

УДК 582.475.4:58.05

DOI: 10.37482/0536-1036-2021-2-56-69

МЕТЕОРОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ СЕМЕНОШЕНИЯ КЕДРА СИБИРСКОГО (*Pinus sibirica* DU TOUR)

С.Н. Горошкевич, д-р биол. наук, доц.; ResearcherID: [I-5084-2018](https://orcid.org/0000-0003-0805-8656).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0805-8656>

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, просп. Академический, д. 10/3, г. Томск, Россия, 634055; e-mail: pearliver@yandex.ru

Аннотация. Изучена динамика половой репродукции кедра сибирского на юге равнинной части его ареала в Томской области. Объект исследования – Нижне-Сеченовский кедровник в Томь-Обском междуречье. Постоянная пробная площадь заложена в 160–180-летнем насаждении. Учет урожая и взятие образцов шишек проводили на протяжении 13 лет в конце лета по мере их созревания. Шишки стряхивали с дерева, их число подсчитывали на земле, затем проводили их полный морфологический анализ. Развитые семена анализировали методом рентгенографии. Для определения массы взвешивали только безупречно полные семена, отобранные по рентгенограмме. Информацию о погодных условиях использовали по данным станции «Томск» Росгидромета. Главным фактором заложения шишек является сумма осадков за 2 года до начала этого процесса: с ростом суммы осадков заложение увеличивается. Однако итоговая семенная продуктивность в значительно большей мере зависит не от числа заложившихся шишек, а от успеха их дальнейшего развития. Судьбу каждой генерации определяет главным образом наличие поздних весенних заморозков в год опыления шишек. При этом решающее значение имеют только достаточно сильные заморозки с температурой ниже $-3,5$ °С. Степень негативного воздействия холода на репродуктивные структуры зависит от этапа развития шишек, т. е. от суммы эффективных (выше $+5$ °С) среднесуточных температур. Заморозок при накоплении суммы тепла больше 150 °С уничтожает шишки полностью, при $100...150$ °С – существенно снижает число фертильных чешуй и исходное число семян, при $50...100$ °С – увеличивает число аномалий в развитии семян и достоверно сокращает число полноценных семян в зрелых шишках. Существенное влияние на развитие семян оказывает также погода в начале осени за год до созревания шишек. Доля недоразвитых и пустых семян значительно повышается с увеличением средней температуры сентября. Единственный важный признак, который формируется в год созревания шишек, – это масса полных семян: он возрастает с увеличением количества осадков в период с апреля по июнь текущего года.

Для цитирования: Горошкевич С.Н. Метеорологическая обусловленность семеношения кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) // Изв. вузов. Лесн. журн. 2021. № 2. С. 56–69. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-2-56-69

Финансирование: Работа выполнена при поддержке РФФ, проект № 18-16-00058.

Ключевые слова: кедр сибирский, динамика семеношения, погодные условия, сумма осадков, весенние заморозки.

Введение

Исследование связи роста и семеношения с погодными условиями в годичной динамике всегда привлекало внимание ученых. Основная часть публикаций посвящена анализу радиального роста ствола. Дендроклиматологические работы, за редким исключением, лишь конкретизируют и детализируют

известную закономерность: на ширину годичного кольца влияет тот климатический фактор (обычно это или тепло, или влага), который является лимитирующим в данном конкретном месте и в данное конкретное время [37, 39].

Исследованию влияния погоды на половую репродукцию лесных видов деревьев также посвящены многие публикации. Однако в них нет той ясности, которая есть в работах, освящающих вопрос о влиянии погодных условий на рост, много противоречивых и даже взаимоисключающих выводов, мало обобщений [14, 17, 19, 33, 36, 40]. Уровень погодичной изменчивости семеношения многократно выше, чем уровень изменчивости роста в тех же условиях в тот же период времени, что не может не быть следствием разной чувствительности этих двух сложных процессов к одному комплексу факторов [5].

Характеристики роста, как правило, подвержены влиянию метеорологических факторов, действующих в большие периоды времени: многие месяцы и даже годы [39]. Роль точечных скоротечных факторов невелика [37]. Долговременные тенденции в изменении погодных условий, разумеется, важны и для семеношения [16, 18, 30, 34, 36]. Однако даже при благоприятных условиях сильнейшее влияние могут оказывать факторы, которые воздействуют в течение нескольких дней и даже всего нескольких часов. Так, у представителей рода *Pinus* один поздний весенний заморозок может полностью или почти полностью погубить целую генерацию шишек [3, 8, 9, 22, 24].

Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) занимает особое место среди бо-реальных видов лесных древесных растений главным образом из-за своей «орехоплодности». Его крупные и питательные семена являются не только средством возобновления вида, но и кормом для многих таежных животных, а для человека – объектом промысла и ценным продуктом питания. Поэтому анализу динамики семеношения кедра сибирского в связи с изменением погодных условий посвящено много исследований [3, 4, 8, 9–12]. Однако там рассматриваются лишь отдельные репродуктивные признаки, и при этом все они относятся к периоду относительно стабильного климата, до 1990 г. В нашем ряду наблюдений представлен весь комплекс репродуктивных признаков, который приходится на начальную, самую активную фазу современных климатических изменений. По этому материалу уже опубликованы две статьи: о погодичной изменчивости [6] и о погодичной динамике [5] семеношения.

Цель настоящей статьи – на примере 13-летнего ряда стационарных наблюдений проанализировать влияние погодных условий на весь процесс развития репродуктивных структур кедра сибирского от заложения шишек до созревания семян, а также на итоговые показатели семенной продуктивности.

Объекты и методы исследования

Объект исследования – Нижне-Сеченовский кедровник в Томь-Обском междуречье на юго-востоке Томской области, крайний юг равнинной части ареала кедра сибирского. Постоянная пробная площадь, заложенная в 1990 г., описана в предыдущих работах [5, 6].

Учет урожая и сбор шишек для анализа проводили ежегодно в течение 13 лет. В разные годы число деревьев варьировало от 30 до 90 и составляло в среднем 45–55. По высоте и диаметру ствола они были отобраны пропорционально участию размерных категорий в составе насаждения. Учет урожая осуществляли

сразу же после созревания шишек, когда они легко отделяются от ветвей. Сборщики забирались на каждое дерево и стряхивали шишки длинным и тонким деревянным шестом, который в Сибири называют «шатиной», потому что им не бьют по ветвям, а лишь шатают их, не повреждая. Число полученных с каждого дерева шишек подсчитывали на земле. Методика взятия образцов и их анализа описана нами ранее [5].

Для получения информации о погодных условиях использовали данные станции «Томск» Росгидромета. Исследование зависимости годичной динамики семеношения от погодных условий проводили методом корреляционного анализа. Рассчитывали следующие метеорологические элементы:

- месячные суммы осадков в вегетационный период (апрель–сентябрь);
- общие суммы осадков за этот же период, за 1, 1,5 и 2 года;
- сумму эффективных (выше 5 °С) температур за вегетационный период (апрель–сентябрь);
- средние месячные температуры за этот же период;
- средние декадные температуры за этот же период.

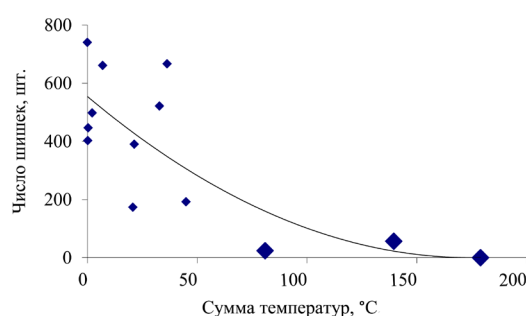
Репродуктивная фенология кедра сибирского на юге Томской области основательно изучена Т.П. Некрасовой [9, 10]. В ее публикациях есть информация о календарных сроках прохождения этапов репродуктивного цикла и их связи с накоплением суммы эффективных температур. Календарные сроки в разные годы могут отличаться на 12–14 дней, но по накоплению суммы эффективных температур срок наступления той или иной фенофазы легко предсказывается с точностью до одного дня. Так, при накоплении суммы эффективных температур 50...100 °С дифференцируются микроспорангии, 100...150 °С – формируется археспорий, 150...200 °С – обособляются микроспороциты и активно дифференцируются кроющие чешуи и т. д. В связи с этим в нашей работе широко использовалась информация о состоянии погодных условий не только в разные календарные периоды, но и на разных этапах репродуктивного цикла, которые в каждом году определялись накоплением определенной суммы эффективных температур. Корреляционные связи между показателями семеношения и метеорологическими элементами анализировались по принципу «каждый с каждым».

Результаты исследования и их обсуждение

Среднее число шишек. За период наблюдений варьировало от 0 до 740 шт./дерево. Большая часть разнообразия этого признака объяснялась суммой температур выше 5 °С, при которой в год опыления данной генерации был последний весенний заморозок от 3,1 до 4,5 °С ($r = -0,73^*$, знак * здесь и далее означает статистическую значимость связи при $P = 0,05$). Зависимость имеет сложную форму (рис. 1). Если подобное случалось при накоплении суммы тепла более 50 °С (1991, 1994, 1997 гг.), то на следующий год продукция шишек была близка к нулю (здесь и далее, на рис. 2, отмечено крупными маркерами). Если такие же заморозки происходили при накоплении меньшей суммы тепла, то они ни на что не влияли.

Рис. 1. Зависимость числа шишек на 1 дерево от суммы среднесуточных температур выше 5 °С на дату последнего весеннего заморозка от –3,0 до –4,5 °С в год опыления шишек

Fig. 1. Correlation between the number of cones per tree and the sum of mean daily temperatures above 5 °С at the date of the last spring frost with temperature from –3.0 to –4.5 °С in the year of cone pollination



Если исключить из дальнейшего анализа три года с числом шишек менее 100 шт./дерево (1992, 1995, 1998), то в оставшиеся 10 лет величина этого признака определялась следующими факторами (рис. 2):

сумма осадков за два года: вегетационный период в год заложения данной генерации шишек + 18 предшествующих месяцев ($r = 0,70^*$). Этот фактор определил низкую (от 100 до 200 шт./дерево) продукцию шишек в 1996 и 2002 гг. (сумма осадков была менее 1050 мм; крупные маркеры на рис. 2);

средняя температура сентября за год до созревания шишек ($Y = -0,81^*$).

Трем самым урожайным (более 670 шт./дерево) годам (1993, 1997, 1999 гг.) предшествовал очень холодный (менее 6,5 °С) сентябрь (крупные маркеры на рис. 2).

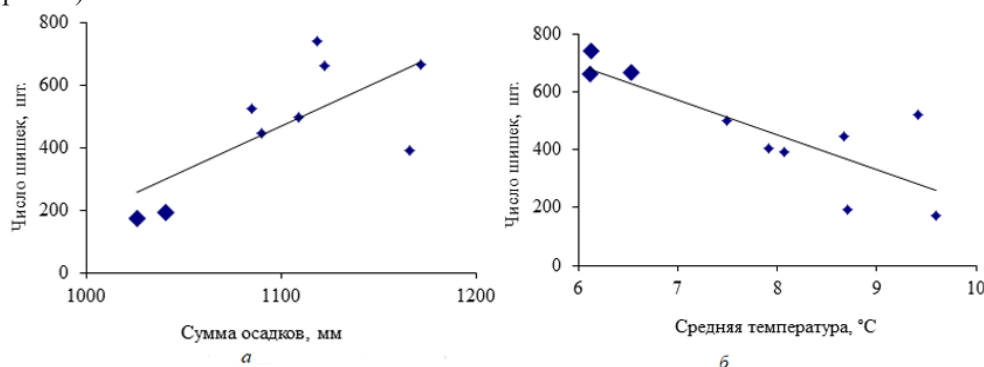


Рис. 2. Связь числа зрелых шишек на 1 дерево в выборке за 10 лет (без 1992, 1995, 1998 гг.) с суммой осадков за 2 года до их заложения (а) и средней температурой сентября за год до созревания шишек (б)

Fig. 2. Effect of the amount of precipitation during 2 years before cone initiation (a) and the average September temperature a year before cone pollination (b) on the number of mature cones per tree in the reduced sample over 10 years (without considering the lean years: 1992, 1995, 1998)

Размер и другие характеристики шишек не зависели от погоды в год их заложения. Погодные условия в год опыления, напротив, оказывали решающее влияние на качество шишек. Общее число чешуй и семяпочек сокращалось при увеличении суммы тепла в период с апреля по сентябрь ($r = -0,83^*$ и $r = -0,64^*$ соответственно). На всех без исключения этапах развития семяпочек их потери возрастали с увеличением суммы эффективных температур за вегетационный период, т. е. уменьшалось число семян на фертильную чешую и повышалась доля мелких и пустых семян, семян с ущербным эндоспермом. Коэффициенты

корреляции не достигали уровня статистической значимости. Однако все эти слабые по отдельности связи явно суммировались и в совокупности дали достоверный результат: чем больше было тепла в год опыления шишек, тем меньше в них было полных семян, когда они созрели ($r = -0,65^*$).

Температура воздуха в июне–августе совершенно не влияла ни на один из значимых признаков. Следовательно, их связь с суммой эффективных температур за вегетационный период осуществлялась исключительно через весеннюю и осеннюю погоду. Действительно, такие показатели, как размер шишек и качество семян, зависели в основном от тех же метеорологических элементов, что и число созревших шишек, т. е. от поздних весенних заморозков и от температуры сентября.

С увеличением суммы температур, при которой был сильный заморозок, убывали число чешуй в шишке ($r = -0,59^*$), доля фертильных чешуй ($r = -0,81^*$) и количество семян (г) ($r = -0,66^*$); гибель же семян на разных этапах их развития, наоборот, возрастала ($r = 0,68-0,93^*$). Число полных семян в зрелой шишке в значительной мере определялось именно этим фактором ($r = 0,74^*$, рис. 3, а). Заморозок при сумме тепла более 150°C полностью уничтожал урожай шишек следующего, 1992 г. Если такой заморозок происходил при сумме тепла более 75°C , но до 150°C , то резко снижалось базовое число семян и наблюдалась их повышенная абортивность на разных стадиях развития (1995 и 1998 гг.). Наконец, мороз при сумме тепла от 25 до 75°C на число чешуй в шишке и базовое число семян совершенно не влиял, но гибель последних заметно увеличивалась (1996, 1999, 2001 гг.).

Слабые заморозки, тем более резкие колебания температур внутри положительных значений, которые часто случались даже при очень высокой (до 300°C) сумме температур, никак не влияли на формирование репродуктивных структур. Такие обычные для мая и июня явления, как аномальная жара, дефицит или профицит осадков, даже если они отмечались конкретно в период опыления, совершенно не влияли ни на один из элементов структуры урожая.

Теплый сентябрь отрицательно влиял на количество и качество семян. Статистически значимая зависимость от средней температуры этого месяца обнаружена у такого важного признака, как число полноценных семян в зрелой шишке ($r = 0,74^*$, рис. 3, б).

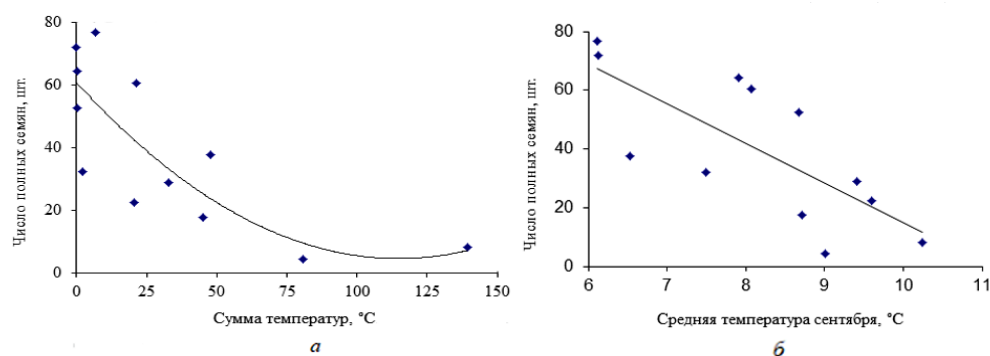


Рис. 3. Связь числа полных семян в зрелой шишке с погодными условиями в предшествующем году: а – сумма температур выше 5°C на дату последнего весеннего заморозка от -3 до $-4,5^\circ\text{C}$; б – температура воздуха в сентябре

Fig. 3. Effect of weather conditions in previous year on the number of full seeds per mature cone: а – the sum of mean daily temperatures above 5°C at the date of the last spring frost with temperature from -3.0 to -4.5°C ; б – air temperature in September

Погодные условия в год созревания шишек не влияли на их размер и структуру. Только масса полного семени зависела от количества осадков с октября прошлого по август текущего года ($r = 0,62^*$). При расчете суммы осадков за 3 месяца (апрель–июнь) эта связь ($r = 0,95^*$) становилась более явной. Выход ядра (в % от массы семени) не зависел от погодных условий.

Семенная продуктивность. Три показателя семенной продуктивности в расчете на 1 дерево (число полноценных семян, масса полноценных семян и масса ядер) функционально связаны с погодичной изменчивостью ($r = 1,0^*$) потому, что все они определялись в основном числом шишек. Признаки, характеризующие семенную продуктивность, складывались под влиянием рассмотренных выше метеорологических факторов.

Таким образом, успех половой репродукции кедра сибирского определяется почти исключительно в год опыления шишек. От погодных условий в год их заложения и созревания почти ничего не зависит. В год опыления для развития шишек благоприятны: позднее начало вегетационного периода, снижающее вероятность сильных заморозков после накопления большой суммы эффективных температур, и ранняя осень без возвратов тепла в сентябре. Приведем еще один факт, наглядно иллюстрирующий данный вывод. В период наших многолетних наблюдений сумма температур выше $5\text{ }^\circ\text{C}$ обычно варьировала от 1400 до 1550 $^\circ\text{C}$. Лишь в 1992 и 1996 гг. она была ниже 1300 $^\circ\text{C}$. Именно после этих лет сформировались идеальные в количественном и качественном отношении генерации шишек (1993 и 1997 гг.).

Цикл развития одной генерации шишек у кедра сибирского продолжается ровно 2 года, но относится к трем вегетационным периодам. Рассмотрим их подробно.

Год заложения шишек. Т.П. Некрасова [9] по результатам своих многолетних исследований семеношения сибирских хвойных видов сделала следующий вывод: заложение шишек в погодичной динамике положительно с тем климатическим фактором, который лимитирует жизнедеятельность вида в данном конкретном регионе. Этот вывод был сделан применительно к погодным условиям в период роста побегов, т. к. именно на данном этапе создается физиологическая база для половой репродукции. Полученные нами результаты согласуются с [9]. Вполне естественно, что для нашего объекта, расположенного на крайнем юге лесной зоны, заложение шишек определялось в основном условиями увлажнения в последние 2 года, а температура воздуха на этот процесс не влияла.

В научной литературе нередко встречается другая точка зрения, согласно которой даже в обделенных влагой экотопах заложение шишек увеличивается в теплое и сухое лето [19, 36, 40], что объясняется ростом содержания углеводов в почках и побегах [32]. Однако критическое снижение суммы осадков, особенно острая почвенная засуха, уменьшает заложение шишек [2].

В некоторых публикациях утверждается, что ключевую роль в заложении шишек играют условия предшествующего года или даже нескольких предшествующих лет. Считается, что именно в это время создаются запасы питательных веществ. Обосновывающие данное положение результаты получены в разных климатических районах для многих лесных древесных растений [14, 26, 36, 40]. Однако еще больше информации о решающей зависимости числа шишек от погоды непосредственно в период заложения шишек

(месяц или даже декаду). Эти факты также относятся к объектам в разнообразных климатических и почвенных условиях [20, 21, 29].

Как бы ни объяснялись имеющиеся противоречия, для нашего объекта, кедр сибирского, это не особенно актуально. Заложение шишек у него очень стабильно из года в год, поэтому не является главным фактором динамики семеношения [9].

Год опыления шишек. У сосны микростробилы к периоду зимнего покоя достигают стадии археспория, а шишки лишь начинают дифференциацию (2-хвойные сосны) или вовсе зимуют в недифференцированном виде (5-хвойные сосны) [31]. Последнее характерно и для кедр сибирского [9]. Весенняя дифференциация репродуктивных структур рассматривается как очень важный этап их развития, на котором они крайне уязвимы [10]. Важность этапа обусловлена тем, что он подготавливает опыление, а уязвимость – резкими колебаниями температуры, происходящими в этот период. Наиболее опасными считаются заморозки во время 2-го деления мейоза и позже [23, 24].

Кедр «цветет» последним из сибирских хвойных, соответственно, и все остальные этапы весеннего развития репродуктивных структур сдвинуты у него на более поздние сроки [10]. Однако заморозки опасны и для этого дерева. Так, в горах Южной Сибири многократно описаны случаи серьезного повреждения и даже уничтожения мужских и женских репродуктивных органов морозом на этапах «бутонизации» и «цветения» [3, 8]. На Западном Саяне отрицательные температуры воздуха во время 2-го деления мейоза прерывали его нормальный ход, от чего снижались количество пыльцы и ее функциональная полноценность, а в конечном счете – число полных семян [12].

Наравнине, в том числе на юге Томской области, как считала Т.П. Некрасова [9], поздние заморозки не становятся важным негативным фактором развития репродуктивных структур в год опыления. По результатам наших исследований, такие заморозки были не просто важным, а главным фактором, определяющим судьбу каждой генерации шишек. При этом речь идет не о поздних слабых, а об относительно ранних сильных (от -3 до $-4,5$ °C) заморозках, происходящих во время первого деления мейоза или даже раньше.

Почему это явление не было обнаружено раньше? Видимо, потому что скрытые в почках микростробилы и шишки считались надежно защищенными. Для этого есть некоторые основания. Уже зимой в покоящемся состоянии цветочные почки на $10...20$ °C чувствительнее к морозу, чем вегетативные [32]. Однако в период цветения мороз губителен далеко не всегда [1]. Значит, главный фактор – устойчивость к морозу самих репродуктивных структур, а не их защита почечными чешуями или ее отсутствие. В годы с длительными ранневесенними оттепелями провоцируются ростовые и формообразовательные процессы. Клетки и ткани теряют устойчивость к низким температурам, а при возобновлении морозов повреждаются ими. Возможности почечных чешуй в части защиты от мороза ограничены. Вероятно, они могут защитить шишки только от слабых (до -3 °C) заморозков. Против отрицательной температуры ниже этого порога они бессильны. Вряд ли эта закономерность окажется универсальной, однако ее целесообразность не вызывает ни малейшего сомнения.

Нерегулярное семеношение – важный адаптивный признак, особенно для видов, чьи семена являются кормом для лесных животных: в неурожайные годы численность потребителей сильно снижается, поэтому в следующий

за ними урожайный год обеспечивается массовое возобновление вида [25, 28, 38]. Виды сильно различаются в отношении того, на каком этапе развития репродуктивных структур формируется эта нерегулярность: при заложении или в ходе дальнейшего развития [32, 33]. Кедр сибирский, несомненно, относится к последнему типу: у него заложение шишек в значительном количестве происходит ежегодно [5]. Это эффективная стратегия: на формирование зачатков шишек расходуется совсем мало ресурсов. Нерегулярность семеношения должна быть обеспечена гибелью этих зачатков, например в 2 года из 3-х или в 3 года из 4-х. Максимально ранняя их гибель способствует максимальной экономии пищевых ресурсов. Начало дифференциации – оптимальное время для уничтожения шишек, их разрушение заморозками – оптимальный механизм. Эта модель, по-видимому, реализуется через оптимизацию генотипического состава популяции естественным отбором: большинство в ней составляют особи, репродуктивные структуры которых в среднем 1 раз за 3-4 года не разрушаются весенними заморозками. Это, скорее всего, происходит потому, что в остальные 2-3 года уязвимые для мороза этапы развития шишек начинаются при такой сумме эффективных температур, когда очень велика вероятность сильных заморозков.

Отрицательная (ниже $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$) температура в период дифференциации репродуктивных структур и мейоза полностью разрушала их только на определенном, относительно позднем этапе их развития: при накоплении такой суммы температур ($150\dots180\text{ }^{\circ}\text{C}$), при которой в микроспорангиях начинается обособление микроспороцитов и активная дифференциация женской шишки [9, 10]. Такая же температура на относительно раннем этапе (формирование археспория и заложение первых кроющих чешуй, сумма тепла $100\dots150\text{ }^{\circ}\text{C}$) полностью уничтожала лишь часть шишек, а у выживших значительно сокращала число фертильных чешуй. Сильный заморозок на самых ранних этапах весеннего развития репродуктивных структур (при сумме температур $50\dots100\text{ }^{\circ}\text{C}$) предопределял повышенный уровень абортности семяпочек в течение текущего и следующего вегетационного периодов. Таким образом, наблюдалось парадоксальное явление: чем позже случался заморозок, тем раньше был виден его эффект. Больше всего поражает такой факт: на развитие семяпочек негативно влияют даже те сильные заморозки, которые происходили за 2-3 недели до заложения. При этом сокращается не только доля недоразвитых семян, но и пустых семян и семян с недоразвитым эндоспермом, а это признаки, которые формируются после оплодотворения! Возможно, главным фактором здесь является количество и качество пыльцы. При сумме эффективных температур $50\dots100\text{ }^{\circ}\text{C}$ в микростробилах кедр сибирского происходит дифференциация микроспорангиев [10]. Скорее всего, сильный заморозок существенно нарушает этот процесс.

Дефицит пыльцы и ее низкое качество значительно снижают продукцию семян [10, 12, 15, 27, 35]. У сосен неопыленные семяпочки рано или поздно прекращают развитие, неопыленные шишки рано или поздно опадают [10, 12]. Однако все это происходит не сразу, а в течение, как минимум, месяца [13]. У кедр сибирского этот процесс часто завершается только к осени, потому что без пыльцы может начаться даже развитие женского гаметофита [12].

В природных условиях чаще наблюдается не полное отсутствие пыльцы, а лишь ее ощутимый дефицит [10]. Если часть семяпочек опылена, то шишка продолжает свое развитие. В этом случае неопыленные семяпочки дегенерируют медленно: в течение нескольких месяцев [13]. В репродуктивной системе процессы и явления тесно взаимосвязаны. Если в какой-то год пыльцы мало,

то она, как правило, низкого качества: плохо и медленно прорастает, образует слабую или аномальную пыльцевую трубку, формируются ущербные спермии [10]. Поэтому заморозки в период дифференциации микроспорангиев и мейоза в микроспороцитах определяют потери семян на разных этапах их развития.

Погода летом и осенью в год опыления ни по нашим данным, ни по данным других исследователей существенно не влияет на развитие шишек у сосен. Осень в год опыления обычно также не рассматривается как важный период. Негативное влияние на развитие шишек повышенной температуры воздуха в первой половине осени установлено лишь в настоящей работе. Как теплый сентябрь мешает нормальному развитию шишек? Здесь уместно провести аналогию с вегетативными почками. Почка возобновления, которая предназначена для весеннего побегообразования, довольно часто начинают растягиваться в конце лета или в начале осени. Обычно они не успевают одревеснеть до мороза, погибают полностью или сильно повреждаются. Так, С.П. Ефремов [7] установил, что у молодых деревьев сосны обыкновенной на юге лесной зоны в одни годы это характерно для 5...7 %, в другие – для 93...95 % побегов. Похожее явление – выход 1-летних шишек из состояния покоя во 2-й половине вегетационного периода – обнаружено у кедра сибирского на Западном Саяне [8]. Если аномальным разрастанием охвачена фертильная зона шишки, то семяпочки в ней никогда не развиваются в нормальные семена. Аномальное разрастание 1-летних шишек встречается нечасто и показывает принцип воздействия аномальных погодных условий на 1-летние шишки, находящиеся в состоянии покоя. Скорее всего, теплый сентябрь провоцирует выход некоторых семян из этого состояния; впоследствии они повреждаются осенними заморозками или зимними морозами.

Таким образом, у кедра сибирского на юге лесной зоны в год опыления отмечается два критических периода в развитии шишек: в начале весны определяется, будет ли в следующем году урожай шишек, в начале осени – будет он средним или высоким.

Год созревания шишек. Считается, что у кедра сибирского 2-летние (созревающие) шишки мало подвержены преждевременному опаданию, во всяком случае, гораздо меньше, чем 1-летние. По нашим наблюдениям, поздние весенние заморозки никак не влияли на перезимовавшие шишки. Видимо, естественный отбор сдвинул важные процессы в них на более поздние сроки, когда сильных заморозков уже не бывает.

Потери семян в год созревания шишек происходят, но существенной величины достигают лишь тогда, когда неблагоприятным для развития данной генерации был предыдущий год. От погодных условий в год созревания зависит лишь один важный признак – масса семени: она повышается с увеличением суммы осадков во время роста семян и в подготовительный период. В научной литературе нам не удалось найти сообщений о подобной закономерности, однако ее наличие представляется нам вполне естественным.

Заключение

Жизнедеятельность дерева состоит из двух одинаково важных «половинок»: вегетативной и генеративной. Хорошее состояние вегетативной сферы

нужно дереву всегда. Поэтому вегетативный рост происходит ежегодно, а его зависимость от погодных условий проста и универсальна. Ежегодная стабильная продукция семян не приносит пользы большинству лесных древесных растений. Напротив, они «заинтересованы» в более или менее выраженной нерегулярности семеношения. Каждый род, нередко вид, а возможно даже и популяция, решают эту проблему по-своему. Сильно различается соотношение внутренних и внешних факторов, вторые в разное время влияют на продукцию семян различными способами и на разных этапах репродуктивного цикла.

У объекта исследования, кедр сибирского на юге лесной зоны в Западной Сибири, главным фактором погодичной динамики семеношения является наличие или отсутствие сильных заморозков в период дифференциации шишек и первого деления мейоза. В «жестком» варианте низкие температуры просто уничтожают репродуктивные структуры, в относительно «мягком» – определяют повышенный уровень разного рода потерь на всем протяжении данного репродуктивного цикла. Это явление для сосен впервые описано в настоящей работе. Ранее опасными считались лишь относительно поздние заморозки в период второго деления мейоза и собственно в период опыления.

Значительное влияние на продукцию семян оказывают также погодные условия осенью в год опыления: с увеличением средней температуры воздуха в сентябре продукция семян и их качество в следующем году существенно снижаются. Это также новый для науки факт. В данном случае предполагается, что тепло провоцирует выход из состояния покоя, последующий мороз повреждает «беспокойные» репродуктивные структуры.

Такая связь динамики семенной продукции с погодными условиями представляется логичной и целесообразной: в умеренном поясе мороз – главный климатический фактор, к которому древесные растения вынуждены адаптироваться, в том числе использовать его «во благо». Однако это не означает, что установленная нами закономерность универсальна для всего ареала кедр сибирского, не говоря уже о других видах лесных деревьев.

Серьезным вызовом для репродуктивной системы лесных древесных растений умеренного пояса являются изменения климата. В настоящей работе приведены результаты лишь первого этапа наблюдений, который относится к самому началу современного климатического цикла. Наблюдения в основном завершены, их результаты обрабатываются, поэтому есть основания надеяться, что в следующих публикациях у нас появится возможность рассмотреть и эту проблему.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Барабин А.И. Сравнительный анализ урожая семян ели семенного и малоурожайного года в учебно-опытном лесхозе АЛТИ // Изв. вузов. Лесн. журн. 1969. № 3. С. 137–138. [Barabin A.I. Comparative Analysis of Spruce Seed Harvest in Mast and Low-Yield Years in the Educational and Experimental Forestry of the Arkhangelsk Forestry Engineering Institute. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 1969, no. 3, pp. 137–138]. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/apxiv/1969.pdf>

2. Булыгин Н.Е. Влияние засух 1972 и 1973 гг. на цветение и плодоношение древесных растений на Северо-Западе РСФСР // Лесное хозяйство, деревообрабатывающая и целлюлозно-бумажная промышленность. Л.: Лесн. пром-сть, 1975. Вып. 3. С. 11–13. [Bulygin N.E. Influence of Droughts in 1972 and 1973 on Flowering and Fruiting of Woody

Plants in the North-West of the Russian Federation. *Forestry, Woodworking, Pulp and Paper Industry*. Leningrad, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1975, iss. 3, pp. 11–13].

3. Воробьев В.Н. Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. Новосибирск: Наука, 1983. 253 с. [Vorob'yev V.N. *Biological Bases of Complex Use of Cedar Forests*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1983. 253 p.].

4. Воробьев В.Н., Воробьева Н.А., Горошкевич С.Н. Рост и пол кедра сибирского. Новосибирск: Наука, 1989. 167 с. [Vorob'yev V.N., Vorob'yeva N.A., Goroshkevich S.N. *Growth and Sex in Siberian Stone Pine*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1989. 167 p.].

5. Горошкевич С.Н. Динамика роста и плодоношения кедра сибирского. Уровень и характер изменчивости признаков // Экология. 2008. № 3. С. 181–188. [Goroshkevich S.N. Dynamics of Growth and Seed Production in the Siberian Stone Pine: The Level and Pattern of Variation in Characters. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology], 2008, no. 3, pp. 181–188]. DOI: [10.1134/S106741360803003X](https://doi.org/10.1134/S106741360803003X)

6. Горошкевич С.Н. Динамика роста и плодоношения кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour): цикличность или ациклические колебания? // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 2017. № 38. С. 104–121. [Goroshkevich S.N. Dynamics of Siberian Stone Pine (*Pinus sibirica* Du Tour) Growth and Seed Production: Cyclicity or Acyclic Oscillation? *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* [Tomsk State University Journal of Biology], 2017, no. 38, pp. 104–121]. DOI: [10.17223/19988591/38/6](https://doi.org/10.17223/19988591/38/6)

7. Ефремов С.П. Пионерные древостои осушенных болот. Новосибирск: Наука, 1987. 248 с. [Efremov S.P. *Pioneer Stands of Drained Swamps*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1987. 248 p.].

8. Ирошников А.И. Полиморфизм популяций кедра сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1974. С. 77–103. [Iroshnikov A.I. Polymorphism in Populations of Siberian Stone Pine. *Variability of Siberian Woody Plants*. Krasnoyarsk, ILiD SO AN Publ., 1974, pp. 77–103].

9. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 272 с. [Nekrasova T.P. *Biological Bases of Siberian Stone Pine Seeding*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1972. 272 p.].

10. Некрасова Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 86 с. [Nekrasova T.P. *Pollen and Pollen Regime of Siberian Conifers*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1983. 86 p.].

11. Несветайло В.Д. Многолетняя динамика репродуктивной деятельности и радиального прироста кедра сибирского в припоселковом кедровнике подзоны южной тайги // Экология. 1987. № 6. С. 19–25. [Nesvetaylo V.D. Long-Term Dynamics of Reproductive Activity and Radial Growth of Siberian Stone Pine in the Near-Settlement Cedar Forest of the Southern Taiga Subzone. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology], 1987, no. 6, pp. 19–25].

12. Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных. Физиологические аспекты. Новосибирск: Наука, 1990. 157 с. [Tretyakova I.N. *Embryology of Conifers. Physiological Aspects*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1990. 157 p.].

13. Хромова Л.В. Эмбриологические процессы в неопыленных семязпочках сосны и аномалии при ксеногамии // Лесоведение. 1985. № 2. С. 47–52. [Khromova L.V. Embryological Processes in Unpollinated Pine Seedbuds and Anomalies in Xenogamy. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1985, no. 2, pp. 47–52].

14. Bisi F., von Hardenberg J., Bertolino S., Wauters L.A., Imperio S., Preatoni D.G., Provenzale A., Mazzamuto M.V., Martinoli A. Current and Future Conifer Seed Production in the Alps: Testing Weather Factors as Cues Behind Masting. *European Journal of Forest Research*, vol. 135, iss. 4, pp. 743–754. DOI: [10.1007/s10342-016-0969-4](https://doi.org/10.1007/s10342-016-0969-4)

15. Bogdziewicz M., Szymkowiak J., Kasprzyk I., Grewling Ł., Borowski Z., Borycka K., Kantorowicz W., Myszkowska D., Piotrowicz K., Ziemiński M., Pesendorfer M.B.

Masting in Wind-Pollinated Trees: System-Specific Roles of Weather and Pollination Dynamics in Driving Seed Production. *Ecology*, 2017, vol. 98, iss. 10, pp. 2615–2625. DOI: [10.1002/ecy.1951](https://doi.org/10.1002/ecy.1951)

16. Buechling A., Martin P.H., Canham C.D., Shepperd W.D., Battaglia M.A. Climate Drivers of Seed Production in *Picea engelmannii* and Response to Warming Temperatures in the Southern Rocky Mountains. *Journal of Ecology*, 2016, vol. 104, iss. 4, pp. 1051–1062. DOI: [10.1111/1365-2745.12572](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12572)

17. Burns K.C. Masting in a Temperate Tree: Evidence for Environmental Prediction? *Austral Ecology*, 2012, vol. 37, iss. 2, pp. 175–182. DOI: [10.1111/j.1442-9993.2011.02260.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02260.x)

18. Carevic F.S., Fernández M., Alejano R., Vázquez-Piqué J., Tapias R., Corral E., Domingo J. Plant Water Relations and Edaphoclimatic Conditions Affecting Acorn Production in a Holm Oak (*Quercus ilex* L. ssp. *ballota*) Open Woodland. *Agroforestry Systems*, 2010, vol. 78, iss. 3, pp. 299–308. DOI: [10.1007/s10457-009-9245-7](https://doi.org/10.1007/s10457-009-9245-7)

19. Crone E.E., Rapp J.M. Resource Depletion, Pollen Coupling, and the Ecology of Mast Seeding. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2014, vol. 1322, iss. 1, pp. 21–34. DOI: [10.1111/nyas.12465](https://doi.org/10.1111/nyas.12465)

20. Daubenmire R. A Seven-Year Study of Cone Production as Related to Xylem Layers in *Pinus ponderosa*. *American Midland Naturalist*, 1960, vol. 64, no. 1, pp. 187–193. DOI: [10.2307/2422901](https://doi.org/10.2307/2422901)

21. Fober H. Relation between Climatic Factors and Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Cone Crops in Poland. *Arboretum Kórnickie*, 1976, vol. 21, pp. 367–374.

22. Fowells H.A., Schubert G. *Seed Crops of Forest Trees in the Pine Region of California*. Technical Bulletin No. 1150. Washington D.C., U.S. Department of Agriculture, 1956. 48 p.

23. Houle G. Mast Seeding in *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in an Old Growth, Cold Temperate Forest of North-Eastern North America. *Journal of Ecology*, 1999, vol. 87, iss. 3, pp. 413–422. DOI: [10.1046/j.1365-2745.1999.00352.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00352.x)

24. Juday G.P., Barber V. A 200-Year Perspective of Climate Variability and the Response of White Spruce in Interior Alaska. *Climate Variability and Ecosystem Response at Long-Term Ecological Research Sites*. Ed. by D. Greenland, D.G. Goodin, R.C. Smith. New York, Oxford University Press, 2003, pp. 226–250. DOI: [10.1093/oso/9780195150599.003.0024](https://doi.org/10.1093/oso/9780195150599.003.0024)

25. Kelly D. The Evolutionary Ecology of Mast Seeding. *Trends in Ecology and Evolution*, 1994, vol. 9, iss. 12, pp. 465–470. DOI: [10.1016/0169-5347\(94\)90310-7](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90310-7)

26. Kelly D., Geldenhuis A., James A., Holland E.P., Plank M.J., Brockie R.E. et al. Of Mast and Mean: Differential-Temperature Cue Makes Mast Seeding Insensitive to Climate Change. *Ecology Letters*, 2013, vol. 16, iss. 1, pp. 90–98. DOI: [10.1111/ele.12020](https://doi.org/10.1111/ele.12020)

27. Kelly D., Hart D.E., Allen R.B. Evaluating the Wind Pollination Benefits of Mast Seeding. *Ecology*, 2001, vol. 82, iss. 1, pp. 117–126. DOI: [10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0117:et-wpbo\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0117:et-wpbo]2.0.co;2)

28. Kelly D., Sork V.L. Mast Seeding in Perennial Plants: Why, How, Where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, vol. 33, pp. 427–447. DOI: [10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.095433](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.095433)

29. Lindgren K., Ekberg I., Eriksson G. External Factors Influencing Female Flowering in *Picea abies* (L.) Karst. *Studia Forestalia Suecica*, 1977, no. 142. 53 p.

30. Nussbaumer A., Waldner P., Aputin V., Aytar F., Benham S., Bussotti F. et al. Impact of Weather Cues and Resource Dynamics on Mast Occurrence in the Main Forest Tree Species in Europe. *Forest Ecology and Management*, 2018, vol. 429, pp. 336–350. DOI: [10.1016/j.foreco.2018.07.011](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.011)

31. Owens J.N., Bruns D. Western White Pine (*Pinus monticola* Dougl.) Reproduction: I. Gametophyte Development. *Sexual Plant Reproduction*, 2000, vol. 13, iss. 2, pp. 61–74. DOI: [10.1007/s004970000042](https://doi.org/10.1007/s004970000042)

32. Pallardy S.G. *Physiology of Woody Plants*. San Diego, Academic, 2007. 464 p.

33. Pearse I.S., Koenig W.D., Kelly D. Mechanisms of Mast Seeding: Resources, Weather, Cues, and Selection. *New Phytologist*, 2016, vol. 212, iss. 3, pp. 546–562. DOI: [10.1111/nph.14114](https://doi.org/10.1111/nph.14114)

34. Pérez-Ramos I.M., Aponte C., García L.V., Padilla-Díaz C.M., Marañón T. Why Is Seed Production So Variable among Individuals? A Ten-Year Study with Oaks Reveals the Importance of Soil Environment. *PLoS ONE*, 2014, vol. 9(12), art. e115371. DOI: [10.1371/journal.pone.0115371](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115371)
35. Rapp J.M., McIntire E.J.B., Crone E.E. Sex Allocation, Pollen Limitation and Masting in Whitebark Pine. *Journal of Ecology*, 2013, vol. 101, iss. 5, pp. 1345–1352. DOI: [10.1111/1365-2745.12115](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12115)
36. Roland C.A., Schmidt J.H., Johnstone J.F. Climate Sensitivity of Reproduction in a Mast-Seeding Boreal Conifer across Its Distributional Range from Lowland to Treeline Forests. *Oecologia*, 2014, vol. 174, iss. 3, pp. 665–677. DOI: [10.1007/s00442-013-2821-6](https://doi.org/10.1007/s00442-013-2821-6)
37. Schweingruber F.H. *Tree Rings and Environment*. Berne, Paul Haupt, 1996. 609 p.
38. Silvertown J.W. The Evolutionary Ecology of Mast Seeding in Trees. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1980, vol. 14, iss. 2, pp. 235–250. DOI: [10.1111/j.1095-8312.1980.tb00107.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1980.tb00107.x)
39. Speer J.H. *Fundamentals of Tree-Ring Research*. Tucson, University of Arizona Press, 2010. 333 p.
40. Zamorano J.G., Hokkanen T., Lehtikoinen A. Climate-Driven Synchrony in Seed Production of Masting Deciduous and Conifer Tree Species. *Journal of Plant Ecology*, 2018, vol. 11, iss. 2, pp. 180–188. DOI: [10.1093/jpe/rtw117](https://doi.org/10.1093/jpe/rtw117)

WEATHER CONDITIONALITY OF SIBERIAN STONE PINE (*Pinus sibirica* DU TOUR) SEEDING

Sergei N. Goroshkevich, Doctor of Biology, Assoc. Prof.; ResearcherID: [I-5084-2018](https://orcid.org/0000-0003-0805-8656),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0805-8656>

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, prosp. Akademicheskiiy, 10/3, Tomsk, 634055, Russian Federation; e-mail: pearldiver@yandex.ru

Abstract. The dynamics of Siberian stone pine sexual reproduction in the South-Eastern part of the West Siberian Plain was studied by 13-year stationary observations. The stand age was 160–180 years, the average tree height was 22 m, and the average diameter of the trunk at breast height was 53 cm. On average, 50–60 trees were analyzed annually (in different years from 25 to 100). Cones were counted and samples were collected annually from August 10 to August 20. The researcher (usually the author of this paper) climbed each tree, knocked down the cones with operating tools (a bat and a rod), and then their number was counted on the ground. A sample of 10–15 cones was taken from each tree. Afterwards, a complete morphological analysis was performed: the number of sterile and fertile scales, and underdeveloped and developed seeds were counted. Developed seeds were analyzed by the X-ray method. To determine the weight, only perfectly full seeds selected by the X-ray pattern were used. Information on weather conditions was used according to data from the Tomsk station of Roshydromet. The main factor in the cone initiation was the amount of precipitation during 2 years before the start of this process: with an increase in the amount of precipitation, the number of cones increases. However, the final seed productivity depends to a greater extent not on the number of initiated cones, but on the success of their further development. The most important stage in the cone development was spring in the year of pollination and the main negative factor was late frosts. The degree of their negative impact is determined by the sum of the effective (above 5 °C) mean daily temperatures at which the return of frost with temperature from –3 to –4 °C occurred. Complete abortion of cones occurred only when the sum of effective temperatures was 150–180 °C. The same frost at the accumulated

temperature sum of 100–150 °C killed a significant part of the cones, and the rest strongly disrupted the development. When the sum of accumulated temperature was about 50 °C, a strong frost significantly increased the loss of seedbuds at all stages of their development, thereby reducing the number of full seeds. The average temperature of September in the pollination year was an important factor in seed production. The loss of seedbuds increased significantly with its increase. The only important trait that is formed in the year of cone maturity is the weight of full seeds: it increases with the amount of precipitation from April to June of the current year.

For citation: Goroshkevich S.N. Weather Conditionality of Siberian Stone Pine (*Pinus sibirica* Du Tour) Seeding. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2021, no. 2, pp. 56–69. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-2-56-69

Funding: The work was supported by the Russian Science Foundation, project No. 18-16-00058.

Keywords: Siberian stone pine, seeding dynamics, weather conditions, amount of precipitation, spring frosts.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
The authors declare that there is no conflict of interest

Поступила 19.02.20 / Received on February 19, 2020
