

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 581.331.2:582.475.4

**СТРУКТУРА УРОЖАЯ КЕДРА СИБИРСКОГО
НА ЮЖНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

© 2013 г. С. Н. Велисевич

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

Поступила в редакцию 02.03.2012 г.

На примере ряда популяций сосны кедровой сибирской, произрастающих на южной границе ареала, и включающих смежные суходольные и долинные местообитания, анализируется структура урожая на различных уровнях его организации – побег, шишка, семя, зародыш. Характер изменения признаков рассматривается в связи с влажностью почвы, расположением популяций относительно границы ареала и погодными условиями в период формирования репродуктивных структур.

Сосна кедровая сибирская, ареал, структура урожая, шишки, семена, зародыши.

Сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour) – вид с обширным ареалом, занимающий особое место среди других представителей рода *Pinus* благодаря высокой природной и хозяйственной значимости урожаев семян – “кедровых орешков”. Исследования в области биологии ее плодоношения развивались преимущественно в нашей стране и были обусловлены необходимостью разработки научно обоснованных рекомендаций по воспроизводству кедровых насаждений и их комплексному использованию [2, 4, 20]. Пик активности в изучении особенностей плодоношения этого вида пришелся на 60–90-е годы прошлого века. В литературе имеются сведения по зональным [9, 14, 18, 21], региональным [3, 12, 13, 16, 19] и типологическим [10, 12, 17, 19, 23] особенностям плодоношения.

Экологическая амплитуда произрастания сосны кедровой сибирской охватывает условия с различной тепло- и влагообеспеченностью, однако оптимальным для роста и плодоношения является умеренно холодный и влажный климат южной тайги и средней части гор [20]. В отличие от верхней и полярной границ, где решающую роль в жизни этого вида играет тепло, основным фактором, препятствующим продвижению на юг, является недостаточная влажность почвы. На южной границе равнинной западно-сибирской части ареала, совпадающей с переходной зоной между южной тайгой и лесостепью (56–57° с.ш.), сосна кедровая сибирская почти не встречается

на сухих дренированных участках водоразделов, а заселяет склоны, примыкающие к долинам рек, где создается особый микроклимат, позволяющий ей сохранять свои позиции эдификатора [1].

Исследования зональных особенностей формирования урожаев сосны кедровой сибирской [21] показали, что из-за периодических засух плодоношение на юге Западной Сибири неустойчивое в погодичной динамике, но общий его уровень максимален высок по сравнению со средней и северной подзонами тайги. Эти выводы были сделаны на основе изучения крупных кедровников, расположенных недалеко от южной границы ареала, островные изолированные популяции при этом не рассматривались. Изучение А.И. Ирошниковым с соавт. [15] зональных закономерностей изменения качества семян у сосны обыкновенной, лиственницы сибирской и сосны кедровой сибирской в Восточной Сибири показало, что “высокие показатели качества семян у всех изученных видов имеют насаждения, произрастающие в оптимальных условиях. По мере отклонения от оптимума качество семян ухудшается” (с. 73). Мы предполагаем, что в условиях переходной зоны между южной тайгой и лесостепью в равнинной части Западной Сибири количественные и качественные показатели урожайности деревьев должны снижаться по мере усиления действия основного лимитирующего фактора – влажности почвы, ограничивающего продвижение сосны кедровой сибирской на юг.

Цель настоящей работы состояла в анализе структуры урожая сосны кедровой сибирской в ряду суходольных популяций, расположенных на различном расстоянии от “материковой” части ареала: в “материковой” части, вблизи границы и в островных изолированных популяциях. С учетом специфики южной границы, заключающейся в приуроченности популяций к долинам рек, сравнивались между собой смежные суходольные и долинные ценопопуляции в двух крупных популяциях – в “материковой” части ареала и на самой границе.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Район исследования – переходная зона между южной тайгой и лесостепью в Приобье (Западная Сибирь). Заложено 8 постоянных пробных площадей (пр. пл.) в 6 популяциях, различающихся положением относительно границы ареала сосны кедровой сибирской. Популяции 1 и 2 находятся в “материковой” части ареала, 3 – на линии границы, 4–6 – за ее пределами. В популяциях 2 и 3 анализировались смежные ценопопуляции – суходольные и долинные. В тексте суходолы обозначены буквенными индексом “с”, долины – “д”.

Пр. пл. 1с (56°29' с.ш., 84°36' в.д.) – кедровник разнотравный (7К2Е1П+Б, III класс бонитета). Почва – серая глееватая, запас влаги 73 мм, гумуса – 176 т га⁻¹. Высота кедр – 25.2 м, диаметр ствола – 74.5 см, возраст 185–200 лет.

Пр. пл. 2с (56°11' с.ш., 84°25' в.д.) – кедровник разнотравный (5К3П1Е1Б, III класс бонитета). Почва – подзол иллювиально-железистый, запас влаги 71 мм, гумуса – 145 т га⁻¹. Высота кедр – 24.3 м, диаметр ствола – 48.2 см, возраст 140–220 лет.

Пр. пл. 2д (56°12' с.ш., 84°25' в.д.) – кедровник травяно-болотный (7К2Е1Б+П, III класс бонитета). Почва перегнойно-глеевая, запас влаги – 92 мм, гумуса – 413 т га⁻¹. Высота кедр – 25.1 м, диаметр ствола – 50,4 см, возраст 185–290 лет.

Пр. пл. 3с (55°44' с.ш., 83°21' в.д.) – кедровник осочково-разнотравный (2К8Е, III класс бонитета). Почва дерново-глеевая, запас влаги – 43 мм, гумуса – 104 т га⁻¹. Высота кедр – 26.0 м, диаметр ствола – 65.1 см, возраст 160–210 лет.

Пр. пл. 3д (55°43' с.ш., 83°20' в.д.) – кедровая согра кустарничково-осочково-моховая (6К2Е2Б, IV класс бонитета). Почва перегнойно-глеевая, запас влаги – 89 мм, гумуса – 168 т га⁻¹. Высота кедр – 23.5 м, диаметр ствола – 41.8 см, возраст 160–330 лет.

Пр. пл. 4с (55°30' с.ш., 83°07' в.д.) – сосняк кустарничково-осочковый (9С1К+Б, IV класс бонитета). Почва – подзол иллювиально-железистый, запас влаги – 20 мм, гумуса – 38 т га⁻¹. Высота кедр – 22.2 м, диаметр ствола – 45.0 см, возраст 125–145 лет.

Пр. пл. 5с (55°30' с.ш., 82°59' в.д.) – сосняк папоротниково-разнотравный (10С+Б+К, IV класс бонитета). Почва – подзол иллювиально-железистый, запас влаги – 16 мм, гумуса – 63 т га⁻¹. Высота кедр – 21.3 м, диаметр ствола – 40.7 см, возраст 125–160 лет.

Пр. пл. 6с (55°26' с.ш., 82°55' в.д.) – сосняк кустарничково-зеленомошный (10С+К, V класс бонитета). Почва – подзол иллювиально-железистый, запас влаги – 11 мм, гумуса – 27 т га⁻¹. Высота кедр – 18.3 м, диаметр ствола – 38.1 см, возраст 120–320 лет.

Численность заложившихся, опылившихся, перезимовавших и созревших шишек восстанавливалась ретроспективно [5] за период 1994–2010 гг. по следам на коре побегов на модельных 5 ветвях, отобранных в женском генеративном ярусе с каждого из 25 деревьев на каждой пробной площади. Для анализа структуры шишек были взяты смешанные образцы шишек (по 100 шт. с каждой пробной площади) урожая четырех лет (2007–2010 гг.). Анализ проведен в соответствии со стандартными методиками, принятыми в морфологии генеративных органов хвойных пород [8, 20]. Полнозернистость семян определяли рентгенографическим методом [24]. Размеры эмбриональной камеры и зародышей семян измеряли на отсканированных рентгенограммах с помощью аппаратно-программного комплекса SiamsMesoPlant.

Потери урожая в ходе развития семян анализировались с учетом дискретности распределения развившихся из семян “образований” по размеру и структуре [7, 20]. В зависимости от того, на каком этапе прекратилось развитие семян, выделяли 4 категории недоразвитых семян: (1) бесформенные плоские остатки, развившиеся из семян, погибших в год “цветения”; (2) мелкие недоразвитые всегда пустые семена, развившиеся из семян, прекративших свое развитие в начале второго вегетационного сезона; (3) пустые семена нормального размера, сформировавшиеся в результате гибели зародыша; (4) семена с эндоспермом, поврежденным из-за нарушений в эмбриогенезе.

Для интерпретации полученных результатов использовали данные метеостанций г. Томска, с. Кожевниково (Томская область) и пос. Колывань (Новосибирская область), вблизи которых располагались исследованные популяции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По заложению и созреванию шишек на побегах (рис. 1) наблюдается выраженная тенденция к сокращению их числа по направлению к границе (значения f -критерия равны, соответственно, 4.2758 при $P = 0.0006$ и 13.0684 при $P = 0.0000$). Оба признака тесно связаны с влажностью экотопов, что подтверждается положительной достоверной корреляцией числа заложившихся и созревших шишек с запасом почвенной влаги (соответственно, $R = +0.97$ и $R = +0.91$; достоверно при $P < 0.05$).

В “материковой” части ареала более 25% потерь урожая приходится на первый год развития шишек – период “цветения” и опыления. Корреляционный анализ зависимости гибели шишек во всех популяциях за период 1994–2010 гг. от температуры в мае и июне за эти же годы показал, что температура июня не влияла на величину потерь урожая, в то время как температура мая была отрицательно связана с долей погибших шишек в двух более северных популяциях ($R = -0,89$ и $R = -0,79$, достоверно при $P < 0,05$).

В островных изолированных популяциях 30–40% шишек погибали в период весеннего начала роста озими после выхода из зимнего покоя. В южнотаежной зоне у зимнезеленого кедра рост двухлетней шишки начинается во второй половине мая [20], когда возможны резкие переходы от низких температур воздуха к высоким при еще замерзшей почве. В этот период ранняя транспирация негативно влияет на состояние генеративных органов [6]. Сопоставление динамики потерь в период весеннего начала роста озими с погодными условиями в двух южных популяциях (5с и 6с) показало, что в 2008 г. погибло 38%, в 2004 г. – 71% перезимовавших шишек и именно в эти годы дневные максимумы в первой декаде мая достигали 22 и 29 °С при температуре почвы –1 и 2 °С. Во второй декаде при дневных максимумах 25 и 37 °С почва прогревалась до 2 и 8 °С. В годы минимальных потерь урожая (2005 и 2009 гг.) температура колебалась в узком диапазоне и нарастала постепенно.

Потери в год окончательного созревания шишек – с июня по август – существенно выше оказались в суходольных местообитаниях по сравнению с долинными. Учитывая, что в период активного увеличения размеров семенных чешуй, формирования эндосперма семян, дифференциации и роста зародыша существенно возрастает потребление воды и ассимилятов молодыми шишками [20], недостаток почвенной влаги в летние месяцы, более вероятный в районе расположения

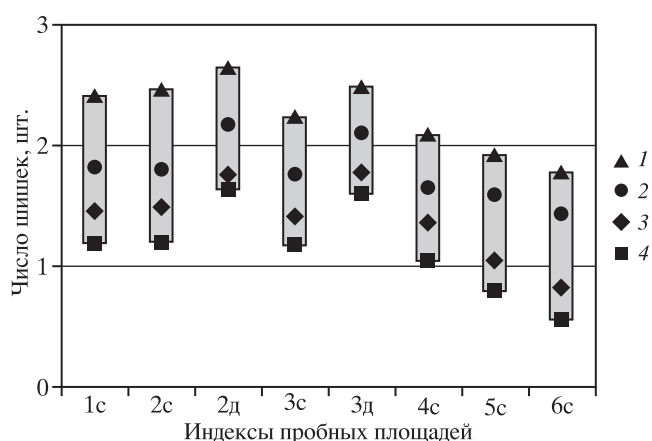


Рис. 1. Среднее число шишек на модельной ветви за период 1994–2010 гг.: 1 – заложившиеся, 2 – опылившиеся, 3 – перезимовавшие, 4 – созревшие.

южных суходольных популяций, мог стать причиной преждевременного опадания шишек.

По структуре шишек и соотношению чешуй различных категорий (таблица) долинские местообитания не отличались от суходольных. В ряду суходольных популяций не наблюдалось ожидаемой тенденции уменьшения размеров шишек по направлению к границе ареала. Шишки “материковых” популяций имели много проксимальных стерильных чешуй и мало дистальных и медиальных. В изолированных островных популяциях, напротив, резко возрастало число стерильных чешуй в медиальной и дистальной зонах, а доля проксимальных чешуй сокращалась.

В научной литературе, содержащей сведения о шишках и семенах сосны кедровой сибирской, специально не анализируются причины изменения числа стерильных чешуй в проксимальной и дистальной зонах. Однако на примере других видов хвойных было показано, что характерной чертой продольной структуры шишек является параболический характер изменения свойств чешуй вдоль оси шишки [26, 27]. Размер кроющих чешуй как малозначимый признак не исследовался, но в отношении семенных чешуй известно, что они закладываются только в медиальной части шишки, в пазухах проксимальных и дистальных кроющих чешуй их нет. Несмотря на то, что в зрелой шишке сосны кедровой сибирской обе чешуи срастаются, проксимальные и дистальные стерильные чешуи рассматриваются как функционально стерильные, вообще не имеющие семязачек, а стерильные в медиальной зоне – как потенциально фертильные [7]. Мы полагаем, что увеличение доли стерильных медиальных чешуй у двух самых южных популяций (5с и 6с) проис-

Таблица. Структура шишек сосны кедровой сибирской в популяциях на южной границе ареала

Популяция	Длина шишки, см	Диаметр шишки, см	Длина междуузлий, мм	Число чешуй, шт.	Сумма семян всех категорий, шт.	Число фертильных чешуй, шт.	Число стерильных чешуй, шт.			
							всего	проксимальных	дистальных	медиальных
1с	4.4±0.67	3.5±0.49	0.39±0.05	76.3±6.6	64.6±11.8	39.8±6.40	36.5±3.30	21.3±2.59	12.0±2.13	3.3±2.14
	а	а	а	а	а	а	а	а	а	а
2с	6.3±0.96	4.8±0.57	0.56±0.10	79.4±11.6	74.4±17.0	45.0±8.14	34.4±8.11	21.6±6.04	10.2±2.81	2.7±2.56
	б	б	б	а	а	а	а	а	а	а
2д	5.1±1.23	5.1±1.23	0.42±0.09	83.8±12.8	73.5±25.6	43.2±13.59	40.6±10.11	25.1±4.26	11.3±3.01	4.2±6.46
	аб	б	аб	а	а	а	а	а	а	а
3с	6.0±0.79	4.7±0.36	0.51±0.08	82.6±6.8	63.3±14.4	47.0±3.59	35.6±5.41	22.3±3.67	11.0±2.42	2.3±2.90
	б	б	б	а	а	а	а	а	а	а
3д	6.0±0.91	4.5±0.47	0.54±0.09	74.2±9.9	57.9±17.1	37.2±10.03	37.0±6.80	22.1±3.82	9.7±2.82	5.1±4.94
	б	б	б	а	а	а	а	а	а	а
4с	5.1±0.62	4.6±0.46	0.44±0.08	74.5±9.7	46.6±15.2	30.1±6.25	44.3±7.30	21.4±5.58	14.8±3.41	8.1±5.37
	аб	б	аб	а	б	аб	а	а	б	а
5с	4.1±1.12	3.8±0.46	0.42±0.15	54.4±11.0	13.2±11.6	8.36±4.65	48.1±7.98	17.5±4.19	18.5±3.81	12.1±5.23
	а	аб	аб	б	в	б	б	а	б	б
6с	3.8±0.75	3.5±0.37	0.34±0.08	64.2±7.57	14.6±8.7	14.6±8.99	49.6±8.42	19.1±3.63	14.8±1.96	15.8±6.81
	а	а	а	аб	в	б	б	а	б	б

Примечание. В числителе – средняя величина со стандартным отклонением, в знаменателе – буквенный индекс, обозначающий различия между популяциями (одинаковые буквы характеризуют отсутствие достоверных, при $P < 0.05$, различий между популяциями).

ходит из-за недоопыления шишек, поскольку они удалены от ближайших популяций на 12 км (от 4с) и 20 км (от 3с и 3д). Это сводит к минимуму вероятность опыления их шишек чужой пылью. Более того, собственная пыльца двух южных изолятов характеризуется уменьшением размеров

воздушных мешков [29], что свидетельствует о ее низких летных качествах.

Весьма любопытным оказалось отсутствие достоверных различий между большинством популяций (за исключением 5с) по сумме всех категорий чешуй, характеризующей структуру озоми (однолетних шишек). Кроющие чешуи закладываются в зимующей почке женского генеративного побега в начале осени [20], когда опасность засухи на юге ареала маловероятна. Возможно по этой причине сумма всех категорий чешуй, соответствующая числу кроющих чешуй шишки, слабо зависела от положения популяции относительно границы ареала и имела пониженные значения лишь у двух самых южных популяций.

По структуре потерь урожая в ходе развития семян исследованные популяции разделились на три группы – “материковые”, приграничные и островные изолированные (рис. 2). Самый высокий процент гибели семян во всех группах, и особенно в изолированных островных популяциях, отмечался на самом первом этапе формирования семян – в ходе опыления семян. Как известно, плоские бесформенные остатки получаются либо из-за непопадания пыльцы в пыльцевую камеру, либо из-за ее неспособности к прорастанию, поскольку начавшая прорастать пыльца, даже не завершив своего роста, может

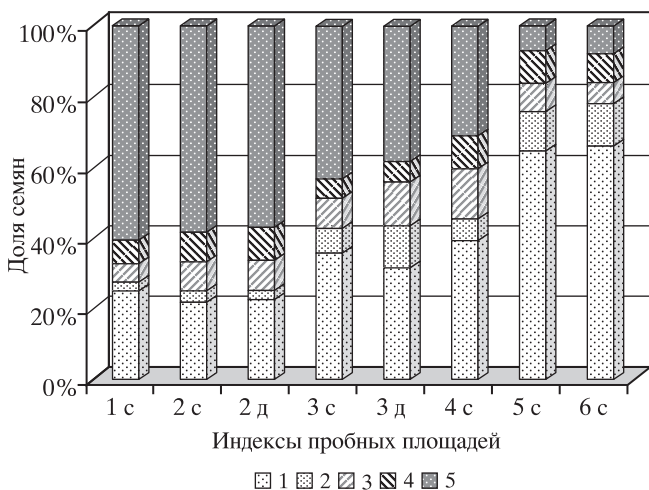


Рис. 2. Структура потерь урожая в процессе формирования семян в популяциях кедр сибирского на юге ареала: 1 – бесформенные плоские остатки семян, 2 – мелкие недоразвитые семена, 3 – пустые семена нормального размера, 4 – семена нормального размера с нарушенным эндоспермом, 5 – полностью развитые семена.

стимулировать развитие семяпочки и ее некоторый рост благодаря выделяемым ростовым веществам [30]. Учитывая, что интенсивный вылет пыльцы и обильное опыление способствует уменьшению числа недоразвившихся семяпочек и увеличению выхода семян из одной шишки [20], резкое увеличение доли бесформенных остатков семяпочек у самых южных изолированных популяций может свидетельствовать о недостатке собственной пыльцы и (или) ее низком качестве.

По направлению к югу увеличивается также доля мелких недоразвитых семян. Их появление вызвано гибелью семяпочек до оплодотворения. В конце мая – в первой половине июня второго вегетационного сезона после зимнего перерыва продолжается развитие архегониев и рост пыльцевых трубок [20]. Возможно, в островных изолированных популяциях архегонии остаются неоплодотворенными вследствие медленного роста пыльцевых трубок [25, 28]. С другой стороны, одной из причин такого явления может быть специфика генетической структуры островных изолированных популяций. Ранее А.И. Ирошниковым [12, 13] на примере сосны кедровой сибирской было показано, что даже в популяциях, удаленных от границ ареала, имеются особи со стабильно высоким уровнем формирования недоразвитых семян. Учитывая это можно предположить, что инбридинг и гомозиготизация маргинальных популяций вследствие их фрагментации на изолированные островки [22] приводит к увеличению доли особей с нарушениями процесса формирования макрогаметофитов.

По доле пустых семян нормального размера, образовавшихся из-за гибели зародыша, и по доле семян с нарушенным эндоспермом, возникших вследствие нарушений в эмбриогенезе, существенных различий между популяциями не наблюдалось. Однако огромные потери из-за недоразвития и гибели семяпочек еще до момента их оплодотворения в итоге привели к тому, что в южных изолятах лишь одна семяпочка из десяти развилась в семя с нормальным эндоспермом и зародышем. Но даже эти полностью созревшие семена характеризовались минимальными размерами зародышевой камеры и зародыша, занимающего менее половины длины камеры (рис. 3). В южной тайге проэмбрио у сосны кедровой сибирской появляется в конце июня, начало дифференциации зародыша происходит в первой половине июля, а его окончательное созревание – в конце июля или начале августа [20]. Из этого следует, что период формирования зародыша приходится на самые жаркие летние месяцы. Было отмечено также, что в засушливые годы зародыши были

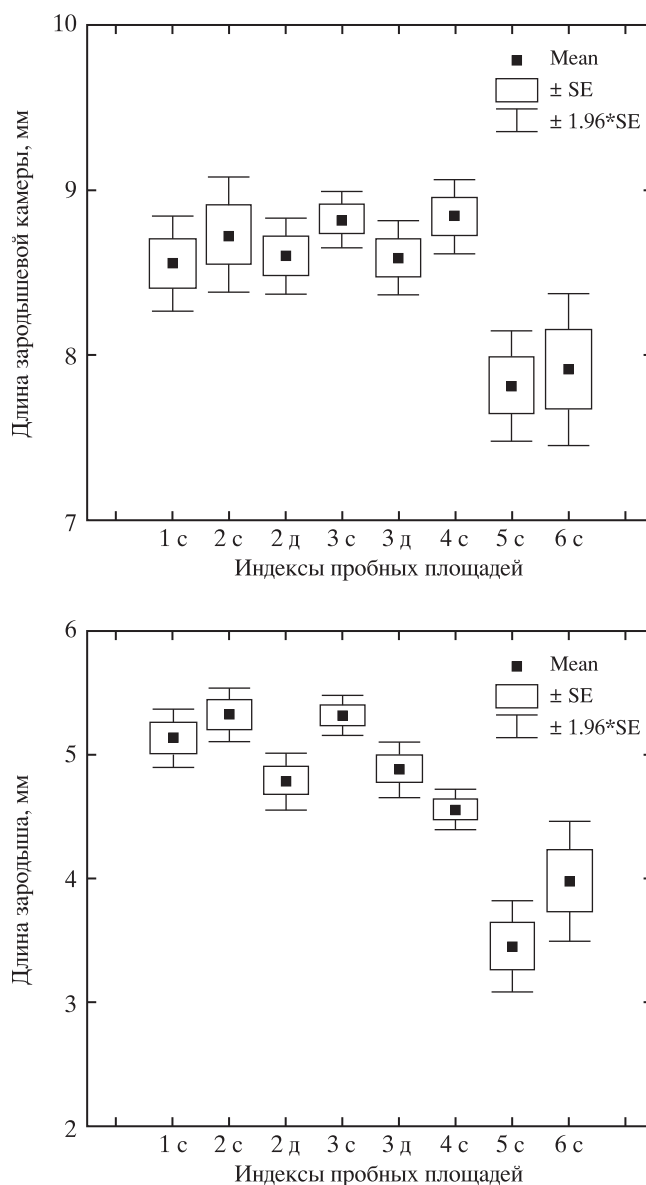


Рис. 3. Длина зародышевой камеры и зародыша в популяциях кедра сибирского на юге ареала.

короче (3–4 мм), чем в годы с благоприятными погодными условиями (5–6 мм) [20]. Поэтому, установленное нами сокращение длины зародышей по направлению к южной границе ареала предположительно связано с повышенной сухостью почвенного субстрата, в котором растут деревья на границе ареала, хотя корреляционная связь длины зародышевой камеры ($R = +0.51$) и зародыша ($R = +0.51$) с влажностью почвы оказалась менее тесной, чем ожидалось.

Изначально предполагалось, что в долинах благодаря повышенной влажности почвенного субстрата условия вполне благоприятны для формирования генеративных органов, однако,

вопреки нашим предположениям, длина зародыша в долинных ценопопуляциях оказалась существенно меньшей, чем в суходольных. Ранее было показано, что у сосны кедровой сибирской, произрастающей в долинах рек, из-за слабого ветрового режима, высокой влажности воздуха и фенологической изоляции по срокам вылета пыльцы наблюдается низкая степень панмиксии, что приводило к самоопылению, накоплению генетического груза и вследствие этого – повышенному содержанию пустых семян в шишке [11]. С учетом этого логично предположить, что успех развития зародыша зависит не столько от влажности почвы, сколько от качества опыления, которое хуже в долинах рек и удаленных островных популяциях.

Заключение. Обобщение полученных результатов показывает, что в ряду суходольных популяций большинство признаков, характеризующих структуру урожая, демонстрирует выраженную тенденцию к снижению значений по направлению к южной границе ареала. Развитие шишек и семян зависит от сочетанного действия трех факторов. Два фактора – влажность почвы и пространственная изоляция, влияющая на качество опыления, изменяются на южной границе ареала параллельно, поэтому экстремальность существования маргинальных популяций обусловлена сопряженным действием недостатка почвенной влаги и изоляции от “материковых” панмиктических популяций. Третий фактор – погодные условия. Он действует на протяжении всего 3-летнего цикла формирования урожая сосны кедровой сибирской и может существенно ограничивать развитие репродуктивных структур в самом начале вегетационного сезона через позднеосенние заморозки и в середине сезона через летние засухи, которые тем губительнее, чем южнее расположена популяция. Характер изменения признаков, более тесно связанных с развитием кроны и побегов (заложение шишек и метамеров в шишках), в большей мере зависит от влажности экотопа и погодных условий. На значения признаков, характеризующих качество эндосперма семян (различные категории недоразвитых и неполных семян) и потенциальную жизнеспособность зародышей (длина зародыша), наряду с почвенными и погодными факторами, большое воздействие оказывает положение популяции относительно границы ареала.

Сравнение структуры урожая долинных и суходольных ценопопуляций показало, что долинное положение благоприятно сказывается только на процессах заложения и созревания шишек на побегах. По структуре шишек и качеству разви-

тия эндосперма семян значимые различия между долинными и суходольными ценопопуляциями отсутствуют, а по размеру зародыша долинные ценопопуляции существенно уступают суходольным. Эти результаты свидетельствуют, что на юге ареала долинные ценопопуляции не имеют принципиальных репродуктивных преимуществ перед суходольными, как это предполагалось изначально. Несмотря на существенные ограничения женского генеративного морфогенеза в популяциях на южной границе ареала, плодоносящие деревья все же следует рассматривать как реальных участников репродуктивного процесса на семенном уровне, поскольку их воспроизводство обеспечено собственными семенами.

Учитывая историческую динамику положения южной границы ареала, которая за последние 100 лет сместилась на 50 км к северу [1], антропогенную нагрузку, региональные и глобальные климатические тенденции, результаты проведенных исследований могут использоваться для прогнозирования пространственной динамики популяций, интразональных и зональных границ распространения сосны кедровой сибирской.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бех И.А. Кедровники Южного Приобья. Новосибирск: Наука, 1974. 212 с.
2. Бех И.А., Воробьев В.Н. Потенциальные кедровники // Проблемы кедра. Вып. 6. Потенциальные кедровники. Томск: Томский НЦ СО АН СССР, 1998. 122 с.
3. Воробьев В.Н. Особенности плодоношения кедра сибирского в горных условиях. Биология семенного размножения хвойных в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 15–70.
4. Воробьев В.Н. Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. Новосибирск: Наука, 1983. 253 с.
5. Воробьев В.Н., Воробьева Н.А., Горошкевич С.Н. Рост и пол кедрового сибирского. Новосибирск: Наука, 1989. 167 с.
6. Гирс Г.И. Физиология ослабленного дерева. Новосибирск: Наука, 1982. 253 с.
7. Горошкевич С.Н. Пространственно-временная и структурно-функциональная организация кроны кедрового сибирского: Автореф. дис... д-ра биол. наук: 03.02.01. Томск: Томский гос. ун-т, 2011. 38 с.
8. Горошкевич С.Н., Хуторной О.В. Внутрипопуляционное разнообразие шишек и семян *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение 1. Уровень и характер изменчивости признаков // Растительные ресурсы. 1996. Т. 32, Вып. 3. С. 1–11.

9. Данченко А.М., Арцимович Н.Ф. Внутрипопуляционная изменчивость характеристик шишек у кедра сибирского в подзоне южной тайги // Проблемы кедра. Вып. 4. Семеношение и размножение. Томск: Томский НЦ СО АН СССР, 1990. С. 34–57.
10. Данченко А.М., Бех И.А. Кедровые леса Западной Сибири. Томск: Томский гос. ун-т, 2010. 424 с.
11. Земляной А.И. О генетическом разнообразии популяций кедра сибирского // Матер. Всерос. конф., посв. 60-летию Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН и 70-летию образования Красноярского края, г. Красноярск, 1–3 сентября 2004 г. Красноярск: Изд-во Ин-та леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2004. С. 32–33.
12. Ирошников А.И. Биозкологические свойства и изменчивость кедра сибирского // Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. С. 8–40.
13. Ирошников А.И. Полиморфизм популяций кедра сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: Изд-во Ин-та леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1974. С. 77–103.
14. Ирошников А.И. Плодоношение и качество семян хвойных пород в северных и горных районах Сибири // Плодоношение лесных пород Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 98–117.
15. Ирошников А.И., Милютин Л.И., Черепнин В.Л., Щербакова М.А. Изменчивость качества семян хвойных пород в Восточной Сибири // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: Изд-во Ин-та леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1974. С. 56–76.
16. Костенко А.Г. Особенности роста и семеношения кедра сибирского в Бурятской АССР в связи с комплексным использованием кедровых насаждений: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01 Минск: Белорусский технологический ин-т, 1970. 24 с.
17. Кузичкин А.А. Экологическая разнокачественность шишек и семян кедра сибирского в средне- и южно-таежных районах Западной Сибири // Экология семенного размножения хвойных Сибири. Красноярск: Изд-во Ин-та леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1984. С. 39–51.
18. Мишуков Н.П. Плодоношение кедра сибирского в подзоне северной тайги // Изв. СО РАН. Сер. биол. наук. 1972. № 15. Вып. 3. С. 53–59.
19. Некрасова Т.П. Плодоношение кедра в Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. 70 с.
20. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 272 с.
21. Некрасова Т.П., Мишуков Н.П. Области сеной продуктивности кедра сибирского на Западно-Сибирской равнине // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 3–15.
22. Санников С.Н., Петрова И.В., Санникова Н.С., Егоров Е.В., Филиппова Т.В. Инсуляризация и полиморфизм островных маргинальных популяций *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2011. № 3. С. 170–175.
23. Смолоногов Е.П. Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины // Эколого-лесоводственные основы оптимизации хозяйства. Свердловск: Уральский НЦ АН СССР, 1990. 228 с.
24. Щербакова М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. Красноярск: Красноярское книж. изд-во, 1965. 36 с.
25. Hagman M., Mikkola L. Observations on cross-, self- and inter-specific pollinations in *Pinus peuce* Griseb. // *Silvae Genetica*. 1963. V. 12. N 3. P. 73–79.
26. Owens J.N., Molder M. Bud development in Sitka spruce. II. Cone differentiation and early development // *Canad. J. Bot.* 1976. V. 54, N 8. P. 766–779.
27. Owens J.N., Singh H. Vegetative bud development and the time and method of cone initiation in subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) // *Canad. J. Bot.* 1982. V. 60. N 11. P. 2249–2262.
28. Takaso T., Aderkas P., Owens J.N. Prefertilization events in ovules of *Pseudotsuga*: ovular secretion and its influence on pollen tubes // *Canad. J. Bot.* 1996. V. 74. N 8. P. 1214–1219.
29. Velisevich S.N., Bender O.G., Chitorkina O.Yu., Chernova N.A., Tatarintseva I.I. Reproductive differentiation of Siberian stone pine (*Pinus sibirica*, *Pinaceae*) populations in south taiga of Western Siberia // 4th IUFRO Conference on the Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines. Tomsk, Russia, 9–11 August 2011. Tomsk: Publishing House of Tomsk State University of Control Systems and Radioelectronics, 2011. P. 46–47.
30. Williams C.G. Selfed embryo death in *Pinus taeda*: a phenotypic profile // *New Phytologist*. 2008. V. 178. P. 210–222.

Yield Structure in Siberian Pine at the Southern Boundary of Its Range in Western Siberia

S. N. Velisevich

The structure of the Siberian pine (*Pinus sibirica*) yield is analyzed on different levels of its organization – shoot, cone, seed, and germ. The pine trees grow at the southern boundary of its range that includes adjacent dry and valley sites. The character of changes in the pine characteristics is considered to be dependent on soil moisture, location of the populations with regard to the range boundaries, and weather conditions in the period of forming the reproductive structures.

Siberian pine, yield structure, cones, seeds, germs.