

Влияние погодных факторов на заложение макростробилов сосны кедровой сибирской *Pinus sibirica* Du Tour (Pinaceae Lindl.)

Influence of weather factors on seed cone formation of Siberian stone pine *Pinus sibirica* Du Tour (Pinaceae Lindl.)

Попов А. В.

Popov A. V.

*Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия. E-mail: tomskceltic@gmail.com
Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russia*

Реферат. На сегодняшний день при изучении плодоношения древесных пород большой интерес вызывает понимание того, какое влияние оказывают погодные факторы на межгодовую изменчивость урожая плодов и семян. Сосна кедровая сибирская занимает значительную часть азиатской части России и ценится в первую очередь за свои семена. Поэтому от урожая сосны кедровой сибирской зависит устойчивое функционирование экосистем. Оценка урожая проводилась методом изучения следов на коре от ежегодно заложённых макростробилов в период исследования. Оценивались 4 категории следов, соответствующих следующим стадиям развития шишки: 1 – абортёрванная почка, умершая до опыления; 2 – абортёрванная шишка вскоре после опыления; 3 – однолетняя шишка, абортёрванная в зимний период; 4 – полностью созревшая шишка. При изучении влияния температуры на урожай сосны кедровой сибирской было установлено, что существует повышенная чувствительность иницирующихся примордиев шишек к температуре воздуха в первой декаде августа. Обильному заложению шишек способствует прохладная погода в начале августа (+16 °С). Напротив, если температура в первой декаде августа превышает +19 °С, то шишек закладывается меньше. И дальнейшее понижение температуры до +16 °С во второй декаде августа уже не оказывает влияние на заложение шишек.

Ключевые слова. Западная Сибирь, климат, нерегулярность семеношения, потери шишек, среднедекадная температура.

Summary. Nowadays, when studying the fruiting of tree species, it is of great interest to understand the influence of weather factors on the inter-annual variability of fruit and seed yield. Siberian stone pine covers a large part of the Asian part of Russia and is valued primarily for its seeds. Therefore, the sustainable functioning of ecosystems depends on the yield of Siberian stone pine. Yield estimation was performed by examining bark marks from annually laid seed cones during the study period. The following categories of cone scars were recognized: (1) small triangular scar remaining from an aborted cone bud that dies before pollination; (2) triangular scar remaining from an aborted flowering seed cone soon after pollination; (3) an oval scar from a 1-yr-old conelet that developed after pollination but was aborted in the winter; (4) a large oval resinous scar from a fully mature seed cone. When studying the effect of temperature on Siberian stone pine yield, it was found that there is an increased sensitivity of initiating cone primordia to air temperature in the first decade of August. The cool weather at the beginning of August (+16 °C) contributes to the abundance of cones. On the opposite, if the temperature in the first ten-day period of August exceeds +19 °C, fewer buds are deposited. And further decrease of temperature to +16 °C in the second ten-day period of August has no effect on bud establishment.

Key words. Average decadal temperature, climate, loss of cones, masting, Western Siberia.

Введение. При изучении плодоношения древесных пород одним из наиболее важных вопросов является сильная межгодовая изменчивость урожая плодов и семян. Отмечено, что при относительно схожих условиях внешней среды одни виды демонстрируют относительную стабильность в семенной продуктивности из года в год, у других же видов выражена неравномерность между годами. Семенная продуктивность у одних растений зависит от годовой динамики внутренних процессов, у других – от погодных сигналов (Pearse et al., 2016). Сосна кедровая сибирская относится к видам с ярко выраженной межгодовой изменчивостью урожая семян, так как большие урожаи семян бывают раз в 3–4 года (Некрасова, 1972). Одна из последних работ по анализу причин нерегулярности семеношения у сосны кедровой сибирской показала, что важным фактором этой нерегулярности являются весенние заморозки в период цветения (Goroshkevich et al., 2021). Однако не вся изменчивость количества шишек

на дерево объясняется этими заморозками, а существует некоторая не до конца понятная связь итогового урожая с погодой в период заложения (Goroshkevich et al., 2021). Поскольку заложение женских стробиллов происходит в довольно короткий промежуток времени – в течение трех недель в конце лета (Некрасова, 1972), выдвинуто предположение, что инициация шишек управляется кратковременными отклонениями погодных условий от среднего многолетнего значения. Целью этого исследования стало проанализировать влияние погодных условия июля-августа в год заложения макростробиллов.

Материалы и методы. Объект исследования расположен в Обь-Томском междуречье (юг Западной Сибири) в Нижне-Сеченовском припоселковом кедровнике (56°30' с. ш. 84°38' в. д., 100 м над ур. моря). Этот регион относится к южной зоне западносибирской тайги и по классификации областей семенной продуктивности сосны кедровой сибирской представляет собой зону максимальных урожаев (Некрасова, Мишуков, 1974). В этом исследовании использовался метод, позволяющий по следам на коре оценить ежегодное заложение макростробиллов в период исследования (Воробьев и др., 1989). Такая методология широко используется для ряда видов рода *Pinus* L., например, *P. pumila* Regel., (Kajimoto et al., 1998), *P. albicaulis* Greville et Balfour (Crone et al., 2011) и *P. edulis* Engelm. (Forcella, 1981; Redmond et al., 2012). Любые развивающиеся макростробиллы оставляют на ветвях деревьев видимые рубцы при опадении, что позволяет наблюдать ежегодные изменения в заложении и созревании шишек путем подсчета. Были выделены следующие категории следов от макростробиллов: (1) небольшой треугольный рубец, оставшийся после абортированной почки умершей еще до опыления; (2) треугольный рубец, оставшийся после абортирования шишки вскоре после опыления; (3) овальный след от 1-летней шишки, которая развивалась после опыления, но абортировалась в зимний период; (4) крупный овальный след, покрытый смолой, от полностью созревшей шишки. Этот метод имеет единственное ограничение – невозможно определить число шишек, погибших на этапе внутри почечной дифференциации заложившихся примордиев женских шишек. Во всех остальных случаях довольно точно можно определить число шишек, абортированных в процессе развития. В данной работе число заложившихся шишек равно сумме следов четырех категорий. Исследование динамики семеношения было осуществлено у 25 деревьев сосны кедровой сибирской *Pinus sibirica* Du Tour (180–200 лет) за 28-летний период (1991–2018). В 2001, 2007, 2013 и 2019 годах с каждого дерева было отобрано по 3–5 ветвей из женского яруса кроны, которые имели не менее 15 однолетних побегов и одинаковый базальный диаметр. В каждый год отбора образцов ветвей подсчитывали количество шишек за предыдущие 12–15 лет. Отдельные ряды были объединены для получения непрерывного набора данных за 28 лет. Данные о погоде были получены с метеостанции в г. Томске, расположенной в 20 км к югу от места проведения исследования. Анализу подвергались погодные параметры июля и августа, так как в этот период у сосны кедровой сибирской возможно заложение шишек (Некрасова, 1972). Оценивались среднесуточные, декадные и месячные температуры и осадки в июле и августе каждого года (1991–2018). Для установления различия между годами с высоким, средним и низким уровнем заложения шишек применялся однофакторный дисперсионный анализ и F-критерий Фишера (Statistica 12.0). Также использован ранговый корреляционный анализ Спирмена для выявления взаимосвязи между заложением шишек и погодными факторами.

Результаты. Среднее число заложившихся шишек варьировало от 2,26 до 3,53 при среднем значении по годам 3,16. Многолетний тренд признака находится почти на одном уровне. Так как высокие урожаи шишек отмечаются нерегулярно через разные промежутки времени – от 1 до 4 лет. Из всех рассчитанных климатических параметров только для температуры первой декады августа установлена статистически значимая корреляция. Это указывает на повышенную чувствительность иницирующихся примордиев шишек к температуре воздуха и именно в этот временной период.

Таблица 1

Влияние погодных параметров в разные временные периоды на заложение шишек

	июль	август	1-10 июля	11-20 июля	21-31 июля	1-10 августа	11-20 августа	21-30 августа
Температура	-0,022	-0,321	0,238	0,343	-0,136	-0,689*	-0,080	-0,185
Осадки	-0,089	-0,235	-0,070	-0,174	-0,123	-0,137	-0,152	-0,456

Примеч.: Статистически значимые корреляции при $p < 0,05$, отмечены звездочкой.

На протяжении анализируемого 28-летнего периода выделены годы, когда шишек закладывается больше или меньше среднемноголетнего значения. В холодное лето шишек закладывается на 1 стандартное отклонение выше среднемноголетнего значения; в условиях жаркого лета на 1 стандартное отклонение ниже среднемноголетнего значения. В годы, когда закладывалось мало шишек, наблюдался рост температуры воздуха в конце июля – начале августа. Напротив, обильному заложению шишек способствовала прохладная погода в начале августа. Следует отметить и небольшую амплитуду этих изменений. В годы с обильным заложением шишек снижение температуры всего в два градуса – с +18 °С до +16 °С обеспечивало хорошее заложение шишек. Напротив, мало шишек закладывалось в том случае, если температура в первой декаде августа превышала +19 °С, как это было, например, в 2005 и 2017 гг., когда температура третьей декады июля и первой декады августа держалась выше +20 °С. Последующее падение температуры до +16 °С во второй декаде августа уже не влияло на заложение шишек. Несмотря на то, что в каждом конкретном году ход суточных температур имел свои особенности, есть некоторые общие тенденции. В годы с минимальным заложением среднесуточная температура в «критический» период составляла около +20 °С, в годы с максимальным заложением +15...+17 °С.

Обсуждение. У сосны кедровой сибирской зрелые шишки довольно крупные, в среднем 8 см в длину и 5 см в диаметре (Некрасова, 1972), и поэтому на одном побеге обычно развивается 2–3 шишки, максимум 5, но это крайне редкое явление. Поэтому годовые колебания числа заложившихся шишек от 2,26 до 3,53 являются обычными для вида и могут быть обусловлены его морфологическими особенностями. Подобные результаты ранее были получены в низкогорьях Алтая, где в течение 8 лет на одном побеге закладывалось от 2,1 до 4,3 шишек (Воробьев и др., 1989). Заложение макростробилов – очень сложный процесс, который зависит от благоприятного сочетания различных факторов. Известно, что цветочная индукция у растений определяется тремя основными факторами: фотопериодом, автономной регуляцией и климатом (Peer et al., 2021). Основным фактором неравномерного инициирования макростробилов по годам следует считать климат. Это наиболее динамичный фактор из трех вышеперечисленных. По мнению Forcella (1981), инициация шишек должна экспоненциально зависеть от какой-то очень нестабильной переменной окружающей среды. Например, в сухом и жарком климате юго-запада Северной Америки, где растет *P. edulis*, изученный Forcella (1981), такими факторами являются низкие температуры и обильные осадки. В данной работе, как показано в таблице, обильное заложение шишек положительно коррелирует с понижением температуры, что противоположно для жаркого летнего периода. Феномен цветочной индукции в ответ на низкую температуру известен очень давно и широко изучен у травянистых растений (Cho et al., 2017; Peer et al., 2021). На деревьях проведено мало исследований, поскольку их сложная структура кроны и долгая жизнь значительно усложняют многофакторную регуляцию цветочной индукции (Ross, Pharis, 1987). Так, Greenwood (1978) индуцировал примордии макростробилов у 3-летних сеянцев *P. taeda* путем экспериментального подавления вегетативного роста воздействием низких температур. В обзоре рода *Pinus* Owens и Blake (1985) сделали вывод, что высокие температуры в течение вегетационного периода благоприятно влияют на рост и, таким образом, усиливают инициацию шишек, но для «переключения» программы морфогенеза с вегетативного на генеративный требуется стимуляция холодом. Результаты нашего исследования согласуются с этим мнением. Прохладная погода во время инициации макростробилов способствовала их обилию. В годы с высоким уровнем заложения шишек снижение температуры всего на 2 градуса обеспечивало хорошую инициацию шишек. Напротив, ограниченное заложение шишек происходило, когда значения температуры в первой декаде августа примерно на одно стандартное отклонение выше, чем средняя многолетняя температура для этого периода. Последующее снижение температуры уже не смогло улучшить инициацию шишек.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке РФФ по гранту № 23-26-00080. Благодарим О. В. Хуторного за многолетнюю помощь в сборе материала и С. Н. Горошкевича за ценные методические указания.

ЛИТЕРАТУРА

- Воробьев В. Н., Воробьева Н. А., Горошкевич С. Н.** Рост и пол кедр сибирского. – Новосибирск: Наука, 1989. – 167 с.
- Некрасова Т. П.** Биологические основы семеношения кедр сибирского. – Новосибирск: Наука, 1972. – 272 с.
- Некрасова Т. П., Мишуков Н. П.** Области семенной продуктивности кедр сибирского на Западно-Сибирской равнине // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 3–15.

- Cho L. H., Yoon J., An G.** The control of flowering time by environmental factors // *The Plant Journal*, 2017. – Vol. 90, iss. 4. – P. 708–719. DOI: 10.1111/tpj.13461
- Crone E. E., McIntire E. J. B., Brodie J.** What defines mast seeding? Spatio-temporal patterns of cone production by whitebark pine // *Journal of Ecology*, 2011. – Vol. 99. – P. 438–444. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01790.x
- Forcella F.** Ovulate cone production in pinyon: negative exponential relationship with late summer temperature // *Ecology*, 1981. – Vol. 62. – P. 488–491. DOI: 10.2307/1936722
- Goroshkevich S., Velisevich S., Popov A., Khutornoy O., Vasilyeva G.** 30-year cone production dynamics in Siberian stone pine (*Pinus sibirica*) in the southern boreal zone: a causal interpretation // *Plant Ecology and Evolution*, 2021. – Vol. 154, № 3. – P. 321–331. DOI:10.5091/plecevo.eu/issue/3728/
- Greenwood M. S.** Flowering induced on young loblolly pine grafts by out-of-phase dormancy // *Science*, 1978. – Vol. 201. – P. 443–444. DOI: 10.1126/science.201.4354.443
- Kajimoto T., Onodera H., Ikeda S., Daimaru H., Seki T.** Seedling establishment of subalpine stone pine (*Pinus pumila*) by Nutcracker (*Nucifraga*) seed dispersal on Mt. Yumori, Northern Japan // *Arctic and Alpine Research*, 1998. – Vol. 30. – P. 408–417. DOI: 10.2307/1552014
- Owens J. N., Blake N. D.** Forest tree seed production: a review of literature and recommendations for future research. Information Report P-I-X 53. – Ontario: National Capital Region, 1985. – 161 p.
- Pearse I. S., Koenig W. D., Kelly D.** Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection // *New Phytologist*, 2016. – Vol. 212. – P. 546–562. DOI: 10.1111/nph.14114
- Peer L. A., Bhat M. Y., Ahmad N., Mir B. A.** Floral induction pathways: Decision making and determination in plants to flower – a comprehensive review // *Journal of Applied Biology and Biotechnology*, 2021. – Vol. 9. – P. 7–17. DOI: 10.7324/JABB.2021.9201
- Redmond M. D., Forcella F., Barger N. N.** Declines in pinyon pine cone production associated with regional warming // *Ecosphere*, 2012. – Vol. 3, № 12. – P.1–14. DOI: 10.1890/ES12-00306.1
- Ross S. D., Pharis R. P.** Control of sex expression in conifers // *Plant Growth Regulation*, 1987. – Vol. 6. – P. 37–60.