

Научная статья

УДК 630.231(23):582.475+630.181.522

DOI: 10.37482/0536-1036-2023-6-44-56

Географические особенности возобновления *Pinus sibirica* Du Tour

Н.В. Танцырев¹✉, канд. биол. наук, науч. сотр.; ResearcherID: [AAW-6195-2021](https://orcid.org/0000-0003-1904-4751),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1904-4751>

С.Н. Санников¹, д-р биол. наук, проф.; ResearcherID: [M-8327-2018](https://orcid.org/0000-0003-1904-4751)

В.А. Усольцев^{1,2}, д-р с.-х. наук, проф.; ResearcherID: [M-8253-2018](https://orcid.org/0000-0003-1904-4751),

ORCID: [https://orcid.org/0000-0003-4587-8952](https://orcid.org/0000-0003-1904-4751)

¹Ботанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, д. 202 а, г. Екатеринбург, Россия, 620144; 89502076608@mail.ru✉, Usoltsev50@mail.ru

²Уральский государственный лесотехнический университет, ул. Сибирский тракт, д. 37, г. Екатеринбург, Россия, 620100; Usoltsev50@mail.ru

Поступила в редакцию 06.08.21 / Одобрена после рецензирования 13.11.21 / Принята к печати 19.11.21

Аннотация. Одной из главных проблем лесной экологии является анализ закономерностей динамики численности природных ценопопуляций древесных растений на этапе их возобновления, влияющем на последующую структуру и развитие биогеоценоза. Процесс возобновления определяется как динамикой семеношения, так и особенностями распространения семян лесообразующих древесных видов. Возобновление пятихвойных сосен подсекции *Cembrae* с бескрылыми семенами обусловлено тесными трофическими связями с птицами рода *Nucifraga* sp., которые, создавая почвенные кормовые запасы, разносят семена. Цель исследования – выявление географических особенностей связи между семеношением и возобновлением сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) при посредничестве участия тонкоклювой кедровки (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* Brehm C.L.). Исследование выполнено в 3 географических регионах произрастания кедровых лесов: в лесах Алданского нагорья в Южной Якутии (59°40′ с. ш. 125°24′ в. д.), Северного Урала в районе горного массива Денежкин Камень (60°25′ с. ш. 59°32′ в. д.) и горного хребта Хамар-Дабан в Юго-Восточном Прибайкалье (51°32′ с. ш. 103°32′ в. д.). Показано, что каждый регион ареала произрастания *P. sibirica* отличается динамикой и семеношения, и возобновления. Установлено, что в лесах Алданского нагорья обилие всходов *P. sibirica* положительно связано ($R^2 = 0,46$) с урожаем шишек прошлого года. Количество всходов на Денежкином Камне и Хамар-Дабане отрицательно связано с урожаем прошлого года, но положительно ($R^2 = 0,48-0,49$) – с урожаем позапрошлого года. Мы считаем, что всходы в любом случае появляются из семян урожая прошлого года, а видимая связь с урожаем позапрошлого года обусловлена деятельностью кедровки. В результате проведенных стационарных исследований на Северном Урале выявлена постоянная тесная ($R^2 = 0,81$) положительная связь количества всходов *P. sibirica* с численностью кедровки в период запасаения и разноса семян в августе–сентябре предыдущего года. Сделано предположение, что характер динамики урожая семян в регионе влияет на изменение численности кедровки в период заготовки ею семян, которая, в свою очередь, определяет обилие всходов *P. sibirica* следующего года. Это обуславливает выявленные различия в динамике возобновления *P. sibirica* и ее зависимости от урожаев шишек в рассматриваемых регионах.

© Танцырев Н.В., Санников С.Н., Усольцев В.А., 2023

Статья опубликована в открытом доступе и распространяется на условиях лицензии CC BY 4.0

Ключевые слова: сосна кедровая сибирская, кедровка, численность кедровки, консортивная связь, орнитохория, семеношение, естественное возобновление сосны кедровой сибирской, всходы, запас семян, разнос семян, трофическая связь, кормовые запасы

Благодарности: Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН «Ботанический сад УрО РАН», № госрегистрации АААА-А17-117072810009-8.

Для цитирования: Танцырев Н.В., Санников С.Н., Усольцев В.А. Географические особенности возобновления *Pinus sibirica* Du Tour // Изв. вузов. Лесн. журн. 2023. № 6. С. 44–56. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-6-44-56>

Original article

Geographical Features of *Pinus sibirica* Du Tour Renewal

Nikolai V. Tantsyrev^{1✉}, Candidate of Biology, Research Scientist; ResearcherID: [AAW-6195-2021](https://orcid.org/0000-0003-1904-4751), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1904-4751>

*Stanislav N. Sannikov*¹, Doctor of Biology, Prof.; ResearcherID: [M-8327-2018](https://orcid.org/0000-0003-1904-4751)

Vladimir A. Usoltsev^{1,2}, Doctor of Agriculture, Prof.; ResearcherID: [M-8253-2018](https://orcid.org/0000-0003-1904-4751), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4587-8952>

¹Botanical Garden of Ural Branch of RAS, ul. 8 Marta, 202a, Yekaterinburg, 620144, Russian Federation; 89502076608@mail.ru[✉], Usoltsev50@mail.ru

²Ural State Forest Engineering University, ul. Sibirsky Trakt, 37, Yekaterinburg, 620100, Russian Federation; Usoltsev50@mail.ru

Received on August 6, 2021 / Approved after reviewing on November 13, 2021 / Accepted on November 19, 2021

Abstract. One of the main problems of forest ecology is to identify the patterns of the dynamics of natural populations of woody plants at the stage of their renewal, which programs the entire subsequent structure and development of plant ecosystems. The process of reforestation is determined by both the dynamics of seed production and the peculiarities of the seed distribution of forest-forming tree species. The renewal of five-needled pines of the *Cembrae* subsection with wingless seeds is due to their close trophic relationships with birds of the genus *Nucifraga* sp., which spread seeds, creating soil forage stocks. The purpose of this study is to reveal geographical features of the relationship between seed production and renewal of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) with the intermediary participation of the thin-billed nutcracker (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* Brehm C.L.). The research was carried out in 3 geographical regions of *Pinus sibirica* forests: in the forests of the Aldan Highlands in Southern Yakutia (59°40' N., 125°24' E.), the Northern Urals in the area of the Denezhkin Kamen mountain (60°25' N., 59°32' E.), and the Khamar-Daban Mountain range in the South-Eastern Baikal region (51°32' N., 103°32' E.). It is shown that each region of the *Pinus sibirica* growth differs in the dynamics of both seed production and renewal. It was found that the abundance of *Pinus sibirica* seedlings in the forests of the Aldan Highlands is positively associated ($R^2 = 0.46$) with the yield of cones the previous year. The number of seedlings in the Northern Urals and Khamar-Daban is negatively related to the yield of cones of last year but is positively ($R^2 = 0.48–0.49$) associated with the yield of cones of the year before last. We believe that seedlings in any case appear from the seeds of last year's yield. But the visible connection is due to the activity of the nutcracker. As a result of the stationary studies conducted in the Northern Urals, we identified a constant close ($R^2 = 0.81$) positive

relationship between the number of *Pinus sibirica* seedlings and the number of nutcrackers during the period of seed storage and dispersal in August-September of the previous year. It is assumed that the nature of the dynamics of seed production in the region affects the change in the number of nutcrackers during the seed harvesting period, which in turn determines the abundance of *Pinus sibirica* seedlings next year. This determines the revealed differences in the dynamics of *Pinus sibirica* renewal and its dependence on the yields of tree cones in the regions under consideration.

Keywords: Siberian stone pine, nutcracker, nutcracker abundance, consortial relationship, ornithochory, seed production, natural regeneration of Siberian stone pine, seedlings, seed abundance, seed dispersal, trophic relationship, feed stocks

Acknowledgements: The work was carried out under the state assignment of the Federal State Budgetary Institution "Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences", State Registration No. AAAA-A17-117072810009-8.

For citation: Tantsyrev N.V., Sannikov S.N., Usoltsev V.A. Geographical Features of *Pinus sibirica* Du Tour Renewal. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2023, no. 6, pp. 44–56. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-6-44-56>

Введение

Одна из главных проблем лесной экологии – это выявление динамики численности природных ценопопуляций древесных растений на стадии возобновления, обуславливающей структуру биогеоценоза и его развитие. Ключевым этапом процесса возобновления наряду с семеношением следует считать распространение семян лесообразующих древесных видов. Ярким примером зоохории (точнее, орнитохории) является возобновление представителей пятихвойных сосен подсемейства *Cembrae* с бескрылыми семенами благодаря тесным консортивным связям с птицами рода *Nucifraga* sp., которые, создавая почвенные кормовые запасы, разносят семена. В отличие от семян анемохорных лесообразующих видов, случайно попадающих на подходящий для прорастания субстрат, занос семян *Cembrae* и создание птицами кладовок осуществляются целенаправленно в конкретные типы микроэкоценозов с определенными условиями среды [14]. Поэтому к изучению процессов естественного возобновления данных видов необходим не традиционный лесоводственный, а син-экологический междисциплинарный комплексный подход с учетом положений орнитологии и зоопсихологии [12].

К настоящему времени сформировалось определенное представление о сложных когнитивных способностях птиц рода *Nucifraga* sp. [4, 8, 9, 18, 22, 25, 27]. Установлено, что их кормовые запасы строго индивидуальны, создаются обособленно от сородичей и других потребителей, крайне осторожно из опасения конкуренции и расхищения кладовок [4, 8, 21, 30]. Птицы находят свои кладовки благодаря феноменальной зрительной памяти, ориентируясь по расположению не заносимых снегом крупных объектов [4, 18]. Неиспользованные кладовки прорастают, образуя характерные плотные группы («гнезда») всходов. При этом непосредственная зависимость генераций всходов от обилия урожаев предшествующего года, характерная для анемохорных видов, наблюдается редко [7, 11, 15], а чаще всего отсутствует [13, 16, 23, 28, 29].

Цель исследования – выявление географических особенностей связи между семеношением и естественным подпологовым возобновлением сосны

кедровой сибирской (кедра сибирского) (*Pinus sibirica* Du Tour) при посредническом участии тонкоклювой кедровки (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* Brehm C.L.).

Объекты и методы исследования

Сравнительное изучение динамики семеношения и естественного возобновления сосны кедровой сибирской (далее – кедр) проведено в горных лесах Алданского нагорья Витимо-Юдомской провинции горных лесов Алданского Юго-Западного лесорастительного района в Южной Якутии (Алданское лесничество, 59°40' с. ш. 125°24' в. д.); в Североуральской среднегорной провинции северотаежного округа Уральской горно-лесной области на Северном Урале в районе горного массива Денежкин Камень (60°25' с. ш. 59°32' в. д.); в районе горного хребта Хамар-Дабан Восточноприбайкальской горной лесорастительной провинции Хамар-Дабанского округа темнохвойных лесов Прибайкальской горной лесорастительной области в Юго-Восточном Прибайкалье (Иркутская область, Слюдянское лесничество, 51°32' с. ш. 103°32' в. д.). Пробные площади заложены в географически замещающих низкогорных 160–180-летних ягодниково-зеленомошных кедровниках Алданского нагорья и Северного Урала и в подгольцовых среднегорных кедровых баданово-кашкарниково-зеленомошных редколесьях хр. Хамар-Дабан. Выбирались участки, не подвергшиеся за последние 30–40 лет каким-либо катастрофическим воздействиям (пожар, массовый ветровал, рубка и т. д.), способным повлиять на динамику возобновления кедр.

Учет условий среды, численности всходов и подроста кедр проведен на 30–40 учетных площадках размером 5 × 5 м, систематически размещенных на соответствующих пробных площадях. Возраст подроста определен с точностью до одного года по числу годовичных вертикальных приростов терминального побега. Динамика первоначальной численности ежегодных генераций всходов реконструирована по возрастной структуре подроста и эмпирическим коэффициентам кривых его выживания, ранее предложенных нами [10]. Годичная динамика урожая установлена по следам от опавших шишек («рубцам зарастания») у основания годовичных побегов [5] на 5–8 ветвях, взятых из верхней части крон 15–20 деревьев. Визуальный учет относительной численности (встречаемости) кедровки был выполнен только на Северном Урале. Он проводился ежегодно в августе–сентябре на постоянных маршрутах протяженностью 7 км, в полосе шириной 50 м, расположенной по обе стороны от ходовой линии, в течение 30–40-дневного периода заготовки семян кедровкой. Встречаемость кедровки выражена численностью птиц за час учета [16].

Результаты исследования и их обсуждение

Для низкогорных ягодниково-зеленомошных кедровников района Алданского нагорья и Северного Урала показателем высокого относительного урожая можно считать в среднем 2,2–2,4 рубца от опавших шишек на годовичном побеге, а для подгольцовых кедровых редколесий горного массива Хамар-Дабан – 1,8–2,2 шишки в год. За сравниваемые временные периоды средний относительный урожай шишек (см. таблицу) в Южной Якутии (1,9 шт.) почти в 1,5 раза выше, чем на Урале и на Хамар-Дабане (по 1,4 шт.). Возможно, этим вызвано более

обильное ежегодное возобновление кедр на моховом покрове под материнским пологом кедровника на Алданском нагорье (1,3 тыс. экз./га), чем в сходных условиях географически замещающего типа кедровника на Северном Урале (1,0 тыс. экз./га), и, соответственно, почти в 1,5 раза большее накопление общего количества подроста за рассматриваемый период (см. таблицу). Менее обильное возобновление в подгольцовых редколесьях Хамар-Дабана (1,8 тыс. гнезд/га), скорее всего, связано с тем, что доступу кедровки к почвенному субстрату для создания кладовок препятствуют плотные заросли *Bergenia crassifolia* и *Rhododendron aureum* с проективным покрытием 66,3±5,1 %, тогда как общее проективное покрытие разрозненных пятен мохового покрова, основного предпочитаемого кедровкой субстрата, составляет лишь 25,6±4,2 %.

Параметры экотопа и возобновления ценопопуляций сосны кедровой сибирской
Parameters of ecotope and renewal of cenopopulations of Siberian stone pine

Регион	Высота над уровнем моря, м	Период, годы	Характеристика древостоя				Численность			
			Состав	Средняя высота, м	Относительная полнота	<i>N</i> _ш	<i>N</i> _п	<i>N</i> _{о.г.}	<i>N</i> _в	
Алданское нагорье	500	2001–2012	5К2Е1С1Л1Б	23	0,6	1,9±±0,12	3,2±±0,22	4,0±±0,28	1,3±±0,19	
Северный Урал	550	1998–2012	6К2С1Л1Б	22	0,6	1,4±±0,18	2,2±±0,18	2,9±±0,24	1,0±±0,14	
Хр. Хамар-Дабан	1700	2003–2015	9К1Е	16	0,2	1,4±±0,11	1,8±±0,14	3,5±±0,40	1,0±±0,15	

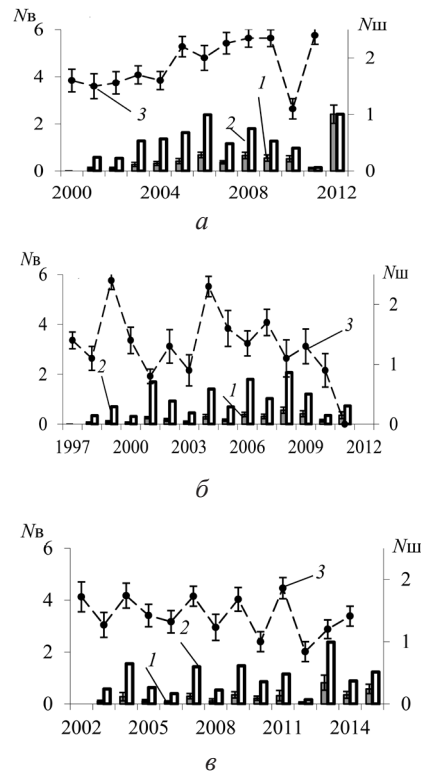
Примечание: *N*_ш – средний показатель урожая по рубцам от опавших шишек на годовичном побеге, шишек/год; *N*_п – общая численность проросших кладовок (гнезд) подроста кедр, тыс. шт./га; *N*_{о.г.} – количество особей кедр в гнездах, тыс. экз./га; *N*_в – реконструированная ежегодная численность всходов, тыс. экз./га.

В динамике семеношения кедровника в районе Алданского нагорья практически нет резких колебаний (рис. 1, а). Она характеризуется значительно меньшей хронологической изменчивостью (*C_v* = 21,6 %), чем на Урале (*C_v* = 46,5 %) и Хамар-Дабане (*C_v* = 30,9 %). Период с 2000 по 2004 гг. с практически одинаковыми повышенными урожаями сменяется таким же по протяженности относительно ровным периодом высоких урожаев. Исключение составляет менее урожайный 2010 г. (1,1±0,18 шишки/год). В кедровниках Северного Урала, в соответствии с выявленной ранее импульсной циклической динамикой урожаев шишек [16], высокие урожаи (1988, 1994, 1999, 2004 гг.) повторяются через 4–5 лет, чередуясь с низко- и среднеурожайными годами (рис. 1, б). В выраженной волнообразной динамике подгольцовых кедровых редколесий хр. Хамар-Дабан относительно высокие и повышенные урожаи повторяются преимущественно через год, между ними следуют годы с пониженными и средними урожаями (рис. 1, в).

Динамика генераций всходов в рассматриваемых регионах неравномерна, иногда наблюдаются значительные скачки (*C_v* = 50,0–98,2 %), в т. ч. на Алданском нагорье при относительной стабильности урожаев (рис. 1, а).

Рис. 1. Погодичная динамика относительных урожаев шишек и возобновления кедр: *a* – в кедровнике Алданского нагорья; *б* – в кедровнике Северного Урала; *в* – в подгольцовых редколесьях Хамар-Дабана (*1* – численность подроста, тыс. экз./га; *2* – первоначальная численность всходов, тыс. экз./га; *3* – относительный урожай шишек (на годичном побеге) с ошибкой среднего значения)

Fig. 1. Annual dynamics of relative cone yields and Siberian stone pine renewal in the forests: *a* – of the Aldan Highlands; *б* – of the Northern Urals; *в* – of the Khamar-Daban mountain range (*1* – number of undergrowth, thousand/ha; *2* – initial number of seedlings, thousand/ha; *3* – relative cone yield (cones per annual shoot) with a mean value error)



Но даже небольшие колебания урожаев сказываются здесь на динамике последующего появления всходов под пологом материнского кедровника. Их обилие за период 2001–2012 гг. относительно тесно и положительно связано ($R^2 = 0,46$) с урожаем шишек предыдущего года (рис. 2, *a*). В отличие от Алданского нагорья в сходных условиях географически замещающего типа кедровника Северного Урала (рис. 1, *б*) и в подгольцовых кедровых редколесьях хр. Хамар-Дабан (рис. 1, *в*) наблюдается снижение численности всходов непосредственно на следующий год после высокоурожайных и, наоборот, обильное появление всходов после относительно слабого урожая, что характеризуется отрицательной связью с урожаем предыдущего года (рис. 2, *в*, *д*). Более обильное появление всходов в этих регионах происходит преимущественно через 2 года после высоких урожаев, что подтверждается положительной связью ($R^2 = 0,48–0,49$) с урожаем позапрошлого года (рис. 2, *з*, *e*).

Причина подобных закономерностей в первую очередь заключается в наличии почвенного банка семян кедр с их длительным покоем, когда они прорастают, пролежав в почве 2 зимы [28]. Однако такой вывод опровергают результаты нашего исследования в районе Алданского нагорья и тот факт, что на следующий год после абсолютно неурожайного 2011 г. на Северном Урале всходов не обнаружено. Кроме того, по многочисленным наблюдениям в условиях питомников, основная масса семян прорастает непосредственно в год посева и не более 10–15 % с пониженной всхожестью – на следующий год. Причем всходы, как правило, гибнут, не выдерживая конкуренции со всходами предыдущего года. Таким образом, мы имеем закономерность, связанную со всходами, проросшими из семян прошлогоднего урожая, а выявленная связь их обилия с урожаем позапрошлого года фактически опосредует влияние неучтенного фактора.

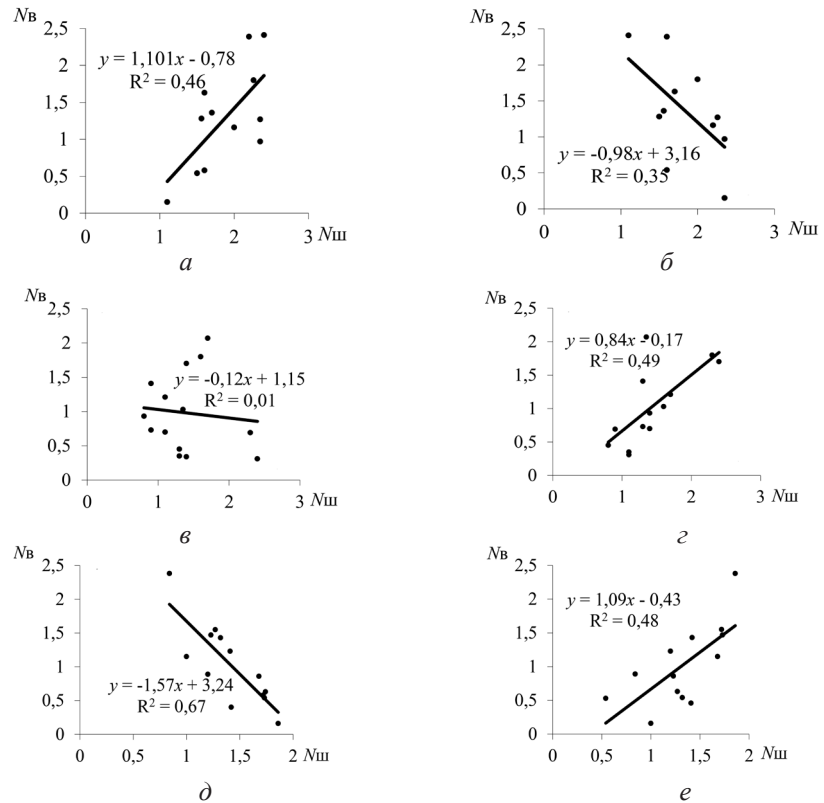


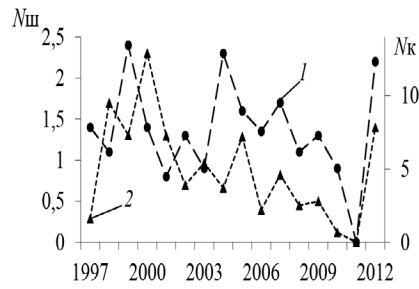
Рис. 2. Связь численности всходов с урожаем шишек предыдущего (а, в, д) и позапрошлого (б, г, е) годов: а, б – Южная Якутия, Алданское нагорье; в, г – Северный Урал, горный массив Денежкин Камень; д, е – Юго-Восточное Прибайкалье, хр. Хамар-Дабан

Fig. 2. Relationship between the number of seedlings and cone yield of the previous year (а, в, д) and the year before last (б, г, е): а, б – in the Southern Yakutia, the Aldan Highlands; в, г – in the Northern Urals, Denezhkin Kamen mountain massif; д, е – in the South-Eastern Pribaikalia, the Khamar-Daban mountain range

Отличие корреляционной связи от функциональной состоит в том, что первая лишь констатирует наличие закономерности, но не объясняет ее, не раскрывает механизма взаимодействия факторов [1], фиксируя лишь параллелизм в изменчивости признаков, источником которого может быть действие неких третьих факторов [6]. Применительно к нашему объекту одним из них является деятельность кедровки как промежуточного звена между семеношением и возобновлением кедра. Проводимый учет относительной численности (встречаемости) кедровки на Северном Урале в период запасаения и разноса семян в августе–сентябре показал, что примерно до 2006 г. колебания динамики численности птиц в какой-то мере повторяют резкие колебания скачкообразной импульсной динамики урожая шишек предыдущего года (рис. 3), что подтверждается значимой положительной связью ($R^2 = 0,55$; рис. 4, а). Такое запаздывание характерно для отношений и других растений с основными потребителями их семян при подобной импульсной динамике семеношения [20, 32] и соответствует известным консортивным связям в системе «продуцент–консумент» [2, 17].

Рис. 3. Погодичная динамика относительных урожаев шишек на побегах (1) и относительной численности кедровки на Северном Урале (N_k), особей/ч (2)

Fig. 3. Annual dynamics of Siberian stone pine relative cone crops, cones per shoot (1) and the relative nutcrackers number, individuals per hour (2), in the Northern Urals



С 2006 г. колебания динамики урожаев и встречаемости кедровки становятся синхронными (рис. 3). В результате проявляется тесная ($R^2 = 0,84$) связь их встречаемости с урожаем текущего года (рис. 4, б). Подобная синхронность наблюдается в колебаниях численности других потребителей семян кедровки [4, 33] и обусловлена их миграциями в поисках обильной кормовой базы.

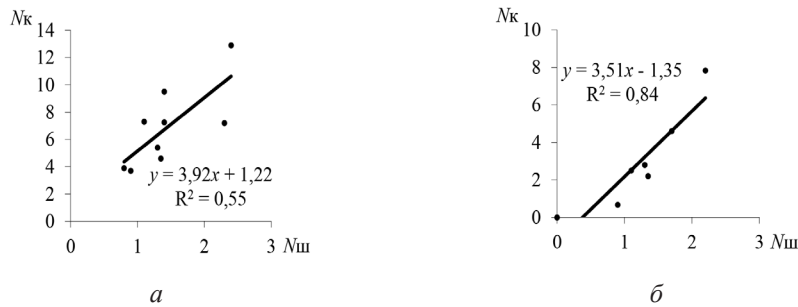


Рис. 4. Связь относительной численности кедровки с урожаями шишек предыдущего года (а) за период 1997–2006 гг. и текущего года (б) за период 2006–2012 гг. на Северном Урале

Fig. 4. Relationship between the relative number of nutcrackers and the yield of cones of the previous year (a) for the period 1997–2006 and the current year (b) for the period 2006–2012 in the Northern Urals

Вместе с тем прослеживается определенная практически постоянная синхронность колебаний динамики возобновления кедровки с колебаниями численности (встречаемости) кедровки предыдущего года (рис. 5). Соответственно, всплески численности всходов бывают на следующий год после увеличения встречаемости кедровки в период запаса семян, а спад возобновления наблюдается на следующий год после их сокращения. В результате проявляется тесная ($R^2 = 0,81$) положительная связь относительной численности всходов кедровки с относительной численностью кедровки (рис. 6) в августе–сентябре предыдущего года, т. е. в период активной заготовки и разноса семян.

Характерной для птиц особенностью является то, что с увеличением их численности снижается осторожность каждой отдельной особи, они становятся более доступными для хищников в качестве жертв [3], т. е. возрастает количество гибнущих птиц. Кедровка использует для пропитания и выкармливания птенцов до 85 % своих запасов [4, 25]. Возможно, основная масса всходов появляется из кладовок, не использованных кедровкой вследствие гибели особей или откочевки. Иными словами, чем выше численность кедровки в регионе в период заготовки и разноса семян кедровки, тем больше птиц гибнет в течение зимы и, следовательно, тем больше кладовок семян не будет использовано и прорастет.

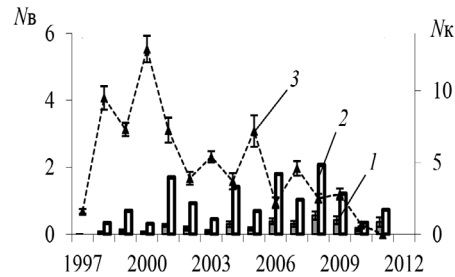


Рис. 5. Погодичная динамика относительной численности кедровки и возобновления кедра на Северном Урале: 1 – численность подраста, тыс. экз./га; 2 – первоначальная численность всходов, тыс. экз./га; 3 – относительная численность кедровки на маршруте (особей/ч) с ошибкой среднего значения

Fig. 5. Annual dynamics of the relative number of nutcracker and Siberian stone pine renewal in the Northern Urals: 1 – number of undergrowth, thousand/ha, 2 – initial number of seedlings, thousand/ha, 3 – relative number of nutcrackers on the route (individuals per hour) with a mean value error

В то же время недостаток или неустойчивость кормовой базы (низкий урожай семян) могут привести к снижению численности птиц и даже их отказу от гнездования [3, 19, 24, 26], как это случилось в 2011 г. Таким образом, последующий высокий урожай остается неиспользованным в полной мере в качестве запасаемого корма немногими оставшимися потребителями [31]. Если число кедровок в том или ином регионе условно мало, даже при высоком урожае семян кедра количество всходов на следующий год будет незначительным. Когда урожай текущего года ниже предыдущего, наблюдается его максимальное использование – запасание семян возросшим количеством птиц [3]. По-видимому, минимальное количество всходов (не более 0,1 тыс. экз./га), наблюдаемое на Северном Урале в 2000 г. (рис. 1, а) после высокого урожая (2,4 шишки/год) в 1999 г., вызвано почти полным потреблением кедровкой своих запасов для выкармливания возросшего по сравнению с предыдущим годом числа птенцов (рис. 5) и, возможно, низкой гибелью птиц.

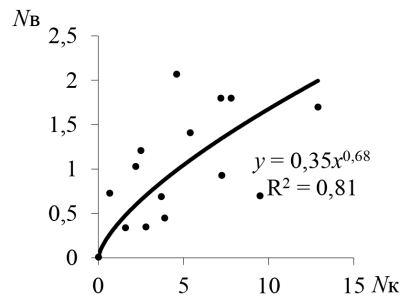


Рис. 6. Связь численности всходов кедра с относительной численностью кедровки в августе–сентябре предыдущего года на Северном Урале

Fig. 6. Relationship of seedling abundance to relative nutcracker abundance in August-September of the previous year in the Northern Urals

По всей вероятности, резкие скачки погодичной динамики встречаемости кедровки и изменение связи динамики с урожаями вызваны как количественными изменениями местной популяции, так и миграциями представителей других регионов [3, 9, 21, 30] – например, резкое увеличение количества птиц в 1998 г. и особенно в 2000 г. после высокоурожайного 1999 г. и последующий резкий спад (рис. 3). В абсолютно неурожайный 2011 г. кедровки не отмечены, т. к. откочевали в другие регионы в поисках корма. Видимо, количество кедровки в регионе зависит одновременно от урожая предшествующего года, оказывающего влияние на количество птенцов в выводках, и от урожая текущего года (в т. ч.

в смежных регионах), который вызывает миграцию птиц. В 1-м случае проявляется типичная консортивная связь (рис. 4, а), возможно, в отдельные годы дополненная мигрирующими птицами, во 2-м – колебания погодичной динамики численности кедровки совпадают с урожаями (рис. 4, б). При этом, несмотря на подобные изменения и значительное варьирование по годам численности кедровки, связь возобновления с численностью птиц предыдущего года в период запасаения ими семян остается неизменной (рис. 6).

Можно предположить, что поскольку в районе Алданского нагорья численность всходов кедра зависит от урожая предыдущего года, то при относительно стабильных на протяжении ряда лет повышенных урожаях численность местной популяции кедровки также мало подвержена колебаниям и является (по аналогии с ролью ветра) постоянно действующим фактором разноса семян. В подгольцовых редколесьях хр. Хамар-Дабан обилие всходов положительно связано с урожаем шишек позапрошлого года, т. е., как и на Северном Урале, оно обусловлено колебаниями численности местной популяции кедровки предыдущего года, которая, в свою очередь, коррелирует с урожаями семян кедра предшествующего года.

Заключение

Каждому региону ареала произрастания сосны кедровой сибирской (кедра) соответствует своя динамика семеношения. Ключевым фактором количественного возобновления кедра является численность кедровки в период запасаения и разноса семян в предыдущем году. Она зависит от урожаев семян как предыдущего, так и текущего года и отчасти – от урожая в смежных регионах. Установленные в 3 исследованных регионах разнонаправленные зависимости количества всходов от урожая семян прошлого и позапрошлого годов могут быть результатом деятельности кедровки и зависеть от ее численности в предыдущем году.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Арманд Д.Л. Функциональные и корреляционные связи в физической географии // Изв. ВГО. 1949. Т. 81, вып. 1. С. 81–94.
Armand D.L. Functional and Correlation Relations in Physical Geography. *Izvestiya Vsesoyuznogo Geograficheskogo Obshchestva*, 1949, vol. 81, iss. 1, pp. 81–94. (In Russ.).
2. Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества / пер. с англ. под ред. А.М. Гилярова. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
Bigon M., Harper D., Townsend K. *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. Moscow, Mir Publ., 1989, vol. 2. 477 p. (In Russ.).
3. Владышевский Д.В. Экология лесных зверей и птиц (Кормодобывание и его биогеоценотическое значение). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. 264 с.
Vladyshevsky D.V. *Ecology of Forest Animals and Birds. Forage Extraction and its Biogeocenotic Significance*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1980. 264 p. (In Russ.).
4. Воробьев В.Н. Кедровка и ее взаимосвязи с кедром сибирским (Опыт количественного анализа). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. 113 с.
Vorobyov V.N. *Nutcracker and its Interrelations with Siberian Cedar (Experience of Quantitative Analysis)*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1982. 113 p. (In Russ.).
5. Горчаковский П.Л. Новое в методике исследования семеношения хвойных // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 10. С. 1445–1459.

- Gorchakovskiy P.L. New in the Methodology of Research of Coniferous Seed Bearing. *Botanicheskiy Zhurnal* = Botanical Journal, 1958, vol. 43, no. 10, pp. 1445–1459. (In Russ.).
6. Колмогоров А.Н. К вопросу о пригодности найденных статистическим путем формул прогноза // Заводск. лаб. 1933. № 1. С. 164–167.
- Kolmogorov A.N. On the Question of the Suitability of the Forecast Formulas found by Statistical Means. *Zavodskaya Laboratoriya*, 1933, no. 1, pp. 164–167. (In Russ.).
7. Николаева С.А., Савчук Д.А. Динамика возобновления кедрового сибирского на Кеть-Чулымском междуречье (Западно-Сибирская равнина) // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2015. Т. 3, № 4. С. 64–68.
- Nikolaeva S.A., Savchuk D.A. The Siberian Pine Regeneration Dynamics in the Ket-Chulyum Interfluvium (West Siberian Plain). *Interexpo Geo-Siberia*, 2015, vol. 3, no. 4, pp. 64–68. (In Russ.).
8. Омелько А.М., Омелько М.М. Особенности создания кедровой (*Nucifraga caryocatactes* L.) запасов кедровых орешков и питания ими в зимний период во вторичных широколиственных лесах с посадками сосны корейской (*Pinus koraiensis* Sieb. Et Zucc.) // Амур. зоол. журн. 2017. Т. IX, № 2. С. 102–111.
- Omelko A.M., Omelko M.M. Peculiarities of Creation and Feeding of Pine Nut Reserves by Nutcracker (*Nucifraga caryocatactes* L.) during Winter in Secondary Broadleaved Forests with Korean Pine Plantations (*Pinus koraiensis* Sieb. Et Zucc.). *Amurskiy Zoologicheskii Zhurnal* = Amurian Zoological Journal, 2017, vol. IX, no. 2, pp. 102–111. (In Russ.). <https://doi.org/10.33910/1999-4079-2017-9-2-102-111>
9. Реймерс Н.Ф. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. М.: Л.: Наука, 1966. 420 с.
- Reimers N.F. *Birds and Mammals of the Southern Taiga of Western Siberia*. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1966. 420 p. (In Russ.).
10. Санников С.Н., Танцырев Н.В. Кривые выживания подростов кедрового сибирского // Лесоведение. 2015. № 4. С. 275–281.
- Sannikov S.N., Tantsyrev N.V. Survival Curves of Siberian Pine Undergrowth as a Basis for Reconstructing its Population Dynamics. *Lesovedenie* = Russian Forestry Science, 2015, no. 4, pp. 275–281. (In Russ.).
11. Санников С.Н., Танцырев Н.В., Петрова И.В. Инвазия популяций сосны сибирской в горную тундру Северного Урала // Сиб. экол. журн. 2018. № 4. С. 449–461.
- Sannikov S.N., Tantsyrev N.V., Petrova I.V. Invasion of Siberian Pine Populations in Mountain Tundra in The Northern Urals. *Contemporary Problems of Ecology*, 2018, no. 4, pp. 449–461. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1995425518040078>
12. Сотская М.Н. Зоопсихология и сравнительная психология. Т. 1. М.: Юрайт, 2014. 323 с.
- Sotskaya M.N. *Zoopsychology and Comparative Psychology*. Vol. 1. Moscow, Yurayt Publ., 2014. 323 p. (In Russ.).
13. Сташкевич Н.Ю., Шишикин А.С. Зоогенный фактор возобновления сосны кедровой сибирской в горно-таежных лесах Восточного Саяна // Сиб. экол. журн. 2014. № 2. С. 313–318.
- Stashkevich N.Yu., Shishikin A.S. Zoogenic Factor of Siberian Pine Restoration in the Mountain Taiga Forests of East Sayan. *Contemporary Problems of Ecology*, 2014, no. 2, pp. 313–318. (In Russ.).
14. Танцырев Н.В. Анализ размещения кедровой кладовки семян кедрового сибирского по следам их зимнего использования // Вестн. Бурят. ГСХА им. В.П. Филиппова. 2020. № 3(60). С. 117–125.
- Tantsyrev N.V. Analysis of Placement of Siberian Pine Seeds Storage by Nutcracker in Traces of their Winter Use. *Vestnik Buryatskoy Gosudarstvennoy Selskokhozyaystvennoy*

akademii im. V.R. Filippova = Bulletin of the Buryat State Agricultural Academy named after V.R. Filippov, 2020, vol. 3, no. 60, pp. 117–125. (In Russ.).

15. Танцырев Н.В. Интенсивность возобновления кедрового стланика в связи с урожаями семян в Южной Якутии // Хвойные бореал. зоны. 2022. Т. XL, № 1. С. 54–59.

Tantsyrev N.V. The Intensity of Japanese Pine Renewal in Connection with the Seed Yields in South Yakutia. *Conifers of the Boreal Area*, 2022, vol. XL, no. 1, pp. 54–59. (In Russ.).

16. Танцырев Н.В., Санников С.Н. Анализ консортивных связей между кедром сибирским и кедровкой на Северном Урале // Экология. 2011. № 1. С. 20–24.

Tantsyrev N.V., Sannikov S.N. Analysis of Consortive Relationships between the Siberian Pine and the Nutcracker in the Northern Urals. *Ecology*, 2011, vol. 42, no. 1, pp. 20–24. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1067413611010127>

17. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.

Timofeev-Resovsky N.V., Yablokov A.V., Glotov N.V. *An Outline of the Doctrine of Population*. Moscow, Nauka Publ., 1973. 277 p. (In Russ.).

18. Bednekoff P.A., Balda R.P. Clark's Nutcracker Spatial Memory: The Importance of Large, Structural Cues. *Behavioural Processes*, 2014, vol. 102, pp. 12–17. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.12.004>

19. Bogdziewicz M., Zwolak R., Crone E.E. How Do Vertebrates Respond to Mast Seeding? *Oikos*, 2015, vol. 125, iss. 3, pp. 300–307. <https://doi.org/10.1111/oik.03012>

20. Boutin S., Wauters L.A., McAdam A.G., Humphries M.M., Tosi G., Dhondt A.A. Anticipatory Reproduction and Population Growth in Seed Predators. *Science*, 2006, vol. 314, iss. 5807, pp. 1928–1930. <https://doi.org/10.1126/science.1135520>

21. Clary D., Kelly D.M. Cache Protection Strategies of a Non-Social Food-Caching Corvid, Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*). *Animal Cognition*, 2011, vol. 14, no. 5, pp. 735–744. <https://doi.org/10.1007/s10071-011-0408-3>

22. Holmgren M.L., Wilkerson R.L., Siegel R.B. Assessing Trends and Vulnerabilities in the Mutualism Between Whitebark Pine (*Pinus albicaulis*) and Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*) in National Parks of the Sierra-Cascade Region. *PLoS One*, 2020, vol. 15, iss. 10, art. e0227161. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227161>

23. Kajimoto T., Onodera H., Ikeda S., Daimaru H., Seki T. Seedling Establishment of Subalpine Stone Pine (*Pinus pumila*) by Nutcracker (*Nucifraga*) Seed Dispersal on Mt. Yumori, Northern Japan. *Arctic and Alpine Research*, 1998, vol. 30, no. 4, pp. 408–417. <https://doi.org/10.2307/1552014>

24. Krebs C.J., Boonstra R., Boutin S., Sinclair A.R.E., Smith J.N.M., Gilbert B.S., Martin K., O'Donoghue M., Turkington R. Trophic Dynamics of the Boreal Forests of the Kluane Region. *Arctic*, 2014, vol. 67, no. 5, pp. 71–81. <https://doi.org/10.14430/arctic4350>

25. Lanner R.M. *Made For Each Other. A Symbiosis of Birds and Pines*. New York, Oxford, Oxford University Press, 1996. 160 p.

26. Schaming T.D. Population-Wide Failure to Breed in the Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*). *PLoS One*, 2015, vol. 10, iss. 5, art. e0123917. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123917>

27. Schaming T.D. Clark's Nutcracker Breeding Season Space Use and Foraging Behavior. *PLoS One*, 2016, vol. 11, iss. 2, art. e0149116. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149116>

28. Tillman-Sutela E., Kauppi A., Karppinen K., Tomback D. Variant Maturity in Seed Structures of *Pinus albicaulis* (Engelm.) and *Pinus sibirica* (Du Tour): Key to a Soil Seed Bank, Unusual Among Conifers? *Trees*, 2008, vol. 22, no. 2, pp. 225–236. <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0179-2>

29. Tomback D.F., Anderies A.J., Carsey K.S., Powell M.L., Mellmann-Brown S. Delayed Seed Germination in Whitebark Pine and Regeneration Patterns Following the Yellowstone Fires. *Ecology*, 2001, vol. 82, no. 9, pp. 2587–2600. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2587:DSGIWP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2587:DSGIWP]2.0.CO;2)

30. Tornick J.K., Rushia S.N., Gibson B.M. Clark's Nutcrackers (*Nucifraga columbiana*) are Sensitive to Distance, but not Lighting when Caching in the Presence of a Conspecific. *Behavioural Processes*, 2016, vol. 123, pp. 125–133. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.10.023>

31. Vander Wall S.B. Masting in Animal-Dispersed Pines Facilitates Seed Dispersal. *Ecology*, 2002, vol. 83, iss. 12, pp. 3508–3516. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3508:MIADPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3508:MIADPF]2.0.CO;2)

32. Wauters L.A., Githiru M., Bertolino S., Molinari A., Tosi G., Lens L. Demography of Alpine Red Squirrel Populations in Relation to Fluctuations in Seed Crop Size. *Ecography*, 2008, vol. 31, iss. 1, pp. 3–160. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05251.x>

33. Zong C., Wauters L.A., Van Dongen S., Mari V., Romeo C., Martinoli A., Preatoni D., Tosi G. Annual Variation in Predation and Dispersal of Arolla Pine (*Pinus cembra* L.) Seeds by Eurasian Red Squirrels and other Seed-Eaters. *Forest Ecology and Management*, 2010, vol. 260, iss. 5, pp. 587–594. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.05.014>

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest