

Плодоношение кедровых сосен на юге Западной Сибири: результаты 30-летних наблюдений

С. Н. ГОРОШКЕВИЧ, С. Н. ВЕЛИСЕВИЧ, Е. А. ЖУК, Г. В. ВАСИЛЬЕВА

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055, Томск, просп. Академический, 10/3
E-mail: galina_biology@mail.ru

Статья поступила 16.12.2021

После доработки 18.12.2021

Принята к печати 20.12.2021

АННОТАЦИЯ

На природных и экспериментальных (клоновые архивы, испытательные культуры) объектах изучена структура репродуктивной функции у четырех видов и многих географических экотипов кедровых сосен. У кедра сибирского на юге лесной зоны в Западной Сибири динамика плодоношения определяется погодными условиями в год опыления. Семенная продуктивность снижается из-за поздних весенних заморозков и повышенных температур в сентябре. В течение последних 30 лет направленное изменение этих факторов определило существенное снижение плодоношения. Продуктивность и устойчивость видов и географических экотипов кедровых сосен определяются соответствием их потребности в тепле климату места испытания. В условиях изменения климата местный экотип по росту и плодоношению нередко уступает более теплолюбивым видам и экотипам.

Ключевые слова: кедровые сосны, плодоношение, климат, экотипы.

Примерно из 12 млн км² совокупного ареала кедровых сосен около 11 млн км² (более 90 %) приходится на Россию, главным образом ее азиатскую часть. Кедровые леса – это, бесспорно, самые сложные и самые продуктивные из сибирских и дальневосточных экосистем, национальное богатство и национальная гордость России.

Кедр сибирский (*P. sibirica* Du Tour) распространен на крайнем северо-востоке Европейской России, Урале, в лесной зоне Сибири. Климат в естественном ареале умеренно континентальный сибирского типа. На равнине это природные зоны от лесотундры до южной границы тайги, в горах Южной Сибири – весь лесной пояс вплоть до верхней границы леса.

Кедр европейский (*P. cembra* L.) встречается в Альпах и Карпатах. Это мягкий океанический климат Западной и Средней Европы, но в его относительно жестком (горно-таежном) варианте.

Ареал кедра корейского (*P. koraiensis* Siebold & Zucc.) включает Дальний Восток России – Приамурье и Приморье. Это муссонный климат в его умеренном варианте: смешанные леса и нижняя половина пояса хвойных лесов.

Кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel) занимает Прибайкалье и Забайкалье, Якутию (юг и северо-восток) и весь Дальний Восток России. Климатический ареал обширный: от субарктического до лесостепного, от резко-континентального до океанического. Вид

распространен в субарктике и субальпийском поясе гор, но встречается также на тихоокеанском побережье.

Динамика плодоношения хвойных имеет большое значение для экосистем, так как семена являются не только средством возобновления этих видов, но и кормом для многих лесных животных. По влиянию погодных условий на плодоношение лесных древесных растений существует обширная научная литература, однако в ней много противоречий и разногласий [Burns, 2012; Crone, Rapp, 2014]. Кедровые сосны занимают особое место среди бореальных видов лесных древесных растений в значительной мере из-за своей “орехоплодности”. Анализу динамики их плодоношения в связи с динамикой погодных условий посвящено много исследований [Некрасова, 1972; Ирошников, 1974; Воробьев, 1983; Третьякова, 1990]. Эти публикации также изобилуют разногласиями, хотя и относятся к одному виду. К тому же все они основаны на наблюдениях в период относительно стабильного климата, до 1990 г. Наш ряд наблюдений относится уже к современному, меняющемуся климату.

В связи с неоднородностью климатических условий на протяжении ареала каждый вид лесных деревьев состоит из географических экотипов. Это явление хорошо изучено на примере климатической обусловленности роста, продуктивности и устойчивости [Oleksyn et al., 1992]. О половой репродукции экотипов в ее соотношении с ростом известно гораздо меньше [Zhuk, Goroshkevich, 2018]. Между тем именно последнее представляется главным фактором успеха при конструктивном использовании экотипов в селекции. Нами проведены десятки экспедиций и создана почти полная коллекция географических экотипов в виде испытательных культур и прививок.

Цель настоящей статьи – на основе 30-летних наблюдений исследовать влияние климатических факторов на плодоношение кедровых сосен, включая их реакцию на изменения природной среды, и сформулировать некоторые предложения по их дальнейшему использованию на юге Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Настоящая статья обобщает результаты многолетних наблюдений. Все использован-

ные объекты и методы уже описаны в предшествующих публикациях [Горошкевич, 2017; Жук, Горошкевич, 2017]. Непосредственно в природе мы наблюдали за плодоношением лишь в Нижне-Сеченовском припоселковом кедровнике, в 20 км к юго-западу от Томска [Горошкевич, 2008, 2021]. Остальные объекты исследования – многочисленные природные популяции кедровых сосен от европейских гор (Альпы и Карпаты) до Курильских островов и от полярного круга до южных границ России – изучались опосредованно, *ex situ*, на примере семенного и/или вегетативного потомства, выращенного на Научном стационаре “Кедр” ИМКЭС СО РАН [Zhuk, Goroshkevich, 2018].

РЕЗУЛЬТАТЫ

По 30-летним (с 1990 г.) наблюдениям в Нижне-Сеченовском кедровнике среднее число шишек на дереве варьировалось от 0 до 740 шт. (рис. 1). Частота низкой продукции шишек (менее 100 шт. на дерево) была примерно одинаковой на всем протяжении периода наблюдений, более 600 шт. на дерево было отмечено лишь до 2007 г., после чего число шишек ни разу не превысило 500 шт. Поэтому на протяжении 30-летнего периода наблюдений сначала проявилась, а затем усилилась тенденция к сокращению среднего числа шишек: в первое десятилетие – 358, во второе – 343, в третье – 243 шт. на дерево.

Число шишек в год t не зависело от числа шишек в год их заложения $t-2$ ($r = -0,07$). Число шишек в год их опыления ($t-1$) и суммарное число шишек за два предшествующих года ($t-2 + t-1$) также почти не влияли на число шишек в год t ($r = -0,26$ и $r = -0,30$ соответственно). В год заложения ($t-2$) и в год созревания (t) ни один из использованных климатических показателей не влиял на число шишек в год t . В год опыления шишек ($t-1$) все суммы осадков, сумма эффективных температур (среднесуточных выше 5 °C) за год, средние температуры по месяцам – с апреля по август, средние температуры по декадам – с апреля по сентябрь не влияли на число шишек в год t .

Главным фактором, определявшим погодичную динамику продукции шишек, были поздние весенние заморозки в год опыления

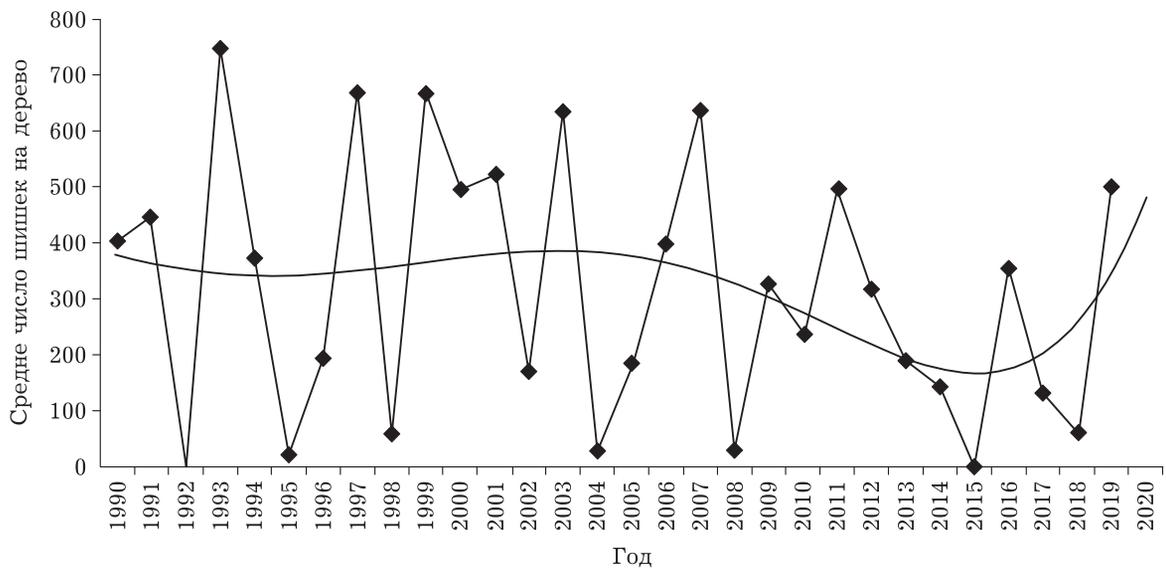


Рис. 1. Динамика плодоношения кедра сибирского: среднее число шишек на дерево (ломаная линия) и аппроксимация пятой степени (плавная линия)

($t-1$). Мороз с температурой от $-4,6$ до $-6,0$ °С был лишь однажды за 30 лет (в 1994 г.) при накоплении большой (81 °С) суммы эффективных температур. Это определило очень низкую (24 шт. на дерево) продукцию шишек в 1995 г. Во все остальные годы последний такой мороз отмечался при накоплении суммы температур менее 50 °С. Он совершенно не влиял на продукцию шишек в следующем году.

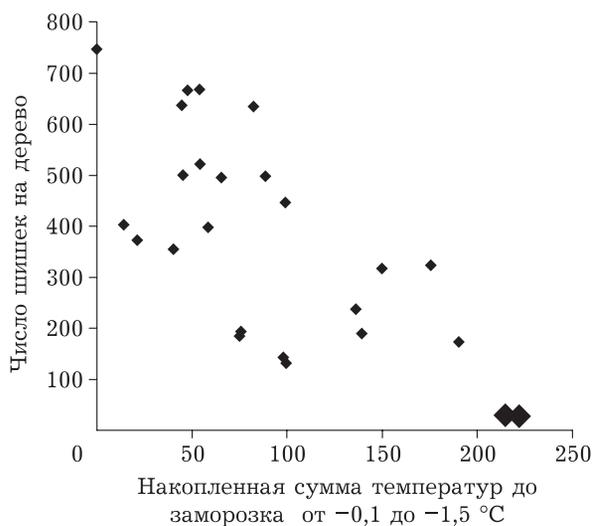


Рис. 2. Связь между числом шишек и суммой температур выше 5 °С до весеннего заморозка от $-0,1$ до $-1,5$ °С в год опыления. Большие маркеры указывают на год без плодоношения или с очень низким урожаем шишек, которые объясняются данным погодным фактором

Мороз с температурой от $-3,1$ до $-4,5$ °С трижды за 29 лет (в 1991, 1997 и 2017 гг.) наблюдался при накоплении большой (179, 141 и 132 °С соответственно) суммы эффективных температур. Это определило полное отсутствие или очень низкую (0, 58 и 59 шт. на дерево) продукцию шишек в 1991, 1998 и 2018 гг. соответственно. Во все остальные годы последний такой мороз фиксировался при накоплении суммы эффективных температур менее 63 °С. Он совершенно не влиял на продукцию шишек в следующем году.

Мороз с температурой от $-1,6$ до $-3,0$ °С лишь однажды за 26 лет (в 2014 г.) случился при накоплении большой (131 °С) суммы эффективных температур. Это определило полное отсутствие шишек в 2015 г. Во все остальные годы последний такой мороз отмечен при накоплении суммы эффективных температур менее 100 °С. Он совершенно не влиял на продукцию шишек в следующем году.

Мороз с температурой от $-0,1$ до $-1,5$ °С дважды за 25 лет (в 2003 и 2007 гг.) фиксировался при накоплении большой (222 и 215 °С соответственно) суммы эффективных температур (рис. 2). Это определило очень низкую (28 и 30 шт. на дерево) продукцию шишек в 2004 и 2008 гг. соответственно. В отличие от заморозков с температурой от $-1,6$ до $-6,0$ °С, заморозок с температурой от $-0,1$ до $-1,5$ °С не действовал по принципу “все или ничего”. В выборке из 25 лет он значительно влиял на чис-

ло шишек в следующем году. Чем выше была сумма температур, при которой он случался, тем меньше было число шишек ($r = -0,71$). Этим фактором объяснялась низкая (менее 250 шт. на дерево) продукция шишек в 3 года из 7 (2001, 2011, 2012 гг.). Наоборот, максимальное за все 30 лет число шишек (747 шт. на дерево) сформировалось в 1993 г., потому что в год цветения данной генерации после первого дня со средней температурой выше $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$ не было ни одного весеннего заморозка.

Последний значимый фактор продукции шишек – средняя температура сентября в год цветения. С ее увеличением число шишек в следующем году существенно снижалось ($r = -0,63^*$, рис. 3). После годов с очень теплым (выше $11\text{ }^{\circ}\text{C}$) сентябрем продукция шишек была низкой, не выше 200 шт. на дерево (2012 и 2016 гг.). Наоборот, всем трем годам с максимальным числом шишек на дерево (более 650 шт.) предшествовал очень холодный сентябрь со средней температурой менее $7\text{ }^{\circ}\text{C}$ (2003, 2007 и 2009 гг.).

Качество шишек в погодичной динамике тесно связано с их количеством: с увеличением числа шишек на дереве число полных семян в шишке закономерно увеличивается ($r = 0,75$). Имея тесную зависимость от числа шишек на дереве, признаки, характеризующие потери семян и семяпочек на разных стадиях развития, не могли не быть тесно связаны и между собой. Если развитие данной генерации шишек “не задалось” с самого начала, то потери были высокими на всех без исключения этапах.

Выше было показано, что заметное снижение числа созревающих шишек во второй половине периода наших наблюдений объясняется не повышением частоты лет с очень низкой продукцией шишек, а полным отсутствием лет с высокой продукцией шишек. Анализ динамики тех перечисленных выше климатических элементов, которые влияют на плодоношение, позволил объяснить этот факт. Оба фактора, не исключаящие плодоношение, но существенно снижающие его, показали выраженный тренд. За первые 15 лет слабые (от $-0,1$ до $-1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$) весенние заморозки при сумме эффективных температур выше $130\text{ }^{\circ}\text{C}$ случались 3 раза, а за последние 15 лет – 8 раз. За первые 18 лет, до 2006 г., когда в последний раз была высокая продукция ши-

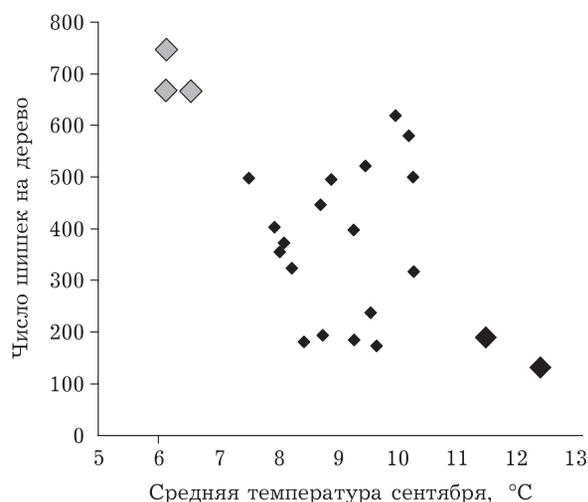


Рис. 3. Связь между числом шишек и средней температурой сентября в год опыления. Большие черные маркеры указывают на год без плодоношения или с очень низким урожаем шишек, большие серые маркеры отмечают годы с обильным урожаем, которые объясняются данным погодным фактором

шек, средняя температура сентября лишь 4 раза была выше $10\text{ }^{\circ}\text{C}$, а за последние 12 лет она была выше $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 6 раз, т. е. в среднем раз в два года. Следовательно, существенное снижение плодоношения произошло явно из-за изменения этих двух климатических факторов.

По результатам 25-летних наблюдений, в первые 10–15 лет северные и промежуточные экотипы кедра сибирского имели наиболее интенсивное плодоношение, но это превосходство оказалось временным за счет того, что они очень рано достигли сначала онтогенетического пика приростов, а затем и пика плодоношения. В возрасте 15–25 лет преимущество по репродуктивным признакам получили южные и средне-восточные экотипы, которые ранее были больше ориентированы на интенсивный вегетативный рост (рис. 4).

Два экотипа – Абаза (нижняя часть лесного пояса) и Тайшет (южная тайга Средней Сибири) – имели наилучшие показатели роста и семеношения, однако они позже других вступили в фазу репродукции. Отличные показатели роста имел также экотип из Южного Прибайкалья, плодоношение которого при этом было ниже среднего. Местный экотип имел средние показатели роста и репродукции. Важнейшим фактором различий между экотипами по росту и плодоношению, значение которого увеличивалось

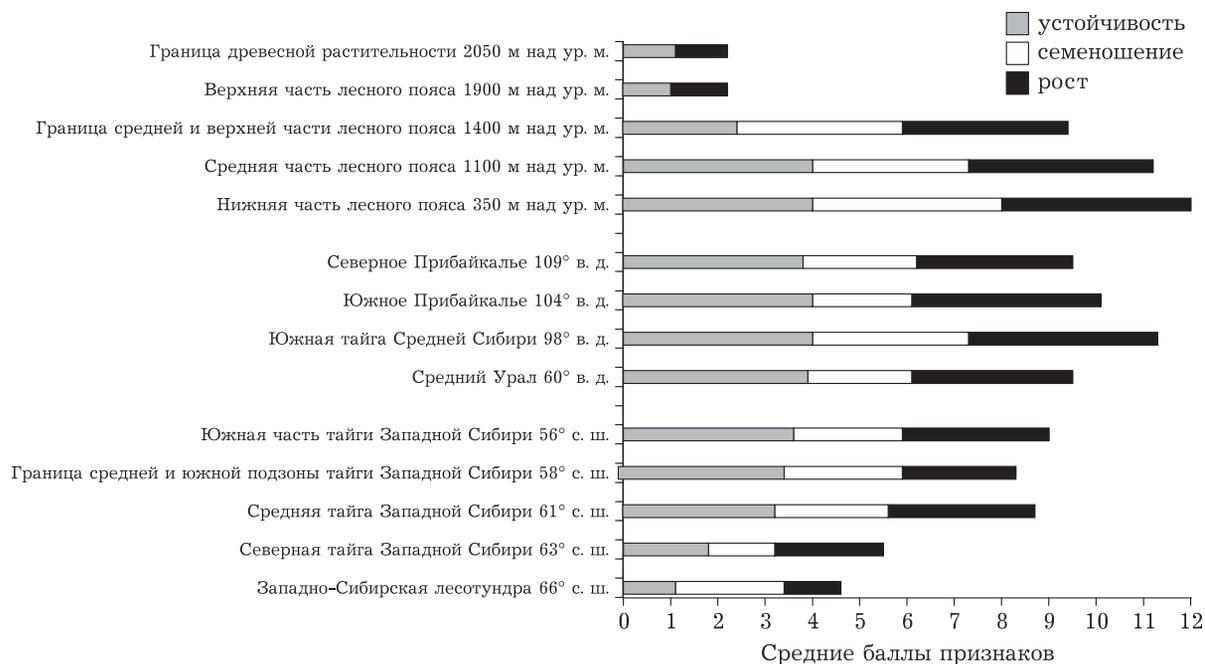


Рис. 4. Оценка роста, семеношения и устойчивости к патогенам у клонов географических и высотных экотипов кедров сибирского

с возрастом деревьев, была устойчивость к болезням и вредителям. Экотипы с медленным ростом (северные, высокогорные, восточные) повреждались сильно, экотипы с быстрым ростом – слабо.

В 2019 г. проведен анализ плодоношения у 24-летних клонов из 5 широтных, 4 долготных и 5 высотных экотипов кедров сибирского. Среднее число шишек на дереве у широтных и долготных экотипов не превышало 18, у северных экотипов – не более 6. Высокогорный экотип вообще не имел шишек, у экотипа из верхней части лесного пояса несколько клонов имели единичные шишки, остальные высотные экотипы имели обильное плодоношение. Одной из очевидных причин почти полного отсутствия плодоношения у высокогорных экотипов и сниженного плодоношения у северных экотипов является их сильная повреждаемость насекомыми-вредителями и грибными болезнями.

Анализ лучшего за последние 10 лет урожая шишек 2019 г. показал, что большинство селективируемых признаков (число развитых семян в шишке, число полных семян в шишке, масса одного полного семени, масса всех полных семян в шишке) имело максимальное значение у экотипов из более теплого, чем местный, климата: выше, чем у местно-

го экотипа, и значительно выше, чем у северных, восточных и высокогорных экотипов. Эти же экотипы из регионов с максимальной теплообеспеченностью в условиях меняющегося климата превосходят местный экотип общей вегетативной и общей семенной продуктивности в 20–25-летнем возрасте. Полученные данные подтверждают актуальность использования этих экотипов для плантационного выращивания кедров на юге лесной зоны в Западной Сибири.

Евроазиатские виды кедровых сосен представлены на стационаре семенным и вегетативным потомством многих природных популяций (экотипов). Рассмотрим результаты испытаний экзотических видов в сравнении с местным.

У кедров европейского роста побегов начинался на 2–3, заканчивался на 3–4 дня позже, чем у кедров сибирского. Кедр европейский показал себя абсолютно устойчивым к западно-сибирскому климату. Различий между экотипами в этом отношении не найдено. Устойчивыми были все, включая самый южный (Италия, Доломитовые Альпы). Устойчивость к болезням и вредителям была в среднем чуть выше, чем у местного (томского) экотипа кедров сибирского. По росту кедр европейский был похож на лучшие в этом отношении

(Урал, низкогорье Алтая и Саян) экотипы кедров сибирского. В плодоношение кедр европейский вступал поздно, оно не было обильным. Цветение происходило примерно в то же время, что и у кедров сибирского. Шишки созревали в среднем на неделю позже.

Кедр европейский заметно отличался от кедров сибирского по внешнему виду: крона примерно на 20 % уже за счет более острого отхождения ветвей от ствола, цвет хвои темнее и заметно сдвинут в сизый оттенок. Этот вид может быть широко использован на юге Западной Сибири как декоративное ландшафтное дерево. Кроме того, он заслуживает испытания как вид для плантационных культур.

Кедровый стланник из-за своей уникальной жизненной формы (стелющееся дерево с активным предзимним полеганием стволов-ветвей) на юге Западной Сибири имел абсолютную зимостойкость. Рост побегов в среднем начинался на 2–3, заканчивался на 4–5 дней раньше, чем у кедров сибирского. Из-за раннего начала роста кедровый стланник раз в 3–4 года повреждался весенними заморозками. Рост очень медленный по сравнению с прямостоячими видами. В плодоношение вступал поздно, в возрасте 20–25 лет. Цветение происходило на 3–5 дней раньше, чем у кедров сибирского, шишки созревали на неделю раньше. Устойчивость к болезням и вредителям была заметно выше, чем у местного вида.

Различия между экотипами по устойчивости, росту и плодоношению очень большие. Если сравнить крайние варианты, сибирский субальпийский экотип с прибрежным тихоокеанским, то в 20-летнем возрасте последний на порядок превосходил первый по вегетативной продуктивности. Наиболее перспективными для юга Западной Сибири показали себя дальневосточные экотипы из регионов с высокой теплообеспеченностью. Весной они начинали рост на несколько дней позже сибирских экотипов, поэтому почти не повреждались весенними заморозками. Кроме того, экотипы из океанического климата (Камчатка, Курилы) имели яркую голубую хвою и высокую общую декоративность. В целом, кедровый стланник как замечательный декоративный ландшафтный вид заслуживает максимально широкого использования на юге Западной Сибири.

У кедров корейского рост побегов начинался на неделю позже и заканчивался на две недели позже, чем у кедров сибирского. Поэтому весенними заморозками он совершенно не повреждался, но осенью его побеги не всегда успевали должным образом одревеснеть. У семенного потомства южных экотипов (юг Приморья, Корея) раз в два года повреждалась хвоя, раз в пять лет – однолетние побеги, раз в 10 лет – 2–3-летние ветви. Эти экотипы не рекомендуется использовать на юге Западной Сибири. Северные экотипы (Приамурье) повреждались сибирскими климатическими факторами значительно реже. Они сильно отличались от кедров сибирского по внешнему виду (шире крона, ярче хвоя) и вполне могут быть использованы в ландшафтном строительстве.

Еще выше (близка к абсолютной) устойчивость прививок кедров корейского на подвое кедров сибирского, выполненных черенками со зрелых деревьев северных экотипов. Они не только хорошо растут, но и обильно и регулярно плодоносят. Если у кедров сибирского в последние 10–15 лет даже один хороший урожай шишек – редкое событие, то у кедров корейского они бывают два и даже три года подряд. В возрасте 25 лет (2020 г.) число шишек на некоторых деревьях достигало 100 шт. В селекции кедровых сосен ключевыми признаками являются число полных семян в шишке и масса одного полного семени. Между этими признаками есть тесная обратная связь: с увеличением одного другой уменьшается. Понятно почему. Если шишка плотно набита семенами, возможности для роста семян ограничены. Когда в шишке есть “пробелы” (не под каждой чешуей расположено по два полноценных семени), такие возможности появляются. Эта закономерность отлично видна на приведенном рис. 5, где две шкалы отражают диапазон разнообразия двух ключевых признаков, а каждая точка – отдельный образец семян. По числу семян наши клоны уступают только образцу с крайнего запада ареала (Еврейская АО), по массе одного полного семени заметно превосходят все природные образцы. Удивительный результат: в Сибири кедров корейскому живется лучше, а семеношение у него выше, чем в пределах ареала.

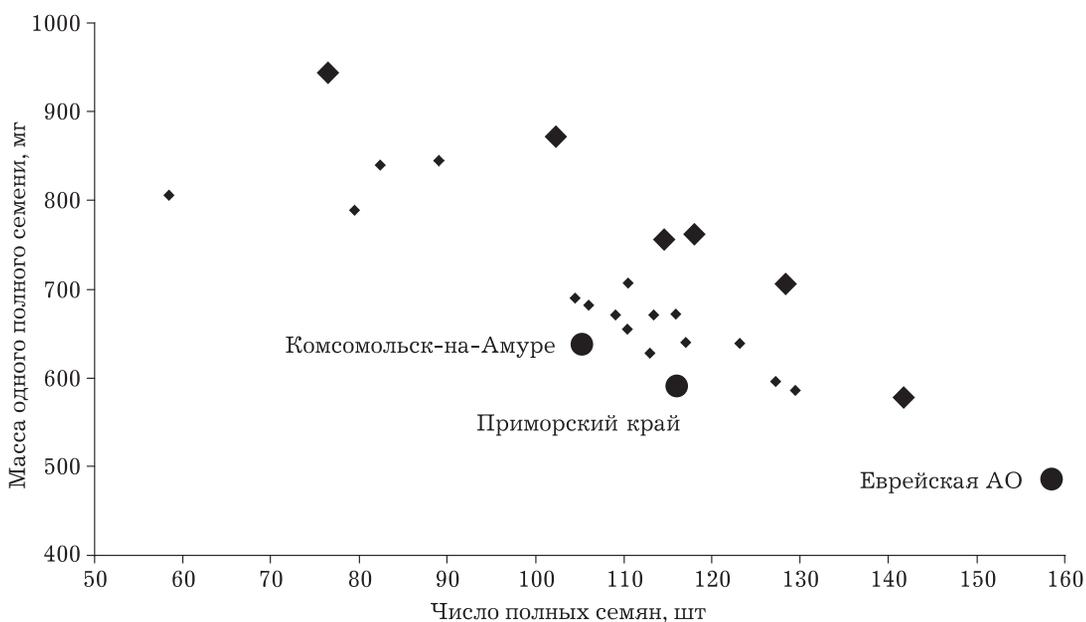


Рис. 5. Качество шишек и семян кедр корейского. Кружки – образцы из разных локаций в природном ареале кедр корейского (урожай 2020 г., сборный образец со многих деревьев), ромбики – клоны с нашей плантации, в том числе крупные ромбики – лучшие клоны

ОБСУЖДЕНИЕ

Нестабильность плодоношения в погодичной динамике – это обычное свойство очень многих многолетних растений, которое несколько не мешает их успешному воспроизводству [Schauber et al., 2002]. Для тех растений, семена которых входят в трофические цепи экосистем, т. е. используются животными в качестве корма, регулярное плодоношение существенно затрудняет воспроизводство [Crawley, Long, 1995]. Напротив, резкая неравномерность плодоношения по годам позволяет таким видам успешно существовать. В неурожайные годы численность потребителей семян, как правило, существенно снижается из-за отсутствия кормовой базы. Это обеспечивает обильное возобновление вида в урожайный год [Crone, Rapp, 2014]. Семена кедр сибирского являются основой трофических цепей в сибирских экосистемах. Неудивительно, что его семенная продуктивность высоко изменчива по годам.

Цикл развития одной генерации шишек у кедр сибирского относится к трем вегетационным периодам (год заложения шишек, год их опыления и год созревания). В научной литературе много информации о существенном влиянии разных факторов в год заложения на продукцию семян у разных видов

древесных растений. Это, в первую очередь, погодные условия и число репродуктивных структур в год заложения и/или в предшествующий год [Bisi, 2016]. В нашей работе ничего такого не обнаружено: число зрелых шишек не зависело от их числа в два предшествующих года при расчете их как отдельно, так и вместе. Не зависело оно также и от погоды в год заложения.

Весеннее развитие микростробиллов и шишек в год опыления считается одним из наиболее ответственных и при этом наиболее уязвимых этапов репродуктивного цикла [Owens, Blake, 1985]. Особенно опасными являются поздние заморозки, которые происходят во время второго деления мейоза, подготовки к цветению и собственно цветению [Owens, 2006]. По нашим данным, важнейшим негативным фактором формирования репродуктивных структур в год опыления являются не поздние, а ранние заморозки: до начала второго деления мейоза и даже до начала его первого деления.

Погодные условия осени в год опыления обычно не рассматриваются как ограничивающие развитие шишек у *Pinus*. По нашим данным, погода сентября оказывает значительное влияние на продукцию семян: с увеличением температуры этого месяца существенно воз-

растают потери семян. Чем же плох теплый сентябрь? У многих древесных растений умеренного пояса широко распространено образование в конце лета и осенью аномальных побегов из почек возобновления; они часто повреждаются осенними и зимними морозами, так как не успевают одревеснеть [Pallardy, 2007]. Такие побеги образуются, когда в конце вегетационного периода неожиданно возвращаются благоприятные для роста условия [Кауа et al., 1994]. Скорее всего, выход семян из состояния покоя, спровоцированный теплой погодой сентября, вызывает их последующее повреждение морозом.

Весенние заморозки не только уничтожают репродуктивные структуры в некоторые годы, но и ограничивают их дальнейшее развитие в другие годы. У кедра сибирского первым проявлением весенней активности является заложение микроспорангиев [Некрасова, 1983]. По-видимому, воздействие мороза на этом этапе снижает количество и качество пыльцы. Это отнюдь не означает, что результаты плохого опыления сразу же дают о себе знать. У кедра сибирского гибель неопыленных семян нередко затягивается до осени [Третьякова, 1990]. Видимо, неблагоприятные условия в период формирования пыльцы сказываются на всем протяжении репродуктивного цикла.

Высокий уровень погодичной изменчивости плодоношения демонстрирует очень высокую чувствительность репродуктивных процессов к климатическим факторам. Поэтому есть опасения, что климатические изменения могут сократить семенную продуктивность хвойных [Bisi et al., 2016]. Наблюдаемые изменения исследователи связывают со средней температурой или суммой осадков [Zwiers et al., 2013]. О значении таких явлений, как весенние заморозки, исследователи обычно вспоминают после того, как одно из таких событий наносит большой экономический ущерб [Vitasse, Rebetez, 2018]. Наши результаты показывают, что динамика плодоношения объясняется исключительно непродолжительными погодными явлениями. Логично предположить, что при изменении климата изменение семенной продуктивности будет происходить под влиянием этих же явлений. В нашем регионе частота слабых весенних заморозков и лет с теплым сентябрем, которые исключают

обильное плодоношение, за последние 30 лет существенно увеличилась, что и определило общее снижение семенной продуктивности.

Когда климатические изменения происходят обычными темпами, ареалы видов перемещаются по территории вместе с природными зонами, причем большинство популяций успевает адаптироваться к новому климату [Rehfeldt et al., 2014; Barzdajn et al., 2016]. Современные климатические изменения, темпы которых аномально высоки, создают необычную и опасную ситуацию, когда популяции лесных древесных растений могут не успеть адаптироваться к новым, стремительно меняющимся природным условиям [Davis, Shaw, 2001]. Чтобы предотвратить экологическую катастрофу, активно обсуждается идея “assisted migration” – перемещение семян из относительно теплых районов в относительно холодные [MacLachlan et al., 2018].

Кедровые леса Сибири в XXI в. активно поражаются разнообразными болезнями и вредителями, происходит их массовое усыхание [Kharuk et al., 2021]. Главная причина предположительно такая: генотипический состав популяций перестал соответствовать новым природным условиям. По нашим наблюдениям, на юге Томской области экотипы из регионов с более теплым и мягким климатом (Средний Урал, нижняя часть лесного пояса в горах Южной Сибири) существенно превосходили местный экотип по комплексной устойчивости и продуктивности. Это происходило предположительно потому, что прежний климат в местах формирования данных экотипов в большей мере соответствовал современному климату в местах испытания, чем прежний местный климат. Они полнее использовали климатические ресурсы, поэтому имели оптимальное соотношение продуктивности и устойчивости. Последнее, в свою очередь, позволяло им оптимизировать свой онтогенез: пик роста, а следовательно, и пик плодоношения наступали у них максимально поздно и на максимально высоком абсолютном уровне.

Местный экотип по большинству признаков занимал промежуточное положение между северными и южными экотипами, но был значительно ближе к последним, чем к первым. Мы не считаем, что следует рекомендовать массовое перемещение семян с юга на север для целей лесовосстановления: последствия таких

действий в природных экосистемах непредсказуемы. Однако для искусственных объектов лесного хозяйства, в первую очередь, для лесных плантаций, такой шаг вполне оправдан. Тем более актуально интенсивную селекцию (выведение сортов-клонов и сортов-гибридов) вести с широким использованием генетического материала из регионов с более теплым климатом, чем климат того региона, где планируется использование сортов.

То же самое можно сказать и об экзотических видах кедровых сосен. В целом они полнее, чем местный вид, используют ресурсы современного климата. Поэтому они имеют отличное жизненное состояние, хорошо растут. У видов с большими климатическими ареалами многое зависит от экотипа, главным образом от того, насколько потребность в тепле удовлетворяется современным климатом места интродукции. Поэтому среди экотипов кедрового стланика для юга Западной Сибири наиболее перспективны происходящие из самых теплых частей ареала (Сахалин, Курилы), а среди экотипов кедра корейского – из самых холодных (Приамурье).

ВЫВОДЫ

У кедра сибирского на юге лесной зоны в Западной Сибири динамика плодоношения определяется погодными условиями в год опыления. При этом четко выражены три критических периода: первая половина весны (сильные заморозки полностью уничтожают шишки), вторая половина весны и первая половина осени (слабые заморозки весной и теплая погода в сентябре частично уничтожают шишки и снижают качество семян). В течение последних 30 лет направленное изменение двух последних факторов определило существенное снижение семенной продуктивности. При усилении отмеченных тенденций она, скорее всего, не обеспечит эффективно возобновления этого вида.

Главным фактором тесно связанных между собой продуктивности и устойчивости видов и географических экотипов кедровых сосен является их соответствие современному климату, в первую очередь, теплообеспеченности. В условиях глобального потепления местный экотип не является лучшим по росту и плодоношению. Поэтому для селекции

и плантационного выращивания рекомендуется шире использовать более теплолюбивые виды и экотипы.

ЛИТЕРАТУРА

- Воробьев В. Н. Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. 253 с.
- Горошкевич С. Н. Динамика роста и плодоношения кедра сибирского. Уровень и характер изменчивости признаков // Экология. 2008. № 3. С. 181–188.
- Горошкевич С. Н. Динамика роста и плодоношения кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour): цикличность или ациклические колебания? // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2017. № 38. С. 104–121.
- Горошкевич С. Н. Метеорологическая обусловленность семеношения кедра сибирского // Изв. вузов. Лесн. журн. 2021. № 2. С. 56–69.
- Жук Е. А., Горошкевич С. Н. Рост кедра европейского (*Pinus cembra* L.) на юге Западной Сибири // Вестн. Алт. гос. аграр. ун-та. 2017. № 12 (158). С. 74–78.
- Ирошников А. И. Полиморфизм популяций кедра сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1974. С. 77–103.
- Некрасова Т. П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1972. 272 с.
- Некрасова Т. П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. 86 с.
- Третьякова И. Н. Эмбриология хвойных. Физиологические аспекты. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. 157 с.
- Barzdajn W., Kowalkowski W., Chmura D. Variation in growth and survival among European provenances of *Pinus sylvestris* in a 30-year-old experiment // Dendrobiology. 2016. Vol. 75. P. 67–77.
- 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 // Eur. J. Forest Res. 2016. Vol. 135. P. 743–754.
- Burns K. C. Masting in a temperate tree: evidence for environmental prediction // Austral Ecol. 2012. Vol. 37, N 2. P. 175–182.
- Crawley M. J., Long C. R. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. // J. Ecol. 1995. Vol. 83, N 4. P. 683–696.
- Crone E. E., Rapp J. M. Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding // Ann. N. Y. Acad. Sci. 2014. Vol. 1322. P. 21–34.
- Davis M. B., Shaw R. G. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change // Science. 2001. Vol. 292. P. 673–679.
- Kaya Z., Adams W. T., Campbell R. K. Adaptive significance of the intermittent pattern of shoot growth in Douglas-fir seedlings from southwest Oregon // Tree Physiol. 1994. Vol. 14, N 11. P. 1277–1289.
- Kharuk V. I., Im S. T., Petrov I. A., Dvinskaya M. L., Shushpanov A. S., Golyukov A. S. Climate-driven conifer mortality in Siberia // Global Ecol. and Biogeogr. 2021. Vol. 30. P. 543–556.

- Oleksyn J., Tjoelker M. G., Reich P. B. Growth and biomass partitioning of populations of *Pinus sylvestris* L. under simulated 50° and 60° N day lengths: Evidence for photoperiodic ecotypes // *New Phytologist*. 1992. Vol. 120. P. 561–574.
- Owens J. N., Blake M. D. Forest tree seed production: A review of literature and recommendations for future research. Canadian Forestry Service Information Report PI-X-53, 1985. 161 p.
- Pallardy S. G. Physiology of woody plants, 3rd ed. San Diego: Academic, 2007. 454 p.
- Rehfeldt G. E., Leites L. P., Bradley St Clair J., Jaquish B. C., Sáenz-Romero C., López-Upton J., Joyce D. G. Comparative genetic responses to climate in the varieties of *Pinus ponderosa* and *Pseudotsuga menziesii*: clines in growth potential // *Forest Ecol. and Management*. 2014. Vol. 324. P. 138–146.
- Schauber E. M., Kelly D., Turchin P., Simon C., Lee W. G., Allen R. B., Payton I. J., Wilson P. R., Cowan P. E., Brockie R. E. Masting by eighteen New Zealand plant species: the role of temperature as a synchronizing cue // *Ecology*. 2002. Vol. 83, N 5. P. 1214–1225.
- Vitasse Y., Rebetez M. Unprecedented risk of spring frost damage in Switzerland and Germany in 2017 // *Climatic Change*. 2018. Vol. 149. P. 233–246.
- Zhuk E. A., Goroshkevich S. N. Growth and reproduction in *Pinus sibirica* ecotypes from Western Siberia in a common garden experiment // *New Forests*. 2018. Vol. 49. P. 159–172.
- Zwiers F. W., Alexander L. V., Hegerl G. C., Knutson T. R., Kossin J. P., Naveau P., Nicholl N., Schär C., Senviratne S. I., Zhang X. Climate extremes: challenges in estimating and understanding recent changes in the frequency and intensity of extreme climate and weather events. In: *Climate Science for Serving Society*. Netherlands, Springer, 2013. P. 339–389.

Cone production of stone pines in the south of Western Siberia: the results of 30-year monitoring

S. N. GOROSHKEVICH, S. N. VELISEVICH, E. A. ZHUK, G. V. VASILYEVA

*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS
634055, Tomsk, Akademicheskiiy av., 10/3
E-mail: galina_biology@mail.ru*

The structure of reproductive function in 4 species and many geographic ecotypes of stone pines was studied on natural and experimental (clone archive and test progenies) objects. In Siberian stone pine in the south of the forest zone in Western Siberia, the dynamics of cone production is determined by weather conditions in the year of pollination. Seed productivity is declining due to late spring frosts and higher temperatures in September. Over the past 30 years, the directional change of these factors has determined a significant decline in cone production. The productivity and stability of the species and geographic ecotypes of stone pines is determined by the correspondence of their need for warmth to the climate of the test site. Under the conditions of climate change, the local ecotype in terms of growth and cone production is often inferior to more thermophilic species and ecotypes.

Key words: stone pines, cone production, climate, ecotypes.