

УДК 581.412+582.475.4+(235.222)

doi: 10.17223/19988591/22/8

С.А. Николаева, Д.А. Савчук

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск)

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ КЕДРА СИБИРСКОГО
(*Pinus sibirica* Du Tour) В ВЫСОКОГОРНЫХ ЛЕСАХ
СЕВЕРО-ЧУЙСКОГО ХРЕБТА:
1. Морфологический аспект**

Работа выполнена при поддержке
Программы фундаментальных исследований СО РАН (проект VII.63.1.4).

В верхней части лесного пояса Северо-Чуйского хребта Центрального Алтая (горно-ледниковый бассейн Актру) основной жизненной формой кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) является прямостоячее одноствольное одно- и многовершинное дерево. Здесь же встречаются другие морфологические формы: (1) деревья и «живые» пни с мощными ветвями-канделябрами, (2) «живой» валежник, (3) кустовидная форма, (4) стланиковидные образования. Их появлению способствуют такие условия и факторы, как высокая интенсивность освещения, резкие перепады суточных и межсезонных температур, сели и лавины, уклон каменистой поверхности, сердцевинные гнили ствола, поверхностная корневая система, соприкосновение ветвей с рыхлым и влажным субстратом. Совмещение у кедра сибирского в пределах одной особи основной жизненной формы и связанных с ней структур, которые потенциально являются последующими вегетативными поколениями, может рассматриваться в качестве одной из адаптаций для самоподдержания его популяций.

Ключевые слова: морфологические формы; верхняя часть горно-лесного пояса; Северо-Чуйский хребет; Центральный Алтай; кедр сибирский.

Введение

Условия существования, как известно, влияют на рост и развитие растений. Их ухудшение вызывает разнообразные приспособительные реакции у древесных организмов. Закономерности в изменении размеров, фенологии, скорости и характера роста, репродукции и воспроизводства хвойных деревьев описаны в литературе на лесотундровой, лесостепной, ветробоной границах леса, но наибольшее количество исследований касается его высотной границы [1–12 и др.]. При этом установлено, что первоначально у растений сдвигаются сроки начала и окончания фенологических фаз, изменяются скорости роста отдельных частей организма и характер ветвления, в дальнейшем – размеры и форма ствола и кроны (уменьшаются высота дерева и протяженность кроны, увеличивается диаметр) дерева, а при

переходе в лесотундровый экотон – жизненная форма. В самоподдержании ценопопуляций снижается роль семенного и усиливается роль вегетативно-го воспроизводства.

Виды хвойных являются основными лесообразователями в таежной зоне Сибири и имеют жизненную форму прямостоячего дерева. При приближении к климатическим границам еще в лесном поясе или зоне появляются, постепенно увеличивая свое присутствие, особи переходных форм роста этих же видов [8, 10, 13 и др.]. А наибольшее разнообразие жизненных и морфологических форм видов хвойных наблюдается в лесотундровых экотонах. Эти формы неоднократно описаны на границах леса, в основном на высотной [1–3, 14–20 и др.]. Иными словами, переходные формы роста деревьев закономерно появляются при приближении к климатическим границам [4].

В верхней части лесного пояса Северо-Чуйского хребта ответная реакция деревьев на воздействие комплекса внешних факторов проявляется в основном в виде изменения количественных параметров роста [12, 21]. Одновременно появляются первые качественные изменения в строении особей, приводящие к образованию переходных форм. Участие особей таких морфологических форм здесь незначительно, но они являются одним из диагностических признаков близости климатических границ леса в данном районе.

Цель исследования – описать разнообразие морфологических форм кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в верхней части лесного пояса Северо-Чуйского хребта Центрального Алтая (на примере горно-ледникового бассейна Актру).

Материалы и методики исследования

Район исследования – северный макросклон Северо-Чуйского хребта Центрального Алтая, верховья р. Актру (50°04' с.ш., 87°45' в.д.). Максимальная абсолютная высота – 4 075 м. В районе имеется большой массив оледенения. Климат резкоконтинентальный. Он, по данным метеостанции Актру (2 150 м), характеризуется низкими среднегодовыми (–5,2°C) и летними (7,7–9,6°C в июне–августе) температурами воздуха, коротким вегетационным периодом, высокими значениями суммарной солнечной радиации, особенно в летние месяцы (около 540 МДж/м²), и количества осадков (около 560 мм) [21, 22 и др.].

К неблагоприятным погодно-климатическим факторам в изучаемом районе можно отнести (1) короткий вегетационный период, (2) резкие перепады сезонных и суточных температур и освещения, высокую вероятность заморозков и снегопадов в течение всего лета, (3) высокие значения ультрафиолетовой радиации. Кроме того, к экологическим факторам, прямо или косвенно влияющим на рост и развитие древесной растительности, относятся (1) ледники, периодически спускающиеся ниже верхней границы лесного пояса, (2) землетрясения, сели, обвалы и т.п., (3) каменистость субстрата, (4) пожары.

Объект исследования – особи кедр сибирского, произрастающие в коренных сообществах верхней части лесного пояса. Термическая и эдафическая верхние границы сомкнутых лесов из кедр сибирского и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в этом районе поднимаются до высоты 2 220–2 300 м над ур. м., групп деревьев, образующих лесные микрогруппировки, – 2 390 м, отдельных деревьев – 2 420–2 475 м [23]. Коренные леса сохранились на высотах от 2 150–2 100 до 2 300 м. Они представлены в основном лиственнично-кедровыми абсолютно-разновозрастными древостоями, возраст кедр в которых доходит до 600 лет [21].

Крона деревьев рассматривалась нами как сложная система, элементы (подсистемы) которой описывались как самостоятельные единицы (или макроморфологические единицы, по Л.Е. Гацук [24]) с учетом их положения друг относительно друга и происхождения (первичное или вторичное). У разных частей таких особей измеряли высоту и диаметр стволов, описывали крону (размеры, форма, густота), отмечали наличие женских и мужских генеративных органов и их положение в кроне, брались керны в основании таких единиц для определения их возраста. По совокупности признаков, установленных ранее для кедр [21, 25, 26], определяли онтогенетическое состояние. Всего было обследовано более 200 модельных экземпляров.

Результаты исследования и обсуждение

В лесных сообществах верхней части лесного пояса Северо-Чуйского хребта, так же как в таежной зоне Западно-Сибирской равнины [25–28], основной жизненной формой кедр является прямостоячее дерево (одно- или малоствольное, одно- или многовершинное). Средняя высота деревьев, формирующих верхний полог в разных сообществах, составляет 11–22 м, средний диаметр – 42–78 см [21]. В равнинных лесах в кроне кедр выделяют первичную и вторичную части. Их основу составляют первичные скелетные ветви, развившиеся из обычных почек возобновления, и вторичные элементы в виде мощных «пучков», появившиеся из латентных почек в нижней части ствола соответственно [27, 29]. С увеличением возраста дерева нижняя часть ствола оголяется, а первичные элементы замещаются вторичными (рис. 1, А). В сообществах верхней части лесного пояса основу кроны составляют скелетные ветви первичной кроны (рис. 1, Б). Вторичные системы ветвления в виде мощных «пучков» не получают развития, как в равнинных таежных лесах. Здесь «пучки», как правило, имеют вид слабоветвящихся длинных плетевидных осей. Они аналогичны таковым у деревьев субальпийских кедровников паркового типа Семинского хребта Центрального Алтая [11] и развиваются на стволе и скелетных ветвях (оси первого порядка).

В районе исследований у деревьев, растущих в разреженных сообществах и одиночно, скелетные ветви, появившиеся в нижней части ствола еще в молодости, могут сохраняться до глубокой старости. У зрелых и старых

генеративных деревьев эти ветви направлены под углом вниз. По периферии кроны их концы часто изменяют направление роста на близкое к ортотропному, а сама ветвь в средней части может быть изогнута и касаться земли. Так, на одной из таких обследованных ветвей, собственный возраст которой равен 260 годам, имелись макро- и микростробилы: на оси 1-го порядка – женские, на осях 2–4-го порядков – мужские. Шишки на ней закладывались более 80 лет подряд.

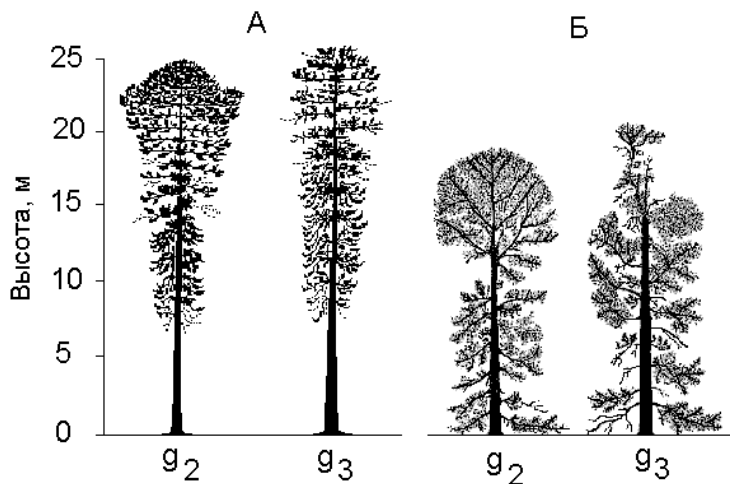


Рис. 1. Основная жизненная форма (прямостоячее одноствольное дерево) кедра сибирского в таежной зоне Западно-Сибирской равнины (А) и в верхней части лесного пояса Северо-Чуйского хребта (Б). Онтогенетические состояния:

g_2 – зрелое генеративное, g_3 – старое генеративное.

Рисунки воспроизведены по [25] (А) и [21] (Б)

Такие деревья, т.е. деревья меньшей высоты, с другими соотношениями размеров ствола и кроны, по сравнению с деревьями равнинных таежных лесов и с низкоопущенной кроной, описаны как горная форма (*f. coronans*) на абсолютных высотах 1 500–1 900 м, подгольцовая форма (*f. nana*) – на 1 900–2 000 м и отчасти гольцовая форма (*f. humistrata*) кедра сибирского – на 2 000–2 100 м в Северо-Восточном Алтае [5, 30]. Их высота у верхней границы снижается до 2–5(6) м как в верховьях р. Актру Северо-Чуйского хребта [20] и на Семинском хребте [11] Центрального Алтая, так и на хребте Хамар-Дабан Восточной Сибири [14] и восточном склоне Приполярного Урала [1].

Для деревьев кедра из сообществ верхней части лесного пояса изучаемого района характерны самые разнообразные вариации основной жизненной формы: дерево – прямостоячее и наклоненное, обычно одноствольное и реже малоствольное, одновершинное и многовершинное; крона от симметричной до неправильной и флагообразной формы. Кроме того, в отличие

от равнинных лесов здесь встречаются такие переходные морфологические формы, как (1) дерево или «живой» пенёк с мощными ветвями-канделябрами, (2) «живой» валежник, (3) кустовидная форма, (4) стланиковидное образование в нижней части ствола прямостоячего дерева.

Особь с ветвями в форме канделябра. У части деревьев зрелого и старого генеративных состояний во всех частях кроны могут формироваться структуры в форме канделябра (рис. 2, А, 2). Нами обнаружены два варианта его конструкции, в которой изгиб ветви образуется разными способами. В первом варианте горизонтальная часть канделябра представлена скелетной ветвью (ось 1-го порядка), конец которой часто погибает. В ее средней части на морфологически верхней поверхности развивается растущая ортотропно ветвь (ось следующего порядка) (рис. 2, Б, I). Во втором варианте основание скелетной ветви расположено горизонтально или под углом вниз, а ее конец изгибается и принимает ортотропное положение. Если терминальный конец ветви погибает, то его заменяют боковые ветви, которые растут в том же направлении (рис. 2, Б, II). При гибели концов ветвей возможна неоднократная их замена на вертикально растущие ветви следующих порядков в результате активизации роста латентных почек.

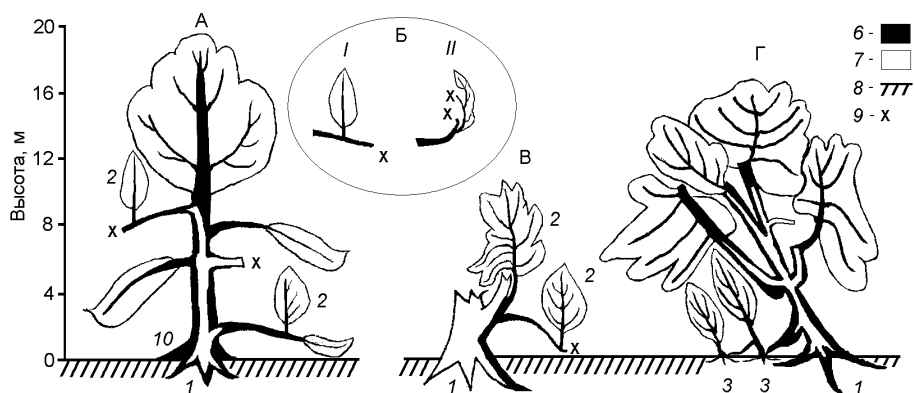


Рис. 2. Деревья кедра сибирского с ветвями-канделябрами: А – дерево с ветвями-канделябрами; Б – два типа формирования канделябра; В – «живой» пенёк с ветвями-канделябрами; Г – дерево с двумя вегетативными дочерними поколениями. Условные обозначения к рис. 2–5: 1 – материнское дерево или его сохранившиеся фрагменты; 2 – ветви-деревца без собственной корневой системы; 3 – ветви-деревца с собственной корневой системой; 4 – ветви материнского дерева, сохранившие близкое к исходному направление роста; 5 – плагитропная ветвь; 6 – живые; 7 – мертвые части ствола, скелетных ветвей и корней дерева; 8 – поверхность почвы; 9 – погибшие концы скелетных ветвей; 10 – прикорневые лапы

Первый вариант встречается в средней и нижней частях кроны, второй – во всех частях. Ортотропные части обследованных ветвей-канделябров первого варианта имеют форму деревца. Его размеры, структура кроны,

приросты, количество макро- и микростробилов соответствуют таковым у деревьев виргинильного или молодого генеративного состояний, т.е. эта часть ветви является омоложенной. Параметры развития ветвей-канделябров второго варианта соответствуют онтогенетическому состоянию материнского дерева.

У таких деревьев нами прослежена последовательность деструкции кроны и ствола при сохранении ветвей-канделябров: (1) «нормальное» дерево → (2) дерево с усохшей вершиной → (3) дерево с сохранившейся 1/2–1/3 частью ствола → (4) «живой» пенёк. Уменьшению размеров кроны и ствола дерева обычно предшествуют процессы повреждения и гибели участков ствола: отслаиваются вертикальные полосы коры, оголяются и подсыхают наружные слои древесины, гнивают ее внутренние слои. В итоге ветвь-канделябр на «живом» пне (рис. 2, В, 2) длительное время существует при наличии только одного живого корня и соединенного с ним тяжа живой ксилемы.

При соприкосновении таких ветвей с почвой у них возможно развитие собственных корней. Например, обнаруженное нами старое генеративное дерево (высота 16 м, диаметр на высоте груди 73 см) имело две дочерние ветви-дерева (высота 5–6 м, диаметр в основании ствола 25 и 13 см) (рис. 2, Г, 3). Они были последовательно соединены друг с другом через нижние ветви. Дочерние структуры имели собственные немногочисленные корни. Рост и развитие таких ветвей-деревьев, по-видимому, зависит от наличия связи с живым корнем материнского дерева через тяж ксилемы, а в дальнейшем – от степени развития собственной корневой системы.

Ветви-канделябры, особенно первого варианта, являются относительно обособленными единицами в кроне материнского дерева с собственной иерархической структурой систем ветвления и собственным полюсом апикального доминирования. Они, по нашим наблюдениям, встречаются у деревьев в верхних и средних частях горно-лесного пояса. Ветви-канделябры, близкие по строению ко второму варианту, являются составными частями верхней части кроны деревьев кедров зрелого и старого генеративных состояний в равнинных таежных лесах [25, 26, 28]. Эта форма (первый вариант) в обобщенном виде выделена как «candelabra form» (канделябровидная) у хвойных видов на лавинных участках склонов [18].

Кустовидная форма. Особь внешне выглядит, как куст (рис. 3). Он образуется за счет разрастания первичных ветвей, сохранившихся в нижней части стволика после засыхания его верхней части. Так, обследованная особь на момент гибели в 2003 г. достигла высоты 2,5 м (рис. 3, А). В 2008 г. высота засохшего ствола снизилась до 1,2 м (рис. 3, Б), кора растрескалась почти до его основания, и появились оголившиеся сухие участки древесины. Сохранилось семь живых ветвей в трех нижних мутовках, которые, изогнувшись почти под прямым углом вблизи своего основания, приняли ортотропное положение и достигли 1,5–2,5 м высоты. Эти ветви не плодоносили, но являлись потенциально женскими.

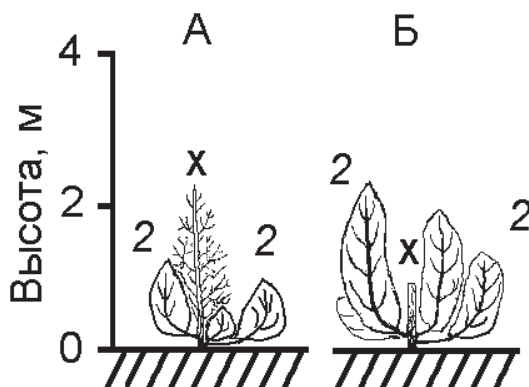


Рис. 3. Кустовидное образование у кедр сибирского.
 А – в 2003 г. (верхняя и средняя части ствола и кроны сухие);
 Б – в 2008 г.

Кустовидная форма может сформироваться у деревьев небольшого размера, находящихся в виргинильном состоянии или начале молодого генеративного. Эта форма кедр широко распространена в изучаемом районе выше границы сомкнутого леса [20]. Вид куста имеет часть особей гольцовой формы кедр (*f. humistrata* или *f. depressa*) на верхней границе вида (2000–2100 м над ур. м.) в северо-восточном Алтае [5]. Кустарниковый кедр (*f. pumila*) как угнетенная форма описан на болотах южной тайги Западно-Сибирской равнины [31]. В обобщенном виде эта форма выделена как «shrublke form» (лировидная) у хвойных видов на лавинных участках склонов [18], или «кустовидное дерево с многочисленными выровненными по уровню снега ветвями, отходящими от базальной части ствола» в высокогорье Урала [17. С. 63], и кустовидная форма как один из этапов онтогенеза древесных растений в высокогорье Украинских Карпат [16].

Стланиковидное образование. У деревьев кедр зрелого и старого генеративных состояний в нижней части ствола встречаются ветви длиной 1–2,5 м (до 5 штук на одно дерево), растущие плагиотропно (рис. 4, А–Б, 5). Дистальные концы у части таких ветвей, изгибаясь, переходят к ортотропному росту (рис. 4, А–Б, 3). Внешне они напоминают стланник и имеют высоту до 1,5–3 м. Мы обнаружили два варианта отхождения таких ветвей от материнского дерева: 1) от нижней части ствола между корневых лап и 2) из-под корневой лапы на расстоянии 1,5–2,5 м от ствола (в последнем случае, возможно, это отдельная семенная особь). На их ортотропных участках встречаются шишки. В месте соприкосновения с влажной подстилкой ветвь может укорениться (рис. 4, Б, 3). Такие структуры, по-видимому, способны к дальнейшему росту. Например, обнаруженная нами ветвь-деревце высотой 8 м и диаметром в основании ствола 20 см имела небольшие корни на пологом базальном участке ствола (рис. 4, Б, 3).

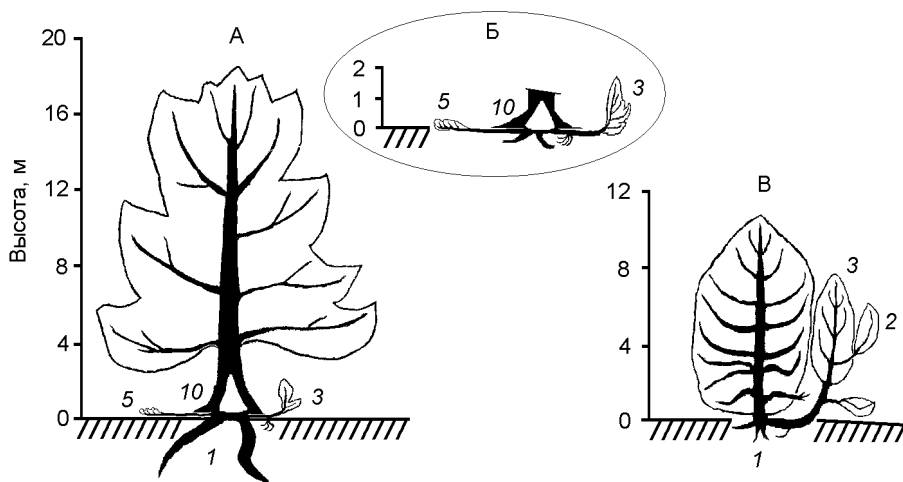


Рис. 4. Стланиковидное образование в основании ствола материнского дерева кедра сибирского: *A* – дерево со стланиковидными образованиями; *Б* – они же крупнее; *В* – дерево с одним дочерним поколением. Часть прикорневых лап материнского дерева не показана

Особь кедра, имеющие жизненную форму стланика, описаны выше верхней границы леса – в лесотундровых экотонах [1, 2, 11, 14, 19, 20], в обобщенном виде – как древесный стланик [17] или стланиковые формы хвойных деревьев [2]. Они образуются при полегании материнского стволика. Такие особи в лесном поясе не встречаются. Обнаруженные нами стланиковидные образования являются составными частями более сложного индивида. Сходные структуры, т.е. отводки, отходящие «от ветвей, выставивших непосредственно из корневой шейки между прикорневых лап», отмечены только у ели финской в лесах юго-западной части Кольского полуострова [15. С. 423]. В целом такой сложный индивид по жизненной форме соответствует куртинообразующему дереву [32].

«Живой» валежник. Во всех сообществах встречается достаточно много вываленных деревьев, которые в момент вываливания имеют разный возраст – от 100 лет до естественной гибели в 400–600 лет. У части таких деревьев, не достигших естественной старости в момент вывала, длительное время сохраняются живыми отдельные корни (как правило, один), отходящие от них тяжи живой ксилемы и соединенные с ними ветви (рис. 5). Нередко с почвой соприкасается только комлевая часть ствола, а его верхняя часть висит над почвой (рис. 5, *A*). Сохранившиеся живые части дерева продолжают функционировать. У таких деревьев скелетные ветви в зависимости от возраста и происхождения в дальнейшем растут по-разному.

Ветви деревьев, упавших в относительно молодом возрасте, меняют направление роста на новое ортотропное. На деревьях, вывалившихся в воз-

расте 80–100 лет, такие ветви (оси 1-го порядка) имеют небольшие длину и собственный возраст. Поэтому после падения дерева они легко меняют направление роста (рис. 5, А, 2). На деревьях, упавших в возрасте 200 лет и старше, такие ортотропные ветви вырастают из латентных почек (оси последующих порядков), находящихся в основании погибших и засохших скелетных ветвей, т.е. являются омоложенными. Основания таких ветвей имеют вид округлого утолщения около сука – остатка первичной ветви (рис. 5, Б, 3). Эти ветви имеют вид деревца высотой до 7–8 м с диаметром в основании до 20–25 см (рис. 5, А–Б, 2–3), по своему развитию соответствующие виргинильному или молодому генеративному состояниям. Те ветви, которые сохраняют близкую к исходной форму роста, т.е. ту, которая была до момента вывала дерева (рис. 5, Б, 4), являются скелетными ветвями (оси 1-го порядка, реже последующих порядков) 300–500-летних деревьев, которые в момент падения имели зрелое и старое генеративные состояния. То есть биологический возраст такой ветви соответствует таковому материнского дерева. Практически все более-менее крупные структуры на «живом» валежнике длительное время образуют репродуктивные органы (женские и мужские стробилы).

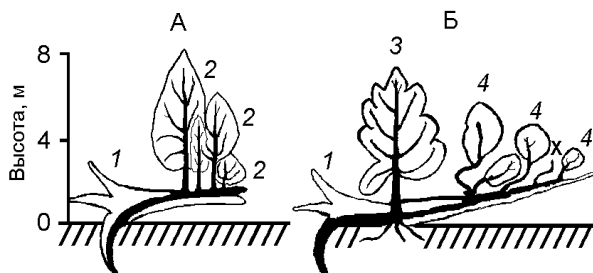


Рис. 5. «Живой» валежник у кедра сибирского

Если большая часть ствола материнского дерева лежит на земле, то у ортотропно растущей ветви-дерева, основание которой соприкасается с влажным субстратом, может сформироваться собственная корневая система (рис. 5, Б, 3). Последняя включает в себя не только тонкие корешки, но и достаточно крупные скелетные корни (диаметром до 6 см). Пучки шнуровидных корешков могут появиться на стволе такого дерева и выше поверхности почвы. В этом случае они прорастают в верхнюю разрушающуюся часть древесины лежащего рядом материнского ствола, покрытого мхом. Таким образом, дочерние ветви-деревца могут получать воду и минеральные вещества через (1) основание погибшей скелетной ветви по тяжу ксилемы и корню материнского дерева, (2) собственные корни, сформировавшиеся в основании ветви-деревца в почве, (3) собственные корешки, проросшие в разрушающуюся часть материнского ствола. Устойчивое вертикальное по-

ложение ветви-дерева обеспечивает живой участок материнской ветви, соединяющий дочернее дерево с материнским стволом, а не собственная корневая система, поскольку при удалении такого участка ветвь-дерево через несколько лет вываливается.

Внешне сходные структуры описаны в литературе как «образование новых особей из ветвей валежника» у ели финской и сосны обыкновенной в горных и равнинных лесах юго-западной части Кольского полуострова [15. С. 424], а в общем виде – «horizontal-harp form» (дерево-арфа) у хвойных видов на лавинных участках склонов [18]. Вблизи вертикального предела распространения древесной растительности в горах Восточной Сибири Г.И. Галазий [14. С. 319] обнаружил «мертвое дерево, рядом с которым выросло новое дерево, охватившее своими корнями ствол мертвого». Возможно, это новое дерево кедра появилось из ветви упавшего материнского ствола.

В верхней части лесного пояса района исследований среди вышеописанных морфологических форм кедра встречаются наиболее часто деревья или их части с мощными ветвями-канделябрами в кроне (до 10–40% деревьев, находящихся в зрелом и старом генеративных состояниях) и «живой» валежник (80–90% от упавших деревьев). Стланиковидные образования в основании стволов деревьев встречаются редко (менее 1% от деревьев, находящихся в зрелом и старом генеративных состояниях), особи кустовидной формы – единично.

Условия, способствующие сохранению скелетных ветвей в нижней части ствола и их генеративной функции, – это высокая интенсивность освещения при относительно меньшей частоте проявления факторов, приводящих к их повреждению и уничтожению в приземных слоях воздуха по сравнению с вышерасположенными слоями. Факторы, способствующие повреждению и гибели концов ветвей и отдельных частей ствола и кроны деревьев, особенно молодых, – это резкие перепады суточных и межсезонных температур вплоть до снегопадов и заморозков в период вегетации. Эти контрасты усиливаются при долинном ветре со стороны ледника и высокой инсоляции. Кроме того, сели и лавины, периодически сходящие по склонам, также приводят к повреждениям отдельных частей растений по периферии таких лесных массивов. Переходу концов ветвей к ортотропному росту также способствует снижение роли апикального доминирования осей предыдущих порядков ветвления.

Условия, способствующие вываливанию деревьев разного возраста, – широкое распространение сердцевинных гнилей в нижней части ствола у зрелых и старых генеративных деревьев и поверхностная, часто однобокая корневая система, формирующаяся на склонах еще в молодом возрасте. Образование и функционирование «живого» валежника, по-видимому, возможно при наличии каменистого субстрата и поверхности хотя бы с небольшим уклоном, что позволяет при падении материнского дерева сохранить в субстрате неповрежденным один скелетный корень.

Укоренению ветвей (скелетные ветви и стланниковидные образования в нижней части ствола материнского дерева, ветви «живого» валежника) способствует их соприкосновение с рыхлым субстратом, достаточная влажность последнего и, по-видимому, некоторое повреждение ветвей в месте соприкосновения. Благоприятность последнего обстоятельства для укоренения ветвей экспериментально показана на ели [33]. Сочетание таких условий встречается не часто. Обычны условия, препятствующие укоренению ветвей: наличие крупнообломочного материала, сухость субстрата под кронами и т.п.

Ранее установлено, что вегетативное размножение на климатических и экологических границах у хвойных видов [4, 10, 15 и др.], в том числе и у кедр сибирского [11, 19], происходит за счет укоренения нижних ветвей. В верхней части лесного пояса района исследований восстановление утраченных частей и укоренение ветвей, по-видимому, осуществляется за счет длительного сохранения («скрытый» рост) латентных почек на стволе и ветвях. Такие почки способны развиваться как в надземные, так и в подземные органы [19, 34]. По нашим наблюдениям, у многих молодых деревьев в возрасте 35–55 лет и высотой 2–4 м на стволе и ветвях первого порядка помимо ветвей обычной длины и диаметра в значительном количестве имеются очень короткие и тонкие ветки. Их длина обычно не превышает 1–3 см при очень низких значениях их линейного прироста. Собственный возраст таких веток меньше, чем возраст (от 3–5 до 25 лет) нормально развитых ветвей в этой же мутовке. В каждой мутовке на стволе молодых деревьев на 2,5–3 обычные ветви приходится 0,5–3 коротких ветки, а на ветвях первого порядка на 0–1 обычных – 0–1 коротких. У взрослых деревьев на скелетных ветвях такие ветки с крайне низкими приростами образуются в значительно меньшем числе. Первые развиваются на следующий год из обычных почек возобновления, вторые – через несколько лет, как правило, из «проснувшихся» (т.е. усиливших свой рост) латентных почек. Кроме того, кедр способен в течение нескольких десятков лет после засыпания ствола мелко- и среднеобломочным материалом восстанавливать корневую систему в приповерхностных слоях почвы [35]. При этом придаточные корни, предположительно, возникают путем трансформации апекса латентной почки в корневой апекс [19].

Заключение

Таким образом, в верхней части лесного пояса Северо-Чуйского хребта Центрального Алтая (горно-ледниковый бассейн Актру) основной жизненной формой кедр сибирского является прямостоячее одноствольное одно- и многовершинное дерево. Кроме того, встречаются другие морфологические формы: деревья и пни с мощными ветвями-канделябрами, «живой» валежник, стланниковидные образования в основании стволов деревьев и особи

кустовидной формы. Появлению этих разнообразных морфологических форм способствуют такие условия и факторы, как высокая интенсивность освещения, резкие перепады суточных и межсезонных температур, сели и лавины, каменистая поверхность и ее уклон, сердцевинные гнили ствола, поверхностная корневая система, соприкосновение ветвей с рыхлым и влажным субстратом. Поэтому такие формы чаще встречаются в разреженных сообществах, на полянах и опушках сомкнутых лесных массивов, а также выше основного полога древостоя. Совмещение у кедра сибирского в пределах одной особи основной жизненной формы и связанных с ней структур, которые потенциально являются последующими вегетативными поколениями, может рассматриваться в качестве одной из адаптаций для самоподдержания его популяций.

Литература

1. Горчаковский П.Л. Границы распространения сибирского кедра на Урале // Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. С. 31–141.
2. Станюкович К.В. Растительность высокогорий СССР. Сталинабад : Изд-во АН Таджик. ССР, 1960. 169 с.
3. Козубов Г.М. Стланиковая сосна в Хибинах // Ботанический журнал. 1961. Т. 46, № 9. С. 1304–1309.
4. Крылова И.Л. О закономерностях распространения некоторых жизненных форм // Ботанический журнал. 1964. Т. 49, № 9. С. 1237–1247.
5. Воробьев В.Н. Горные экологические формы кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) // Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Л. : Наука, 1967. С. 31–32.
6. Wardle P. Engelmann spruce (*Picea Engelmannii* Engel.) at its upper limits on the Front Range, Colorado // Ecology. 1968. Vol. 49, № 3. P. 483–495.
7. Alexandov A. The occurrence of forms of Norway spruce based on branching habit // *Silvae genetica*. 1971. Vol. 20, № 5–6. P. 204–208.
8. Нухимовская Ю.Д. О жизненных формах пихты сибирской на высокогорьях Алтая // Вестник Московского университета. Сер. VI. Биология, почвоведение. 1974. № 4. С. 44–49.
9. Эдомский О.И. Экологический морфогенез у пихты сибирской // Леса и древесные породы Северного Казахстана: Ботанические исследования. Л. : Наука, 1974. С. 74–76.
10. Кожевникова Н.Д. Особенности возобновления ели Шренка (*Picea schrenkiana*) в разных частях ареала // Проблемы ботаники. Т. 14. Вып. 2: Экология и биология высокогорных растений. Новосибирск, 1979. С. 118–124.
11. Хуторной О.В., Велисевич С.Н., Воробьев В.Н. Экологическая изменчивость морфоструктуры кроны кедра сибирского на верхней границе распространения // Экология. 2001. № 6. С. 427–433.
12. Велисевич С.Н., Хуторной О.В., Читоркина О.Ю. Рост и репродукция разновысотных ценопопуляций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в Северо-Восточном Алтае // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 3 (7). С. 73–84.
13. Поплавская Г.И. Материалы по изменчивости крымского бука // Журнал Русского ботанического общества. 1927. Т. 12, № 1–2. С. 59–82.
14. Галазий Г.И. Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика // Труды Ботанического института. Сер. Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 210–329.

15. Некрасова Т.П. Естественное возобновление ели на Кольском Севере // Ботанический журнал. 1955. Т. 40, № 3. С. 419–426.
16. Колищук В.Г. Эколого-морфологические особенности и жизненные формы стелющихся древесных растений // Проблемы ботаники. Т. 12: Растительный мир высокогорий и его освоение. Л. : Наука, 1974. С. 222–227.
17. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М. : Наука, 1985. 209 с.
18. Schweingruber F.H. Tree rings and environment. Dendroecology. Berne ; Stuttgart ; Vienna : Paul Haupt Publishers, 1996. 609 p.
19. Горошкевич С.Н., Кустова Е.А. Морфогенез жизненной формы стланца у кедра сибирского на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна // Экология. 2002. № 4. С. 243–249.
20. Филимонова Е.О. Экологические формы кедра сибирского на верхней границе распространения (Северо-Чуйский хребет) // Седьмое сибирское совещание по климатолого-экологическому мониторингу : материалы рос. конф. Томск : Аграф-Пресс, 2007. С. 254–257.
21. Тимошок Е.Е., Николаева С.А., Скороходов С.Н. и др. Особенности онтогенетических состояний генеративного периода *Pinus sibirica* (Pinaceae) в лесах Центрального Алтая // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45, вып. 1. С. 3–12.
22. Тронов М.В., Тронова Л.Б., Белова Н.И. Основные черты климата горноледникового бассейна Актру // Гляциология Алтая. Томск, 1965. Вып. 4. С. 3–49.
23. Тимошок Е.Е., Филимонова Е.О., Пропастилова О.Ю. Структура и формирование древостоев хвойных в экотоне верхней границы древесной растительности Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) // Экология. 2009. № 3. С. 187–197.
24. Гацук Л.Е. Опыт составления макроморфологических признаков и динамики ценопопуляций // Динамика ценопопуляций растений. М. : Наука, 1985. С. 10–22.
25. Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. Онтогенез кедра сибирского в условиях Кеть-Чулымского междуречья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 3 (4). С. 24–34.
26. Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А. Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2011. Т. 4, № 1. С. 3–12.
27. Скороходов С.Н. Некоторые экологические аспекты формирования крон кедра сибирского // Проблемы кедра. Экология кедровых лесов. Томск, 1992. Вып. 5. С. 131–137.
28. Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. Структура кроны кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза // Krylovia: Сибирский ботанический журнал. 2000. Т. 2, № 1. С. 110–122.
29. Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. Структура и развитие элементов вторичной кроны кедра сибирского // Онтогенез. 1996. Т. 27, № 1. С. 53–61.
30. Литвинов Д.И. Высокогорные хвойные сланики на севере Туркестана // Известия АН СССР. Сер. биол. 1926. № 1–2. С. 113–120.
31. Храмов А.А., Валуцкий В.И. Необычная форма *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr на верховом болоте // Ботанический журнал. 1970. Т. 55, № 2. С. 280–284.
32. Чистякова А.А. Жизненные формы деревьев и их эколого-ценотическая обусловленность // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М. : МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. С. 70–75.
33. Рубцов Н.И. О размножении ели отводками // Ботанический журнал. 1952. № 5. С. 685–687.
34. Горошкевич С.Н., Попов А.Г. Морфоструктура и развитие побегов у 5-хвойных сосен Северной и Восточной Евразии: филогенетическая и климатическая интерпретация // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2009. Т. 2, № 1. С. 54–78.

35. Николаева С.А., Савчук Д.А. Корневая система и рост кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в зоне засыпания обломочным материалом // Мир науки, культуры, образования. 2012. № 4 (35). С. 318–322.

Поступила в редакцию 15.03.2013 г.

Tomsk State University Journal of Biology. 2013. № 2 (22). P. 101–114

doi: 10.17223/19988591/22/8

Svetlana A. Nikolaeva, Dmitry A. Savchuk

*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia*

**MORPHOLOGICAL FORMS OF SIBERIAN STONE PINE TREES
(*Pinus sibirica* Du Tour) IN HIGH ALTITUDINAL FORESTS
OF SEVERO-CHUISKY RANGE: 1. Morphological aspect**

*In the upper forest belt in Altai Mountains, Russia, the coniferous species are the main forest-forming trees. Their living form is straight-stemmed trunk tree. Moving to the climatic lines, individuals of the transition living morphological forms of these species appear in the forest belt. The most diversity of the forms is in the forest-tundra ecotone. We describe the morphological forms of *Pinus sibirica* Du Tour growing at the upper forest belt in the headwater Aktru, Severo-Chuisky Range, the Altai Mountains. The main living form of *Pinus sibirica* is tree (straight-stemmed or lean-stemmed trunk, one- or multi-stemmed, one- or multi-top tree) in forest communities here. The basis of its crown is branches of primary crown. The secondary crown do not develop.*

The transition morphological forms are here: tree or stumps with power candelabra branches, “living” windfallen trees, elfin wood form in the tree butt of the straight-stemmed trunk tree, and shrub-like form. The elbow of the candelabra branch can be produced by both orthotropic growth of the second order branch on first order branch and the elbow of the first order branch. The shrub-like form is formed by an enlargement of the first order branches which are located at the butt of small trees since decline of their top. The elfin wood form grows at the tree butt between buttress flares of the mother tree. The distal part of the form can transform from plagiotropic growth to orthotropic. In fallen trees (if one or some roots and xylem strand are living) some branches change previous growth on orthotropic. All the forms can bear cones for several decades and root if contact with soil.

*The following conditions and factors promote production of these morphological forms: great insolation, abrupt difference of day and interseasonal temperatures, debris flows, avalanches, stone soil, its grade, firm red heart, shallow root system, and contact of the branches with mellow and moist soil. Such forms often locate in open communities and on glades and at edges in close communities. In one Siberian stone pine individual the combination of the main living form and related with it the morphological structures that are potentially the following vegetative generations can be considered as one of adaptations for self-maintenance of the *Pinus sibirica* populations.*

Key words: *Pinus sibirica*; morphological forms; high elevation; Severo-Chuisky Range; Altai Mountains.

Received March 15, 2013