

**Экологическая изменчивость качества
урожая сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour, Pinaceae)
по широтному градиенту на Западно-Сибирской равнине**

**Ecological variability of seed production quality
of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour)
along the latitudinal gradient in the West Siberian Plain**

Велисевич С. Н.

Velisevich S. N.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия. E-mail: velisevich@imces.ru
Institute for Monitoring Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russia

Реферат. Ареал сосны кедровой сибирской в равнинной части Западной Сибири занимает широкую полосу от лесостепной зоны на юге до полярного круга на севере, поэтому экологическая амплитуда ее произрастания охватывает условия с различной тепло- и влагообеспеченностью. Оптимальным для этого вида является умеренно холодный и влажный климат средней тайги. На северной границе ареала рост и репродукция ограничиваются холодным и коротким вегетационным сезоном, на южной – недостаточной влажностью почвы. Актуальность изучения качества половой репродукции на севере и юге ареала обусловлена наблюдаемыми климатическими изменениями, поскольку качество семян определяет потенциальные возможности для адаптации и продвижения вида на новые рубежи. В работе анализируется экологическая изменчивость качества урожая в трех популяциях: (1) граница северной подзоны тайги с лесотундрой, (2) среднетаежная подзона, (3) граница южной подзоны тайги с лесостепью. Анализ 22-летней динамики заложения и созревания шишек на женских побегах показал, что в южной популяции при хорошем качестве шишек и семян и высоком среднесрочном уровне заложения шишек наблюдается тенденция к снижению их созревания. Сократилось число лет с высокими урожаями. В северной популяции качество шишек было хуже за счет сокращения доли фертильных чешуй, числа развитых и полных семян. Семена при нормальной массе имели короткий зародыш. Периодичность высоких урожаев – один раз в десять лет. При меньшем среднем количестве заложившихся и вызревших шишек на побеге их погодичная динамика демонстрирует устойчивую тенденцию к росту.

Ключевые слова. Границы ареала, динамика плодоношения, заложение и созревание шишек, качество семян, сосна кедровая сибирская, экологическая изменчивость.

Summary. The range of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) in the flat part of Western Siberia occupies a wide strip from the forest-steppe zone in the south to the Arctic Circle in the north, therefore, the ecological amplitude of its growth covers conditions with different heat and moisture conditions. Optimal for this species is the moderately cold and humid climate of the middle taiga. In the north of the area, growth and reproduction are limited by a cold and short growing season, in the south of the area, by insufficient soil moisture. The relevance of studying the quality of sexual reproduction in the north and south of the area is due to the observed climatic changes, since the quality of the seeds determines the potential for adaptation and advancement of the species to new frontiers. This work analyzes the ecological variability of crop quality in three populations: (1) the border of the northern taiga subzone with the forest-tundra, (2) the middle taiga subzone, (3) the border of the southern taiga subzone with the forest-steppe. Analysis of the 22-year dynamics of the formation and maturation of cones on female shoots showed that in the southern population, with good quality of cones and seeds and a high average long-term level of cone formation, there is a tendency to reduce their maturation. The number of years with high seed production has decreased. In the northern population, the quality of cones was worse due to a decrease in the proportion of fertile scales, developed and filled seeds. The seeds had a normal weight but a short embryo. The frequency of high seed production is once every ten years. With a lower average number of initiated and matured cones on the shoot, their inter-annual dynamics demonstrates a steady upward trend.

Key words. Cone initiation and maturation, ecological variability, range limit, seed quality, seed production dynamics, Siberian stone pine.

Введение. Для изучения зональных особенностей плодоношения сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) западносибирская равнинная часть ареала, в отличие от расположенной к западу – Приуральской и к востоку – Приенисейской, наиболее подходящая. Здесь эдификаторная роль сосны кедровой хорошо проявляется, а климатообразующее влияние соседних горных областей практически не сказывается (Сляднев, 1965). Ее ареал простирается широкой полосой от 56° с. ш. на юге до 66° с. ш. на севере, поэтому экологическая амплитуда произрастания охватывает условия с различной тепло- и влагообеспеченностью (Бех, 1974; Седых, 2009; Данченко, Бех, 2010). Т. П. Некрасова и Н. П. Мишуков (1974) по результатам изучения семенной продуктивности сосны кедровой в Западной Сибири предложили ее деление на четыре области: (1) к северу от 62° с. ш. – область очень низкой семенной продуктивности из-за распространения вечной мерзлоты, (2) в пределах 60–62° с. ш. – область пониженной семенной продуктивности, (3) в пределах 57–60° с. ш. – область повышенной продуктивности и (4) между 56–57° с. ш. на границе южной тайги с лесостепью – область неустойчивого семеношения в периодически засушливых районах.

Северный предел распространения сосны кедровой проходит по линии вечной мерзлоты (Гордков, 1930), а южный совпадает с переходной зоной между южной тайгой и лесостепью (Бех, 1974). На северной границе ростовые и генеративные процессы ограничиваются недостатком тепла (Некрасова, Мишуков, 1974), препятствуя удовлетворительному возобновлению и продвижению вида дальше на север. На южной окраине ареала жизнь популяций сосны кедровой в значительной степени зависит от влажности почвы, поэтому она не встречается на сухих водоразделах, а растет в долинах рек и пониженных элементах рельефа (Бех, 1974). Оптимальным же для роста и репродукции является умеренно холодный и влажный климат южной тайги и средней части гор (Крылов, 1961, Семечкин и др., 1985).

В публикациях по половой репродукции сосны кедровой отмечается, что на юге ареала общий уровень плодоношения максимально высок в сравнении со средней и северной тайгой, но из-за периодических засух урожайность кедровников весьма неустойчива в погодичной динамике (Некрасова, Мишуков, 1974; Кузичкин, 1984; Данченко, Арцимович, 1990; Горошкевич, Хуторной, 1996 и др.). Более того, в связи с потеплением климата в этом регионе отмечается ухудшение вегетативных и генеративных процессов (Велисевич, 2013). В северных регионах по всему миру происходят противоположные процессы – отмечается усиление роста (Rehfeldt et al., 2004) и плодоношения (Земляной, Барановский, 2007; Savolainen et al., 2011). Некоторые исследователи приводят доказательства значительного смещения границ распространения хвойных видов выше в горы и дальше на север (Шиятов, Мазепа, 2007), хотя по другим данным границы двигаются крайне медленно из-за отсутствия источников семян для продвижения вида на новые рубежи (Gamache, Payette, 2005). Эти факты свидетельствуют о необходимости изучения особенностей половой репродукции на границах распространения, что особенно актуально для лесообразующих видов с обширным ареалом, к числу которых относится и сосна кедровая сибирская. Однако сведения об экологической изменчивости качества ее урожая по широтному градиенту фрагментарны (Непомилуева, 1970; Мишуков, 1973; Ирошников, 1982) и касаются прежних климатических периодов. Кроме того, анализируется, прежде всего, динамика заложения и созревания шишек на побегах (Некрасова, Мишуков, 1974; Земляной, Барановский, 2007). Качество шишек и семян, которое полнее характеризует адаптацию маргинальных популяций к экстремальным условиям существования, рассматривается реже (Ирошников, 1982). Поэтому целью настоящей работы является анализ экологической изменчивости качества урожая сосны кедровой сибирской вдоль широтного профиля, в трех популяциях, расположенных вдоль Обского меридиана. Качество урожая оценивалось по (1) соотношению числа заложившихся и созревших шишек на женских побегах, (2) структуре шишек, (3) качеству семян и (4) размеру зародыша.

Объекты и методы. Материал для исследования собран в 2012 г. в 3 популяциях:

1. «Северная тайга» – правобережье Нижней Оби (65°48' с. ш., 65°52' в. д.), переходная зона между лесотундрой и северотаежной подзоной, елово-кедрово-лиственничное редколесье (6Е2К2Л+Б), возраст деревьев 120–240 лет.

2. «Средняя тайга» – долина р. Васюган (59°00' с. ш., 80°48' в. д.), средняя подзона тайги, кедровник зеленомошный (8К1Е1Б), возраст деревьев 140–250 лет.

3. «Южная тайга» – южное Приобье, Колывань (55°27' с. ш., 82°55' в. д.), переходная зона между южнотаежной подзоной и лесостепью, сосняк кустарничково-зеленомошный (10С+К), возраст 120–320 лет.

В каждой популяции с 20–30 деревьев было отобрано по 3 ветви из женского генеративного яруса кроны для реконструкции динамики заложения и созревания шишек по ретроспективной методике, позволяющей по следам на коре побегов определять количество шишек на различных этапах созревания (Воробьев и др., 1989). С каждого дерева собрано по 10 шишек для анализа структуры шишек и качества семян. В лабораторных условиях у них определены размеры и подсчитано количество различных категорий чешуй и семян по стандартной методике (Горошкевич, Хуторной, 1996). Полнозернистость семян определяли рентгенографическим методом (Щербакова, 1965). Размеры зародышей определяли на отсканированных рентгенограммах с помощью аппаратно-программного комплекса SiamsMesoPlant.

Результаты и обсуждение. Анализ полученных результатов показал, что в средней тайге динамика заложения и созревания шишек относительно стабильна (рис. 1) и имеет характерную для сосны кедровой трехлетнюю цикличность. Амплитуда колебаний, в сравнении с южной и северной тайгой, невелика, многолетние тренды практически нулевые. Среднемноголетнее количество заложившихся шишек – 2,3 шт. на побег, созревших – 1,3 шт., т.е. в конечном итоге вызревает 56 % шишек от их первоначального количества. В южной тайге также наблюдается выраженная трехлетняя цикличность, но амплитуда колебаний значительно шире, особенно по созреванию шишек. Количество заложившихся шишек демонстрирует слабо выраженную отрицательную тенденцию, по созреванию наблюдается явный тренд на снижение. В среднем на побеге закладывается 2,5 шишек, созревает 1,3 шт., т.е. 53 %. Хотя различия между южной и средней тайгой по доле созревших шишек невелики, наблюдаемая тенденция к их сокращению говорит об ухудшении репродуктивных процессов на южной границе ареала при современном климате. Об этом же свидетельствует и отсутствие высоких урожаев за последние 10 лет наблюдений.

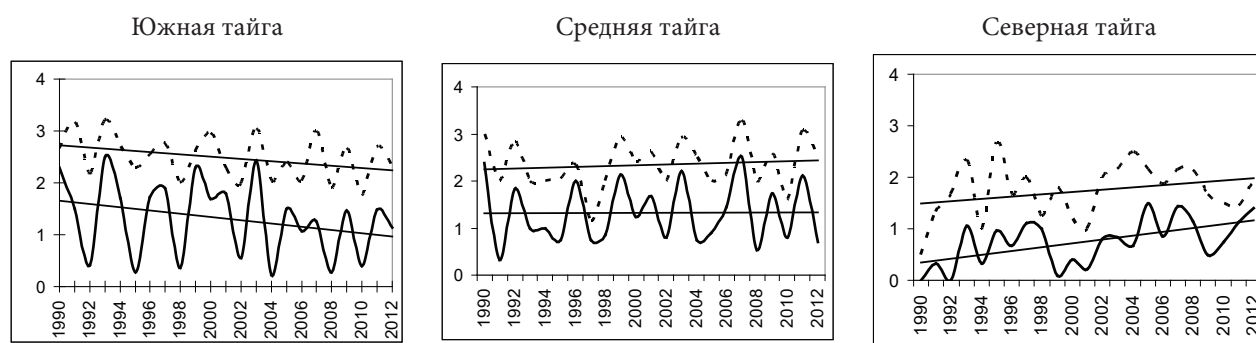


Рис. 1. Динамика заложения и созревания шишек на женских побегах. Пунктирная линия – число заложившихся шишек, сплошная – созревших. По оси абсцисс – годы наблюдений, по оси ординат – число шишек.

В северной тайге наблюдается выраженная 10-летняя цикличность по созреванию шишек и тенденция к росту их числа. Схожий характер цикличности с редкими урожайными годами еще 50 лет назад зафиксирован в северных кедровниках близ Тарко-Сале (Мишуков, 1973) и на севере Коми (Непомилуева, 1970). По нашим данным, на побеге в среднем закладывается 1,7 шишек, созревает 0,8, что составляет 43 %. По данным предшествующих исследователей (Непомилуева, 1970; Мишуков, 1973), в прежний климатический период закладывалось меньше шишек – в среднем 1,2 шт., из них вызревало лишь 18 %. Эти результаты говорят о том, что на северном пределе распространения потепление климата благоприятно сказывается как на заложении, так и на созревании шишек.

Анализ структуры шишек и качества семян показал, что деревья северной тайги несут существенные потери в ходе формирования урожая. Более половины от числа потенциальных семян (исходное число семяпочек) не проходят полный цикл развития и погибают на разных этапах созревания. Семена северной популяции существенно уступают более южным по числу фертильных чешуй шишки, числу развитых семян, доле полных семян и длине зародыша (табл.). Ранее на примере различных видов хвойных было показано, что в экологически неблагоприятных условиях, особенно связанных с недостаточной теплообеспеченностью (северная граница ареала или высокогорье), формируются бо-

лее мелкие семена (Ирошников, 1982). На южной окраине ареала увеличение числа недоразвитых семян предположительно связано с низким качеством опыления, поскольку есть сведения о сокращении размеров воздушных мешков и снижении летных качеств пыльцевых зерен в этих популяциях (Velisevich et al., 2011).

Даже в случаях максимальной зрелости эндосперма не все семена оказываются жизнеспособными, а лучшей всхожестью отличаются те, у которых зародыш полностью занимает зародышевое ложе. Известно, что в высокогорье даже в годы с благоприятными погодными условиями у большинства семян зародыш занимает лишь около половины длины ложа, а всходы из таких семян появляются позже – через год, после «доразвития» зародыша в течение следующего вегетационного сезона (Ирошников, 1982). По нашим данным, в средней тайге семена имели более длинное зародышевое ложе и более крупный зародыш. Формирование коротких зародышей у северных семян можно объяснить коротким вегетационным сезоном. Довольно мелкие зародыши у южных семян формируются, по-видимому, из-за сухости почвенного субстрата, поскольку период формирования зародыша приходится на самые жаркие летние месяцы.

Таблица

Качество шишек и семян *Pinus sibirica* Du Tour в разных экологических условиях

Признак	Южная тайга	Средняя тайга	Северная тайга
Число фертильных чешуй, шт.	47,0 ± 0,61 а*	37,7 ± 1,08 б	23,6 ± 1,77 в
Число стерильных чешуй, шт.	35,6 ± 0,91 а	36,1 ± 0,72 а	48,8 ± 1,79 б
Исходное число семяпочек, шт.	94,0 ± 1,21 а	75,5 ± 2,17 б	75,3 ± 2,52 б
Потери из-за неполной семификации, %	32,7 ± 2,50 а	11,4 ± 1,63 б	58,5 ± 2,80 в
Число развитых семян, шт.	56,5 ± 2,42 а	64,4 ± 2,30 а	25,8 ± 2,45 б
Число недоразвитых семян, шт.	6,7 ± 1,25 а	2,7 ± 0,73 б	6,3 ± 1,90 а
Вес одного развитого семени, мг	0,21 ± 0,01 а	0,23 ± 0,01 а	0,24 ± 0,01 а
Доля полных семян, %	87,0 ± 3,65 а	89,2 ± 1,82 а	73,5 ± 3,77 б
Доля пустых семян, %	9,3 ± 3,45 а	6,1 ± 1,27 а	21,5 ± 3,85 б
Длина зародыша, мм	5,4 ± 0,15 а	6,4 ± 0,07 б	4,0 ± 0,14 в
Длина зародышевого ложа, мм	8,9 ± 0,16 а	10,2 ± 0,11 б	8,2 ± 0,19 а

Примеч.: среднее значение ± ошибка среднего; * – достоверность различий (Шеффе тест). Одинаковыми буквенными индексами обозначено отсутствие достоверных различий между популяциями.

Обобщение полученных результатов показывает, что наиболее оптимальными условиями для формирования стабильных и качественных урожаев характеризуется среднетаежная лесная зона. На южном пределе распространения кедрового урожая могут быть хорошими по количеству и по качеству, однако они нестабильны в погодичной динамике. На севере ареала семян меньше и их качество в целом хуже, чем в более южных популяциях, однако в урожайные годы оно может быть достаточно высоким, что свидетельствует о потенциальных возможностях для успешного возобновления и продвижения этого вида за пределы современной северной границы ареала.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FWGR-2021-0007).

ЛИТЕРАТУРА

- Бех И. А. Кедровники южного Приобья. – Новосибирск: Наука, 1974. – 211 с.
 Велисевич С. Н. Структура урожая сосны кедровой сибирской на южной границе ареала в Западной Сибири // Лесоведение, 2013. – № 2. – С. 45–52.
 Воробьев В. Н., Воробьева Н. А., Горошкевич С. Н. Рост и пол кедрового дерева сибирского. – Новосибирск: Наука, 1989. – 167 с.

- Городков Б. Н.** Вечная мерзлота и растительность. – Вечная мерзлота. Л.: Изд-во АН СССР, 1930. – С. 48–60.
- Горошкевич С. Н., Хуторной О. В.** Внутрипопуляционное разнообразие шишек и семян *Pinus sibirica* Du Tour. I. Уровень и характер изменчивости признаков // Раст. ресурсы, 1996. – Т. 32, вып. 3. – С. 1–12.
- Данченко А. М., Арцимович Н. Ф.** Внутрипопуляционная изменчивость характеристик шишек у кедрового в подзоне южной тайги // Проблемы кедров. Вып. 4: Семеношение и размножение. – Томск: ТНЦ СО АН СССР, 1990. – С. 34–57.
- Данченко А. М., Бех И. А.** Кедровые леса Западной Сибири. – Томск: Томский государственный университет, 2010. – 424 с.
- Земляной А. И., Барановский В. И.** Особенности семеношения кедрового на северной границе ареала // Хвойные бореальной зоны, 2007. – XXIV, № 2–3. – С. 183–186.
- Ирошников А. И.** Плодоношение и качество семян хвойных пород в северных и горных районах Сибири // Плодоношение лесных пород Сибири. – Новосибирск: Наука, 1982. – С. 98–117.
- Крылов Г. В.** Леса Западной Сибири. – М., 1961. – 225 с.
- Кузичкин А. А.** Экологическая разнокачественность шишек и семян кедрового в средне- и южно-таежных районах Западной Сибири // Экология семенного размножения хвойных Сибири. – Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1984. – С. 39–51.
- Мишуков Н. П.** Кедр сибирский на северном пределе распространения в бассейнах Пура и Таза // Природа тайги Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1973. – С. 22–37.
- Некрасова Т. П., Мишуков Н. П.** Области семенной продуктивности кедрового на Западно-Сибирской равнине // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 3–15.
- Непомилуева Н. И.** Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) на северной границе ареала в Коми АССР // Бот. журн., 1970. – Т. 55, № 7. – С. 1011–1025.
- Седых В. Н.** Лесообразовательный процесс. – Новосибирск: Наука, 2009. – 164 с.
- Семечкин И. В., Поликарпов Н. П., Ирошников А. И., Бабинцева Р. М., Воробьев В. Н., Дашко Н. В., Иванов В. В., Кондаков Ю. П.** Кедровые леса Сибири. – Новосибирск: Наука, 1985. – 257 с.
- Сляднев А. П.** Географические основы климатического районирования и опыт их применения на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // География Западной Сибири, ч. I. – Новосибирск: Наука, 1965. – С. 3–122.
- Шиятов С. Г., Мазена В. С.** Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале // Лесоведение, 2007. – № 6. – С. 11–22.
- Щербакова М. А.** Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. – Красноярск: Красноярское книжное изд-во, 1965. – 36 с.
- Gamache I., Payette S.** Latitudinal response of subarctic tree lines to recent climate change in eastern Canada // Journal of Biogeography, 2005. – Vol. 32. – P. 849–862.
- Rehfeldt G. E., Tchebakova N. M., Parfenova E.** Genetic responses to climate and climate change in conifers of the temperate and boreal forests // Recent. Res. Dev. Genet. Breed, 2004. – Vol. 1. – P. 113–130.
- Savolainen O., Kujala S. T., Sokol C.** Adaptive potential of northernmost tree populations to climate change, with emphasis on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Journal of Heredity, 2011. – Vol. 102. – P. 526–536.
- Velisevich S. N., Bender O. G., Chitorkina O. Yu., Chernova N. A., Tatarintseva I. I.** Reproductive differentiation of Siberian stone pine (*Pinus sibirica*, Pinaceae) populations in south taiga of Western Siberia // 4th IUFRO Conference on the Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines (Tomsk, Russia, 9–11 August 2011). – Tomsk: Publishing House of Tomsk State University of Control Systems and Radioelectronics. – P. 46–47.