

## Рост, плодоношение и возобновление *Pinus sibirica* (Pinaceae) в разновысотных ценопопуляциях Горной Шории

### Growth, seeding and reforestation of *Pinus sibirica* (Pinaceae) in cenopopulations of different altitudes in Mountain Shoria

Хуторной О. В., Велисевич С. Н.

Khutornoy O. V., Velisevich S. N.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, ИМКЭС СО РАН, г. Томск, Россия  
E-mail: hutol@rambler.ru; s\_n\_velisevich@mail.ru  
Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, IMCES SB RAS, Tomsk, Russia

**Реферат.** В горных районах влажность климата в значительной мере влияет на распределение растительности по высоте. В умеренно гумидном климате Горной Шории в нижних горных поясах доминирует пихтовая формация с примесью кедра сибирского, верхняя граница леса образована пихтой и кедром. В условиях потепления климата возможны изменения в характере распределения кедровой формации в горных поясах. Для оценки этих перспектив рассмотрены особенности роста, половой репродукции и возобновления в разновысотных (780, 1020, 1250, 1440 и 1510 м над ур. м.) ценопопуляциях кедра сибирского на горе Мустаг (окрестности п. Шерегеш). Показано, что в нижних горных поясах, несмотря на вполне удовлетворительное состояние репродуктивной сферы и периодически высокие урожаи, возобновление кедра затруднено из-за конкурентных преимуществ подроста пихты. Климатические условия субальпийского пояса и подгольцового редколесья позволяют произрастать кедру и пихте без обострения их межвидовой конкуренции. Предполагается, что наблюдаемое умеренно влажное потепление климата будет способствовать сохранению кедровой формации в верхних горных поясах, поскольку улучшение температурного режима будет благоприятствовать не только росту, но и половой репродукции.

**Ключевые слова.** Возобновление, Горная Шория, половая репродукция, рост, *Pinus sibirica*.

**Summary.** In mountainous regions, climate humidity significantly influences the distribution of vegetation at altitude. In the moderately humid climate of Mountain Shoria, the fir formation with an admixture of Siberian stone pine dominates in the lower mountain belts; the upper limit of the forest is formed by fir and Siberian stone pine. With climate warming, changes in the nature of the distribution of stone pine formations in mountain belts are possible. To assess these prospects, the characteristics of growth, sexual reproduction and reforestation in different-altitude (780, 1020, 1250, 1440 and 1510 m above sea level) cenopopulations of Siberian stone pine on the Mustag mountain (the vicinity of Sheregesh) were considered. It has been shown that in the lower mountain belts, despite the completely satisfactory state of the sexual reproduction and periodically high seed crops, Siberian stone pine regeneration is difficult due to the competitive advantages of fir reforestation. The climatic conditions of the subalpine zone and upper forest limit allow stone pine and fir to grow without intensification their interspecific competition. It is assumed that the observed moderately humid climate warming will contribute to the preservation of the Siberian stone pine formation in the upper mountain zones, since an improvement in the temperature regime will favor not only growth, but also sexual reproduction.

**Key words.** Growth, Mountain Shoria, *Pinus sibirica*, reforestation, sexual reproduction.

**Введение.** В горных районах климатические изменения, связанные с глобальным потеплением, происходят быстрее, чем на равнинах и их воздействие на миграционные процессы у растительных видов заметнее (Körner, 2021; Thornton et al., 2021). Потепление уже проявилось в росте биомассы растений и колонизации площадей, ранее недоступных из-за вечной мерзлоты и ледников (Narozhniy, Zemtsov, 2011). Влажность климата также влияет на распределение высокогорной растительности по высотным поясам, поскольку количество осадков увеличивается с высотой. Например, в регионах с гумидным климатом это приводит к уменьшению абсолютных высот, пригодных для жизни растений (Thornton et al., 2021). Учитывая, что на юге Сибири происходит умеренно влажное потепление климата (Третий оценочный доклад ..., 2022), в ближайшие десятилетия прогнозируется увеличение площадей

подгольцовых редколесий и темнохвойной горной тайги (Парфенова, Чебакова, 2000). Эти тенденции уже прослеживаются в некоторых горных районах с циклонически влажным климатом, например, в Северо-Восточном Алтае (Парамонов и др., 2013). Территория Горной Шории также относится к избыточно влажной климатической фации (Поликарпов и др., 1986). Верхняя граница леса в этом регионе располагается на небольших высотах – 1300–1500 м над ур. м. В нижних горных поясах доминирует черневая тайга с преобладанием в древостое пихты и осины (Куминова, 1950). Кедр сибирский присутствует в качестве сопутствующей породы. По мере увеличения высоты произрастания доля кедрового древостоя постепенно увеличивается и верхняя граница леса в этом регионе представлена пихтовой и кедровой формацией (Куминова, 1950).

Сведений в литературе относительно роста и половой репродукции кедрового древостоя (*Pinus sibirica* Du Tour) в Горной Шории практически нет. Единичные публикации касаются лишь его возобновления и только в поясе черневой тайги. Основным результатом этих исследований явилось представление о преобладающей роли пихты в лесообразовательном процессе. Кедр сибирский занимает подчиненное положение: под пологом леса он присутствует в качестве подростка, а до взрослого состояния доживают лишь единичные деревья, причем только на открытых участках, появляющихся в результате рубок или пожаров (Сергеев, Трефилкин, 2004; Сташкевич и др., 2013). Отмечается также, что с конца прошлого века количество кедрового подростка в черневой тайге сократилось, при этом количество пихтового заметно не изменилось (Сташкевич и др., 2013). То есть, в нижних горных поясах современные климатические тенденции способствуют усилению позиций пихтовой формации и ослаблению кедровой. Как эти процессы происходят в высокогорье – на данный момент неизвестно. Поэтому цель настоящего исследования состояла в анализе роста, плодоношения и возобновления кедрового древостоя в разновысотных ценопопуляциях Горной Шории. Анализируются также перспективы динамики границ распространения кедрового древостоя при сохранении современной климатической тенденции ко влажному потеплению.

**Материалы и методы.** Район исследования – юго-западный склон г. Мустаг, вблизи п. Шерегеш. Средняя годовая температура этого района +1,2 °С, количество осадков – 1588 мм/год. Исследованы 5 ценопопуляций (ЦП) с участием кедрового древостоя (рис. 1).

ЦП №1 (780 м над ур. м.) – осиново-пихтовый широколиственный лес с примесью березы (*Betula pendula* Roth) и кедрового древостоя (*P. sibirica*), относится к подполюсу черневой тайги. Возраст деревьев кедрового древостоя – 250–350 лет, высота 27–40 м, диаметр ствола 69–95 см. ЦП №2 (1020 м над ур. м.) – кедрово-пихтовый баданово-осоковый лес с примесью березы, относится к подполюсу нагорных пихтовых лесов. Возраст

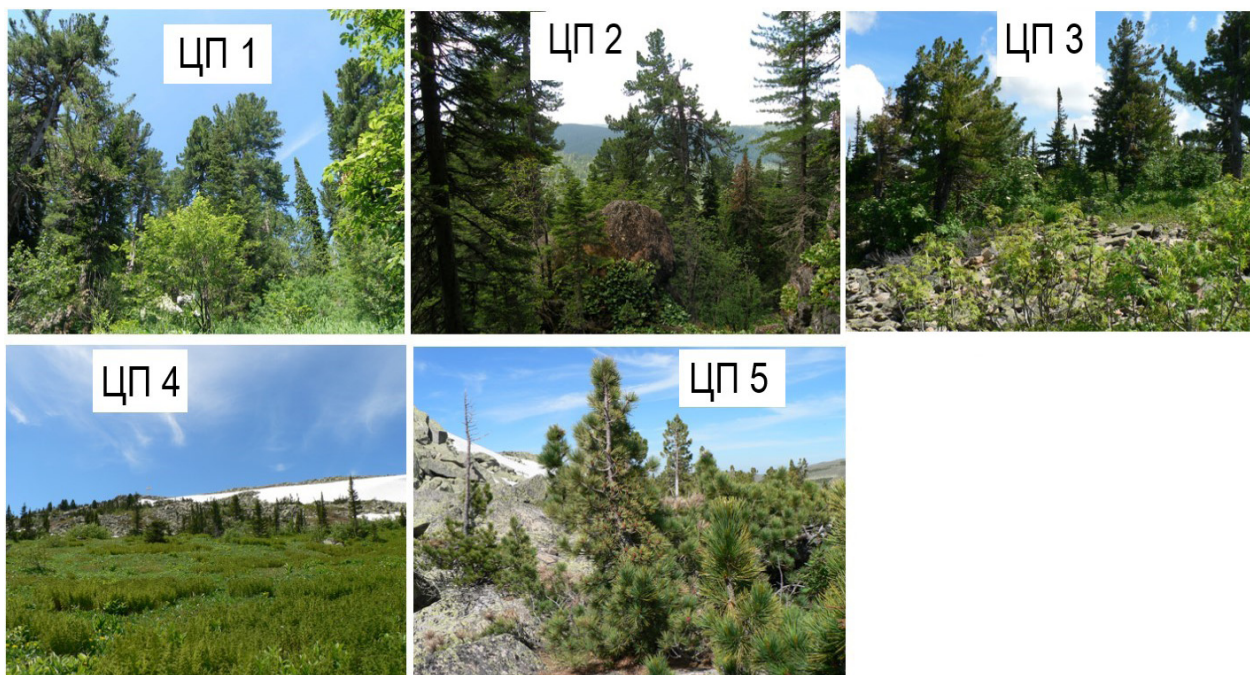


Рис. 1. Ценопопуляции высотного экологического профиля г. Мустаг.

деревьев кедра – 220–270 лет, высота 22–26 м, диаметр ствола 61–77 см. ЦП №3 (1250 м над ур. м.) – пихтово-кедровое редколесье среди альпийского лугового разнотравья, относится к подполюсу субальпийских лугов. Возраст деревьев кедра – 120–190 лет, высота 10–16 м, диаметр ствола 31–47 см. ЦП №4 (1440 м над ур. м.) – пихтово-кедровое криволесье с примесью можжевельника, является верхней границей леса в данном районе, поскольку выше располагаются голые скалы и каменистые осыпи. Возраст деревьев кедра – 60–190 лет, высота – 3–6 м, диаметр ствола – 25–35 см. ЦП №5 (1510 м над ур. м.) расположена среди скал и каменистых осыпей. На этой высоте встречаются небольшие группы деревьев кедра стланиковой формы, можжевельник сибирский (*Juniperus sibirica* Burgsd.) и единичные деревья пихты (*Abies sibirica* Ledeb.). Деревья кедра представлены широким возрастным спектром от однолетних сеянцев, до генеративных 200-летних и квазисенильных экземпляров.

Материал собран в 2021 г. На каждой пробной площади с 20–25 деревьев взяты: (1) керны для определения возраста деревьев и оценки уровня радиального роста, (2) по 2–5 ветви из женского генеративного яруса кроны, (3) по 5–10 ветвей из мужского яруса для анализа состояния половой репродукции. Для анализа возобновления на каждой пробной площади делали пересчет молодых деревьев кедра и пихты на примере двух небольших площадок 10×10 м.

**Результаты и их обсуждение. Рост деревьев.** Интегральным показателем уровня вегетативного роста является ширина кольца ксилемы. Поскольку одной из задач данной работы являлась оценка тенденций роста деревьев и их реакции на климатические изменения, мы провели сравнительный анализ ширины кольца ксилемы всех модельных деревьев за два периода – до (1950–1980 гг.) и после начала потепления (1981–2021 гг.). У абсолютного большинства деревьев к середине прошлого века наметилась выраженная тенденция к возрастному снижению роста. Она продолжилась на всем протяжении периода с 1950 по 1980 г. Однако после 1980 г. преобладающей тенденцией стало увеличение прироста. Ширина кольца ксилемы увеличилась на всех абсолютных высотах: в самой верхней ценопопуляции кольцо ксилемы стало шире на 32 % (с 0,092 до 0,136 мм/год; достоверно при  $P \leq 0,05$ ), в нижней – на 7 % (рис. 2).

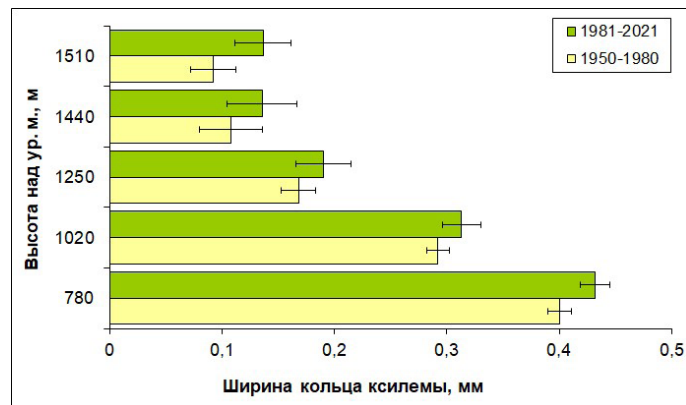


Рис. 2. Ширина кольца ксилемы деревьев кедра сибирского в районе с гумидным климатом до (1950–1981 гг.) и после начала потепления (1981–2021 гг.). Баррами обозначена ошибка среднего значения.

**Половая репродукция.** Анализ динамики заложения женских (макростробилов) шишек в нижней части экологического профиля (780–1250 м) показал, что в период с 90-х годов прошлого столетия по настоящее время заметных изменений в количестве закладываемых на побеге шишек не наблюдается (рис. 3). Есть даже небольшая тенденция к их снижению, что может быть связано с возрастной деградацией анализируемого поколения кедра. Вблизи границы распространения (1440–1510 м) наблюдается едва выраженное увеличение числа заложившихся шишек. Аналогичная тенденция наблюдается и по числу созревших шишек: в нижней части профиля тенденции нулевые, в верхней – слабо положительные. Мы предполагаем, что в нижних горных поясах деревья находятся в благоприятных температурных условиях, которые в целом не ограничивают генеративный морфогенез. В черневом поясе урожайные годы случаются более-менее регулярно – раз в 3–4 года на побеге созревает примерно три шишки. В субальпийском подполюсе (1250 м) интервал между относительно урожайными годами, когда созревает около двух шишек на побеге, увеличивается до 6 лет. На границе леса урожай зрелых

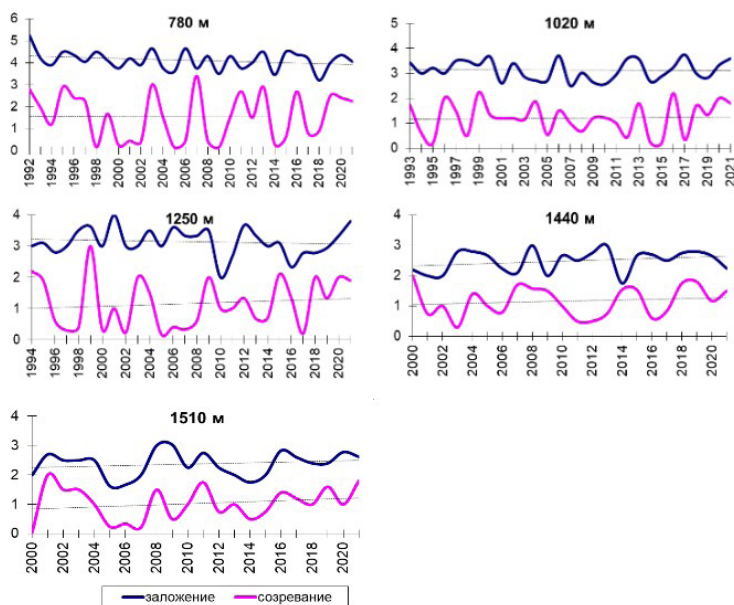


Рис. 3. Динамика заложения и созревания женских шишек в разновысотных ценопопуляциях гумидного района.

в низкогорных ценопопуляциях до 30 % в высокогорных. Тем не менее, можно сказать, что деревья высокогорных ценопопуляций участвуют в половом процессе на пыльцевом уровне.

шишек совсем небольшой – 1–2 шишки на побег, и созревают они раз в 8–10 лет.

В отличие от более изученной женской репродуктивной сферы, особенности мужского цветения кедра сибирского в связи с высотной поясностью в горах ранее не рассматривались. Наши исследования показали, что в последние 20 лет заметных тенденций по изменению числа микростробиллов на мужских побегах не наблюдается (рис. 4). На верхней границе, напротив, отмечена положительная тенденция, связанная, по-видимому, с общим ростом теплообеспеченности. Анализ соотношения метамеров мужского побега – микростробиллов, брахибластов и ауксибластов, показал, что вдоль по высотному градиенту уменьшается сумма всех метамеров побега. Доля микростробиллов сокращается от 44 %

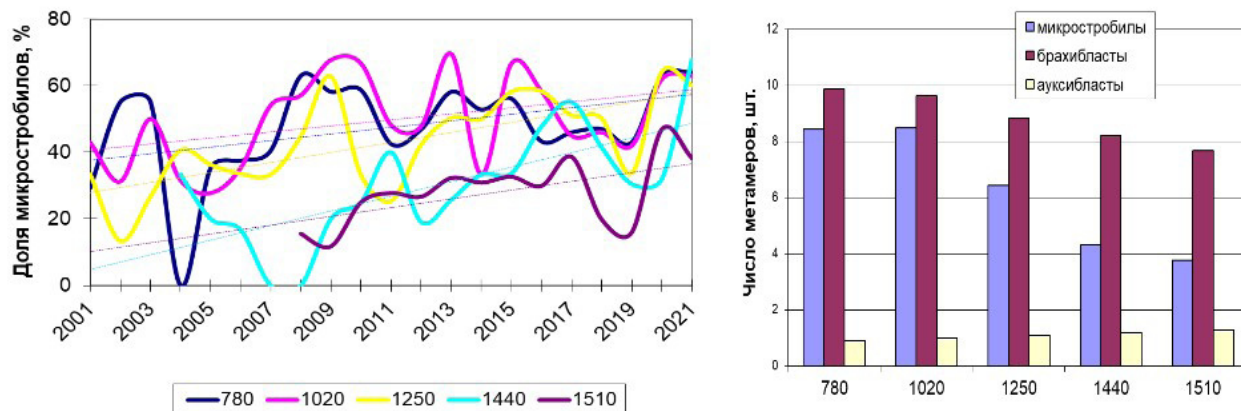


Рис. 4. Динамика заложения микростробиллов (слева) и соотношение метамеров (справа) на мужских побегах кедра сибирского разновысотных ценопопуляций.

**Возобновление.** Во всех исследованных ценопопуляциях, за исключением самой верхней, пихтовый подрост доминирует и по численности, и по разнообразию возрастных состояний. Появление более многочисленного кедрового подроста на самой верхней пробной площади вряд ли свидетельствует о расширении ареала кедр и о продвижении лесной границы вверх в данном районе. Климатические условия субальпийского пояса (1250 м) и подгольцового редколесья (1440 м) позволяют произрастать кедр и пихте без обострения их межвидовой конкуренции, но утверждать, что кедровая формация активно расширяет свой ареал в высокогорье Горной Шории неправомерно. Скорее всего, влажное потепление будет способствовать увеличению ростовой активности кедр, произрастающего как в субальпийском поясе, так и в экстремальных условиях верхней границы распространения, где даже незначительное улучшение температурного режима будет благоприятствовать не только росту, но и половой репродукции.

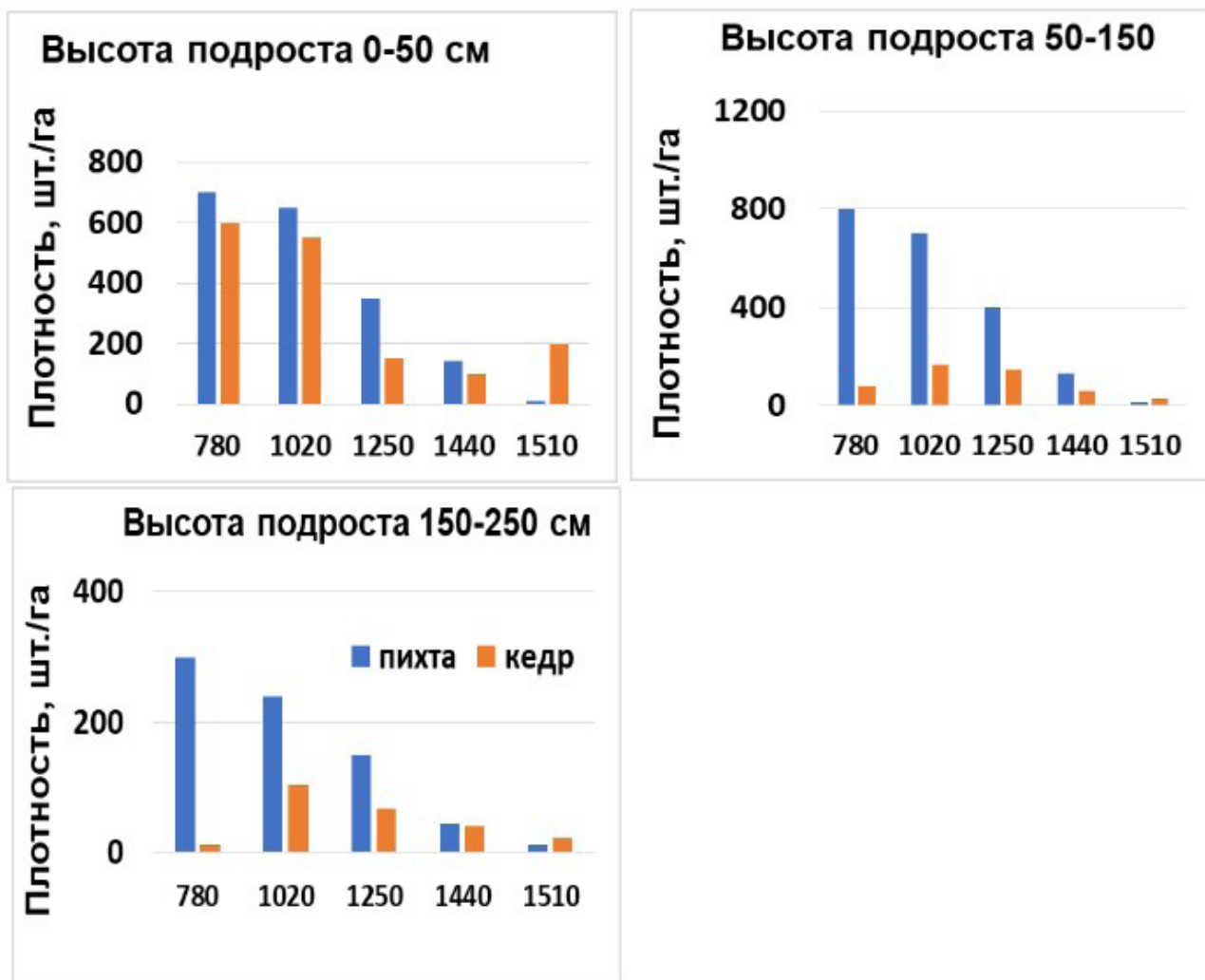


Рис. 5. Плотность подроста кедра и пихты в ценопопуляциях высотного экологического профиля в районе с гумидным климатом.

**Заключение.** Полученные результаты показывают, что рост и половая репродукция деревьев кедра сибирского во всех исследованных разновысотных ценопопуляциях находятся во вполне удовлетворительном состоянии и ожидать в ближайшем будущем каких-то кардинальных изменений вряд ли стоит. Однако границы распространения кедра и его ближайшего конкурента – пихты, находятся в движении, чему способствуют климатические изменения. По нашему мнению, основным драйвером динамики границ станет не ограничение/усиление роста и репродукции взрослых деревьев кедра или пихты, а скорость заселения подростом новых рубежей на верхней границе распространения и конкурентных преимуществ каждого вида на уже занятых территориях. В новом климате кедр, по-видимому, будет уступать свои позиции во всех горных поясах: в верхних поясах расселению пихты будет способствовать потепление, в нижних она будет доминировать благодаря увеличению влажности. Согласно нашим результатам, можно предположить, что во всех горных поясах останутся взрослые экземпляры кедра, которые там поселились при холодном климатическом цикле. Несмотря на вполне удовлетворительное состояние репродуктивной сферы и периодически высокие урожаи, возобновление кедра будет затруднено из-за усиления конкурентных преимуществ подростом пихты. Высокий и густой напочвенный покров будет препятствовать расселению кедра в нижних и средних горных поясах. В верхних поясах влажное потепление также будет способствовать появлению подростом пихты благодаря продвижению вверх альпийских лугов и формированию благоприятных почвенных условий, усилению плодородия и мощности почвы. Единственной экологической нишей, где кедр будет сохранять свои позиции – это небольшие по площади каменистые участки среди горных лесов (останцы) или каменистые осыпи выше современной верхней границы леса. Сюда семена кедра будут продолжать поступать благодаря деятельности кедровки.

**Благодарности.** Исследование поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (госзадание ИМКЭС СО РАН, рег. номер 1022042600048-9-1.5.1).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Куминова А. В.** Растительность Кемеровской области. – Новосибирск: АН СССР, 1950. – 166 с.
- Парамонов Е. Г., Ключников М. В., Куделя В. А.** Черневые леса Западной Сибири. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2013. – 241 с.
- Парфенова Е. И., Чебакова Н. М.** Возможные изменения растительности Горного Алтая при потеплении климата и составление прогнозных карт // Геоботаническое картографирование. 1998–2000, 2000. – С. 26–31. DOI: 10.31111/geobotmap/1998-2000.26
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И.** Климат и горные леса Южной Сибири. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1986. – 224 с.
- Сергеев В. Е., Трефилкин А. В.** Естественное возобновление кедра сибирского под пологом материнских древостоев в условиях Горной Шории (Кемеровская область) // Хвойные бореальной зоны, 2004. – Вып. 2. – С. 84–87.
- Сташкевич Н. Ю., Данилина Д. М., Сенашова В. А.** Оценка состояния подроста *Pinus sibirica* Du Tour и *Abies sibirica* Ledeb. в смешанных производных лесах черневого пояса Западного Саяна // Вестник КРАСГАУ, 2013. – № 9. – С. 145–150.
- Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации* / под ред. В. М. Катцова; Росгидромет. – СПб: Наукоемкие технологии, 2022. – 676 с. URL: <https://cc.voeikovmgo.ru/images/dokumenty/2022/od3.pdf>
- Körner Ch.** 'Fading of the temperature-growth coupling' in treeline trees reflects a conceptual bias // *Global Change Biology*, 2021. – Vol. 27, iss. 17. – P. 3951–3952. DOI: 10.1111/gcb.15730
- Narozhniy Yu. K., Zemtsov V. A.** Current State of the Altai Glaciers (Russia) and Trends Over the Period of Instrumental Observations 1952-2008 // *AMBIO*, 2011. – Vol. 40. – P. 575–588.
- Thornton J. M., Palazzi E., Pepin N. C., Cristofanelli P., Essery R., Kotlarski S., Giuliani G., Guigoz Y., Kulonen A., Pritchard D., Li X., Fowler H. J., Randin C. F., Shahgedanova M., Steinbacher M., Zebisch M., Adler C.** Toward a definition of Essential Mountain Climate Variables // *One Earth*, 2021. – Vol. 4(6) – P. 805–827. DOI: 10.1016/j.oneear.2021.05.005