

УДК 581.526.426.3

МОРФОГЕНЕЗ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ СТЛАНЦА У КЕДРА СИБИРСКОГО НА ВЕРХНЕМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ В ГОРАХ ЗАПАДНОГО САЯНА

© 2002 г. С. Н. Горошкевич, Е. А. Кустова

Филиал Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
634021 Томск, просп. Академический, 2

Поступила в редакцию 06.05.2000 г.

Описаны структура и развитие растений кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на верхней границе распространения в горах Западного Саяна. На всем протяжении онтогенеза они имеют короткий более или менее горизонтальный ствол. Наибольшей долговечностью и жизнеспособностью характеризуются базальные ветви, которые способны укореняться и давать начало вегетативным генерациям. Это позволяет отнести изученные растения к жизненной форме дерева-стланца, в которой клоны наиболее адаптивных генотипов не только выживают в экстремальных условиях среды, но и могут вегетативно размножаться.

Ключевые слова: ГДЕ??????

Жизненная форма является одним из габитуальных признаков, присущих виду. Вместе с тем известно, что многие виды могут существовать в разных жизненных формах. Так, практически все бореальные хвойные, которые на большей части своих ареалов являются прямостоячими деревьями, образуют на верхнем пределе своего распространения в горах кустовидные или стланцевые формы (Серебряков, 1962; Горчаковский, Шиятов, 1985). Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) во многих горных массивах Урала и Сибири выходит на границу древесной растительности в виде стланца (Галазий, 1954; Мальшев, 1960), стерильного деревца или кустарника (Воробьев, 1967). В литературе отсутствует сколько-нибудь основательное исследование структуры и развития этих растений, что не позволяет установить их место в системе жизненных форм. Настоящая работа призвана восполнить этот пробел, а также показать некоторые механизмы структурной адаптации деревьев лесного типа к экстремальным условиям среды в горах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в районе Западно-Саянского перевала (Хакасия), на пологом (25–30°) юго-западном склоне (2050 м над ур. м.), где верхняя граница древесной растительности относится к ветровому экологическому типу (по классификации П.А. Горчаковского и С.Г. Шиятова, 1985) и образована кедром сибирским с небольшой примесью лиственницы сибирской. Для работы использовали только растения из самой верхней полосы,

где отдельные особи кедра сибирского располагались на расстоянии не менее 30–40 м друг от друга. Физиономически они четко отличались от расположенных несколько ниже растений того же возраста полным отсутствием постоянных вертикальных стволов. Общее число использованных в работе растений – 60 шт. Они представляли весь возрастной диапазон – от всходов до очень старых растений неопределенного возраста. Для изученного насаждения оказалась характерной массовая гибель растений в первые несколько десятилетий их жизни. Это явление не было предметом исследования. Напротив, нас интересовало преимущественно развитие самых жизнеспособных особей в наиболее пригодных для их длительного существования местообитаниях. Поэтому среди растений с возрастом менее 100 лет мы отбирали наиболее крупные и жизнеспособные. На пробной площади 1 га оказалось всего 18 растений с возрастом более 100 лет. Каждое из растений фотографировали или схематически зарисовывали. Затем измеряли его высоту, максимальный диаметр кроны, восстанавливали возраст и ход радиального прироста ствола по спилу в его основании.

Главной задачей было выявление структуры системы ветвления и восстановление “истории” ее формирования. Для этого определяли количество, взаиморасположение, размер и возраст осей различных порядков. Возраст молодых ветвей определяли по числу годичных побегов, более старых – по числу годичных колец в основании. Происхождение осей определяли путем составления числа годичных колец у основания ветви и у

ствола в месте примыкания ветви. Например, если ствол в какой-то его части имел 100 годичных колец, то отходящие от него в этой части ветви с примерно таким же числом годичных колец в основании считались первичными, а с явно меньшим числом годичных колец – вторичными (возникшими из латентных почек). Особое внимание уделялось изучению укоренения погруженных в мохово-лишайниковый покров ветвей и его влиянию на дальнейшее развитие растений. Для этого восстанавливали ход радиального прироста ветвей в проксимальной и дистальной частях зоны укоренения, на продольных распилах ветвей изучали происхождение придаточных корней и их связь с тканями стебля, по числу годичных колец в основании корней выясняли их возраст.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первые годы жизни сеянцев характеризуются очень медленным ростом (рис. 1). Длина гипокоты редко превышает 5 см, а длина побега с ювенильной хвоей составляет обычно 0.2–0.3 см. Одиночные хвоинки на этом побеге расположены очень тесно. В пазухах большинства из них имеются мелкие латентные почки. В первые 10 лет жизни длина годичного побега составляет 0.3–0.5 см, длина хвои 1–2 см, а ширина годичного кольца ксилемы 0.03–0.06 мм без выраженной тенденции к увеличению. Последнее относится и к органогенеративной деятельности. Как правило, ежегодно закладывается 2–4 брахибласта и одна латентная почка в дистальной части годичного побега. Латеральные почки возобновления не образуются и регулярное ветвление не происходит. Однако к возрасту 10 лет у каждого из исследованных растений отмечено хотя бы по одному случаю гибели терминальной почки. Если это происходит на втором году жизни, то побег замещения формируется из латентной почки в пазухе ювенильной хвои. В последующие годы побег замещения развивается путем пролиферации самой дистальной из живых латентных почек.

Очень слабый радиальный рост сеянцев в первое десятилетие их жизни обуславливает их высокую гибкость, в частности способность к “полеганию”. В результате большая часть стволика занимает близкое к горизонтальному положение и погружается в мохово-лишайниковый покров. К этому времени некоторые из латентных почек в пазухах ювенильной хвои увеличиваются в размере до длины 0.6 мм и диаметра 0.5 мм, а их форма сильно изменяется от более или менее остроконечной к куполообразной. В возрасте от 10 до 15 лет некоторые из них дают начало придаточным корням. На продольных срезах четко видна связь этих придаточных корней с сердцевинной стебля. Ведущий к сердцевине след в своей проксимальной части располагается под углом 60°–70° к

оси стволика, как это бывает у обычных латентных почек. На всем протяжении от сердцевины до места прикрепления молодого придаточного корня к стволу след является сплошным, без каких-либо признаков “перевершинивания”. Все это позволяет предположить, что придаточные корни возникают путем прямой трансформации апекса латентной почки в корневой апекс.

Образование придаточных корней сопровождается увеличением скорости роста. К возрасту 15 лет средняя длина годичного побега достигает 0.7–0.8 см, число брахибластов 5–6 шт., ширина годичного кольца древесины – 0.08–0.09 мм, длина хвои 3–4 см. Латеральные почки возобновления отсутствуют. Однако при гибели терминальной почки часто происходит пролиферация сразу двух латентных почек. Длина саблевидно изогнутого ствола в возрасте 15 лет составляет около 10 см, но из-за его погружения в мохово-лишайниковый покров высота растения не превышает 4–5 см. Приподнимающаяся дистальная часть ствола приобретает жесткость и утрачивает способность к полеганию. К концу второго десятилетия жизни некоторые из живых латентных почек погруженной в мох части ствола претерпевают описанные выше изменения, предшествующие трансформации их апекса в корневой. Такие почки располагаются по одной в дистальной части каждого из годичных побегов. В результате их пролиферации к возрасту 25 лет вся погруженная в мох часть ствола оказывается более или менее равномерно покрыта “щеткой” из 5–10 относительно однородных по размеру придаточных корней. Придаточные корни в это время составляют не менее половины от общего объема корневой системы.

В возрасте 25 лет средняя длина годичного побега достигает 1–1.5 см, число брахибластов 8–10 шт., ширина годичного кольца древесины 0.2 мм, длина хвои 4–5 см. Примерно с 20-летнего возраста достаточно регулярно (вначале один раз в 3–4 года, затем – все более часто) образуются латеральные почки возобновления. Начиная с этого времени усложнение структуры кроны происходит в том числе и за счет регулярного ветвления. В результате этих процессов к 25 годам формируется крона, состоящая из осей не менее чем четырех порядков ветвления, в которой живые побеги имеются лишь на осях третьего и четвертого порядков. Общее число живых побегов не превышает 10, причем все они относительно однородны по размеру. Средние высота и диаметр кроны составляют около 15 см.

Некоторое усиление роста всех надземных осей вызывает соответствующее увеличение их жесткости, которое не позволяет им “полегать” и оказываться погруженными в мохово-лишайниковый покров. Поэтому в последующие 20–25 лет новые стеблеродные придаточные корни обычно

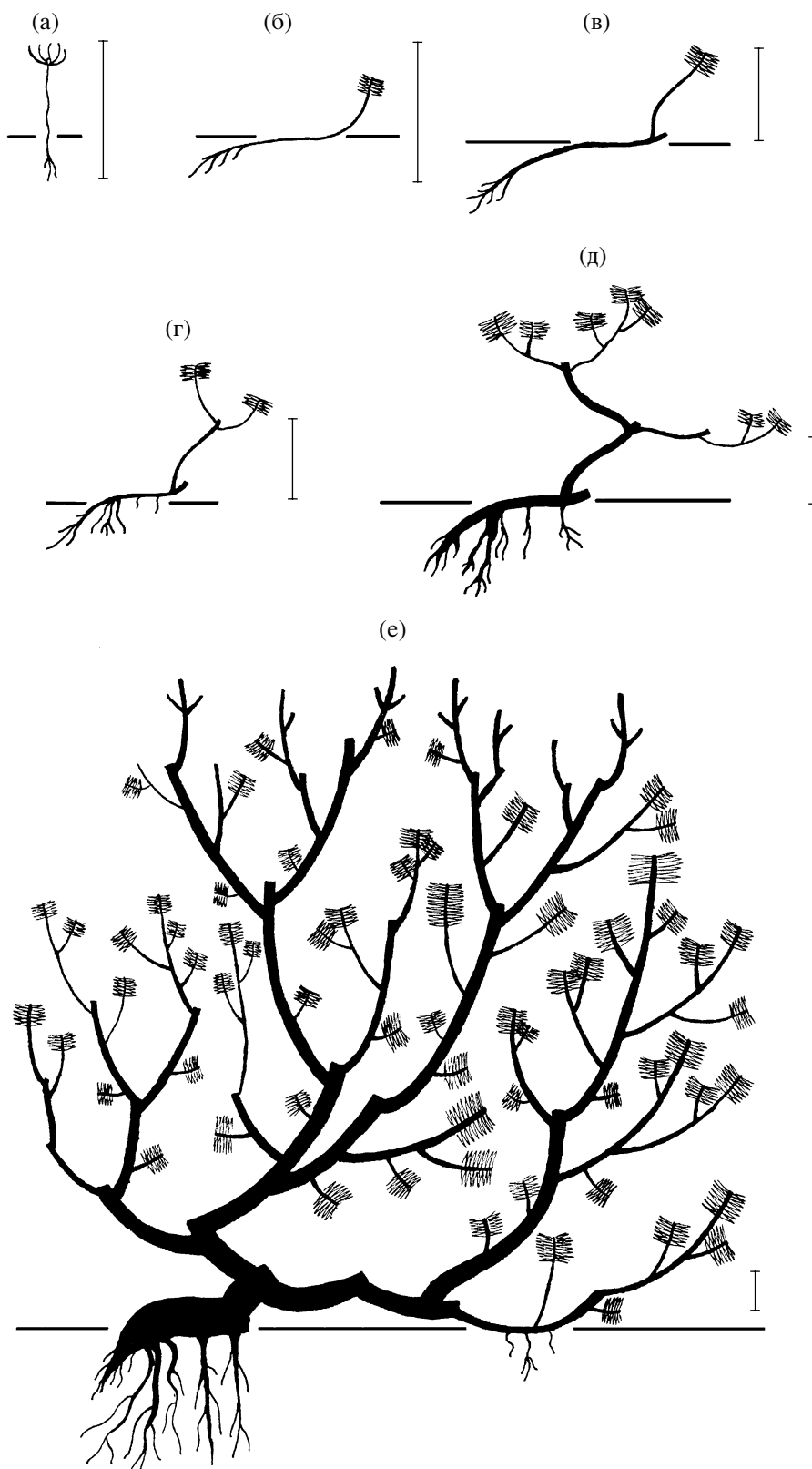


Рис. 1. Изменение морфоструктуры кроны и корневой системы в первые 50 лет жизни: а – 1 год, б – 5 лет, в – 10 лет, г – 15 лет, д – 25 лет, е – 50 лет. Масштабная линейка 5 см. Она относится только к кроне, но не к корневой системе, которая изображена схематически.

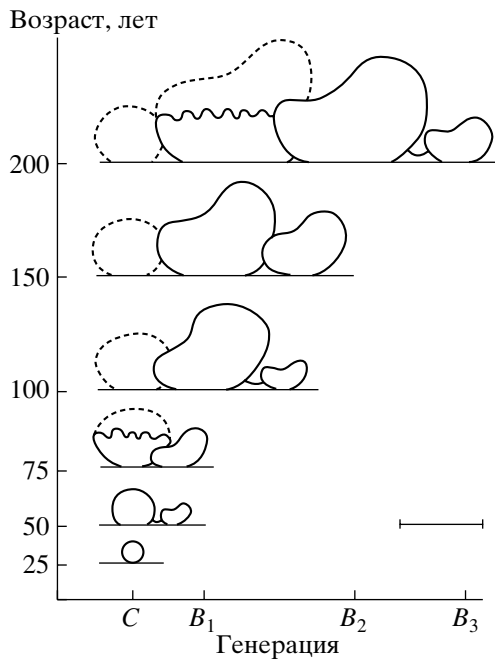


Рис. 2. Динамика развития клона в первые 400 лет жизни (*C* – семенная, *B* – вегетативные генерации). Масштабная линейка 1 м. Сплошной линией изображена вертикальная проекция живой, пунктиром – отмершей части кроны.

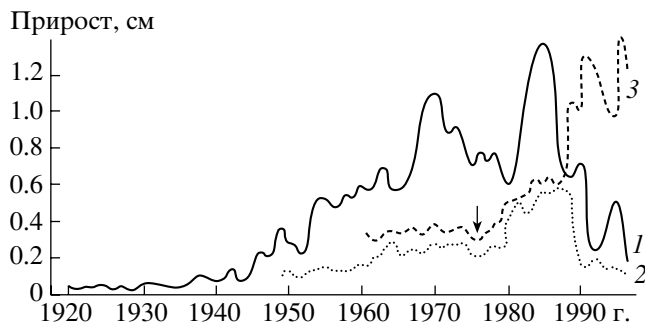


Рис. 3. Радиальный прирост ствола и укоренившихся ветвей у растений семенной генерации:
1 – основание ствола, 2 – укоренившаяся ветвь в проксимальной части зоны укоренения, 3 – она же в дистальной части зоны укоренения. Стрелкой отмечен год образования самого старого из живых придаточных корней.

не образуются. Однако возникшие ранее корни все более активно растут и ветвятся. Пик ростовой активности приходится обычно на возраст 50–60 лет. Наиболее крупные побеги в это время характеризуются следующими показателями: длина 3–3.5 см, число брахибластов 15–20 шт., длина хвои 5–6 см. Их способность к ветвлению также возрастает: кроме латентных почек практически ежегодно закладываются полноценные почки возобновления, иногда даже в количестве 2–3 шт.

Определенный вклад в систему ветвления вносит побегообразование из спящих почек. Возраст начала пролиферации последних варьирует от 5 до 25 лет. Гибель терминальных почек и побегов способствует “пробуждению” латентных почек, однако не является обязательным условием для этого. Вторичные ветви характеризуются очень слабым ростом и почти не ветвятся. К возрасту 50 лет их доля не превышает 20% при общем количестве живых ветвей 75–80 шт. Число порядков ветвления достигает 8–9. Из-за продолжающегося более или менее регулярного перевершинивания живые побеги на осях младше 4-го порядка ветвления отсутствуют. Высота растений и диаметр их кроны составляет в среднем 50 см.

Внутренняя структура характеризуется наличием очень короткого (обычно менее 10 см) чаще всего наклонного ствола и нескольких относительно равноценных отходящих от него или друг от друга скелетных ветвей. Даже самые крупные из них на всем своем протяжении саблевидно изогнуты и не имеют выраженных ортотропных участков с радиальной симметрией. Наиболее крупные побеги располагаются в дистальной части скелетных ветвей по периферии кроны. В базипетальном направлении ростовой потенциал побегов закономерно снижается. Напротив, максимальный потенциал “жизненности” имеют побеги в нижней половине кроны. У них, как правило, совершенно отсутствуют механические повреждения, а хвоя имеет насыщенно зеленый цвет. По направлению вверх появляются и усиливаются (особенно с высоты 40 см) признаки механического повреждения почек и коры с обильным смоловыделением. Наиболее подвержена повреждениям хвоя таких ветвей: от едва заметного пожелтения до полной гибели. Последнее, как правило, характерно для самых верхних, наиболее длинных ортотропно ориентированных побегов. Широкое распространение разнообразных повреждений в верхней части кроны приводит к усыханию отдельных побегов и целых ветвей, регулярному (не реже чем один раз в 3 года) перевершиниванию и общему усложнению системы ветвления.

К возрасту 45–50 лет одна или две из числа не самых мощных, но наиболее долговечных и жизнеспособных ветвей в нижней части кроны оказываются погруженными своей средней частью в мохово-лишайниковый покров. Это становится возможным вследствие достаточно медленного радиального прироста таких ветвей, позволяющего им сохранить гибкость. Возраст погруженной части ветви составляет обычно 20–25 лет. Это означает, что на ней имеются вполне жизнеспособные латентные почки. Попад в условия пониженной освещенности и повышенной влажности, эти почки приобретают способность к пролиферации в придаточные корни. Нами были проведены исследования анатомии места отхож-

дения молодых придаточных корней от погруженной в мохово-лишайниковый покров части ветвей. Оказалось, что все корни имеют беспорядочную связь с сердцевинной ветви, причем след, ведущий к придаточному корню, выглядит на продольном срезе вполне правильно изогнутым и лишены каких-либо деформаций, ответвлений и следов перевершинивания.

Укоренение одной или нескольких ветвей, как правило, совпадает с пиком ростовой активности в “старой” части кроны. После прохождения этого пика начинается сначала ее медленная, а затем все более ускоренная дегенерация. Новообразование и рост элементов структуры замедляются и уже не могут восполнить их потери от прогрессирующего усыхания. Последнее происходит в базипетальном порядке, в результате чего высота растения, особенно его живой части, начинает постепенно снижаться (рис. 2). Все это находит выражение в сокращении ширины годичных колец древесины в основании ствола к возрасту 80–100 лет до 0.2–0.3 мм, т.е. в 5–7 раз по сравнению с периодом максимальной скорости роста. “Омоложение” кроны за счет пролиферации латентных почек и ускоренного роста вторичных ветвей происходит очень вяло и не может существенно замедлить процесс старения.

В укорененных ветвях в это же самое время происходят противоположные процессы. Образование новых придаточных корней из латентных почек продолжается в течение 10–15 лет. Оно прекращается, когда исчерпывается “запас” латентных почек в результате их пролиферации или естественной гибели. Укоренение вызывает резкое усиление скорости роста. За первые 5–10 лет ширина годичных колец возрастает в 3–4 раза, причем это происходит как в проксимальной, так и в дистальной частях зоны укоренения (рис. 3). В дальнейшем рост основания ветви постепенно замедляется до предшествовавшего укоренению уровня и продолжает сокращаться. Напротив, ширина годичных колец в дистальной части зоны укоренения неуклонно увеличивается. Это указывает на закономерное ослабление связи укорененной ветви с “первичным телом” растения и позволяет рассматривать такую ветвь как зачаток особи следующей (1-й вегетативной) генерации. Тот уровень роста, который является максимальным для растения семенного происхождения и достигается им к возрасту 50–60 лет, в данном случае отмечается уже через 10–15 лет после укоренения. В течение последующих 20–25 лет отмеченные тенденции сохраняются: семенная генерация постепенно деградирует, а 1-я вегетативная быстро растет и развивается.

Семенная генерация обычно погибает, не достигнув возраста 100 лет. К этому времени 1-я вегетативная генерация представляет собой уже до-

вольно мощное растение с высотой 100–120 см и диаметром кроны 120–140 см. Показатели органогенеза и роста его наиболее крупных побегов значительно превосходят максимальные для семенной генерации: длина оси 4–5 см, число брахибластов 25–30 шт., число почек возобновления 2–3 шт., длина хвои 7–8 см. Структура кроны мало отличается от описанной выше для растений семенной генерации в период их наибольшего развития. Это, в частности, относится и к возможности укоренения соприкасающихся с почвой ветвей, которое происходит описанным выше способом при наличии благоприятных для этого условий. На примере растений 1-й вегетативной генерации достоверно установлено, что если в мохово-лишайниковый покров погружается участок ветви с собственным возрастом более 30 лет, то придаточные корни, как правило, не образуются. Это, по-видимому, объясняется отсутствием живых латентных почек на таких участках ветвей. 1-я вегетативная генерация достигает обычно значительно большего размера, чем семенная, и оказывается более долговечной. Максимальная высота растения достигает 1.5 м, диаметр кроны – 2 м, продолжительность жизни – 150–200 лет.

В свою очередь 2-я вегетативная генерация в отношении размера и долговечности превосходит 1-ю: высота – до 2 м, диаметр кроны – до 3 м, продолжительность жизни – 200–250 лет. 2-я вегетативная генерация обычно отличается от 1-й несколько большими максимальными размерами побегов (длина оси – до 6 см, длина хвои – до 9 см), а также более выраженной дифференцированностью кроны, в частности появлением нескольких по-настоящему ортотропных многолетних стволов с радиальной симметрией. Последние характеризуются максимальным размером побегов, наиболее подвержены механическим повреждениям и обычно не живут более 20–30 лет.

К моменту появления 3-й вегетативной генерации “останки” давно погибшей семенной генерации обычно разрушаются до такой степени, что идентификация этой генерации как 3-й становится возможной только по косвенным признакам, таким как размеры и состояние двух предшествующих генераций. Максимальный размер побегов у 3-й вегетативной генерации остается примерно таким же, как у 2-й, а максимальные высота и диаметр кроны вновь несколько возрастают (до 2.5 и 6 м соответственно). Крона обычно состоит из элементов трех типов: 1) множества относительно однородных и долговечных, практически не подверженных повреждениям и способных к укоренению ветвей, образующих “подушку” в нижней части кроны; 2) значительного количества (несколько десятков) горизонтальных или приподнимающихся скелетных ветвей средней части кроны со значительными повреждениями и про-



Рис. 4. Общий вид растений поздних вегетативных генераций. Масштабная линейка 1 м.

должительностью жизни до 70–80 лет; 3) нескольких вертикальных стволов с наиболее мощными побегами, множеством механических повреждений и продолжительностью жизни не более 50 лет. Общая продолжительность жизни 3-й вегетативной генерации достигает 300–350 лет.

В дальнейшем продолжается образование новых вегетативных генераций, но достоверное определение их порядкового номера и общего возраста клона становится невозможным. Это связано с тем, что, обычно начиная с 3-й вегетативной генерации, максимальный размер побегов и кроны в целом перестает закономерно увеличиваться. Все последующие генерации если и отличаются друг от друга, то не из-за причин, связанных с онтогенезом клона, а только в силу разнообразия внешних факторов. Рассмотрим более подробно структуру таких растений на конкретном примере (рис. 4). В данном случае клон был представлен связанными между собой особями двух вегетативных генераций. Старшая генерация имела высоту 225 см и средний диаметр кроны 3 м. Основание ее ствола (диаметр 19 см) горизонтально лежало на поверхности почвы, причем его базальная часть была совершенно сгнившей. Возраст ствола в основании его живой части составил 318 лет. От горизонтально лежавшего на поверхности почвы 90-сантиметрового отрезка ствола отходило несколько очень мощных придаточных корней, длина которых достигала 9 м. Одна из ветвей приземной “подушки” имела несколько собственных молодых придаточных корней, са-

мому старому из которых было 10 лет. Из-за недавнего укоренения эта ветвь пока еще мало отличалась от соседних неукорененных ветвей по размеру и скорости роста. Особь младшей генерации (на рис. 4 слева) была связана со старшей генерацией укорененной ветвью. Протяженность отрезка с придаточными корнями 60 см, диаметр проксимальной части 42 мм при возрасте 148 лет, дистальной – 78 мм при возрасте 119 лет. В период с 90 до 80 лет назад камбиальный прирост ветви в дистальной части ныне существующей зоны укоренения заметно усилился, а в проксимальной – остался неизменным. Это можно объяснить только появлением первых придаточных корней. Возраст самого старого из ныне существующих корней составил всего 60 лет. Это означает, что он и другие, более молодые корни возникли как боковые или придаточные в основании не сохранившихся до настоящего времени первых (стеблеродных) придаточных корней. Младшая из вегетативных генераций представленного на рис. 4 растения в момент исследования не имела укорененных ветвей. Однако на фотографии хорошо заметно, что одна из плагиотропных ветвей уже соприкоснулась с напочвенным покровом своим достаточно молодым (10–15 лет) участком. Есть основания полагать, что через несколько лет произойдет укоренение этой ветви с образованием в дальнейшем следующей вегетативной генерации.

Анализ этого и других примеров показывает, что укоренение ветвей и образование новых вегетативных генераций у кедра сибирского на верх-

нем пределе распространения являются довольно редкими (1–2 раза за 100 лет) событиями. Однако этого оказывается вполне достаточно для вегетативного воспроизводства и даже размножения. Последнее отмечено примерно у половины старых клонов. Оно происходит способом партикуляции в тех случаях, когда у одной из погибших впоследствии генераций укореняются не она, а 2–3 ветви.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Главным признаком кустарников, отличающим их от деревьев, является быстрое старение доминирующих осей и постоянная их смена осями следующих порядков ветвления, возникающими из базальных латентных почек (Серебряков, 1962). Приведенные в настоящей работе результаты однозначно показывают, что кедр сибирский на самом верхнем пределе распространения в горах сохраняет жизненную форму *дерева*. Короткий и не вертикальный, но все-таки настоящий ствол сохраняется на всем протяжении онтогенеза. Побегообразование из латентных почек не только не служит основой обновления системы ветвления, но и вообще играет очень незначительную роль в ее формировании. В системе жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962) прямостоячие и лежачие (стланцы) деревья являются “таксонами” одного ранга. Отличительные признаки стланцев – это более или менее горизонтальное положение ствола и главных ветвей, а также их способность к укоренению, обеспечивающая усиление роста и увеличение продолжительности жизни.

Кедр сибирский на верхнем пределе распространения в горах обладает всеми признаками, характеризующими жизненную форму *дерева-стланца*. Способность к образованию такой жизненной формы лесными видами деревьев находится в пределах их модификационной изменчивости.

Поэтому налицо ряд существенных отличий от облигатных, “генетических” стланцев. Это, прежде всего, акропетальный градиент роста побегов в пределах кроны, который вызывает их постоянное “стремление” вверх, а при благоприятной климатической ситуации реализуется в формировании временных вертикальных стволов (Горчаковский, Шиятов, 1985). Второе важное отличие – это затрудненность и редкость укоренения ветвей, которое, впрочем, оказывается достаточным для вегетативного воспроизводства. Таким образом, формирование жизненной формы дерева-стланца кедром сибирским на верхнем пределе распространения в горах позволяет не только отдельным особям выживать в экстремальных условиях среды, но и обеспечивает виду возможность сохранения и закрепления всего комплекса адаптивных признаков посредством вегетативного воспроизводства и даже размножения наиболее приспособленных к данным условиям генотипов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьев В.Н.* Горные экологические формы кедра сибирского // Собрание по объему вида и внутривидовой систематике 4–7 апреля 1967 г., Ленинград. Л.: Наука, 1967. С. 31–32.
- Галазий Г.И.* Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика // Тр. БИН им. В.Л. Комарова АН СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Сер. 3. Вып. 9. С. 210–329.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г.* Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 209 с.
- Мальшев Л.И.* Ошибочное мнение о произрастании кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Rgl.) в Саянах // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 5. С. 737–739.
- Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 377 с.