

## ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ *PINUS SIBIRICA* (PINACEAE) В ЛЕСОТУНДРОВОМ ЭКОТОНЕ СЕВЕРО-ЧУЙСКОГО ХРЕБТА (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ АЛТАЙ)

С.А. Николаева, Е.О. Филимонова

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,  
634055, Томск, просп. Академический, 10/3, e-mail: sanikol1@rambler.ru, smelena82@mail.ru

В лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта Центрального Алтая на примере модельного горно-ледникового бассейна Актру у *Pinus sibirica* выделены и описаны семь жизненных форм (прямостоячие одноствольное, малоствольное и многоствольное деревья, дерево с “юбкой”, кустовидная форма, стланец и живой валежник) и одна относительно автономная морфологическая структура (стланиковидное образование в основании материнского ствола дерева). Рассмотрены способы их образования. Основной причиной образования жизненных форм, отличных от прямостоячего одноствольного дерева с более или менее симметричной кроной, является гибель частей дерева под воздействием метеорологических факторов и геоморфологических явлений. Климатические условия на протяжении XX века в лесотундровом экотоне этого бассейна были достаточно благоприятными для роста жизненных форм прямостоячих деревьев *P. sibirica*.

**Ключевые слова:** *Pinus sibirica*, жизненные формы, лесотундровый экотон, горно-ледниковый бассейн Актру, Центральный Алтай.

## *PINUS SIBIRICA* (PINACEAE) LIVING FORM AT FOREST-TUNDRA MOUNTAIN ECOTONE IN SEVERO-CHUISKY RANGE (THE ALTAI MOUNTAINS)

S.A. Nikolaeva, E.O. Filimonova

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, SB RAS,  
634055, Tomsk, Academicheskoye prosp., 10/3, sanikol1@rambler.ru, smelena82@mail.ru

Seven *Pinus sibirica* living form (single-stemmed, few-stemmed and multi-stemmed straight-stemmed trunk trees, supra nival skirted, shrub-like form, elfin tree, and living windfallen tree) as well as one relatively autonomous morphological structure (elfin wood form in the tree butt of the straight-stemmed trunk mother tree) are identified and described at forest-tundra mountain ecotone in the Aktru mountain glacial basin (Severo-Chuisky Range, the Altai Mountains). Ways of their formation are considered. The main reason of the formation of the living forms excluding the one-stemmed straight-stemmed trunk trees with symmetric crown is death of tree fragments because of weather factors or geomorphological events. During XX century the climatic conditions at the forest-tundra mountain ecotone in the basin were favourable for growth of the living forms of *P. sibirica* straight-stemmed trunk trees.

**Key words:** *Pinus sibirica*, living form, forest-tundra mountain ecotone, Aktru mountain glacial basin, the Altai.

### ВВЕДЕНИЕ

Кедр сибирский, или сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour), на большей части своего ареала представлен прямостоячим одноствольным деревом. При приближении к верхней границе леса, т. е. в верхней части лесного пояса (далее по тексту – лесного пояса), у особой кедровых помимо количественных изменений размеров ствола и кроны (Тимошок и др., 2009а и др.) появляются первые качественные изменения в их строении. В лесотундровом экотоне по сравнению с лесным поясом резко возрастает отрицательное влияние факторов среды, которые способствуют формиро-

ванию жизненных форм, отличных от прямостоячего одноствольного дерева (Горчаковский, Шиятов, 1985 и др.). Обычно в пределах одной высотной полосы у кедров описывают одну, реже две жизненные формы (Хуторной и др., 2001; Горошкевич, Кустова, 2002; Велисевич и др., 2013; и др.). Анализ структуры ценопопуляций кедров в лесотундровом экотоне долины р. Актру в зависимости от абсолютной высоты местности, расстояния до ледников и защищенности местообитания от ветров показал, что изменяются не только количественные (Тимошок и др., 2009б), но и их качествен-

ные параметры, когда можно выделить уже три экологические формы (Филимонова, 2014). Другими словами, структура популяций является более сложной, что требует более детального анализа их компонентов, в том числе и жизненных форм.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Горно-ледниковый бассейн (ГЛБ) Актру, где проводились исследования, расположен на северном макросклоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) в его наиболее высокой центральной части. Абсолютная высота составляет 4075 м, а оледенение достигает наибольшего развития. По данным метеостанции Актру (50°04' с.ш., 87°45' в.д., 2150 м над ур. м.), на этой территории наблюдаются низкие среднегодовые (минус 5.2 °С) и летние (7.7–9.6 °С) температуры воздуха. Вегетационный период короткий. Также характерны высокие значения суммарной солнечной радиации, особенно в летние месяцы (около 540 МДж/м<sup>2</sup>), количества осадков (около 380–750 мм), большая часть которых выпадает в летнее время, и высокой относительной влажности воздуха в летние месяцы (54–71 %). В течение всего года преобладают ветра южного и юго-западного направления – сверху вниз по долине. Снег распределяется на склонах долины крайне неравномерно, что обусловлено метелевыми и лавинными процессами. Также имеются различия в температурном режиме и влажности бортов долины (Тронов и др., 1965; Ледники..., 1987; Севастьянов, 1998; Тимошок и др., 2009а; Бочаров, 2013; и др.). Кроме того, для этого бассейна характерны такие геоморфологиче-

ские явления, как лавины, сели, обвалы и т. п. (Тимошок, Петкевич, 1964; Душкин, 1974; и др.).

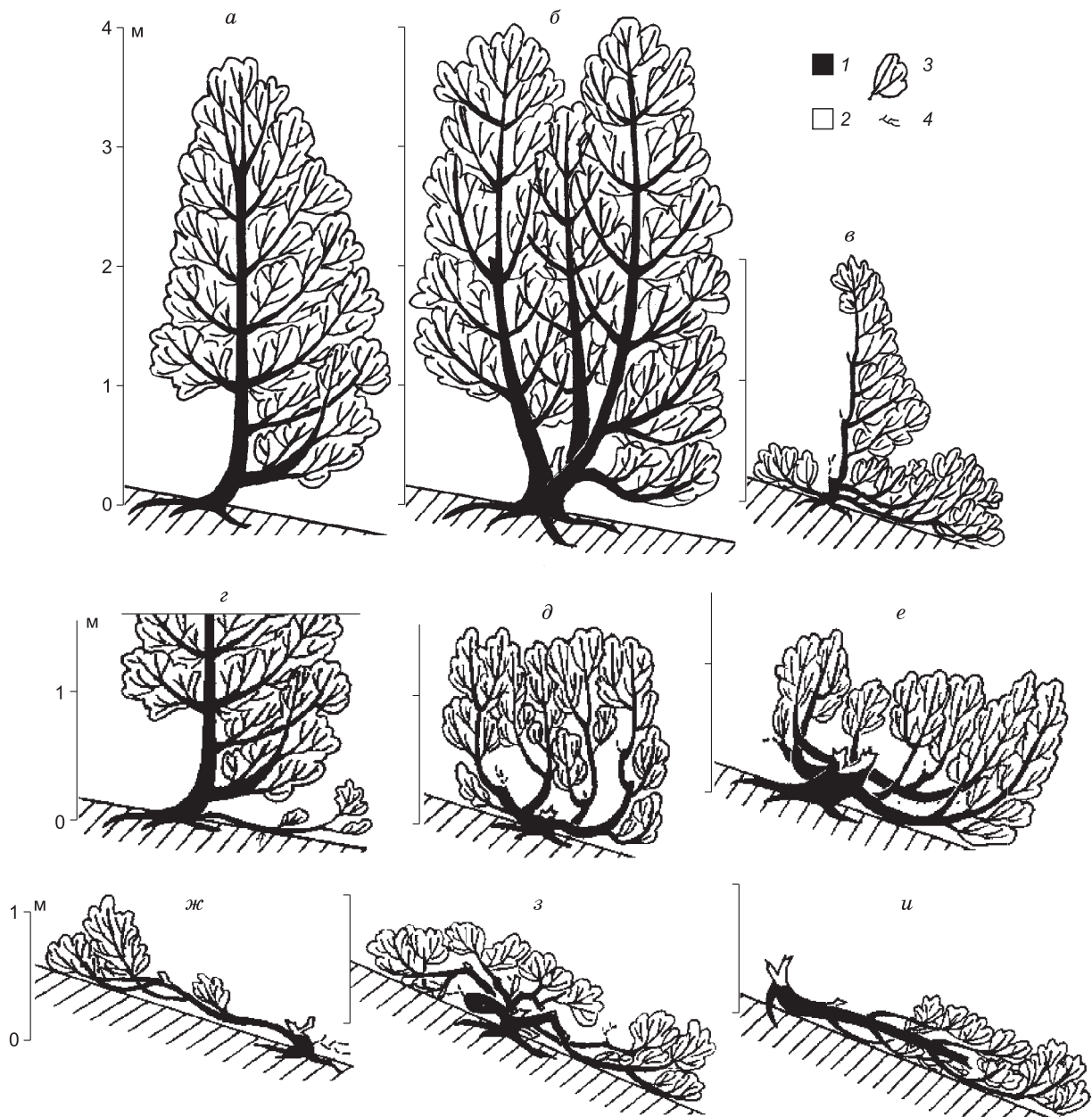
В 2004–2007 и 2011–2013 гг. в пределах лесотундрового экотона на абсолютных высотах 2235–2475 м по левому (восточно-юго-восточный) и 2240–2470 м по правому (западно-северо-западный) бортам долины р. Актру заложено 11 пробных площадей и 7 трансект общей площадью 1.84 га. В анализ включены 272 экземпляра кедра старше 30 лет (высотой 1.5 м и более для деревьев). У особей измеряли высоту и диаметр ствола, длину и радиусы кроны по четырем сторонам света. Асимметричность верхней части кроны оценивали визуально по трехбалльной шкале, а нижней – по соотношению радиусов, расположенных по направлению господствующих ветров. Крона считалась симметричной при отношении радиусов (север/юг) до 2, асимметричной – 2.0–3.9, флаговой – 4 и более. Для определения возраста в основании ствола и ветвей буровом брали керны. По признакам, установленным ранее для кедра (Тимошок и др., 2009а; Николаева и др., 2011), определялось их онтогенетическое состояние. Жизненные формы у кедра выделяли, опираясь на работы И.Г. Серебрякова (1962) и А.А. Чистяковой (1988).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Деревья кедра в лесном поясе (высота 2150–2300 м над ур. м.) ГЛБ Актру обычно проходят свой онтогенез в течение 400–600 лет. За это время их высота увеличивается с 3–18 м в молодом ( $g_1$ ) и 7–21 м в зрелом ( $g_2$ ) до 9–25 м в старом ( $g_3$ ) генеративных состояниях, диаметр с 5–38 см и 19–76 до 29–120 см соответственно. Крона деревьев на протяжении генеративного периода постепенно изменяет свою форму: узкояйцевидная → широкояйцевидная → удлинненно-обратногрушевидная → цилиндрическая (Тимошок и др., 2009а). Помимо прямостоячих одноствольных деревьев в лесном поясе ГЛБ Актру встречаются деревья с относительно автономными морфологическими структурами – ветви-канделябры, стланиковидные образования в основании материнского ствола, переходные морфологические варианты и новые жизненные формы – куртинообразующее дерево, кустовидная форма, живой пень, живой валежник (Николаева, Савчук, 2012, 2013б, 2014 и др.). В лесотундровом экотоне в связи с относительно не-

большим возрастом большинства деревьев кедра в основном представлен особями прегенеративного периода и состояния  $g_1$ , единично –  $g_2$  и  $g_3$ . Здесь у кедра нами было выделено и описано семь жизненных форм и одна морфологическая структура.

**1. Прямостоячее одноствольное дерево.** Почти половина (45.6 %) изученных особей кедра имеют форму прямостоячего одноствольного дерева (см. таблицу; рис. 1, а). Для большей части этих деревьев характерна одна, для пятой части – 2–3 вершины (рис. 2, Г, а). Возраст деревьев на момент обследования составлял 56–67 (размах 35–125) лет. Их онтогенетическое состояние – виргинильное ( $v$ ) или  $g_1$ . Высота 3.3–4.2 м, диаметр 11–12 см, а максимальные достигали 7–8 м и 25–32 см соответственно. Форма их кроны изменяется от узко- и широкояйцевидной до широкоовальной (среднее  $F_{кр} = 2.2$ ) (см. таблицу). Крона низкоопущена, имеет большую густоту, особенно в нижней части. Нижняя часть кроны по одному из секторов у большинства деревьев отсутствует.



**Рис. 1.** Внешний вид особей *P. sibirica* разных жизненных форм в лесотундровом экотоне горно-ледникового бассейна Актру.

Жизненные формы прямостоячих деревьев: *a* – одноствольное, *б* – малоствольное, *в* – дерево с “юбкой”, *г* – прямостоячее дерево со стланиковидным образованием в основании ствола; *д* – кустовидная форма, I вариант; *е* – кустовидная форма, II вариант; *ж*, *з* – стланец, имеющий одну (*ж*) и несколько (*з*) скелетных ветвей; *и* – живой валежник.

Нулевая отметка (0 м) соответствует основанию ствола.

Ксилема ствола, скелетных ветвей и корней (1, 2) и части кроны (3, 4): 1, 3 – живая, 2, 4 – мертвая.

Возраст и размеры этих деревьев соответствуют таковым  $v$  и  $g_1$  в лесном поясе.

На границе лесотундрового экотона и лесного пояса обнаружена небольшая группа деревьев кедра 280–500-летнего возраста (состояние –  $g_2$  и  $g_3$ ), которые имеют достаточно большие диаметры ствола и кроны и незначительную для такого возраста высоту – 9–11 м (см. таблицу). Последняя соответствует нижней границе высот деревьев  $g_3$  из

лесного пояса. Чуть выше произрастают деревья 130–190(280)-летнего возраста (состояние –  $g_1$  и  $g_2$ ), которые, кроме более высокого возраста, мало отличаются от основной массы вышеописанных 35–125-летних одноствольных деревьев. Такие старовозрастные деревья встречаются только в наиболее удаленной от ледников нижней части экотона правого более влажного борта долины. Эта жизненная форма наиболее характерна для де-

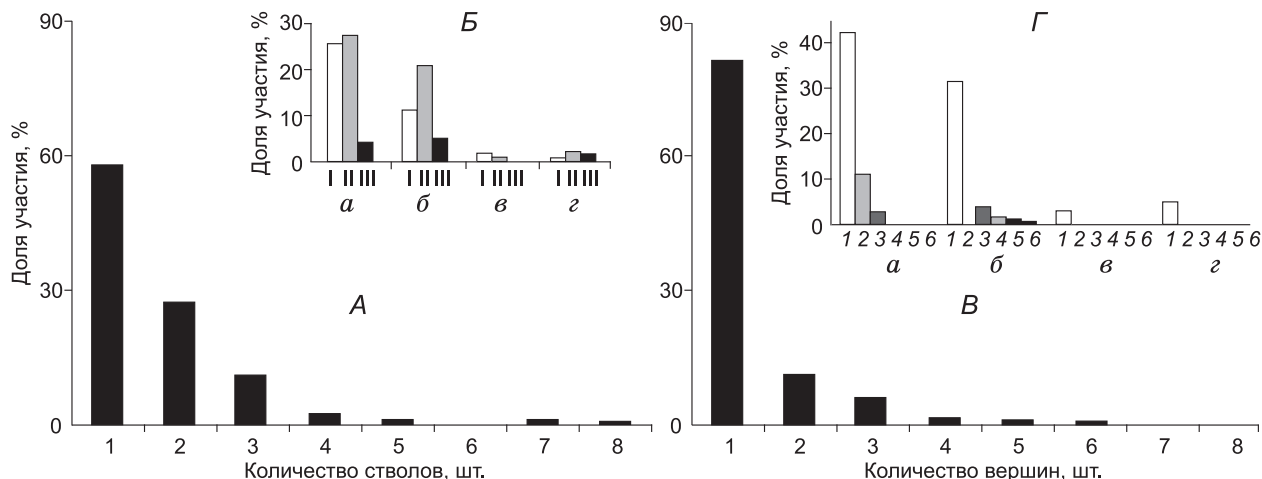


Рис. 2. Распределение деревьев *P. sibirica* в лесотундровом экотоне горно-ледникового бассейна Актру по количеству стволов (А, Б) и вершин (В, Г) в целом (А, В) и с учетом жизненных форм деревьев (Б, Г).

Жизненные формы прямостоячих деревьев: а – одноствольное, б – малоствольное, в – многоствольное, г – дерево с “юбкой”. Крона (Б): I – симметричная, II – асимметричная, III – флаговая; количество вершин (Г) от 1 до 6 (столбики гистограмм выделены разным цветом). По оси ордината – доля участия деревьев от количества учтенных ( $n = 234$ ).

### Характеристика жизненных форм *P. sibirica* в лесотундровом экотоне горно-ледникового бассейна Актру

№ п/п	Жизненная форма	Часть экотона	А, лет	Ствол		Крона		N***, экз./%
				Н, м	D <sub>0</sub> , см	D <sub>кр</sub> , м	F <sub>кр</sub>	
1	Дерево одноствольное	Нижняя	$\frac{67^*}{35-125}$	$\frac{4.2}{1.5-8.4}$	$\frac{12.0}{4-32}$	$\frac{1.7}{0.7-4.0}$	$\frac{2.2}{1.2-3.6}$	84/30.9
		Верхняя	$\frac{56.5}{43-102}$	$\frac{3.3}{1.5-6.8}$	$\frac{11.0}{4-25}$	$\frac{1.4}{0.6-3.0}$	$\frac{2.2}{0.8-3.9}$	40/14.7
2	Дерево малоствольное	Нижняя	$\frac{77}{43-118}$	$\frac{4.7^{**}}{1.5-7.7}$	$\frac{15.5}{6-46}$	$\frac{1.7}{0.7-4.2}$	$\frac{2.4}{0.9-4.2}$	44/16.2
		Верхняя	$\frac{74}{32-126}$	$\frac{3.8^{**}}{1.3-6.3}$	$\frac{16.0}{5-44}$	$\frac{1.7}{0.6-3.1}$	$\frac{2.0}{0.8-4.1}$	40/14.7
3	Дерево многоствольное	Весь экотон	$\frac{65}{46-88}$	$\frac{4.2^{**}}{1.3-6.2}$	$\frac{12.0}{9-26}$	$\frac{2.2}{0.7-3.7}$	$\frac{1.9}{1.7-2.0}$	5/1.8
4	Дерево с “юбкой”	»	$\frac{67}{33-94}$	$\frac{2.3}{1.6-4.4}$	$\frac{9.0}{5-20}$	$\frac{1.3}{0.8-2.8}$	$\frac{1.6}{1.1-3.0}$	11/4.0
5	Кустовидная	»	$\frac{60}{45-105}$	$\frac{1.6}{0.7-2.3}$	$\frac{9.0}{5-15}$	$\frac{1.4}{0.9-1.63}$	$\frac{1.2}{0.6-1.9}$	25/9.2
6	Стланец	Верхняя	$\frac{75}{48-96}$	$\frac{0.9}{0.6-1.3}$	$\frac{9.0}{4-13}$	$\frac{1.4}{1.0-2.1}$	$\frac{0.6}{0.3-0.9}$	11/4.0
			Нижняя	82	1.2	12	1.35	0.89
<i>Старовозрастные особи</i>								
1	Дерево одноствольное	У границы экотон-лес	$\frac{294}{280-505}$	$\frac{10.0}{9.2-10.8}$	$\frac{49.5}{41-55}$	$\frac{4.9}{4.7-5.2}$	$\frac{2.0}{1.8-2.1}$	4/1.5
		Нижняя	$\frac{155}{132-190}$ (280)	$\frac{5.2}{4.3-8.0}$	$\frac{26.0}{11-30}$	$\frac{3.3}{1.2-3.9}$	$\frac{2.2}{1.5-3.7}$	5/1.8
5	Кустовидная	»	150	1.4	22	2.6	0.5	1/ед.
6	Стланец	Верхняя	>300	0.9	14	3.4	0.26	1/ед.

Примечание. Абсолютная высота границ частей экотона: нижняя часть – 2235–2335 м на левом и 2240–2335 м на правом бортах долины, верхняя часть – 2335–2475 и 2335–2470 м соответственно. А – возраст дерева, Н – высота ствола, D<sub>0</sub> – диаметр ствола в основании, D<sub>кр</sub> – диаметр кроны, F<sub>кр</sub> – форма кроны ( $F_{кр} = L_{кр}/D_{кр}$ ), где L<sub>кр</sub> – длина кроны.

\* В числителе – медиана, в знаменателе – размах (в скобках – редкие значения).

\*\* Дана высота наиболее крупного ствола у мало- и многоствольных деревьев.

\*\*\* Количество обследованных особей (всего 272 экз.).

ревьев, образующих верхний полог леса в умеренных широтах Евразии (Серебряков, 1962).

**2. Прямостоячее малоствольное дерево.** Около трети (30.9 %) деревьев имеют 2–4 ствола (см. таблицу; рис. 1, б; рис. 2, А) и от 1 до 6 вершин (см. рис. 2, Г, б) и состояния  $v$  и  $g_1$ . По возрасту и размерам наиболее крупные стволы таких деревьев несколько больше, чем у одноствольных. У некоторых малоствольных деревьев, имеющих только два ствола к возрасту 100–126 лет, диаметр ствола достигает 30–46 см (см. таблицу), что существенно больше средних значений. Это, скорее всего, вызвано незначительной конкуренцией между двумя стволами по сравнению со стволами деревьев с большим их количеством. Одновременно у таких деревьев реализуется эффект защиты данного ствола от неблагоприятных воздействий как в биогруппах.

**3. Прямостоячее многоствольное дерево.** Всего несколько (1.8 %) обследованных экземпляров имело от 5 до 8 стволов (см. таблицу, рис. 2, А). У этих деревьев увеличивается диаметр кроны по сравнению с одно- и малоствольными деревьями и изменяется ее форма ( $F_{кр} = 1.9$ ): она становится менее вытянутой в вертикальном направлении. Жизненные формы деревьев, у которых несколько стволов, широко освещены в литературе. Они описаны как кустистые (Крылова, 1964 и др.) или малоствольные (2–4 ствола) (Серебряков, 1962 и др.) деревья у лиственных и хвойных видов; как “кулисы” (Хуторной и др., 2001), или многоствольные деревья (Велисевич и др., 2013) у *Pinus sibirica* в лесотундровом экотоне Семинского хребта Центрального Алтая и др.

Большинство деревьев с несколькими стволами начинают формироваться еще в молодом возрасте в результате замещения погибшей части материнского ствола боковыми ветвями. Кроме того, керны, взятые в основании ствола мало- и многоствольных деревьев, позволили установить, что часть таких деревьев представлена не одной особью, а несколькими. Развитие последних начинается с групповых всходов, или гнезд, появившихся на субстрате в местах запасания кедровкой орехов. Стволики всходов, а затем ювенильных особей переплетаются между собой. В дальнейшем формируется группа особей, сросшихся основаниями стволов, а возможно, и корнями. Такая группа внешне напоминает куст у относительно молодых особей и многоствольное дерево у более взрослых. Более детальный анализ пяти особей, отнесенных к этой жизненной форме, показал, что три экземпляра действительно являются многоствольными деревьями, один – гнездом, и еще один – представляет собой гнездо, часть особей которого малоствольные деревья.

**4. Дерево с “юбкой”.** У одиннадцати (4.0 %) обследованных деревьев крона состоит из двух частей: 1–3 вертикальных или слегка наклоненных стволика и большое количество приземных плагиотропных ветвей, у которых часть концов имеют ортотропное направление роста. Последние формируют “юбку” дерева (см. рис. 1, в). Диаметр такой “юбки” в одном из направлений обычно равен или больше высоты стволиков. Количественные параметры ствола и кроны меньше, чем у вышеописанных форм деревьев (см. таблицу). Эта форма без названия описана у *Picea jezoensis* на верхней границе распространения в южной части Сихотэ-Алиня (Розенберг, 1951), как сосна “в юбке” у *Pinus sylvestris* выше пояса лесов в Хибинах (Козубов, 1961), как “юбочная” форма у *Abies sibirica* на вырубках лиственнично-пихтовых лесов на высотах 1500–2100 м на Южном Алтае (Эдомский, 1974), как *supra nival skirted* у *Picea mariana* в Субарктике и Субальпике в Квебеке (Payette, 1974, цит. по: Schweingruber, 1996), как полустланец у *Pinus sibirica* в лесотундровом экотоне Семинского хребта Центрального Алтая (Велисевич и др., 2013) и др.

**1-4а. Асимметричная крона.** 39 % деревьев имеют более или менее симметричную крону, 51 % – асимметричную и 10 % – флаговую. Причем наибольшая доля деревьев с симметричными кронами – у одноствольных, а с асимметричными, включая флаговую, кронами – у деревьев с “юбкой” (см. рис. 2, Б, а–г). Ствол таких деревьев неоднократно перевершинивается, а замещение его погибшей части боковыми ветвями идет в основном с подветренной северной стороны. В результате ствол искривляется, а крона становится сначала асимметричной, а затем флаговой (см. рис. 1, в). У пятой части (17.5 %) таких деревьев – от 2 до 5 вершин.

**1-2б. Стланиковидное образование** в основании дерева. Изредка встречаются одно- и малоствольные деревья, у которых от ствола между корневыми лап отходят 1–2 ветви, растущие сначала 50–120 см плагиотропно, а затем ортотропно (см. рис. 1, г). Они отличаются от нижних скелетных ветвей деревьев, появившихся из регулярных почек возобновления, меньшим диаметром и местом прикрепления – между лап дерева. Такие ветви, возможно, появляются из латентных почек, сохраняющихся в основании материнского ствола. Стланиковидные образования встречаются у деревьев кедра в лесном поясе ГЛБ Актру, где при наличии необходимых условий из них изредка образуется новая жизненная форма – куртинообразующее дерево (Николаева, Савчук, 2013б, 2014). Если в лесном поясе такие структуры появляются у деревьев состояния  $g_2$  и  $g_3$  и существуют

достаточно долго, то в лесотундром экотоне – у деревьев  $v$  и  $g_1$  и, по-видимому, сравнительно недолговечны. В одном из таких случаев стелющаяся ветвь, имеющая собственные корни, росла в основании начавшего засыхать дерева. По нашим наблюдениям, спустя 4 года основание этой ветви начало также засыхать, а еще через год эта ветвь отмерла полностью. Скорее всего, у этой ветви с потерей связи с корнем материнского дерева собственных придаточных корней оказалось недостаточно для выживания. Эти стланиковидные образования сходны со структурами, описанными как возобновление отводками у *Picea fennica* в разреженных ельниках равнинной части и в горах Кольского полуострова (Некрасова, 1955).

Вышеописанные деревья с асимметричной кроной и со стланиковидными образованиями в основании ствола рассматривались нами не в качестве новых жизненных форм, а морфологических вариантов одно-, мало- и многоствольных деревьев и деревьев с “юбкой”.

**5. Кустовидная форма.** После гибели верхней части ствола особей сохраняется его нижняя часть (до 50–60 см длины ствола) с 4–16 ветвями, концы которых начинают усиленно расти в ортотропном направлении. В зависимости от возраста, в котором произошла гибель ствола, и времени существования особи в новом качестве габитус особей несколько различается. При незначительных размерах пня, т. е. у относительно молодых особей, образуется форма с компактно расположенными ветвями – I вариант (см. рис. 1, д). При относительно больших размерах пня материнского дерева, т. е. большем по сравнению с предыдущим случаем возрасте, концы ветвей этой формы, как правило, более удалены от центра, а горизонтальные участки ветвей имеют большую длину – II вариант (см. рис. 1, е). На участках, где благоприятные условия, усиленный рост нижних ветвей особей кустовидной формы в дальнейшем приводит к формированию малоствольных, реже многоствольных, деревьев. Внешне эта форма похожа на куст (Серебряков, 1962), но по способу образования, времени жизни ветвей и другим признакам отличается от него. В литературе она описывается как кустовидная (плотный куст) у *Abies sibirica* у верхней границы леса на Алтае (Поляков, 1931), как кустовидное дерево (Горчаковский, Шиятов, 1985) или shrublike form у хвойных видов на лавинных участках склонов в горах (Schweingruber, 1996). У старовозрастных особей кедра эта форма отчасти похожа на древовидную форму у *Juniperus turkestanica* (Серебряков, 1962), у которой сильно редуцирован материнский ствол.

**6. Стланец.** В местообитаниях, где условия ограничивают рост ветвей в ортотропном направлении, образуется стланиковая форма. В этом слу-

чае нижние ветви, отходящие от пня, стелются по поверхности субстрата, а их концы слегка приподнимаются над ним. Если такая ветвь одна, то она, как правило, растет вверх по склону (см. рис. 1, ж). Если имеется несколько скелетных ветвей, то они растут в разных направлениях (см. рис. 1, з). Эта форма описана как стланцевая или стланец у *Pinus sylvestris* в горной тундре Хибин (Козубов, 1961), у *Juniperus turkestanica* на хр. Терской-Алатау Центрального Тянь-Шаня (Серебряков, 1962), у *Pinus sibirica* на верхнем пределе в горах Западного Саяна (Горошкевич, Кустова, 2002; и др.).

Особь кустовидной формы произрастает на площади всего экотона, а стланцы – только в его верхней части. Их возраст мало отличается от возраста деревьев: 60 и 75 лет соответственно. У таких особей по сравнению с одно-, мало- и многоствольными деревьями экотона параметры ствола и кроны в 1.5–4 раза меньше (см. таблицу). Форма кроны становится иной ( $F_{кр} = 1.2$  и  $0.6$  соответственно): от широкоовальной до вытянутой в горизонтальной плоскости. Единично встречаются старовозрастные особи (150–300 лет) кустовидной формы и стланцев, которые при близкой с более молодыми индивидами высоте имеют больший диаметр ствола и кроны (см. таблицу).

**7. Живой валежник.** Нами обнаружено вывалившееся дерево, у которого в субстрате сохранился один живой корень. Ветви после падения дерева достаточно быстро перешли к росту в новом ортотропном направлении с образованием своеобразной жизненной формы (см. рис. 1, и). В лесном поясе ГЛБ Актру эта форма образуется после вывала деревьев  $g_1, g_2, g_3$ . Ветви таких особей могут укореняться (Николаева, Савчук, 2013б, 2014), а сама особь существовать сотни лет. В лесотундровом экотоне встречен всего лишь один экземпляр этой формы, который на момент обследования в новом качестве существовал недолго. Работ, в которых рассматривалась бы эта форма, очень мало. Если не учитывать способ ее образования (вывал дерева с сохранением 1–2 корней в субстрате), то внешне она похожа на стланец. У последнего полегает либо материнский ствол, либо замещающая его боковая ветвь при сохранении корней (Серебряков, 1962; Крылова, 1964; Горошкевич, Кустова, 2002). Поэтому мы пока склонны рассматривать эту форму как отличную от стланца. Она описана как образование новых особей из ветвей валежника у *Picea fennica* и *Pinus sylvestris* в равнинных лесах Кольского полуострова (Некрасова, 1955), как живой ветровал у *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, *Salix caprea* и *Betula pendula* на северо-востоке Русской равнины, особенно по берегам рек (Седых, 1955), как horizontal-harp form у хвойных видов на лавинных участках склонов в горах (Schweingruber, 1996).

Нижние ветви особой кедра и в лесном поясе, и в лесотундровом экотоне при наличии благоприятных условий способны укореняться (Хуторной и др., 2001; Горошкевич, Кустова, 2002; Велисевич и др., 2013; Николаева, Савчук, 2013б, 2014; и др.). В лесотундровом экотоне ГЛБ Актру придаточные корни обнаружены на некоторых нижних ветвях деревьев с “юбкой”, особой кустовидной формы и стланцев, а также у стланиковидных образований деревьев.

Образование шишек у кедра в лесотундровом экотоне начинается в 60–70 лет. Причем шишки имеются только у форм прямостоячих деревьев с более или менее симметричной кроной. У деревьев с флаговой кроной, у особой кустовидной формы и стланцев независимо от возраста шишки в годы наблюдений не обнаружены (Филимонова, 2014). Доля таких генеративных деревьев составляет 75.9 % от количества деревьев прямостоячих форм.

Таким образом, в лесотундровом экотоне ГЛБ Актру у кедра выделено семь жизненных форм (одноствольное, малоствольное и многоствольное прямостоячие деревья, дерево с “юбкой”, кустовидная форма, стланец, живой валежник) и одна морфологическая структура (стланиковидное образование в основании материнского ствола дерева). Помимо этих жизненных форм зафиксировано большое количество переходных вариантов между ними.

Большой набор разных жизненных форм у кедра в лесотундровом экотоне обусловлен особенностями как климата ГЛБ Актру и микроклимата отдельных его участков, так и геоморфологическими явлениями, характерными для гор. Высыхание, замерзание, механическое истирание и в итоге гибель концов побегов и хвои вызвано метеорологическими причинами. Это: 1) резкие перепады сезонных и суточных температур, освещения и влажности воздуха; 2) снегопады и заморозки, вероятность которых высока в течение всего лета; 3) высокая скорость ветра, дующего по долине со стороны ледников и сверху вниз по склонам; 4) в зимний период фактором, существенно изменяющим эти показатели, является снег (его толщина и плотность).

Таким образом, в лесотундровом экотоне горно-ледникового бассейна Актру при отсутствии повреждений у *Pinus sibirica* формируется жизненная форма – прямостоячее одноствольное дерево с более или менее симметричной кроной. Относительно небольшие повреждения в основном приводят к изменению формы и строения кроны (многостольность, асимметричность вплоть до флагового варианта кроны, “юбка”) и ствола (ис-

кривление в основании) деревьев. Одновременно возможно развитие относительно автономных структур в основании стволов деревьев (стланиковидные образования). Более сильные повреждения надземных частей деревьев способствуют появлению особой кустовидной формы, дальнейший рост ветвей которых может привести к образованию либо мало- и многостольных деревьев, либо стланцев, а выворот деревьев – живого валежника.

Факторами, прямо или косвенно влияющими на рост и развитие деревьев в горах, являются также лавины и сели и т. п. При этом вниз по склонам смещаются массы снега или воды, которые несут с собой твердый материал с различным размером частиц – от мелкодисперсного до крупнообломочного (Титова, Петкевич, 1964; Душкин, 1974; и др.). Они могут неоднократно засыпать основания стволов деревьев, механически повреждать надземную часть деревьев, а также выворачивать их (Schweingruber, 1996; Николаева, Савчук, 2012, 2013а; и др.). Слом или повреждение ствола, приводящее к его усыханию, стимулирует рост нижних ветвей, находящихся в более благоприятных условиях микроклимата. В этом случае образуется кустовидная форма особи, которая в дальнейшем может стать мало- или многостольным деревом, а в верхних частях склонов – стланцем. При вывале деревьев и сохранении хотя бы одного корня в субстрате возможно существование особи в виде живого валежника.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в лесотундровом экотоне горно-ледникового бассейна Актру при отсутствии повреждений у *Pinus sibirica* формируется жизненная форма – прямостоячее одноствольное дерево с более или менее симметричной кроной. Относительно небольшие повреждения в основном приводят к изменению формы и строения кроны (многостольность, асимметричность вплоть до флагового варианта кроны, “юбка”) и ствола (ис-

Гибель частей дерева является результатом как воздействия метеорологических факторов, так и при осуществлении геоморфологических событий. В настоящее время в лесотундровом экотоне у *P. sibirica* преобладают (более 80 %) жизненные формы прямостоячих деревьев (одно-, мало- и многоствольные, с симметричной и асимметрич-

ной кроной) в возрасте до 110 лет. Следовательно, климатические условия на протяжении XX в. были благоприятными для роста именно этих жизненных форм.

Исследования проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проекта № 13-05-00762.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бочаров А.Ю.** Распределение снега в верхней части лесного пояса горно-ледникового бассейна Актру (Центральный Алтай) // Десятое сибир. совещ. по климато-экологическому мониторингу: Тез. Рос. конф. Томск, 2013. С. 29–31.
- Велисевич С.Н., Хуторной О.В., Горошкевич С.Н.** Морфогенез стелющихся и прямостоячих форм *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) на интразональных границах распространения // Журн. Сиб. федерал. ун-та. Биология. 2013. Т. 3, № 6. С. 275–289.
- Горошкевич С.Н., Кустова Е.А.** Морфогенез жизненной формы стланца у кедра сибирского на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна // Экология. 2002. № 4. С. 243–249.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г.** Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М., 1985. 209 с.
- Душкин М.А.** Лавины в верховьях долины Актру // Гляциология Алтая. Томск, 1974. Вып. 8. С. 39–59.
- Козубов Г.М.** Стланиковая сосна в Хибинах // Бот. журн. 1961. Т. 46, № 9. С. 1304–1309.
- Крылова И.Л.** О закономерностях распространения некоторых жизненных форм // Там же. 1964. Т. 49, № 9. С. 1237–1247.
- Ледники Актру (Алтай).** Л., 1987. 119 с.
- Некрасова Т.П.** Естественное возобновление ели на Кольском Севере // Бот. журн. 1955. Т. 40, № 3. С. 419–426.
- Николаева С.А., Велисевич С.Н., Савчук Д.А.** Онтогенез *Pinus sibirica* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Журн. Сиб. федерал. ун-та. Биология. 2011. Т. 4, № 1. С. 3–12.
- Николаева С.А., Савчук Д.А.** Корневая система и рост кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в зоне засыпания обломочным материалом // Мир науки, культуры, образования. 2012. № 4 (35). С. 318–322.
- Николаева С.А., Савчук Д.А.** Кедр сибирский как индикатор обвального-осыпных процессов на Северо-Чуйском хребте // Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы: Тр. Междунар. науч.-практ. конф. Томск, 2013а. С. 137–144.
- Николаева С.А., Савчук Д.А.** Морфологические формы кедр сибирского в высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта: 1. Морфологический аспект // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2013б. № 2 (22). С. 101–114.
- Николаева С.А., Савчук Д.А.** К систематизации морфологических форм кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в высокогорных лесах // Вестн. Алт. гос. аграр. ун-та. 2014. № 2 (112). С. 64–69.
- Поляков П.П.** Заметки о высокогорной форме *Abies sibirica* Ledeb. в пределах Алтая // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1931. Т. 16, № 5–6. С. 473–478.
- Розенберг В.А.** О вегетативном размножении аянской ели // Сообщ. ДВФ АН СССР. 1951. № 2. С. 27–28.
- Севастьянов В.В.** Климат высокогорных районов Алтая и Саян. Томск, 1998. 201 с.
- Седых К.Ф.** Живой ветровал у лиственных деревьев // Природа. 1955. № 8. С. 114.
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 380 с.
- Тимошок Е.Е., Николаева С.А., Скороходов С.Н., Савчук Д.А., Бочаров А.Ю.** Особенности онтогенетических состояний генеративного периода *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) в лесах Центрального Алтая // Раст. ресурсы. 2009а. Т. 45, вып. 1. С. 3–12.
- Тимошок Е.Е., Филимонова Е.О., Пропастилова О.Ю.** Структура и формирование древостоев хвойных в экотоне верхней границы древесной растительности Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) // Экология. 2009б. № 3. С. 187–194.
- Титова З.А., Петкевич М.В.** Наблюдения над конусами аккумуляции в долине реки Актру // Гляциология Алтая. Томск, 1964. Вып. 3. С. 115–141.
- Тронов М.В., Тронова Л.Б., Белова Н.И.** Основные черты климата горно-ледникового бассейна Актру // Там же. Томск, 1965. Вып. 4. С. 3–49.
- Филимонова Е.О.** Структура насаждений кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2014. 23 с.
- Хуторной О.В., Велисевич С.Н., Воробьев В.Н.** Экологическая изменчивость морфоструктуры кроны кедр сибирского на верхней границе распространения // Экология. 2001. № 6. С. 427–433.
- Чистякова А.А.** Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе (на примере широколиственных деревьев) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 6. С. 93–105.
- Эдомский О.И.** Экологический морфогенез у пихты сибирской // Леса и древесные породы Северного Казахстана: Ботанические исследования. Л., 1974. С. 74–76.
- Schweingruber F.H.** Tree rings and environment. Dendroecology. Berne; Stuttgart; Vienna, 1996. 609 p.