Кеть-Чулымского междуречья (см. рис. 4), соответствуют завершению I (восстановление кедровников) и началу II (стабилизация их роста) периода восстановительно-возрастной динамики кедровников. Они совпадают с пониженными значениями индексов радиального прироста деревьев в Сибирской Субарктике и высокогорье Алтае-Саянской горной страны и связываются с пониженными значениями летних температур этих районов [43–44]. При этом внешние факторы, по-видимому, влияют на рост деревьев как напрямую через изменение их прироста, так и косвенно через изменение состава сообществ в результате сохранения или гибели отдельных деревьев.

Относительно благоприятные условия слабо синхронизируют такие переходы у деревьев в сообществе. Переходы, наблюдавшиеся на рубеже XIX–XX вв. в этом же кедровнике (см. рис. 4), соответствуют границе между первой и второй фазами II периода восстановительно-возрастной динамики кедровников, когда завершается распад листового полога и доминирование переходит к кедру. Поскольку внешние, главным образом климатические, условия в это время практически не лимитировали рост, то у деревьев наблюдалось большее разнообразие типов переходов (Ia , Pd , Pc), а времени, в течение которого этот переход осуществился у большей части деревьев ценопопуляции, потребовалось больше, чем в первом случае.

Аналогичные понижения температур при их воздействии на деревья и сообщества кедра, находящиеся в относительно устойчивом состоянии, в пределах одного этапа роста и развития, обычно не вызывают существенного изменения текущего прироста деревьев, который остается в границах существующего «коридора» тенденций этого этапа роста и не приводит к его смене.

Учитывая вышеизложенное, можно считать, что этапы роста и этапы развития растительного объекта являются его устойчивыми состояниями, а переходы между ними – неустойчивыми. В последнем случае внешние воздействия могут сильнее изменять те или иные параметры объекта. Смена этапов роста у дерева или сообщества осуществляется при их внутренней готовности к такой смене, а внешние факторы, если они воздействуют массово, только синхронизируют такие смены.

Датировка границ и установление продолжительности этапов развития древесных объектов по ретроспективным данным. Совместный анализ особенностей динамики показателей роста и генеративной деятельности деревьев кедра и их ценопопуляций [19, 37–39], закономерностей их онтогенеза [19, 20] и восстановительно-возрастной динамики кедровников [6, 22] позволяет идентифицировать этапы роста (однородные тенденции Z_S) с определенными онтогенетическими состояниями эдификатора и этапами развития сообщества, а переходы – с границами между ними. При этом синхронность в смене этапов роста представительного количества деревьев ценопопуляции может использоваться как один из диагностических признаков изменения онтогенетического состояния большинства неугнетенных деревьев в сообществе.

стве, а также перехода к следующему этапу формирования лесного сообщества (см. рис. 4). В итоге ретроспективно датируются границы онтогенетических состояний деревьев и этапов развития сообществ и, следовательно, определяется их продолжительность в конкретных условиях местопроизрастания. В частности, определена продолжительность онтогенетических состояний деревьев кедров и периодов и фаз восстановительно-возрастного развития кедровников зеленомошных Кеть-Чулымского междуречья (табл. 1, 2).

Таблица 1

Длительность этапов онтогенеза деревьев кедров сибирского из сообществ восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных Кеть-Чулымского междуречья (в пределах Томской области)

Онтогенетическое состояние (индекс)	Продолжительность состояния первого послепожарного поколения, лет	Возраст окончания состояния, календарных лет
Прегенеративный период	70–160	70–160
3. Предъювенильное (<i>p</i>)	3–4*	3–4*
4. Ювенильное (<i>j</i>)	(3) 5–15 (25)	5–15 (25)**
5. Имматурное (<i>im</i>)	25–50	38–60
6. Виргинильное (<i>v</i>)	30–80	70–115 (160)
Генеративный период	290–300 (360)	400–460 (520)
7. Молодое генеративное (<i>g</i> ₁)	50–90	150–200 (250)
8. Зрелое генеративное (<i>g</i> ₂)	90–110	270–320
9. Старое генеративное (<i>g</i> ₃)	80–150	400–460 (520)
Весь онтогенез	400–460 (520)	400–460 (520)

* – месяцев; ** – в скобках дан максимальный возраст.

Таблица 2

Длительность этапов восстановительно-возрастной динамики кедровников зеленомошных Кеть-Чулымского междуречья (в пределах Томской области)

Этапы (периоды и фазы) развития лесных сообществ	Онтогенетические состояния 1-го послепожарного поколения кедров	Продолжительность этапа, лет	Время окончания этапа, календарных лет*
I – восстановление		110–160	110–160
I–1	sm, p, j, im	15–20	15–20
I–2	im, ед. v	50–80	70–100
I–3	v, ед. g ₁	40–60	110–160
II – стабилизация		170–180	290–300
II–1	g ₁ v, ед. g ₂	50–60	150–200
II–2	g ₂ ед. g ₃ , g ₁ и g ₂ /v	100–120	290–300
III – распад		120–140 (200)	460 (520 и более)
III–1	g ₃ ед. g ₃ /v	80	370–380
III–2	g ₃ ед. g ₃ /v	40–60 (110)	460 (520 и более)

* – с момента пожара. Онтогенетическое состояние: sm – семена, p – предъювенильное, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – зрелое генеративное, g₃ – старое генеративное, g₂/v, g₃/v – взрослое вегетативное и «мужское» генеративное.

Таким образом, предложенный комплексный подход реконструкции развития деревьев и древостоев объединяет в себе подходы и методики, существующие в лесоведении, популяционной экологии, морфологии растений и дендрохронологии. Он позволяет оценивать этапы роста и этапы развития древесных объектов (особь, популяция, сообщество): датировать границы этапов, определять их продолжительность, качественно и количественно описывать каждый этап и весь жизненный цикл дерева и лесного сообщества.

Литература

1. Александрова В.Д. Динамика растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 300–447.
2. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
3. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. М.: МГПИ, 1986. 74 с.
4. Экосистемы в критических состояниях. М.: Наука, 1989. 155 с.
5. Рысин Л.П., Вакуров А.Д., Павлова В.Ф. Значение постоянных пробных площадей в лесоводственных исследованиях // Лесоведение. 1981. № 1. С. 60–66.
6. 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.
7. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B. et al. Ontogeny of a tree // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 12. С. 8–20.
8. Восточноевропейские широколиственные леса / Р.В. Попадюк, А.А. Чистякова, С.И. Чумаченко и др. М.: Наука, 1994. 364 с.
9. Кирсанов В.А. Формирование и развитие кедровника зеленомошно-ягодникового на северном Урале // Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и Зауралье. Свердловск: УНЦ СО АН СССР, 1976. С. 104–113.
10. Костюченко И.С. Динамика темнохвойно-кедровых лесов в Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 1977. 24 с.
11. Седых В.Н. Формирование кедровых лесов Приобья. Новосибирск: Наука, 1979. 11 с.
12. Воробьев В.Н., Горошкевич С.Н., Савчук Д.А. Ретроспективное изучение динамики половой репродукции кедрового сибирского // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 33–34.
13. Фильрозе Е.М. Выявление и оценка этапов роста деревьев и насаждений // Дендрохронологические методы в лесоведении и экологическом прогнозировании. Иркутск, 1987. С. 206–208.
14. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Высшая школа, 1977. 288 с.
15. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М.: Прометей, 1989. Ч. 1. 102 с.
16. Cilliers A.C., Wyk J.H. van. A mathematical expression for the growth of trees in their dependence on time and density of stocking // Annals of the University of Stellenbosch. Section A. 1938. Vol. 16, № 2. P. 1–36.
17. Фильрозе Е.М. К методике исследования динамики роста деревьев и насаждений // Лесоведение. 1967. № 2. С. 74–79.
18. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
19. Николаева С.А., Савчук Д.А. Биологические и экологические факторы роста кедрового сибирского в бассейне среднего течения Оби // Эколого-биогеохимические исследования в бассейне Оби. Томск: РАСКО, 2002. С. 328–350.

20. Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. Онтогенез кедр сибирского в условиях Кеть-Чулымского междуречья // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2008. № 3 (4). С. 24–34.
21. Николаева С.А. Онтогенетическая структура ценопопуляций кедр сибирского в сообществах восстановительно-возрастного ряда кедровников зеленомошных Кеть-Чулымского междуречья // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2009. № 1 (5).
22. 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) // Вестн. Том. гос. ун-та. 2007. № 11. С. 180–184.
23. Гортинский Г.Б. Опыт анализа погодичной динамики продуктивности еловых древостоев в биогеоценозах южной тайги // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. Л.: Наука, 1969. С. 33–49.
24. Алексеев А.С., Лайранд Н.И. К методике дендрозкологического анализа // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 10. С. 103–107.
25. Уткин А.И. Биологическая продуктивность лесов (методы изучения и результаты) // Лесоведение и лесоводство. М., 1975. Т. 1. С. 9–189.
26. Синнот Э. Морфогенез растений. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1963. 603 с.
27. Фильрозе Е.М., Шмелькова Т.М. Динамика роста деревьев и некоторые приемы ее математического описания // Экология. 1971. № 2. С. 15–26.
28. Зуссман М. Биология развития. М.: Мир, 1977. 301 с.
29. Терсков И.А. Роль теоретических и экспериментальных исследований динамики роста биологических объектов в охране биосферы // Исследования динамики роста организмов. Новосибирск: Наука, 1981. С. 3–9.
30. Ваганов Е.А., Терсков И.А. О количественных закономерностях индивидуального роста деревьев // Анализ динамики роста биологических объектов. М.: Наука, 1978. С. 15–27.
31. Терскова М.И. Ступенчатое параболическое уравнение роста зародышей птиц // Анализ динамики роста биологических объектов. М.: Наука, 1978. С. 5–15.
32. Терскова М.И. О количественных изменениях морфометрических показателей постнатального роста человека // Исследования динамики роста организмов. Новосибирск: Наука, 1981. С. 138–149.
33. Терсков И.А., Ваганов Е.А. Закономерности роста чешуи и анализ особенностей возрастных и сезонных изменений линейного роста рыб // Анализ динамики роста биологических объектов. М.: Наука, 1978. С. 92–105.
34. Кулагин Ю.З. Индустриальная дендрозкология и прогнозирование. М.: Наука, 1985. 118 с.
35. Казарян В.О. Физиологические основы онтогенеза растений. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1959. 426 с.
36. Веретенников А.В. Основные физиологические процессы и условия внешней среды в онтогенезе древесных растений // Лесн. журн. 1992. № 5. С. 9–14.
37. Николаева С.А., Савчук Д.А., Петрова Е.А. Динамика роста и развитие *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) в лесных культурах // Раст. ресурсы. 2006. Т. 42, вып. 2. С. 1–17.
38. Бех И.А., Николаева С.А. Оценка жизненного состояния кедрового подростка, освобожденного из-под полога лиственных пород // Лесн. хоз-во. 2008. № 5. С. 21–23.
39. Николаева С.А., Савчук Д.А. Вариабельность фонового состояния кедр сибирского // *Environm* 2002. Измерения, моделирование и информационные системы как средства снижения загрязнений на городском и региональном уровне. Томск: ЦНТИ, 2002. Т. 2. С. 239–243.
40. Малоквасов Д.С. Проблемы и пути развития дендроклиматических исследований в кедрово-широколиственных лесах Дальнего Востока // Дендрохронология и дендроклиматология. Новосибирск: Наука, 1986. С. 21–33.
41. Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 1985. 94 с.

42. Кашулин П.А., Калачева Н.В. Слабые экологические связи и синхронизация природных процессов в Субарктике. М.: Наука, 2006. 143 с.
43. Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
44. Ойдунаа О.Ч., Ваганов Е.А., Наурызбаев М.М. Длительные изменения летней температуры и радиальный рост лиственницы на верхней границе леса в Алтае-Саянской горной стране // Лесоведение. 2004. № 6. С. 14–24.

Nikolaeva Svetlana A., Savchuk Dmitry A. Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems (IMCES, SB RAS), Tomsk. Comprehensive approach and methods for the growth reconstruction and development of trees and forest community. Comprehensive approach is offered for study of development of plant objects of various level of organization (individual, population, and community). The statistic methods are combined with dendrochronological. The stages of the object growth identified by vegetative and generative time series are combined with the stages of the object development identified by qualitative parameters at the observation moment. The approach is tested on *Pinus sibirica* coenopopulations from the most typical in the West Siberian taiga *Pinus sibirica* communities.

Key words: *Pinus sibirica*, approach and method of study, growth and development.