

УДК 581.48+581.522.4+574.23(235.222)

ХАРАКТЕРИСТИКА ШИШЕК И СЕМЯН *Pinus sibirica* Du Tour НА ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НА ЦЕНТРАЛЬНОМ АЛТАЕ

Е. О. Филимонова, Е. Е. Тимошок

*Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055, Томск, просп. Академический, 10/3*

E-mail: smelena82@mail.ru, timoshokee@mail.ru

Поступила в редакцию 16.09.2015 г.

На верхней границе распространения кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour на Центральном Алтае, в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта, определены длина, диаметр, форма его шишек и апофиза, число стерильных и фертильных чешуй, семяпочек, общее число семян в шишках, в том числе развитых и недоразвитых, а также доля семенификации. Установлено, что в условиях высокогорий Северо-Чуйского хребта на более сухом восточно-юго-восточном склоне шишки и семена кедра формируются до высоты 2350 м, а на более влажном западно-северо-западном – до 2390 м над ур. м., где проходит репродуктивная граница этого вида. В лесотундровом экотоне отмечены шишки конусовидной, цилиндрической и круглой формы с бугорчатым, крючковатым и плоским апофизом. Преобладают шишки цилиндрической формы (около 50 %). Среднее число семяпочек в одной шишке на обследованных склонах изменялось от 84.6 до 102.4 шт., общее число семян – от 76.7 до 98.9, развитых – от 74.5 до 95.7 шт., наименьшее количество которых отмечено на восточно-юго-восточном склоне в 2011 г. Больше всего семян зафиксировано в шишках с бугорчатым апофизом: 103.6–110.0 шт./шишка – на западно-северо-западном, 87.3–104.4 шт./шишка – на восточно-юго-восточном склоне. Шишки кедра сибирского на высотах 2235–2390 м над ур. м. характеризуются низкой долей недоразвитых семян (1.0–3.2 %) и стабильно высокой – семенификации (87.2–93.7 %).

Ключевые слова: кедр сибирский, шишки, семена, Северо-Чуйский хребет, Алтай.

DOI: 10.15372/SJFS20160105

ВВЕДЕНИЕ

Кедр сибирский – один из основных лесобразующих видов деревьев на Горном Алтае (Куминова, 1960). Наибольшее распространение лесов с его преобладанием отмечено в низко- и среднегорьях Северо-Восточного (Прителецкого) Алтая (Таланцев и др., 1978; Крылов и др., 1983). На хребтах Центрального Алтая он образует чистые насаждения в верхней части горно-лесного пояса, где кедровые леса и группы деревьев встречаются с субальпийскими лугами или образуют своеобразный ландшафт лесотундрового экотона. Кедр сибирский здесь, как правило, произрастает на больших высотах, чем другие виды деревьев: до 1800–2000 м над ур. м. на Северо-Восточном и до 2300–2400 м над ур. м. на Центральном Алтае (Куминова, 1960).

Основные исследования морфологии шишек, их размеров, количества и качества семян кедра сибирского проводились в районе Прителецкого Алтая, на территории Алтайского государственного заповедника, на Кыгинском профиле (450–2060 м над ур. м.) (Воробьев, 1967, 1983; Земляной, 1975; Велисевич и др., 2009). По данным В. Н. Воробьева (1967), на репродуктивной границе кедра (2000 м над ур. м.) формируются мелкие шишки (5.0 см) в основном круглой формы и с низким количеством семян (20–40 шт.). В субальпийском кедровнике на высоте 1830 м над ур. м. преобладали шишки средних размеров – длиной 6.4 см, преимущественно конусовидной и цилиндрической формы, среднее число семян в шишке 83 шт., доля недоразвитых семян 2.4 % (Воробьев, 1974). На этом же профиле, по данным А. И. Земляного (1975),

на высоте 1830 м над ур. м. средняя длина шишек 6.8 см, диаметр – 4.8 см, число семян – 92 шт.; по данным С. Н. Велисевич с соавторами (2009), на высоте 1830 м длина шишек 5.9 см, диаметр – 4.0 см, общее число чешуй – 89 шт., фертильных – 54, стерильных – 35, общее число семян – 98, развитых – 84 шт.; на высоте 2060 м над ур. м., где преобладали шишки круглой (шаровидной) формы, – 5.3 и 4.6 см, 82, 40 и 42, 61 и 56 шт. соответственно.

Репродуктивная граница кедра на Семирском хребте (Центральный Алтай) проходит на высоте 1900 м над ур. м. (Хуторной и др., 2001); шишки и семена на границе не исследовали. В субальпийском кедровнике (1710 м над ур. м.) средняя длина шишек составляла 5.9 см, диаметр – 4.7 см; общее число чешуй в шишке 84.1 шт., к фертильной зоне относилось 55.3 % чешуй, общее число семян в шишке 81.9 шт., из них недоразвитых 5.3 % (Хуторной, 1998).

Данные для Юго-Восточного Алтая приведены А. И. Земляным (1975) для южного макросклона хр. Чихачева (перевал Бугузун), где на высоте 2340 м над ур. м. шишки имели длину 6.2 см, диаметр – 4.2 см; для этой высоты автор отметил устойчиво высокое заложение женских шишек. Для среднегорных популяций кедра в Южном Алтае данные по морфологии и структуре шишек отсутствуют, однако отмечено, что доля пустых семян на высотах 1500 и 1800 м над ур. м. колебалась от 7.9 до 12.0 % (Ирошников, 1974, 1982).

Цель данного исследования – изучение изменчивости морфологических параметров шишек, количества и качества семян кедра сибирского на верхней границе его распространения на Центральном Алтае, в ороклиматических условиях Северо-Чуйского хребта.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на северном макросклоне Северо-Чуйского хребта в модельном горно-ледниковом бассейне Актуру на высоте 2235–2475 м над ур. м. в 2011 и 2013 гг., в рамках мониторинга семеношения кедра, начатого в 2004 г. в лесотундровом экотоне на восточно-юго-восточном склоне долины р. Актуру (2235, 2335 м над ур. м.) (Тимошок, Филимонова, 2008).

Климат бассейна Актуру характеризуется высокой прямой солнечной радиацией (975–1045 Вт/м²), низкими среднегодовыми (–5.2 °С)

и среднелетними температурами (+8.7 °С), высокой относительной влажностью воздуха (в среднем 67 %), коротким вегетационным периодом. Среднее годовое количество осадков составляет около 1000 мм, 75 % которых выпадает в теплый период года, зачастую в виде снега (Тронов, 1973; Ледники..., 1987). На западно-северо-западном склоне относительная влажность воздуха выше, чем на восточно-юго-восточном (Шмыглева, 1978).

Материалы для изучения шишек и семян кедра сибирского собраны на постоянных пробных площадях на восточно-юго-восточном (2235–2335 м над ур. м.) и западно-северо-западном склонах (2240–2390 м над ур. м.) долины р. Актуру.

В высокоурожайные 2011 и 2013 гг. (5 баллов по шкале Т. П. Некрасовой (1961)) с деревьев кедра случайным способом ежегодно отбирали по 30 зрелых, не поврежденных насекомыми и птицами шишек. Всего проанализировано около 300 шт. В лабораторных условиях определяли их основные морфологические показатели: длину, диаметр; описывали форму: конусовидная, цилиндрическая, круглая (по: Правдин, 1963; Ирошников, 1963); форму апофиза (щитка семенных чешуй): крючковидная, бугорчатая, плоская (по: Луганский, 1961). Для анализа структуры шишки чешуи отделяли от оси и подсчитывали число фертильных (с семенами) и стерильных (без семян) чешуй. В каждой шишке подсчитывали число семяпочек и семян. Вслед за другими исследователями семеношения кедра (Воробьев, 1974; Минина, Третьякова, 1983; Горошкевич, Хуторной, 1996; Велисевич и др., 2009) мы делили их на развитые и недоразвитые. К развитым относили семена нормального размера с развитым эндоспермом, к недоразвитым – семена без эндосперма и явно меньшего размера. Вычисляли долю сенификации – соотношение числа развитых семян и семяпочек (Вайнагий, 1974).

Для оценки значимости различий исследованных показателей использовали доверительный интервал; для оценки изменчивости значений относительно средней величины – коэффициент вариации (C_v). Варьирование считали слабым, если коэффициент не превышал 10 %, средним – 11–25 и значительным – более 25 % (Лакин, 1990). Статистическую обработку данных проводили с помощью стандартных методов с использованием программ Statistica v.5.5A и Windows Microsoft Office Excel 2003, 2007.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Кедр сибирский преобладает в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта на высотах 2235–2475 м над ур. м. В верхней части экотона отмечены его единичные особи многоствольной и кустовидной форм с асимметричной кроной, стелющиеся формы, в нижней – группы деревьев кедров и лиственницы с хорошо развитой кроной, где участие кедров составляет 60–80 %. На более сухом крутом восточно-юго-восточном склоне долины р. Актру с остепненным разнотравно-злаковым покровом группы деревьев кедров приурочены к высотам 2235–2350 м, на более влажном западно-северо-западном с ерничково-мохово-лишайниковым покровом – к высотам 2240–2270 м над ур. м. (Тимошок и др., 2009), отдельные группы деревьев поднимаются здесь до 2390 м над ур. м. (Филимонова, 2014).

Сумма активных температур на высотах 2200–2390 м над ур. м. составляет 500–600 °С (Тимошок и др., 2014) и находится в пределах термического диапазона доминирования кедров (Поликарпов и др., 1986); экологические условия местообитаний кедров по факторам увлажнения и активного богатства почв входят в диапазон оптимальных условий этого вида, в связи с чем он устойчиво существует на абсолютных высотах более 2200 м над ур. м. (Тимошок и др., 2014).

Как показали проведенные исследования, в условиях лесотундрового экотона шишки формируются у деревьев, произрастающих в группах на восточно-юго-восточном склоне на

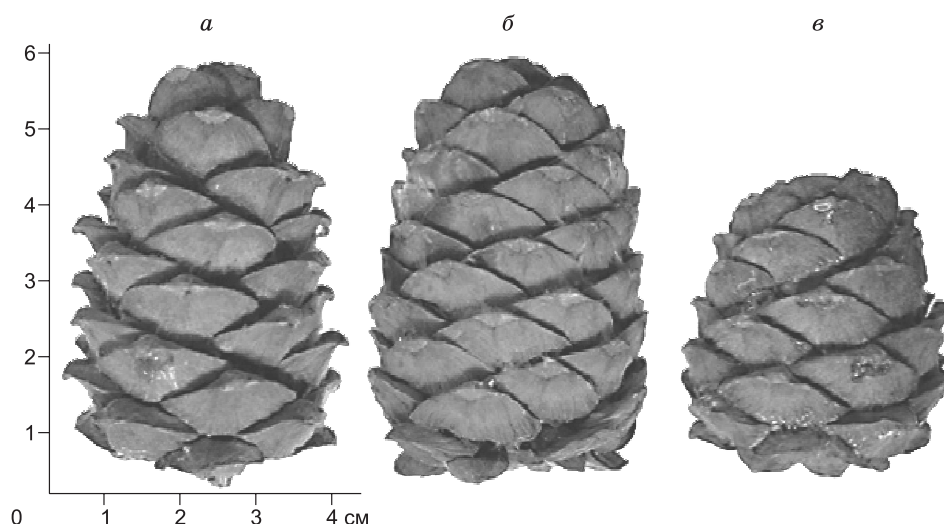
высотах от 2235 до 2350 м, на западно-северо-западном – от 2240 до 2390 м над ур. м. На более высоких абсолютных отметках – 2350–2475 м на первом и 2390–2465 м над ур. м. на втором склоне – женских шишек не обнаружено. Таким образом, на верхней границе распространения кедров сибирских на Центральном Алтае репродуктивная граница вида проходит на высоте 2390 м над ур. м.

Как отметили многие исследователи, количественные и качественные показатели развития шишек и семян относятся к существенной характеристике семеношения (Некрасова, 1961; Воробьев, 1974, 1983; Ирошников, 1974) и позволяют оценить возобновительные способности фрагментов его популяций (Горошкевич, Хуторной, 1996).

В обследованном экотоне отмечены конусовидные, цилиндрические и круглые шишки с крючковатым, бугорчатым и плоским апофизом (см. рисунок).

Наиболее часто встречаются шишки цилиндрической формы, на долю которых приходится 52.1 % на западно-северо-западном и 48.0 % на восточно-юго-восточном склоне; значительно участие шишек конусовидной формы – 39.6 и 38.0 %; незначительна доля шишек круглой формы – 8.3 и 14.0 % соответственно.

Средняя длина шишек конусовидной формы колебалась в годы наблюдений от 5.3 до 6.2 см, цилиндрической – от 5.6 до 5.9 см, круглой – от 4.3 до 4.5 см (табл. 1). Изменчивость этого показателя имеет низкий и средний уровень варьирования ($C_v = 4.5–13.7\%$).



Форма шишек кедров сибирских в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта: *а* – конусовидная с крючковатым апофизом; *б* – цилиндрическая с плоским апофизом; *в* – круглая с бугорчатым апофизом.

Таблица 1. Морфологические показатели шишек разных форм у деревьев кедра сибирского в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта на склонах долины р. Актру

Форма шишек	Год	$x \pm S_x$	Lim	C_v , %	Доверительный интервал
Длина шишек, см					
<i>Восточно-юго-восточный склон</i>					
Конусовидная	2011	5.3±0.08	4.7–6.1	7.5	5.1–5.5
	2013	6.2±0.23	5.5–7.3	9.7	5.7–6.7
Цилиндрическая	2011	5.7±0.16	4.6–6.5	9.2	5.4–6.0
	2013	5.9±0.19	4.8–6.9	11.7	5.5–6.3
Круглая	2011	4.5±0.08	4.2–4.8	4.5	4.3–4.6
	2013	–	–	–	–
Среднее	2011	5.2±0.11	4.2–6.5	11.9	5.0–5.5
	2013	6.0±0.15	4.8–7.3	11.0	5.7–6.3
<i>Западно-северо-западный склон</i>					
Конусовидная	2011	5.7±0.18	4.8–6.7	11.2	5.3–6.0
	2013	5.9±0.19	5.0–6.5	9.1	5.5–6.2
Цилиндрическая	2011	5.6±0.21	4.0–7.1	13.7	5.2–6.0
	2013	5.6±0.16	4.8–6.8	10.2	5.2–5.9
Круглая	2011	4.3*	–	–	–
	2013	–	–	–	–
Среднее	2011	5.4±0.15	3.9–7.1	14.8	5.2–5.7
	2013	5.7±0.13	4.8–6.8	9.8	5.4–5.9
Диаметр шишек, см					
<i>Восточно-юго-восточный склон</i>					
Конусовидная	2011	3.8±0.09	3.3–4.3	8.1	3.6–3.9
	2013	4.1±0.09	3.8–4.5	5.7	3.9–4.3
Цилиндрическая	2011	4.3±0.13	3.7–4.8	9.9	4.0–4.5
	2013	4.2±0.11	3.6–4.8	9.5	4.0–4.5
Круглая	2011	4.1±0.12	3.8–4.6	7.9	3.9–4.4
	2013	–	–	–	–
Среднее	2011	4.0±0.08	3.3–4.8	10.4	3.9–4.2
	2013	4.2±0.08	3.6–4.8	8.5	4.0–4.3
<i>Западно-северо-западный склон</i>					
Конусовидная	2011	3.5±0.10	3.2–4.2	10.1	3.3–3.7
	2013	4.1±0.12	3.5–4.5	8.5	3.8–4.3
Цилиндрическая	2011	4.0±0.11	3.2–4.6	10.1	3.7–4.2
	2013	4.1±0.06	3.8–4.5	5.1	4.0–4.2
Круглая	2011	4.0*	–	–	–
	2013	–	–	–	–
Среднее	2011	3.8±0.08	3.2–4.6	10.9	3.6–3.9
	2013	4.1±0.06	3.5–4.5	6.7	4.0–4.2

Примечание. Звездочкой обозначены единичные данные. Прочерк – данные отсутствуют.

Средний диаметр шишек изменялся от 3.5 до 4.3 см и характеризовался низким уровнем варьирования ($C_v = 5.1–10.4\%$). Низкий уровень изменчивости этих показателей отмечен и в подзоне южной тайги Западной Сибири (Горошкевич, Хуторной, 1996). В условиях экотона шишки круглой формы имели достоверно меньшую длину, чем конусовидные и цилиндрические;

в 2011 г. длина шишек конусовидной формы на восточно-юго-восточном склоне была меньше, чем в 2013 г., и меньше, чем на западно-северо-западном склоне в оба года наблюдений. Диаметр шишек изменялся менее значительно; значимые отличия выявлены только для конусовидных шишек, диаметр которых на обоих склонах в 2011 г. был достоверно меньше, чем в 2013 г.

Таблица 2. Структура шишек кедрового сибирского в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта

Склон долины р. Актру	Год	$x \pm S_x$	Lim	$C_v, \%$	Доверительный интервал
<i>Общее число чешуй, шт./шишка</i>					
Восточно-юго-восточный	2011	62.3±1.2	50–74	10.2	59.9–64.7
	2013	75.6±1.9	64–94	11.1	71.8–79.4
Западно-северо-западный	2011	73.3±2.2	52–95	16.3	68.9–77.7
	2013	77.4±2.0	59–91	11.3	73.4–81.4
<i>Общее число фертильных чешуй, шт./шишка</i>					
Восточно-юго-восточный	2011	42.4±1.4	29–60	18.5	39.6–45.2
	2013	50.9±1.6	41–65	13.8	47.7–54.1
Западно-северо-западный	2011	50.8±1.9	28–71	20.1	47.0–54.6
	2013	51.2±1.6	35–63	14.2	48.0–54.4
<i>Число фертильных чешуй с двумя семенами, шт./шишка</i>					
Восточно-юго-восточный	2011	34.3±1.9	13–56	31.2	30.5–38.1
	2013	47.9±1.6	38–60	14.7	44.7–51.1
Западно-северо-западный	2011	45.7±2.1	15–68	24.2	41.6–49.9
	2013	47.6±1.4	34–59	13.4	44.8–50.4
<i>Число фертильных чешуй с одним семенем, шт./шишка</i>					
Восточно-юго-восточный	2011	8.1±0.9	2–22	61.2	6.3–9.9
	2013	3.0±0.4	1–9	61.2	2.2–3.8
Западно-северо-западный	2011	5.1±0.6	2–13	62.9	3.9–6.3
	2013	3.6±0.4	0–7	56.6	2.8–4.4
<i>Число стерильных чешуй, шт./шишка</i>					
Восточно-юго-восточный	2011	19.9±0.8	11–31	21.6	18.3–21.5
	2013	24.7±0.9	18–34	16.0	22.9–26.5
Западно-северо-западный	2011	22.5±0.9	11–31	21.6	20.7–24.3
	2013	26.2±0.7	20–33	12.7	24.8–27.6

В высокогорьях Северо-Чуйского хребта в условиях высокой солнечной радиации на высотах 2235–2390 м над ур. м. преобладают шишки с бугорчатым апофизом: 47.9 % на западно-северо-западном, 44.0 % на восточно-юго-восточном склоне; значительно участие шишек с плоским – 35.4 и 26.0 % и крючковатым апофизом – 16.7 и 30.0 % соответственно.

Среднее число чешуй в шишке на обследованных склонах колебалось от 62.3 до 77.5 шт. (размах варьирования – 50–95). Наименьшее (статистически значимое) общее число чешуй зафиксировано в шишках на сухом восточно-юго-восточном склоне в 2011 г. (табл. 2). В 2013 г. здесь отмечено увеличение числа чешуй с двумя семенами и фертильных, тогда как число односеменных чешуй почти в 3 раза снизилось на восточно-юго-восточном склоне и в 1.5 раза – на западно-северо-западном.

В фертильной зоне шишки располагается около 68 %, в стерильной – около 32 % чешуй. Среднее число фертильных чешуй 42.4–51.2 шт., при этом в годы наблюдений чешуй с двумя

семенами на восточно-юго-восточном склоне было в 4–16, а на западно-северо-западном – в 9–13 раз больше, чем односеменных (см. табл. 2).

Среднее число семяпочек в шишке на разных склонах изменялось от 84.6 до 102.4 (размах варьирования от 46 до 142, табл. 3). Наименьшим (статистически значимым) их число было в 2011 г. на восточно-юго-восточном склоне. Шишки кедрового сибирского в лесотундровом экотоне характеризуются стабильно высоким содержанием общего числа семян (76.7–98.9 шт., см. табл. 3) и числа развитых семян (74.5–95.7 шт.).

Сравнение средних величин числа семян (общего и развитых) за два года наблюдений показало, что они в 2011 г. были достоверно меньше на восточно-юго-восточном склоне, чем в 2013 г., а также чем на противоположном склоне в оба года наблюдений. В 2011 г. в шишках на восточно-юго-восточном склоне в среднем было на 20 семян меньше, чем в 2013 г. и чем на противоположном склоне в оба года, что связано с меньшим участием двусеменных чешуй в шиш-

Таблица 3. Элементы семенной продуктивности у шишек кедра сибирского в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта

Склон долины р. Актру	Год	$x \pm S_x$	Lim	$C_p, \%$	Доверительный интервал
<i>Число семяпочек, шт./шишка</i>					
Восточно-юго-восточный	2011	84.6±2.9	58–120	18.8	78.8–90.4
	2013	101.9±3.1	82–130	13.8	95.7–108.1
Западно-северо-западный	2011	100.6±4.1	46–142	21.3	92.4–108.8
	2013	102.4±3.1	70–126	13.8	96.2–108.6
<i>Общее число семян, шт./шишка</i>					
Восточно-юго-восточный	2011	76.7±3.3	48–116	23.6	70.1–83.3
	2013	98.9±3.1	81–124	14.1	92.7–105.1
Западно-северо-западный	2011	95.8±3.7	43–139	21.5	88.4–103.2
	2013	98.8±2.9	69–122	13.4	93.0–104.6
<i>Число развитых семян, шт./шишка</i>					
Восточно-юго-восточный	2011	74.5±3.4	45–116	24.8	67.7–81.3
	2013	94.7±3.3	75–121	15.5	88.1–101.3
Западно-северо-западный	2011	92.0±3.7	43–126	21.3	84.6–99.4
	2013	95.7±2.5	69–118	12.0	90.7–100.7

Таблица 4. Общее число семян (шт./шишка) в шишках с разной формой апофиза у кедра сибирского в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта на склонах долины р. Актру

Апофиз	Год	$x \pm S_x$	Lim	$C_p, \%$	Доверительный интервал
<i>Восточно-юго-восточный склон</i>					
Бугорчатый	2011	87.3±4.9	57–116	21.1	77.5–97.1
	2013	104.4±5.7	81–124	15.5	93.0–115.8
Крючковатый	2011	72.3±4.9	58–88	16.6	62.5–82.1
	2013	98.4±4.2	85–122	12.2	90.0–106.8
Плоский	2011	64.4±3.6	48–81	17.7	57.2–71.6
	2013	89.0±4.4	81–100	9.8	80.2–97.8
<i>Западно-северо-западный склон</i>					
Бугорчатый	2011	103.6±4.3	67–139	16.2	95.0–112.2
	2013	110.0±3.8	90–122	9.7	102.4–117.6
Крючковатый	2011	80.1±9.6	43–102	29.2	60.9–99.3
	2013	98.9±5.1	69–122	15.6	88.7–109.1
Плоский	2011	92.8±6.6	70–128	21.4	79.6–106.0
	2013	93.4±2.5	83–107	7.5	88.4–98.4

ках, а также более высокой долей шишек круглой формы на восточно-юго-восточном склоне. Уровень варьирования по элементам семенной продуктивности средний.

Как показали проведенные исследования, у шишек с разной формой апофиза среднее число семян на западно-северо-западном склоне изменялось от 80.1 до 103.6 (2011 г.) и от 93.4 до 110.0 шт. (2013 г.); на противоположном склоне этот показатель был значительно ниже: 64.4–87.3 и 89.0–104.4 шт. соответственно. Уровень изменчивости по этому признаку низкий и

средний, за исключением шишек с крючковатым апофизом на западно-северо-западном склоне в 2011 г. (табл. 4).

На обоих склонах долины в оба года исследований в шишках с бугорчатым апофизом число семян было больше, чем в шишках с крючковатым и плоским апофизом. Однако различия были статистически незначимыми, кроме 2011 г. на восточно-юго-восточном склоне и 2013 г. на западно-северо-западном склоне, когда в шишках с плоским апофизом число семян было достоверно меньше, чем в шишках с бугорчатым.

Таблица 5. Доля семенификации у шишек кедров сибирского в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта

Склон долины р. Актру	Год	Доля, %	
		недоразвитых семян от общего числа	семенификации
Восточно-юго-восточный	2011	3.1	87.2
	2013	1.0	92.9
Западно-северо-западный	2011	3.2	91.3
	2013	2.9	93.7

В оба года исследований доля недоразвитых семян была очень низкой и на восточно-юго-восточном, и на противоположном склоне. Доля семенификации была высокой (табл. 5).

Анализ данных, полученных нами в высокоурожайные годы – 2006 (Тимошок, Филимонова, 2008), 2011, 2013, показал, что длина, диаметр шишек, среднее число чешуй в шишке изменялись незначительно; статистически значимые отличия этих показателей выявлены лишь для восточно-юго-восточного склона в 2011 г. Число фертильных чешуй в эти годы в 1.5–2 раза превышало число стерильных; среди фертильных чешуй преобладали двусеменные. Среднее число семян и семян в шишке также было достоверно более низким в 2011 г. Во все годы исследований доля недоразвитых семян в шишках была очень низкой (от 1.0 % в 2013 г. до 6.2 % в 2006 г.).

Сравнение наших результатов и литературных данных позволяет сделать заключение, что в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта размеры шишек близки к таковым из Прителецкого (Воробьев, 1967, 1974, 1983; Земляной, 1975; Велисевич и др., 2009) и Юго-Восточного Алтая (Земляной, 1975), тогда как среднее число семян и развитых семян в шишке на обследованной нами территории, особенно на более влажном западно-северо-западном склоне, было больше. Доля недоразвитых семян во все годы наблюдений была ниже значения этого показателя, чем в среднегорных популяциях кедров на Южном Алтае (7.9, 12.0 %) (Ирошников, 1982), и близка к таковой на Семинском хребте (5.3 %) (Хуторной, 1998) и на Прителецком Алтае (2.4 %) (Воробьев, 1974).

Эффективность процесса опыления-оплодотворения у растений характеризуется долей семенификации (Вайнагий, 1973).

Следует заметить, что высокая доля семенификации у кедров отмечена для разных районов Алтая: 88.1–97.4 % в субальпийском кедровнике в Прителецком Алтае (1830 м над ур. м.)

(Земляной, 1975); 84 % в субальпийском кедровнике Семинского хребта (1710 м над ур. м.) (Хуторной, 1998); 87–91 % в коренных кедровых лесах Северо-Чуйского хребта (2100–2300 м над ур. м.) (Тимошок, Филимонова, 2008).

В обследованных группах деревьев кедров сибирского в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта доля семенификации как в 2004, 2006 гг. – 91–95 % (Тимошок, Филимонова, 2008), так и в 2011 и 2013 гг. – 87.2–93.7 % была высокой, что свидетельствует о благоприятных погодных условиях для процессов опыления-оплодотворения и семеношения, которые проходят здесь во 2–3-й декаде июля, когда устанавливается теплая погода с отсутствием ночных заморозков.

Высокие показатели конечной фазы семеношения кедров сибирского на верхней границе его распространения на Центральном Алтае связаны и с тем, что климатические условия (сумма активных температур и осадков) района входят в диапазон доминирования кедров, рассчитанный для его ареала Н. П. Поликарповым с соавторами (1986), а экологические условия его местопроизрастаний по факторам увлажнения и активного богатства почв входят в расчетный диапазон оптимальных условий для этого вида (Тимошок и др., 2014).

К причинам высокой реализации семеношения кедров в высокогорьях Алтая мы, разделяя мнение А. И. Земляного (1975), относим: резкое увеличение ультрафиолетового излучения на высотах более 2000 м над ур. м. (Гурский и др., 1961), которое способствует образованию белкового азота и нуклеиновых кислот (Воскресенский, 1961, цит. по: Земляной, 1975, с. 15); низкие ночные температуры в горах, которые препятствуют оттоку ассимилятов (Семихатова, 1965, цит. по: Земляной, 1975, с. 16), что приводит к значительному увеличению их концентрации в почках терминальных побегов и смещению метаболизма в сторону генеративных процессов (Коломиец, 1972, цит. по Земляной, 1975, с. 16).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На верхней границе распространения кедр сибирского на Центральном Алтае, в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта, образование женских шишек отмечено только в группах деревьев на сухом восточно-юго-восточном склоне на высотах 2235–2350 м, на более влажном западно-северо-западном – 2240–2390 м над ур. м. У особей, произрастающих на более высоких абсолютных отметках (2390–2475 м над ур. м.), в основном многоствольной и кустовидной форм с асимметричной кроной, стелющихся форм, женские шишки отсутствуют.

Таким образом, репродуктивная граница кедр сибирского в высокогорьях Северо-Чуйского хребта на 490 м выше, чем на Семинском хребте, почти на 300 м выше, чем на Прителецком Алтае, и близка к таковой на хр. Чихачева (Юго-Восточный Алтай).

В условиях высокогорий Северо-Чуйского хребта в годы с высокой урожайностью отмечена высокая реализация репродуктивной функции кедр сибирского – большое число развитых семян и высокая доля семенификации, что связано, прежде всего, с оптимальными климатическими и экологическими условиями его местобитаний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вайнагий В. И. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Раст. ресурсы. 1973. Т. 9. Вып. 2. С. 287–296.

Вайнагий В. И. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.

Велисевич С. Н., Хуторной О. В., Читоркина О. Ю. Рост и репродукция разновысотных ценопопуляций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в Северо-Восточном Алтае // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биол. 2009. № 3 (7). С. 73–84.

Воробьев В. Н. Горные экологические формы кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) // Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1967. С. 31–32.

Воробьев В. Н. Особенности плодоношения кедр сибирского в горных условиях // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. С. 15–70.

Воробьев В. Н. Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. 256 с.

Горошкевич С. Н., Хуторной О. В. Внутрипопуляционное разнообразие шишек и семян *Pinus sibirica* Du Tour // Раст. ресурсы. 1996. Т. 32. Вып. 3. С. 1–21.

Гурский А. В., Остапович Л. Ф., Соколов Ю. Л. Влияние ультрафиолетовой радиации на высокие растения. Институт атомной энергии им. И. В. Курчатова АН СССР; Памирский бот. сад АН Таджикской ССР. М., 1961. 25 с.

Земляной А. И. Биологические основы семеношения кедр сибирского на Алтае в связи с высотной поясностью: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 03.03.06. Красноярск, 1975. 32 с.

Ирошников А. И. Плодоношение кедр сибирского в Западном Саяне // Плодоношение кедр сибирского в Восточной Сибири: тр. Ин-та леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. М., 1963. Т. 62. С. 104–119.

Ирошников А. И. Полиморфизм популяций кедр сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск, 1974. С. 77–103.

Ирошников А. И. Плодоношение и качество семян хвойных пород в северных и горных районах Сибири // Плодоношение лесных пород Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. С. 98–116.

Крылов Г. В., Таланцев Н. К., Козакова Н. Ф. Кедр. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 216 с.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.

Ледники Актру (Алтай). Л.: Гидрометеоздат, 1987. 120 с.

Луганский Н. А. К вопросу о внутривидовой изменчивости кедр сибирского на Среднем Урале. Свердловск: УФ АН СССР, 1961. С. 86–89.

Минина Е. Г., Третьякова И. Н. Геотропизм и проявление пола у хвойных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. 198 с.

Некрасова Т. П. Плодоношение кедр в Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. 70 с.

Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 225 с.

Правдин Л. Ф. Селекция и семеноводство кедр сибирского // Плодоношение кедр сибирского в Восточной Сибири: тр. Ин-та леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР. М., 1963. Т. 62. С. 5–21.

- Таланцев Н. К., Пряжников А. Н., Мишуков Н. П. Кедровые леса. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 175 с.
- Тимошок Е. Е., Филимонова Е. О. Семеношение *Pinus sibirica* (Pinaceae) в высокогорных лесных сообществах Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) // Раст. ресурсы. 2008. Вып. 2. С. 10–15.
- Тимошок Е. Е., Филимонова Е. О., Пропастилова О. Ю. Структура и формирование древостоев хвойных в экотоне верхней границы древесной растительности Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) // Экология. 2009. № 3. С. 187–194.
- Тимошок Е. Е., Тимошок Е. Н., Скороходов С. Н. Экология кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в горно-ледниковых бассейнах Алтая // Экология. 2014. № 3. С. 204–211.
- Тронов М. В. Горно-ледниковый бассейн Актру как показатель характерных свойств ороклиматической базы оледенения // Проблемы гляциологии Алтая. Томск, 1973. С. 7–20.
- Филимонова Е. О. Структура насаждений кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в лесотундровом экотоне Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Томск, 2014. 23 с.
- Хуторной О. В. Структура урожая кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour): дис. ... канд. биол. наук: 06.03.01. Красноярск, 1998. 146 с.
- Хуторной О. В., Велисевич С. Н., Воробьев В. Н. Экологическая изменчивость морфоструктуры кроны кедра сибирского на верхней границе распространения // Экология. 2001. № 6. С. 427–433.
- Шмыглева Г. М. Некоторые особенности метеорологического режима скального склона в горноледниковом бассейне Актру // Гляциология Алтая. Томск, 1978. Вып. 14. С. 143–157.

CHARACTERISTICS OF CONES AND SEEDS OF *Pinus sibirica* DU TOUR AT TREE LINE IN THE CENTRAL ALTAI

Е. О. Filimonova, Е. Е. Timoshok

*Institute for Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Prospect Akademicheskyy, 10/3, Tomsk, 634055 Russian Federation*

E-mail: smelena82@mail.ru, timoshokee@mail.ru

We studied the cones of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) at its treeline in the forest tundra ecotone in the Severo-Chuisky Range, the Altai Mountains, Russia. We have registered length, diameter and form of apophysis, the number of sterile and fertile scales in the cones, the number of ovules and the number of seeds, including developed and underdeveloped seeds, and the developed seeds/ovules ratio. The cones and seeds are produced below 2350 m a. s. l. under arid conditions (east-south-eastern slope) and below 2390 m a. s. l. under more humid conditions (west-north-western slope). These altitudes are reproductive line of Siberian stone pine. The predominant forms of the cones near this line are cone-like, spherical and cylindrical. Apophyses are mostly tuberous, hook-like and flat. The most (50%) of the sampled cones have the cylindrical form. The number of ovules varied from 84.6 to 102.4 per cone, the number of seeds were from 76.7 to 98.9 per cone, and the developed seeds were 74.5 to 95.7 per cone. The lowest proportion of developed seeds was registered for cones sampled on arid east-south-eastern slope in 2011. The cones with tuberous apophysis have the highest number of seeds (up to 103.6–110 per cone under more humid and 87.3–104.4 per cone under more arid conditions). Cones gathered at 2235–2390 m a. s. l. have low presence of underdeveloped seeds (1.0 to 3.2 %) and high developed seeds/ovules ratio (87.2 to 93.7 %).

Keywords: *Siberian stone pine, cones, seeds, Severo-Chuisky range, Altai.*

How to cite: Filimonova E. O., Timoshok E. E. Characteristics of cones and seeds of *Pinus sibirica* Du Tour at tree line in the Central Altai // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2016. N. 1: 46–54 (in Russian with English abstract).