

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*181.8:630*181.65

СЕЗОННЫЙ РОСТ И РАЗВИТИЕ ПОБЕГОВ КЕДРА СИБИРСКОГО
ПОД ПОЛОГОМ СОСНОВЫХ И БЕРЕЗОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ

© 2012 г. С. А. Николаева, А. Н. Панов

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН

634055 Томск, пр. Академический, 10/3

E-mail: sanikol1@rambler.ru

Поступила в редакцию 29.07.2009 г.

После доработки 20.08.2011 г.

Показаны особенности сезонного роста и развития побегов подроста кедр сибирского в лиственнично-сосновых лесах на юго-востоке Западно-Сибирской равнины (Обь-Томское междуречье, Томская обл.). Рассмотрены сроки, продолжительность и скорость роста побегов в зависимости от высоты дерева, расположения побегов в кроне, погодных условий вегетационного сезона, сезонного развития сообществ и особенностей их микроклимата.

Кедр сибирский, подрост, фенофазы, сезонный рост.

В сосновых и лиственных лесах зеленой зоны г. Томска в составе древостоев встречаются единичные деревья кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), а разновысотный и разновозрастный его подрост имеет здесь более широкое распространение. Такие сообщества интересны как потенциальная база для расширения площади пригородных лесов с участием кедр в верхнем ярусе. Проведение мониторинга за состоянием этих лесов является необходимым условием для понимания их устойчивости и динамики под воздействием естественных и антропогенных факторов. Часть пригородных лесов имеет невысокую рекреационную нагрузку, т.е. их сообщества по составу и функционированию близки к фоновым. Исследования сезонной динамики компонентов этих сообществ, в т.ч. подроста, позволяют установить взаимосвязи между ними в ритме природных явлений, понять многие важные стороны их биологии и экологии [8 и др.], что имеет определенное значение для оценки качества подроста.

Цель исследования – выявить особенности сезонного роста и развития побегов подроста кедр сибирского на юго-востоке Западно-Сибирской равнины (Обь-Томское междуречье, в пределах Томской обл.).

Работы по сезонному развитию молодых особей кедр сибирского немногочисленны [3, 11, 12, 16, 17, 32], а для Западной Сибири они практи-

чески отсутствуют [15, 26]. Наиболее изучена сезонная динамика роста побегов в культурах кедр сибирского и кедр корейского [13, 18–21, 26, 32 и др.]. Установлено, что у деревьев кедр сибирского продолжительность роста осевой части побегов составляет от 30 до 65–70 дней [11, 15, 17, 27], хвои – от 36 до 60 дней [2, 16]. Различия в сроках сезонного развития, длительности и интенсивности роста побегов у кедр сибирского зависят от большого количества внутренних и внешних факторов: начиная с возраста, размеров и состояния деревьев и заканчивая географическими и экологическими условиями их произрастания [2, 4, 6, 12, 15, 23, 27]. Кроме того, необходимо отметить, что на оценку длительности роста побегов влияют критерии, которыми руководствуется исследователь при определении начала и окончания роста [8, 14, 27].

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В районе исследований среднегодовая температура воздуха, по данным метеостанции Томск, составляет –0.6 °С, температура воздуха июля – 18.1 °С, января – –19.2 °С. Безморозный период длится 114 (89–139) дней. Летом и в переходные сезоны возможны заморозки на почве и в воздухе. Глубина промерзания почвы наибольшая (в среднем 70 см) в фазу "снеготаяния". Годовое количество осадков 517 (от 301 до 865) мм, большая

Таблица 1. Температура и количество осадков

Период, месяц	2002		2003		2004		2005	
	Т	Р	Т	Р	Т	Р	Т	Р
Апрель	$\frac{-1.0}{\text{от } -7.1 \text{ до } +5.5}$	37.6	$\frac{+0.4}{\text{от } -4.0 \text{ до } +6.0}$	32.8	$\frac{+0.1}{\text{от } -4.1 \text{ до } +5.1}$	52.6	$\frac{+2.2}{\text{от } -2.8 \text{ до } +8.7}$	35.5
Май	$\frac{12.5}{6.2-20.2}$	52.2	$\frac{12.7}{6.2-20.3}$	42.6	$\frac{14.2}{7.7-22.3}$	14.7	$\frac{9.9}{4.3-16.6}$	27.8
Июнь	$\frac{16.2}{12.0-21.7}$	121.1	$\frac{19.5}{14.0-26.0}$	51.6	$\frac{17.8}{12.6-24.1}$	47.5	$\frac{17.2}{12.0-23.5}$	48.6
Июль	$\frac{17.5}{13.1-23.5}$	86.2	$\frac{17.9}{12.5-24.4}$	43.3	$\frac{17.4}{12.9-22.9}$	114.4	$\frac{19.9}{15.5-25.6}$	122.3
Август	$\frac{15.2}{11.0-20.8}$	47.0	$\frac{16.7}{10.6-23.6}$	43.8	$\frac{14.9}{10.1-21.1}$	57.7	$\frac{16.7}{12.6-22.5}$	72.9
Сентябрь	$\frac{10.2}{6.5-15.9}$	35.4	$\frac{9.7}{5.9-15.1}$	45.6	$\frac{6.3}{9.2-13.8}$	100.8	$\frac{9.2}{4.9-15.1}$	76.0
Май–июль		259.5		137.5		176.6		198.7

Примечание. Т – температура, °С; Р – сумма осадков, мм. В числителе – среднее значение, в знаменателе – среднее минимальное и среднее максимальное значение.

Таблица 2. Даты схода снега, появления первого неустойчивого снежного покрова и устойчивого перехода температур воздуха через 0, 5 и 10°С

Показатель	2002	2003	2004	2005
Сход снега	2.05	2.05	6.05	20.04
$T_{\text{ср}} \geq 0^\circ$	21.04	20.04	2.05	3.05
$T_{\text{мин}} \geq 0^\circ$	4.05 (17.05)	2.05 (28.05)	9.05	10.05
$T_{\text{ср}} \geq 5^\circ$	3.05 (18.05)	3.05	11.05	5.05
$T_{\text{ср}} \geq 10^\circ$	4.06	4.05 (29.05)	11.05 (3.06)	29.05
Появление 1-го снежного покрова	11.10	25.10	17.10	23.09

Примечание. $T_{\text{мин}}$ – минимальная и $T_{\text{ср}}$ – средняя температуры. В скобках – даты после кратковременного возврата более низких температур.

часть которых выпадает в теплую половину года. Район относится к зоне избыточного увлажнения. Устойчивый снежный покров устанавливается 30–31 октября, разрушается 18–22 апреля и удерживается 176–182 дня. Высота снежного покрова под пологом леса составляет в среднем 60–80 см, запас воды в снеге 150–170 мм [5, 29–30]. Некоторые погодные данные в годы исследований приведены в табл. 1, 2.

Объект исследования – подрост кедр сибирского в лиственно-сосновых травяных сообществах, расположенных в пригородной зоне г. Томска. Постоянные пробные площади заложены в 2001 г. в Тимирязевском участковом лесничестве (12 км к западу от Томска) в трех сообществах: сосняке разнотравном, сосняке с березой и осиной разнотравном и березняке вейниково-крапивном.

Древостой из сосны (*Pinus sylvestris* L.), березы (*Betula pubescens* Ehrh.) и осины (*Populus tremula* L.) имеют возраст 60–75 лет. Подрост густотой 0.3–1.2 тыс. экз. га⁻¹ представлен в основном кедром. Высота подроста кедр сильно варьирует во всех сообществах от 0.1 до 4.1 м. В сосняке преобладает подрост до 1.5 м (рис. 1). Подлесок редкой и средней густоты состоит из рябины, черемухи, калины, малины и некоторых других видов. Травяной ярус хорошо развит во всех сообществах. В нем содоминируют в основном виды разнотравья, высокотравья и злаки. Участие лесных кустарничков, таежного мелкотравья и зеленых мхов незначительно. Почвы – светло-серые лесные на песчаных отложениях¹.

¹Описания почв сделаны Д.А. Свечниковым.

Пр. пл. 1. Сосняк разнотравный. Площадь 0.09 га. Состав древостоя по запасу 8С2Б. Сосна имеет высоту 27 м и диаметр 39 см; береза – 18 м и 18 см – соответственно. Кустарниковый ярус мозаичный. Средняя высота травяного яруса за три года наблюдений составила 50–60 см, проективное покрытие – 65–85%.

Пр. пл. 2. Сосняк с березой и осиной разнотравный. Площадь 0.13 га. Состав древостоя 5С2Б3Ос, ед. Лц. Сосна имеет высоту 25 м, диаметр – 41 см, береза – 19 м и 22 см, осина – 20 м и 28 см, соответственно. Виды кустарникового яруса более или менее равномерно распределены по площади ценоза. Травяной ярус имеет высоту 60–75 см, проективное покрытие – 70–85%.

Пр. пл. 3. Сырой березняк вейниково (*C. langsdorffii*)-крапивный. Площадь – 0.11 га. Выражен нанорельеф за счет приствольных повышений. Состав древостоя 10Б. Высота березы – 22 м, диаметр – 24 см. Кустарниковый ярус мозаичен за счет малины. Травяной ярус имеет высоту 90–110 см, проективное покрытие – 80–90%. Более подробная характеристика лесорастительных условий, подлеска и напочвенного покрова дана в [25].

На пробных площадях зафиксированы границы, участок разбит на квадраты 10 × 10 м. Сделан пересчет древостоя, учет всего подроста, взяты керны для определения возраста деревьев. Проведено картирование древостоя, валежа, подроста, мозаик кустарников, трав и мхов. В 2003–2005 гг. была изучена сезонная динамика показателей травяного яруса, состава и численности беспозвоночных, связанных с подростом кедра [24, 25]. Начиная с 2002 г. ведутся наблюдения за сезонным ростом и развитием хвойного подроста.

Фенологическое состояние сообществ описывали по методике И.Н. Бейдеман [1]. Фенофазы кедра сибирского выделяли по признакам фаз и подфаз ранее изученных видов р. *Pinus* (*P. pumila* и *P. sylvestris*) [7, 9, 10]. Для вегетационных сезонов 2002–2005 гг. были составлены феноспектры подроста кедра, спектры "зеленения" и цветения видов подлеска и травяного яруса, которые сопоставлялись с фазами годового климатического цикла и календарями природы окрестностей г. Томска за 1936–1970 гг. [31] и 1969–2000 гг. [28]. Периодичность наблюдений составила 5–6 дней в 2002 и 2005 гг., 3–4 дня в 2003–2004 гг.

Динамика роста побегов исследовалась по общепринятым методикам [22]. У модельных деревьев измеряли длину стеблей, хвои и почек штангенциркулем с точностью до 0.1 мм в начале их роста, металлической линейкой с точ-

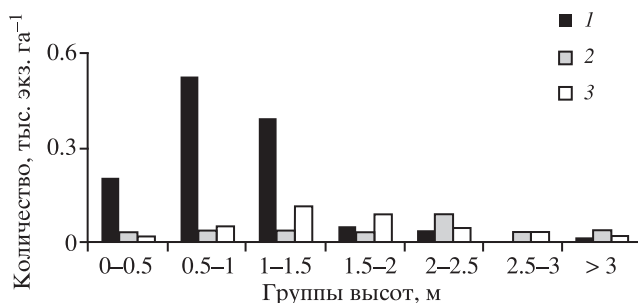


Рис. 1. Распределение подроста кедра сибирского по группам высот в лиственно-сосновых сообществах (Обь-Томское междуречье). Сообщества: 1 – сосняк разнотравный, 2 – сосняк с березой и осиной разнотравный, 3 – березняк вейниково-крапивный.

ностью до 1 мм в дальнейшем. За критерий выделения периода роста побегов приняли время, когда среднесуточная скорость роста была больше нуля, а периода интенсивного роста – не менее 0.5 мм. В 2002–2005 гг. измеряли лидерные побеги, в 2002 г. дополнительно побеги на ветвях 1-го порядка, расположенные в верхней, средней и нижней частях кроны. Всего было взято 15 модельных экземпляров в 2002 г., 32 в 2003 г., 22 в 2004 г. и 84 в 2005 г.

В течение вегетационного сезона на пробных площадях измеряли температуру воздуха и почвы до глубины 5–10 см, освещенность на высоте 1.3 м люксметром Ю-70, а начиная с 2005 г. – “ТКА-ПКМ” (модель 06). Брались образцы подстилки и верхнего 5-сантиметрового горизонта почвы для определения их влажности. Влажность рассчитывали по формуле:

$$ПВ = \frac{\beta - \alpha}{\alpha - a} 100,$$

где ПВ – влажность почвы (% от массы сухой почвы), a – масса бюкса (г), β – масса бюкса с почвой до сушки (г), α – масса бюкса с почвой после сушки (г). Почву сушили при температуре 105–106°C до постоянного веса. Кроме того, использовали суточные данные температуры и осадков по метеостанции г. Томска.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Зрелый вегетативный побег (ауксибласт) кедра сибирского имеет осевую часть, или стебель, расположенные на нем чешуйчатые листья (катафиллы) и терминальную почку. В пазухах фертильных катафиллов могут располагаться укороченные побеги (брахибласты), спящие (латентные) почки и обычные почки возобновления, из которых на

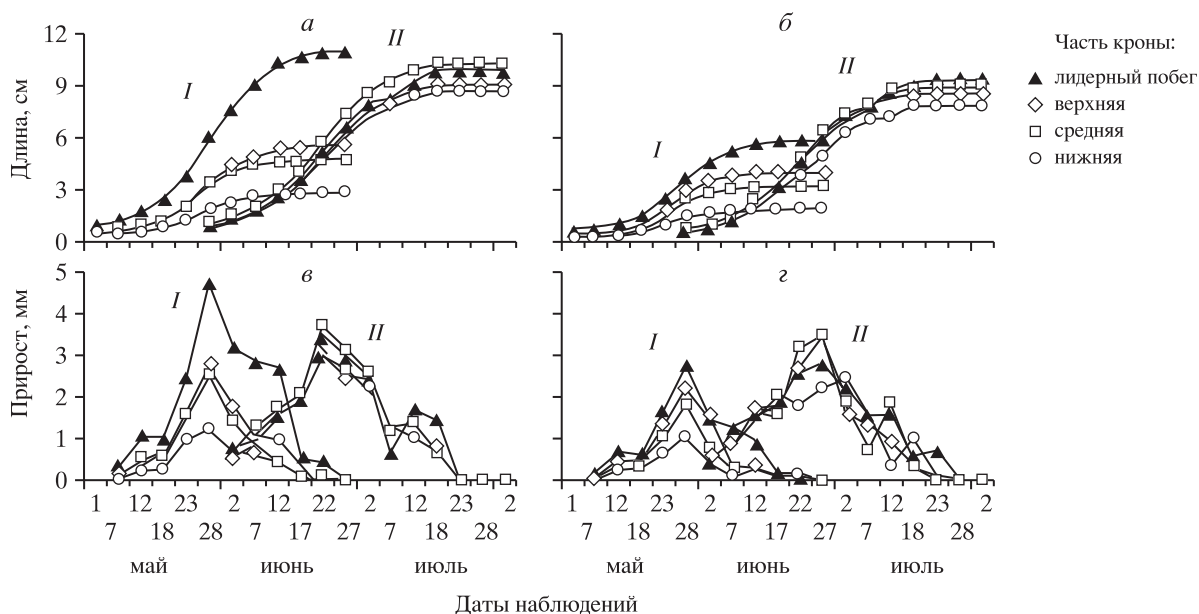


Рис. 2. Рост и среднесуточный прирост стеблей (I) и хвой (II) побегов подроста кедра сибирского в лиственно-сосновых сообществах в 2002 г. Подрост: а, в – крупный (высота 1.9–2.8 м); б, г – средний (высота 0.8–1.5 м).

следующий год развиваются боковые удлиненные побеги (ауксибласты). Брахибласты имеют низовые чешуйчатые листья (катафиллы) с пучком хвой. Для обозначения чешуйчатых листьев брахибласта мы использовали термин “чехлик”, встречающийся в статьях по фенологии [3, 7]. В литературе по сезонному росту видов р. *Pinus* для упрощения терминологии стебель нередко называют побегом, брахибласт с пучком хвой – хвоей, а терминальную почку – почкой.

Кривая сезонного роста осевой части побегов и хвой кедра имеет S-образную форму, а их прироста – вид параболы. Кривая разбивается на три отрезка: первоначального медленного роста, быстрого (интенсивного) роста и последующего медленного роста (рис 2). Первоначальный медленный рост осевой части побега соответствует 1-й и 2-й подфазам набухания почек (здесь и далее названия фаз и подфаз даны по И.Н. Елагину [7, 9, 10]), т.е. моментам в начале осветления почек при раздвигании почечных чешуй, а затем красноватой их окраски. Начало быстрого роста соответствует 3-й подфазе набухания почек, или моменту, когда почка начинает интенсивно удлиняться, т.е. началу фазы собственно роста побега. Последующий медленный рост стебля соответствует окончанию его роста.

Первоначальный медленный рост хвой соответствует 2–3-й подфазам набухания почки, когда пучки будущих хвоинок находятся в пленочных чехликах и плотно прижаты к стеблю, т.е. хво-

инки растут под защитой пленочных образований и катафиллов. Хвоя в это время (длина менее 1–2 мм) с большим трудом поддается измерению, поэтому ее рост обычно не отражается на графиках (рис. 2). Сам рост визуально фиксируется, поскольку концы пучков хвоинок рельефно выделяются на фоне набухающей почки в виде бугорков уже с начала 2-й подфазы. Переход хвой к интенсивному росту осуществляется с фазы распускания почек, когда происходит появление кончиков зеленой хвой, а ее длина составляет 5–15 мм. Последующий ее медленный рост соответствует фазе разворачивания листьев, когда брахибласты с хвоей отходят от стебля. В это время кедр переходит в фазу летней вегетации, у него изменяются жесткость и окраска хвой, происходит опадение чехликов, защищавших нижнюю растущую часть хвой.

Начало и окончание роста, особенно быстрого, стеблей и интенсивности их ростовых процессов зависит от высоты дерева и расположения побегов в кроне (рис. 2 I). Чем больше высота дерева и чем выше они расположены, тем раньше они начинают свой рост и позднее его заканчивают и тем больше у них величина среднесуточного прироста. Различия в продолжительности роста достигают до 7–10 дней, а в скорости роста в 3–5 раз. В результате длина стеблей лидерного побега в 3–4 раза больше, чем такового в нижней части кроны у всех изученных деревьев, и примерно во столько же раз – стеблей лидерного побега крупных деревьев по сравнению со средними. У сред-

него подростка различия в величине среднесуточного прироста и длине стебля лидерного побега и побегов, расположенных ниже по кроне, не столь значительны, как у крупного подростка.

Начало и окончание роста хвои и интенсивности их ростовых процессов у изученных деревьев имеют близкие сроки и величины. Отклонения скорее носят случайный характер, а различия в длине хвои по градиенту кроны проявляются на уровне тенденции (рис. 2 II).

Таким образом, различия в длине осевой части побегов у подростка разной крупности и по градиенту кроны определяются главным образом изменениями величины прироста и в меньшей степени различиями в продолжительности их роста. Длина хвои имеет близкие величины у деревьев разной высоты и в разных частях кроны.

Анализ сезонного роста и развития лидерных побегов кедр в 2002–2005 гг. показал, что набухание почек начиналось в последних числах апреля, собственно рост осевой части побега – в 1–2-й декадах мая. Последний обычно заканчивался в 3-й декаде июня. Наиболее интенсивно стебель рос с 1–2-й декад мая по 1–2-ю декады июня. Хвоя начинала расти с 1–2-й декад мая и заканчивала рост во 2–3-й декадах августа. Наиболее интенсивно она росла с 3-й декады мая – 1-й декады июня по 2-ю декаду августа (рис. 3, табл. 3). Видимый рост терминальных почек начинался в конце интенсивного роста побегов и начале интенсивного роста хвои (в конце 1-й декады июня). Во 2-й декаде июня они приобретали остроконечную форму, а еще через неделю (в 3-й декаде июня) их размеры увеличивались почти в два раза, и их видимый рост практически заканчивался.

Продолжительность и сроки всего роста осевой части побега и хвои точно определить достаточно сложно, особенно в его конце. Это связано с тем, что расчетная величина среднесуточного прироста в начале и в конце роста незначительная (0.1–0.5 мм), в результате его суммарная величина между сроками наблюдений могла составлять менее 1 мм. Это находится в пределах точности измерения линейкой. Кроме того, точность измерения длины нередко затруднялась из-за наличия неровной границы между побегами текущего и предыдущего годов, из-за визуальной невидимой границы терминального конца стебля в начале роста, когда к этому концу прижаты растущие пучки хвои и т.п. Трудности в определении сроков и скорости роста формирующейся терминальной почки вызваны теми же причинами. Учитывая сказанное, продолжительность всего роста была

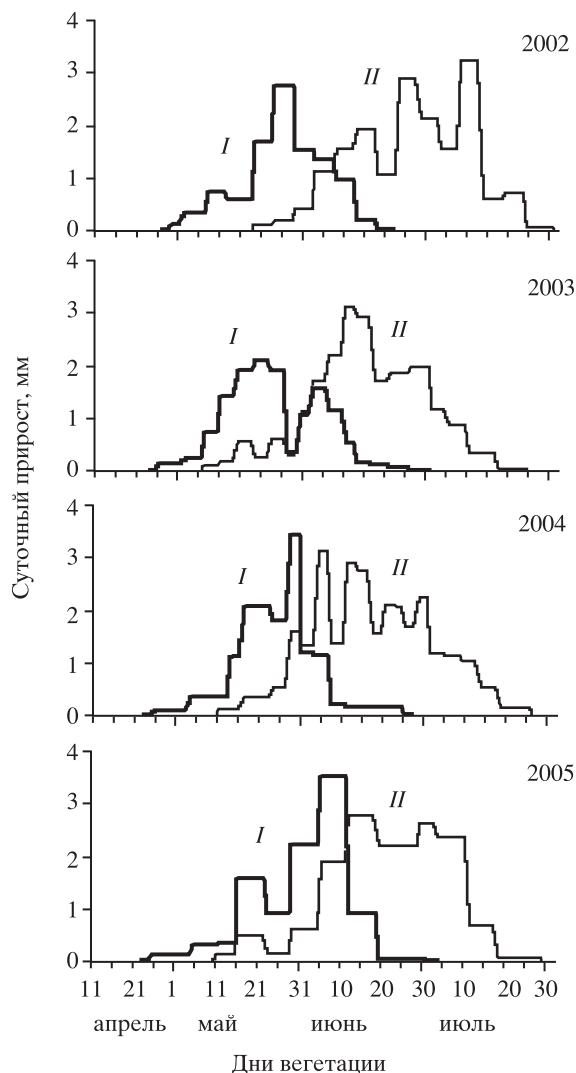


Рис. 3. Среднесуточный прирост стеблей (I) и хвои (II) лидерных побегов кедр сибирского высотой 1.0–1.6 м в 2002–2005 гг. под пологом лиственно-сосновых травяных сообществ

определена приблизительно. В 2002–2005 гг. она составила около двух месяцев (с 3-й декады апреля по 3-ю декаду июня) для осевой части побега и 2–2.5 месяца (со 2-й декады мая по 2-ю, реже 3-ю декады июля) для хвои.

Продолжительность интенсивного роста осевой части лидерных побегов кедр составила 33–36 дней в 2002–2003, 2005 гг. и 23 дня в 2004 г., интенсивного роста хвои 50–51 день в 2002, 2004–2005 гг. и 41 день в 2003 г. (табл. 3). Измерения длины побегов проводились не ежедневно, поэтому точность определения сроков и продолжительности их роста составляет несколько дней. Используя выявленную зависимость интенсивного роста от температур воздуха (см. далее

Таблица 3. Характеристика сезонного роста лидерных побегов кедров сибирского

Показатель	Стебель				Хвоя			
	2002	2003	2004	2005	2002	2003	2004	2005
Интенсивный рост								
начало	8.V	7.V (5.V)	14.V	16.V (18.V)	3.06	30.V	28.V	29.V
окончание	12.VI	12.VI	6.VI	18.VI	23.VII	9.VII	17.VII	17.VII
продолжительность, дней	35	36 (38)	23	33 (31)	50	41	51	50
скорость, мм сут. ⁻¹	1.33	1.30	1.80	1.84	1.66	1.84	1.66	1.86
Длина								
Среднее значение, см	6.0	5.5	4.9	5.3	9.0	9.2	9.4	9.9
Коэффициент вариации, %	61.1	59.3	69.3	71.8	16.2	15.2	15.8	20.5

Примечание. Данные приведены для подроста высотой 1–2 м. * Расчетные данные.

по тексту), мы реконструировали даты начала интенсивного роста побегов (табл. 3). В результате продолжительность интенсивного роста стеблей в 2002, 2004 гг. не изменилась, в 2003 г. увеличилась на два дня, в 2005 г. сократилась на два дня и составила 38 и 31 день, соответственно.

Различия в сроках, продолжительности и скорости интенсивного роста лидерных побегов в годы наблюдений связаны с погодными условиями вегетационных сезонов роста. В 2002–2003 гг. рост стеблей осуществлялся в близкие сроки при близкой среднесуточной скорости роста (1.3 мм). В 2004 г. сроки роста были самыми короткими за счет как более позднего начала, так и более раннего его окончания. В 2005 г. эти сроки по сравнению с 2002–2003 гг. были сдвинуты на более позднее время (примерно на 7–10 дней). В 2004–2005 гг. по сравнению с предыдущими скорость роста была существенно выше (1.8 мм).

Близкие величины метеопараметров апреля и мая и сроки перехода температур через соответствующие рубежи отмечаются в 2002 и 2003 гг. (табл. 1, 2). Соотношение тепла и влаги в мае и июне этих лет оказалось благоприятным для роста осевой части побегов, поскольку их длина достигла наибольших величин (5.5–6 см). 2004 г. характеризовался более поздним сходом снега и жарким и сухим маем, когда максимальные температуры воздуха поднимались выше 30 °С, а осадков практически не было. В июне, по-видимому, наблюдалась нехватка влаги. В результате стебли закончили свой рост в начале июня, и в 2004 г. образовался самый короткий стебель за четыре года наблюдений. В 2005 г. снег сошел рано, поскольку конец апреля был очень теплым. Но в первую половину мая стояла прохладная погода, средние

температуры стали подниматься выше 10 °С только во второй половине, а устойчиво перешли через этот рубеж лишь в конце мая. В июне 2005 г. так же, как в 2004 г., наблюдалась нехватка влаги. В результате стебли начали и закончили свой рост позднее, чем в 2002–2003 гг., но только незначительно отстали от них по своей длине.

Интенсивный рост хвои в 2004 и 2005 гг. проходил в близкие сроки. В 2003 г. она закончила свой рост на 8 дней раньше по сравнению с 2004–2005 гг., а в 2002 г. сроки ее роста сдвинулись на более позднее время. Среднесуточная скорость роста хвои в 2003 и 2005 гг. составила 1.8–1.9 мм, в 2002 и 2004 гг. – несколько меньше (около 1.7 мм). Судя по длине хвои, наиболее благоприятные условия для ее роста сложились в 2004–2005 гг.

Период интенсивного роста хвои (июнь и первая половина июля) в 2004–2005 гг. характеризовался близкими величинами температуры и осадков (табл. 1), но в 2004 г. осадки выпадали более или менее равномерно и было много пасмурных дней, а в 2005 г. осадки (часто ливневые) выпадали неравномерно и было много солнечных дней. По-видимому, хорошая освещенность при достаточном количестве осадков в 2005 г. способствовала достижению хвоей наибольшей за четыре года длины (около 10 см). Несколько более позднее начало интенсивного роста хвои в 2002 г. вызвано не столько невысокими температурами конца мая (понижение температур – обычное явление для конца мая), сколько дождливым периодом в это время. Окончание роста хвои в течение трех лет (2002–2004 гг.) приходилось на период, когда несколько дней подряд отсутствовали дожди, а температура воздуха существенно повыша-

лась (максимумы доходили до 30 °С и более) по сравнению с предыдущим периодом. Сроки наступления такого периода были разными, но наиболее ранними они оказались в 2003 г. В 2005 г. окончание интенсивного роста хвои пришлось на период с ливневыми осадками при понижении температур воздуха.

В особенностях вегетации у подростка кедр в исследованных фитоценозах существуют определенные различия. Они выявляются в сроках набухания почек и интенсивного роста побегов, а также в скорости их роста. В сосняке раньше, чем в двух других сообществах, начинает сходить снег, а верхние горизонты почвы быстрее прогреваются и подсыхают, поэтому набухание почек здесь начинается раньше и начальная скорость роста стеблей выше. В березняке позже сходит снег, до начала–середины июня стоит верховодка, которая отсутствует в двух других фитоценозах, и кедр, по-видимому, лучше обеспечен почвенной влагой в летние месяцы (по крайней мере, влажность верхних горизонтов почвы выше). Кроме того, до облиствления берез здесь выше освещенность. В этом фитоценозе у кедр на 3–7 дней позже заканчивается период интенсивного роста стеблей и обычно выше скорость их роста. В результате ежегодная длина осевой части побегов кедр в березняке больше, чем у аналогичных по высоте особей в сосняках. Различия в сроках и скорости роста хвои кедр между этими сообществами сглажены. Но появление кончиков хвои и переход к летней вегетации в сосняке начинается раньше, а в березняке несколько позже. Лиственнично-сосновый участок леса занимает промежуточное положение между ними.

Кроме того, в сосняке подросту кедр был нанесен серьезный урон несколькими видами слоников, в основном большим сосновым долгоносиком (*Callirus abietis*), повышенная активность жуков которых отмечена в мае–июне 2003 г. На многих кедрах были подгрызены кора старых участков стволика и веток, а также почки и побеги текущего года в верхушечной части кроны. Повреждения, нанесенные долгоносиками, приводили к гибели неодревесневших побегов в течение 1–2 недель [24]. Поэтому в сосняке к следующему году засохла большая часть мелкого подростка, особенно низкой жизненности. А многие особи кедр нормальной жизненности в течение нескольких лет восстанавливали верхушечную часть стволика за счет боковых побегов. В результате в этом сообществе снизилась длина стеблей в 2003 г. и несколько последующих лет для ценопопуляции кедр в целом.

Таким образом, на сроки, продолжительность и скорость роста стеблей кедр оказывают влияние изменения температур и связанные с ними другие биологические явления. Однозначного влияния какого-либо одного фактора на те же параметры роста хвои установить не удалось. По-видимому, здесь действует комплекс внешних факторов, в том числе и не учтенные нами.

Динамика роста и развития подростка кедр сибирского хорошо согласуется с сезонным развитием фитоценозов, в которых они растут. В сезонном развитии лиственнично-сосновых сообществ можно выделить четыре этапа, которые соотносятся с определенными субсезонами весны и лета (названия субсезонов даны по В.Г. Рудскому [28]).

Первому этапу (с конца апреля – начала мая по 1-ю декаду июня) вегетации растений соответствуют три субсезона весны – голая и зеленая весна, предлетье. В это время идет облиствление деревьев верхнего яруса (березы и осины) и кустарников (черемухи, рябины, калины и др.), появляется и интенсивно нарастает травяной ярус. Сменяя друг друга, цветут ранневесенние и поздневесенние (по цветению) виды трав [25].

У кедр в границах первого этапа: набухают почки, начинается рост всех частей побега, начинается и заканчивается интенсивный рост осевых частей побега. Начинается интенсивный рост хвои, прорываются чехлики и появляются кончики зеленой хвои. Начинается видимый рост новых терминальных почек. Наблюдается весеннее пожелтение хвои (3) 4–5 года жизни. В это время побеги чутко реагируют на колебания температуры: задержки с началом интенсивного роста или ежегодные периодические снижения скорости роста стеблей и хвои вызваны понижением температур воздуха (минимальных до $-1+3$ °С).

Под пологом леса для этого времени характерны высокие показатели освещенности (20–40 тыс. люкс на высоте 1.3 м), влажности подстилки и верхнего почвенного горизонта (от 340–120% от массы сухой почвы в березняке до 110–26% в сосняках). К концу этапа температуры повышаются и достигают величин, характерных для лета (температура почвы на глубине 5–10 см доходит до 13–15 °С). Микроклиматические различия между сообществами наибольшие именно в этот период.

Второму этапу (со 2-й декады июня по 2–3-ю декады июля) соответствуют два субсезона лета – начальное лето и часть жаркого. Максимальных величин достигают сомкнутость листвы деревьев и кустарников, покрытие (65–85%) и высота (50–

110 см) травяного яруса, а в начале этапа – количество цветущих видов. Цветут ранне- и средне-летние виды трав [25].

У кедра в это время идет интенсивный рост хвои. Она заканчивает свой рост обычно в конце этого периода. В это время терминальные почки кедра активно растут в длину и начинают округляться, формируются их защитные покровы. Неоднократные снижения скорости роста хвои на этом этапе также наблюдаются, но связать их с колебаниями температуры и осадков не удалось. Можно только отметить, что такие снижения совпадают как с длительными в несколько дней дождливыми периодами (в том числе ливневыми осадками), так и с длительными периодами без дождей.

Освещенность нижних ярусов снижается до 5–10 (20) тыс. люкс и ниже. Влажность верхнего слоя почвы в этот период зависит уже от количества выпадающих осадков, но обычно ниже, чем на первом этапе. Она составляет 22–110% в березняке и 16–91% в сосняках. Температура почвы на глубине 5–10 см колеблется от 10 до 20 °С весь период.

Третьему этапу (со 2–3-й декад июля по 1-ю декаду сентября) соответствуют два субсезона лета – вторая половина жаркого лета и спад лета. В начале этапа обычно появляются первые желтые листья на березе, а у видов подлеска, подроста и среднелетних (по цветению) видов трав первые признаки отмирания листьев. Начинают постепенно снижаться сомкнутость древесного и кустарникового ярусов. К концу этапа опадает большая часть листьев у березы и осины, снижаются проективное покрытие и высота травяного яруса, резко снижается количество цветущих видов трав. Цветут их позднелетние виды [25].

Кедр переходит в фазу летней вегетации. Чехлики, плотно прилегавшие к основанию хвои, начинают отходить в стороны еще в период ее интенсивного роста (конец июня), но окончательно они опадают по окончании роста хвои (вторая половина – конец июля). Наблюдается позднелетнее пожелтение старой хвои. Идет дальнейшее формирование почек текущего года, в середине–конце августа они приобретают типичные “зимние” форму и размеры. Поскольку в начале этого этапа полностью заканчивается интенсивный рост побегов, то влияние внешних факторов на рост кедров в течение этого этапа не выявляется.

Освещенность остается такой же низкой, как и на предыдущем этапе. Температуры почвы постепенно снижаются до 11–15 °С. Влажность верхнего слоя почвы зависит от количества выпадающих осадков (48–113% в березняке и 17–90% в сосняках).

Четвертый этап (со 2-й декады сентября) соответствует субсезонам осени – начало осени и золотая осень. Все летне-зеленые древесные виды находятся в фазе зимнего покоя, а вечнозеленые – в состоянии перехода к ней. Большая часть травяного покрова высохла. Зеленый цвет листьев (вай) сохраняется в основном у папоротников и осок, а также у единичных экземпляров сныти и крапивы. Его проективное покрытие и высота в начале этапа по сравнению со вторым снижаются в 2–5 раз и составляют 10–20% и 20–60 см, соответственно. В это время опять возрастают различия в высоте и покрытии травяного яруса как между фитоценозами, так и по годам исследования [25].

Подрост кедров продолжает еще вегетировать. У него сформированы почки, по размерам не уступающие почкам предыдущего года, и они находятся в состоянии зимнего покоя.

В начале этого этапа по сравнению с предыдущим увеличивается влажность верхнего почвенного слоя (до 69–151% в березняке и 34–118% в сосняках). Температуры почвы с 11–15 °С в середине сентября снижаются до 5–11 °С к концу сентября – началу октября. Первый неустойчивый снежный покров в годы исследований в окрестностях Томска появлялся 23 сентября–25 октября (табл. 2).

Сравнение сроков интенсивного роста лидерных побегов кедров (от начала интенсивного роста стебля по окончании интенсивного роста хвои) со сроками интенсивного роста травяного яруса этих сообществ в 2003–2005 гг. показало их хорошую сопоставимость. Средняя продолжительность интенсивного роста побегов кедров составила 61–66 дней (2003–2005 гг.) и максимальная – 77 дней в 2002 г. Большая продолжительность роста побегов в 2002 г. вызвана значительным расхождением во времени максимумов интенсивного роста стеблей и хвои из-за длительного периода (конец мая и большая часть июня) с относительно холодной и дождливой погодой (рис. 3, табл. 1).

Таким образом, рост и развитие подростов кедров сибирского хорошо согласуется с этапами сезонного развития листовенно-сосновых сообществ: интенсивный рост стеблей и начало интенсивного роста хвои побегов кедров на первом этапе, продолжение интенсивного роста хвои на втором, переход к летней вегетации – на третьем и окончание вегетации – на четвертом этапе их сезонного развития. Сроки и продолжительность интенсивного роста побегов кедров совпадают с таковыми травяного яруса этих же сообществ.

Заключение. В результате стационарных исследований сезонного роста и развития кроны подроста кедра сибирского в лиственно-сосновых сообществах на юго-востоке Западно-Сибирской равнины (Обь-Томское междуречье) в 2002–2005 гг. определены сроки, продолжительность и особенности роста их побегов.

Набухание почек кедра сибирского начинается в последних числах апреля. Собственно рост осевой части побега идет с 1–2-й декад мая по 3-ю декаду июня, наиболее интенсивно его стебель растет с 1–2-й декад мая по 1–2-ю декады июня. Хвоя растет с 1–2-й декад мая по 2–3-ю декады августа, наиболее интенсивно – с 3-й декады мая – 1-й декады июня по 2-ю декаду августа. Продолжительность всего роста составляет около двух месяцев для стеблей и 2–2.5 месяца для хвои лидерных побегов. Продолжительность их интенсивного роста составляет 31–38 дней (минимальная 23) и 50–51 день (минимальная 41), соответственно.

Сезонный рост и развитие подроста кедра сибирского согласуется с сезонным развитием лиственно-сосновых сообществ в пригородных лесах г. Томска. Сроки и продолжительность интенсивного роста его лидерных побегов (суммарный рост стебля и хвои) хорошо совпадают с таковыми интенсивного роста травяного яруса этих же сообществ. Продолжительность их интенсивного роста составляет 61–66 дней (максимальная 77 дней). Имея данные по срокам и продолжительности интенсивного роста лидерных побегов кедра, после соответствующей проверки их можно использовать для установления этих же показателей для травяного яруса тех же сообществ и наоборот.

Различия в длине осевой части побегов у подроста разной крупности и по градиенту кроны определяются главным образом изменениями величины прироста и в меньшей степени различиями в продолжительности их роста. Длина хвои имеет близкие величины у деревьев разной высоты и в разных частях кроны. Сроки, продолжительность и скорость интенсивного роста лидерных побегов, определяющие в конечном счете длину стеблей и хвои, связаны с погодными условиями вегетационных сезонов роста. При этом в первый период вегетации (май и 1-я декада июня) скорость их роста зависит от температуры воздуха.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 155 с.
2. Бендер О.Г. Морфо-анатомические и ультраструктурные характеристики хвои сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в Горном Алтае. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Красноярск: ИЛ им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2003. 20 с.
3. Брынецев В.А. Фенологические фазы заложения вегетативных почек у *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 8. С. 72–75.
4. Велисевич С.Н. Сезонная динамика роста побегов у виргинильных и зрелых деревьев кедра сибирского // Проблемы кедра. Экология кедровых лесов. Томск, 1992. Вып 5. С. 13–18.
5. География Томской области. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1988. 246 с.
6. Горошкевич С.Н. Различия в фенологии органогенеза как фактор дифференциации кроны кедра сибирского на генеративные ярусы // Физиол. раст. 1993. Т. 40. № 2. С. 278–282.
7. Елагин И.Н. Методика определения фенологических фаз у хвойных // Ботан. журн. 1961. Т. 46. № 7. С. 984–992.
8. Елагин И.Н. Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск: Наука, 1976. 158 с.
9. Елагин И.Н. Дистанционная фенология. Новосибирск: Наука, 1983. 205 с.
10. Елагин И.Н., Лобанов А.И. Атлас-определитель фенологических фаз растений. М.: Наука, 1979. 94 с.
11. Елагина В.А. Некоторые особенности онтогенеза сибирских хвойных пород и их историческое развитие // Сб. матер. конф. по итогам научно-исследовательских работ за 1962 г. Красноярск, 1963. Вып. 1. С. 62–65.
12. Елагина В.А. Влияние некоторых факторов на прирост хвойных пород в условиях Целинного края // Тр. Сибир. технол. ин-та. 1965. № 40. С. 14–21.
13. Ермоленко П.М. Рост культур кедра корейского и сибирского в опытных посадках в черневом поясе Западного Саяна // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск, 2002. Вып. 10. С. 92–97.
14. Кищенко И.Т. Сезонный рост побегов и хвои сосны в разных частях кроны // Лесоведение. 1983. № 3. С. 27–32.
15. Колобкова Г.П. Режим интенсивности прироста побегов у подроста некоторых хвойных как индикатор динамики лесных фитоценозов // Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1975. Вып. 2. С. 22–27.
16. Коловский Р.А. Характеристика подроста кедра и пихты под пологом леса и на вырубке в северных отрогах Западного Саяна // Физиология древесных растений Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 26–35.
17. Коловский Р.А. Морфофизиологическое обоснование интенсивности рубок ухода в кедрово-лиственных молодняках // Физиологическая характеристи-

- ка древесных пород Средней Сибири. Красноярск, 1965. С. 42–58.
18. Кузнецова Г.В. Фенология роста кедра корейского на юге Красноярского края // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке: Матер. междунар. конф. Владивосток, 1999. С. 107–108.
 19. Кузнецова Г.В., Череповский Ю.А. Фенологические особенности кедра сибирского и кедра корейского в географических культурах // Реконструкция геоэкологического процесса: Матер. 9 междунар. симпоз. Красноярск, 1998. С. 82–85.
 20. Ларионова Н.А. Сезонный рост кедра сибирского разного географического происхождения // Совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству: Тез. докл. Петрозаводск, 1967. С. 166–168.
 21. Лубенская Е.Ф. Сезонный прирост кедра корейского в высоту // Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока. Хабаровск, 1974. С. 92–96.
 22. Молчанов А.А., Смирнов В.В. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 100 с.
 23. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 274 с.
 24. Николаева С.А., Климова И.В. Насекомые на подросте кедра сибирского в пригородных лесах г. Томска // Вестник Томск. гос. ун-та. Приложение: Матер. I Всерос. шк.-семина с междунар. участием "Концептуальные и практические аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных". 2004. № 11. С. 119–121.
 25. Николаева С.А., Климова И.В. Сезонная динамика травяного яруса лиственнично-сосновых травяных сообществ в пригородных лесах г. Томска // Вестник Томск. гос. ун-та. Биология. 2010. № 1 (9). С. 78–92.
 26. Огиевский В.В., Медведева А.А. Основы агротехники лесных культур в лесах Западной Сибири. Красноярск: Красноярск. кн. изд-во, 1969. 172 с.
 27. Пиндюра Е.С., Плешанов А.С. Морфологические реакции хвойных на дефолиацию // Влияние антропогенных и природных факторов на хвойные деревья. Иркутск, 1975. С. 159–178.
 28. Рудский В.Г. Неделя за неделей. Календарь Томской природы. Изд. 2-е, перераб., доп. Томск: Печатная мануфактура, 2004. 112 с.
 29. Рутковская Н.В. К проблеме исследования структуры и сезонной ритмики годового климатического цикла // Вопросы географии Сибири. Томск, 1979. Вып.12. С. 19–35.
 30. Рутковская Н.В. Климатическая характеристика сезонов года Томской области. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1979. 117 с.
 31. Рутковская Н.В. География Томской области (сезонно-агроклиматические ресурсы). Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1984. 158 с.
 32. Ширская М.Н. Культуры кедров сибирского в горных лесах Сибири. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 100 с.

Seasonal Growth and Development of Shoots in Siberian Stone Pine under Deciduous-Pine Canopy

S. A. Nikolaeva, A. N. Panov

Peculiarities of the seasonal growth and development of shoots in Siberian stone pine undergrowth are described in deciduous-pine forests of the southeastern West-Siberian Plain (the Ob-Tom interfluvium, Tomsk region). The terms, duration, and growth rate of shoots are considered depending on the weather conditions, tree height, position of shoots in the crown, the duration of growing periods, seasonal development of plant communities, and the microclimate.