

СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 581(3-5.16) + 634.016
doi: 10.17223/19988591/38/6

С.Н. Горошкевич

*Институт мониторинга климатических и экологических
систем СО РАН, г. Томск, Россия*

Динамика роста и плодоношения кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour): цикличность или ациклические колебания?

Работа выполнена за счет базового бюджетного финансирования (ФАНО)
при поддержке РФФИ (проекты № 15-04-03924 и 15-04-03483).

Методом многолетних наблюдений (1990–2007 гг.) изучена динамика радиального роста и плодоношения кедра сибирского в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины. Динамика роста – это циклический процесс с четко выраженной положительной автокорреляцией. Динамика плодоношения представляла собой случайный (ациклический) процесс. Очень высокие и очень низкие урожаи без какой-либо закономерности чередовались на протяжении очень коротких периодов. Это предполагает полное отсутствие автокорреляций и случайный характер многолетней динамики внешних факторов, влияющих на плодоношение. Обсуждены причины существенных различий между динамикой роста и динамикой плодоношения.

Ключевые слова: *Pinus sibirica*; прирост по диаметру; семенная продуктивность; флуктуации во времени.

Введение

Многолетнюю динамику жизнедеятельности деревьев, ее характер и приросту обычно изучают на примере размера и структуры годичного кольца древесины, что объясняется относительной методической легкостью ретроспективного восстановления признаков за длительный период времени. Имеющиеся достижения систематизированы в ряде обобщающих работ [1–6].

Радиальный рост ствола неплохо характеризует состояние вегетативной сферы дерева, но почти ничего не говорит о состоянии его репродуктивной сферы. Между тем именно успешное воспроизводство является важнейшей функцией любых живых организмов. Многолетние ряды репродуктивных признаков, подобные рядам радиального прироста ствола, у хвойных получают по следам, оставляемым шишками на ветвях [7–9]. В модифицированном виде (по внутренним следам от шишек, скрытым в древесине ветвей),

этот метод позволяет восстанавливать динамику плодоношения за многие десятки лет [10]. Анализ длительных рядов динамики плодоношения кедра сибирского в различных районах Западной и Восточной Сибири показал, что в них, так же как и в рядах радиального прироста, присутствуют циклы самой разнообразной протяженности и амплитуды, но структура цикличности принципиально иная [11–16].

Это направление исследований изначально развивалось как боковая ветвь дендрохронологии – «репрохронология», по определению В.Н. Воробьева [17]. В этом качестве репрохронология своими средствами пытается решать классические дендрохронологические задачи, даже такие специфические, как, например, реконструкция климатов прошлого [16]. При этом задачи репродуктивной биологии древесных растений и лесного семеноводства остаются, как правило, вне поля зрения исследователей. Настоящая работа призвана посмотреть на динамику плодоношения именно с этой стороны.

Обсуждая природу погодичной динамики семенной продуктивности кедра сибирского, исследователи стремились понять, какие факторы мешают стабильному плодоношению. Самый характерный пример – классические работы Т.П. Некрасовой [18]. На самом деле нестабильность плодоношения в погодичной динамике – это весьма стабильное свойство очень многих, в том числе процветающих, многолетних растений, которое нисколько не мешает их успешному воспроизводству [19, 20]. Скорее всего, этот признак является адаптивным и поддерживается естественным отбором [21, 22]. В настоящей работе сделана попытка обсудить эту тему на примере кедра сибирского.

В динамике плодоношения кедра сибирского отчетливо преобладает, т.е. обеспечивает максимальный вклад в общую изменчивость признака, самый короткий 3–4-летний цикл [14]. Следовательно, именно его исследование наиболее актуально для понимания динамики плодоношения. Ранее ряды погодичной динамики вегетативных и генеративных признаков были рассмотрены нами именно как вариационные ряды, без приуроченности их отдельных элементов к конкретным календарным годам [23]. Оказалось, что для большинства вегетативных признаков характерен обычный, для многих генеративных – огромный размах флуктуаций. Распределение вегетативных признаков близко к нормальному, а распределение генеративных признаков было, как правило, депрессивным, причем низкие значения признака отмечались в несколько раз чаще, чем высокие.

Практически все длительные (более 5 лет) ряды динамики плодоношения кедра сибирского получены по следам на побегах от шишек. Наш 18-летний ряд впервые получен методом прямого учета числа шишек, числа и массы полных семян. Цель данной работы – сравнительный анализ собственно динамики роста и плодоношения кедра сибирского, а также выявление характера и природы различий между ними.

Материалы и методики исследования

Материал собран в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины, на крайнем юге таежной зоны, в Томь-Обском междуречье, 20 км к юго-западу от г. Томска (56°13'36" с. ш., 84°51'54" в. д.). Это Нижне-Сеченовский припоселковый кедровник, тип леса разнотравный, средний возраст 160–180 лет, III класс бонитета, полнота 0,5, средняя высота 22 м, средний диаметр ствола 53 см.

Учет урожая и отбор шишек проводили ежегодно в период с 1990 по 2007 г. В разные годы использовали от 25 до 100 деревьев, в среднем 50–60. В годы, когда число деревьев было одинаковым, состав использованных деревьев отличался не более чем на 15%. Обеспечить наблюдение за одними и теми же деревьями в течение 18 лет было технически невозможно хотя бы потому, что некоторые деревья погибали, их приходилось заменять. Урожай определяли методом подъема в крону, полного стряхивания шишек и их подсчета на земле.

С каждого дерева брали образец 10–15 шишек. В шишках подсчитывали число чешуй в фертильной зоне. Умножением этого признака на 2 получали исходное число семян в шишке. Затем подсчитывали число развитых (нормального размера) семян в шишке. Долю (%) полных семян с развитыми зародышами определяли методом рентгенографии. Из двух последних признаков рассчитывали число полных семян в шишке. Затем по рентгенограмме из каждого образца отбирали 100 полных семян и путем их взвешивания определяли массу одного семени.

Ширину годичных колец измеряли у 15 деревьев из числа тех, которые в течение всех 18 лет использовались для учета плодоношения. С каждого дерева использовали два керна, взятых на противоположных сторонах ствола.

Результаты исследования

Анализ изменчивости ширины кольца ксилемы в основании ствола показал, что в последние несколько десятилетий использованные деревья явно находились на этапе стабилизации радиального прироста: в ряду представлены только циклические колебания, возрастной тренд отсутствует (рис. 1, *a*). Средняя ширина годичного кольца ксилемы за последние 18 лет составила $1,97 \pm 0,92$ мм ($C = 16,3\%$). Минимальное значение признака составляет примерно 50% от максимального. Хорошо заметен 4–6-летний цикл. Поэтому налицо значительная автокорреляция прироста: по данным за последние 40 лет, прирост в текущем году положительно связан с приростом в предшествующем году ($r = 0,41$, $p = 0,05$).

Среднее за период наблюдений число шишек на дереве составило 369 ± 71 шт. с колебаниями по годам от 10 до 740 шт., коэффициент вариации – 69% (рис. 1, *b*). Говорить о форме распределения признака при таком небольшом числе наблюдений достаточно сложно. Тем не менее оно

явно депрессивное: за 18 лет не отмечено ни одного года с урожаем шишек в диапазоне от 193 до 391 шт., причем 4 раза урожай был менее 60 шт., 5 раз – более 630 шт.

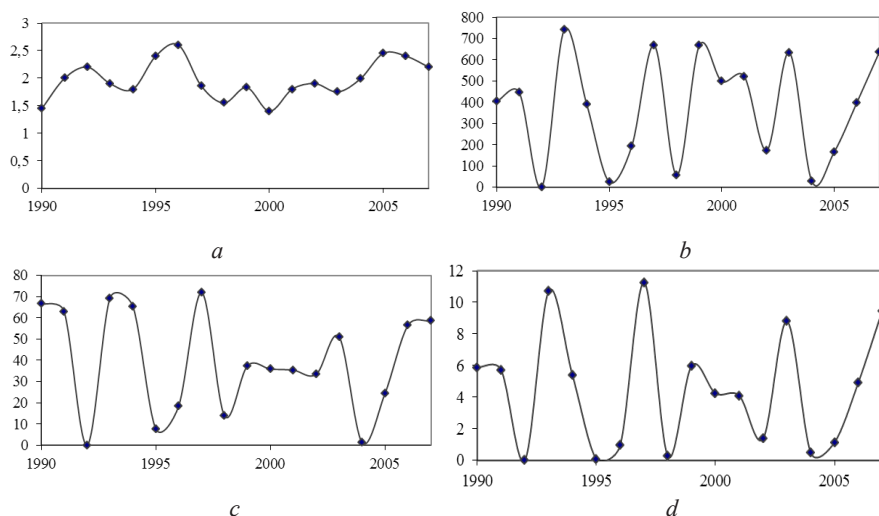


Рис. 1. Динамика роста и плодоношения кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в Нижне-Сеченовском припоселковом кедровнике: *a* – ширина годичного кольца, мм; *b* – число зрелых шишек на дереве, шт.; *c* – число полных семян с развитыми зародышами, % от исходного числа семязпочек; *d* – масса полных семян на дереве, кг
[Fig. 1. Dynamics of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) growth and seed production in Nizhne-Sechenovo village-side forest: *a* - Tree ring width, mm; *b* - Mature cone number per tree, pcs; *c* - Fill seeds number, % of initial ovule number; *d* - Fill seed weight per tree, kg]

Анализ динамики признака позволяет довольно четко разделить 18 лет наблюдений на 4 группы по величине урожая шишек:

- в 1992, 1995, 1998 и 2004 гг. – очень низкий (до 50 шишек/дерево);
- в 1996, 2002 и 2005 гг. – низкий (180–200 шишек/дерево);
- в 1990, 1991, 1994, 2000, 2001 и 2006 гг. – средний (390–510 шишек/дерево);
- в 1993, 1997, 1999, 2003 и 2007 гг. – высокий (более 630 шишек/дерево).

В этом ряду оказалось невозможно найти какую-либо закономерность. Так, в двух случаях отмечено два очень низких или низких урожая подряд, один раз между двумя очень низкими или низкими урожаями выявлен интервал три года. В двух случаях отмечено два средних урожая подряд, один раз между двумя средними урожаями установлен интервал 6 лет. Наконец, интервал между высокими урожаями составлял от 1 до 3 лет.

Динамика числа полных семян в процентах от исходного числа семязпочек, характеризующая качество урожая, оказалась еще более сложной: в первую половину периода наблюдений высокие значения признака (5 лет) чередовались с низкими (4 года), во вторую половину периода наблюдений абсолютно преобладали его средние значения (6 лет из 9) (рис. 1, *c*).

Итоговый показатель семенной продуктивности – масса полных семян на дерево – зависел в основном от числа шишек, но положительно был связан также и с числом полных семян в шишке. Поэтому динамика массы полных семян на дерево выступала результирующей по отношению к динамике двух других признаков (рис. 1, *d*). Годы группировались в те же три группы, что и по урожаю шишек, но 1999 г. из-за малого числа семян в шишках переместился из группы высокого в группу среднего урожая:

- 0–0,5 кг, очень низкий урожай (1992, 1995, 1998 и 2004 гг.);
- 1–1,5 кг, низкий урожай (1996, 2002 и 2005 гг.);
- 4–6 кг, средний урожай (1990, 1991, 1994, 1999, 2000, 2001 и 2006 гг.);
- 8,8–11,3 кг, высокий урожай (1993, 1997, 2003 и 2007 гг.).

Концентрация значений признака в пределах этих четырех диапазонов очень высока: в сумме они составляли менее половины от общего диапазона изменчивости! Погодичная динамика признаков произвольна: высокие, средние, низкие и очень низкие урожаи чередовались без какой-либо закономерности. Автокорреляции внутри ряда семенной продуктивности недостоверны. Слабая тенденция к обратной связи убывает с увеличением интервала между годами: $r = -0,39$ между текущим и последующим, $r = -0,24$ между текущим и последующим + 1, $r = 0,07$ между текущим и последующим + 2.

Обсуждение результатов исследования

Попытки найти закономерность в чередовании низких и высоких урожаев семян предпринимались на всем протяжении существования лесного семеноводства. На первых порах хорошо прослеживалось желание исследователей представить динамику плодоношения как *периодический* процесс. В классическом труде Н.С. Нестерова [24] сообщается, что у дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) обильные урожаи желудей в Европейской части России бывают строго (!) каждый 6-й год. Этот вывод обосновывается солидным 55-летним рядом наблюдений: за весь этот период лишь один раз, и то из-за конкретной причины (очень сильного поздневесеннего заморозка), очередной высокий урожай отмечен не на 6-й, а на 7-й год после предыдущего. Впрочем, уже в этой работе периодичность плодоношения не рассматривается как абсолютный закон. В частности, о сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) говорится, что в центре Европейской России она обильно плодоносит *в среднем* через 6 лет. Это характеризует не что иное, как *циклический* характер динамики плодоношения. В дальнейшем сообщения о периодическом чередовании урожаев семян у древесных растений появлялись все реже, а о циклическом – все чаще. Уже во 2-м издании своего «Лесного семеноводства» А.П. Тольский [25] пишет только о повторяемости урожаев у разных видов лесных деревьев и приводит только средние сроки между высокими, средними и низкими урожаями семян.

Углублению представлений о динамике плодоношения отчасти способствовала математическая обработка многолетних рядов наблюдений принятыми в дендрохронологии методами, позволяющими выявить структуру цикличности [14, 15, 26]. Выяснилось, что в динамике плодоношения, как и в динамике любого другого природного процесса, одновременно присутствуют самые разнообразные по продолжительности и выраженности циклы, причем их состав и доля очень сильно варьируют в зависимости от происхождения той или иной репрохронологии. Вместе с тем сделан один важный вывод: в динамике плодоношения очень велико значение коротких и самых коротких (2–3-летних) циклов; оно многократно выше, чем в динамике, например, радиального или линейного прироста. Сделав этот вывод, исследователи длинных рядов, в сущности, сами поставили под сомнение необходимость дальнейшего развития этих работ. Действительно, зачем получать и анализировать длинные ряды, если почти вся погодичная изменчивость сосредоточена в коротких циклах. Гораздо важнее, во всяком случае, для репродуктивной биологии древесных растений и лесного семеноводства, тщательно исследовать внутреннюю структуру этих самых коротких циклов. На этом мы, собственно, и сосредоточимся в дальнейшем.

Сам феномен многолетней цикличности любых явлений в живой природе предполагает либо их зависимость от таких же циклических колебаний внешних факторов, либо наличие значимых автокорреляций внутри ряда [3]. В динамике плодоношения это в основном циклические колебания климата и влияние текущего урожая на последующие [27–29].

В колебаниях климата нет циклов продолжительностью меньше 5–6 лет, причем такие короткие циклы выражены едва заметно, а более или менее существенное значение имеют лишь 11- и 22-летние циклы, связанные с солнечной активностью [30–32]. Следовательно, климатически обусловленные циклы плодоношения также не могут иметь меньшую продолжительность. Реальное существование таких циклов должно выражаться в чередовании хотя бы 3–4-летних, а еще лучше – 5–6-летних периодов с относительно повышенными и относительно пониженными урожаями. В литературе нередко встречаются сообщения о таком характере динамики плодоношения, в том числе и даже в первую очередь у кедра сибирского [33–34]. Л.Ф. Правдин [11], обобщивший первые результаты наблюдений, сделал вывод, что у этого вида динамика плодоношения выражается не в смене урожайных лет неурожайными, а в смене периодов с повышенными и пониженными урожаями. Э.Б. Королева [35] установила, что у кедра корейского (*Pinus koraiensis* Sieb. & Zucc.) за 22 года наблюдений отмечено два – повышенных и два периода пониженных урожаев, каждый по 7–8 лет. D. Tomback [36] сообщила о возможности 3–4-летних периодов обильного плодоношения у американского вида кедровых сосен – сосны белоствольной (*P. albicaulis* Engelm.). У кедра сибирского 11-летняя цикличность плодоношения обнаружена в 1950–1960-е гг. в Западной Сибири [37] и на Урале [38]. В обоих случаях иссле-

дователи констатировали положительную связь урожая шишек с солнечной активностью (числами Вольфа). В дальнейшем В.Н. Воробьев [39] на репрезентативном материале 60–70-летних рядов показал, что 10–14-летние циклы если и присутствуют в динамике плодоношения кедра сибирского, то с активностью солнца они связаны слабо, неоднозначно. На юго-востоке Западно-Сибирской равнины климатическая цикличность точно такая же, как и в любом другом регионе планеты: циклов с продолжительностью меньше 5–6 лет не выявлено [40]. В динамике плодоношения кедра, по нашим данным, наоборот, нет сколько-нибудь заметных периодов с длиной больше 3–4 лет. Это означает, что динамика плодоношения никак не связана с цикличностью средних температур воздуха и суммами осадков, которые анализируются в работах по динамике климата. Она определяется совсем другими климатическими факторами [18].

Влияние текущего урожая на последующие вряд ли может выходить за пределы 2–3-летнего периода [29, 41]. Поэтому при большой продолжительности неурожайных циклов, например у ели, автокорреляция между текущим и последующими урожаями семян не выходит за пределы статистической погрешности [42]. Индуцированные этим фактором циклы должны быть очень короткими, в идеале 2-летними. Такая 2-летняя цикличность действительно обнаружена, например, у пихты. G.R. Powell [43] и Т.П. Некрасова [44] показали, что в 1970-е гг. у двух видов – пихты сибирской (*Abies sibirica* Ldb.) и пихты бальзамической (*A. balsamea* Mill.) – обильное плодоношение наблюдалось в одни и те же (четные) годы. Этот эндогенный режим был настолько четким, что упомянутые авторы даже сочли возможным говорить не о цикличности, а о периодичности плодоношения. В литературе имеются сведения о наличии ритмических колебаний урожая явно эндогенного происхождения и у некоторых других хвойных растений. Так, В.Н. Усов [45, 46] сообщил, что у ели корейской (*Picea koraiensis* Nakai) в Приморье плодоношение происходит строго через два года на третий; за 20 лет наблюдений не отмечено ни одного нарушения этой закономерности. Похожее явление обнаружено даже у сосны: K.F. Wenger [47] показал, что сосна ладанная (*P. taeda* L.) на юге США плодоносит обычно два года подряд с 2-летним интервалом. В нашей работе обнаружена слабая тенденция к обратной связи между текущим и последующим урожаями семян. Такая едва заметная связь могла бы быть второстепенной причиной 2-летней цикличности плодоношения. Но 2-летней цикличности плодоношения у кедра сибирского не найдено ни в нашей работе, ни в других исследованиях. Между текущим урожаем и урожаем через 2 года связь еще слабее, а между текущим урожаем и урожаем через 3 года она полностью отсутствует. Это означает, что внутренние причины вообще не участвуют в формировании динамики плодоношения кедра сибирского.

Таким образом, в динамике плодоношения хвойных возможно доминирование довольно длинных циклов, предположительно связанных с клима-

тическими циклами такой же продолжительности, и очень коротких циклов, предположительно эндогенного происхождения. Есть основания полагать, что также возможен и принципиально иной вариант – нециклическая динамика плодоношения. Приведенный в настоящей работе ряд наблюдений слишком краток, чтобы на его основании делать далеко идущие выводы. Тем не менее, судя по нашим результатам, у кедр сибирского совершенно отсутствуют какие-либо закономерности в динамике плодоношения, за исключением чисто статистических, вероятностных. Вот полученная последовательность очень низких (ОН) низких (Н), средних (С) и высоких (В) урожаев шишек: $C \rightarrow C \rightarrow OH \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow OH \rightarrow H \rightarrow B \rightarrow OH \rightarrow C \rightarrow C \rightarrow C \rightarrow H \rightarrow B \rightarrow H \rightarrow OH \rightarrow C \rightarrow B$. Не требуется специальных расчетов, чтобы убедиться в совершенно случайном расположении элементов внутри этого ряда. Вероятность любых комбинаций примерно соответствует частоте встречаемости элементов и их сочетаний. Например, при вероятности высокого урожая в 22% очень мала вероятность последовательности из двух высоких урожаев подряд. Поэтому такой последовательности и нет в нашем ряду. Вероятность среднего урожая почти в 2 раза выше. Следовательно, вероятность последовательности из двух или даже трех средних урожаев значительно выше, чем из двух высоких. Действительно, такие последовательности отмечены в реальной динамике. Таким же образом легко объяснить и среднюю продолжительность периода, например, между двумя высокими, двумя средними или двумя низкими урожаями.

Настоящая работа – не исключение. В литературе нередко встречаются сообщения о примерно таком же характере динамики плодоношения. Большая часть их относится к роду сосна. Это сосна обыкновенная в Белоруссии [48, 49], на северо-западе России [50] и в Финляндии [51], кедр сибирский на Алтае [52, 53], кедр корейский в Приморье [54] и др. Характер динамики плодоношения, описанный в настоящей и упомянутых выше работах, предполагает полное отсутствие автокорреляций и точно такой же – совершенно случайный – характер многолетней динамики влияющих на плодоношение внешних (климатических) факторов.

Как результаты настоящей работы, так и огромное число других публикаций показывают, что у кедр сибирского и хвойных растений вообще генеративные признаки многократно более изменчивы, чем вегетативные. Многолетняя динамика роста – это всегда циклический процесс с преобладанием длинных климатически обусловленных циклов и четко выраженной положительной автокорреляцией как климатической, так и не климатической природы [1–4]. Динамика плодоношения может быть случайной и закономерной, циклической и периодической, эндогенно и экзогенно обусловленной, содержащей и не содержащей автокорреляцию, однако она всегда характеризуется чередованием очень высоких и очень низких урожаев семян на протяжении очень коротких (в несколько лет) периодов. У лесных деревьев без ежегодного и достаточно стабильного в многолетней динамике

роста немыслим успех в борьбе за существование. Напротив, равномерное по годам плодоношение у таких растений, по-видимому, не поддерживается естественным отбором, так как при продолжительности жизни в десятки и сотни лет оно не дает носителям этого признака, а также их потомству, никаких существенных преимуществ в борьбе за существование.

Для тех растений, семена которых входят в трофические цепи экосистем, т.е. используются животными в качестве корма, регулярное плодоношение может быть даже вредным признаком, существенно затрудняющим воспроизводство [55–59]. Именно резкая неравномерность плодоношения по годам позволяет таким видам успешно существовать. В англоязычной литературе для обозначения этого явления есть даже специальный термин – «mast-ing», или «mast seeding» (от «mast» – съедобный орехоподобный плод, «mast year» – урожайный год) [60, 61]. В неурожайные годы численность потребителей семян, как правило, существенно снижается из-за отсутствия кормовой базы [42, 62–64]. Это обеспечивает обильное возобновление вида в урожайный год, следующий за неурожайным [22, 65]. Семена кедра являются основой трофических цепей в сибирских лесных экосистемах. Поэтому не удивительно, что его семенная продуктивность характеризуется нерегулярностью и очень высоким уровнем изменчивости в погодичной динамике.

Заключение

Анализ результатов показал, что в динамике радиального роста кедра сибирского на юге лесной зоны преобладают относительно длинные циклы, предположительно климатически обусловленные, с четко выраженной положительной автокорреляцией. Для динамики плодоношения характерен нециклический (случайный) характер. Описанная в настоящей работе для кедра сибирского, а также в некоторых других публикациях, относящихся к роду сосна, она предполагает полное отсутствие автокорреляций и случайный характер многолетней динамики влияющих на плодоношение внешних факторов.

Динамика плодоношения кедра сибирского характеризуется чередованием очень высоких и очень низких урожаев семян на протяжении 2–3 лет. Рост значительно более стабилен в погодичной динамике. Эти различия являются частью закрепленной естественным отбором стратегии выживания: стабильный рост полезен, стабильное плодоношение не件лезно, особенно у тех видов, семена которых используются животными в качестве корма. В неурожайные годы численность потребителей семян резко снижается. В следующие за ними урожайные годы это обеспечивает обильное возобновление вида. Кедр сибирский явно относится к числу именно таких растений.

Литература

1. Битвинскас Т.Т. Дендроклиматические исследования. Л. : Гидрометеиздат, 1974. 172 с.
2. Fritts H.C. Tree-rings and climate. New York : Academic Press, 1976. 567 p.
3. Schweingruber F. Tree rings and environment. Dendroecology. Berne ; Stuttgart ; Vienna : Paul Haupt Publ., 1996. 609 p.
4. Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 1996. 246 с.
5. Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск : Наука, 2000. 214 с.
6. Speer J.H. Fundamentals of tree-ring research. Tucson : University of Arizona Press, 2010. 333 p.
7. Некрасова Т.П. К методике изучения динамики плодоношения у хвойных // Известия восточных филиалов АН СССР. 1957. № 6. С. 138–145.
8. Горчаковский П.Л. Новое в методике исследования динамики семеношения хвойных // Ботанический журнал. 1958. Т. 43, № 10. С. 1445–1449.
9. Воробьев В.Н., Горошкевич С.Н. Методика ретроспективного изучения динамики мужского «цветения» *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 4. С. 554–557.
10. Воробьев В.Н. Метод ретроспективного изучения динамики семеношения *Pinus sibirica* Du Tour (Pinaceae) // Ботанический журнал. 1979. Т. 64, № 7. С. 971–974.
11. Правдин Л.Ф. Итоги работ по изучению плодоношения кедра сибирского // Труды Института леса и древесины АН СССР. 1963. Т. 62. С. 174–189.
12. Ирошников А.И. Полиморфизм популяций кедра сибирского // Изменчивость древесных растений Сибири / отв. ред. Е.Г. Минина и А.И. Ирошников. Красноярск : Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1974. С. 77–103.
13. Ирошников А.И. Плодоношение и качество семян хвойных пород в северных и горных районах Сибири // Плодоношение лесных пород Сибири / отв. ред. Л.И. Милютин. Новосибирск : Наука, 1982. С. 98–117.
14. Воробьев В.Н. Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. Новосибирск : Наука, 1983. 253 с.
15. Несветайло В.Д. Многолетняя динамика репродуктивной деятельности и радиального прироста кедра сибирского в припоселковом кедровнике южной тайги // Экология. 1987. № 6. С. 19–25.
16. Савчук Д.А., Воробьев В.Н. Сравнение динамики роста и репродукции кедра сибирского // Сибирский экологический журнал. 1999. № 2. С. 125–129.
17. Воробьев В.Н. Репрохронология хвойных: программа и методы // Сибирский экологический журнал. 1999. Т. 6, № 2. С. 117–123.
18. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра. Новосибирск : Наука, 1972. 272 с.
19. Herrera C.M., Jordano P., Guitián J., Traveset A. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept : reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal // The American Naturalist. 1998. Vol. 152, № 4. PP. 576–594.
20. 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. PP. 1214–1225.
21. Silvertown J.W. The evolutionary ecology of mast seeding in trees // Biological Journal of Linnean Society. 1980. Vol. 14. PP. 235–250.
22. Visser M.D., Jongejans E., van Breugel M., Zuidema P.A., Chen Y.-Y., Kassim A.R., de Kroon H. Strict mast fruiting for a tropical dipterocarp tree: a demographic cost-benefit

- analysis of delayed reproduction and seed predation // *Journal of Ecology*. 2001. Vol. 99. PP. 1033–1044.
23. Горошкевич С.Н. Динамика роста и плодоношения кедра сибирского. Уровень и характер изменчивости признаков // *Экология*. 2008. № 3. С. 181–188.
24. Нестеров Н.С. Очерки по лесоведению. М. ; Л. : Гос. лесное техн. изд-во, 1933. 247 с.
25. Тольский А.П. Лесное семеноводство. М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1950. 167 с.
26. Комин Г.Е. Цикличность динамики урожайности плодов и семян древесных растений // *Записки Свердловского отделения Всесоюзного ботанического общества*. Свердловск : Изд-во Урал. гос. ун-та, 1973. Вып. 6. С. 82–84.
27. Kelly D., Sork V.L. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2002. Vol. 33. PP. 427–447.
28. Drobyshev I., Niklasson M., Mazerolled M.J., Bergero Y. Reconstruction of a 253-year long mast record of European beech reveals its association with large scale temperature variability and no long-term trend in mast frequencies // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2014. Vol. 192–193. PP. 9–17.
29. Hacket-Pain A.J., Friend A.D., Lageard J.G.A., Thomas P.A. Tree rings and masting: considering reproductive phenomena when interpreting tree rings? // *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*. 2016. Vol. 14. PP. 78–85.
30. Шнитников А.В. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности. Л. : Наука, 1969. 244 с.
31. Алисов Б.П., Полторацк Б.В. Климатология. М. : Изд-во МГУ, 1974. 299 с.
32. Scafetta N. Empirical evidence for a celestial origin of the climate oscillations and its implications // *Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics*. 2010. Vol. 72. PP. 951–970.
33. Соловьев Ф.А. Кедр сибирский и его народнохозяйственное значение // *Труды Института биологии УрФ АН СССР*. 1955. Вып. 6. С. 3–34.
34. Ирошников А.И. Плодоношение кедра сибирского в Западном Саяне // *Труды Института леса и древесины АН СССР*. 1963. Т. 62. С. 104–120.
35. Королева Э.Б. Динамика семенения кедра корейского за последние 20 лет // *Половая репродукция хвойных / отв. ред. Т.П. Некрасова*. Новосибирск : Наука, 1973. Т. 2. С. 139–141.
36. Tomback D.F. Foraging strategies of Clark's nutcracker // *Living Bird*. 1978. Vol. 16. PP. 123–161.
37. Некрасова Т.П. Цикличность плодоношения кедра сибирского // *Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири / отв. ред. Т.П. Некрасова и Н.П. Мишуков*. Новосибирск : Наука, 1974. С. 3–15.
38. Хохрин А.В., Кирсанов В.А., Смолоногов Е.П. Анализ плодоношения кедра на Урале в связи с генетической неоднородностью и солнечной активностью // *Развитие лесообразовательного процесса на Урале / отв. ред. Б.П. Колесников, Р.С. Зубарева*. Свердловск : Уральский научный центр СО РАН, 1977. С. 102–115.
39. Воробьев В.Н. Цикличность репродуктивной деятельности кедра // *Плодоношение лесных пород Сибири / отв. ред. Л.И. Милютин*. Новосибирск : Наука, 1982. С. 25–44.
40. Алехина Н.М., Таранюк М.И. Роль циклов в атмосферных процессах // *Актуальные проблемы геологии и географии Сибири*. Томск : Том. гос. ун-т, 1998. Т. 4. С. 99–101.
41. Sala A., Hopping K., McIntire E.J.B., Delzon S., Crone E.E. Masting in whitebark pine (*Pinus albicaulis*) depletes stored nutrients // *New Phytologist*. 2012. Vol. 196. PP. 189–199.
42. Krebs C.J., Boonstra R., Boutin S., Sinclair A.R.E., Smith J.N.M., Gilbert B.S., Martin K., O'Donoghue M., Turkington R. Trophic dynamics of the boreal forests of the Kluane region // *Arctic*. 2014. Vol. 67, suppl. 1. PP. 71–81.
43. Powell G.R. Biennial strobilus production in balsam fir : a review of its morphogenesis and discussion of its apparent physiological basis // *Canadian Journal of Forest Researches*. 1977. Vol. 7, № 4. PP. 547–555.

44. Некрасова Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск : Наука, 1983. 186 с.
45. Усов В.Н. Особенности семеношения ели корейской в Приморском крае // Охрана, учет и восстановление лесов Дальнего Востока / отв. ред. И.А. Павленко. Уссурийск : Приморский сельскохозяйственный ин-т, 1991. С. 9–13.
46. Усов В.Н. Особенности семеношения ели корейской в Приморском крае // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке / отв. ред. Ю.И. Манько. Владивосток : ДВО РАН, 1999. С. 214–216.
47. Wenger K.F. Annual variation in the seed crops of loblolly pine // Journal of Forestry. 1957. Vol. 55, № 8. PP. 567–569.
48. Юркевич И.Д., Лубяко М.Н., Кругликов Г.Г. Плодоношение сосны и ели в лесах БССР // Сборник работ по лесному хозяйству. Минск, 1940. Вып. 1. С. 38–45.
49. Азиев Ю.Н. Плодоношение сосны обыкновенной в Белоруссии // Лесная генетика, селекция и семеноводство / отв. ред. В.И. Ермаков. Петрозаводск : Карелия, 1970. С. 405–410.
50. Гиргидов Д.Я. Прогноз урожая семян сосны // Сборник научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1961. Вып. 4. С. 244–253.
51. Koski V. On the variation of flowering and seed crop in mature stands of *Pinus sylvestris* L. // Silvae Fennica. 1980. Vol. 14, № 1. PP. 71–75.
52. Разливалов Г.М. Кедровые леса Казахстана и перспективы их использования // Труды по лесному хозяйству Сибири. Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1960. Вып. 6. С. 37–44.
53. Воробьев В.Н. Плодоношение кедр сибирского по высотным подпоясам Северо-Восточного Алтая // Известия СО АН СССР. Сер. биолого-медицинских наук. 1964. № 12, вып. 3. С. 86–90.
54. Флягина И.А. Динамика семяношения кедровых лесов Сихотэ-Алиньского заповедника // Сихотэ-Алиньский заповедник : экологические исследования / отв. ред. Э.М. Сидорова. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 50–60.
55. Каплуновский П.С. Особенности плодоношения буковых лесов // Лесоведение. 1972. № 1. С. 51–61.
56. Forcella F. Ovulate cone production in pinyon: negative exponential relationship with late summer temperature // Ecology. 1981. Vol. 62, № 2. PP. 488–491.
57. Crawley M.J., Long C.R. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. // Journal of Ecology. 1995. Vol. 83, № 4. PP. 683–696.
58. Krebs C.J., Boonstra R., Cowcill K., Kenney A.J. Climatic determinants of berry crops in the boreal forest of the southwestern Yukon // Botany. 2009. Vol. 87, № 4. PP. 401–408.
59. Krebs C.J., Cowcill K., Boonstra R., Kenney A.J. Do changes in berry crops drive population fluctuations of rodents in the southwestern Yukon? // Journal of Mammalogy. 2010. Vol. 91, № 2. PP. 500–509.
60. Kelly D. The evolutionary ecology of mast seeding // Trends of Ecology and Evolution. 1994. Vol. 9, № 12. PP. 465–470.
61. Crone E.E., Rapp J.M. Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding // Annals of the New York Academy of Sciences. 2014. Vol. 1322. PP. 21–34.
62. Kataev G.D. Population monitoring of small mammals in the Kola peninsula over 75 years // Russian Journal of Ecology. 2012. Vol. 43, № 5. PP. 406–408.
63. Жигальский О.А. Динамика численности и структуры населения рыжей полевки (*Myodes (Clethrionomys) glareolus*) при зимнем и весеннем начале размножения // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 5. С. 619–628.
64. Bogdziewicz M., Zwolak R., Crone E.E. How do vertebrates respond to mast seeding? // Oikos. 2015. Vol. 125, № 3. PP. 300–307.

65. Peters V.S., Macdonald S.E., Dale M.R.T. The interaction between masting and fire is key to white spruce regeneration // *Ecology*. 2005. Vol. 86, № 7. PP. 1744–1750.

Поступила в редакцию 02.02.2017 г.; повторно 07.04.2017 г.;
принята 10.05.2017; опубликована 15.06.2017

Горошкевич Сергей Николаевич – д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории дендроэкологии, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Россия, 634055, Томск, пр. Академический, 10/3).
E-mail: gorosh@imces.ru

Goroshkevich SN. Dynamics of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) growth and seed production: cyclicity or acyclic oscillation? *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;38:104-120. doi: 10.17223/19988591/38/6 In Russian, English summary

Sergey N. Goroshkevich

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Tomsk, Russian Federation

Dynamics of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) growth and seed production: cyclicity or acyclic oscillation?

The paper is based on the analysis of 18-year-old series of seed production dynamics in Siberian stone pine which was first obtained by direct counting the number of cones, as well as the number and mass of full seeds. The aim of the study was the comparative analysis of the dynamics of growth and seed production in Siberian stone pine, as well as revealing the nature of the differences between them.

We collected the material in the southeastern part of the West Siberian Plain, in the south of the southern taiga, in the Tom-Ob interfluvium, 20 km south-west of Tomsk, and in Nizhne-Sechenovskiy near-settlement cembretum. We recorded the crop and collected cones annually between 1990 and 2007. We used from 25 to 100 trees in different years. We determined the crop by climbing into the crown, shaking the cones and counting them on the ground. The sample volume was 10-15 cones. The number of full seeds was determined by radiography. The width of the annual rings was measured in 15 trees. We used two cores from each tree from the opposite sides of the trunk.

In the series of variability of the annual ring width, only cyclic fluctuations are presented, the age trend is absent. The average width of the annual ring of xylem over the past 18 years was 1.97 ± 0.92 мм ($C = 16.3\%$). The minimum quantity of the characteristic is approximately 50% of the maximum. A 4-6 year cycles are clearly visible (See Fig.). Therefore, there is a significant autocorrelation of growth: according to the data for the last 40 years, the increase in the current year is positively related to the increase in the previous year ($r = 0.41$, $p = 0.05$). The average number of cones per tree during the observation period was 369 ± 71 pieces with the fluctuations from 10 to 740 pieces ($C = 69\%$). The distribution of the feature is clearly depressive: a single year with a cone crop in the range of 193 to 391 pieces was not noted during 18 years. In the series of seed production dynamics, no regularity was found. Thus, two low crops were twice recorded in a row and once between two low crops there was an interval of three years. Two middle crops were twice recorded in a row but once between two middle crops there was an interval of six years. Finally, the interval between high crops ranged from 1 to 3 years. Autocorrelations within a seeding series

are not significant. The weak tendency to negative correlation decreases with the increasing interval between years: $r = -0.39$ between current and subsequent, $r = -0.24$ between current and subsequent + 1, $r = 0.07$ between current and subsequent + 2. The analysis of information from the scientific literature has shown that in the dynamics of conifer seed production the dominance of rather long (up to 10-14 years) cycles is possible, presumably associated with climatic cycles of the same duration (mainly in *Pinus*). Very short cycles presumably of endogenous origin (for example, in *Abies*) are possible, too. There are reasons to believe that a fundamentally different variant is also possible: non-cyclic (random) dynamics of seeding. Described in the present work for the Siberian stone pine, and also in some other publications related to the genus *Pinus*, it implies a complete absence of autocorrelations within series and exactly the same, accidental, character of the long-term dynamics of external factors affecting the seed production.

The article contains 1 Figure, 65 References.

Key words: Siberian stone pine; growth and seed production dynamics; cyclicality; autocorrelation.

Funding: This work was partially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grants No 15-04-03924 and 15-04-03483).

References

1. Bitvinskis TT. Dendroklimaticheskie issledovaniya [Dendroclimatic studies]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1974. 172p. In Russian
2. Fritts HC. Tree-rings and climate. New York: Academic Press Publ.; 1976: 567 p.
3. Schweingruber F. Tree rings and environment. Dendroecology. Berne – Stuttgart – Vienna: Paul Haupt Publ.; 1996: 609 p.
4. Vaganov EA, Shiyatov SG, Mazepa VS. Dendroklimaticheskie issledovaniya v Uralo-Sibirskoy Subarkktike [Dendroclimatic studies in the Ural-Siberian subarctic region]. Novosibirsk: Izdatel'stvo SO RAN; 1996. 246 p. In Russian
5. Vaganov EA, Shashkin AV. Rost i struktura godichnykh kolets khvoynykh [Growth and structure of conifer tree rings]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2000. 214 p. In Russian
6. Speer JH. Fundamentals of tree-ring research. Tucson: University of Arizona Press; 2010. 333 p.
7. Nekrasova TP. K metodike izucheniya dinamiki plodonosheniya u khvoynykh [On the method of studying seed production dynamics in conifers]. *Izvestiya vostochnykh filialov AN SSSR*. 1957;6:138-145. In Russian
8. Gorchakovskiy PL. Novoe v metodike issledovaniya dinamiki semenosheniya khvoynykh [New in methods of studying the dynamics of conifer seed production]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1958;43(10):1445-1449. In Russian
9. Vorob'ev VN, Goroshkevich SN. Metodika retrospektivnogo izucheniya dinamiki muzhskogo «tsveteniya» *Pinus sibirica* (Pinaceae) [Method of retrospective study of the dynamics of male *Pinus sibirica* (Pinaceae) “blooming”]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1989;74(4):554-557. In Russian
10. Vorob'ev VN. Metod retrospektivnogo izucheniya dinamiki semenosheniya *Pinus sibirica* Du Tour (Pinaceae) [Method of retrospective study of the dynamics of *Pinus sibirica* Du Tour (Pinaceae) seeding]. *Botanicheskiy zhurnal – Botanical Journal*. 1979;64(7):971-974. In Russian
11. Pravdin LF. Itogi rabot po izucheniyu plodonosheniya kedra sibirskogo [The results of studies on Siberian stone pine seed production]. *Trydi Instituta lesa i drevesiny AN SSSR [Proceedings of the Institute of Forest and Wood of the AS USSR]*. 1963;62:174-189. In Russian

12. Iroshnikov AI. Polimorfizm populyatsiy kedra sibirskogo [The population polymorphism of Siberian stone pine]. In: *Izmenchivost' drevesnykh rasteniy Sibiri* [Variability of woody plants in Siberia]. Minina EG and Iroshnikov AI, editors. Krasnoyarsk: Institut Lesa i Drevesiny SO AN SSSR Publ.; 1974. pp. 77-103. In Russian
13. Iroshnikov AI. Plodonoshenie i kachestvo semyan khvoynykh porod v severnykh i gornykh rayonakh Sibiri [Seed production and seed quality of conifers in northern and mountainous regions of Siberia]. In: *Plodonoshenie lesnykh porod* [Seed production of forest trees]. Milyutin LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1982. pp. 98-117. In Russian
14. Vorob'ev VN. Biologicheskie osnovy kompleksnogo ispol'zovaniya kedrovyykh lesov [Biological bases of complex use of Siberian stone pine forests]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1983. 253 p. In Russian
15. Nesvetaylo VD. Mnogoletnyaya dinamika reproduktivnoy deyatel'nosti i radial'nogo prirosta kedra sibirskogo v priposelkovom kedrovnike yuzhnoy taygi [Perennial dynamics of the reproductive activity and radial growth of Siberian stone pine in the near-field cembretum of the southern taiga]. *Ekologiya*. 1987;6:19-25. In Russian
16. Savchuk DA, Vorob'ev VN. Sravnenie dinamiki rosta i reprodukcii kedra sibirskogo [Comparison of growth dynamics and reproduction of Siberian stone pine]. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal*. 1999;2:125-129. In Russian
17. Vorob'ev VN. Reprokronologiya khvoynykh: programma i metody [Reprochronology of conifers: program and methods]. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal*. 1999;6(2):117-123. In Russian
18. Nekrasova TP. Biologicheskie osnovy semenosheniya kedra sibirskogo [Biological bases of Siberian stone pine sexual reproduction]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1972. 272p. In Russian
19. Herrera CM, Jordano P, Guitián J, Traveset A. Annual variability in seed production by woody plants and the Masting Concept: Reassessment of Principles and Relationship to Pollination and Seed Dispersal. *The American Naturalist*. 1998;152(4):576-594. Available at: <http://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/286191> (accessed 29.04.1998).
20. Schauber EM, Kelly D, Turchin P, Simon C, Lee WG, Allen RB, Payton IJ, Wilson PR, Cowan PE, Brockie RE. Masting by eighteen New Zealand plant species: The role of temperature as a synchronizing cue. *Ecology*. 2002;83:1214-1225. doi: [10.2307/3071937](https://doi.org/10.2307/3071937)
21. Silvertown JW. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of Linnean Society*. 1980;14:235-250. doi: [10.1111/j.1095-8312.1980.tb00107.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1980.tb00107.x)
22. Visser MD, Jongejans E, van Breugel M, Zuidema PA, Chen YY, Kassim AR, de Kroon H. Strict mast fruiting for a tropical dipterocarp tree: A demographic cost-benefit analysis of delayed reproduction and seed predation. *Journal of Ecology*. 2001;99:1033-1044. doi: [10.1111/j.1365-2745.2011.01825.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01825.x)
23. Goroshkevich SN. Dinamika rosta i plodonosheniya kedra sibirskogo. Uroven' i kharakter izmenchivosti priznakov [Dynamics of growth and seed production of Siberian stone pine. The level and nature of the variability of features]. *Ekologiya*. 2008;3:181-188. In Russian
24. Nesterov NS. Ocherki po lesovedeniyu [Essays on forest management]. Moscow, Leningrad: Gosudarstvennoe lesnoe tekhnicheskoe izdatel'stvo; 1933. 247 p. In Russian
25. Tol'skiy AP. Lesnoe semenovodstvo [Forest seed production]. Moscow, Leningrad: Goslesbumizdat; 1950. 167 p. In Russian
26. Komin GE. Tsiklichnost' dinamiki urozhaynosti plodov i semyan drevesnykh rasteniy [Cyclical dynamics of fruit and seed productivity of woody plants]. *Zapiski Sverdlovskogo otdeleniya Vsesoyuznogo botanicheskogo obshchestva* [Proceedings of the Sverdlovsk branch of the All-Union Botanical Society]. Sverdlovsk: Izdatel'stvo Ural'skogo gosudarstvennogo universiteta. 1973; Vol. 6. pp. 82-84. In Russian
27. Kelly D, Sork VL. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2002; 33: 427-447. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.095433>

28. Drobyshev I, Niklasson M, Mazerolled MJ, Bergero Y. Reconstruction of a 253-year long mast record of European beech reveals its association with large scale temperature variability and no long-term trend in mast frequencies. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2014;192-193: 9-17. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.02.010>
29. Hackett-Pain AJ, Friend AD, Lagueard JGA, Thomas PA. Tree rings and masting: considering reproductive phenomena when interpreting tree rings? *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*. 2016;14:78-85.
30. Shnitnikov AV. Vnutrивekovaya izmenchivost' komponentov obshchey uvlazhnennosti [Interdecadal variability of total moisture components]. Leningrad: Nauka Publ.; 1969. 244 p. In Russian
31. Alisov BP, Poltoraus BV. Klimatologiya [Climatology]. Moscow: MSU Publishing House; 1974. 299 p. In Russian
32. Scafetta N. Empirical evidence for a celestial origin of the climate oscillations and its implications. *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*. 2010;72:951-970.
33. Solov'ev FA. Kedr sibirskiy i ego narodnokhozyaystvennoe znachenie [Siberian stone pine and its economic importance]. *Trudi Instituta biologii UrF AN SSSR [Proceedings of the Institute of Biology of UrF AS USSR]*. 1955;6:3-34. In Russian
34. Iroshnikov AI. Plodonoshenie kedra sibirskogo v Zapadnom Sayane [Seed production of Siberian stone pine in the Western Sayan]. *Trydi Instituta lesa i drevesiny AN SSSR [Proceedings of the Institute of Forest and Wood of the AS USSR]*. 1963;62:104-120. In Russian
35. Koroleva EB. Dinamika semenosheniya kedra koreyskogo za poslednie 20 let [Dynamics of *Pinus koraiensis* seeds for the last 20 years]. In: *Polovaya reproduksiya khvoynykh [Sexual reproduction of conifers]*. Nekrasova TP, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1973;2:139-141. In Russian
36. Tomback DF. Foraging strategies of Clark's nutcracker. *Living Bird*. 1978; 16: 123-161.
37. Nekrasova TP. Tsiklichnost' plodonosheniya kedra sibirskogo [Cyclic seed production of Siberian stone pine]. In: *Biologiya semennogo razmnzheniya khvoynykh Zapadnoy Sibiri [Biology of seed reproduction of conifers in Western Siberia]*. Nekrasova TP, Mishukov NP, editors. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1974. pp. 3-15. In Russian
38. Khokhrin AV, Kirsanov VA, Smolonogov EP. Analiz plodonosheniya kedra na Urale v svyazi s geneticheskoy neodnorodnost'yu i solnechnoy aktivnost'yu [Analysis of Siberian stone pine seed production in the Urals in connection with genetic heterogeneity and solar activity]. In: *Razvitie lesoobrazovatel'nogo protsessa na Urale [Development of forest formation in the Urals]*. Kolesnikov BP and Zubareva RS, editors. Sverdlovsk: Ural'skiy Nauchnyy Tsentr SO RAN; 1977. pp. 102-115. In Russian
39. Vorob'ev VN. Tsiklichnost' reproduktivnoy deyatel'nosti kedra [Cyclical reproduction of Siberian stone pine]. In: *Plodonoshenie lesnykh porod Sibiri [Seed production of forest trees in Siberia]*. Milyutin LI, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1982. pp. 25-44. In Russian
40. Alekhina NM, Taranyuk MI. Rol' tsiklov v atmosferynykh protsessakh [The role of cycles in atmospheric processes]. In: *Aktual'nye problemy geologii i geografii Sibiri [Current problems of geology and geography in Siberia]*. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1998. Vol. 4. pp. 99-101. In Russian
41. Sala A, Hopping K, McIntire EJB, Delzon S, Crone EE. Masting in whitebark pine (*Pinus albicaulis*) depletes stored nutrients. *New Phytologist*. 2012;196:189-199. doi: [10.1111/j.1469-8137.2012.04257.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04257.x)
42. Krebs CJ, Boonstra R, Boutin S, Sinclair ARE, Smith JNM, Gilbert BS, Martin K, O'Donoghue M, Turkington R. Trophic dynamics of the boreal forests of the Kluane region. *Arctic*. 2014;67(1):71-81.

43. Powell GR. Biennial strobilus production in balsam fir: a review of its morphogenesis and discussion of its apparent physiological basis. *Canadian Journal of Forest Researches*. 1977;7(4):547-555. doi: [10.1139/x77-072](https://doi.org/10.1139/x77-072)
44. Nekrasova TP. Pyl'tsa i pyl'tsevoy rezhim khvoynykh Sibiri [Pollen and pollen regime of conifers in Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1983. 186 p. In Russian
45. Usov VN. Osobennosti semenosheniya eli koreyskoy v Primorskom krae [Features of the seed production of *Picea koraiensis* in Primorsky Region]. In: *Okhrana, uchet i vosstanovlenie lesov Dal'nego Vostoka* [Protection, counting and restoration of forests in the Far East]. Pavlenko IA, editor. Ussuriysk: Primorskiy Sel'skokhozyaystvennyy Institut; 1991. pp. 9-13. In Russian
46. Usov VN. Osobennosti semenosheniya eli koreyskoy v Primorskom krae [Features of the seed production of *Picea koraiensis* in Primorsky Region]. In: *Lesa i lesobrazovatel'nyy protsess na Dal'nem Vostoke* [Forests and forest formation process in the Far East]. Man'ko YUI, editor. Vladivostok: DVO RAN; 1999. pp. 214-216. In Russian
47. Wenger KF. Annual variation in the seed crops of loblolly pine. *Journal of Forestry*. 1957;55(8):567-569.
48. Yurkevich ID, Lubyako MN, Kruglikov GG. Plodonoshenie sosny i eli v lesakh BSSR [Seed production of pine and spruce in the BSSR forests]. In: *Sbornik rabot po lesnomu khozyaystvu* [Collection of works on Forestry]. Vol. 1. Minsk: Belorusskiy Nauchno-Issledovatel'skiy Institut Lesnogo Khozyaystva; 1940. pp. 38-45. In Russian
49. Azniev YN. Plodonoshenie sosny obyknovennoy v Belorussii [Seed production of Scots pine in Belarus]. In: *Lesnaya genetika, selektsiya i semenovodstvo*. Ermakov VI, editor. Petrozavodsk: Kareliya Publ.; 1970. pp. 405-410. In Russian
50. Girgidov DY. Prognoz urozhaya semyan sosny [Forecast of pine seed crop]. In: *Sbornik nauchno-issledovatel'skikh rabot po lesnomu khozyaystvu* [Collection of Scientific Works on Forestry]. Moscow, Leningrad: Goslesbumizdat; 1961. Vol. 4. pp. 244-253. In Russian
51. Koski V. On the variation of flowering and seed crop in mature stands of *Pinus sylvestris* L. *Silvae Fennica*. 1980;14(1):71-75. doi: <https://doi.org/10.14214/sf.a15008>
52. Razlivalov GM. Kedrovye lesa Kazakhstana i perspektivy ikh ispol'zovaniya [Siberian stone pine forests of Kazakhstan and prospects of their use]. In: *Trudy po lesnomu khozyaystvu Sibiri* [Works on forestry in Siberia]. Novosibirsk: Izdatel'stvo SO AN SSSR; 1960. Vol. 6. pp. 37-44. In Russian
53. Vorob'ev VN. Plodonoshenie kedra sibirskogo po vysotnym podpoyasam Severo-Vostochnogo Altaya [Seed production of Siberian stone pine in altitudinal subzones of the North-Eastern Altai]. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologo-meditsinskikh nauk*. 1964;12(3):86-90. In Russian
54. Flyagina IA. Dinamika semyanosheniya kedrovyykh lesov Sikhote-Alin'skogo zapovednika [Dynamics of Siberian stone pine forest seed production in the Sikhote-Alin nature reserve]. In: *Sikhote-Alin'skiy zapovednik: ekologicheskie issledovaniya* [The Sikhote-Alin Nature Reserve: Ecological studies]. Sidorova EM, editor. Vladivostok: DVNTs AN SSSR; 1985. pp. 50-60. In Russian
55. Kaplunovskiy PS. Osobennosti plodonosheniya bukovyykh lesov [Specific features of seed production of beech forests]. *Lesovedenie*. 1972;1:51-61. In Russian
56. Forcella F. Ovulate cone production in pinyon: negative exponential relationship with late summer temperature. *Ecology*. 1981;62(2):488-491.
57. Crawley MJ, Long CR. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*. 1995;83(4):683-696.
58. Krebs CJ, Boonstra R, Cowcill K, Kenney AJ. Climatic determinants of berry crops in the boreal forest of the southwestern Yukon. *Botany*. 2009;87(4):401-408. doi: [10.1139/B09-013](https://doi.org/10.1139/B09-013)
59. Krebs CJ, Cowcill K, Boonstra R, Kenney AJ. Do changes in berry crops drive population fluctuations of rodents in the southwestern Yukon. *Journal of Mammalogy*. 2010;91(2):500-509.

60. Kelly D. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends of Ecology and Evolution*. 1994;9(12):465-470. doi: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90310-7](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90310-7)
61. Crone EE, Rapp JM. Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2014;1322:21-34. doi: [10.1111/nyas.12465](https://doi.org/10.1111/nyas.12465)
62. Kataev GD. Population monitoring of small mammals in the Kola peninsula over 75 years. *Russian Journal of Ecology*. 2012;43(5):406-408. doi: [10.1134/S1067413612050086](https://doi.org/10.1134/S1067413612050086)
63. Zhigalsky OA. Dynamics of the number and structure of the bank vole (*Myodes glareolus*, Rodentia) population under different terms of beginning of seasonal reproduction. *Russian Journal of Zoology*. 2012;91(5):619-628. In Russian
64. Bogdziewicz M, Zwolak R, Crone EE. How do vertebrates respond to mast seeding? *Oikos*. 2015;125(3):300-307. doi: [10.1111/oik.03012](https://doi.org/10.1111/oik.03012)
65. Peters VS, Macdonald SE, Dale MRT. The interaction between masting and fire is key to white spruce regeneration. *Ecology*. 2005;86(7):1744-1750.

Received 02 February 2017; Revised 07 April 2017;

Accepted 10 May 2017; Published 15 June 2017

Goroshkevich Sergey N, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Laboratory of Dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian Academy of Science, 10/3 Akademicheskoy Ave., Tomsk 634055, Russian Federation.

E-mail: pearlriver@yandex.ru