

## ПОГОДНЫЕ УСЛОВИЯ, СПОСОБСТВУЮЩИЕ ЗАЛОЖЕНИЮ ШИШЕК У СОСНЫ КЕДРОВОЙ СИБИРСКОЙ (*PINUS SIBIRICA DU TOUR*)

А.В. Попов<sup>✉</sup>, С.Н. Велисевич

ФГБУН «Институт мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук» (ИМКЭС СО РАН), Россия, 634055, г. Томск, пр. Академический, д. 10/3

tomskceltic@gmail.com

Рассмотрено семеношение у 25 деревьев сосны кедровой сибирской (возраст 180–200 лет) за 28-летний период для установления погодных факторов и периода их влияния на инициацию стробилов. Поскольку флоральная индукция у сосны кедровой сибирской происходит в короткий промежуток времени — в течение трех недель в конце лета, в настоящей работе анализировались динамика температуры и осадков в течение трех декад, начиная с 20 июля. Среднемесячная температура июля и августа, а также сумма осадков в июле и августе слабо влияли на число заложившихся шишек. Также отмечено слабое влияние погодных параметров, рассчитанных для более коротких промежутков времени — по декадам. Температура воздуха в первой и второй декадах июля оказывала слабое положительное влияние на заложение шишек, но с третьей декады этого месяца и в течение всего августа излишнее тепло стало отрицательно влиять на заложение шишек. Единственная значимая отрицательная корреляция установлена для температуры первой декады августа. Это указывает на повышенную чувствительность иницирующихся примордиев шишек к температуре воздуха и именно в этот временной интервал. На примере сосны кедровой сибирской показано, что прохладная погода во время инициации макростробилов способствует их обилию. Оптимальными условиями для заложения шишек у сосны кедровой сибирской являются среднесуточные температуры не выше +17,5 °С в первой декаде августа. Результаты исследования расширяют представления и механизмах климатической регуляции генеративного морфогенеза и важны не только для понимания фундаментальных основ процесса плодоношения, но и для прогнозирования урожаев и управления ими.

**Ключевые слова:** сосна кедровая сибирская, *Pinus sibirica* (*Pinaceae*), заложение шишек, температура, осадки, межгодовая изменчивость

**Ссылка для цитирования:** Попов А.В., Велисевич С.Н. Погодные условия, способствующие заложению шишек у сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2023. Т. 27. № 5. С. 149–159. DOI: 10.18698/2542-1468-2023-5-149-159

В теме плодоношения лесных деревьев наиболее интересный вопрос — широкая межгодовая изменчивость урожая семян. При схожих внешних условиях некоторые виды демонстрируют относительную стабильность в динамике плодоношения, другие — ярко выраженную неравномерность семенной продуктивности из года в год. У разных видов в различных ситуациях задействованы не одинаковые элементы механизма, отвечающего за урожайность, т. е. у одних растений семенная продуктивность зависит от годовой динамики внутренних процессов, у других — от погодных сигналов [1].

И погодные условия, и внутренние процессы у растений могут повлиять на семенную продуктивность на всех стадиях развития: в период инициации цветочной почки, при опылении цветка и во время созревания семян. Обобщение многочисленных данных показало, что растения в соответствии с контрастными характеристиками жизненных циклов существенно различаются по времени, когда их развивающиеся цветки наиболее

восприимчивы к действию этих факторов [2]. В зависимости от этого растения могут быть «нерегулярно цветущими», либо «нерегулярно плодоносящими» [2]. Согласно этой точке зрения, у растений «нерегулярно цветущих» затраты на производство семян невелики, поэтому периодичность высоких урожаев семян в значительной мере обусловлена влиянием погодных условий в период цветения и опыления. У видов «нерегулярно плодоносящих» периодичность урожаев в большей степени зависит от перераспределения внутренних ресурсов между ростовыми и генеративными процессами, а погода лишь синхронизирует плодоношение в популяции [2].

Бывает ли такая же нерегулярность на этапе флоральной индукции у многолетних древесных растений, по-прежнему не совсем понятно. Полагаем, что основной причиной, по которой это явление до сих пор мало исследовано, являются методологические ограничения. Довольно сложно и трудоемко вести непосредственный учет количества заложившихся цветочных примордиев в почке, в отличие от легко визуально определя-

емых цветов и плодов. В связи с этим влияние внешних и внутренних факторов на флоральную индукцию оценивают чаще всего по косвенным данным, например, по корреляции между итоговым урожаем и погодой в период заложения цветочных примордиев [3–5]. Эта связь вполне логична, поскольку инициация цветочных почек как эндогенный процесс, находится, тем не менее, под влиянием климатических факторов [6]. Например, отклонение текущих погодных условий от среднесезонных значений вызывают изменения в синтезе гормонов цветения, ответственных за формирование цветочных бутонов, как показано на примере межгодовых вариаций цветения у нерегулярно плодоносящих травянистых видов [7]. Познание механизмов влияния погодных условий на заложение цветочных примордиев важно не только для понимания фундаментальных основ процесса плодоношения, но и для прогнозирования урожаев и управления ими.

Сосна кедровая сибирская — долгоживущий орехоплодный вид, доминирующий в таежных лесах на значительной территории Западно-Сибирской равнины и Среднесибирского плоскогорья [8]. Питательные семена сосны — основа рациона около 23 видов птиц и 10 видов млекопитающих сибирской тайги [9, 10], поэтому от ее урожая зависит устойчивое функционирование многокомпонентных экосистем. Сосна кедровая сибирская относится к видам с ярко выраженной межгодовой изменчивостью урожая семян, так как большие урожаи семян бывают раз в 3–4 года [11]. Недавняя работа по анализу причин нерегулярности семеношения у сосны сибирской показала, что важным фактором этой нерегулярности являются весенние заморозки в период цветения [12], поэтому сосну кедровую сибирскую можно отнести к «нерегулярно цветущим» видам. Однако не вся изменчивость семеношения объясняется заморозками, а существует некоторая не до конца понятная связь итогового урожая с погодой в период заложения [12]. О том, что заложение шишек флуктуирует по годам, свидетельствуют также данные, полученные в разных частях ареала сосны сибирской — в южной тайге Западной Сибири [11], в низкогорье Алтая [13] и на северной границе ареала в районе г. Салехарда [14]. Причины неравномерности заложения шишек при этом специально не анализируются. Поскольку заложение женских стробиллов происходит в довольно короткий промежуток времени — в течение трех недель в конце лета [11], мы предположили, что этот процесс контролируется кратковременными отклонениями погодных условий от среднего многолетнего значения.

## Цель работы

Цель работы — установить какие погодные факторы, и в какой период заложения женских стробиллов оказывают влияние на инициацию стробиллов.

## Материалы и методы исследования

Памятник природы регионального значения «Ниже-Сеченовский припоселковый кедровник» (56°30' с. ш. и 84°38' в. д., 100 м н. у. м.), в котором собран материал для исследования, расположен на юге Западной Сибири в Обь-Томском междуречье. Этот регион относится к южной зоне западносибирской тайги и по классификации областей семенной продуктивности сосны кедровой сибирской представляет собой зону ее максимальных урожаев [11]. Среднегодовая температура воздуха составляет +1,2 °С, среднегодовое количество осадков — 560 мм.

В ходе исследования мы использовали ретроспективный метод [13], позволяющий по следам на коре оценить ежегодное заложение макростробиллов в период с 1991 по 2018 г. Этот метод широко используется для различных представителей рода *Pinus*, например сосны желтой (*P. ponderosa*) [15], сосны белокорой (*P. albicaulis*) [16], и сосны съедобной (*P. edulis*) [4, 5]. Для формирования макростробиллов сосне кедровой сибирской требуется три вегетационных периода [11]. В течение первого года происходит их заложение, которое начинается в конце июля, продолжается примерно три декады и прерывается зимним периодом. Весной второго года почки развиваются в видимые небольшие макростробиллы, которые опыляются в начале июня и превращаются в «озимь». На этой стадии шишка зимует и весной третьего года продолжает свое развитие. К сентябрю третьего года, через 26 мес. после заложения, шишки окончательно созревают [11]. На любой стадии развития шишки оставляют на ветвях деревьев видимые следы, что позволяет фиксировать ежегодные изменения в заложении и созревании шишек путем подсчета этих следов (рис. 1). Следы от абортированных почек макростробиллов, опыленных шишек, однолетних зимующих шишек и зрелых шишек сильно различаются по размеру и форме. Нами выделены следующие категории следов:

1) небольшой треугольный рубец, оставшийся после абортированной почки, умершей еще до опыления;

2) треугольный рубец, оставшийся после абортирования шишки вскоре после опыления;

3) овальный след от однолетней шишки, которая развивалась после опыления, но абортировалась в зимний период;

4) крупный овальный след, покрытый смолой, остающийся от полностью созревшей шишки.

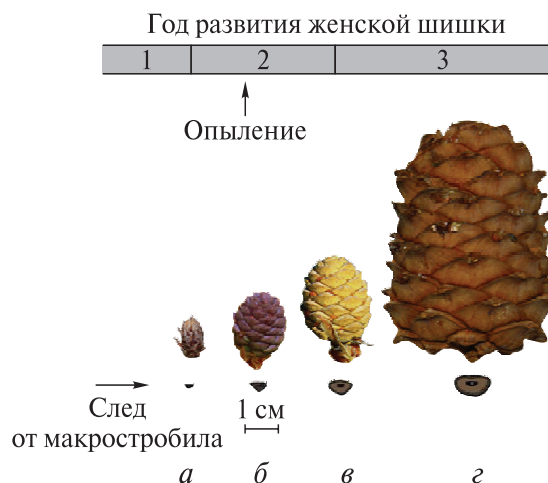
Однако данный метод не дает возможность определить число шишек, погибших на этапе внутри почечной дифференциации заложившихся примордиев женских шишек. Во всех остальных случаях довольно точно можно определить число шишек, абортированных в процессе развития. В настоящей работе число заложившихся шишек равно сумме следов представленных четырех категорий.

Нами изучено семеношение у 25 деревьев сосны кедровой сибирской (возраст 180–200 лет) за 28-летний период (1991–2018). В 2001, 2007, 2013 и 2019 гг. с каждого дерева было отобрано по 3...5 ветвей из женского яруса кроны, которые имели не менее 15 однолетних побегов. В каждый год отбора образцов ветвей подсчитывали количество шишек за предыдущие 12...15 лет. Отдельные ряды были объединены для получения непрерывного ряда наблюдений за 28 лет.

Данные о погодных условиях получены с метеостанции, расположенной в г. Томске (Росгидромет), в 22 км южнее места проведения исследования. Анализировались среднесуточные, декадные и месячные значения температуры воздуха, осадки в июле и августе каждого года за период 1991–2018 гг. Для статистической обработки данных использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) и *F*-критерий Фишера (Statistica 6.0), чтобы определить различия между годами с низким, средним и высоким уровнем заложения шишек. Использовался ранговый корреляционный анализ Спирмена для выявления взаимосвязи между заложением шишек и погодными условиями.

## Результаты и обсуждение

Среднее число заложившихся шишек варьировало от 2,26 до 3,53 при среднем значении

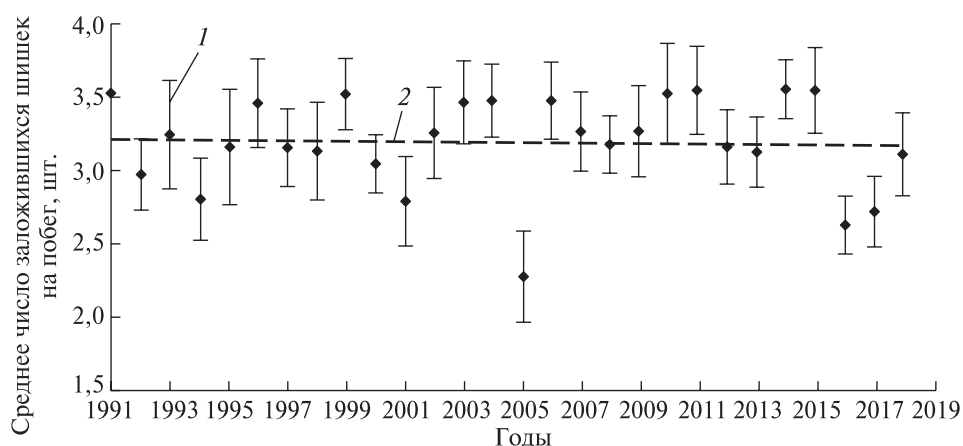


**Рис. 1.** Развивающаяся женская шишка (макростробил) и остающиеся следы на коре побега от абортированной женской почки (а), опыленного макростробила (б), однолетнего опыленного макростробила, абортированного в зимний период (в), созревшей зрелой шишки (з) на побегах сосны кедровой сибирской

**Fig. 1.** Developing female cone (macrostrobil) and remaining traces on shoot bark from aborted female bud (a), pollinated macrostrobil (b), annual pollinated macrostrobil aborted in winter (v), mature cone (z) on Siberian pine shoots

по годам 3,16 (стандартное отклонение  $\pm 0,32$ ) (рис. 2). Многолетние тенденции признака были примерно на одном уровне. Поскольку обильное заложение шишек происходит через разные промежутки времени — от 1 до 4 лет, признак не демонстрирует правильную частоту событий, связанную с нерегулярностью высоких урожаев.

Среднемесячная температура и сумма осадков в июле и августе слабо влияли на число заложившихся шишек сосны (таблица). Кроме того, отмечено слабое влияние погодных условий, рассчитанных для более коротких промежутков



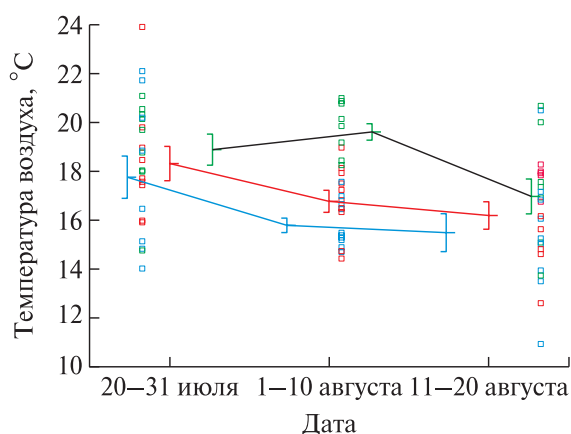
**Рис. 2.** Погодная динамика заложения шишек сосны кедровой сибирской на годичном побеге: 1 — стандартное отклонение; 2 — многолетние тенденции заложения шишек

**Fig. 2.** Weather dynamics of cone initiation on annual shoots of Siberian stone pine: 1 — standard deviation; 2 — multi-year trends of cone set

**Влияние погодных параметров в разные временные периоды на заложение шишек**  
**Influence of weather parameters in different time periods on the cones initiation**

Параметр	Июль	Август	1–10 июля	11–20 июля	21–31 июля	1–10 августа	11–20 августа	21–30 августа
Температура воздуха, °С	–0,022	–0,321	0,238	0,343	–0,136	<b>–0,689</b>	–0,080	–0,185
Осадки, мм	–0,089	–0,235	–0,070	–0,174	–0,123	–0,137	–0,152	–0,456

*Примечание.* Статистически значимая корреляция при  $p < 0,05$ , выделена полужирным шрифтом.



**Рис. 3.** Изменение среднедекадной температуры воздуха в годы с большим (синий), средним (красный) и низким (зеленый) уровнем заложения шишек сосны кедровой сибирской

**Fig. 3.** Variation of average air temperature in years with high (blue), medium (red) and low (green) level of cone initiation of Siberian stone pine

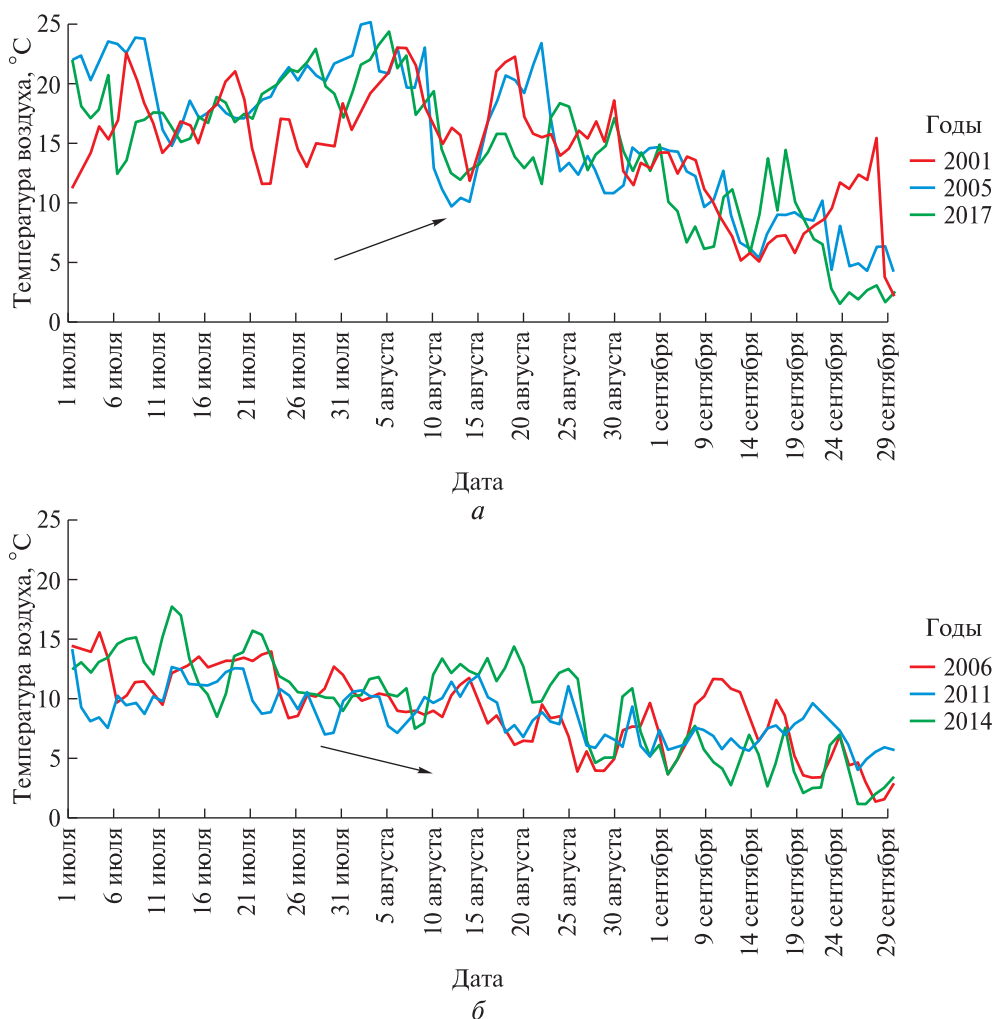
времени — по декадам. Температура воздуха в первой и второй декадах июля оказывала слабое положительное влияние на заложение шишек, однако с третьей декады этого месяца и в течение всего августа излишнее тепло стало отрицательно влиять на заложение шишек. Единственная значимая отрицательная корреляция установлена для температуры первой декады августа. Это указывает на повышенную чувствительность инициирующихся примордиев шишек к температуре воздуха и именно в этот временной интервал.

На протяжении анализируемого 28-летнего периода выделяются годы, когда шишек закладывалось больше или меньше среднемноголетнего значения. Например, в 1991, 1996, 1999, 2003, 2006, 2010, 2011, 2014, 2015 гг. их число превышало среднемноголетнее значение на одно стандартное отклонение ( $\pm 0,32$ ) и составило  $\geq 3,48$  шт./побег. В 1992, 1994, 2001, 2005, 2016, 2017 гг. число заложившихся шишек было на одно стандартное отклонение меньше среднемноголетнего значения и составило  $\leq 2,84$  шт./побег. Все остальные годы мы рассматривали как среднеурожайные. Наиболее существенные различия между урожайными и неурожайными годами наблюдались по значению среднесуточной температуры в первой декаде августа ( $F = 3,687$ ,  $p = 0,04014$ ) (рис. 3).

В годы, когда закладывалось мало шишек, наблюдался рост температуры воздуха в конце июля — начале августа. Напротив, обильному заложению шишек способствовала прохладная погода в начале августа. Следует отметить и небольшую амплитуду этих изменений. В годы с обильным заложением шишек снижение температуры всего на два градуса — с  $+18$  до  $+16$  °С обеспечивало хорошее заложение шишек. Напротив, мало шишек закладывалось в том случае, если температура в первой декаде августа превышала  $+19$  °С, как это было, например, в 2005 и 2017 гг., когда температура третьей декады июля и первой декады августа держалась выше  $+20$  °С. Последующее снижение температуры до  $+16$  °С во второй декаде августа уже не влияло на заложение шишек.

Несмотря на то что в каждом конкретном году ход суточных температур имел свои особенности, есть некоторые общие тенденции. Например, в 2001, 2005 и 2017 гг., когда заложилось мало шишек, в конце июля и начале августа температура воздуха имела тенденцию к увеличению, в 2006, 2011 и 2014 гг. температура, напротив, снижалась (рис. 4). В годы с минимальным заложением шишек среднесуточная температура в критический период составляла около  $+20$  °С, в годы с максимальным заложением —  $+15...17$  °С.

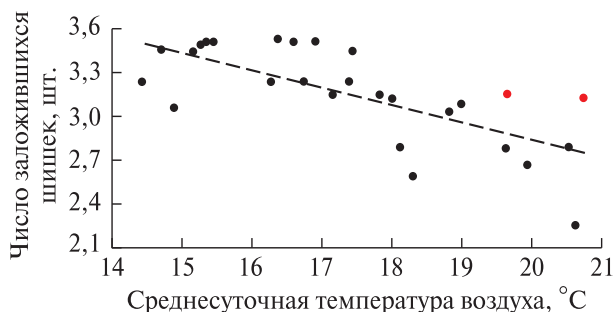
Анализ корреляционной связи между температурой первой декады августа и количеством заложившихся шишек (рис. 5) показал довольно тесную отрицательную связь между этими признаками ( $r = -0,69$ ). Тем не менее есть отдельные годы, которые не укладываются в общую схему. Например, в 1995 и 1998 гг. при температуре  $+20$  °С в критический период заложилось более трех шишек на побег. Как показал детальный анализ погодных условий этих лет, в период инициации женских стробилов происходило кратковременное похолодание, особенно в ночные часы. Например, в 1995 г. с 4 по 8 августа среднесуточная температура снизилась до  $+16,8$  °С, хотя среднедекадная температура в это время была высокой ( $+19,6$  °С). В 1998 г. похолодание пришлось на более ранние сроки — с 31 июля по 4 августа. В этот период температура снизилась до  $+17,5$  °С, при том, что средняя температура за первую декаду августа составила  $+20,5$  °С.



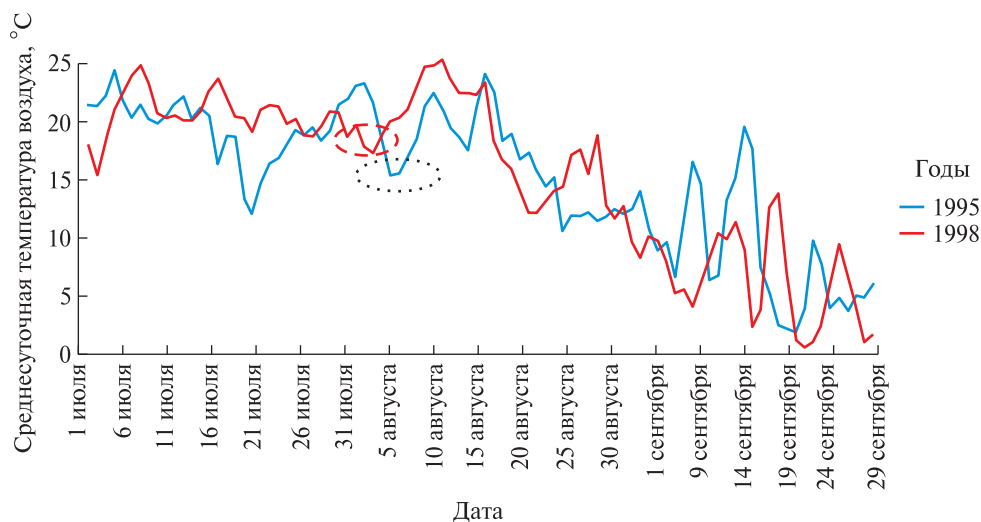
**Рис. 4.** Динамика среднесуточной температуры воздуха в июле–сентябре в годы (2001, 2005 и 2017) с минимальным (а) и максимальным (2006, 2011, 2014) заложением шишек на побегах сосны кедровой сибирской (стрелками обозначены тенденции изменения температуры в период заложения шишек)  
**Fig. 4.** Dynamics of average daily air temperature in July-September in the years (2001, 2005 and 2017) with minimum (a) and maximum (2006, 2011, 2014) cone initiation on shoots of Siberian stone pine (arrows indicate temperature trends during the cone initiation period)

В обоих случаях в течение 4–5 сут наблюдалось снижение среднесуточной температуры на 3°, при этом ночная температура опускалась до +10...12 °С (рис. 6).

У большинства видов *Pinus* шишки и боковые побеги (ауксибласты) расположены компактными мутовками на верхушках однолетнего побега [17]. Эти органы крупные, растут очень плотно на коротком отрезке побега, что может ограничивать их количество. Если в мутовке много побегов, то они затеняют друг друга, а если много шишек, то они вытесняют друг друга или даже разрывают побег в месте своего прикрепления [11]. Возможно, именно по этой причине многие виды, в том числе сосна кедровая сибирская, имеют ограниченное количество боковых побегов и особенно шишек на побеге [18]. У сосны кедровой сибирской



**Рис. 5.** Связь числа заложившихся шишек сосны кедровой сибирской со среднесуточной температурой первой декады августа (красным маркером выделены 1995 и 1998 гг.)  
**Fig. 5.** Relationship between the number of initiated cones of Siberian stone pine with the average daily temperature of the first ten days of August (red marker indicates 1995 and 1998)



**Рис. 6.** Динамика среднесуточной температуры воздуха в июле–сентябре в 1995 и 1998 гг. (обведены дни снижения температуры в период заложения шишек сосны)

**Fig. 6.** Dynamics of average daily air temperature in July-September in 1995 and 1998 (days of temperature decrease during the period of pine cone initiation are circled)

размер зрелых шишек довольно большой, в среднем 5 см в диаметре и 8 см в длину [11], поэтому на одном побеге обычно развивается 2–3 шишки, максимум 5, но это крайне редкое явление [11]. Годовые колебания числа заложившихся шишек от 2,26 до 3,53, как показано на рис. 2, являются обычными для вида и могут быть обусловлены его морфологическими особенностями. Подобные результаты ранее были получены для сосны сибирской, произрастающей в низкогорьях Алтая, где в течение 8 лет на одном побеге закладывалось от 2,1 до 4,3 шишек [13].

Заложение шишек или цветков — очень сложный процесс, который зависит от благоприятного сочетания различных факторов. Известно, что флоральная индукция у растений определяется тремя основными факторами: фотопериодом, автономной регуляцией и климатом [6, 19–21]. Соотношение каждого из элементов этой регуляторной системы различно, поэтому особенности вида и среда его обитания определяют, какой фактор будет доминирующим. Почти все виды *Pinus* произрастают в сезонном климате [17], где фотопериод изменяется регулярно в течение года и одинаков во все годы, поэтому фотопериод только запускает программу морфогенеза, а затем он продолжается относительно автономно [6, 22]. Автономный процесс морфогенеза практически полностью определяет состав органов на побегах, их количество и соотношение, и всегда происходит примерно в одно и то же время, при относительно одинаковом состоянии внешней (фотопериод и температура) и внутренней (содержание фитогормонов) среды [22]. Поэтому основным фактором неравномерного заложения шишек по годам следует считать климат как наиболее дина-

мичный из трех вышеперечисленных. Изучение влияния погодных условий на созревание шишек у сосны съедобной (*P. edulis*) [4] показало, что, скорее всего, не существует строго эндогенного механизма, который обуславливает неравномерное заложение шишек. Этот процесс экспоненциально зависит от одной или нескольких очень нестабильных переменных окружающей среды. Например, в сухом и жарком климате юго-запада Северной Америки, где произрастает сосна съедобная (*P. edulis*), такими факторами являются низкие значения температуры и обильные осадки в период заложения шишек [4]. Наши результаты показали, что обильное заложение шишек стимулировалось понижением температуры в конце июля — начале августа. Такие погодные условия не характерны для обычно жаркого лета в континентальном климате юга Западно-Сибирской равнины.

До сих пор механизм, с помощью которого погодные условия регулируют количество закладываемых шишек, остается малоизученным. У представителей рода *Pinus* шишки являются последним органом на побеге. Они закладываются после серии ауксибластов [17], поэтому велика вероятность, что погодные условия могут каким-то образом регулировать соотношение ауксибластов и шишек именно во время «переключения программы» морфогенеза с заложения ауксибластов на заложение шишек. Например, анатомические исследования псевдотсуги Мензиса [23] показали, что при неблагоприятных условиях возможно превращение недифференцированных примордиев женских шишек в ауксибласты. На основании этого была выдвинута гипотеза о существовании определенного периода особой чувствительности

примордиев женских шишек к внутренним и внешним стимулам, вследствие чего возможен возврат к заложению ауксбластов. Аналогичные предположения высказывались и в отношении сосны сибирской. Например, Т.П. Некрасова считает, что недифференцированные примордии женских шишек — это несостоявшиеся шишки, способные превратиться в ауксбласты. С.Н. Горошкевич [11, 18] высказал еще более интересное предположение, что реверсия возможна только в отношении первой шишки, когда происходит переход от инициации ауксбластов к инициации шишек, и подтвердил это отрицательной автокорреляцией ( $r = -0,644$ ) между числом заложившихся шишек и ауксбластов. Все предложенные ранее гипотезы основаны на том, что неблагоприятные погодные условия при инициации шишек продлевает инициацию ауксбластов вместо шишек, поскольку продолжительность инициации ограничена фотопериодом.

Продолжительность периода, когда погодные условия могут стимулировать заложение шишек, во-первых, видоспецифична, во-вторых, будущие шишки не сразу становятся морфологически различимыми, поэтому в литературе приводится разная длительность периода заложения шишек. Тем не менее очевидно, что этот период короткий — от трех до четырех недель, как показано на примере ели черной (*Picea mariana* (Mill.)) [24] или тсуги западной (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.) [23]. У некоторых видов, таких как псевдотсуга Мензиса (*Pseudotsuga menziesii*) или туи складчатой (*Thuja plicata* (Donn)) [23], этот период длится две недели. У сосны съедобной (*Pinus edulis* (Engelm.)) этот период длится всего одну неделю [4], и эти данные близки к нашему результату (см. рис. 4 и рис. 6).

Согласно гипотезе Джексона и Свита, погодные условия, стимулирующие образование шишек, всегда должны быть «противоположными» модальной среде, в которой находится вид [4]. Например, у вида *Dipterocarpus costatus*, произрастающего преимущественно во влажном тропическом климате Юго-Восточной Азии, обильное плодоношение происходит при вторжении сухих и холодных воздушных масс и временном похолодании [3]. Снижение ночных значений температуры воздуха в течение 2 сут с +23 до +21 °С, причем в определенный период — за 2 мес. до цветения, вызывает формирование многочисленных цветов. Другой пример — *Pinus edulis* — вид, произрастающий в теплом и засушливом климате штата Нью-Мексико (США) [4, 5]. Большой урожай приходится на те годы, когда в конце августа — начале сентября во время заложения шишек отмечается понижение температуры примерно на неделю. Аналогичные результаты по-

лучены нами для сосны кедровой сибирской: кратковременное похолодание в определенный период приводит к их обильному заложению.

Феномен цветочной индукции в ответ на низкую температуру известен с давних пор как результат раннего сельскохозяйственного опыта [25] и подробно исследован на примере травянистых растений [21, 26]. Лесные древесные виды в этом отношении исследованы значительно меньше, поскольку их сложная структура кроны и долгая жизнь значительно усложняют многофакторную регуляцию цветочной индукции [27, 28]. Для получения более надежных результатов эксперименты проводились на контейнерных или привитых деревьях [29], основанные на давней гипотезе, выдвинутой Даффом и Ноланом, о гормональной конкуренции между ростом и репродукцией, которые нуждаются в противоположных условиях. Так, Гринвуд [30] индуцировал примордии макростробилов у трехлетних саженцев сосны ладанной (*P. taeda*) путем экспериментального подавления вегетативного роста воздействием низких температур. В обзоре, анализирующем факторы генеративного морфогенеза у представителей рода *Pinus* [23, 31], сделан вывод, что высокие значения температуры воздуха в течение вегетационного периода благоприятно влияют на рост и косвенным образом усиливают инициацию шишек сосны, поскольку хороший рост обеспечивает ресурсную основу для плодоношения. Однако для «переключения» программы морфогенеза с вегетативного на генеративный требуется стимуляция холодом. Результаты нашего исследования полностью согласуются с этим мнением. На примере сосны кедровой сибирской показано, что прохладная погода во время инициации макростробилов способствует их обилию.

## Выводы

Заложение женских шишек у сосны кедровой сибирской обусловлено кратковременными температурными аномалиями в определенный период, когда у этого вида потенциально возможна флоральная индукция. В многолетней динамике этот период приходится на первую декаду августа. Низкая температура увеличивает, а высокая температура уменьшает число закладываемых шишек. В годы с высоким уровнем заложения шишек снижение температуры всего на 2° обеспечивало хорошую инициацию шишек. Напротив, ограниченное заложение шишек происходит, когда значения температуры воздуха в первой декаде августа примерно на одно стандартное отклонение выше, чем средняя многолетняя температура для этого периода. Последующее снижение температуры в более поздние сроки уже не влияло

на инициацию шишек. Для обильного заложения шишек у сосны кедровой сибирской среднесуточная температура в период инициации шишек не должна превышать +17,5 °С. Результаты исследования расширяют представления и механизмах климатической регуляции генеративного морфогенеза и важны не только для понимания фундаментальных основ процесса плодоношения, но и для прогнозирования урожаев и управления ими.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ, грант № 23-26-00080. Авторы выражают глубокую благодарность О.В. Хуторному за многолетнюю помощь в сборе полевого материала и С.Н. Горошкевичу за ценные критические замечания при подготовке статьи к публикации.*


## Список литературы

- [1] Pearse I.S., Koenig W.D., Kelly D. Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection // *New Phytologist*, 2016, v. 212, pp. 546–562. DOI:10.1111/nph.14114
- [2] Bogdziewicz M., Żywiec M., Espelta J.M., Fernández-Martínez M., Calama R., Ledwoń M., McIntire E., Crone E.E. Environmental veto synchronizes mast seeding in four contrasting tree species // *American Naturalist*, 2019, v. 194, no. 2, pp. 246–259. DOI:10.1086/704111
- [3] Ashton P.S., Givnish T.J., Appanah S. Staggered flowering in the *Dipterocarpaceae*: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics // *American Naturalist*, 1988, v. 132, no. 1, pp. 44–66. DOI:10.1086/284837
- [4] Forcella F. Ovulate cone production in pinyon: negative exponential relationship with late summer temperature // *Ecology*, 1981, v. 62, pp. 488–491. DOI:10.2307/1936722
- [5] Redmond M.D., Forcella F., Barger N.N. Declines in pinyon pine cone production associated with regional warming // *Ecosphere*, 2012, v. 3, no. 12, pp. 1–14. DOI:10.1890/ES12-00306.1
- [6] Bernier G. The control of floral evocation and morphogenesis // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1988, v. 39, pp. 175–219. DOI:10.1146/annurev.pp.39.060188.001135
- [7] Kelly D., Geldenhuis A., James A., Holland E.P., Plank M.J. et al. Of mast and mean: differential-temperature cue makes mast seeding insensitive to climate change // *Ecology Letters*, 2013, v. 16, pp. 90–98. DOI:10.1111/ele.12020
- [8] Shuvaev D.N., Semerikov V.L., Kuznetsova G.V. Late Quaternary history of Siberian stone pine as revealed by genetic and paleoecological data // *Tree Genetics & Genomes*, 2023, v. 19, iss. 2, at. 16. <https://doi.org/10.1007/s11295-023-01592-z>
- [9] Vander Wall, S.B. Seed Dispersal in Pines (*Pinus*) // *Bot. Rev.*, 2023 (In press). <https://doi.org/10.1007/s12229-023-09288-8>.
- [10] Титов Е.В. Орехопродуктивные кедровые плантации и лесосады. Воронеж: Изд-во ВГЛТУ им. Г.Ф. Морозова, 2021. 267 с.
- [11] Горошкевич С.Н. Пространственно-временная и структурно-функциональная организация кроны кедрового: дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2011. 611 с.
- [12] Goroshkevich S., Velisevich S., Popov A., Khutornoy O., Vasilyeva G. 30-year cone production dynamics in Siberian stone pine (*Pinus sibirica*) in the southern boreal zone: a causal interpretation // *Plant Ecology and Evolution*, 2021, v. 154, no. 3, pp. 321–331. DOI:10.5091/plecevo.eu/issue/3728/
- [13] Воробьев В.Н., Воробьева Н.А., Горошкевич С.Н. Рост и пол кедрового сибирского. Новосибирск: Наука, 1989. 167 с.
- [14] Велисевич С.Н. Широкая изменчивость качества урожая кедрового сибирского // Тринадцатое сибирское совещание и школа молодых ученых по климато-экологическому мониторингу: тезисы докл. рос. конф., Томск, 15–19 октября 2019 г. Томск: Аграф-Пресс, 2019. С. 158–159.
- [15] Wion A., Pearse I., Rodman K., Veblen T., Redmond M. Mast seeding is shaped by tree-level attributes and stand structure, more than climate, in a Rocky Mountain conifer species // *Forest Ecology and Management*, 2023, v. 531, at. 120794. DOI:10.1016/j.foreco.2023.120794.
- [16] Crone E.E., McIntire E.J.B., Brodie J. What defines mast seeding? Spatio-temporal patterns of cone production by whitebark pine // *J. of Ecology*, 2011, v. 99, pp. 438–444. DOI:10.1111/j.1365-2745.2010.01790.x
- [17] Farjon A. The Kew Review: Conifers of the World // *Kew Bull.*, 2018, v. 73, is. 1, at. 8. <https://doi.org/10.1007/s12225-018-9738-5>.
- [18] Горошкевич С.Н. Структура и развитие элементарного побега кедрового сибирского // *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 2014. № 4(28). С. 37–55.
- [19] Proietti S., Scariot V., De Pascale S., Paradiso R. Flowering Mechanisms and Environmental Stimuli for Flower Transition: Bases for Production Scheduling in Greenhouse Floriculture // *Plants*, 2022, v. 11, iss. 3, at. 432. <https://doi.org/10.3390/plants11030432>
- [20] Dai X., Zhang Y., Xu X., Ran M., Zhang J. Transcriptome and functional analysis revealed the intervention of brassinosteroid in regulation of cold induced early flowering in tobacco // *Frontiers in Plant Science*, 2023, v. 14, at. 1136884. DOI:10.3389/fpls.2023.1136884.
- [21] Peer L.A., Bhat M.Y., Ahmad N., Mir B.A. Floral induction pathways: Decision making and determination in plants to flower – a comprehensive review // *J. of Applied Biology and Biotechnology*, 2021, v. 9, pp. 7–17. DOI:10.7324/JABB.2021.9201
- [22] Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. М.: Наука, 1988. 500 с.
- [23] Owens J.N., Blake N.D. Forest tree seed production: a review of literature and recommendations for future research. Information Report P-I-X 53. Ontario: National Capital Region, 1985, 161 p.
- [24] Colombo S., Templeton, C. Bud and crown architecture of white spruce and black spruce // *Trees*, 2006, v. 20, pp. 633–641 DOI:10.1007/s00468-006-0078-y
- [25] Kozłowski T.T., Pallardy S.G. Growth Control in Woody Plants. San Diego: Academic Press Inc., 1997, 641 p.
- [26] Cho L.H., Yoon J., An G. The control of flowering time by environmental factors // *The Plant J.*, 2017, v. 90, iss. 4, pp. 708–719. DOI: 10.1111/tpj.13461
- [27] Ross S.D., Pharis R.P. Control of sex expression in conifers // *Plant Growth Regulation*, 1987, v. 6, pp. 37–60.
- [28] Kong L., von Aderkas P., Zaharia, L.I. Effects of stem-injected gibberellins and 6-benzylaminopurine on phytohormone profiles and cone yield in two lodgepole pine genotypes // *Trees*, 2018, v. 32, pp. 765–775. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1670-7>



- [29] Webber J., Ott P., Owens J., Binder W. Elevated temperature during reproductive development affects cone traits and progeny performance in *Picea glauca* x *engelmannii* complex // *Tree Physiology*, 2005, v. 25, no. 10, pp. 1219–1227. DOI:10.1093/treephys/25.10.1219
- [30] Greenwood M.S., Hutchison K.W. Maturation as a Developmental Process. *Clonal Forestry I*. Berlin: Springer, 1993, pp. 14–33. DOI: 10.1007/978-3-642-84175-0\_3
- [31] LaMontagne J.M., Redmond M.D., Wion A.P., Greene D.F. An assessment of temporal variability in mast seeding of North American Pinaceae // *Phil. Trans. R. Soc. B*, 2021, v. 376, at. 20200373. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0373>

## Сведения об авторах

**Попов Александр Владимирович**  — инженер 1 категории лаборатории дендрэкологии, ФГБУН «Институт мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук» (ИМКЭС СО РАН), [tomskceltic@gmail.com](mailto:tomskceltic@gmail.com)

**Велисевич Светлана Николаевна** — ст. науч. сотр. лаборатории дендрэкологии, ФГБУН «Институт мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук» (ИМКЭС СО РАН), [s\\_n\\_velisevich@mail.ru](mailto:s_n_velisevich@mail.ru)

Поступила в редакцию 15.05.2023.

Одобрено после рецензирования 08.06.2023.

Принята к публикации 18.07.2023.

## WEATHER CONDITIONS FAVOURING CONE INITIATION FOR SIBERIAN STONE PINE (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR)

A.V. Popov , S.N. Velisevich

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3, Academicheskyy av., 634055, Tomsk, Russia

[tomskceltic@gmail.com](mailto:tomskceltic@gmail.com)

Seed production in 25 trees of Siberian stone pine (age 180–200 years) over a 28-year period was examined to determine how the weather factors and their period influence strobilus initiation. Since floral induction in Siberian stone pine occurs in a short period of time only during three weeks at the end of summer, the dynamics of temperature and precipitation during the thirty-days interval, starting from 20 July, were analysed in the present work. The average monthly temperature in July and August, as well as the amount of precipitation in July and August had a weak influence on the number of the cone initiation. There was also a weak influence of weather parameters calculated for shorter time intervals by ten-day interval. Air temperature in the first and second ten-day intervals of July had a weak positive effect on cone initiation, but from the third ten-day interval of this month and throughout August, excessive heat began to negatively affect cone initiation. The only significant negative correlation was found for the temperature of the first ten-day interval of August. This indicates increased sensitivity of initiating cone primordia to air temperature and exactly in this time interval. The example of Siberian cedar pine shows that cool weather during the initiation of macrostrobils favours their abundance. Optimal conditions for cone initiation in Siberian pine are average daily temperatures not higher than +17.5 °C in the first ten-day interval of August. The results of the study expand the understanding of the mechanisms of climatic regulation of generative morphogenesis and are important not only for understanding the fundamental basis of the fruiting process, but also for yield forecasting and management.

**Keywords:** Siberian stone pine, *Pinus sibirica* (Pinaceae), cone initiation, temperature, precipitation, inter-annual variability

**Suggested citation:** Popov A.V., Velisevich S.N. *Pogodnye usloviya, sposobstvuyushchie zalozeniyu shishek u sosny kedrovoy sibirskoy (Pinus sibirica Du Tour)* [Weather conditions favouring cone initiation for Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour)]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2023, vol. 27, no. 5, pp. 149–159. DOI: 10.18698/2542-1468-2023-5-149-159

## References

- [1] Pearse I.S., Koenig W.D., Kelly D. Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection. *New Phytologist*, 2016, v. 212, pp. 546–562. DOI:10.1111/nph.14114
- [2] Bogdziewicz M., Żywiec M., Espelta J.M., Fernández-Martínez M., Calama R., Ledwoń M., McIntire E., Crone E.E. Environmental veto synchronizes mast seeding in four contrasting tree species. *American Naturalist*, 2019, v. 194, no. 2, pp. 246–259. DOI:10.1086/704111

- [3] Ashton P.S., Givnish T.J., Appanah S. Staggered flowering in the *Dipterocarpaceae*: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *American Naturalist*, 1988, v. 132, no. 1, pp. 44–66. DOI:10.1086/284837
- [4] Forcella F. Ovulate cone production in pinyon: negative exponential relationship with late summer temperature. *Ecology*, 1981, v. 62, pp. 488–491. DOI:10.2307/1936722
- [5] Redmond M.D., Forcella F., Barger N.N. Declines in pinyon pine cone production associated with regional warming. *Ecosphere*, 2012, v. 3, no. 12, pp. 1–14. DOI:10.1890/ES12-00306.1
- [6] Bernier G. The control of floral evocation and morphogenesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1988, v. 39, pp. 175–219. DOI:10.1146/annurev.pp.39.060188.001135
- [7] Kelly D., Geldenhuis A., James A., Holland E.P., Plank M.J. et al. Of mast and mean: differential-temperature cue makes mast seeding insensitive to climate change. *Ecology Letters*, 2013, v. 16, pp. 90–98. DOI:10.1111/ele.12020
- [8] Shuvaev D.N., Semerikov V.L., Kuznetsova G.V. Late Quaternary history of Siberian stone pine as revealed by genetic and paleoecological data. *Tree Genetics & Genomes*, 2023, v. 19, iss. 2, at. 16. <https://doi.org/10.1007/s11295-023-01592-z>
- [9] Vander Wall, S.B. Seed Dispersal in Pines (*Pinus*). *Bot. Rev.*, 2023 (In press). <https://doi.org/10.1007/s12229-023-09288-8>.
- [10] Titov E.V. *Orexoproduktivnye kedrovye plantacii i lesosady* [Nut producing stone pine plantations and forest plantations]. Voronezh: Publishing house of VSFUFT named after G.F. Morozov, 2021, 267 p.
- [11] Goroshkevich S.N. *Prostranstvenno-vremennaya i strukturno-funkcional'naya organizaciya krony kedra sibirskogo* [Spatial-temporal and structural-functional organization of the crown of Siberian stone pine]. Dr. Sci. (Biol.) thesis. Tomsk, 2011, 611 p.
- [12] Goroshkevich S., Velisevich S., Popov A., Khutornoy O., Vasilyeva G. 30-year cone production dynamics in Siberian stone pine (*Pinus sibirica*) in the southern boreal zone: a causal interpretation. *Plant Ecology and Evolution*, 2021, v. 154, no. 3, pp. 321–331. DOI:10.5091/plecevo.eu/issue/3728/
- [13] Vorob'ev V.N., Vorob'eva N.A., Goroshkevich S.N. *Rost i pol kedra sibirskogo* [Growth and sexual reproduction of the Siberian stone pine]. Novosibirsk: Nauka, 1989, 167 p.
- [14] Velisevich S.N. *Shirotnaya izmenchivost' kachestva urozhaya kedra sibirskogo* [Latitudinal variability of Siberian stone pine crop quality]. Trinadtsatoe sibirskoe soveshchanie i shkola molodykh uchenykh po klimato-ekologicheskomu monitoringu: tezisy dokladov rossiyskoy konferentsii [Thirteenth Siberian Conference and School of Young Scientists on Climate and Ecological Monitoring. Theses of reports of the Russian conference], Tomsk 15–19 October 2019. Tomsk: Agraf-Press Publishing House, 2019, pp. 158–159.
- [15] Wion A., Pearse I., Rodman K., Veblen T., Redmond M. Mast seeding is shaped by tree-level attributes and stand structure, more than climate, in a Rocky Mountain conifer species. *Forest Ecology and Management*, 2023, v. 531, at. 120794. DOI:10.1016/j.foreco.2023.120794.
- [16] Crone E.E., McIntire E.J.B., Brodie J. What defines mast seeding? Spatio-temporal patterns of cone production by whitebark pine. *J. of Ecology*, 2011, v. 99, pp. 438–444. DOI:10.1111/j.1365-2745.2010.01790.x
- [17] Farjon A. The Kew Review: Conifers of the World. *Kew Bull.*, 2018, v. 73, is. 1, at. 8. <https://doi.org/10.1007/s12225-018-9738-5>.
- [18] Goroshkevich S.N. *Struktura i razvitie elementarnogo pobega kedra sibirskogo* [The structure and development of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) elementary shoot]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2014; no. 4(28), pp. 37–55.
- [19] Proietti S., Scariot V., De Pascale S., Paradiso R. Flowering Mechanisms and Environmental Stimuli for Flower Transition: Bases for Production Scheduling in Greenhouse Floriculture. *Plants*, 2022, v. 11, iss. 3, at. 432. <https://doi.org/10.3390/plants11030432>
- [20] Dai X., Zhang Y., Xu X., Ran M., Zhang J. Transcriptome and functional analysis revealed the intervention of brassinosteroid in regulation of cold induced early flowering in tobacco. *Frontiers in Plant Science*, 2023, v. 14, at. 1136884. DOI:10.3389/fpls.2023.1136884.
- [21] Peer L.A., Bhat M.Y., Ahmad N., Mir B.A. Floral induction pathways: Decision making and determination in plants to flower – a comprehensive review. *J. of Applied Biology and Biotechnology*, 2021, v. 9, pp. 7–17. DOI:10.7324/JABB.2021.9201
- [22] Chaylakhyan M.X. *Regulyatsiya tsveteniya vysshikh rasteniy* [Regulation of higher plants flowering]. Moscow: Nauka, 1988, 500 p.
- [23] Owens J.N., Blake N.D. Forest tree seed production: a review of literature and recommendations for future research. Information Report P-I-X 53. Ontario: National Capital Region, 1985, 161 p.
- [24] Colombo S., Templeton, C. Bud and crown architecture of white spruce and black spruce. *Trees*, 2006, v. 20, pp. 633–641. DOI:10.1007/s00468-006-0078-y
- [25] Kozłowski T.T., Pallardy S.G. *Growth Control in Woody Plants*. San Diego: Academic Press Inc., 1997, 641 p.
- [26] Cho L.H., Yoon J., An G. The control of flowering time by environmental factors. *The Plant J.*, 2017, v. 90, iss. 4, pp. 708–719. DOI: 10.1111/tpj.13461
- [27] Ross S.D., Pharis R.P. Control of sex expression in conifers. *Plant Growth Regulation*, 1987, v. 6, pp. 37–60.
- [28] Kong L., von Aderkas P., Zaharia, L.I. Effects of stem-injected gibberellins and 6-benzylaminopurine on phytohormone profiles and cone yield in two lodgepole pine genotypes. *Trees*, 2018, v. 32, pp. 765–775. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1670-7>
- [29] Webber J., Ott P., Owens J., Binder W. Elevated temperature during reproductive development affects cone traits and progeny performance in *Picea glauca* x *engelmannii* complex. *Tree Physiology*, 2005, v. 25, no. 10, pp. 1219–1227. DOI:10.1093/treephys/25.10.1219
- [30] Greenwood M.S., Hutchison K.W. *Maturation as a Developmental Process*. Clonal Forestry I. Berlin: Springer, 1993, pp. 14–33. DOI: 10.1007/978-3-642-84175-0\_3
- [31] LaMontagne J.M., Redmond M.D., Wion A.P., Greene D.F. An assessment of temporal variability in mast seeding of North American Pinaceae. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 2021, v. 376, at. 20200373. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0373>

*The work was financially supported by RNF, grant No. 23-26-00080. The authors express their deep gratitude to O.V. Khutorny for many years of assistance in collecting field data and to S.N. Goroshkevich for valuable critical comments in preparing the article for publication.*

## Authors' information

**Popov Aleksandr Vladimirovich** ✉ — Engineer of the 1st category Associate of the laboratory of dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems Siberian branch of the Russian Academy of Sciences, tomskceltic@gmail.com

**Velisevich Svetlana Nikolaevna** — Senior Research Associate of the laboratory of dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems Siberian branch of the Russian Academy of Sciences, s\_n\_velisevich@mail.ru

Received 15.05.2023.

Approved after review 08.06.2023.

Accepted for publication 18.07.2023.

---

Вклад авторов: все авторы в равной доле участвовали в написании статьи  
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов  
Authors' Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article  
The authors declare that there is no conflict of interest