ОНТОГЕНЕЗ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ВЫСОКОГО (*JUNIPERUS EXCELSA* M. BIEB) В РЕДКОЛЕСЬЯХ ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА И КАВКАЗА

Е. И. Киричок

Государственное бюджетное профессиональное образовательное учреждение «Воробьевы горы», Центр «На Донской»,
Россия, 115419, Москва, ул. Донская, 37
E-mail: kirichok@mail.ru

ONTOGENESIS OF GRECIAN JUNIPER (*JUNIPERUS EXCELSA* M. BIEB) IN SPARSE FORESTS OF THE BLACK SEA COAST OF THE CRIMEA AND THE CAUCASUS

Е. I. Kirichok

State budgetary professional educational institution of Moscow "Vorobyovy Gory", Center "Na Donskoy",
37 Donskaya street, Moscow, 115419, Russia
E-mail: kirichok@mail.ru

Аннотация. Онтогенетические исследования редких и охраняемых видов – необходимая основа их сохранения. Можжевельник высокий (*Juniperus excelsa* M. Bieb) обитает в редколесьях на Черноморском побережье Крыма и Кавказа, которые представляют собой фрагменты древней восточно-средиземноморской растительности. **Задачи исследования:** охарактеризовать растительность редколесий с можжевельником высоким; выявить разнообразие его жизненных форм и исследовать особенности онтогенеза у особей разной жизненности. **Материалы и методы.** Исследования проведены в шести пунктах можжевельниковых редколесий Крыма и Кавказа. Применены разработанные ранее методы геоботанических и популяционно-онтогенетических исследований. При расчетах использованы статистические методы. **Результаты.** Описаны экотопические особенности и растительный покров шести исследованных можжевельниковых редколесий. Проанализирована 1341 особь можжевельника высокого, выделены и охарактеризованы формы крон этого вида, составлены диагнозы онтогенетических состояний и уровней жизненности, результаты проиллюстрированы рисунками и таблицами. **Выводы.** Исследования показали высокую результативность разработанных ранее подходов и методов анализа онтогенеза и жизненности растений разных жизненных форм. Выявлены признаки, наиболее значимые для определения онтогенетических состояний и жизненности можжевельника высокого: тип хвои, диаметр ствола, общая высота растения, форма кроны, порядок ветвления, наличие и расположение генеративных органов. Показано, что поливариантность развития проявляется в формировании особей разной жизненности, образовании крон различной формы в пределах одного онтогенетического состояния и разных форм роста – одноствольного и многоствольного дерева, а также в разных вариантах прохождения онтогенеза: заверщенного и незавершенного.

Ключевые слова: редколесья, можжевельник высокий, онтогенетические состояния, форма крон, жизненность.

Для цитирования: Киричок, Е. И. Онтогенез можжевельника высокого (*Juniperus Excelsa* M. Bieb) в редколесьях Черноморского побережья Крыма и Кавказа / Е. И. Киричок // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (3). – <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-3-4>

Abstract. Ontogenetic studies of rare and protected plant species are a necessary basis for their conservation. Grecian juniper (*Juniperus excelsa* M. Bieb) inhabits in the sparse forests on the Black Sea coast of the Crimea and the Caucasus. The sparse forests are fragments of ancient Eastern Mediterranean vegetation. **Objectives of the study:** to characterize the sparse forest vegetation with Grecian juniper; to reveal the diversity of its life forms; to explore ontogenesis features of individuals with different vitality. **Materials and methods:** The research is carried out in 6 locations of juniper sparse forests of the Crimea and the Caucasus. Previously developed methods of geobotanical and population-ontogenetic studies were used. Statistical methods were used for calculations. **Results.** Ecotopic characteristics and the vegetation cover of six examined juniper sparse forests have been described. 1341 individuals of Grecian juniper were analyzed, crown forms of this species have been distinguished and characterized, diagnoses of ontogenetic states and different levels of vitality were compiled, and results are illustrated with pictures and tables. **Conclusions.** The studies have shown high effectiveness of previously developed approaches and methods for ontogenesis and vitality analysis of different life form plants. The most important signs are identified for determination of ontogenetic states and vitality of juniper individuals: needle type, trunk diameter, total

plant height, shape of crown, branching order, presence and location of generative organs. It is shown that polyvariety of ontogeny is manifested in the formation of individuals with different vitality, in the formation of crowns with different shapes within the same ontogenetic state and different growth forms (a single-trunk and multi-trunk tree), as well as different variants of ontogenesis (complete and incomplete).

Key words: sparse forest, Grecian juniper, ontogenetical state, crown form, vitality.

For citation: Kirichok E.I. Ontogenesis of grecian juniper (*Juniperus Excelsa* M. Bieb) in sparse forests of THE Black sea coast of the crimea and the Caucasus. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016;1(3). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-3-4>

Введение

Концепция дискретного описания онтогенеза сосудистых растений разработана во второй половине XX в. [1–4] и активно используется в работах современных отечественных ученых. Наиболее полный обзор и анализ отечественной и зарубежной литературы по онтогенезу деревьев представлен О. И. Евстигнеевым [5].

Наименее исследованная на настоящий момент группа древесных видов – можжевельники с чешуйчатой хвоей. Редколесья можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* M. Bieb), встречающиеся отдельными островками по Черноморскому побережью Крыма и Северо-Западного Кавказа, представляют собой остатки древней восточно-средиземноморской растительности [6, 7].

В настоящее время этот уникальный для Крыма и Кавказа тип фитоценозов активно уничтожается в результате рекреации, и можжевельниковые редколесья быстро сокращают свою площадь [8–10].

Редкость этого вида и слабая изученность определили необходимость исследований.

Задачи

1. Охарактеризовать особенности местообитаний и растительный покров редколесий с можжевельником высоким.

2. Выявить разнообразие жизненных форм можжевельника высокого в исследованных местообитаниях.

3. Описать онтогенез можжевельника высокого в условиях естественного обитания, выделить морфологические признаки, диагностирующие этапы его развития, и выявить специфику онтогенеза особей разной жизненности.

Материал и методы

Работа проведена на Южном берегу Крыма в заповедниках «Карадагский» и «Мыс Мартыан» и в заказниках «Новый Свет» и «Канак» с 1992 по 1995 г.; на Черноморском побережье Кавказа – в окрестностях мыса «Малый Утриш» в 2000 г., в окрестностях пос. Кабардинка – в 2000 и 2003 гг.

Основные особенности местообитаний, растительный покров можжевельниковых редколесий, особенности онтогенеза, жизненного состояния и жизненных форм *Juniperus excelsa* (M. Bieb.)

охарактеризованы в соответствии с общепринятыми геоботаническими, морфологическими и популяционно-онтогенетическими методами [1, 2, 4, 11].

Изучены особи разных этапов развития, обитающие на склонах разной крутизны и экспозиции и на разных субстратах: мелкозем, щебнистом и каменистом. Для каждой особи выделены онтогенетическое состояние, жизненность, протяженность и диаметр кроны. У большинства особей определены общая высота, диаметры: основания ствола и на высоте 1,3 м (для виргинильных и генеративных особей), высота прикрепления кроны, диаметр кроны, порядок ветвления, форма кроны, наличие вторичной кроны, расположение генеративных органов в кроне, доля отмерших частей. У модельных особей каждого онтогенетического состояния определен тип и размеры хвои. Корневая система исследована только у проростков, ювенильных и имматурных особей, поскольку у виргинильных особей корни мощные и глубоко уходят в расщелины материнской породы. Всего исследована 1341 особь можжевельника высокого.

Жизненность особей охарактеризована по трехбалльной шкале на основе комплекса признаков:

1) доля усохших вегетативных побегов: у особей с нормальной жизненностью – не более 10 %, с пониженной – не более 50 %, с низкой – более 50 %;

2) наличие сформированной кроны у растений начиная с виргинильного состояния;

3) наличие поражений побегов и ствола, присутствие дупел и гнили в нижней части ствола генеративных деревьев.

У имматурных и виргинильных особей первой подгруппы дополнительно учитывались наличие или отсутствие перевершинивания побегов и их частота.

Результаты

Краткая характеристика можжевельниковых редколесий

Расположение всех пунктов исследования показано на рис. 1. Климат – субтропический вариант субсредиземноморского типа, с сухим жарким летом и умеренно теплой влажной зимой (табл. 1).

- ▲ - точки исследования
1 - Карадагский заповедник	4 - Заповедник "Мыс Мартыян"
2 - Заказник "Новый свет"	5 - Мыс Малый Утриш
3 - Заказник "Канака"	6 - Окрестности пос. Кабардинка

Рис. 1. Пункты исследований можжевельных редколесий

Таблица 1

Основные климатические характеристики точек исследования¹

Точка исследования	Температура			Среднегодовое количество осадков, мм	Относительная влажность воздуха за вегетационный период, %	Средняя продолжительность безморозного периода, дней
	средне-годовая, °С	средне-месячная февраля, °С	средне-месячная июля, °С			
«Карадаг»	+12,1	+1,5	+23,2	357–406	68	234
«Новый Свет» (по Судак)	+13	+1,8	+23,2	318	70	239
«Канака»	+12	+2,9*	+23,3*	272–425	71	255–260
«Мыс Мартыян»	+13,3	+2,5–4	+24	577	67	250–260
Мыс Малый Утриш (по Анапе и Абрау-Дюрсо**)	+11,4–11,9	+1,2–1,4	+23,4–22,5	417–696	60–70	218–208
Окрестности Кабардинки (по Новороссийску)	+12,7	+2,6	+23,2	688	60–70	231

Примечания: * – значение дано для Алушты; ** – первое значение дано для Анапы, второе – для Абрау-Дюрсо.

Карадагский заповедник расположен в восточной части Южного берега Крыма и удален от высокой цепи Крымских гор. Можжевельник высокий формирует редколесья в верхней части берегового хребта Карагач. Отдельные особи можжевельника встречаются на продолжении

Карагача – хребте Хоба-Тепе. Основные элементы рельефа: уступы, осыпи, каменистые обнажения, не покрытые почвой, а также гребни и впадины. Крутизна склонов южной и восточной экспозиции – 15–25°, местами до 45° [12–14] (рис. 2).

¹ Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю. – Краснодар : Кн. изд-во, 1961. – 471 с.; Справочник по климату СССР. Вып. 10. Украинская ССР. Ч. 3. / под ред. Л. С. Березина. – Л. : Гидрометиздат, 1967. – 682 с.

Рис. 2. Хребет Карагач (Государственный Карадагский заповедник)

Основной тип сообществ – можжевельново-фисташковые редколесья на склоне южной экспозиции, обращенном к морю. В древесном ярусе встречаются *Fraxinus oxycarpa* Willd., *Celtis glabrata* Stev. ex Planch., очень редко *Quercus pubescens* Willd. Сомкнутость древесного яруса от 0,3 до 0,6–0,7. В этих редколесьях хорошо развит кустарниковый ярус из *Paliurus spina-christi* Mill., *Jasminum fruticans* L. и *Cotinus coggygria* Scop. стланиковой формы; иногда встречаются *Cotoneaster tauricus* Pojark., *Pyrus elaeagnifolia* Pall. и виды рода *Rosa*. Травяно-кустарниковый ярус на каменистых и щебнистых обнажениях слабо развит и его проективное покрытие обычно не превышает 0,2–0,3, а на участках с развитым почвенным покровом проективное покрытие может достигать 0,8–0,9. Доминанты этого яруса: *Botri-*

ochloa ishaetum (L.) Keng, *Alyssum obtusifolium* Stev. ex DC., *Poa bulbosa* L. и *P. sterilis* Bieb., *Elytrigia nodosa* (Nevski) Nevski, *Cleistigenes serotina* (L.) Keng, *Teucrium nuchense* C. Koch и *T. polium* L.

В верхней части хребта Карагач, на склоне северной экспозиции, древесный ярус состоит только из можжевельника высокого с сомкнутостью крон 0,2. Кустарниковый ярус неразвит, зато развит мохово-лишайниковый ярус, который местами имеет значительное покрытие (до 0,5–0,7).

Ботанический заказник «Новый Свет» расположен западнее города Судак и окружает поселок Новый Свет. Заказник находится в котловине, которая окружена с трех сторон горами и открывается к морю крутыми обрывистыми скалистыми склонами. Заказник создан

для охраны можжевельниковых редколесий и сообществ, образованных *Pinus stankewiczii* (Sukacz.) Fomin [13–15]. Рельеф местности гористый, сложный: невысокие горные массивы, склоны различной крутизны и экспозиции перемежаются балками, временными руслами ручьев и пологими участками.

Растительность заказника представлена можжевельново-сосновыми редколесьями (здесь растет *Pinus stankewiczii* (Sukacz.) Fomin с примесью *Pistacia multica* Fisch, et Mey. и *Quercus pubescens* Willd.). На склонах северной и восточной экспозиции значительно участие *Carpinus orientalis* Mill., а сосна и фисташка отсутствуют или встречаются единично. Сомкнутость древостоя на южных крутых склонах достигает 0,4 (редко 0,5), на склонах небольшой крутизны и иной экспозиции – 0,7–0,8. Кустарниковый ярус состоит из *Paliurus spinachristi* Mill. с примесью *Cotinus coggigria* Scop. и *Jasminum fruticans* L., встречается также *Cotoneaster tauricus* Pojark. На склонах северной и восточной экспозиции, кроме указанных видов, обилён стланник *Juniperus oxycedrus* L., встречаются *Coronilla emeroides* Boiss. et Sprun. и *Sorbus taurica* Zinserl. На пологих склонах кустарниковый ярус развит слабо или полностью отсутствует, вероятно, из-за длительного выпаса. Травяно-кустарниковый ярус на крутых склонах слабо развит, его проективное покрытие около 0,3. Доминируют *Cleistogenes serotina* (L.) Keng, *Bromus cappadocicum* Boiss / et Bal., *Melica transsilvanica* Schur., *Gaudinopsis macra* (Stev.) Eig., *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr., *Poa sterilis* Bieb., *Teucrium nuchense* C. Koch. На пологих склонах проективное покрытие травяно-кустарникового яруса местами может достигать 0,8–0,9, доминируют *Festuca rupicola* Heuff., *Teucrium nuchense* C. Koch. и *T. polium* L., *Hedysarum tauricum* Pall. Ex Willd. и *H. candidum* M. B. Доминанты травяно-кустарникового яруса на северных и восточных склонах – *Elytrigia nodosa* (Nevski), *Teucrium nuchense* C. Koch., *Alyssum obtusifolium* Stev., *Festuca rupicola* Heuff., *Inula ensifolia* L. и *I. germanica* L. На пологих склонах местами хорошо развит мохово-лишайниковый ярус, преобладают *Cladonia foliacea* и *C. rangiformis*.

Ботанический заказник «Канака» находится между 39 км шоссе Алушта-Судак и берегом Черного моря, восточнее пос. Рыбачий. Восточная граница заказника – русло пересыхающей реки Канака [9, 10]. Рельеф гористый, со склонами разной крутизны и экспозиции, расчлененный оврагами, балками и речными долинами (рис. 3). Склоны перемежаются ровными или почти ровными террасами. Древесный

ярус образуют *Juniperus excelsa* M. Bieb. и *Quercus pubescens* Willd., местами принимает участие *Pistacia multica* Fisch, et Mey. В нижней части покатых склонов восточной и юго-восточной экспозиции обилён *Carpinus orientalis* Mill. Сомкнутость древесного яруса варьирует от 0,3 на крутых склонах до 0,6 на покатых и пологих склонах. Кустарниковый ярус (сомкнутость до 0,6) представлен в основном *Carpinus orientalis* Mill., произрастающим в балках и на днищах оврагов, и *Paliurus spinachristi* Mill. Иногда встречаются *Pyrus elaeagnifolia* Pall., *Rosa* sp. В травяном покрове покатых и пологих склонов (проективное покрытие от 10 до 90 %) доминируют *Festuca rupicola* Heuff., *Galatella villosa* (L.) Reichenb., *Piptoptera turkestanica* Pall., *Artemisia lerchiana* Web.; местами отмечаются пятна *Stipa pontica*, *Poa bulbosa* L., на крутых склонах (проективное покрытие 50–60 %) доминируют *Festuca rupicola* Heuff. и *Alyssum obtusifolium* Stev. Мохово-лишайниковый ярус хорошо развит и его покрытие может достигать 80 %.

Заповедник «Мыс Мартьян» в центральной части Южного берега Крыма между Ялтой и Гурзуфом примыкает к территории Государственного Никитского ботанического сада [16]. Территория заповедника гористая с большим разнообразием форм рельефа: обрывы, обвалы, осыпи на крутых склонах, террасовидные площадки, пляжи, созданные и преобразованные деятельностью моря, а также склоны и днища оврагов и балок, образованные временными водными потоками [16–18].

Растительность заповедника заметно отличается от растительности других редколесий более богатым видовым составом и наличием значительного числа средиземноморских видов [6, 15–17]. На территории заповедника в древесном ярусе, кроме *Juniperus excelsa* M. Bieb., *Quercus pubescens* Willd. и *Pistacia multica* Fisch. et Mey., встречается *Arbutus andrachne* L., обычна *Pinus pallasiana* D. Don. Сомкнутость древесного яруса может достигать 0,9. Кустарниковый ярус хорошо выражен и намного богаче в видовом отношении чем в других пунктах исследования. Помимо *Paliurus spinachristi* Mill., *Jasminum fruticans* L., *Cotinus coggigria* Scop., *Cotoneaster tauricus* Pojark., *Carpinus orientalis* Mill., *Juniperus oxycedrus* L., *Rosa* sp., *Coronilla emeroides* Boiss. et Sprun., также встречаются *Cistus tauricus* C. Presl., *Rhus coriaria* L., *Colutea cilicica* Boiss. et Bal., натурализовавшийся *Bupleurum fruticosum* L. [6, 17]. Большую площадь часто образуют заросли *Ruscus aculeatus* L. На склонах с хорошо развитым почвенным покровом проективное покры-

тие травяно-кустарничкового яруса достигает 0,9, часто доминируют *Achnatherum Bromoides* (L.) Beauv., *Dactylus glomerata* L., *Brachypodium rupestre* (Host) Roem. et Schult., *Festuca rupicola* Heuff., *Poa strerilis* Bieb. На каменистых обна-

жениях в травяно-кустарничковом ярусе (проективное покрытие 10–20 %) преобладают *Teucrium nuchense* C. Koch. и *T. polium* L., *Fumana viscidula* (Stev. ex Palib.) Juz., *Helianthemum steveni* Rupr. ex Juz., *Thymus Callieri* Borb.

Рис. 3. Можжевельниковые редколесья в окрестностях мыса Малый Утриш

На Кавказском побережье Черного моря редколесья с участием можжевельника высокого представляют собой крупный массив, заходящий довольно далеко вглубь материка: на 5–6 км от берега [19]. Для кавказских высокоможжевельниковых редколесий характерно участие в сложении древесного яруса *Juniperus foetidissima* Willd [19–21].

Мыс «Малый Утриш» находится между Анапой и Абрау-Дюрсо, на отрогах Наваринского хребта на территории заказника местного значения «Большой Утриш» и за его пределами – на прилегающих участках. Рельеф местности очень сложный, гористый, рассеченный глубокими ущельями (щелями) и котловинами с узкими долинами. Склоны очень крутые, их крутизна часто достигает 30–45° (см. рис. 3). Многие склоны заканчиваются у берега моря отвесными обрывами.

На склонах южных и восточных экспозиций большой крутизны растительный покров разрежен из-за характера субстрата и значительного уклона. Древесный ярус (сомкнутость 0,2–0,7) образован в основном *Juniperus excelsa* M. Bieb., *Quercus pubescens* Willd. и *Pistacia multica* Fisch. et Mey., местами со значительной примесью *Juniperus oxycedrus* L., нередко встречаются *Carpinus orientalis* Mill., *Fraxinus oxycarpa* Willd.

Кустарниковый ярус состоит из *Paliurus spina-christi* Mill., *Jasminum fruticans* L., *Cotinus coggigria* Scop., *Rosa* sp., встречаются *Sorbus taurica* Zinserl., *Ligustrum vulgare* L. и *Cornus mas* L.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса: от 5–20 % на крутых до 90–100 % на покатых склонах. Доминанты этого яруса – *Ruscus ponticus* Woronow ex Grossh., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., *Agropyron cristatum* (L.) P. Beauv., *Piptatherum virescens*

(Trin.) Boiss., *Melica ciliata* L., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Teucrium nuchense* C. Koch. *T. polium* L. Мохово-лишайниковый ярус на некоторых участках выражен очень хорошо и представлен зелеными мхами и лишайниками рода *Cladonia*. Мхи обычно покрывают камни и валеж, встречаются на основаниях стволов и в межкрупном пространстве.

Поселок «Кабардинка» находится в Новороссийском районе, на отрогах Маркотхского

хребта. На этой территории хорошо выражены продольные гряды с широкими межгорными понижениями [18–20]. По сравнению с отрогами Навагирского хребта здесь меньшие высоты и менее глубокие ущелья. Встречаются склоны разной крутизны, но по сравнению с окрестностями мыса Малый Утриш на этом участке больше пологих и покатых склонов. Также можно найти и плакоры, хотя они занимают небольшие площади (рис. 4).

Рис. 4. Можжевельниковые редколесья в окрестностях пос. Кабардинка

Древесный ярус составляют *Juniperus excelsa* M. Bieb и *Juniperus foetidissima* Willd., иногда с участием *Quercus pubescens* Willd. и *Carpinus orientalis* Mill.; *Pistacia multica* Fisch. et Mey в данной точке исследования отсутствует. Сомкнутость крон в среднем 0,5–0,6, на крутых склонах – около 0,3.

Кустарниковый ярус состоит преимущественно из *Juniperus oxycedrus* L., часто имеющего древовидную форму роста, *Jasminum fruticans* L. и *Paliurus spina-christi* Mill., *Cotinus coggigria* Scop., изредка встречается *Rosa* sp., *Cornus mas* L., редко *Prunus spinosa* L.

Мохово-лишайниковый ярус на крутых склонах не развит, на пологих склонах и плакорах проективное покрытие мхов иногда достигает 80 %.

Разнообразие форм крон можжевельника высокого

Исследование можжевельниковых редколесий в разных местообитаниях выявило значительное разнообразие форм крон у этого вида [10, 22]. Для выявления причин этого разнообразия был проведен анализ морфометрических данных и выделено шесть основных форм: конусовидная и ширококонусовидная, чашевидная, шаровидная, зонтиковидная и флаговая (рис. 5). Установлено, что все типы крон могут быть образованы одноствольными и многоствольными особями. Главный критерий выделения формы кроны – расположение ветвей первого порядка относительно главной оси (главная ось считалась побегом нулевого порядка).

Поэтому даже если крона не имела вид полного конуса, шара и т.д., а занимала сегмент конуса, шара и т.д., то она принималась за конусовидную, шаровидную и т.п. соответственно. Ширококонусовидная форма кроны и конусовидная отличаются отношением высоты кроны к ее диаметру: у конусовидной отношение высоты к диаметру не менее

$5/4-3/2$, у ширококонусовидной – не более $1/1$, так как нижние ветви первого порядка более длинные, чем нижние ветви конусовидной кроны. Причем ширококонусовидная крона у растений в прегенеративном периоде и у молодых генеративных островершинная, у средневозрастных и старых генеративных особей – туповершинная.

Форма кроны	Количество стволов	
	Один ствол	Два и более стволов
Конус
Широкий конус
Шар
Зонтик

Рис. 5. Формы крон одноствольных и многоствольных особей можжевельника высокого

Одноствольные особи с шаровидной и чашевидной (рис. 6) кронами отличаются от одноствольных растений с конусовидной кроной тем, что у них лучше развиты побеги первого порядка в верхней части кроны. При этом верхушечная почка таких растений оказывается не вверху кроны, а «утоплена» в ней; остальные побеги первого порядка, имея значительную длину, сначала отклоняются от главной оси, образуя прямой или тупой угол, а затем заггибаются вверх, поэтому побеги следующих порядков у растений с шаровидной кроной почти полностью заполняют пространство шара. Чашевидная и шаровидная формы близки по способу образования. Но чаше-

видная форма имеет вид распластанного по субстрату растения (см. рис. 6), либо у растения побеги первого порядка приподнимаются над субстратом, расходятся далеко в стороны и крона становится похожей на шаровидную, но без верхнего сектора.

Флаговая крона образуется в условиях произрастания на открытых каменистых местах — на уступах, вершинах. В этих местах растение подвергается постоянному влиянию сильных ветров и боковые оси обычно развиваются с подветренной стороны, от чего крона становится однобокой. Наряду с этим часто в подветренную сторону искривляется и главная ось (рис. 7).

Рис. 6. Чашевидная форма кроны молодой генеративной особи можжевельника высокого

Рис. 7. Флаговая форма кроны у генеративной особи можжевельника высокого, выросшей на скале

Не у всех особей можжевельника крона была оформлена — у некоторых она была очень

разреженной, и определять ее форму по вышеописанной классификации было некорректно.

Степень сформированности кроны у растений начальных этапов онтогенеза зависит от порядка ветвления, на других этапах – от соотношения живых и отмерших побегов. Поэтому у иматурных растений разной жизненности довольно часто встречалась редкая, неоформленная крона, а у виргинильных и генеративных фрагментарная неоформленная крона отмечалась только у деревьев пониженной или низкой жизненности.

Онтогенез можжевельника высокого

Прегенеративный период

Проростки (*p*) – одноосные особи до 5 см высотой (табл. 2, рис. 8), для которых характерно смешанное питание за счет питательных веществ семени и фотосинтеза семядолей и первых листьев. Тип прорастания семени – надземный. Семена прорастают весной, когда влажность почвы достаточно высока. Пророст-

ки появляются очень редко из-за низкой всхожести семян, ввиду частого повреждения их насекомыми, из-за использования в пищу значительной части жизнеспособных семян мышевидными грызунами и белкой [23–25]. Кроме этого, проростки очень чувствительны к наличию влаги и часто погибают летом во время засушливого периода. Видимо, из-за этого во время работы в Крыму были найдены единичные экземпляры проростков, в то время как на Кавказском побережье был получен большой материал, поскольку работе предшествовал влажный год. Гипокотиль проростка гладкий, длиной 2,5–4,0 см и толщиной 1,0–1,5 мм. По сравнению с корнем и побегом гипокотиль утолщен, внизу резко сужается и переходит в корень. Окраска гипокотили неравномерна: под семядолями он золотисто-соломенный, с зеленоватым оттенком на ранних стадиях, в средней части – желто-коричневый или светло-коричневый, ближе к корню – бурый. Эпикотиль не выражен (рис. 8).

Таблица 2

Биометрические показатели особей можжевельника высокого разных онтогенетических состояний и жизненности

Онтогенетическое состояние	Жизненность	Высота дерева, м	Диаметр основания ствола, см	Диаметр ствола на высоте 1,3 м, см	Диаметр кроны, м	Высота прикрепления кроны, м	Порядок ветвления	Число измерений
1	2	3	4	5	6	7	8	9
p		$0,03 \pm 0,01$ 0,01–0,05	–	–	–	–	0	11
j		$0,05 \pm 0,01$ 0,03–0,07	–	–	–	–	0	11
im ₁	н	$0,23 \pm 0,04$ 0,04–0,57	$0,5 \pm 0,09$ 0,1–1,0		$0,16 \pm 0,02$ 0,02–0,3		1–3	43
	п	$0,19 \pm 0,02$ 0,02–0,6	$0,5 \pm 0,03$ 0,1–1,5		$0,09 \pm 0,02$ 0,015–0,3			122
	нз	$0,27 \pm 0,02$ 0,04–0,53	$0,4 \pm 0,06$ 0,1–0,9		$0,16 \pm 0,01$ 0,03–0,28			23
im ₂	н	$0,61 \pm 0,05$ 0,23–1,05	$2,0 \pm 0,2$ 0,3–2,2		$0,45 \pm 0,03$ 0,2–0,68	$0,08 \pm 0,003$ 0,0–0,22	4–5	54
	п	$0,48 \pm 0,04$ 0,15–1,05	$1,9 \pm 0,3$ 0,2–2,8		$0,32 \pm 0,03$ 0,08–0,7	$0,07 \pm 0,01$ 0,0–3,5		137
	нз	$0,59 \pm 0,05$ 0,18–0,96	$1,3 \pm 0,46$ 0,35–3,0		$0,29 \pm 0,03$ 0,1–0,55	$0,1 \pm 0,01$ 0,0–0,3		37
v ₁	н	$1,39 \pm 0,23$ 0,62–2,5	$4,6 \pm 0,6$ 1,7–11,0	$2,1 \pm 0,03^*$ ––3,5	$1,0 \pm 0,09$ 0,5–1,5	$0,09 \pm 0,01$ 0,0–0,25	5–7	53
	п	$1,15 \pm 0,27$ 0,45–2,5	$3,8 \pm 0,06$ 1,3–9,0	$2,1 \pm 0,001$ ––3,0	$0,85 \pm 0,11$ 0,25–1,5	$0,15 \pm 0,03$ 0,0–0,9		94
	нз	$1,2 \pm 0,3$ 0,6–2,0	$3,6 \pm 0,06$ 1,2–8,0	$1,5 \pm 0,01$ ––2,0	$0,65 \pm 0,18$ 0,2–1,2	$0,29 \pm 0,1$ 0,0–1,0		49
v ₂	н	$2,2 \pm 0,30$ 0,6–3,5	$9,3 \pm 0,16$ 3,5–22,0	$4,3 \pm 0,04$ ––10,0	$1,68 \pm 0,21$ 0,52–2,5	$0,17 \pm 0,04$ 0,0–0,8	6–8	36
	п	$2,18 \pm 0,38$ 0,86–3,5	$8,5 \pm 1,1$ 2,6–17,0	$3,7 \pm 0,04$ ––10,5	$1,54 \pm 0,23$ 0,6–3,0	$0,32 \pm 0,15$ 0,0–2,0		70
	нз	$2,03 \pm 1,0$ 0,4–3,5	$8,2 \pm 0,3$ 4,0–14,5	$4,2 \pm 0,02$ ––7,0	$1,35 \pm 0,44$ 0,55–2,5	$0,5 \pm 0,3$ 0,0–2,0		39

1	2	3	4	5	6	7	8	9
g ₁	н	$\frac{3,4 \pm 1,21}{1,02-5,5}$	$\frac{18 \pm 0,5}{4,0-34,0}$	$\frac{10,3 \pm 0,2}{-23,0}$	$\frac{2,9 \pm 1,4}{0,8-6,0}$	$\frac{0,22 \pm 0,05}{0,0-0,7}$	6-8	68
	п	$\frac{3,58 \pm 2,42}{0,9-6,5}$	$\frac{18 \pm 1,6}{3,5-30,0}$	$\frac{9,9 \pm 0,2}{-25,0}$	$\frac{2,5 \pm 1,1}{0,86-5,0}$	$\frac{0,5 \pm 0,49}{0,0-2,3}$		95
	нз	$\frac{3,21 \pm 2,5}{0,65-2,8}$	$\frac{14,4 \pm 0,5}{2,8-35,0}$	$\frac{8,8 \pm 0,2}{-17,5}$	$\frac{1,93 \pm 0,68}{0,6-4,5}$	$\frac{1,14 \pm 0,97}{0,0-3,5}$		64
g ₂	н	$\frac{5,25 \pm 2,57}{3,0-12,0}$	$\frac{36,5 \pm 1,7}{12,0-87,0}$	$\frac{20,7 \pm 0,7}{-56,0}$	$\frac{5,0 \pm 2,2}{2,8-8,5}$	$\frac{0,46 \pm 0,28}{0,0-2,5}$	7-9	58
	п	$\frac{5,33 \pm 3,9}{2,0-13,0}$	$\frac{34,4 \pm 1,4}{13,0-75,0}$	$\frac{20,0 \pm 0,4}{-38,0}$	$\frac{4,1 \pm 1,5}{2,0-9,5}$	$\frac{0,95 \pm 0,68}{0,0-4,0}$		122
	нз	$\frac{4,5 \pm 3,7}{1,2-9,0}$	$\frac{31,3 \pm 1,5}{16,0-65,0}$	$\frac{17,2 \pm 0,3}{-26,0}$	$\frac{2,7 \pm 2,3}{0,3-5,5}$	$\frac{1,5 \pm 1,2}{0,0-5,0}$		23
g ₃	н	$\frac{4,4 \pm 1,9}{2,7-8,0}$	$\frac{58,7 \pm 4,2}{25,0-95,0}$	$\frac{33,4 \pm 1,8}{-62,0}$	$\frac{5,8 \pm 4,4}{4,0-9,5}$	$\frac{1,1 \pm 1}{0,0-3,5}$	8-11	27
	п	$\frac{5,1 \pm 2,9}{2,2-11,0}$	$\frac{54,8 \pm 3,7}{17,0-110,0}$	$\frac{33,2 \pm 2,4}{-85,0}$	$\frac{5,1 \pm 3,4}{2,5-11,5}$	$\frac{1,2 \pm 0,65}{0,0-3,5}$		79
	нз	$\frac{4,2 \pm 2,1}{2,5-8,0}$	$\frac{43,6 \pm 4,9}{17,0-95,0}$	$\frac{28,2 \pm 4,3}{-90,0}$	$\frac{3,9 \pm 2,7}{1,2-7,0}$	$\frac{1,05 \pm 0,68}{0,1-2,5}$		16
s		$\frac{3,7 \pm 2,5}{0,7-7}$	$\frac{59,5 \pm 1,3}{37,0-80,0}$	$\frac{36,4 \pm 1,9}{-60}$	$\frac{3,4 \pm 1,9}{0,5-6,5}$	$\frac{1,65 \pm 0,3}{0,7-2,5}$	7-10	10

П р и м е ч а н и е. Обозначение онтогенетических состояний – см. в тексте; жизненность: н – нормальная, п – пониженная, нз – низкая; в числителе указано среднее значение и ошибка среднего, в знаменателе – минимальное и максимальное значения соответственно; диаметр кроны учитывался только у особей, высота которых была более 1,3 м.

Рис. 8. Проросток можжевельника высокого

Семядоли две, линейные, длиной 1,5–1,7 см, шириной до 1,5 мм, цельнокрайние, верхушка тупая; нередко дугообразно изгибаются вверх. Вдоль семядолей – малозаметная центральная жилка. Семядоли светло-зеленого цвета, после усыхания становятся золотисто-коричневыми.

Хвоя растений в этом состоянии сизовато-зеленая, узколинейная, игловидная, низбегающая – сросшаяся с побегом. Длина приросшей к побегу (низбегающей) части хвои 1–0,8 мм, свободной – 7–8 мм; ширина хвоинки до 0,8 мм. Вдоль срединной жилки, выдающейся

на нижней стороне хвоинки, располагается железка.

Первые листья – супротивные, следующие – в мутовке по четыре, междоузлия обычно укороченные. Первые и следующие нижние хвоинки отклоняются от побега под углом $75-90^\circ$, у верхушки хвоинки отклоняются слабо, а самые верхние занимают вертикальное положение.

На стадии проростка корневая система стержневого типа: главный корень интенсивно растет в длину, боковые корни немногочисленны и очень тонки. Интенсивный рост главного корня в длину связан с тем, что проростки часто развиваются под материнским пологом на толстом слое подстилки, которая быстро пере-

сыхает после дождей, поэтому длинный главный корень необходим для достижения им почвы. Если подстилка слишком мощная и корень не успевает достичь почвы, растение погибает.

Состояние проростка завершается отмиранием семядолей, которые летом усыхают, но сразу не опадают и могут оставаться на растении до осени. С усыханием семядолей растение полностью переходит к автотрофному питанию. Таким образом, состояние проростка может длиться всего несколько месяцев, затем растение переходит в ювенильное состояние.

Ювенильные особи (*j*) – одноосные, неветвящиеся растения высотой до 7 см (рис. 9, см. табл. 2).

Рис. 9. Ювенильная особь

Это состояние начинается после усыхания семядолей и заканчивается началом ветвления; оно может длиться несколько лет. Семядоли могут сохраняться на растении в усохшем виде до двух лет. Гипокотиль у ювенильных растений становится темным, бурым и покрывается перидермой.

Хвоя игловидная, в нижней части такая же, как у проростка, в верхней части меньших размеров – свободная часть 4–5 мм в длину (рис. 10). Хвоинки располагаются в мутовке по четыре. В верхней части побега они отклоняются на меньший угол по сравнению с хвоинками проростка.

Рост главного корня продолжается; он начинает интенсивно ветвиться, благодаря развитию боковых корней.

Вначале растения сходны с проростками, позднее они отличаются по высоте, размерам хвои и степени ее отклонения от побега. Нередко в пазухах хвои проростков, начиная со второй-третьей мутовки, закладываются и развиваются боковые почки. Таким образом, ювенильное состояние может выпадать из онтогенеза отдельных особей и проросток может сразу перейти в имматурное, что свидетельствует об ускоренном развитии; либо длительность ювенильного состояния сокращается до нескольких недель.

Онтогенетическое состояние	Хвоя побегов последнего порядка ветвления	
p		1 мм
j
im ₁		жёлёзка приросшая часть
im ₂		приросшая (низбегающая) часть
v ₁
v ₂ , g ₁
g ₂		приросшая часть
g ₃		приросшая часть

Рис. 10. Изменение структуры хвои можжевельника высокого в онтогенезе. Обозначения онтогенетических состояний см. в тексте; слева – брюшная сторона хвоинок, справа – профиль

Имматурные особи 1-й подгруппы (im₁) (рис. 11, 12, см. табл. 2) ветвящиеся, порядок ветвления – 1–3. Они интенсивно растут в высоту и могут достичь более 50 см, т.е. вы-

сота особей может увеличиться более чем в 15 раз: ни в одном другом состоянии растения не обладают такой интенсивностью роста.

Рис. 11. Имматурные одноствольные особи 1-й подгруппы (справа – перевершинившая особь)

Рис. 12. Двуствольная имматурная особь 1-й подгруппы

Диаметр основания главной оси варьирует – от 1 мм до 1,5 см. Наибольшие значения диаметра основания главного побега наблюдаются у экземпляров с пониженной жизненностью, что может быть сопряжено с плохими условиями роста и длительным пребыванием растения в этом онтогенетическом состоянии.

Крона еще не оформлена, очень редкая, иногда у растений с третьим порядком ветвления встречается более-менее развитая крона, имеющая форму конуса. Кора из темной становится серой, тонковолокнистой, рыхлой.

В этом состоянии растения чувствительны к условиям влажности, освещенности и к температурному режиму, особенно в зимний период. Верхушечные почки могут погибать от низких температур зимой и повреждаться. Молодые особи часто угнетены, если растут под материнским пологом. В результате таких воздействий многие особи (с пониженной и низкой жизненностью) погибают; другие – перевершиниваются и обычно становятся многостольными (см. рис. 5). Исходя из этого данное состояние характеризуется началом появления многостольной формы роста.

Хвоя на побегах 2–3-го порядка переходная игловидно-чешуевидная, ланцетная в очертаниях (см. рис. 10), зеленого цвета, обычно с сизоватым налетом, отогнутая от побегов под углом до 45°. Длина свободной части хвоинок – до 3–4 мм, ширина 0,5–0,6 мм, приросшая к побегу часть имеет длину 0,8–0,9 мм. Хвоинки располагаются в мутовках по три. Первые – нижние листья – усыхают и опадают.

У имматурных растений этой подгруппы уже становятся заметны различия в строении корневой системы. Так, у особей, развивающихся на мелкозем, сохраняется корневая система главного корня, а у растений, обитающих на щебнистом субстрате, развиваются многочисленные придаточные корни у основания главного побега, т.е. формируется смешанная корневая система. Корни особей, произрастающих на щебне, приобретают специализацию – у главного и углубленных боковых корней преобладает функция закрепления растения в подвижном грунте, а у поверхностных придаточных корней – функция всасывания (см. рис. 12).

Имматурные особи 2-й подгруппы (im_2) ветвятся до 4–5-го порядка. Высота растений достигает немногим более 1 м (см. табл. 2), а диаметр основания главной оси может достигнуть 3 см.

Значения высоты и диаметра основания ствола у особей нормальной жизненности незначительно превышают значения этих параметров у особей пониженной жизненности.

Более половины особей образуют хорошо оформленную конусовидную, островершинную ширококонусовидную, шаровидную (см. рис. 5) и чашевидную крону, у остальных особей она разреженная. При этом для особей низкой жизненности разреженная крона характерна в 95 % случаев, для растений пониженной жизненности – в 47 % случаев, а доля особей с нормальной жизненностью и редкой неоформленной кроной составляет лишь 16 %. Дифференциация по жизненности у особей этой подгруппы проявляется не только в различии биометрических показателей, степени сформированности и характере кроны, но и в доле мертвых побегов, наличии суховершинности, степени развития вторичной кроны, образованной из спящих почек. Указанные качественные признаки свойственны особям с пониженным и низким уровнем жизненности, и чем сильнее угнетено растение, тем более выражены эти признаки. Например, у растений с низкой жизненностью может присутствовать только вторичная крона.

Кора в этом состоянии становится плотно-волокнистой, ее толщина увеличивается. Хвоя игловидно-чешуевидная (переходная), светло-зеленая, слегка отогнутая от веточек, располагающаяся по две-три в мутовке. Хвоинки побегов последнего порядка в очертании узкояйцевидные с острой верхушкой (см. рис. 10, табл. 2). Длина приросшей к побегу части 0,8–0,9 мм, свободной части – от 1,3 до 2,5 мм, ширина – 0,6–0,8 мм. Для хвоинок предпоследнего порядка начиная с этой стадии характерна ромбовидная или близкая к ромбу форма с острой верхушкой, обычно отогнутой от побегов.

На корнях растений, произрастающих на разных типах субстрата, развиваются поверхностные придаточные корни, которые увеличивают всасывающую поверхность. Придаточные корни расходятся далеко в стороны, значительно превышая диаметр кроны растения.

Виргинильные особи 1-й подгруппы (v_1) ветвятся до 6–7-го порядка. Максимальная высота, которой могут достичь растения в этом состоянии, – 2,5 м, а отмеченный максимальный диаметр основания ствола – 11 см (см. табл. 2). Самые высокие показатели общей высоты растений, диаметра кроны и диаметра основания ствола у особей нормальной жизненности. У особей низкой жизненности наибольшая высота прикрепления кроны (до 1 м), что вместе с небольшой общей высотой растений определяет малую протяженность кроны, характерную для особей с таким уровнем жизненности. У особей нормальной жизненности кроны конусовидные и шаровидные (см. рис. 5); у особей пониженной и низкой жизненности есть все

типы форм крон, кроме зонтиковидной формы. В выборке особей с пониженной жизненностью чаще других форм встречается ширококонусовидная, шарообразная и разреженная, а в выборке с низкой жизненностью – разреженная крона.

Хвоя побегов последнего порядка зеленая, прижатая к веточкам, чешуевидная (в очертаниях продолговатая, с заостренной верхушкой), приросшая к побегу часть 0,6–0,7 мм длиной, свободная – длиной до 1,2 мм, шириной 0,6 мм (см. рис. 10). Начиная с этого онтогенетического состояния хвоинки обычно располагаются супротивно (по две в мутовке), однако изредка встречаются и мутовки, несущие по три хвоинки.

Виргинильные особи 2-й подгруппы (v_2) – полностью сформированные деревья, готовые к образованию семян, но еще не семеносящие. Порядок ветвления – 6–8. Биометрические показатели этих растений значительно выше, чем у растений предыдущей группы (см. табл. 2). Их высота может достигать 3,5 м, максимальный диаметр основания ствола – 22 см, а диаметр кроны – до 3 м.

У растений низкой и пониженной жизненности наименьшая протяженность кроны, так как у них часто усыхают нижние скелетные ветви, и высота прикрепления кроны достигает 2 м (табл. 2).

У деревьев нормальной жизненности обычны конусовидные формы крон (в виде конуса и широкого острове́ршинного конуса). У особей пониженной жизненности встречаются все типы кроны, кроме зонтиковидной, при этом конусовидная крона встретилась более чем в половине случаев. У деревьев низкой жизненности чаще других встречается разреженная крона.

Хвоя побегов последнего порядка несколько короче, чем хвоя у растений предыдущего онтогенетического состояния (0,7–1,0 мм – длина свободной части и 0,5–0,7 мм – длина приросшей), но ширина остается неизменной; низбегающая (приросшая к побегу) часть охватывает побег (см. рис. 10).

Генеративный период

Молодые генеративные деревья (g_1) начинают семеношение. Их генеративные органы располагаются в верхней части кроны. Значения количественных показателей у молодых генеративных растений выше, чем у виргинильных второй подгруппы, а порядок ветвления почти не изменяется (табл. 2). Общая высота деревьев может составлять 6,5 м, диаметр основания ствола – 35 см, а диаметр кроны – 5–6 м.

Крона, как и на предыдущих стадиях, обычно острове́ршинная, так как растения продолжают интенсивно расти в высоту. Преобладают конусовидные типы кроны (см. рис. 5).

Биометрические параметры в целом незначительно отличаются у особей разной жизненности, однако особям пониженной и низкой жизненности свойственна негустая, а иногда и редкая неоформленная крона, значительная ее часть – это вторичная крона; для нее характерны суховершинность, заболевания, наличие большого числа усохших ветвей, особенно в нижней части ствола. В связи с этим крона прикреплена высоко, особенно у растений низкой жизненности, а протяженность ее наименьшая. Кора достигает толщины 3–5 мм. Хвоя аналогична хвое виргинильных особей второй группы.

Средневозрастные генеративные растения (g_2) интенсивно ветвятся: порядок ветвления 7–9. В этом состоянии у деревьев отмечено максимальное семеношение. Генеративные органы расположены в верхней и средней части кроны. Рост в высоту постепенно прекращается, поэтому конусовидные и ширококонусовидные кроны становятся тупове́ршинными (см. рис. 5).

Высота деревьев максимальная и может достигать 13 м. Толщина ствола составляет 87 см (см. табл. 2). Заметно увеличивается диаметр кроны – до 9,5 м. У особей различной жизненности отмечена суховершинность, чаще происходят перевершинивание и отмирание ветвей в нижней и средней части ствола, что приводит к возникновению зонтиковидной формы кроны (см. рис. 5). Доля отмерших частей в кроне может достигать 30 %. Особенно ярко это выражено у особей пониженной и низкой жизненности, поэтому зонтиковидная форма кроны чаще всего встречается у них.

Толщина коры до 5–7 мм. Хвоя темно-зеленая, плотно прилегающая к побегам. Хвоинки на побегах последнего порядка отличаются более мелкими размерами и формой: они яйцевидные, с острой верхушкой, длина свободной части 0,6–0,7 мм, приросшей к побегу – 0,5 мм; ширина хвоинок до 0,6 мм (рис. 5). Приросшая часть хвоинок плотнее охватывает побег.

Старые генеративные деревья (g_3): порядок ветвления 8–11; генеративные органы располагаются в нижней части кроны, при этом их число невелико. Рост растений в высоту в этом состоянии прекращен, а рост боковых ветвей, образующих крону, и рост ствола в толщину продолжается, поэтому диаметр ствола старых генеративных деревьев и диаметр кроны наибольшие: 1,1 м – максимальный диаметр

основания ствола и 11,5 м – максимальный диаметр кроны (см. табл. 2). Высота этих деревьев меньше вследствие развития суховершинности и отмирания вершины главной оси. В этом состоянии продолжается отмирание скелетных ветвей. Доля усохших побегов часто составляет 50–60 %. Ствол растений нередко перекручен, искривлен и полегает. Основание ствола, как правило, частично разрушенное, дуплистое, с гнилью; часто можно обнаружить муравейники. Верхние части корней могут обнажаться, отчего основание ствола кажется более мощным. Зонтиковидная крона встречается чаще других, причем среди растений пониженной жизненности все обследованные особи обладали именно такой формой кроны. У деревьев низкой жизненности преобладает разреженная неоформленная крона.

Хвоя темно-зеленая с сизым налетом, изогнутая вверх, очень плотно, черепитчато прилегает к веточкам. Длина свободной части – до 0,6 мм, прирост – до 0,5 мм, ширина хвоинок – 0,5–0,6 мм. От хвои предшествующей стадии отличается цветом, более мелкими размерами и изогнутостью свободной части.

Постгенеративный период

Сенильные деревья (s) не образуют генеративных органов. Порядок ветвления 7–10, значения биометрических параметров сенильных особей ниже по сравнению со старыми генеративными деревьями (см. табл. 2). В нижней части ствола отмирает 60–70 % скелетных ветвей. Искривленные стволы нередко полегают, их основание дуплистое и разрушенное. Часто встречается фрагментарная крона (в 40 % случаев), в остальных случаях крона либо зонтиковидная, либо чашевидная (по 30 % случаев для каждого типа). Хвоя аналогична хвое старых генеративных растений. До сенильного состояния доживают только отдельные особи нормальной жизненности, которые проходят полный онтогенез (завершенный вариант). Деревья пониженной и низкой жизненности, как правило, отмирают в течение генеративного периода, поэтому их онтогенез неполный (незавершенный).

Поливариантность онтогенеза можжевельника высокого

Один из ключевых моментов в изучении онтогенеза растений – это выявление поливариантности, которая проявляется в разнообразии путей развития особей одного вида и неодно-

родности особей вида, относящихся к одному онтогенетическому состоянию. В современной классификации поливариантности онтогенеза выделяют структурный тип поливариантности, связанный с размерами, морфологией, способами размножения, динамический тип, связанный с различием ритмов и с темпами индивидуального развития, и функциональный, к которому относятся различия в обмене веществ [26–30]. Обычно при описании поливариантности онтогенеза используют структурный и динамический типы, поскольку их наиболее просто выявить.

При изучении поливариантности онтогенеза у можжевельника высокого, как и у большинства изученных деревьев и кустарников, в первую очередь обнаружено наличие особей разной жизненности – нормальной, пониженной и низкой. Вместе с тем у можжевельника высокого морфологическая поливариантность проявляется в образовании разных форм кроны и двух форм роста – одноствольного и многоствольного дерева в пределах одного онтогенетического состояния. Многостволье появляется после перевершинивания и только в том случае, когда вместо одного, главного, побега образуются две и более равноценные оси, после чего развитие кроны практически не отличается от развития кроны одноствольных особей (см. рис. 2).

Такое свойство растений – восстановление и повторение типичного для вида развития кроны – было названо реитерацией [31]. Реитерация – одна из реакций на изменение условий среды. Кроме описанного варианта образования многоствольности, в условиях крутых склонов с оползневыми процессами иногда встречаются поваленные скатившимися глыбами генеративные деревья, у которых несколько боковых побегов принимают вертикальное положение, определяя особую многоствольную форму (см. рис. 5). Каждая ветвь такого поваленного растения принимает ортотропное положение, образует обычно конусовидную форму и выглядит как отдельная особь. Эти ветви находятся на неодинаковом расстоянии от основания ствола и имеют разный возраст. Такие явления крайне редки, однако их необходимо учитывать, так как поваленная главная ось может быть присыпана щебнем, опадом и боковые ветви можно принять за самостоятельные растения. Укоренения побегов в случае полегания обнаружено не было, не наблюдалось и вегетативного размножения. Таким образом, в процессе наших исследований мы не выявили поливариантности размножения можжевельника высокого: все найденные особи были ис-

ключительно семенного происхождения и даже в описанном случае не было зафиксировано образования придаточных корней побегового происхождения.

Многоствольные особи можжевельника высокого всегда присутствуют в ценопопуляциях и в целом составляют чуть более 20 %. Процент многоствольных растений увеличивается от молодых к старым: от 13 % у имматурных до 40 % у сенильных (рис. 13). Это связано не только с тем, что образование равноценных осей может происходить на любом этапе онтогенеза начиная с имматурного, но и с тем, что число многоствольных особей «накапливается» в каждой следующей стадии, которая обычно более продолжительная, чем предыдущая. Несмотря на то, что образование многоствольных форм связано с угнетением или какими-то по-

вреждениями растений, на качество дальнейшего развития, т.е. на жизненность особей, это может не оказывать никакого влияния. Соотношение одноствольных и многоствольных растений во всех трех уровнях жизненности примерно одинаково и составляет 80 : 20, т.е. в ценопопуляциях многоствольных особей любой жизненности около 20 %. Таким образом, можно сделать вывод, что многоствольная форма роста не связана с жизненностью. Причем доля многоствольных растений нормальной жизненности увеличивается с 4 % у имматурных особей до 40–42 % у старых генеративных особей. Растения, у которых возникло несколько равноценных осей, после короткого периода угнетения в молодом возрасте в дальнейшем могут повысить уровень жизненности.

Рис. 13. Рост ветвей первого порядка у полегшей по склону генеративной особи можжевельника высокого

После перевершинивания и приобретения многоствольной формы роста может образоваться крона любой формы, но чаще возникают

чашеобразная и шарообразная формы, встречающиеся у 46 и 38,5 % особей соответственно (рис. 14).

Рис. 14. Соотношение одноствольных и многоствольных особей по формам кроны

Для можжевельника высокого характерно образование крон разной формы в различных онтогенетических состояниях, однако соотношение форм крон неодинаково, выделяются преобладающие формы. Так, у имматурных растений почти в половине случаев крона редкая, неоформленная. У активно растущих –

виргинильных, а также у молодых и средневозрастных генеративных крона конусовидная, а у старых генеративных и сенильных – зонтико-видная и чашевидная. Самый бедный набор форм кроны – в сенильном состоянии (рис. 15). Реже всего во всех состояниях встречается флаговая форма кроны.

Рис. 15. Соотношение одноствольных и многоствольных форм в разных онтогенетических состояниях (обозначение онтогенетических состояний см. в тексте)

Выводы

1. Изучение онтогенеза можжевельника высокого на Черноморском побережье Крыма и Кавказа показало, что разработанные ранее подходы и методы выделения онтогенетических состояний могут быть применены для исследования изучаемого вида.

2. Среди проанализированных признаков онтогенетических состояний наиболее значимы: тип хвои, диаметр ствола, общая высота растения, форма кроны, порядок ветвления, наличие и расположение генеративных органов.

3. У можжевельника высокого один из наиболее легко определяемых диагностических признаков онтогенетических состояний – тип

хвои. Хвоя разных онтогенетических состояний отличается по форме, размерам, окраске, углу отклонения от побега.

4. Поливариантность развития можжевельника высокого проявляется в формировании особей разной жизненности, образовании крон различной формы в пределах одного онтогенетического состояния и разных форм роста – одностовольного и многостовольного дерева, а также в разных вариантах прохождения онтогенеза: заверщенного и незавершенного.

5. При изучении поливариантности онтогенеза можжевельника высокого не было выявлено разнообразия типов возобновления, в исследованных местообитаниях этот вид способен возобновляться только семенным путем.

Список литературы

1. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / отв. ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. – М. : Наука, 1976. – 217 с.
2. Заугольнова, Л. Б. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров, О. В. Смирнова. – М. : Наука, 1988. – 184 с.
3. Gatzuk, L. E. Age states of plants of various growth forms : a review / O. V. Smirnova, L. I. Vorontzova, L. B. Zaugolnova, L. A. Zhukova // Journal of Ecology. – 1980. – № 3 (68). – P. 675–696.
4. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники / под ред. О. В. Смирновой. – М. : Прометей, 1989. – 102 с.
5. Evsigneev, O. I. Ontogenetic stages of trees : an overview / O. I. Evsigneev, V. N. Korotkov // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – № 2 (2). – URL: <http://rjee.ru/rjee-1-2-2016-1/>
6. Малеев, В. П. Можжевельовый лес на мысе Мартыян в Южном Крыму / В. П. Малеев // Ботанический журнал. – 1933. – Т. 18 (6). – С. 446–468.
7. Станков, С. С. О нагорных ксерофитах Южного Крыма в связи с географической изменчивостью можжевельовых лесов между Ласпи и Карадагом / С. С. Станков // Ботанический журнал. – 1939. – Т. 24 (5-6). – С. 518–527.
8. Колесников, А. И. Лесоводственно-дендрологическое исследование Черноморского побережья Кавказа. Очерк первый: Анапа – Новороссийск / А. И. Колесников // Труды Абхазской научно-исследовательской лесной опытной станции. – М., 1966. – Вып. 2. – С. 19–186.
9. Григоров, А. Н. Высокоможжевельовые редколесья урочища Канак / А. Н. Григоров, А. П. Грамотенко // Природные экосистемы Южного берега Крыма и их охрана : сб. науч. тр. Госуд. Никитского ботанического сада. – Ялта, 1984. – Т. 94. – С. 46–55.
10. Григоров, А. Н. Можжевельник высокий (*Juniperus excelsa* Bieb.) в Крыму: биоэкологические особенности, возобновление и охрана : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Григоров А. Н. – Киев, 1983. – 22 с.
11. Корчагин, А. А. Строение растительных сообществ / А. А. Корчагин // Полевая геоботаника. – 1976. – Т. 5. – 320 с.
12. Дидух, Я. П. Карадагский государственный заповедник. Растительный мир / Я. П. Дидух, Ю. Р. Шеляг-Сосонко. – Киев : Наук. думка, 1982. – 152 с.
13. Лебединский, В. И. По вулканическим местам Крыма / В. И. Лебединский. – Симферополь : Крымиздат, 1961. – 59 с.
14. Шеляг-Сосонко, Ю. Р. Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии и Молдавии / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, В. И. Парфенов, В. И. Чопик. – Киев : Наук. думка, 1980. – 392 с.
15. Методические рекомендации по классификации и совершенствованию природных заповедных территорий и объектов Крыма / под ред. И. В. Голубевой. – Ялта, 1983. – 83 с.
16. Шеляг-Сосонко, Ю. Р. Государственный заповедник «Мыс Мартыян» / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух, Е. Ф. Молчанов. – Киев : Наук. думка, 1985. – 260 с.
17. Ларина, Т. Г. Флора и растительность заповедника «Мыс Мартыян» / Т. Г. Ларина // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1976. – Т. 70. – С. 45–82.
18. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / сост. Р. В. Камелин, Т. И. Варлыгина, К. В. Киселева, Е. В. Клейков, В. С. Новиков, В. Н. Павлов, М. Г. Пименов, И. О. Филатова, П. Ю. Жмылев. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.
19. Поварницын, В. А. Типы лесов Черноморского побережья между реками Сукко и Пшадой / В. А. Поварницын // Труды Ботанического института АН СССР. Сер.: Геоботаника. – 1940. – Т. 4 (4). – С. 633–709.

20. Колесников, А. И. Восстановление и реконструкция лесов Черноморского побережья Краснодарского края / А. И. Колесников, В. М. Боровиков // Леса Черноморского побережья Кавказа : труды СочНИЛОС. – М., 1959. – Вып. 1. – С. 5–67.
21. Сводный список особо охраняемых природных территорий Российской Федерации / ред.-сост.: Д. М. Очагов, Н. А. Потапова, Л. С. Исаева-Петрова [и др.]. – М. : ВНИИЛесресурс, 2001. – 452 с.
22. Milios, E. Structure and regeneration patterns of the *Juniperus excelsa* Bieb. stands in the central parts of the Nes-tos valley in the northeast of Greece, in the context of anthropogenic disturbances and nurse plant facilitation / E. Milios, E. Pipinis, P. Petrou, S. Akritidou, P. Smiris, M. Aslanidou // Ecol. Res. – 2007. – № 5 (22). – P. 713–723.
23. Бескаравайный, М. М. Роль позвоночных-карпофагов в можжевельниковых насаждениях Крыма / М. М. Бескаравайный // Лесоведение. – 1993. – №1. – С. 67–74.
24. Гаршина, Т. Д. Болезни можжевельников и меры борьбы с ними / Т. Д. Гаршина // Труды СочНИЛОС. – М., 1968. – Вып. 5. – С. 123–135.
25. Шишов, К. М. Можжевельниковая моль и методы борьбы с ней / К. М. Шишов, Ф. С. Кутеев // Труды Сочинской научно-исследовательской опытной станции субтропического лесного и лесопаркового хозяйства. – М., 1968. – Вып. 5. – С. 115–122.
26. Злобин, Ю. А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений / Ю. А. Злобин // Ботанический журнал. – 1980. – Т. 65 (3). – С. 311–322.
27. Злобин, Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю. А. Злобин. – Казань : Кзан. Гос. ун-т, 1989. – 146 с.
28. Жукова, Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений / Л. А. Жукова // Экология. – 2001. – № 3. – С. 169–176.
29. Жукова, Л. А. Разнообразие типов поливариантности онтогенеза в ценопопуляциях растений разных биоморф / Л. А. Жукова, А. С. Комаров, О. П. Ведерникова, Н. М. Ключникова, М. М. Паленова, О. А. Алатырцева, Е. В. Зубкова // Экология популяций. – М., 1988. – Ч. 1. – С. 21–24.
30. Жукова, Л. А. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений / Л. А. Жукова, Н. В. Глотов // Онтогенез. – 2001. – Т. 32 (6). – С. 455–461.
31. Oldeman, R. A. A. L'architecture de la forêt guyanaise / R. A. A. Oldeman. – Paris : Mém. ORSTOM 73, 1974. – 204 p.

References

1. *Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura)* [Cenopopulation of plants (main terms and structure)]. Execut. ed. A. A. Uranov, T. I. Serebryakova. Moscow: Nauka, 1976, 217 p.
2. Zaugol'nova L. B., Zhukova L. A., Komarov A. S., Smirnova O. V. *Tsenopopulyatsii rasteniy (oчерki populyatsionnoy biologii)* [Cenopopulations of plants (essays on population biology)]. Moscow: Nauka, 1988, 184 p.
3. Gatzuk L. E., Smirnova O. V., Vorontzova L. I., Zaugolnova L. B., Zhukova L. A. *Journal of Ecology*. 1980, no. 3 (68), pp. 675–696.
4. *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki* [Diagnosis and keys of age-specific states of forest plants. Trees and shrubs]. Ed. by O. V. Smirnova. Moscow: Prometei, 1989, 102 p.
5. Evsigneev O. I., Korotkov V. N. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016, no. 2 (2). Available at: <http://rjee.ru/rjee-1-2-2016-1/>
6. Maleev V. P. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1933, vol. 18 (6), pp. 446–468.
7. Stankov S. S. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1939, vol. 24 (5-6), pp. 518–527.
8. Kolesnikov A. I. *Trudy Abkhazskoy nauchno-issledovatel'skoy lesnoy opytnoy stantsii* [Proceedings of Abkhazia research forest experimental station]. Moscow, 1966, iss. 2, pp. 19–186.
9. Grigorov A. N., Gramotenko A. P. *Prirodnye ekosistemy Yuzhnogo berega Kryma i ikh okhrana: sb. nauch. tr. Gosud. Nikitskogo botanicheskogo sada* [Natural ecosystems of Crimean southern coast and their protection: proceedings]. Yalta, 1984, vol. 94, pp. 46–55.
10. Grigorov A. N. *Mozhzhel'nik vysokiy (Juniperus excelsa Bieb.) v Krymu: bioekologicheskie osobennosti, vozobnovlenie i okhrana: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Grecian juniper (*Juniperus excelsa* Bieb.) in Crimea: bioecological features, restoration and protection: abstract of the thesis of Candidate of biological sciences]. Kiev, 1983, 22 p.
11. Korchagin A. A. *Polevaya geobotanika* [Field geobotany]. 1976, vol. 5, 320 p.
12. Didukh Ya. P., Shelyag-Sosonko Yu. R. *Karadagskiy gosudarstvennyy zapovednik. Rastitel'nyy mir* [Karaganda state nature reserve. Flora]. Kiev: Nauk. dumka, 1982, 152 p.
13. Lebedinskiy V. I. *Po vulkanicheskim mestam Kryma* [Around the volcanic places of Crimea]. Simferopol: Krymizdat, 1961, 59 p.
14. Shelyag-Sosonko Yu. R., Parfenov V. I., Chopik V. I. *Okhrana vazhneyshikh botanicheskikh ob"ektov Ukrainy, Belorussii i Moldavii* [Protection of the most important botanical objects of Ukraine, Belarus and Moldova]. Kiev: Nauk. dumka, 1980, 392 p.

15. *Metodicheskie rekomendatsii po klassifikatsii i sovershenstvovaniyu prirodnikh zapovednykh territoriy i ob"ektov Kryma* [Methodological recommendations on classifying and improving nature reserves areas and objects of Crimea]. Ed. by I. V. Golubeva. Yalta, 1983, 83 p.
16. Shelyag-Sosonko Yu. R., Didukh Ya. P., Molchanov E. F. *Gosudarstvennyy zapovednik «Mys Mart'yan»* [State nature reserve "Mys Martyan"]. Kiev: Nauk. dumka, 1985, 260 p.
17. Larina T. G. *Trudy Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Proceedings of State Nikita Botanical Garden]. 1976, vol. 70, pp. 45–82.
18. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby)* [Red Book of the Russian Federation (plants and mushrooms)]. Compiled by: R. V. Kamelin, T. I. Varlygina, K. V. Kiseleva, E. V. Klyuykov, V. S. Novikov, V. N. Pavlov, M. G. Pimenov, I. O. Filatova, P. Yu. Zhmylev. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008, 855 p.
19. Povarnitsyn V. A. *Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR. Ser.: Geobotanika* [Proceedings of Botanical Institute of AS USSR]. 1940, vol. 4 (4), pp. 633–709.
20. Kolesnikov A. I., Borovikov V. M. *Les Chernomorskogo poberezh'ya Kavkaza: trudy SochNILOS* [Forests of the Black Sea coast of Crimea: proceedings]. Moscow, 1959, iss. 1, pp. 5–67.
21. *Svodnyy spisok osobo okhranyaemykh prirodnikh territoriy Rossiyskoy Federatsii* [List of specially protected natural areas of the Russian Federation]. Compiled: D. M. Ochagov, N. A. Potapova, L. S. Isaeva-Petrova [et al.]. Moscow: VNITSlesresurs, 2001, 452 p.
22. Milios E., Pipinis E., Petrou P., Akritidou S., Smiris P., Aslanidou M. *Ecol. Res.* 2007, no. 5 (22), pp. 713–723.
23. Beskaravaynyy M. M. *Lesovedenie* [Forest science]. 1993, no. 1, pp. 67–74.
24. Garshina T. D. *Trudy SochNILOS* [Proceedings of SochNILOS]. Moscow, 1968, iss. 5, pp. 123–135.
25. Shishov K. M., Kuteev F. S. *Trudy Sochinskoy nauchno-issledovatel'skoy opytной stantsii subtropicheskogo lesnogo i lesoparkovogo khozyaystva* [Proceedings of Sochi research experimental station of subtropical forest and aesthetic forestry]. Moscow, 1968, iss. 5, pp. 115–122.
26. Zlobin Yu. A. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1980, vol. 65 (3), pp. 311–322.
27. Zlobin Yu. A. *Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsiy rasteniy* [Principles and methods of studying cenotic populations of plants]. Kazan: Kzan. Gos. un-t, 1989, 146 p.
28. Zhukova L. A. *Ekologiya* [Ecology]. 2001, no. 3, pp. 169–176.
29. Zhukova L. A., Komarov A. S., Vedernikova O. P., Klyuchnikova N. M., Palenova M. M., Alatyrtseva O. A., Zubkova E. V. *Ekologiya populyatsiy* [Ecology of populations]. Moscow, 1988, part 1, pp. 21–24.
30. Zhukova L. A., Glotov N. V. *Ontogenez* [Ontogenesis]. 2001, vol. 32 (6), pp. 455–461.
31. Oldeman R. A. A. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Paris: Mém. ORSTOM 73, 1974, 204 p.