

## ОНТОМОРФОГЕНЕЗ СОСНЫ КОРЕЙСКОЙ (*PINUS KORAIENSIS* SIEB. ET ZUCC.) В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕГОРНОГО ПОЯСА ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

Комарова Т.А.,<sup>1</sup> Ухваткина О.Н.,<sup>1</sup> Трофимова А.Д.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

<sup>2</sup> Ростовский гос. пед. ун-т им. А.И. Герцена, г. Ростов

Сосна корейская или кедр корейский (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) - одна из основных лесообразующих пород хвойных и хвойно-широколиственных лесов российского Дальнего Востока. О выдающемся значении этого вида впервые предельно точно указал В. Л. Комаров (1897, 1901), отметивший, что кедр корейский служит «типичнейшим представителем» выделенной им Маньчжурской флористической области. Он позднее указал, что эту область «по справедливости можно назвать областью распространения *Pinus koraiensis*» (Комаров, 1901). Б.А. Ивашкевич (1933) относил леса, образованные кедром корейским, к наиболее показательным для выделенного им «маньчжурского флористического комплекса». Сопоставляя границы распространения кедровых лесов с физико-географическими рубежами на Дальнем Востоке, Б.П. Колесников (1954, 1956) охарактеризовал кедровые леса как типичный элемент растительности горно-долинного ландшафта нижнего и в большей степени среднего поясов горных систем материковых частей амурско-приморского климатического района дальневосточной муссонной области.

В результате многостороннего изучения сосны корейской и образуемых ею лесов в настоящее время накоплен обширный фактический материал по вопросам распространения (Комаров, 1902; Строгий, 1934; Георгиевский, 1932; Колесников, 1954, 1956; и др.), биологических и эколого-ценотических особенностей (Овсянников, 1929; Ивашкевич, 1933; Дылис, Виппер, 1953; Соловьев, 1958; и др.), морфологического и анатомического строения шишек и семян и их урожайности (Кречетова, Штейникова, 1963; Сенчукова, 1966; Кречетова и др., 1972; Мелашенко, 1995; Ворошилова, 2000; Орехова, 2004; и др.), биохимического состава и полезных свойств семян (Горохов, 1950; Руш, 1974; Орехова, 1998, 2001, 2004; и др.), возрастного строения популяций кедра и образованных им насаждений (Ивашкевич, 1929; Соловьев, 1961; и др.). Вместе с тем остались слабо изученными особенности жизненного цикла или полного онтогенеза этого вида.

Онтогенез растений – это генетически обусловленная последовательность этапов развития одной особи от зарождения в результате полового или вегетативного размножения до ее естественного отмирания или преждевременной смерти (Жмылев и др., 2002), т.е. полное развитие генетты (genets по: Harper, 1977). В процессе онтогенеза у любого растения происходят морфологические, анатомические, физиологические, биохимические и др. изменения, связанные с определенными этапами развития. Попытки подразделения онтогенеза растений на разные этапы впервые появились независимо в работах разных авторов в 40-х годах (Пошкурлат, 1941; Работнов, 1945; Watt, 1947). Интегральным показателем отдельных этапов онтогенеза служит возрастное состояние растений, характеризующееся определенными морфологическими и биологическими признаками, а также особыми взаимосвязями со средой. В качестве синонимов термина «возрастное состояние» служат понятия «физиологический возраст» (Schaffalitsky de Mucadel, 1959) и «биологический возраст» (Robbins, 1957; Левин, 1966). Представление о возрастном состоянии как определенном этапе онтогенетического развития особи легло в основу разных периодизаций онтогенеза (Чайлахян, 1958; Шитт, 1958; и др.). Наиболее широкое развитие в России получило популяционно-онтогенетическое направление (Работнов, 1950, Уранов, 1967; Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988; и др.), связанное с возрастной дифференциацией особей в ценопопуляциях. К настоящему времени изучены возрастные состояния у сотен видов цветковых, папоротникообразных и голосеменных растений. Онтогенез и возрастные состояния у древесных видов анализировали многие исследователи (Заугольнова, 1968; Нухимовская, 1971; Чистякова, 1978; Диагнозы и ключи..., 1989; Махатков, 1991; Smirnova et al., 1999; и др.). Однако онтогенез и возрастной состав ценопопуляций дальневосточных видов деревьев остались еще не изученными.

В настоящей работе впервые проводится описание онтогенеза сосны корейской на основе возрастной периодизации растений, разработанной Т.А. Работновым (1950) и дополненной А.А. Урановым (1967) и его учениками. В задачи исследования входило охарактеризовать отдельные возрастные состояния растений сосны корейской, произрастающих в сомкнутых лесных

насаждениях, на гарях и вырубках широколиственно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесов среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня.

### Материалы и методика исследований

В качестве материала для изучения возрастного развития сосны корейской служили около 400 экземпляров молодых прегенеративных растений и около 100 крупных деревьев. Описания растений разных возрастных состояний проводили на 30 пробных площадях, заложенных на разных стадиях лесовосстановительных сукцессий после пожаров и рубок в кедрово-темнохвойных и кедрово-широколиственных лесах на территории Верхнеуссурийского биогеоценологического стационара Биолого-почвенного института ДВО РАН, расположенного в бассейне р. Правая Соколовка (приток IV порядка р. Уссури в верхнем ее течении). Территория стационара находится на западном макросклоне в северной части Южного Сихотэ-Алиня в пределах высотных отметок от 440 до 1108 м над ур. м. и занимает площадь около 4,5 тыс. га. По своим природным характеристикам территория стационара типична для среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня и служит своеобразным эталоном южной тайги с господством широколиственно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесов.

При описании возрастного состояния растений за основу была взята классификация, предложенная Т.А. Работновым (1950), с дальнейшей детализацией ее другими авторами (Уранов, 1967, 1975; Смирнова и др., 1976; и др.). В прегенеративном периоде мы учитывали 5 возрастных состояний: проростки (р), всходы (s), ювенильные (j), имматурные (im) и виргинильные (v); в генеративном периоде – молодые ( $g_1$ ), средневозрастные ( $g_2$ ) и старые генеративные ( $g_3$ ); постгенеративный период, включающий субсенильное (ss) и сенильное (s) возрастные состояния, остался не изученным, так как растения в этих состояниях нам не удалось обнаружить. Следуя за рядом авторов (Работнов, 1978; Истомина, 1982; Смирнова и др., 1984), мы выделяли также квазисенильное состояние (qs), характерное для молодых растений, пребывающих в угнетенном состоянии в фитоценологически неблагоприятных условиях и способных в дальнейшем плодоносить при улучшении условий существования.

При описании растений устанавливали основные их морфометрические показатели (высоту, диаметр ствола у корневой шейки и на высоте груди, порядок ветвления, количество живых и мертвых веток, начало и ширину кроны, высоту до первой живой и мертвой ветки, а также годовые приросты). Кроме того, зарисовывали надземную и подземную сферу у растений разного возрастного состояния. Для изучения хода роста были вырублены 3 модельных дерева, для определения возраста деревьев были взяты керны примерно у 100 деревьев.

### Особенности биологии и онтогенетического развития

Сосна корейская - вечнозеленое дерево первой величины с мощной многовершинной кроной, достигающее 30-35 м высоты и 1,5 м в диаметре. Основная часть деревьев растет не более 250-300 лет, но отдельные стволы доживают до 400 лет. Это теневыносливый вид, особенно в молодом возрасте, но с возрастом требовательность его к свету возрастает. Наилучшие условия для его роста в молодом возрасте создаются при умеренном затенении, но самосев успешно развивается и на открытых участках.

Хорошо развитая поверхностная корневая система сосны корейской позволяет ей произрастать на мелких и бедных почвах крутых склонов и скалистых гребнях до 750-800 м над ур. м. В переувлажненных местообитаниях с плохим дренажем корневая система развивается значительно слабее, боковые корни представлены в меньшем количестве и значительно короче. Наиболее мощная корневая система формируется на дренированных глубоких и богатых суглинистых и супесчаных почвах на пологих склонах и высоких террасах.

Цветение происходит во второй половине июня в течение 6-8 дней. Женские колоски (макростробилы) формируются на освещенных верхушечных побегах, а мужские (микростробилы) развиваются на боковых укороченных побегах текущего года. Семеношение наступает при свободном стоянии деревьев в 25-30 лет, в сомкнутых насаждениях – в 60-80 лет и более старшем возрасте. Шишки сосны корейской крупные, по форме значительно варьируют, но чаще всего имеют цилиндрическую, конусовидную или овальную

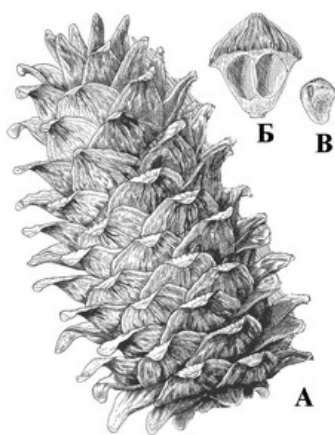


Рис. 1. Овальная форма шишки (а), кроющая чешуя (б) и семя (в) сосны корейской

форму. Чешуи их кожисто-деревянистые, с продольными морщинками и сильно отогнутыми наружу концами. В шишке содержится от 45 до 250 (в среднем 100-120) орехов; масса одной шишки изменяется от 50 до 350 г. Размеры шишек различаются не только у разных деревьев, но и в пределах одного дерева. Количество шишек, по данным Н.В. Кречетовой и В.И. Штейниковой (1963), в среднем составляет 25-30, но на самых крупных деревьях в урожайные годы может образоваться до 1000 шишек. Семена созревают на второй год после цветения в октябре-ноябре. Они располагаются по 2 под чешуйками (рис. 1 б). Семя (рис. 1 в) обратнойцевидное, слегка трехгранное, 14-18 мм длиной, 8-13 мм шириной, с серовато-коричневой толстой деревянистой кожурой и маслянистым желтовато-белым ядром. Оно состоит из эндосперма и зародышевой полости с зародышем. Зародыш содержит от 8 до 15 семядолей. В зависимости от возраста плодоносящего растения и условий местопроизрастания масса 1000 шт. семян может варьировать от 350 до 870 г. (в среднем - около 500 г).

Созревшие семена опадают на землю вместе с шишкой. Семена, богатые питательными веществами и имеющие превосходный вкус, привлекают большое количество лесных потребителей. Согласно работе Г.Ф. Бромлея с соавторами (1966, 1974), в Приморском крае насчитывается 33 вида птиц и млекопитающих, использующих в пищу кедровые орехи. При невысоких урожаях семена растаскиваются обитателями тайги еще до опадения шишек.

Активному расселению семян сосны корейской под полог леса, на гари и вырубki способствует синзоохорное распространение их с помощью птиц, что связано и с инстинктом запасания кормов в почве. Среди птиц, запасающих кедровые орехи в почве и способствующие их массовому расселению, следует, прежде всего, назвать кедровку (*Nucifraga caryocatactes* L.) и поползню (*Sitta europaea* L.). Кедровки и поползни обеспечивают почти ежегодное появление одиночных и групповых всходов сосны корейской как в местах нахождения семенных деревьев, так и на значительном расстоянии от них. Согласно данным Г.Ф. Бромлея и В.А. Костенко (1967, 1974), эти птицы прячут в почве от 0,6 до 52,3 тыс. кедровых орехов на 1 га. Часть из них, не найденных многочисленными потребителями, стратифицируются и затем прорастают одиночными и групповыми всходами. По мнению названных авторов, сохранившаяся и проросшая часть семян фактически составляет основной фонд естественного возобновления кедр корейского, возобновления же самосевом практически не происходит.

Особь сосны корейской проходят в процессе онтогенеза четыре возрастных периода.

**I. Латентный период**, начинающийся с созревания семян и продолжающийся до начала их прорастания, не одинаков по продолжительности и зависит от многих причин и особенностей семян: размера и содержания запасных веществ в семенах, режима их стратификации, условий хранения и от многих других факторов. Согласно исследованиям В.В. Мелашенко (1995), гетерогенность семян сосны корейской зависит от возраста дерева, расположения шишки в кроне и даже определяется нахождением семени в отдельно взятой шишке. По данным Т.П. Ореховой (2004), семена в верхней части шишки содержат минимальное количество запасных белков, жиров и сахаров, а в годы с неблагоприятными погодными условиями они отличаются и высокой пустосемянностью. Жизнеспособность семян в значительной степени определяется условиями хранения. Воздействие отдельных факторов на жизнеспособность семян изучаемого вида подробно рассмотрено в работе Т.П. Ореховой (2004). Для организации успешного хранения семян этот автор считает необходимым сохранять семена с постоянно низким содержанием влаги, в условиях низких температур и при уменьшении доступа к ним кислорода. Согласно М.Г. Николаевой с соавторами (1985), семена сосны корейской нуждаются в стратификации при 2-7°C в течение двух месяцев.

Семена сосны корейской в естественных условиях сохраняют всхожесть до трех лет. Семена, посеянные весной, прорастают через год, а посеянные осенью всходят следующей весной. Наши опыты по проращиванию семян в кюветах с почвой в неотопляемой лаборатории показали, что в первый год прорастает в среднем 14 семян из 100, а на второй год всхожесть значительно возрастает (41-62%). По данным Т.П. Ореховой (2005), всхожесть семян, помещенных в горшки с почвой, которые были зарыты в гумусовый горизонт, в первый год составляла от 12 до 14%.

**II. Прегенеративный или виргинильный период** начинается с прорастания семени и заканчивается достижением особью половозрелого состояния. В этом периоде нами было выделено 5 возрастных состояний. Следуя за рядом авторов (Васильченко, 1936, 1960; Покровская, 1958; Нухимовская, 1971; Рысина, 1973; Комарова, 1986; и др.), мы разграничиваем

фазы развития проростков и всходов. С появлением первых листьев (хвои) проростки становятся всходом.

1. Проростки (pl) формируются после выхода зародыша из оболочки семени и развиваются до появления первых настоящих листьев. Обычно это состояние завершается в течение первого года развития растений.

Прорастание семян происходит надземно в конце мая. Подсемядольная часть проростка, или гипокотиль, утолщено-цилиндрическая, до 6-7 см длиной, зеленая. В конце вегетационного сезона гипокотиль одревесневает, приобретая светло-коричневый цвет. Семядоли линейно-шиловидные, в сечении трехгранные, 40-50 мм длиной, 1,5-2 мм толщиной, зеленые, блестящие, собраны в мутовку по 8-15. В подземной сфере у проростков образуется стержневой корешок и несколько боковых корешков I и II-го порядков.

В конце первого вегетационного сезона выше семядолей формируется крупная верхушечная почка, из которой, чаще всего на следующий год, формируется центральный побег с хвоей. Первые этапы прорастания семян и формирование проростка характеризует рис. 2.

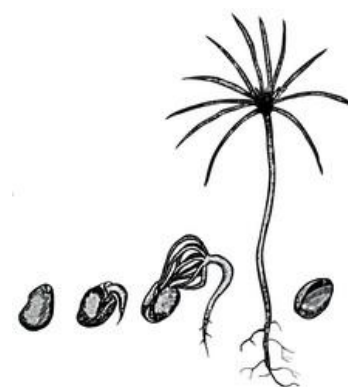


Рис. 2. Разные этапы развития проростка сосны корейской

2. Всходы (s) развиваются, начиная с разветвления верхушечной почки, до отмирания семядолей (рис. 3 а). Продолжительность этой фазы составляет 2-3 (5) лет. Верхушечная почка обычно раскрывается в течение второго года жизни, и образуется первое надсемядольное междоузлие (эпикотиль) 1-3 см высотой.

Первичная хвоя мягкая, плоская, на верхушке с хрящеватым острием, по краям пильчато-зубчатая, располагается на эпикотиле спирально. Высота всходов 8-15 см, диаметр стволика у корневой шейки 1,5-3 мм, верхушечные приросты составляют 1-4 см. Главный корень проникает на глубину 10-15 см, намечается его рост в горизонтальном положении.

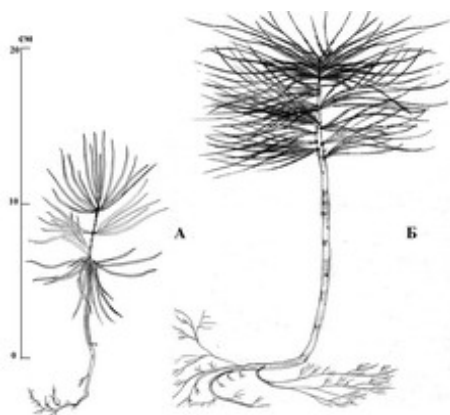


Рис. 3. Всход (а) и ювенильное растение (б) сосны корейской

3. Ювенильные особи (j), формирующиеся с момента отмирания семядолей, развиваются до начала ветвления и имеют моноподиальное нарастание (рис. 3 б). В благоприятных условиях произрастания растения пребывают в ювенильном состоянии до 8-10 лет и достигают высоты 30-36 см и диаметра 3-5 мм у основания корневой шейки. Годичные приросты верхушечного побега составляют до 2-3 см. В условиях угнетения формируются растения с пониженной жизнеспособностью, высота которых не превышает 15-19 см. Они имеют небольшие приросты (0,5-1,0 см) и находятся в ювенильном состоянии до 15-17 лет. В отличие от взрослых растений, хвоя ювенильных растений более вытянутая и достигает 12-14 см.

Гипокотиль ювенильных растений втягивается в почву на половину или более его длины и принимает горизонтальное положение. Наряду с главным стержневым корнем, активно начинают развиваться 2-3 боковых корня, располагающихся параллельно поверхности почвы. Глубина проникновения корней в почву небольшая и не превышает 5-10 см.

Ювенильные особи, также как и растения предыдущих возрастных состояний, располагаются в пределах кустарничково-травяного яруса и испытывают конкуренцию со стороны травянистых растений и затенение кустарниками и деревьями. В этом возрастном состоянии растения отличаются наибольшей теневыносливостью.

4. Имматурное возрастное состояние (im) начинается с момента формирования первых боковых веточек и характеризуется своими особыми чертами в строении и развитии молодых растений: слабо ветвящейся несформированной кроной; тонким стволиком, незначительно превышающим толщину боковых веток. Стволик покрыт серой шершавой перидермой, слабо отслаивающаяся корка располагается только в базальной части стволика. Корневая система у

таких растений слабо развита и образована главным и тонкими боковыми корнями. В имматурном состоянии растения сосны корейской пребывают от 7-10 до 50-70 лет и имеют значительные различия по высоте (от 0,2 до 3,0 м), порядку ветвления и степени сформированности кроны. В связи с этим, имматурное состояние было подразделено нами на три фазы: начальную ( $im_1$ ), промежуточную ( $im_2$ ) и завершающую ( $im_3$ ).

а) Растения *начального имматурного состояния* ( $im_1$ ) отличаются небольшими размерами (20-100 см высотой, диаметр в основании стволика 0,2-1,5 см) и разреженной несформированной кроной из 3-9 боковых веточек с I-II порядками ветвления (рис. 4 а). В верхней части кроны развивается главный побег, который отличается в этом возрастном состоянии от боковых побегов более крупными размерами. Главный побег завершается крупными верхушечными почками. На верхушке главного побега одновременно закладывается от 1 до 5 удлиненных конических почек с узким основанием, детых чешуями в несколько рядов. Все почки плотно соприкасаются друг с другом и у основания покрыты плотными чешуйками. Из самой крупной центральной почки на следующий год развивается новый главный побег.



Рис. 4. Разные фазы имматурного возрастного состояния сосны корейской: а – растение в начальном имматурном состоянии; б - растение в промежуточном имматурном состоянии; в - растение в завершающем имматурном состоянии.

Растения с нормальной жизненностью имеют в среднем высоту 30-50 см, диаметр стволика 5-9 мм, прирост главной оси составляет 2,5-3,5 см в год. Растения с повышенной жизненностью, развивающиеся на более освещенных участках гарей и вырубков, достигают в высоту 80-100 см и диаметра 10-15 мм и имеют прирост главной оси 4-6 см/год. У растений в состоянии  $im_1$  с нормальным и ускоренным ростом редко встречаются отмершие веточки в нижней части стволика. Небольшое количество (1-3) отмерших веточек образуются преимущественно у растений пониженной жизненности с замедленным ростом, развивающимся в условиях более сильного фитоценотического пресса. Высота таких растений редко превышает 30 см, а диаметр стволика - 5 мм, прирост главной оси составляет 1,2-1,7 см/год.

В подземной сфере растений начального имматурного состояния основную роль играют главный и боковые корни, расположенные горизонтально и не заглубляющиеся более чем на 20 см.

В начальном имматурном состоянии растения сосны корейской пребывают в возрасте от 6 до 30 лет, в зависимости от жизненного состояния и темпов их развития.

б) Особи в *промежуточном имматурном состоянии* ( $im_2$ ) могут достигать 2 м высоты и 4,0-4,5 см диаметра в основании ствола при повышенной жизненности, при этом они имеют слабо выраженную крону конической формы около 1,0 м шириной, начинающуюся почти на уровне почвы или в 0,5 м от уровня земли; боковые веточки с II-III порядками ветвления (рис. 4 б). В нижней части стволика обычно находятся несколько отмерших веточек, которые сформировались в предыдущем возрастном состоянии.

У некоторых имматурных растений на ортотропных или плагиотропных подземных участках побеговой системы формируются придаточные корни, и корневая система становится комбинированной, включающей главный, боковые и придаточные корни. В этом возрастном

состоянии молодые растения сосны корейской пребывают в пределах от 10 до 50 лет, в зависимости от уровня их жизненности.

в) Растения *завершающего имматурного состояния* ( $it_3$ ) имеют наиболее крупные размеры - высота 1,2-3,0 м, диаметр в основании стволика от 1,5 до 5 см, а на уровне груди - от 1 до 3 см, в зависимости от уровня жизненности растений. Слабо оформленная крона шириной 0,7-1,5 м начинается на высоте 0,5-2, 0 м. Ниже, почти до основания ствола, расположены отмершие ветки, сформированные в предыдущих имматурных состояниях. На этом этапе возрастного развития сосны корейской главный верхушечный побег начинает уступать в росте ближайшим боковым побегам, что определяет более округлую форму вершины. Это возрастное состояние приходится на возраст от 15 до 70 лет, в зависимости от жизненности растений и темпов их развития.

5. Виргинильное возрастное состояние (V) характерно для растений сосны корейской с достаточно хорошо развитой кроной, достаточно мощным стволом, очищенным от веток хотя бы в его нижней части, и сформированной на нем коркой. Рост главной оси ослабевает, и верхушечный побег уже теряется среди более хорошо развитых боковых ветвей. Отсутствие процесса семеношения отличает уже сформированные виргинильные деревья от взрослых растений генеративного периода.

В связи с существенными различиями в размере, возрасте и строении растений виргинильное состояние было также подразделено нами на три фазы: начальную ( $V_1$ ), промежуточную ( $V_2$ ) и завершающую ( $V_3$ ).

а) Для растений *начального виргинильного состояния* ( $V_1$ ) характерна узкая коническая или яйцевидная форма кроны (рис. 5 а). Главный верхушечный побег начинает уступать в росте боковым ветвям. Средняя высота растений с нормальной жизненностью равна 4-6 м, диаметр у основания ствола 6-10 см, а на высоте груди - 4-7 см. Крона начинается на высоте 1,7-2,2 м. Ствол очищен от веток не более чем на 0,5-1,0 м от почвы. В нижней части ствола начинает формироваться отслаивающаяся мелкотрещиноватая или чешуйчатая корка. Остальная часть ствола покрыта серой шершавой перидермой.

Особь с повышенной жизненностью, отличающиеся ускоренным темпом развития и опережавшие в росте и размерах особь с нормальной и пониженной жизненностью в имматурном состоянии, начали уступать последним во всех фазах виргинильного возрастного состояния. В начальном виргинильном состоянии особь с повышенной жизненностью и ускоренным ростом не превышают 4-5 м высоты и диаметра 6,3 см на высоте груди. В то же время, средний их возраст составляет 14-20 лет, тогда как у особей с нормальной жизненностью он равен 38-45 годам, а с пониженной жизненностью – 50-75 годам.

Корневая система отличается более интенсивным ростом, чем у имматурных особей. Наиболее крупных размеров достигают 2-3 боковых корней, распространяющихся в почве горизонтально и не заглубляющихся больше, чем на 30 см.

б) В *промежуточном виргинильном состоянии* ( $V_2$ ) растения сосны корейской с нормальной жизненностью достигают высоты 9-12 м, диаметра 9-11,5 см на уровне груди и возраста 80-100 лет, тогда как растения с повышенной жизненностью при возрасте 30-60 лет достигают высоты 6-9 м и диаметра 5-8 м. Коническая или яйцевидная крона растений в этом возрастном состоянии начинается на высоте 4-6 м. Ствол очищен от сухих веток, начиная с высоты 2-3 м, диаметр его в основании равен 12-16 см, а на уровне груди - 10-14 см. Мелкотрещиноватая чешуйчатая корка образуется на стволе до 5-6 м, а выше ствол покрыт темно-серой перидермой. В корневой системе наиболее крупные размеры приобретают 4-5 боковых корней.

в) *Завершающее виргинильное состояние* ( $V_3$ ) характерно для нормально развивающихся растений сосны корейской в возрасте 90-140 лет. При этом высота растений составляет в среднем 14-18 м, диаметр в основании ствола – 15-20 см, а на высоте груди – 10-16 см. У особей с повышенной жизненностью высота в возрасте 50-70 лет не превышает 14-16 м, а диаметр на уровне груди 9-11 см.

Для этого возрастного состояния характерен максимальный рост верхушечных побегов, при этом главный верхушечный побег слабо выделяется среди близлежащих ветвей с усиленным ростом. Благодаря превышению верхушечных приростов над боковыми, крона у дерева приобретает узкую коническую или овальную форму (рис. 5 в).

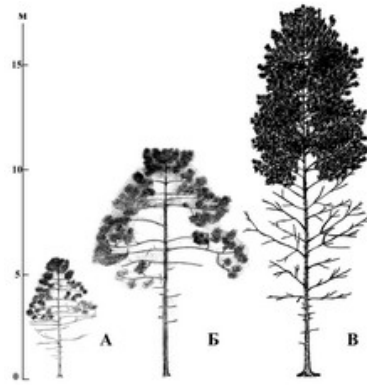


Рис. 5. Разные фазы виргинильного возрастного состояния сосны корейской: а – растение в начальном виргинильном состоянии; б - растение в промежуточном виргинильном состоянии; в - растение в завершающем виргинильном состоянии.

**III. Генеративный период** у растений сосны корейской нормальной жизненности в условиях относительно сомкнутого широколиственно-кедрового леса исследуемого района начинается в возрасте 110-140 лет и в более старшем возрасте, а у растений повышенной жизненности при сравнительно свободном стоянии может начаться в возрасте 30-60 лет.

1. Молодые генеративные деревья ( $g_1$ ) слабо и нерегулярно плодоносят и продолжают интенсивно нарастать. В средней части кроны усиливается рост некоторых боковых ветвей, загибающихся кверху и догоняющих по высоте верхушечные побеги. Это определяет начало формирования многовершинной кроны. Дальнейшему развитию многовершинности способствует образование развилок на вершинах кроны, обычно совпадающих с годами обильного плодоношения.

Молодые генеративные растения нормальной жизненности достигают в среднем высоты 15-20 м и диаметра на уровне груди 13-19 см, средний возраст их составляет 120-150 лет. При ускоренном развитии растения достигают 10-15 м высоты, диаметра 10-14 см при абсолютном возрасте 30-60 лет. До высоты 3-5 м ствол очищен от сучьев, а выше на 2-3 м находятся отдельные сучки и сухие ветки. Крона начинается на высоте 8-15 м, имеет овальную форму со слегка оттянутой верхушкой из нескольких сближенных верхних веток (рис. 6 а). Длина ветвей в нижней и средней части кроны составляет 3-4 м, в верхней части - 1-3 м, вершина несколько суженная. Кора в нижней части ствола крупно-продольно-бороздчатая; в средней и верхней части - чешуйчатая отслаивающаяся.

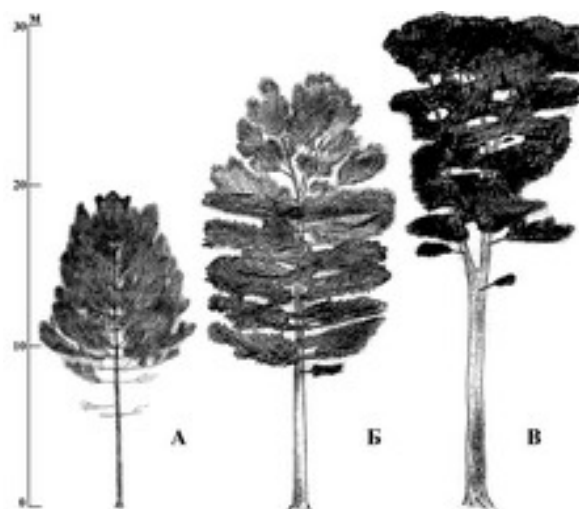


Рис. 6. Молодые (а), средневозрастные (б) и старые (в) генеративные растения сосны корейской.

2. Средневозрастные генеративные особи ( $g_2$ ) обладают туповершинной овальной или обратнойцевидной, многовершинной кроной (рис. 6 б). Плодоношение обильное, с определенной периодичностью в 3-4 года, обычно сопровождается увеличением числа ветвлений ствола. Это

связано с тем, что плодовые побеги, на которых развиваются несколько (2-5) крупных шишек, заметно ослабевают в росте, не дают хорошо развитых почек и часто усыхают. Отмирание верхушечных почек и последующий усиленный рост близлежащих боковых веток приводят к очередному ветвлению.

По мнению многих исследователей (Фишер, 1939; Соловьев, 1958, 1969; и др.), многовершинность кедра корейского связана с годами обильного семеношения и является результатом обламывания вершин под влиянием тяжести шишек и действия ветра. Согласно нашим наблюдениям, ветвление в кроне сосны корейской связано не только с процессом плодоношения, но отмечается также у растений, не достигших генеративной зрелости. Как отмечалось ранее, у растений начального виргинильного состояния ( $V_1$ ) главный верхушечный побег начинает уступать в росте близлежащим боковым ветвям, и в дальнейшем развитии виргинильных особей верхушка кроны обычно образована 5 -7 сближенными веточками, среди которых главный побег уже не выделяется. У молодых генеративных растений, характеризующихся активным ростом в высоту, некоторые боковые ветви в средней части кроны загибаются кверху и догоняют по высоте верхушечные побеги, на которых обычно формируются шишки. В ходе дальнейшего развития генеративных особей процесс ветвления в кроне в наибольшей степени стимулирует интенсивное плодоношение растений.

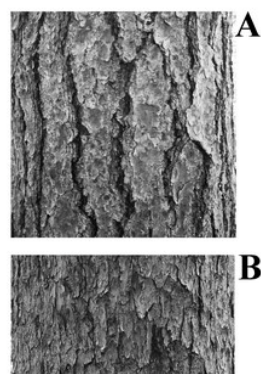


Рис. 7. Разные формы коры сосны корейской: а – глубоко трещиноватая плитчатая кора; б - чешуйчатая кора

Кора у средневозрастных генеративных растений может различаться по своему строению. Г.В. Сенчукова (1966) выделила два фенотипа сосны корейской по строению коры: деревья с глубоко трещиноватой плитчатой корой (рис. 7 а) и деревья с отсутствием глубоких трещин на коре, имеющие тонкие пластинки разной формы, напоминающие чешуйки с отогнутыми краями, иначе названные «чешуйчатокорые» (рис. 7 б). По мнению Г.В. Сенчуковой, деревья с глубоко трещиноватой плитчатой корой отличаются более быстрым ростом по диаметру и большей урожайностью. Наши исследования подтверждают наблюдения Г.В. Сенчуковой (1966) о более высоких темпах роста по диаметру деревьев с толстой глубоко трещиноватой плитчатой корой и достижении ими более крупных размеров по толщине ствола.

Интенсивный рост деревьев по диаметру и утолщение коры у средневозрастных особей сопровождается образованием глубоких продольных трещин и растрескиванием коры, особенно в базальной части ствола.

В естественных условиях произрастания района исследований средневозрастные деревья сосны корейской варьируют по абсолютному возрасту от 150 до 230 лет (средний показатель – 170 лет); по высоте - от 22 до 30 м (средний показатель - 24,5 м); диаметр в основании ствола изменяется в пределах 40-100 см, а на высоте груди 30-60 см, средние их показатели равны 54,0 и 42,3 см соответственно. Ствол очищен от сучьев до 6-9 м, выше на 2-5 м встречаются сухие сучки и отдельные живые веточки. Крона густая, хорошо олиственная, начинается на высоте 12-15 м. Вершина с 2-5 крупными ветвями.

3. Старые генеративные особи ( $g_3$ ) отличаются туповершинной обратноконической кроной, максимальная ширина которой приходится на ее верхнюю часть (рис. 6 в). Оси III-IV порядков значительно искривлены в результате многократных перевершиниваний. Плодоношение от обильного в начале этого возрастного состояния сменяется на незначительное к концу его. В кроне появляются сухие сучья и ветки. Возраст растений этого возрастного состояния варьирует от 210 до 300 лет; высота в среднем составляет 26-29 м; диаметр в основании ствола - 80-140 см, а на уровне груди - 50- 80 см. Ствол очищен от сучьев до высоты 12-16 м, выше на 4-6 м находятся сухие сучья и отдельные живые ветки; крона начинается на высоте 18-21 м. Кора продольно-плитчатая, морщинистая и слабо отслаивающаяся.

Корневая система сосны корейской мощная, выходящая у старых генеративных деревьев далеко за пределы кроны. Ее характерными чертами служат неглубокое расположение главного корня и хорошо развитая система боковых корней. Главный стержневой корень обычно сохраняется в течение почти всей жизни особей, но, как правило, не превышает в длину 30 см, сильно ветвится, часть корней уходит вглубь, некоторые уходят в стороны и развиваются в боковые корни. Среди многочисленных хорошо развитых боковых корней наиболее мощного



развития достигают 4-6 из них. Глубина распределения корневой системы зависит от характера почвы. На пологих склонах с хорошо развитыми почвами корни сосны корейской могут заглубляться до 100 см, однако основная масса корней сосредоточена не глубже 50 см. С возрастанием глубины снижается число боковых корней, уменьшаются их размеры.

В корневой системе данного вида важную роль играют мелкие (до 1 мм в диаметре) всасывающие корешки, на окончаниях которых развивается грибной мицелий. При этом окончания таких корешков становятся более толстыми со многими ответвлениями. Благодаря развитию грибного мицелия и расширению всасывающей поверхности в корневой системе повышается интенсивность поглощения минеральных веществ и влаги, что способствует более активному росту растений. Наиболее интенсивное развитие микоризы осуществляется в нижних слоях подстилки и в гумусовом горизонте почвы.

В результате формирования поверхностной корневой системы и развития мощной многовершинной кроны, возвышающейся над остальными древесными породами, старые генеративные деревья сосны корейской нередко страдают от ветровала или бурелома. Иногда стволы обламываются из-за стволовой гнили, которая начинает образовываться у некоторых деревьев в возрасте 180-200 лет. Из-за нерегулярного плодоношения у старых генеративных деревьев их трудно отличить от субсенильных, потерявших способность плодоносить. В связи с этим нам не удалось описать растения в постгенеративном состоянии.

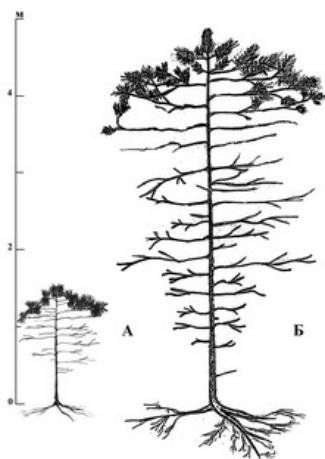


Рис. 8. Квасисенильные особи сосны корейской в имматурном (а) и виргинильном (б) состояниях

задержка в росте и развитии, минимальные ежегодные приросты, расположение живых веток в верхней части кроны и преобладание в кроне сухих веток (рис. 8). Значительная часть квасисенильных особей погибает, если процессы отмирания затрагивают корневую систему. Некоторые растения, успевшие до перехода в квасисенильное состояние сформировать хорошо развитую корневую систему и достаточное количество спящих почек в надземной и подземной побеговых системах, способны длительное время сохранять жизнеспособность и в дальнейшем при улучшении условий среды (образование просветов, снижение конкурентных отношений и т.д.) активно развиваться и переходить в генеративное состояние.

#### Заключение

Анализ онтогенетического развития сосны корейской по рассмотренным выше возрастным состояниям растений позволяет более глубоко понять закономерности роста и темпы индивидуального развития особей на отдельных возрастных этапах. Изменение темпов индивидуального развития связано не только с возрастным состоянием растений, но и с уровнем их жизнеспособности, связанной, главным образом, с условиями произрастания растений.

Как показали наши исследования, в лучших условиях обитания с низким фитоценотическим прессом у сосны корейской наблюдается ускорение темпов развития и более быстрое завершение жизненного цикла особей повышенной жизнеспособности. При этом на первых этапах развития растения опережают в росте и размерах особи с нормальной и пониженной жизнеспособностью, но в дальнейшем уступают последним.

Особи нормальной жизненности, развитие которых протекает в условиях умеренного фитоценоотического пресса, наиболее долговечны и устойчивы. Растения пониженной жизненности, рост и развитие которых сведен к минимуму, но которые способны в дальнейшем продолжать и ускорять темпы роста, можно рассматривать как резерв для ценопопуляций.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бромлей Г.Ф., Костенко В.А.* Влияние позвоночных животных на возобновление кедра корейского // Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток: ДВФ СО АН СССР, 1967. С. 195-197.
- Бромлей Г.Ф., Костенко В.А.* Биоценоотические связи птиц, млекопитающих и кедра корейского в Приморском крае // Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. Нов. сер., 1974. Т. 17 (120). С. 5-41.
- Бромлей Г.Ф., Костенко В.А., Охотина М.В.* Экология млекопитающих и птиц юга Сихотэ-Алиня и их роль в возобновлении кедра корейского // Проблемы биологии на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВФ СО АН СССР, 1966. С. 74-75.
- Бромлей Г.Ф., Костенко В.А., Охотина М.В.* Роль амурского поползня *Sitta europaea amurensis* Swinh. в возобновлении кедра корейского // Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. Нов. сер. 1974. Т. 17 (120). С. 162-166.
- Васильченко И.Т.* О значении морфологии прорастания семян для систематики высших растений и истории их происхождения // Тр. БИН АН СССР. Сер. I. Флора и систематика высших растений. 1936. Вып. 3. С. 7-66.
- Васильченко И.Т.* Всходы деревьев и кустарников (определитель). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 301 с.
- Ворошилова Г.И.* Строение семян хвойных российского Дальнего Востока // Растения в природе и культуре. Владивосток: Дальнаука, 2000. С. 151-156.
- Георгиевский С.Д.* Кедровые сосны СССР // Лесопромышленное дело. 1932. № 4. С. 241-249.
- Горохов Б.А.* О семенах кедра корейского // Лесное хозяйство. 1950. № 9. С. 86.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: Методические разработки для студентов биологических специальностей. Ч. 1. М.: Изд-во «Прометей» МГПИ им. В.И. Ленина, 1989. 102 с.
- Дылис Н.В., Витпер П.Б.* Леса западного склона Среднего Сихотэ-Алиня. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 304 с.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А.* Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. Учебное пособие. М.: МГУ, 2005. 256 с.
- Заугольнова Л.Б.* Возрастные типы в онтогенезе ясеня обыкновенного *Fraxinus excelsior* L. // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968. С. 81-102.
- Ивашкевич Б.А.* Девственный лес, особенности его строения и развития // Лесное хозяйство и лесная промышленность. 1929. № 10. С. 36-44; № 11. С.40-47; № 12. С.41-46.
- Ивашкевич Б.А.* Дальневосточные леса и их промышленная будущность. М.; Хабаровск: ОГИЗ; Дальгиз, 1933. 169 с.
- Истомина И.И.* Явление квазисенильности и его роль в жизни популяций на примере лещины обыкновенной // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М.: Наука, 1982. С.150-154.
- Колесников Б.П.* Корейский кедр на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток, 1954. Вып.4. С. 23-67.
- Колесников Б.П.* Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 261 с.
- Комаров В.Л.* Ботанико-географические области бассейна Амура // Тр. Санкт-петербургского общества естествоиспытателей. 1887. Т. 28. Вып. 1. С. 35-46.
- Комаров В.Л.* Флора Маньчжурии. СПб, 1901. Т. 1. 559 с.
- Комаров В.Л.* Хвойные деревья Маньчжурии // Тр. Сибирского общества естествоиспытателей. 1902. Т. 32. Вып. 1. С. 230-235.
- Комарова Т.А.* Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 224 с.
- Кречетова Н.В., Емлевская А.Т., Сенчукова Т.В., Штейникова В.И.* Семена и плоды деревьев Дальнего Востока. М.: Лесная пром-сть, 1972. 80 с.

- Кречетова Н.В., Штейникова В.И.* Плодоношение кедра корейского. Хабаровск, 1963. 60 с.
- Левин Г.Г.* Возрастные изменения у растений (Анализ некоторых понятий и представлений) // Ботан. журн. 1966. Т. 51. № 12. С. 1774-1795.
- Махатков И.Д.* Поливариантность онтогенеза *Abies sibirica* Ledeb. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 79-89.
- Мелашенко В.В.* Лесоводственные и физиологические особенности семеношения кедра корейского и ели аянской в Приморском крае: Автореф. дис... канд. с.-х. наук: 06.03.03. Уссурийск, 1995. 17 с.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 346 с.
- Нухимовская Ю.Д.* Онтогенез пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в условиях Подмосковья // Бюлл. МОИП. Отд. Биологии. 1971. Т. 76 (2). С. 105-111.
- Овсянников В.Ф.* Наши ореховые сосны (кедровые сосны) // Записки Владивостокского отд. гос. РГО. 1929. 116 с.
- Орехова Т.П.* Сравнительный анализ белкового комплекса семян дальневосточных хвойных растений для оценки их родства и филогенетического возраста // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 3. С. 456-463.
- Орехова Т.П.* Биохимия и жизнеспособность семян кедр корейского при разных способах хранения // Лесоведение. 2001. № 3. С. 52-57.
- Орехова Т.П.* Семена сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.). Владивосток, 2004. 63 с.
- Орехова Т.П.* Семена дальневосточных деревянистых растений (морфология, анатомия, биохимия и хранение). Владивосток: Дальнаука, 2005. 161 с.
- Покровская В.М.* Классификация возрастных состояний растений // Вестн. Моск. ун-та. 1958. № 4. С. 199-201.
- Пошкурлат А.П.* Строение и развитие дерновин чия // Учен. зап. МГПИ им. В.И. Ленина, каф. бот. 1941. Т. 30. Вып. 1. С. 101-151.
- Работнов Т.А.* Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа // Ботан. журн. 1945. Т. 30. № 4. С. 167-177.
- Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. III (Геоботаника). 1950. Вып. 6. С. 7-204.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.
- Руш В.А.* Биохимическая характеристика кедровых сосен // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. Новосибирск, 1974. С. 180-184.
- Рысина Г.П.* Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М.: Наука, 1973. 216 с.
- Сенчукова Г.В.* К вопросу о внутривидовой изменчивости кедр корейского // Учет, использование лесных ресурсов и организация лесного хозяйства. Сб. тр. ДальНИИЛХ. 1966. Вып. 8. С. 317-334.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д.* Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений разных биоморф // Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. С. 14-44.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И.* Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журнал общей биологии. 1984. Т. 45. № 2. С. 216-225.
- Соловьев К.П.* Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1958. 367 с.
- Соловьев К.П.* Строение и ход роста кедровников Дальнего Востока // Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. Владивосток, 1961. Вып. 3. С. 131-152.
- Соловьев К.П.* Кедрово-широколиственные леса. Лесоводственная характеристика // Леса Дальнего Востока. М.: Лесная промышленность, 1969. С. 41-46.
- Строгий А.А.* Деревья и кустарники Дальнего Востока. Их лесоводственные свойства, использование и техническое применение. Хабаровск, 1934. 229 с.
- Уранов А.А.* Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3-8.

- Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляции как функции времени и энергетических волновых процессов // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. №2. С. 7-34.
- Фишер А.М.* Естественное возобновление кедра корейского // Материалы по растительности и почвам Дальнего Востока. Вып.1. Владивосток, 1939. С. 59-166.
- Чайлахян М.Х.* Основные закономерности онтогенеза высших растений. М., 1958. 79 с.
- Ценопопуляции растений: (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с.
- Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 131 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Чистякова А.А.* О жизненной форме и вегетативном размножении липы сердцевидной // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978, Т. 83. Вып. 2. С. 129-137.
- Шумт П.Г.* Учение о росте и развитие плодовых и ягодных деревьев. М., 1958.
- Harper J.L.* Population biology of plants. L.; N.Y.: Acad. Press, 1977. 892 p.
- Robbins W.L.* Physiological aspects of ageing in plants // Amer. J. Bot. 1957. Vol. 44. P. 289-294.
- Schaffalitzky de Muckadell. Investigations on again of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture // Fottlige Forsoge. Danmarc, 1959. P. 25.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B. et al.* Ontogeny of a tree // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 8-19.
- Watt S.A.* Pattern and process in the plant community // J. Ecol. 1947. Vol. 35. N. 1. P. 1-22.