

УДК 581.412:634.721(571.14)

М.П. Тищенко

M. Tischenco

ОНТОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ СМОРОДИНЫ ТЕМНО-ПУРПУРОВОЙ НА САЛАИРЕ

ONTOGENESIS AND LIFE FORMS OF *RIBES ATROPURPUREUM* C.A. Mey. AT THE SALAIR RIDGE

Изучение онтогенеза – необходимое звено эколого-популяционного исследования. Оно дает возможность выявить способы адаптации и механизмы устойчивости, проявляющиеся на разных этапах развития и обеспечивающие существование и положение видов в ценозе. До настоящего времени кустарники остаются одной из наименее изученных в этом отношении жизненной формой. Опубликован ряд работ (Истомина, Богомолова, 1991; Истомина, 1994), касающихся поливариантности онтогенеза кустарников европейских широколиственных лесов. Виды сибирских лесов исследованы недостаточно.

Лесная растительность Салаирского кряжа представлена преимущественно реликтовой формацией черневых пихтово-осиновых лесов, почти сплошь покрывающих плоские водоразделы. Для понимания принципов организации и функционирования этих лесов важно исследование всех их структурных компонентов, в том числе подлеска. Подлесок в черневых лесах не образует сомкнутого яруса и представлен разбросанными по всей площади сообщества крупными кустарниками, в частности, караганой древовидной и рябиной сибирской, онтогенез которых описан нами ранее (Лашинский, Ревякина, 1986; Тищенко, 1997), и куртинами более мелких кустарников, преимущественно смородины темно-пурпуровой.

Смородина темно-пурпуровая (*Ribes atropurpureum* C.A. Mey.) – кустарник из сем. *Grossulariaceae* до 2.2–2.4 м высотой. Растет на опушках пихтовых и кедровых лесов, в черневой тайге, на каменистых субальпийских лугах, берегах горных рек и озер. Ареал охватывает Алтайско-Саянскую горную область и горы Прибайкалья (Коропачинский, 1983). Обитает в районах с повышенной влажностью, в сухих континентальных районах отсутствует (Куриленко, 1997). На Салаирском кряже смородина темно-пурпуровая обычна в подлеске черневых лесов. Она часто доминирует в кустарниковом ярусе, а на полянах и вырубках образует сомкнутые заросли.

Материал для описания онтогенеза смородины собран в крупнотравном осиново-пихтовом лесу, расположенном на пологом склоне северной экспозиции в осевой части Салаирского кряжа (Тогучинский р-он Новосибирской области). Черневые леса характеризуются мозаичной структурой (Лашинский, Махатков, Лашинский мл., 1991). Элементы мозаики включают разные по составу и возрасту эдификаторов участки древостоя, а также поляны, являющиеся неотъемлемым элементом черни. Наши исследования проводились на трех участках: в распадающемся пихтовом лесу с единичными осинами, выраженным кустарниковым ярусом с преобладанием *Ribes atropurpureum* и крупнотравным травостоем; на крупнотравно-вейниковой поляне и в молодом сомкнутом пихтовом лесу с борцово-мелкотравным травостоем.

При выделении возрастных состояний использовали периодизацию онтогенеза Т.А. Работнова (1950), дополненную и уточненную для древесных видов (Заугольнова, 1968; Ценопопуляции растений, 1976; Чистякова, 1979). Жизненные формы выделены и описаны по методике И.Г. Серебрякова (1964). Для каждой особи измеряли высоту, диаметр, количество и диаметры скелетных осей на уровне почвы. Абсолютный возраст подростка определяли в полевых условиях по границам годовичных приростов, взрослых скелетных осей – на модельных экземплярах путем подсчета годовичных колец под бинокулярным микроскопом. Для выяснения происхождения (семенного или вегетативного) каждой особи проводилось снятие верхнего слоя почвы и частичная раскопка корневой системы. Возрастное состояние особи определялось по качественным морфологическим признакам: степени сложности побеговой системы, соотношению живых и

мертвых побегов в кусте, интенсивности цветения и плодоношения.

Проведенные исследования показали, что семенному возобновлению смородины, как и других видов кустарников черневых лесов, препятствует мощно развитый ярус крупнотравья (Лашинский, Ревякина, 1986; Тищенко, 1997), поэтому основной способ возобновления смородины – вегетативный. Нами обследована 1391 особь, и только 34 (2.4%) из них имели семенное происхождение. Практически все семенные особи были обнаружены под пологом молодого сомкнутого пихтового леса с неразвитым травяным ярусом.

Смородина характеризуется меньшим полиморфизмом жизненных форм по сравнению с изученными ранее кустарниками – караганой древовидной и рябиной сибирской (Ревякина, 1986; Тищенко, 1997). Тем не менее мозаичность древесного яруса создает неоднородность экологических условий и способствует образованию разных жизненных форм. У смородины встречаются 4 биоморфы: деревце, компактный геоксильный кустарник, эпигеогенно-геоксильный кустарник и факультативный стланник. В одном фитоценозе могут встречаться разные жизненные формы, но следует отметить, что жизненные формы деревца и компактного геоксильного кустарника наиболее характерны для полян, эпигеогенно-геоксильного кустарника – для распадающегося леса, а факультативного стланника – для участков молодого пихтового леса.

Поскольку смородина на Салаире возобновляется преимущественно вегетативным путем, мы будем рассматривать онтогенез особей вегетативного происхождения.

Ювенильное возрастное состояние (*j*) начинается с момента прорастания спящей почки на эпигеогенном ксилоризоме. Особи этой группы представляют собой неветвящиеся растения с моноподиальным типом нарастания и придаточной корневой системой, располагающейся в верхнем слое почвы. Листья 3–5-лопастные, расположены обычно только на последнем годичном приросте, остальные приросты одревесневают и, как правило, почки на них не раскрываются, переходя в разряд спящих. Листья и черешки довольно густо опушены. Высота ювенильных особей 1–87 см, причем наибольшими показателями высоты, годичного прироста, диаметра оси характеризуются растения на поляне (табл. 1), а наименьшими – на участке распадающегося черневого леса (табл. 2). В молодом сомкнутом пихтовом лесу морфометрические показатели смородины промежуточные между двумя первыми участками (табл. 3). Очевидно, на крупнотравной поляне, при отсутствии древесного яруса, складываются наиболее благоприятные эколого-фитоценотические условия для развития вегетативного подроста смородины. На участке молодого сомкнутого пихтового леса достаточно большое затенение, создаваемое верхним ярусом (сомкнутость крон 0.8–0.9) компенсируется низким прективным покрытием травостоя (20–30%), в то время как на участке распадающегося черневого леса освещенность внутри травяного яруса, где развиваются ювенильные особи смородины, самая низкая, так как при средней сомкнутости крон деревьев 0.4–0.5 травостой имеет ОПП 60–90%.

У растений нормальной жизненности продолжительность ювенильного возрастного состояния 1–2 года. У особей, находящихся в условиях сильного затенения и имеющих низкую жизненность, ювенильная фаза онтогенеза растягивается на 9–13 лет. При этом побег частично или полностью полегает, укореняется, и из спящих почек на нем образуются новые побеги, которые тоже, в свою очередь, полегают и укореняются. Образуется жизненная форма факультативного стланника.

Переход в **имматурное** возрастное состояние (*im*) в нормальных эколого-ценотических условиях происходит на второй-третий год жизни особи. Моноподиальный тип нарастания сохраняется, лишь при повреждении верхушечной почки главный побег замещается боковым из верхней пазушной почки. Начинается ветвление главного побега. Боковые побеги развиваются обычно на приросте предыдущего года, иногда трогаются в рост спящие почки на приросте первого года, тогда образуется кустовидная особь. Для имматурных особей характерен II–IV порядок ветвления главного побега. Кроме удлиненных, на одревесневших приростах предыдущих лет образуются укороченные вегетативные побеги. Листья 5-лопастные,

взрослого типа. Они менее густо опушены по сравнению с листьями ювенильных растений, особенно черешки. Высота особей (9) 30–100 см. Годичный прирост главной оси в высоту, как правило, уменьшается по сравнению с ювенильными особями или остается на том же уровне (табл. 1–3).

Сравнение морфометрических показателей имматурных особей на трех участках фитоценоза показывает, что наибольшей высотой и диаметром оси характеризуются растения на поляне. У них наиболее сложная побеговая система (ветвление идет до IV порядка). Кушение начинается редко, как правило, растения одноосные, компактные, с небольшим диаметром кроны (табл. 1). На участке старого распадающегося черногого леса высота особи, годичный прирост и диаметр главной оси наименьшие (табл. 2). В молодом пихтовом лесу больше кустовидных особей, соответственно увеличивается средний диаметр кроны (табл. 3).

Имматурное возрастное состояние обычно длится 2–3 года, но у стланиковой формы роста смородины встречаются 10–14-летние имматурные особи, которые затем отмирают, не переходя в следующие возрастные состояния.

Виргинильное возрастное состояние (v) у растений нормальной жизненности начинается с 4–5 лет и длится 2–3 года. Растения низкой жизненности, как правило, не переходят в виргинильное возрастное состояние, переживая неблагоприятные эколого-ценотические условия в ювенильном и имматурном возрастных состояниях. Однако изредка встречаются 12–15-летние виргинильные особи. Побеговая система виргинильных растений полностью сформирована, отсутствуют лишь генеративные побеги. Ветвление идет до IV–V порядка. В большинстве случаев в виргинильном возрастном состоянии начинается кушение. Особь имеет жизненную форму компактного геоксильного кустарника с 2–6 скелетными осями, образующимися из спящих почек в подземной части материнской оси. Полегания скелетных осей и образования эпигеогенных ксилоризомов в этом возрастном состоянии, как правило, не происходит. Лишь небольшая часть виргинильных особей остаются одноосными, то есть имеют жизненную форму деревца с полностью сформированной кроной. Темпы годового прироста побегов у виргинильных особей увеличиваются по сравнению с имматурными (табл. 1–3). Высота растений – от 0.3 до 1.7 м. Корневая система поверхностная, образована горизонтально расположенными придаточными скелетными корнями.

Сравнивая виргинильные особи, произрастающие в разных эколого-ценотических условиях, следует отметить, что на поляне они характеризуются наибольшей высотой, годичным приростом и диаметром осей (табл. 1). В молодом пихтовом лесу все эти показатели наименьшие, но число осей в кусте самое большое (табл. 2), то есть процесс кушения интенсивнее всего идет в сомкнутом пихтовом лесу, а больше всего одноосных особей на поляне. О том, что на поляне складываются наиболее благоприятные условия для смородины, свидетельствуют и темпы прохождения возрастных состояний. Прегенеративный период у особей, произрастающих на поляне, длится в среднем 6–7 лет, в то время как под пологом леса встречаются 14–15-летние виргинильные особи.

Вступление в **молодое генеративное** возрастное состояние (g1), то есть начало цветения, отмечается у смородины в 7–8 лет. Продолжительность этой фазы онтогенеза 1–2 года. Молодые генеративные растения по структуре побеговой системы сходны с виргинильными. Ветвление у них так же идет до IV–V порядка. Годичный прирост побегов остается таким же высоким, как у виргинильных особей, а на участке старого распадающегося леса он даже увеличивается, поскольку все генеративные особи приурочены к окнам древесного полога, появление которых вызывает усиленный рост вегетативных побегов и образование генеративных. Все морфометрические показатели (высота, диаметр кроны, число и диаметр скелетных осей) у молодых генеративных особей возрастают. Признаки отмирания и усыхания в кроне отсутствуют. Цветение и плодоношение необильные – до 10 генеративных побегов на особь. Плодовые почки, из которых образуются короткие веточки-плодушки с одной цветочной кистью, расположены в верхней части кроны на 2-летних приростах. Более старые части побегов не

Таблица 1

Изменение морфометрических показателей смородины темно-пурпуровой
в ходе онтогенеза на поляне

Возрастное состояние	Происхождение	Возраст осей, годы	Высота, м	Диаметр кроны, м	Прирост оси, см/год	Число живых осей, шт	Диаметр оси, см	Порядок ветвления	Число генеративных побегов, шт/особь
j	вегетативное	1-9	0,38±0,03	—	6,47±0,59	1	0,28±0,02	I	—
im	вегетативное	2-14	0,48±0,03	0,16±0,02	5,72±0,74	1,10±0,06	0,34±0,02	II-IV	—
v	вегетативное	4-9	1,14±0,03	0,60±0,04	12,96±0,60	1,69±0,09	0,69±0,02	IV-V	—
v	семенное	8-9	1,50*	0,55*	4,80±0,78	2,00*	0,95±0,18	IV	—
g1	вегетативное	8-9	1,48±0,06	1,08±0,23	12,98±1,65	2,57±0,60	0,93±0,08	IV-V	1,17±0,15
g2	вегетативное	8-15	1,69±0,04	1,66±0,12	11,07±0,80	2,63±0,32	1,62±0,07	IV-VII	51,71±9,59
g3	вегетативное	13-19	1,47±0,11	1,43±0,23	8,43±2,95	1,33±0,27	1,58±0,23	IV-VI	1,67±0,27
ss	вегетативное	9-16	1,12±0,08	0,95±0,15	5,62±1,30	1,00±0,27	0,95±0,09	III-V	—
s	вегетативное	1-3	0,45±0,11	0,12±0,06	—	1,50±0,35	0,50±0,32	I-II	—

Таблица 2

Изменение морфометрических показателей смородины темно-пурпуровой
в ходе онтогенеза в распадающемся черневом лесу

Возрастное состояние	Происхождение	Возраст осей, годы	Высота, м	Диаметр кроны, м	Прирост оси, см/год	Число живых осей, шт	Диаметр оси, см	Порядок ветвления	Число генеративных побегов, шт/особь
j	вегетативное	1-13	0,20±0,02	—	5,35±0,82	1	0,22±0,02	I	—
im	вегетативное	2-14	0,40±0,04	0,20±0,02	4,22±0,45	1,20±0,08	0,32±0,02	II-III	—
im	семенное	6-7	0,47±0,22	0,20±0,07	7,50±4,24	1	0,30±0,07	II	—
v	вегетативное	4-15	0,96±0,03	0,61±0,03	10,35±0,57	1,90±0,10	0,61±0,02	IV-V	—
v	семенное	13	0,70*	0,75*	8,83±1,83	2*	0,6*	IV	—
g1	вегетативное	7-13	1,40±0,05	1,26±0,10	15,59±1,45	2,41±0,46	0,99±0,07	IV-V	1,67±0,30
g2	вегетативное	9-18	1,44±0,05	1,65±0,23	13,15±1,37	3,07±0,46	1,20±0,08	IV-VII	10,93±2,21
g3	вегетативное	8-19	1,30±0,09	0,92±0,12	9,78±2,20	1,75±0,22	1,04±0,11	IV-V	1,00*
ss	вегетативное	6-13	1,30±0,14	1,05±0,04	1,75±0,30	1,50±0,35	1,17±0,14	IV-V	—

Таблица 3

Изменение морфометрических показателей смородины темно-пурпуровой
в ходе онтогенеза в молодом сомкнутом пихтовом лесу

Возрастное состояние	Происхождение	Возраст осей, годы	Высота, м	Диаметр кроны, м	Прирост оси, см/год	Число живых осей, шт	Диаметр оси, см	Порядок ветвления
j	вегетативное	1-11	0,28±0,03	—	5,54±0,68	1	0,25±0,02	I
j	семенное	3-7	0,17±0,03	—	4,25±1,45	1	0,21±0,03	I
im	вегетативное	2-14	0,42±0,03	0,22±0,02	5,71±0,65	1,32±0,12	0,33±0,02	II-III
im	семенное	5-9	0,44±0,06	0,27±0,02	6,60±1,12	1,22±0,14	0,35±0,03	II-III
v	вегетативное	4-14	0,75±0,02	0,50±0,02	8,40±0,48	2,26±0,13	0,47±0,01	IV-V
v	семенное	7-15	0,76±0,06	0,60±0,09	9,02±0,96	2,47±0,24	0,47±0,04	IV-V

имеют плодущек. В пазухах листьев однолетних побегов цветочные кисти также не образуются.

Различия по морфометрическим показателям между особями, произрастающими в разных участках фитоценоза, отмечавшиеся для подроста, к молодому генеративному состоянию сглаживаются (см. табл. 1, 2). Это объясняется тем, что в лесных фитоценозах в генеративный период переходят только особи, оказавшиеся в окнах древесного полога, то есть в близких с полевой эколого-ценотических условиях. При отсутствии прорывов в древесном пологе смородина, как и другие кустарниковые виды (Тищенко, 1997), не переходит в генеративный период. Поэтому на участке молодого сомкнутого леса генеративные особи отсутствуют.

Что касается жизненной формы молодых генеративных особей, чаще всего она остается той же, что и в виргинильном возрастном состоянии: компактного геоксильного кустарника или деревца. Однако отдельные скелетные оси могут полежать и укореняться. В этом случае образуется жизненная форма рыхлого эпигеогенно-геоксильного кустарника. Чаще всего это происходит на участке распадающегося черневого леса.

Средневозрастное генеративное состояние (g2) начинается у смородины темно-пурпуровой в 8–9 лет. Особи в этом возрастном состоянии характеризуются максимальным развитием вегетативной и генеративной сфер. Ветвление побегов идет до VII порядка. Высота кустов от 1.1 до 2.4 м, диаметр стволиков до 2–2.5 (4) см. Цветение и плодоношение обильные, особенно на полянах. Число цветочных кистей колеблется от 10 до 270–275 шт. на особь. Кроме одиночных веточек-плодущек, расположенных на двулетних приростах, образуются группы цветочных кистей на границах однолетних и двулетних участков побегов. Высокие темпы годового прироста побегов сохраняются (см. табл. 1, 2). Количество скелетных осей в кусте от 1 до 20–25. Начинается усыхание и отмирание побегов ветвления в кроне и целых скелетных осей. Материнская ось у смородины живет 16–19 лет. В течение жизни из спящих почек в ее основании образуются побеги формирования, которые дают скелетные оси II порядка. После отмирания материнской оси онтогенез особи продолжается за счет дочерних осей II, III и т.д. порядков. Побеги формирования отличаются наиболее интенсивным ростом в первый и второй год, затем прирост в высоту замедляется, начинается ветвление и образование генеративных побегов. Повторяется цикл развития материнской оси. Корневая система поверхностная, достигающая 2–2.5 м в диаметре.

Для средневозрастных генеративных особей в распадающемся пихтовом лесу типична жизненная форма эпигеогенно-геоксильного кустарника, на поляне преобладает биоморфа компактного геоксильного кустарника, 30% особей на поляне и 14% на участке распадающегося леса остаются одноосными и сохраняют жизненную форму деревца. При образовании жизненной формы эпигеогенно-геоксильного кустарника куст становится рыхлым – часть осей или их основания полегают, из спящих почек на них образуются ортотропные побеги, у которых формируется собственная придаточная корневая система. Если эти побеги находятся в пределах фитогенного поля особи, они рассматриваются как часть особи, если же они находятся на значительном удалении от материнского куста, за пределами фитогенного поля, то рассматриваются как отдельные ювенильные особи вегетативного происхождения. Средневозрастное генеративное состояние наиболее длительное в онтогенезе смородины. Продолжительность его, также как и абсолютный возраст куста, установить трудно, поскольку в онтогенезе происходит смена нескольких поколений скелетных осей. Ориентировочно средневозрастное генеративное состояние, исходя из наших данных, длится 15–20 лет.

Сравнение особей, произрастающих в разных эколого-фитоценотических условиях, показывает, что особи, произрастающие на поляне, более мощные – у них больше высота и диаметр осей (см. табл. 1, 2). Онтогенетическое развитие на поляне идет быстрее, поэтому абсолютный возраст осей там меньше. Доля одноосных особей на поляне больше, за счет этого снижается такой показатель как среднее число скелетных осей в кусте, в то же время количество мертвых осей в кусте больше по сравнению с лесом, то есть скелетные оси быстрее стареют и отмирают. Цветение и плодоношение на поляне гораздо более обильные, чем в лесу, хотя в последнем

сообществе плодоносят только особи, развивающиеся в окнах древесного полога.

Переход в **старое генеративное** возрастное состояние (**g3**) происходит примерно в 25–30 лет (у одноосных растений – в 15–18 лет). В этом возрастном состоянии отмечается выраженное преобладание процессов отмирания над процессами новообразования: идет массовое отмирание побегов ветвления и целиком скелетных осей. Порядок ветвления побегов снижается до IV–VI. Их годичный прирост также меньше, чем у средневозрастных генеративных растений (см. табл. 1, 2). Высота особей 1–1.6 м, в кусте 1–3 живых скелетных оси диаметром до 2 см. Новые побеги формирования уже не образуются. Спящие почки у основания скелетных осей дают начало лишь слабым недолгоживущим побегам дополнения. Генеративная функция ослаблена – число генеративных побегов на особь не превышает 10, расположены они, как и у молодых генеративных растений, одиночно на двулетних приростах. Форма корневой системы сохраняется, хотя возможно отмирание отдельных скелетных корней. У особей, имеющих жизненную форму эпигеогенно-геоксильного кустарника, возможно начало процессов партикуляции. Дочерние образования при этом могут находиться в различных возрастных состояниях – от ювенильного до сенильного. Продолжительность старого генеративного возрастного состояния небольшая – 3–5 лет. Старые генеративные особи, произрастающие на поляне, также как и средневозрастные генеративные, более мощные, более обильно цветущие, среди них чаще встречаются одноосные экземпляры, чем на участке распадающегося леса (см. табл. 1, 2).

Особи в **субсенильном** возрастном состоянии (**ss**) встречаются редко. Они представляют собой неплодоносящие деревца с полусохшей кроной или кусты, у которых большинство скелетных осей отмерли, а у живых отсутствуют генеративные побеги и в массе усыхают побеги ветвления. У основания живых осей имеются немногочисленные побеги дополнения. Порядок ветвления скелетных осей III–V, годичный прирост небольшой (см. табл. 1, 2). Высота особей 0.5–1.5 м, диаметр стволиков до 1.5–1.8 см. В корневой системе отмирают крупные скелетные корни. У эпигеогенно-геоксильных особей куст распадается на партикулы, причем омоложения при этом не происходит, поскольку ксилоризомы старые, разрушающиеся и окоренение их идет слабо, а спящие почки либо уже утратили жизнеспособность, либо дают небольшие слабые побеги, чаще всего не укореняющиеся. Продолжительность существования растений в субсенильном возрастном состоянии невелика.

Интересно, что наиболее высокие и мощные субсенильные особи растут не на поляне, как отмечалось для других возрастных состояний, а на участке распадающегося леса. Это можно объяснить тем, что в лесу, в условиях более низкой освещенности, особи раньше переходят в постгенеративный период, когда степень развития вегетативной сферы у них соответствует старому генеративному состоянию. В лучших эколого-ценотических условиях эти особи могли бы еще какое-то время цвести и плодоносить. На поляне же переход в субсенильное возрастное состояние совершается тогда, когда внутренний резерв особи полностью исчерпан, и ее побеговая система несет явно выраженные признаки старения.

Особи в **сенильном** (**s**) возрастном состоянии также встречаются редко в сообществах. Это растения с полностью засохшими кронами и немногочисленными побегами дополнения у оснований скелетных осей. Живые вегетативные побеги имеют I–II порядок ветвления, высота их 0.3–0.6 м, диаметр 0.2–0.8 см. Разрушается не только побеговая, но и корневая система. У эпигеогенно-корневищных растений продолжается старческая партикуляция без омоложения дочерних особей. Продолжительность сенильной фазы онтогенеза не более 2–3 лет.

Онтогенез семенных особей идет аналогично онтогенезу особей вегетативного происхождения. Отличительные признаки возрастных состояний у соответствующих групп семенных и вегетативных растений совпадают. Разница заключается лишь в наличии главного корня у семенных особей в начале онтогенеза. В имматурном-виргинильном возрастных состояниях главный корень начинает отмирать, и концу прегенеративного периода корневая система становится поверхностной с преобладанием горизонтальных придаточных скелетных корней.

По темпам развития семенные растения на начальном этапе онтогенеза (в ювенильном возрастном состоянии) отстают от вегетативных, но на имматурной стадии развития начинают опережать их по морфометрическим показателям, а в виргинильном возрастном состоянии эти две группы выравниваются по всем параметрам (см. табл. 2, 3).

Таким образом, смородина темно-пурпуровая возобновляется в черневых лесах Салаира преимущественно вегетативным путем посредством эпигеогенных ксилоризомов. Особи семенного происхождения встречаются лишь на участках сомкнутого пихтового леса с неразвитым травяным ярусом.

В благоприятных эколого-ценотических условиях смородина проходит полный онтогенез, включающий 8 возрастных состояний. В условиях сильного затенения онтогенез становится незавершенным и включает лишь 2 возрастных состояния (ювенильное и имматурное), растянутых во времени. Задержку развития на ювенильной и имматурной стадиях следует рассматривать как адаптацию к условиям угнетения. При смене фитоценотической обстановки угнетенные особи способны продолжать онтогенез и переходить в генеративный период.

Смородина на Салаире образует 4 жизненных формы: деревце, компактный геоксильный кустарник, эпигеогенно-геоксильный кустарник и факультативный стланик. Формирование той или иной биоморфы в онтогенезе определяется эколого-ценотическими условиями.

Наиболее благоприятные эколого-ценотические условия для смородины складываются на полянах в черневых лесах. В этих местообитаниях отмечается максимальное развитие вегетативной и генеративной сфер особей, полное прохождение всех фаз онтогенеза и более быстрые темпы развития по сравнению с лесными сообществами.

Данная работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 98-04-49637).

ЛИТЕРАТУРА

- Заугольнова Л.Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. – М., 1968. – С. 81–102.
- Истомина И.И. Эколого-демографическая характеристика синузии кустарников // Восточно-европейские широколиственные леса. – М., 1994. – С. 144–170.
- Истомина И.И., Богомолова Н.Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. Отд. биолог., 1991. – Т. 96. – Вып. 4. – С. 68–78.
- Коропачинский И.Ю. Древесные растения Сибири. – Новосибирск, 1983. – С. 192.
- Куриленко Т.Н. *Ribes atropurpureum* в Горном Алтае, перспективы ее интродукции // Экология Южной Сибири – 2000 год. Материалы Южно-Сибирской региональной науч. конф. студ. и мол. ученых 27–28 ноября 1997 г. в г. Абакане. – Абакан, 1997. – С. 13.
- Лацинский Н.Н., Махатков И.Д., Лацинский Н.Н.мл. Влияние травостоя на возобновление древесных пород в черневых лесах Салаира // Лесоведение, 1991. – №1. – С. 66–69.
- Лацинский Н.Н., Ревякина М.П. Онтогенез караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.) на Салаире // Бюл. МОИП. Отд. биолог., 1986. – Т. 91. – Вып. 5. – С. 125–136.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. Труды БИН АН СССР. – Сер. III. – Вып. 6. – 1950. – С. 7–204.
- Ревякина М.П. Жизненные формы караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.) на Салаирском кряже // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М., 1986. – С. 76–80.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – Т. 3. – М.-Л., 1964. – С. 164–205.
- Тищенко М.П. Онтогенез и жизненные формы рябины сибирской (*Sorbus sibirica* Hedl.) на Салаире // Флора и растительность Алтая. Труды Южно-Сибирского бот. сада. – Барнаул, 1997. – Т. 3. – Вып. 2. – С. 68–76.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М., 1976. – 217 с.

Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979. – Т. 84. – Вып. 1. – С. 85–98.

SUMMARY

The age states of *Ribes atropurpureum* of vegetative origin were studied. Different life forms of this species and their formation in ontogenesis were described. Glades in high-herbaceous forests were considered to be the optimal habitats for *Ribes atropurpureum*.