

УДК 582.475.2+575.174.015.3+574.2

**С.Н. Велисевич, О.В. Хуторной, О.Ю. Читоркина**

*Институт мониторинга климатических и экологических систем  
СО РАН (г. Томск)*

**РОСТ И РЕПРОДУКЦИЯ РАЗНОВЫСОТНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ  
СОСНЫ КЕДРОВОЙ СИБИРСКОЙ (*PINUS SIBIRICA DU TOUR*)  
В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОМ АЛТАЕ**

Работа выполнена при финансовой поддержке СО и УрО РАН (грант № 53) и СО РАН (проекты фундаментальных исследований № 6.3.1.16 и № 7.10.1.3).

**Аннотация.** На примере ценопопуляций, произрастающих вдоль высотного экологического профиля в горах Северо-Восточного Алтая, исследовался вегетативный и генеративный морфогенез деревьев сосны кедровой сибирской. Показано, что значения большинства признаков роста и репродукции снижаются по мере увеличения высоты произрастания. Максимальные значения они имеют в оптимальных условиях черневой тайги, снижаются при переходе к субоптимальным условиям горно-таежного и субальпийского поясов, а минимальных значений достигают в пессимальных условиях верхней границы леса в подгольцовом редколесье. Количественные признаки генеративного развития, обеспечивающие общую продукцию микро- и макростробилов, аналогично ростовыми показателям линейно убывают вдоль высотного градиента. Качественные признаки, по которым можно судить о жизнеспособности семенного материала и потенциальных возможностях воспроизводства отдельных ценопопуляций, имеют сложную картину распределения в экологическом ряду высотного профиля. Максимальных значений они достигают у деревьев горно-таежного и субальпийского поясов, что предположительно связано с потеплением климата, способствующим более полной реализации репродуктивной функции деревьев в субоптимальных условиях.

**Ключевые слова:** сосна кедровая сибирская; рост; репродукция.

Важнейшим вопросом популяционной биологии древесных растений является исследование закономерностей распределения популяций внутри ареала, занимаемого видом, факторов, лимитирующих распространение особей за его пределы, и адаптивных процессов в популяциях, что особенно важно в условиях современных климатических тенденций [1–3]. Изучение природы различий морфологических признаков растений из различных климатических регионов или высотных поясов весьма актуально для построения прогнозов динамики границ ареала, а также направленности морфологических перестроек в ответ на изменения отдельных климатических параметров. Особый интерес в этом отношении представляют горные популяции, структура которых формируется под влиянием комплекса факторов, включающего температуру почвы и воздуха, осадки и солнечную радиацию [4–6]. Градиенты

среды при подъеме в горы более чем на два порядка величин превышают межзональные градиенты на равнине. К примеру, в горах летняя температура воздуха уменьшается на 0,6–0,7°C с повышением высоты над уровнем моря на каждые 100 м [7].

Перечисленные обстоятельства способствовали повышенному интересу исследователей к высокогорным экосистемам, представляющим удобный полигон для изучения закономерностей роста и развития древесных растений, обусловленных высотной зональностью. В подавляющем большинстве таких работ рассматривается рост растений – интегральный, но при этом относительно простой показатель, тесно связанный, прежде всего, с температурным градиентом в горах. Линейная зависимость роста древесных видов от высоты произрастания неоднократно была продемонстрирована в ходе дендрохронологических исследований [8, 9], изучения форм роста и морфогенеза крон хвойных [10]. Аналогичная зависимость выявлена нами ранее на примере сосны кедровой сибирской [11].

Репродуктивные процессы у древесных в пессимальных условиях высокогорья происходят с большими ограничениями, нежели рост, поскольку амплитуда условий, приемлемых для роста, гораздо шире, чем амплитуда условий, приемлемых для генеративной функции. Успех половой репродукции зависит не только от экологии местообитания, погодных условий на протяжении нескольких лет, охватывающих цикл формирования генеративных органов, но и от характера пространственного распределения фрагментов популяций вида, обеспечивающего качество опыления. Кроме того, генеративный морфогенез тесно связан прямыми и обратными связями с вегетативным морфогенезом [12]. Поэтому репродуктивные признаки ввиду сложности их природы, нелинейности связей с определяющими экологическими факторами и в силу этого ограниченными индикационными возможностями оказались гораздо менее изученными, в отличие от ростовых признаков.

Исследования репродуктивных процессов в горных экосистемах развивались преимущественно в нашей стране. Общие сведения об экологических особенностях урожайности хвойных в горных условиях были получены в ходе лесотаксационных исследований, проведенных почти исключительно на примере орехопромысловой сосны кедровой сибирской. Они ставили своей целью разработку дифференцированного подхода к ведению хозяйства в горных кедровниках [13–16] и не предполагали углубленного анализа закономерностей формирования репродуктивной сферы. Кроме того, многообразие условий произрастания исследованных кедровников и сложности организации работ по полноценным высотным экологическим профилям значительно затрудняли сопоставление полученных результатов.

Удачной попыткой объединения лесоводственного, экологического и общеприкладного подходов к изучению особенностей плодоношения кедра сибирского в горных условиях можно отнести исследования, проведенные В.Н. Воробьевым [4, 17] в горах Северо-Восточного Алтая. В них значительное внимание уделено влиянию комплекса климатических, эдафических и орографических факторов на структуру урожая. Однако признаки развития женских репродуктивных структур рассматривались безотносительно к веге-

тативному морфогенезу побегов. Особенности развития мужских генеративных органов, обеспечивающих качество опыления женских шишек, также ранее не изучались. Поэтому целью нашей работы был анализ комплекса признаков, характеризующих рост и репродукцию деревьев сосны кедровой сибирской из разновысотных популяций Кыгинского экологического профиля в горах Северо-Восточного Алтая. Уникальность этого профиля, расположенного в пределах одного макросклона г. Колюшта и характеризующего значительный перепад высот на относительно небольшом расстоянии, является спецификой и одним из преимуществ данной работы. Профиль объединяет высокобонитетные кедровники «черневые», кедровники горно-таежного и субальпийского подпооясов лесной растительности и включает границу леса в подгольцовом редколесье.

### **Объекты и методы исследований**

Экологический профиль длиной 14 км и перепадом высот около 1640 м находится в Северо-Восточном Алтае на территории Алтайского государственного природного заповедника. Профиль расположен в пределах одного макросклона г. Колюшта, начинаясь в черневом подпоясе тайги на второй надпойменной террасе р. Кыга (51°19' с.ш., 87°50' в.д.) и заканчиваясь в подгольцовом редколесье (51°18' с.ш., 87°56' в.д.). Исследования проводились на постоянных пробных площадях, описанных ранее В.Н. Воробьевым [4] и В.И. Власенко [18], поэтому в данной работе мы сохранили их исходную нумерацию. По результатам описаний лесорастительных условий и структуры древостоя [18] мы выбрали 5 пробных площадей (ценопопуляций). Пробные площади № 2 и 4 относятся к черневому подпоясу, № 8 – к горно-таежному, № 13 – к субальпийскому лесному подпоясу, № 16 находится за пределами лесного пояса и представляет собой переходную зону (экотон) между лесом и высокогорной тундрой.

Пробная площадь № 2 (470 м над у. м.) – кедровник крупнотравно-папоротниковый (8К2П, I бонитет) – расположена на второй надпойменной террасе р. Кыга. Древостой трехъярусный, сомкнутость крон 0,5.

Пробная площадь № 4 (685 м над у. м.) – кедровник кустарниково-крупнотравно-папоротниковый (5П4К1Б, III бонитет) – по положению в рельефе представляет собой неровный и волнистый шлейф (угол 10°) западного склона г. Колюшта, где на поверхность местами выходят покрытые мхом глыбы коренной породы. Древостой двухъярусный, сомкнутость крон высокая – 0,8.

Пробная площадь № 8 (1280 м над у. м.) – кедровник кустарниково-папоротниково-крупнотравно-вейниково-зеленомошный (9К1П, II бонитет) – расположена на выпуклом северном склоне в средней части профиля (угол 40°). Склон неровный, представлен крупными уступами шириной около 20 м с перепадами высот до 1,5 м. Древостой трехъярусный, сомкнутость крон 0,7–0,8 с неравномерно распределенным подлеском и напочвенным покровом.

Пробная площадь № 13 (1830 м над у. м.) расположена на юго-западной стороне в верхней трети макросклона г. Колюшта и представляет собой субальпийский кедровник крупнотравный (10К+П, IV бонитет). Пробная пло-

щадь наклонена под углом 50°. В ее рельефе чередуются ложбины с выпуклыми элементами микрорельефа. Древостой разреженный (сомкнутость крон 0,5), разновозрастный с очень богатым напочвенным покровом.

Пробная площадь № 16 (2060 м над у. м.) представляет собой ерниково-мохово-лишайниковое кедровое редколесье (10К+Л, древесная растительность внебонитетная) на плоском (10°) западном склоне в верхней части горы. Древостой очень разрежен, сомкнутость крон не превышает 0,3. Деревья сосны кедровой преимущественно кустовидной формы. Ерниковый ярус не выходит за пределы снежного покрова.

Почвы экологического профиля представлены слаборазвитыми горно-лесными бурями маломощными (ПП 16) и среднemosными поверхностно-щебнистыми почвами (ПП 13, 8, 4). В самой нижней точке профиля (ПП 2) почвы горно-лесные бурые псевдоподзоленные. В верхнем 20-сантиметровом слое почвы средней и нижней частей профиля обнаружены невысокие запасы гумуса, хорошая обеспеченность доступным азотом и обменным калием, средняя – подвижным фосфором (табл. 1). В тундровом редколесье (ПП 16) плодородие почвенного субстрата невысокое. Запасы продуктивной влаги в верхней и средней частях профиля (ПП 13 и 8) характеризуются как хорошие, в предгорье (ПП 2 и 4) – как удовлетворительные.

Таблица 1

## Лесорастительные свойства почв

№ ПП	Влажность, мм	Гумус, т/га	Валовые формы, т/га			Подвижные формы, кг/га		
			Азот	Фосфор	Калий	Азот	Фосфор	Калий
2	21	168	10,06	3,48	7,95	1118	232	173
4	31	103	10,57	1,88	6,31	1174	126	151
8	76	124	9,67	1,77	6,32	1075	118	190
13	99	139	13,14	1,98	7,56	1459	132	210
16	102	98	6,93	1,11	6,01	770	74	85

Для реконструкции возраста и анализа радиального роста ствола у каждого модельного дерева были взяты керны по двум радиусам на высоте 40 см от шейки корня. Ширина годовых колец измерялась на полуавтоматической установке LINTAB с пакетом программного обеспечения TSAP [19]. Для анализа морфогенеза генеративных побегов были отобраны по 10 ветвей в соответствующих генеративных ярусах кроны – женские в верхней и мужские в средней части кроны. На годовых побегах этих ветвей на протяжении анализируемых 15 лет наблюдалось стабильное заложение репродуктивных структур соответствующего типа. Структура побегов восстанавливалась методом ретроспективного анализа органогенеза побегов по следам на коре от опавших органов – брахибластов, ауксибластов, женских и мужских стробилов [12]. Количественные и качественные признаки развития шишек и семян, характеризующие структуру урожая, оценивались по стандартным методикам, принятым в морфологии древесных [12]. Качество семян анализировалось рентгенографическим методом [20].

### Результаты и обсуждение

В качестве интегрального показателя, характеризующего вегетативное развитие исследуемых деревьев и позволяющего с высокой точностью оценить интенсивность роста на протяжении жизненного цикла древесного организма, мы использовали ширину кольца ксилемы (табл. 2).

Таблица 2

#### Характеристика деревьев

Признак*	Ценопопуляция				
	2	4	8	13	16
Количество модельных деревьев, шт.	22	23	25	26	30
Возраст, лет	189	160	240	219	83
Высота ствола, м	40	32	25	22	5
Диаметр ствола, см	80	50	60	40	10
Ширина кольца ксилемы, мкм	200	168	135	151	82
Коэффициент чувствительности резидуальных хронологий (/1000)	134	120	079	114	214

\* Приведены средние значения признаков.

В нижней части профиля (черневая тайга), где сочетание температурного режима и плодородия почв создает благоприятные условия для роста и развития деревьев, формируется сложная ценоотическая (многоярусная и разнообразная по видовому составу) и возрастная структура насаждений. Средний возраст деревьев сосны кедровой сибирской первого яруса насаждения колеблется от 160 до 180 лет, величина прироста достигает максимальных значений по профилю. С увеличением высоты расположения пробных площадей над уровнем моря (ПП 8 и 13) упрощается структура ценозов и увеличивается возраст деревьев. В подгольцовом редколесье величина приростов минимальная по профилю, а возраст самых старых деревьев не превышал 90 лет, что свидетельствует о «молодости» современной верхней границы леса и вида на г. Колюшта.

Синхронизация роста наблюдается между ценопопуляциями нижней части профиля (ПП 2 и 4), а также между верхними (ПП 13 и 16). Ход радиального роста модельных деревьев в средней части профиля (ПП 8) практически не связан с ходом роста деревьев в других экотопах.

Для количественной характеристики экологически обусловленных колебаний приростов в дендроэкологии широко используются индексированные хронологии и коэффициент чувствительности, достоинствами которых является возможность дать количественную оценку влияния внешних факторов на величину радиального прироста дерева [19]. Положительный тренд индексированных хронологий и высокий коэффициент чувствительности (см. табл. 2) свидетельствуют о выраженной реакции деревьев подгольцового редколесья на глобальные климатические изменения.

Длина побегов является комплексным признаком, зависящим от количества заложившихся пазушных органов в почке на эмбриональном этапе развития побегов и активности растяжения междоузлий на постэмбриональном

этапе. В оптимальных лесорастительных условиях нижней части профиля женские и мужские побеги имеют максимальные размеры, на границе леса – минимальные (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

**Заложение метамеров и рост генеративных побегов сосны кедровой сибирской  
разновысотных ценопопуляций**

Признак	Ценопопуляция					
		2	4	8	13	16
Длина побега, см	♀	9,3*±0,80**	9,0±0,84	7,9±0,91	8,7±1,28	6,4±2,00
	♂	1,87±0,23	1,89±0,41	1,57±0,33	1,55±0,26	1,36±0,28
Длина междуузлий, мм	♀	1,82±0,16	1,86±0,13	1,93±0,26	1,97±0,50	1,85±0,32
	♂	0,64±0,11	0,67±0,12	0,79±0,15	0,84±0,13	0,82±0,14
Сумма пазушных органов, шт.	♀	51,2±6,02	48,4±6,24	40,9±6,86	44,2±8,26	34,8±7,69
	♂	29±2,90	28,3±4,79	19,8±3,95	18,4±3,53	16,6±2,82

\* – среднее значение; \*\* – среднее стандартное отклонение; ♀ – женские побеги; ♂ – мужские побеги.

Количество пазушных органов как на женских, так и на мужских побегах сокращается с увеличением высоты произрастания. Рост растяжением, напротив, увеличивается при подъеме в горы, достигая максимума в субальпийском поясе (ПП 13), после чего сокращается по мере приближения к верхней границе (ПП 16). В целом изменения морфогенеза женских и мужских генеративных побегов имеют сходную тенденцию: при увеличении высоты произрастания значительно сокращается заложение пазушных органов на побегах (на 32% у женских и 42,8% у мужских) на фоне увеличения длины междуузлий (на 1,6% у женских и 28% у мужских). Из приведенных результатов следует, что недостаточная теплообеспеченность в высокогорье оказывает более существенное влияние на формирование органов в почке, нежели на растяжение междуузлий. Очевидно, что условия в верхней части экологического профиля ввиду высокой влажности почвы и хорошего освещения существенно не ограничивают рост побегов.

Специфика женских побегов сосны кедровой сибирской – полицикличность их органогенеза. То есть, в отличие от побегов сосны обыкновенной – близкого родственника этого вида, а также от собственных бесполох и мужских побегов, женские побеги, как правило, формируются двумя циклами. На юге равнинной части ареала сосны кедровой сибирской метамеры весеннего побега закладываются в период с конца мая до начала августа предшествующего вегетационного сезона, а рост растяжением происходит в текущем году [21]. Летний побег закладывается во второй декаде мая текущего года и растет в третьей декаде июня и первой декаде июля также текущего года. То есть весь цикл органогенеза и роста летний побег проходит за короткий период текущего года, а развитие весеннего побега растягивается на два года. Большинство метамеров женского побега закладываются на весеннем побеге, поэтому он в несколько раз превосходит летний побег по длине и количеству метамеров. Появление летнего побега в эволюции сосны кедровой сибирской

связывают с перераспределением функций между летним и весенним побегами [21, 22]. Основная морфогенетическая задача летнего побега – ветвление, т.е. формирование ауксибластов (удлиненных побегов). На весеннем побеге ауксибласты выполняют вспомогательную роль, а основная функция весеннего побега – формирование урожая шишек и активное участие в процессе фотосинтеза благодаря заложению и развитию на нем многочисленных брахибластов – укороченных побегов с хвоей. Активность заложения метамеров на летнем побеге косвенно характеризует генеративную направленность морфогенеза женских побегов сосны кедровой сибирской.

Анализ результатов показывает, что доля метамеров весеннего побега имеет тенденцию к сокращению, а доля метамеров летнего побега – к увеличению по направлению от черневого пояса (ПП 2) к субальпийскому (ПП 13) (рис. 1). На границе леса (ПП 16) доля летнего побега сокращается, а весеннего, напротив, увеличивается. Наиболее вероятной причиной сокращения доли метамеров весеннего побега в нижней и средней части профиля, цикл формирования которых растягивается практически на 2,5 мес, является существенное уменьшение длительности вегетационного периода из-за сокращения теплообеспеченности при подъеме в горы. Так, по данным В.Н. Воробьева [4], развитие женского побега у деревьев на границе леса начинается на 24 дня позже, чем у деревьев черневого пояса. Заложение метамеров летнего побега длится всего 15 дней и, как мы предполагаем, менее подвержено отрицательному влиянию неблагоприятных погодных факторов, что отражается в некотором увеличении доли метамеров летнего побега у деревьев в средней части профиля. Сокращение активности заложения метамеров на летнем побеге (за счет чего возрастает доля метамеров весеннего побега) у деревьев подгольцового редколесья (ПП 16) предположительно связано с ограничением генеративной функции на границе леса.

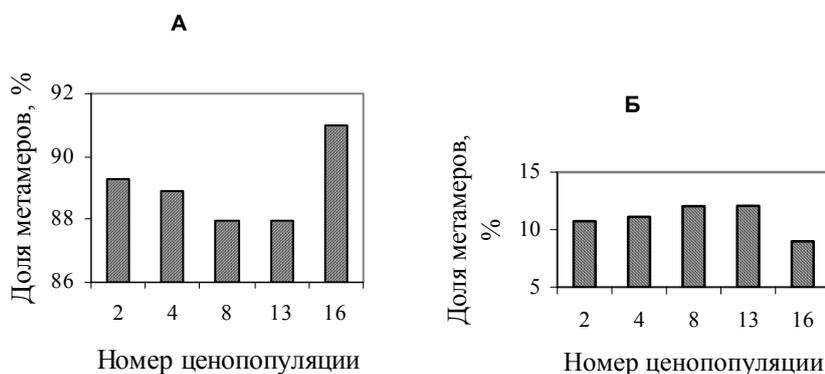


Рис. 1. Доля метамеров весеннего (А) и летнего (Б) побегов в структуре годичного женского побега деревьев сосны кедровой сибирской разновысотных ценопопуляций

Заложение и созревание шишек на женских побегах в целом уменьшается при подъеме в горы (рис. 2). Однако если заложение шишек сокращается в

1,6 раза, то их созревание уменьшается в 2,4 раза. Такие различия обусловлены тем, что на заложение шишек влияет погода 1-го года, когда происходит формирование примордиев будущих шишек, а на фактический урожай (количество созревших шишек) – погода 2-го и 3-го годов, когда происходит дифференциация примордиев шишек, цветение, оплодотворение, рост озоми и окончательное созревание шишек. В оптимальных лесорастительных условиях (ПП 2 и 4) наблюдается обычная для сосны кедровой сибирской 3-летняя цикличность урожаев [17]. В горно-таежном (ПП 8) и субальпийском (ПП 13) поясах такая периодичность нарушается – высокие урожаи бывают раз в 4–5 лет. Следует отметить, что по ретроспективным данным динамики плодоношения, полученным за 15-летний период, в субальпийском поясе (ПП 13) в последние 8 лет не отмечено случаев абсолютного неурожая, в то время как предшествующий период характеризовался выраженной цикличностью. В подгольцовом редколесье (ПП 16) наблюдается аналогичная тенденция, несмотря на то, что количество созревших шишек там невелико.

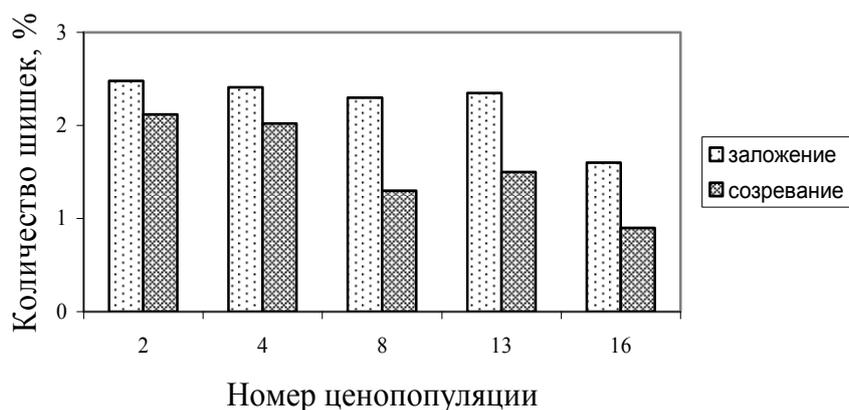


Рис. 2. Заложение и созревание женских шишек разновысотных ценопопуляций сосны кедровой сибирской

Доля микростробилов, характеризующая уровень генеративных процессов в морфогенезе мужских побегов, сокращается по мере увеличения высоты произрастания (рис. 3). Согласно данным В.Н. Воробьева [4], сроки начала и окончания массового пыления у деревьев на границе леса отмечались на 22 дня позже, по сравнению с черневым поясом. Поскольку период пыления связан с циклом развития мужских побегов, мы предполагаем, что различия в сроках формирования органов на мужских побегах у деревьев разновысотных ценопопуляций соответствуют различиям в сроках пыления.

Важную роль в эколого-популяционных исследованиях занимает изучение возобновительных способностей фрагментов популяций, которые традиционно оцениваются по количественным и качественным признакам развития шишек и семян [23]. Для характеристики структуры урожая были взяты смешанные образцы шишек, по 50–70 шт. с каждой пробной площади. Анализ

показал, что при практически постоянной ширине шишек наблюдается тенденция к уменьшению их длины по мере увеличения высоты произрастания (рис. 4). Слабое растяжение междоузлий шишек деревьев подгольцового редколесья (ПП 16) и вследствие этого минимальная их итоговая длина послужили причиной формирования шаровидных шишек.

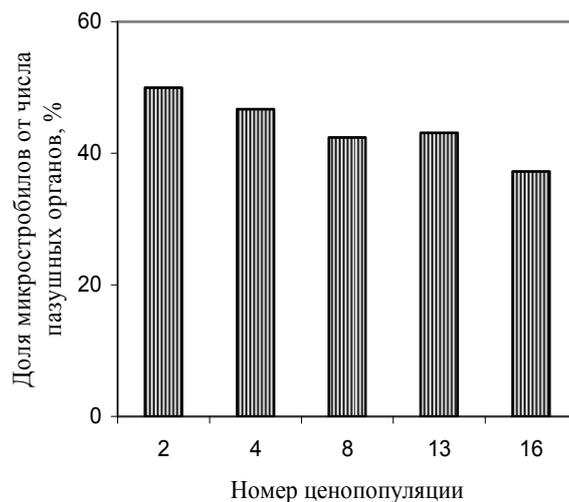


Рис. 3. Доля микростробил в структуре мужских побегов сосны кедровой сибирской разновысотных ценопопуляций

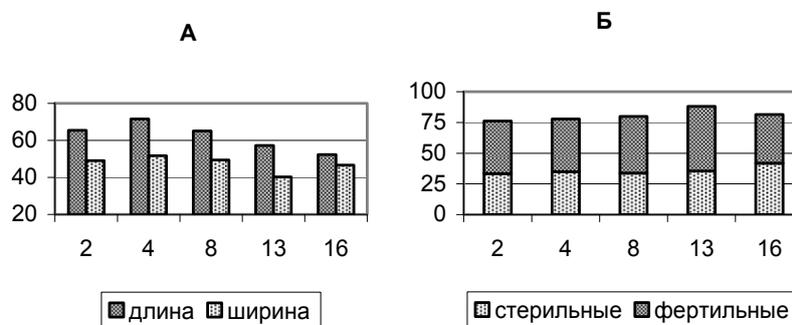


Рис. 4. Размер и структура шишек: А – длина и ширина шишки, мм; Б – число стерильных и фертильных чешуй, шт. По оси абсцисс – номера пробных площадей

Предполагалось, что по сумме фертильных чешуй лучшими окажутся деревья в предгорных местообитаниях с оптимальными лесорастительными условиями, однако анализ показал, что максимальное число фертильных чешуй имели деревья субальпийского пояса (ПП 13), что позволяет рассматривать качество их шишек как довольно высокое. Во всех ценопопуляциях экологического профиля количество стерильных чешуй сохранялось на одном уровне, за исключением деревьев подгольцового редколесья (ПП 16), у которых доли фертильных и стерильных че-

шуй оказались почти равными, что указывает на вероятность недоопыления и различных нарушений при формировании мегаспорофиллов.

Для учета потерь семян в процессе их развития был проведен рентгенографический анализ семян (рис. 5). Максимальным числом семян характеризовались деревья средней части профиля (ПП 8 и 13), у которых значение этого показателя зависело от количества развитых и недоразвитых семян. По соотношению категорий полных и неполных семян заметно выделяются деревья наиболее экстремального местообитания (ПП 16), у которых доля неполных семян была максимальной по профилю. Распределение развитых семян по категориям наполненности эндосперма, демонстрирующее сохранность семян в процессе их развития, показывает, что у деревьев наиболее экстремального местообитания (ПП 16) доля семян, погибших на ранних стадиях развития (пустые и неполные), достигает 58%.

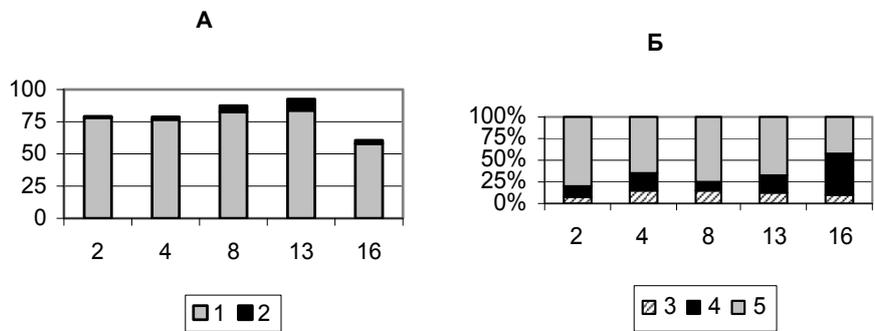


Рис. 5. Развитие семян (А) и эндосперма (Б) в шишках: 1 – число развитых семян, шт.; 2 – число недоразвитых семян, шт.; 3 – доля пустых семян, %; 4 – доля неполных семян, %; 5 – доля полных семян с развитым эндоспермом, %. По оси абсцисс – номера пробных площадей

Весьма наглядным показателем качества урожая, благодаря его стабильности в погодичной динамике [23], является масса полных семян. Согласно результатам исследования вес одного полного семени максимальных значений достигает в черневой тайге, убывает постепенно в низкогорье и в средней части профиля (рис. 6). При переходе к субальпийскому и подгольцовому поясам вес семян уменьшается почти вдвое.

Обобщая данные по качеству урожая деревьев разновысотных ценопопуляций, можно сказать, что ценопопуляция сосны кедровой сибирской в подгольцовом редколесье (ПП 16) вполне закономерно характеризуется минимальными размерами шишек, количеством семян и значительными потерями в ходе их формирования. Однако обращает на себя внимание отсутствие выраженной клинальной изменчивости большинства анализируемых признаков вдоль по экологическому профилю. Шишки и семена деревьев субальпийского пояса (ПП 13) и средней части профиля (ПП 8) по качеству не уступают, а по некоторым показателям даже превосходят шишки и семена деревьев низкогорья (ПП 4) и черневой тайги (ПП 2). Наиболее вероятной причиной этого следует считать спе-

цифику лесорастительных условий конкретных местообитаний и наблюдаемое в последние десятилетия потепление климата, способствующее более полной реализации репродуктивной функции деревьев субальпийского пояса и подгольцового редколесья.

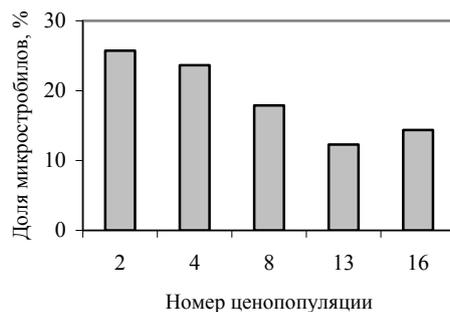


Рис. 6. Масса семян сосны кедровой сибирской разновысотных ценопопуляций

Изучение вегетативного и генеративного развития деревьев разновысотных ценопопуляций сосны кедровой сибирской показало, что значения большинства признаков роста и репродукции снижаются по мере увеличения высоты произрастания. Максимальные значения они имеют в оптимальных условиях черневой тайги, снижаются при переходе к субоптимальным условиям горно-таежного и субальпийского поясов, а минимальных значений достигают в пессимальных условиях верхней границы леса. Количественные признаки генеративного развития, обеспечивающие общую продукцию микро- и макростробилов, аналогично ростовым показателям линейно убывают пропорционально высотному градиенту. Качественные признаки, по которым можно судить о жизнеспособности семенного материала и потенциальных возможностях воспроизводства отдельных ценопопуляций, имеют сложную картину распределения в экологическом ряду высотного профиля. Шишки и семена деревьев горно-таежного и субальпийского поясов по качеству не уступают, а по некоторым показателям даже превосходят шишки и семена деревьев черневой тайги, что предположительно связано с потеплением климата, способствующим более полной реализации репродуктивной функции деревьев в субоптимальных условиях.

### Литература

1. Кондратьев К.Я. Глобальный климат. СПб.: Наука, 1992. 359 с.
2. Костина Е.Е. Глобальное изменение климата и его возможные последствия. Владивосток: Дальнаука, 1997. 102 с.
3. Jones P.D., Briffa K.R. Global surface air temperature variations during the twentieth century: Part 1. Spatial, temporal and seasonal details // *The Holocene*. 1992. Vol. 2, № 2. P. 165–179.
4. Воробьев В.Н. Особенности плодоношения кедров сибирского в горных условиях // Биология семенного размножения хвойных в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 15–70.
5. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.

6. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 225 с.
7. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 382 с.
8. Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
9. Schweingruber F.H. Tree rings and environment: dendroecology. Berne: Paul Haupt Verlag, 1996. 609 p.
10. Горошкевич С.Н., Кустова Е.А. Морфогенез жизненной формы стланика у кедрового на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна // Экология. 2002. № 4. С. 243–249.
11. Хуторной О.В., Велисевич С.Н., Воробьев В.Н. Экологическая изменчивость морфоструктуры кроны кедрового на верхней границе распространения // Экология. 2001. № 6. С. 427–433.
12. Воробьев В.Н., Воробьева Н.А., Горошкевич С.Н. Рост и пол кедрового. Новосибирск: Наука, 1989. 167 с.
13. Зубарев В.И. Кедровые богатства Забайкалья. Чита, 1961. 101 с.
14. Прошиников А.И. Плодоношение кедрового в Западном Саяне // Труды Ин-та леса и древесины. 1963. Т. 62. С. 104–120.
15. Кожевников А.М. Плодоношение кедрового в западной части Забайкалья // Труды Ин-та леса и древесины. 1963. Т. 62. С. 76–93.
16. Правдин Л.Ф. Итоги работ по изучению плодоношения кедрового // Труды Ин-та леса и древесины. 1963. Т. 62. С. 174–189.
17. Воробьев В.Н. Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. Новосибирск: Наука, 1983. 253 с.
18. Власенко В.И. Структура и динамика лесной растительности заповедных территорий Алтае-Саянской горной страны. М.: Междунар. союз охраны природы, 2003. 484 с.
19. Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. Dordrecht–Boston–London: Kluwer Acad. Publ., 1990. 394 p.
20. Щербак М.А. Плодоношение кедрового в Прителецкой черни Алтайского края // Труды Ин-та леса и древесины. 1963. Т. 2. С. 120–126.
21. Горошкевич С.Н. О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Бот. журн. 1994. Т. 79, № 5. С. 63–71.
22. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедрового. Новосибирск: Наука, 1972. 272 с.
23. 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.

Velisevich Svetlana N., Khutornoy Oleg V., Chitorkina Ol'ga Y.

*Institute for monitoring of climatic and ecological systems SB RAS, Tomsk, Russia*

#### GROWTH AND REPRODUCTION OF *PINUS SIBIRICA* DU TOUR SUBPOPULATION ON ALTITUDINAL TRANSECT IN THE NORTH-EASTERN ALTAI

The vegetative and generative morphogenesis of *Pinus sibirica* Du Tour subpopulation on altitudinal transect was investigated. It was determined that the value of growth traits and quantitative traits of generative development that characterize the micro- and macrostrobiles production decreased gradually along altitudinal transect. The maximal value of qualitative traits that indicates seeds viability and potential possibilities to forest reproduction had subpopulation on mountain taiga and subalpine zone.

**Key words:** *Pinus sibirica*; growth; reproduction.