

КАЧЕСТВО УРОЖАЯ КЕДРА СИБИРСКОГО
НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

CONE QUALITY OF SIBERIAN PINE AT THE NORTHERN LIMIT OF IT DISTRIBUTION

Ключевые слова: кедр сибирский, *Pinus sibirica* Du Tour, северная граница распространения, качество урожая, шишки, семена, зародыши.

На примере трех пробных площадей, расположенных вдоль 30-километрового экологического профиля, ориентированного с юга на север вдоль правого берега Нижней Оби (Ямало-Ненецкий автономный округ), рассмотрено качество урожая кедров сибирского на северном пределе распространения. Оценивались размеры и структура шишек по различным категориям чешуй и семян, качество семян (развитость и полнотерность), абсолютный и относительный размер зародыша. Установлено, что однозначного клинального ухудшения качества урожая кедров сибирского по мере снижения теплообеспеченности экотопа не наблюдалось. Размер шишек и исходное число чешуй были одинаковыми у всех групп деревьев, но на этапе опыления у самых северных формировалось меньше фертильных чешуй в медиальной зоне шишек и увеличивались потери от неполной семификации. Это в итоге определяло меньшее количество семян в их шишках. На этапе завершения созревания урожая не наблюдалось существенных различий между группами деревьев по соотношению неполных и полных семян, а также массе последних. Однако в южной части профиля значительная часть семян оказалась пустой, а в северной многие семена были с поврежденным эндоспермом. В южной части профиля семена имели более крупный зародыш, в северной было меньше недоразвитых и пустых семян. В целом, анализ качества шишек и семян показал, что в урожайные годы оно достаточно высокое, что свидетельствует о потенциальных возможностях для успешного возобновле-

ния и продвижения этого вида за пределы современной северной границы ареала.

Keywords: Siberian pine (*Pinus sibirica* Du Tour), northern limit of distribution, cone quality, cones, seeds, embryos.

By using three sample plots located along 30 km long ecological profile oriented from south to north along the right bank of the Lower Ob River (Yamalo-Nenets Autonomous Region), the quality of cones of Siberian pine at the northern limit of distribution was studied. The following was studied: cone size and structure according to various categories of scales and seeds, seed quality (development and fullness), absolute and relative embryo size. There was no obvious clinal decrease of cone quality with decreasing air temperature of ecotope. Cone size and initial number of scales were the same for all groups of trees, but at pollination stage the fewest number of fertile scales in medial cone zone were formed in the northernmost cones, and losses from incomplete semination increased. This resulted in a smaller number of seeds in the cones. At cone maturation stage, there were no significant differences between tree groups in the ratio of incomplete and complete seeds and the weight of complete seeds. However, in the southern plot, significant part of seeds was empty, and in the northern plot, many seeds had damaged endosperm. In the southern plot, the seeds had larger embryos, and in the northern plot, trees had more of undeveloped and empty seeds. In general, the analysis of cone and seed quality showed that on cone years, the quality was quite high, which was indicative of potential for successful reforestation to move this species beyond the current northern limit of distribution.

Велисевич Светлана Николаевна, к.б.н., с.н.с., Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск. Тел.: (3822) 49-19-07. E-mail: velisevich@imces.ru.

Velisevich Svetlana Nikolayevna, Cand. Bio. Sci., Senior Staff Scientist, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of Siberian Branch of Rus. Acad. of Sci., Tomsk. Ph.: (3822) 49-19-07. E-mail: velisevich@imces.ru.

Введение

Недостаток тепла негативно влияет на жизнь деревьев, ограничивая их ростовые и генеративные процессы, препятствуя успешному возобновлению и продвижению вида по температурному градиенту. Однако в последние десятилетия в связи с потеплением климата [1] в северных регионах отмечается усиление вегетативных [2] и генеративных процессов [3]. Некоторые исследователи приводят доказательства зна-

чительного смещения границ распространения хвойных видов выше в горы и дальше на север [4]. По другим данным границы двигаются крайне медленно из-за отсутствия источников семян и барьеров на пути их распространения [5].

Это говорит о необходимости изучения именно репродуктивных процессов, что особенно актуально для лесообразующих видов с обширным ареалом, к числу которых относится кедр сибирский. Его север-

ный предел распространения практически совпадает с линией вечной мерзлоты [6] и в условиях климатических изменений большой интерес представляет изучение репродуктивного потенциала этого вида. Однако сведения об особенностях формирования урожаев в северных регионах весьма ограничены и касаются прежних климатических периодов [7-9]. Кроме того, анализируются лишь заложение и созревание шишек на побегах, а качественная сторона репродуктивных процессов совершенно не изучена. Поэтому целью работы был детальный анализ качества урожая на северном пределе распространения кедра сибирского на различных уровнях его организации – шишка, семя, зародыш.

Объекты и методы

Район исследования – правобережье Нижней Оби (Ямало-Ненецкий автономный округ) – зона перехода от относительно «плодородных» популяций кедра сибирского к малочисленным группам и одиночным деревьям. Преобладают торфянисто-подзолисто-элювиально-глеевые почвы с близким залеганием вечной мерзлоты в летнее время (1-1,2 м). В напочвенном покрове преобладают лишайники и гипоарктические кустарнички: водяника, багульник, голубика, карликовая березка. При маршрутном обследовании 30-километровой трансекты, ориентированной с юга на север вдоль р. Оби и удаленной от русла на 2 км, были заложены 3 временных пробных площади (ПП):

ПП 1 – 65°48' с.ш., 65°52' в.д., елово-кедрово-лиственничное редколесье (6Е2К2Л+Б). Представляет собой фрагмент самой северной популяции с относительно высокой численностью (200 шт/га) взрослых генеративных деревьев кедра (возраст 120-240 лет).

ПП 2 – 65°53' с.ш., 66°00' в.д., елово-лиственничное редколесье с участием кедра (7Е3Л+К). Взрослые генеративные деревья кедра (160-200 лет) здесь единичны (3 шт/га).

ПП 3 – 65°59' с.ш., 65°56' в.д., елово-лиственничное редколесье (6Е4Л), кедр практически не участвует в составе древостоя. Плодоносящие деревья этого вида (140-240 лет) встречаются редко, в количестве 1-2 шт/км².

Шишки были собраны в 2012 г., который характеризуется как очень теплый, что дает возможность объективно оценить репродуктивный потенциал кедра на северной границе распространения. Для морфологического анализа структуры урожая на ПП 1

с 24 деревьев было отобрано по 8-10 шишек, на ПП 2 – с 18 деревьев 8-10 шишек и на ПП 3 – с 10 деревьев 5-7 шишек. В лабораторных условиях у них определены размеры и подсчитано количество различных категорий чешуй и семян по стандартной методике [10]. Полнозернистость семян – рентгенографическим методом [11]. Размеры эмбрионального ложа и зародышей – на отсканированных рентгенограммах с помощью аппаратно-программного комплекса SiamsMesoPlant. Для статистической обработки использовали однофакторный ANOVA, F-теста ANOVA и защищенный LSD тест Фишера для выявления попарных различий.

Результаты и их обсуждение

Анализ результатов показал, что шишки трех групп деревьев экологического профиля имели примерно одинаковый размер, поскольку не было существенных различий по сумме чешуй (табл. 1), которая характеризует структуру шишки на эмбриональном этапе развития. Отсутствие различий между пробными площадями свидетельствует о том, что анализируемые нами шишки изначально были одинаковыми, независимо от их положения на экологическом профиле.

Доля фертильной зоны, исходное число семян и их способность к нормальному развитию – признаки, которые формируются весной в год опыления, когда высока чувствительность развивающихся репродуктивных структур к комплексу погодных факторов [12]. Деревья самой северной пробной площади по количеству фертильных чешуй, несущих семена, уступали более южным точкам профиля и характеризовались повышенной долей стерильных чешуй в целом и в медиальной (потенциально «фертильной») части шишки в частности. Из-за сокращения доли фертильных чешуй у этих деревьев происходило уменьшение исходного числа семян, отвечающего за потенциально возможный выход семян, возрастали потери из-за неполной семификации.

Сумма всех семян в шишке и число развитых в том числе достоверно не различались у трех групп деревьев, однако прослеживалась тенденция к их уменьшению по направлению с юга на север (табл. 2). Напротив, доля недоразвитых семян оказалась максимальной в южной точке профиля (20%), минимальной – в самой северной (4%).

Как известно, не все развитые семена в шишке проходят полный цикл развития. Часть из них оказываются недоразвитыми. У кедра сибирского большой процент недоразвитых семян является результатом недоопыления части семяпочек по причине несовпадения периода их перцепции с периодом массового лета пыльцы [13]. Мы полагаем, что в южной точке профиля увеличение и числа, и относительной доли недоразвитых семян обусловлено фенологической несбалансированностью рецептивной фазы и массового лета пыльцы. Напротив, их минимальные значения в северной точке профиля свидетельствуют о более тесной фенологической адаптации деревьев.

По доле полных семян существенных различий между пробными площадями не наблюдалось. На юге и в середине экологического профиля недоразвитие семян происходило примерно одинаково: более четверти составляли полностью пустые семена, и лишь незначительная часть приходилась на долю неполных. В северной точке профиля пустых семян было меньше, но возрастала доля неполных. Выраженного клинального изменения массы семян по мере сокращения теплообеспеченности экотопа не наблюдалось. Несмотря на отсутствие достоверных различий между

группами, больший вес отмечен у семян деревьев в южной точке профиля.

Окончательное созревание и потенциальная всхожесть семян в значительной мере зависят от состояния зародышей. Даже в случаях максимальной зрелости эндосперма не все семена оказываются жизнеспособными, а лучшей всхожестью отличаются те, в которых зародыш полностью занимает зародышевое ложе [12]. Ранее на примере высокогорных популяций кедра сибирского было показано, что даже в годы с благоприятными погодными условиями у большинства семян субальпийских кедровников зародыш занимает лишь около половины ложа [14]. Всходы из таких семян появлялись позже – через год, что объясняли доразвитием зародыша в течение следующего вегетационного сезона. По нашим данным, в южной и средней частях профиля семена имели более длинное зародышевое ложе и более крупный зародыш. Если рассматривать размер зародыша как итоговый показатель, характеризующий жизнеспособность семенного потомства популяции, можно предположить, что решающее влияние на формирование зародыша на северной границе распространения оказывает слишком короткий вегетационный сезон.

Таблица 1

Качество шишек

Признак	Номер пробной площади		
	1	2	3
Длина шишки, см	5,5±1,00* а	5,4±1,12 а	5,3±1,02 а
Сумма всех чешуй, шт.	72,4±9,6 а	72,6±14,5 а	74,3±7,4 а
Число фертильных чешуй, шт.	23,6±11,2 а	23,8±14,5 а	20,7±8, 3 б
Число стерильных чешуй, шт.	48,8±19,2 а	48,8±20, 5 а	53,6±18,3 б
Число стерильных чешуй в медиальной зоне шишки, шт.	14,0±8,63 а	14,3±4,61 а	15,0±5,71 а
Исходное число семяпочек, шт.	75,3±15,93 а	76,2±20,83 а	71,4±20,73 а
Потери из-за неполной семификации, %	58,5±17,7 а	60,0±10,8 а	66,0±9,2 б

Примечание. *Среднее значение ± стандартное отклонение. Различные буквенные индексы при цифрах обозначают достоверность различий, рассчитанных по методу линейных контрастов Шеффе. При отсутствии различий буквенный индекс одинаков.

Таблица 2

Качество семян

Признак	Номер пробной площади		
	1	2	3
Число развитых семян, шт.	25,8±15,5 а	26,6±13,5 а	23,5±10,8 а
Число недоразвитых семян, шт.	6,3±5,03 а	3,7±3,46 а	0,9±0,81 а
Доля полных семян, %	73,5±22,3 а	68,2±19,3 а	68,4±14,0 а
Доля неполных семян, %	5,1±4,4 а	5,5±3,1 а	13,5±10,8 б
Доля пустых семян, %	21,5±8,8 аб	26,4±7,9 б	18,1±11,7 а
Масса 1 семени, мг	237,0±53,6 а	215,4±27,0 а	222,0±17,2 а
Длина зародышевого ложа, мкм	52,7±5,27 а	52,5±6,00 а	49,8±3,39 а
Длина зародыша, мкм	24,8±4,22 а	25,1±4,00 а	21,0±1,25 б
Доля длины зародыша от длины зародышевого ложа, %	46,8±4,78 аб	49,8±4,15 а	42,4±3,42 б

Заключение

Обобщение полученных результатов показывает, что однозначного клинального ухудшения качества урожая кедрового шишечного по мере снижения теплообеспеченности экотопа не наблюдалось. У всех деревьев был одинаковый размер шишек и исходное число чешуй, но на этапе опыления у самых северных формировалось меньше фертильных чешуй в медиальной зоне шишек и увеличивались потери от неполной семификации. Это в итоге определяло меньший выход семян. На этапе завершения созревания урожая не наблюдалось существенных различий между группами деревьев по соотношению неполных и полных семян, а также массе последних. Однако в южной части профиля значительная часть семян оказалась пустой, а в северной – многие семена были с поврежденным эндоспермом. Хотя в южной части профиля семена имели более крупный зародыш, в северной части было меньше недоразвитых и пустых семян. В целом, анализ качества шишек и семян деревьев кедрового на северном пределе распространения показал, что в урожайные годы оно достаточно высокое, что свидетельствует о потенциальных возможностях для успешного возобновления и продвижения этого вида за пределы современной северной границы ареала.

Библиографический список

1. IPCC. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. – Cambridge University Press, 2007. – 976 p.
2. Rehfeldt, G.E., Tchebakova, N.M., Parfenova, E. Genetic responses to climate and climate change in conifers of the temperate and boreal forests // *Rec. Res. Develop. Genet. Breed.* – 2004. – Vol. 1. – P. 113-130.
3. Savolainen, O., Kujala, S.T., Sokol, C., et al. Adaptive potential of northernmost tree populations to climate change, with emphasis on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // *J. Hered.* – 2011. – Vol. 102 (5). – P. 526-536.
4. Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале // *Лесоведение.* – 2007. – № 6. – С. 11-22.
5. 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.
6. Городков Б.Н. Вечная мерзлота и растительность // Вечная мерзлота. – Л.: Изд-во АН СССР, 1930. – С. 48-60.
7. Мишуков Н.П. Кедр сибирский на северном пределе распространения в бассей-

нах Пура и Таза // *Природа тайги Западной Сибири.* – Новосибирск: Наука, 1973. – С. 22-37.

8. Непомилуева Н.И. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) на северной границе ареала в Коми АССР // *Бот. журнал.* – 1970. – Т. 55. – № 7. – С. 1011-1025.

9. Земляной А.И., Барановский В.И. Особенности семеношения кедрового на северной границе ареала // *Хвойные бореальной зоны.* – 2007. – XXIV. – № 2-3. – С. 183-186.

10. Горошкевич С.Н., Хуторной О.В. Внутривидовое разнообразие шишек и семян *Pinus sibirica* Du Tour. I. Уровень и характер изменчивости признаков // *Раст. ресурсы.* – 1996. – Т. 32. – Вып. 3. – С. 1-12.

11. Щербакова М.А. Определение качества семян рентгенографическим методом. – Красноярск, 1965. – 36 с.

12. Горошкевич С.Н. Пространственно-временная и структурно-функциональная организация кроны кедрового: автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Томск, 2011. – 37 с.

13. Некрасова Т.П. О потерях урожаев у хвойных пород // *Лесоведение.* – 1974. – № 4. – С. 3-8.

14. Воробьев В.Н. Особенности плодоношения кедрового в горных условиях // *Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири.* – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 15-70.

References

1. IPCC. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, 2007. – 976 p.
2. Rehfeldt, G.E., Tchebakova, N.M., Parfenova, E. Genetic responses to climate and climate change in conifers of the temperate and boreal forests // *Rec. Res. Develop. Genet. Breed.* – 2004. – Vol. 1. – P. 113-130.
3. Savolainen, O., Kujala, S.T., Sokol, C., et al. Adaptive potential of northernmost tree populations to climate change, with emphasis on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // *J. Hered.* – 2011. – Vol. 102 (5). – P. 526-536.
4. Shiyatov S.G., Mazepa B.C. Klimatogennaya dinamika lesotundrovoy rastitelnosti na Polyarnom Urale // *Lesovedenie.* – 2007. – № 6. – S. 11-22.
5. 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.
6. Gorodkov B.N. Vechnaya merzlota i rastitelnost // *Vechnaya merzlota.* – L.: Izd-vo AN SSSR, 1930. – S. 48-60.
7. Mishukov N.P. Kedr sibirskiy na severnom predele rasprostraneniya v basseynakh Pura i

Taza // Priroda taygi Zapadnoy Sibiri. – Novosibirsk: Nauka, 1973. – S. 22-37.

8. Nepomilueva N.I. Kedr sibirskiy (Pinus sibirica Du Tour) na severnoy granitse areala v Komi ASSR // Bot. zhurn. – 1970. – T. 55, № 7. – S. 1011-1025.

9. Zemlyanoy A.I., Baranovskiy V.I. Oso-bennosti semenosheniya kedra sibirskogo na severnoy granitse areala // Khvoynye borealnoy zony. – 2007. – XXIV. – № 2-3. – S. 183-186.

10. Goroshkevich S.N., Khutornoy O.V. Vnutripopulyatsionnoe raznoobrazie shishek i semyan Pinus sibirica Du Tour. I. Uroven i kharakter izmenchivosti priznakov // Rast. resursy. – 1996. – T. 32, vyp. 3. – S. 1-12.

11. Shcherbakova M.A. Opredelenie kache-stva semyan rentgenograficheskim metodom. – Krasnoyarsk, 1965. – 36 s.

12. Goroshkevich S.N. Prostranstvenno-vremennaya i strukturno-funktsionalnaya organizatsiya krony kedra sibirskogo: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk. – Tomsk, 2011. – 37 s.

13. Nekrasova T.P. O poteryakh urozhaev u khvoynykh porod // Lesovedenie. – 1974. – № 4. – S. 3-8.

14. Vorobev V.N. Osobennosti plodonosheniya kedra sibirskogo v gornykh usloviyakh // Biologiya semennogo razmnozheniya khvoynykh Zapadnoy Sibiri. – Novosibirsk: Nauka, 1974. – S. 15-70.



УДК 630.181

Е.А. Жук, С.Н. Горошкевич
Ye.A. Zhuk, S.N. Goroshkevich

РОСТ КЕДРА ЕВРОПЕЙСКОГО (PINUS CEMBRA L.) НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

GROWTH OF SWISS STONE PINE (PINUS CEMBRA L.) IN THE SOUTH OF WEST SIBERIA

Ключевые слова: *Pinus cembra*, интродукция, Западная Сибирь, семенное потомство, клоны, прививки, ландшафтный дизайн, адаптация, морозостойкость, устойчивость к вредителям.

Кедр европейский (*Pinus cembra*) относится к пятихвойным соснам, имеет близкое родство с кедром сибирским (*P. sibirica*), распространен на высоте 1300-2400 м над ур. м. в Альпах и в Карпатах. Впервые был исследован рост кедр европейского на юге Западной Сибири. На научном стационаре в подзоне южной тайги были измерены морфологические признаки у 11-летних клонов и 21-летнего семенного потомства кедр европейского. Данный вид довольно хорошо рос в этих условиях как в виде вегетативного потомства на подвое кедр сибирского, так и в виде корнесобственных деревьев. Не наблюдалось несовместимости привоев кедр европейского и подвоя кедр сибирского. Деревья мало повреждались морозом. От кедр сибирского кедр европейский заметно отличался по внешнему виду. Он имел относительно узкую крону за счет меньшего угла

отхождения ветвей от ствола. Хвоя имела характерный сизый оттенок. Вид совершенно не поражался грибными инфекциями и не повреждался вредителями кедр сибирского, такими как хермес сибирский (*Pineus cembrae*). Хотя для окончательного вывода необходимы более массовые исследования, эти результаты говорят о том, что кедр европейский может быть успешно интродуцирован в Западную Сибирь.

Keywords: *Pinus cembra*, introduction, West Siberia, seed progeny, clones, grafts, landscape design, adaptation, frost resistance, pest resistance.

Swiss stone pine (*Pinus cembra*) is a five-needle pine closely related to Siberian stone pine (*P. sibirica*) and distributed at the altitudes of 1300-2400 m above sea level in the Alps and in the Carpathians. The growth of Swiss stone pine in the south of West Siberia was studied for the first time. At the scientific station situated in the subzone of the southern taiga, morphological traits in 11-year-old clones and 21-year-old seed progeny of Swiss stone pine were measured. The species grew rather well under these