

Леса России и хозяйство в них. 2024. № 4 (91). С. 106–119.

Forests of Russia and economy in them. 2024. № 4 (91). P. 106–119.

Научная статья

УДК 574.4 (470.57)+630*231

DOI: 10.51318/FRET.2024.91.4.011

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ И КАЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ШИШЕК И СЕМЯН ЕЛИ СИБИРСКОЙ В ВЫСОКОГОРЬЯХ ЮЖНОГО УРАЛА (НА ПРИМЕРЕ МАССИВА ИРЕМЕЛЬ)

Татьяна Сергеевна Воробьева¹, Зуфар Ягфарович Нагимов²,
Ирина Владимировна Шевелина³, Павел Александрович Моисеев⁴,
Дмитрий Сергеевич Балакин⁵, Александр Владимирович Суслов⁶

^{1–3, 5, 6} Уральский государственный лесотехнический университет, Екатеринбург, Россия

⁴ Институт растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ирина Владимировна Шевелина,
shevelinaiv@m.usfeu.ru

Аннотация. В статье представлены результаты оценки количественных и качественных показателей шишек и семян ели сибирской в экотоне верхней границы леса на примере горного массива Иремель (Южный Урал). Установлено, что в ельниках исследуемого экотона формируются некрупные шишки, заметно уступающие по длине, диаметру и весу шишкам из более благоприятных для роста древостоев равнинных условий. Из указанных параметров наибольшей изменчивостью характеризуется вес шишек, а наименьшей – их диаметр. Линейные размеры и вес шишек, содержание семян в шишках, средний вес 1000 семян и их всхожесть в пределах отдельных склонов закономерно уменьшаются с повышением высоты над уровнем моря. При прочих равных условиях эти показатели шишек и семян на юго-западном склоне выше, чем на северном. По посевным качествам большая часть семян относится к категории некондиционных. Низкая всхожесть семян ели на исследуемых объектах в основном обусловлена высокой долей пустых семян. В целом в экотоне верхней границы леса участки леса, различающиеся высотой над уровнем моря на 35–50 м и более, по условиям формирования шишек и семян принадлежат к качественно разнородным совокупностям. Между количеством семян, с одной стороны, и длиной, диаметром и весом шишек – с другой, наблюдаются достаточно устойчивые связи. Однако отдельные параметры шишек (длина, диаметр и вес) не могут в достаточной мере объяснить изменчивость количества семян в шишке. Полученные в результате исследования данные могут служить теоретической и экспериментальной базой для оценки семенной продуктивности и климатогенной динамики древостоев в высокогорьях Южного Урала.

Ключевые слова: ель сибирская, верхняя граница леса, параметры шишек, изменчивость параметров шишек, всхожесть семян

Финансирование: работа выполнена в рамках исполнения госбюджетной темы FEUG-2023-0002.

Для цитирования: Количественные и качественные показатели шишек и семян ели сибирской в высокогорьях Южного Урала (на примере массива Иремель) / Т. С. Воробьева, З. Я. Нагимов, И. В. Шевелина [и др.] // Леса России и хозяйство в них. 2024. № 4 (91). С. 106–119.

Original article

QUANTITATIVE AND QUALITATIVE INDICATORS OF SIBERIAN SPRUCE CONES AND SEEDS ON THE HIGH MOUNTAINS OF THE SOUTH URAL (BASED ON THE EXAMPLE OF THE IREMEL MASSIF)

Tatiana S. Vorobyeva¹, Zufar Ya. Nagimov², Irina V. Shevelina³, Pavel A. Moiseev⁴, Dmitry S. Balakin⁵, Aleksandr V. Suslov⁶

^{1-3, 5, 6} Ural State Forest Engineering University, Yekaterinburg, Russia

⁴ Institute of Plants and Animals, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

Corresponding author: Irina V. Shevelina, shevelinaiv@m.usfeu.ru

Abstract. The article presents the results of assessing the quantitative and qualitative parameters of cones and seeds of Siberian spruce in the ecotone of the upper forest boundary using the example of the Iremel mountain range (Southern Urals). It has been established that in the spruce forests of the ecotone under study, small cones are formed, which are noticeably inferior in length, diameter and weight to cones from lowland conditions that are more favorable for the growth of tree stands. Of the indicated parameters, the weight of the cones is characterized by the greatest variability, and their diameter by the smallest. The linear dimensions and weight of cones, the number of disease-free seeds in cones, the average weight of 1000 seeds and their germination within individual slopes naturally decrease with increasing altitude. All other things being equal, these parameters of cones and seeds on the southwestern slope are higher than on the northern slope. According to the sowing qualities, most of the seeds belong to the category of substandard. The low germination of spruce seeds in the studied areas is mainly due to the high proportion of empty seeds. In general, in the ecotone of the upper forest boundary, forest areas that differ in height above sea level by 35–50 m or more, according to the conditions for the formation of cones and seeds, belong to qualitatively heterogeneous communities. Quite stable relationships are observed between the number of seeds, on the one hand, and the length, diameter and weight of the cones, on the other. However, individual parameters of cones (length, diameter and weight) cannot sufficiently explain the variability in the number of seeds in a cone. The data obtained as a result of the study can serve as a theoretical and experimental basis for assessing seed productivity and climatogenic dynamics of forest stands in the highlands of the Southern Urals.

Keywords: Siberian spruce, forest upper bound, cone parameters, variability of cone parameters, seed germination

Financing: the work was carried out as part of the implementation of the state budget theme FEUG-2023-0002.

For citation: Quantitative and qualitative indicators of siberian spruce cones and seeds in the high mountains of the South Ural (based on the example of the Iremel massif) / T. S. Vorobyeva, Z. Ya. Nagimov, I. V. Shevelina [et al.] // Forests of Russia and economy in them. 2024. № 4 (91). P. 106–119.

Введение

Со второй половины XX в. существенно возрос интерес научной общественности к лесным экосистемам в высокогорных и высокоширотных районах планеты. Прежде всего это связано с реги-

ональными и глобальными изменениями климата. К изменениям климатической обстановки наиболее чувствительны лесные экосистемы в экстремальных условиях, поэтому они являются наиболее привлекательными объектами для оценки

последствий этих изменений. Многие исследователи отмечают повышение в высокогорьях высотного положения верхней границы леса (Шиятов, 1983; Динамика подгольцовых..., 2008; Григорьев и др., 2012; и др.). Состав и структура насаждений, формирующихся на ранее безлесных территориях горной тундры, тесно связаны с начальными этапами возобновления древесных пород. Успешность лесовозобновления во многом определяется семенной продуктивностью древостоев, которая зависит от многих факторов среды и таксационных показателей насаждений (Санников, 1976; Луганская, 2001; Гурский, 2007; Горяева, 2008; Григорьева, Моисеев, 2018; и др.).

Для оценки климатогенной динамики древесной растительности и моделирования процессов ее формирования и роста в высокогорьях необходимы целенаправленные исследования урожайности, количественных и качественных характеристик шишек и семян в произрастающих в этих условиях насаждениях. В настоящее время вопросы семеношения и семенной продуктивности древостоев на верхней границе леса слабо изучены. В то же время они представляют собой как научный, так и практический интерес.

Объект и методика исследований

Объектом исследований явились древостои ели сибирской, являющейся доминирующей породой в экотоне верхней границы древесной растительности на Южном Урале. Экотоном верхней границы древесной растительности считается переходный пояс древесной растительности в высокогорьях между верхней границей сомкнутых насаждений и верхней границей отдельных деревьев в горной тундре. Он с учетом сомкнутости крон деревьев делится на несколько подпоясов: отдельных деревьев, редин и редколесий (Горчаковский, Шиятов, 1985).

Наши исследования проводились на двух горных вершинах массива Иремель (Малый Иремель и Большой Иремель). На склонах этих гор с нашим участием ранее были заложены высотные профили в направлении от сомкнутых лесов к горной тундре. На Малом Иремеле (первый профиль) экспо-

зиция склона юго-западная, а на Большом Иремеле (второй профиль) – северная. В пределах профилей зафиксированы высотные уровни: первый – в рединах (на Малом Иремеле на высоте 1360 м над уровнем моря, на Большом – на высоте 1365 м); второй – у верхней границы редколесий (только на Малом Иремеле на высоте 1345 м), третий – у нижней границы редколесий (на высотах 1310 и 1330 м).

На каждом высотном уровне профилей на одинаковом расстоянии друг от друга заложены от 3 до 6 пересчетных площадок площадью 400 м² (20×20 м) каждая. На этих площадках производился индивидуальный учет деревьев (Бабенко и др., 2008).

Осенью урожайного 2023 г. нами на данных профилях проведен сбор шишек с учетных деревьев: на трех высотных уровнях первого профиля с 36 деревьев в количестве 1080 шт. и на двух высотных уровнях второго профиля с 24 деревьев в количестве 720 шт. (табл. 1).

Параметры шишек и семян устанавливались отдельно для каждого профиля, а в пределах профиля – для высотного уровня. В лабораторных условиях у всех собранных шишек (на высотных уровнях профилей) штангенциркулем были измерены длина и диаметр с точностью 0,1 мм. Шишки высушивались и после их полного раскрытия из них извлекались семена. Затем семена обескряливались, определялись их общее количество и масса в шишке.

Оценка качества семян, процент всхожести и интенсивность прорастания их определялись путем проращивания на столе Якобсена (ГОСТ 13056.6–97). С этой целью по каждому высотному уровню исследуемых профилей отбирались четыре образца по сто семян. Образцы семян помещались на смоченную фильтр-бумагу для проращивания. Количество проросших семян подсчитывалось через определенное количество дней (на 7-й, 10-й, 15-й и 20-й день). Началом проращивания считался день, следующий за днем выкладки. Всхожесть семян в процентах определялась как средний результат по четырем образцам на 20-й день, а энергия прорастания – на 10-й день. После 20-го дня исследований выявлялись причины непрорастания семян.

Таблица 1
Table 1

Характеристика высотных уровней и объем выполненных работ
Characteristic of altitude levels and volume of work performed

Горные вершины Mountain peaks		Малый Иремель Maly Iremel	Большой Иремель Bolshoy Iremel
Экспозиция склона Direction of slope		Юго-западная Southwest	Северная North
Высота над уровнем моря высотных уровней, м Altitude levels, m	1	1360	1365
	2	1345	–
	3	1310	1330
Количество пробных площадок, шт. Number of test plots, pcs.		9	6
Количество учетных деревьев, шт. Number of sample trees, pcs.		36	24
Количество собранных шишек, шт. The number of cones collected, pcs.		1080	720
Количество проб семян, шт. Number of seed samples, pcs.		36	24

Результаты исследования и их обсуждение

Семенная продуктивность хвойных древостоев зависит от таксационных показателей и условий среды, определяющих количественные и качественные показатели шишек и семян. Известно, что в районе исследований периодичность интенсивного плодоношения у деревьев ели сибирской составляет 3–6 лет. По данным лесных организаций, предшествующими урожайными годами на Южном Урале являлись 2017, 2011, 2007 и 2003 гг. Даже в урожайные годы количество шишек у отдельно взятых деревьев и древостоев может резко различаться (Мамаев, Попов, 1989). Эти различия в том числе связаны с размерами деревьев, их возрастом, густотой и сомкнутостью насаждений.

В наших предыдущих работах было показано, что на исследуемых высотных профилях по мере продвижения в гору размерные показатели деревьев и их возраст, густота и сомкнутость полога древостоев существенно (в 2 и более раза) уменьшаются (Бабенко и др., 2008). Поэтому возникает необходимость исследования количественных и качественных показателей шишек и семян, а также семенной продуктивности древостоев отдельно по высотным уровням профилей.

В табл. 2 приведены основные результаты статистической обработки экспериментальных материалов.

Анализируя их, можно отметить следующее. Рассчитанные средние величины всех представленных в табл. 2 параметров достоверны на 5 %-ном уровне значимости ($t_{\text{факт}} > t_{0,05}$) и соответствуют характеризующим ими выборкам. В исследуемых ельниках формируются некрупные по длине и диаметру шишки. Средняя длина шишек на исследуемых объектах (высотных уровнях заложенных профилей) колеблется от 44,4 до 52,2 мм, а их средний диаметр – от 24,3 до 29,1 мм. По данным С. А. Мамаева (1973), длина шишки ели сибирской в среднем достигает 5–6 см, а по данным П. Л. Богданова (1974), – 6–7 см. Небольшие линейные параметры обуславливают и сравнительно малый вес шишек. Средние значения этого показателя колеблются от 2,52 до 3,59 г. Результаты исследований С. А. Мамаева свидетельствуют, что в равнинных лесах Зауралья средний вес семян достигает 5 г.

Линейные размеры и вес шишек закономерно уменьшаются с увеличением высоты над уровнем моря. Особенно это проявляется на Большом Иремеле. Однако и на Малом Иремеле различия по диаметру, длине и весу шишек между деревьями ели

первого и третьего высотных уровней доказываются статистически ($t_{\text{факт}} > t_{0,05}$). Следует отметить, что на этом профиле различия по указанным параметрам шишек между первым и вторым уровнями значительно выше, чем между вторым и третьем. По длине и количеству семян шишки, собранные на

втором уровне, даже превосходят шишки с третьего уровня. Видимо, это обусловлено более благоприятными для развития шишек локальными условиями на втором уровне. В частности, это может быть связано с сомкнутостью крон, которая на втором высотном уровне значительно ниже, чем на третьем.

Таблица 2
Table 2

Основные статистические показатели распределения шишек по размерам и массе
Basic statistical parameters of distribution the cones by size and weight

Статистики Statistics	Малый Иремель Maly Iremel			Большой Иремель Bolshoy Iremel	
	Высотные уровни Altitude levels				
	1	2	3	1	3
Длина шишки, мм Length of cone, mm					
Среднее значение Average value	48,10	52,20	51,40	44,40	51,40
Ошибка среднего Error of the average	0,04	0,04	0,05	0,04	0,04
Минимальное Minimum	30,00	35,00	28,00	20,00	31,00
Максимальное Maximum	71,00	77,00	78,00	65,00	69,00
Коэффициент вариации Coefficient of variation	16,29	16,29	20,35	16,79	14,03
Ширина шишки, мм Width of cone, mm					
Среднее значение Average value	27,20	28,70	29,10	24,30	29,10
Ошибка среднего Error of the average	0,02	0,02	0,03	0,02	0,02
Минимальное Minimum	16,00	19,00	16,00	10,00	19,00
Максимальное Maximum	38,00	38,00	42,00	33,00	40,00
Коэффициент вариации Coefficient of variation	16,49	12,01	17,20	19,23	11,56
Вес шишки, г Weight of cone, g					
Среднее значение Average value	3,13	3,52	3,73	2,52	3,69
Ошибка среднего Error of the average	0,07	0,07	0,08	0,05	0,05
Минимальное Minimum	1,00	1,10	1,00	0,50	1,40
Максимальное Maximum	7,80	8,10	9,90	5,70	7,70
Коэффициент вариации Coefficient of variation	41,35	38,59	43,52	39,93	29,24

Окончание табл. 2
The end of table 2

Статистики Statistics	Малый Иремель Maly Iremel			Большой Иремель Bolshoy Iremel	
	Высотные уровни Altitude levels				
	1	2	3	1	3
Семян в шишке, шт. The number of seeds in a cone, pcs					
Среднее значение Average value	86	128	97	74	126
Ошибка среднего Error of the average	1,88	2,16	2,43	1,99	1,67
Минимальное Minimum	80	0	16	0	42
Максимальное Maximum	215	253	623	201	209
Коэффициент вариации Coefficient of variation	41,9	32,58	47,73	49,71	25,68

Значения коэффициента вариации диаметра шишек по исследуемым объектам варьируют в пределах от 11,6 до 19,2 %. По шкале С. А. Мамаева (1973) на втором высотном уровне первого профиля и на третьем уровне второго профиля изменчивость данного показателя оценивается как низкая, а на остальных объектах – как средняя. Уровень изменчивости длины шишек на всех исследуемых объектах (коэффициент вариации изменяется от 14,0 до 20,4 %) по указанной шкале средний. В целом варьирование длины шишек несколько выше, чем диаметра. К таким же выводам приходили и другие исследователи (Луганская, 2001; Нагимов и др., 2008). Изменчивость веса шишек значительно выше, чем их линейных размеров. Коэффициент вариации данного показателя на исследуемых объектах изменяется от 29,2 до 43,5 %. Уровень варьирования веса шишек по шкале С. А. Мамаева изменяется от повышенной (на третьем высотном уровне второго профиля) до очень высокой (на первом и третьем уровнях первого профиля). Факт большей изменчивости веса шишек по сравнению с их линейными размерами отмечается и другими исследователями (Мамаев, 1973). Четкой зависимости характера варьирования линейных размеров и веса шишек от высоты произрастания древостоев относительно уровня моря нет.

При сравнении параметров шишек, собранных на разных высотных профилях, обнаруживается, что они более значительны на Малом Иремеле (на юго-западном склоне). Особенно существенны различия между профилями при сопоставлении соответствующих данных, полученных на первом высотном уровне. Так, на первом высотном уровне Малого Иремеля по сравнению с аналогичным уровнем Большого Иремеля длина шишек больше на 3,7 мм (на 8,3 %), диаметр – на 2,9 мм (11,9 %) и вес – на 0,61 г (24,2 %). Таким образом, можно констатировать, что на юго-западном склоне (Малый Иремель) складываются более благоприятные условия для развития шишек и семеношения, чем на северном (Большой Иремель).

По соотношению длины l и диаметра d шишек определяется их форма. Различают круглую ($l:d=1,0\dots1,5$), яйцевидную ($l:d=1,5\dots2,0$), широкую ($l:d=2,0\dots2,5$) и продолговатую ($l:d=2,5\dots3,0$) формы шишек. В специальной литературе отмечается, что шишки ели сибирской яйцевидно-цилиндрические, чешуи широкие, закругленные, цельнокрайние (Богданов, 1974). В то же время длина и диаметр шишек в разные годы могут значительно изменяться, обуславливая непостоянство их формы (Луганская, 2001). Распределение шишек по форме на исследуемых объектах представлено в табл. 3.

Данные табл. 3 свидетельствуют, что на высотных уровнях обоих профилей в основном формируются шишки яйцевидной формы. Их доля по высотным уровням колеблется от 70,2 до 89,2 %. Продолговатая форма шишек встречается крайне редко (до 2,2 %). Шишки круглой и широкой формы по распространению занимают промежу-

точное положение. Четкой зависимости встречаемости шишек той или иной формы от высоты произрастания древостоев относительно уровня моря нет.

Количественные и качественные показатели семян ели сибирской на исследуемых объектах представлены в табл. 4.

Таблица 3

Table 3

Распределение шишек ели сибирской по форме на разных высотных уровнях исследуемых профилей
Distribution of Siberian spruce cones by form at different altitude levels of the studied profiles

Высота над уровнем моря, м Altitude level, m	Размер выборки, шт. Sample volume, pcs.	Форма шишки Form of cone							
		круглая round		яйцевидная ovoid		широкая wide		продолговатая oblong	
		шт. pcs.	%	шт. pcs.	%	шт. pcs.	%	шт. pcs.	%
Малый Иремель Maly Iremel									
1360	372	50	13,4	295	79,3	26	7,0	1	0,3
1345	371	15	4,0	326	87,9	30	8,1	0	0
1310	365	46	12,6	291	79,7	27	7,4	1	0,3
Большой Иремель Bolshoy Iremel									
1365	366	36	9,8	257	70,2	65	17,8	8	2,2
1330	378	30	7,9	337	89,2	11	2,9	0	0

Таблица 4

Table 4

Количественные и качественные показатели семян ели сибирской на разных высотных уровнях исследуемых профилей
Quantitative and qualitative parameters of Siberian spruce seeds at different altitude levels of the studied profiles

Показатели Parameters	Малый Иремель Maly Iremel			Большой Иремель Bolshoy Iremel	
	Высотный уровень Altitude level				
	1	2	3	1	3
Количество семян в шишке, шт. The number of seeds in a cone, pcs.	86±1,88	128±2,16	97±2,43	74±1,99	126±1,67
Вес 1000 семян, г Weight of 1000 seeds, g	2,1	3,1	3,7	1,5	3,5
Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	15	23	21	3	39
Энергия прорастания, % Germination energy, %	10	11	9	1	24

Как видно из данных табл. 4, на исследуемых объектах в шишках ели сибирской в среднем содержится достаточное количество семян: от 74 на первом уровне Большого Иремеля до 128 на втором уровне Малого Иремеля. Эти цифры сопоставимы с цифрами, имеющимися в литературе. Данный показатель заметно уменьшается с повышением высоты над уровнем моря. Количество семян в шишке на первом высотном уровне относительно этого показателя на третьем составляет на Малом Иремеле 88,7 %, а на Большом – всего 58,7 %. Известно, что содержание семян в шишке зависит от множества факторов, из которых наиболее существенными являются климатические. Они оказывают решающее влияние на все процессы, связанные с формированием семян. Большое значение имеет погода периодов опыления и оплодотворения.

Важным показателем семян является их абсолютная масса, определяемая у 1000 шт. Существенное влияние на этот показатель оказывают климатические и почвенные условия. Большинство исследователей считают закономерным снижение массы семян с ухудшением лесорастительных условий (Правдин, 1964; Молчанов, 1967; Луганская, 2001; и др.). В специальной литературе отмечается, что размеры и масса семян зависят от погодных условий в период закладки генеративных почек, совокупности метеорологических факторов в период роста и развития озими и условий питания и развития в наиболее ответственный третий год формирования урожая. По данным С.А. Мамаева (1973), средний вес 1000 семян ели сибирской в условиях Зауралья составляет 2,5–6,6 г. В исследуемом экотоне верхней границы леса данный показатель характеризуется существенно меньшими значениями (от 1,5 до 3,7 г). В пределах высотных профилей он закономерно повышается с уменьшением высоты над уровнем моря: на Малом Иремеле – от 2,1 до 3,7 г, а на Большом Иремеле – от 1,5 до 3,5 г. При прочих равных условиях вес 1000 семян на профиле Малого Иремеля выше, чем на профиле Большого Иремеля. Как отмечалось выше, это связано с более благоприятными условиями для формирования шишек и семян на юго-западном склоне (Малый Иремель), чем на северном (Большой Иремель).

Основными показателями посевных качеств семян являются их всхожесть и энергия прорастания. Эти показатели определяются по доле проросших семян в анализируемой выборке. Всхожесть семян определялась за 20 дней проращивания, а энергия их прорастания – за 10 дней. По полученным значениям этих показателей устанавливается класс качества семян, условия и сроки их хранения (ГОСТ 14161–86).

По приведенным в табл. 4 данным можно отметить, что всхожесть семян ели сибирской в экотоне верхней границы леса существенно возрастает со снижением высоты над уровнем моря: на Малом Иремеле – от 15 до 21 %, а на Большом Иремеле – от 3 до 39 %. На Малом Иремеле (юго-западном склоне) зависимость энергии прорастания семян от высоты произрастания древостоев нами не обнаружена. Здесь этот показатель колеблется от 9 до 11 %. На Большом Иремеле (северном склоне) энергия прорастания семян при переходе от первого высотного уровня к третьему резко возрастает (от 1 до 24 %). Такое варьирование качества семян на исследуемых объектах, на наш взгляд, связано с особенностями почвенно-грунтовых условий, поступления тепла и осадков, температурных колебаний на склонах разных экспозиций, а в пределах их – на разных высотных отметках. Наихудшие условия для формирования шишек и семян складываются на верхнем уровне склона северной экспозиции.

Сравнение полученных нами материалов с требованиями ГОСТ 14161–86 к посевным качествам семян хвойных пород свидетельствует о невысоких показателях всхожести семян ели сибирской на исследуемых объектах. По посевным качествам семена не могут быть отнесены даже к самому низкому третьему классу со всхожестью не менее 50 %. Большая часть семян относится к категории некондиционных. О низкой всхожести семян ели в высокогорьях ранее отмечалось А.В. Горяевой (2008).

Для выявления причин низкой всхожести семян производилось специальное исследование. Известно, что у ели сибирской в шишках образуются одновременно полнозернистые и пустые (без эндосперма и зародыша) семена (Мамаев,

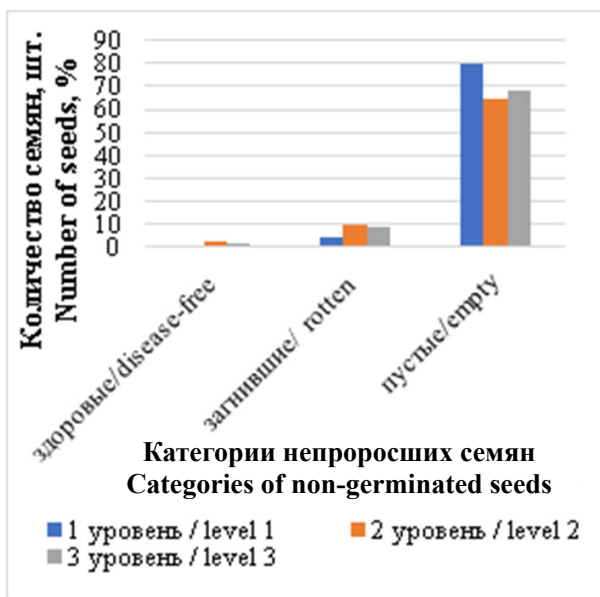
1973). В анализируемых выборках семян определялась доля пустых, загнивших и непроросших полнозернистых методом взрезывания. Непроросшие полнозернистые семена имели зародыш, но не успели сформировать корешок длиной более половины длины семечки в течение 20-дневного периода проращивания. Результаты данных исследований представлены на рисунке.

При анализе полученных данных выявляется, что наибольшее количество непроросших семян являются пустыми. Их доля в общей выборке семян на первом высотном уровне исследуемых профилей достигает 80–90 %. Удельный вес загнивших семян по исследуемым объектам колеблется от 3 до 10 %. Доля непроросших полнозернистых семян ничтожно мала (до 3 %). Таким образом, низкая всхожесть семян ели на исследуемых объектах в основном обусловлена высокой долей пустых семян. Известно, что большое количество пустых семян формируется при неблагоприятных погодных условиях в периоды опыления и оплодотворения (Романовский, 1997). На верхней границе леса это вполне возможная причина.

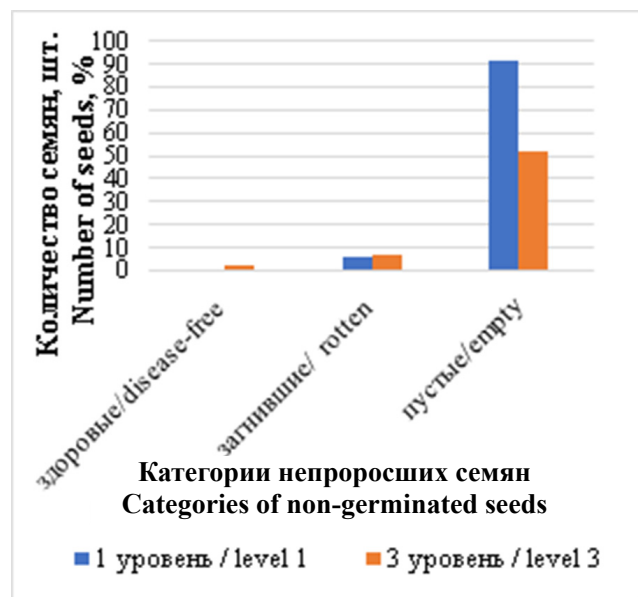
Определение количества семян в шишке, в частности при оценке семенной продуктивности

древесных растений, очень трудоемкий процесс. В этой связи актуальной задачей является составление простых в применении и в то же время корректных и адекватных оценочных нормативов для этой цели. Многие исследователи отмечают, что количество и вес семян в значительной степени зависят от размеров шишки (Луганская, 2001; Горяева, 2008; и др.). Однако С. А. Мамаев (1973) считает, что тесные связи между показателями семян и шишек наблюдаются только в пределах кроны деревьев. В пределах популяции они характеризуются меньшей теснотой. Тем не менее данный вопрос требует детального изучения, так как при наличии устойчивых связей открывается возможность оценки показателей семян по легко устанавливаемым параметрам шишек. В этой связи нами исследованы зависимости количества семян в шишке от ее длины, диаметра и веса.

На начальном этапе исследований нами на нашем экспериментальном материале произведена оценка корректности и адекватности различных функций для описания изучаемых зависимостей с целью подбора лучшей из них. Для этой цели по каждому уравнению рассчитывался коэффициент детерминации R^2 .



М. Ирмель
M. Iremel



Б. Ирмель
B. Iremel

Распределение непроросших семян по категориям
Distribution of non-germinated seeds by category

Наилучшее соответствие фактическим данным и характеру зависимости количества семян от длины, диаметра и веса шишек показало полиномиальное уравнение второго порядка. Статистические показатели уравнений по всем исследованным зависимостям представлены в табл. 5.

Представленные в табл. 5 данные позволяют отметить наличие достаточно устойчивых свя-

зей между количеством семян, с одной стороны, и длиной, диаметром и весом шишек – с другой. Наиболее тесные зависимости наблюдаются на втором высотном уровне Малого Иремеля ($R^2 = 0,591...0,652$) и третьем уровне Большого Иремеля ($R^2 = 0,520...0,637$). Как отмечалось выше, на этих объектах шишки ели характеризуются наибольшим содержанием семян (в среднем

Таблица 5
Table 5

Зависимость количества семян в шишке от ее линейных размеров и веса на разных высотных уровнях исследуемых профилей
Dependence of the number of seeds in a cone on its linear dimensions and weight at different altitude levels of the studied profiles

Высотный уровень Altitude level	Показатель Parameter	Уравнение зависимости The equation of dependence	R^2
Малый Иремель Maly Iremel			
1	Ширина шишки Width of cone	$y = -0,000005x^2 + 0,0129x + 1,8998$	0,331
	Длина шишки Length of cone	$y = -0,000005x^2 + 0,0041x + 4,0892$	0,303
	Вес шишки Weight of cone	$y = 0,0001x^2 + 0,0012x + 2,0373$	0,373
2	Ширина шишки Width of cones	$y = 0,0000002x^2 + 0,0073x + 1,9773$	0,642
	Длина шишки Length of cones	$y = 0,000005x^2 + 0,0003x + 4,022$	0,652
	Вес шишки Weight of cone	$y = 0,0001x^2 - 0,004x + 1,936$	0,591
3	Ширина шишки Width of cones	$y = 0,000005x^2 + 0,0211x + 1,5283$	0,543
	Длина шишки Length of cones	$y = 0,0000006x^2 + 0,0197x + 3,3702$	0,428
	Вес шишки Weight of cone	$y = 0,0001x^2 - 0,0019x + 2,4113$	0,445
Большой Иремель Bolshoy Iremel			
1	Ширина шишки Width of cones	$y = -0,00004x^2 + 0,0126x + 1,8613$	0,459
	Длина шишки Length of cones	$y = -0,00002x^2 + 0,0072x + 3,8822$	0,317
	Вес шишки Weight of cone	$y = 0,00008x^2 + 0,0007x + 2,016$	0,362
3	Ширина шишки Width of cones	$y = -0,00005x^2 + 0,0185x + 1,3321$	0,520
	Длина шишки Length of cones	$y = 0,00001x^2 + 0,0209x + 2,7144$	0,637
	Вес шишки Weight of cone	$y = 0,00001x^2 + 0,0206x + 0,7871$	0,532

128 и 126 шт.). Видимо, большое количество семян и обуславливает большую устойчивость исследуемых связей на данных высотных уровнях.

Из трех параметров шишек, использованных в уравнениях в качестве независимых переменных, выбрать наиболее информативный в объяснении варьирования количества семян не представляется возможным. На разных высотных уровнях более информативными являются разные параметры шишек.

В целом значения коэффициента детерминации (изменяющиеся по высотным уровням в диапазоне от 0,303 до 0,652) свидетельствуют, что отдельные параметры шишек (длина, диаметр и вес) не объясняют в достаточной мере изменчивость количества семян в шишке. Кроме размеров шишек, имеются другие факторы, влияющие на этот показатель. Нормативы по оценке количества семян, помимо параметров шишек, должны содержать другие определяющие факторы. Выявление этих факторов и оценка их вклада в варьирование количества семян в шишке требуют специальных исследований с применением методов многомерного анализа.

Выводы

По результатам проведенных исследований можно сделать следующие выводы и обобщения. В ельниках исследуемого экотона верхней границы леса формируются некрупные по длине (средняя длина колеблется от 44,4 до 52,2 см), диаметру (от 24,3 до 29,1 мм) и весу (от 2,52 до 3,59 г) шишки. Линейные размеры и вес шишек закономерно уменьшаются с увеличением высоты над уровнем моря. Уровень изменчивости диаметра шишек изменяется от низкой до средней, веса шишек – от повышенной до очень высокой, а длины шишек – на всех объектах средний. Четкой зависимости характера варьирования линейных размеров и веса шишек от высоты над уровнем моря нет. На юго-западном склоне экотона складываются более благоприятные условия для развития шишек и семеношения, чем на северном: исследованные параметры шишек на первом склоне существенно выше, чем на втором.

Содержание семян в шишках заметно уменьшается с повышением высоты над уровнем моря.

Количество семян в шишке на первом высотном уровне относительно этого показателя на третьем составляет на юго-западном склоне 88,7 %, а на северном – всего 58,7 %. Средний вес 1000 семян ели сибирской в исследуемом экотоне (от 1,5 до 3,5 г) заметно меньше, чем в ельниках, произрастающих в равнинных условиях бореальной зоны. При прочих равных условиях этот показатель на юго-западном склоне выше, чем на северном, а в пределах склонов он закономерно увеличивается с уменьшением высоты над уровнем моря.

Всхожесть семян ели сибирской в экотоне верхней границы леса существенно возрастает со снижением высоты над уровнем моря: на юго-западном склоне Иремеля – от 15 до 21 %, а на северном – от 3 до 39 %. По посевным качествам большая часть семян относится к категории некондиционных. Низкая всхожесть семян ели на исследуемых объектах в основном обусловлена высокой долей пустых семян.

Между количеством семян, с одной стороны, и длиной, диаметром и весом шишек – с другой, наблюдаются достаточно устойчивые связи, корректно описываемые полиномиальным уравнением. Однако значения коэффициента детерминации уравнений (изменяющиеся по высотным уровням в диапазоне от 0,303 до 0,652) свидетельствуют, что отдельные параметры шишек (длина, диаметр и вес) не могут в достаточной мере объяснить изменчивость количества семян в шишке.

Варьирование количественных и качественных показателей шишек и семян на исследуемых объектах связано с особенностями почвенно-грунтовых условий, поступления тепла и осадков, температурных колебаний на склонах разных экспозиций, а пределах их – на разных высотных отметках. Наихудшие условия для формирования шишек и семян складываются на верхнем уровне склона северной экспозиции.

В целом на основе приведенных исследований можно сделать заключение, что в экотоне верхней границы леса участки леса, различающиеся высотой над уровнем моря на 35–50 м и более, по условиям формирования шишек и семян принадлежат к качественно разнородным совокупностям.

Список источников

- Бабенко Т. С., Нагимов З. Я., Моисеев П. А.* Закономерности роста деревьев и древостоев ели сибирской в высокогорьях Южного Урала (на примере г. Малый Ирмель). Екатеринбург : Урал. лесотехн. ун-т, 2008. 126 с.
- Богданов П. Л.* Дендрология. М. : Лесн. пром-сть, 1974. 240 с.
- Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г.* Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М. : Наука, 1985. 208 с.
- Горяева А. В.* Оценка естественного возобновления ели сибирской и лиственницы сибирской на верхнем пределе их произрастания в высокогорьях Урала : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / *Горяева А. В.* Екатеринбург, 2008. 24 с.
- ГОСТ 13056.6–97. Семена древесных и кустарниковых пород. Методы определения всхожести. М. : Изд-во стандартов, 1998. С. 87–124.
- ГОСТ 14161–86. Семена хвойных древесных пород. Посевные качества. Технические условия. М. : Изд-во стандартов, 1986. 11 с.
- Григорьев А. А., Моисеев П. А., Нагимов З. Я.* Формирование древостоев в высокогорьях Приполярного Урала в условиях современного изменения климата. Екатеринбург : Урал. лесотехн. ун-т, 2012. 170 с.
- Григорьева А. В., Моисеев П. А.* Особенности возобновления лиственницы сибирской на верхнем пределе ее произрастания на Урале и факторы, его определяющие // *Сибирский экологический журнал.* 2018. № 1. С. 17–31.
- Гурский А. А.* Совершенствование методов оценки насаждений и ведения хозяйства в лесах Оренбуржья : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / *Гурский А. А.* Оренбург, 2007. 24 с.
- Динамика подгольцовых древостоев на склонах Серебрянского камня (Северный Урал) в последние столетия / *П. А. Моисеев, А. А. Бартыш, А. В. Горяева* [и др.] // *Хвойные бореальной зоны.* 2008. XXV. № 1–2. С. 21–27.
- Луганская С. Н.* Изменчивость семян сосны обыкновенной в зависимости от географического положения, погодных условий и подпочвы на Среднем Урале : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Екатеринбург, 2001. 24 с.
- Мамаев С. А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М. : Наука, 1973. 283 с.
- Мамаев С. А., Попов П. П.* Ель сибирская на Урале. М. : Наука, 1989. 104 с.
- Молчанов А. А.* География плодоношения главнейших древесных пород в СССР. М. : Наука, 1967. 103 с.
- Нагимов З. Я., Артемьева И. Н., Нагимов В. З.* Масса и размеры шишек сосны в лишайниковом типе леса Ханты-Мансийского автономного округа // *Лесной вестник.* 2008. № 3. С. 58–61.
- Правдин Л. Ф.* Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М. : Наука, 1964. 192 с.
- Романовский М. Г.* Формирование урожая семян сосны обыкновенной в норме и при мутагенном загрязнении. М. : Наука, 1997. 112 с.
- Санников С. Н.* Возрастная биология сосны обыкновенной в Зауралье // *Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье.* Свердловск, 1976. С. 124–165.
- Шиятов С. Г.* Опыт использования старых фотоснимков для изучения смен лесной растительности на верхнем пределе ее произрастания // *Флористические и геоботанические исследования на Урале.* Свердловск, 1983. С. 76–109.

References

- Babenko T. S., Nagimov Z. Ya., Moiseev P. A.* Patterns of growth of trees and stands of Siberian spruce in the highlands of the Southern Urals (using the example of the city of Maly Iremel). Yekaterinburg : Ural forest engineering univ., 2008. 126 p.
- Bogdanov P. L.* Dendrology. Moscow : Lesn. prom., 1974. 240 p.
- Dynamics of subgoltsy forest stands on the slopes of Serebryansky Stone (Northern Urals) in recent centuries / *P. A. Moiseev, A. A. Barysh, A.V. Goryaeva* [et al.] // *Conifers of the boreal zone*. 2008. XXV. № 1–2. P. 21–27 p. (In Russ.)
- Gorchakovskiy P. L., Shiyatov S. G.* Phytoindication of environmental conditions and natural processes in the highlands. Moscow : Science, 1985. 208 p.
- Goryaeva A. V.* Assessment of the natural regeneration of Siberian spruce and Siberian larch at the upper limit of their growth in the high mountains of the Urals : Author's abstract. dis. ... candidate of agricultural sciences Sci. Yekaterinburg, 2008. 24 p.
- GOST 13056.6–97. Seeds of tree and shrub species. Methods for determining germination. Moscow : Standards Publishing House, 1998. P. 87–124. (In Russ.)
- GOST 14161–86. Seeds of coniferous trees. Sowing qualities. Technical conditions. Moscow : Standard Publishing House, 1998. 11 p. (In Russ.)
- Grigoriev A. A., Moiseev P. A., Nagimov Z. Ya.* Formation of tree stands in the highlands of the Subpolar Urals under conditions of modern climate change. Yekaterinburg : Ural forest engineering univ., 2012. 170 p.
- Grigorieva A. V., Moiseev P. A.* Features of the regeneration of Siberian larch at the upper limit of its growth in the Urals and the factors that determine it // *Siberian Ecological Journal*. 2018. № 1. P. 17–31. (In Russ.)
- Gursky A. A.* Improving methods for assessing plantings and managing forests in the Orenburg region : abstract of thesis. dis. ... cand. agricultural Sci. Orenburg, 2007. 24 p.
- Luganskaya S. N.* Variability of Scots pine seeds depending on geographical location, weather conditions and tapping in the Middle Urals : Author's abstract. dis. ... cand. agricultural Sci. Yekaterinburg, 2001. 24 p.
- Mamaev S. A.* Forms of intraspecific variability of woody plants. Moscow : Nauka, 1973. 283 p.
- Mamaev S. A., Popov P. P.* Siberian spruce in the Urals. Moscow : Science, 1989. 104 p.
- Molchanov A. A.* Geography of fruiting of the main tree species in the USSR. Moscow : Science, 1967. 103 p.
- Nagimov Z. Ya., Artemyeva I. N., Nagimov V. Z.* Weight and size of pine cones in the lichen type of forest of the Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug // *Forest Herald*. 2008. № 3. P. 58–61. (In Russ.)
- Pravdin L. F.* Scots pine. Variation, intraspecific systematics and selection. Moscow : Science, 1964. 192 p.
- Romanovskiy M. G.* Formation of the seed yield of Scots pine under normal conditions and with mutagenic contamination. Moscow : Science, 1997. 112 p.
- Sannikov S. N.* Age biology of Scots pine in the Trans-Ural region // *Regeneration and age dynamics of forests in the Urals and Trans-Ural region*. Sverdlovsk, 1976. P. 124–165. (In Russ.)
- Shiyatov S. G.* Experience of using old photographs to study changes in forest vegetation at the upper limit of its growth // *Floristic and geobotanical studies in the Urals*. Sverdlovsk, 1983. P. 76–109. (In Russ.)

Информация об авторах

Т. С. Воробьева – доцент, кандидат сельскохозяйственных наук,
vorobyevats@m.usfeu.ru, <http://orcid.org/0000-0002-9776-9689>

З. Я. Нагимов – профессор, доктор сельскохозяйственных наук,
nagimovzy@m.usfeu.ru, <http://orcid.org/0000-0002-6853-2375>

И. В. Шевелина – доцент, кандидат сельскохозяйственных наук,
shevelinaiv@m.usfeu.ru, <http://orcid.org/0000-0001-8352-558X>

П. А. Моисеев – доктор биологических наук, заведующий лабораторией,
moiseev@ipae.uran.ru, <http://orcid.org/0000-0003-4808-295X>

Д. С. Балакин – аспирант,
dmitrijbalakin047@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-7339-1266>

А. В. Суслов – доцент, кандидат сельскохозяйственных наук,
suslovav@m.usfeu.ru, <http://orcid.org/0000-0003-2640-7274>

Information about the authors

T. S. Vorobyeva – Associate professor, Candidate of Agricultural Sciences,
vorobyevats@m.usfeu.ru, <http://orcid.org/0000-0002-9776-9689>

Z. Ya. Nagimov – Professor, Doctor of Agricultural Sciences,
nagimovzy@m.usfeu.ru, <http://orcid.org/0000-0002-6853-2375>

I. V. Shevelina – Associate professor, Candidate of Agricultural Sciences,
shevelinaiv@m.usfeu.ru, <http://orcid.org/0000-0001-8352-558X>

P. A. Moiseev – Doctor of Biological Sciences, head of laboratory,
moiseev@ipae.uran.ru, <http://orcid.org/0000-0003-4808-295X>

D. S. Balakin – graduate student,
dmitrijbalakin047@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-7339-1266>

A. V. Suslov – Associate professor, Candidate of Agricultural Sciences,
suslovav@m.usfeu.ru, <http://orcid.org/0000-0003-2640-7274>

Статья поступила в редакцию 21.09.2024; принята к публикации 21.10.2024.

The article was submitted 21.09.2024; accepted for publication 21.10.2024.
