ЭКОБИОТЕХ
ISSN 2618-964X http://ecobiotech-journal.ru

УДК 574.24:57.04:585.5

ДИНАМИКА ГЕНЕРАТИВНОГО РАЗВИТИЯ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В ГОРНЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ

Бажина Е.В.

Сибирский Федеральный университет;
Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»;
Красноярск, Россия
E-mail: bazhina09@list.ru

Феноклиматологические исследования сроков начала и продолжительности динамики сезонных процессов растений, а также временных интервалов между различными стадиями развития характеризуют сезонную ритмику природы – неизбежный фон, на котором осуществляется жизнедеятельность и, в частности, хозяйственная деятельность человека. Понимание особенностей и динамики развития лесообразующих видов хвойных растений важны как для познания биологии развития, так и для разработки локальных систем природопользования в условиях постоянно изменяющейся среды. Лишь многолетние средние даты с привязкой к сумме накопленных к определенной стадии развития температур отражают наиболее вероятный для определенной местности ход сезонных процессов, нормальную последовательность фенологичесикх явлений. Исследования динамики развития генеративных структур пихты сибирской, проведенные в различных частях гор Южной Сибири и на разных высотных уровнях, позволили установить сроки сезонного развития, их зависимость от температурного фактора и различия в чувствительности отдельных стадий развития.

Ключевые слова: пихта сибирская ◆ генеративные почки ◆ стадии развития ◆ пыльца ◆ семена

Поступила в редакцию: 10.03.2025

UDC 574.24:57.04:585.5

DYNAMICS OF SIBERIAN FIR GENERATIVE DEVELOPMENT IN MOUNTAIN FOREST ECOSYSTEMS OF SOUTHERN SIBERIA

Bazhina E.V.

Siberian Federal University;
Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS", Sukachev Institute of Forest SB RAS;
Krasnoyarsk, Russia
E-mail: bazhina09@list.ru

Phenology and climatological studies of the timing of the onset and duration of the dynamics of seasonal processes of plants, as well as the time intervals between different stages of development, characterise the seasonal rhythm of nature - an inevitable background against which life activity and, in particular, human economic activity is carried out. Understanding the peculiarities and dynamics of development of forest-forming coniferous plant species is important both for the knowledge of developmental biology and for the development of local nature management systems under conditions of constantly changing environment. Only long-term average dates with reference to the sum of temperatures accumulated at a certain stage of development express the most probable course of seasonal processes for a certain area, the normal sequence of phenological phenomena. Studies of the dynamics of development of generative structures of Siberian fir in different parts of the mountains of South Siberia and at different altitudinal levels allowed us to establish the timing of seasonal development, their dependence on the temperature factor and differences in the sensitivity of individual developmental stages.

Keywords: Siberian fir ◆ generative buds ◆ developmental stages ◆ pollen ◆ seeds

Принято в печать: 24.03.2025

Цитировать | Cite as

DOI: 10.31163/2618-964X/2025-8 EDN: RBWNLK

ВВЕДЕНИЕ

Сезонная динамика компонентов ландшафта отражает особенности климата в специфических природных явлениях так же, как и реакции растений на различные биоклиматические условия. В последние десятилетия в связи с глобальными экологическими изменениями (прежде всего климатическими) становятся все более актуальны исследования феноклиматологии (биоклиматологии), позволяющие выявлять интегральное влияние климата на каждый компонент ландшафта [Прохненко, 1986, Лоскутов, 1991, Tchebakova et al., 2009, 2019]. Сбор и анализ данных об изменениях компонентов ландшафтов позволяет смоделировать и с высокой долей достоверности давать прогнозы динамики экосистем

в условиях изменяющейся среды [Theurillat, Guisan, 2001: Shiyatov et al., 2007; Третьякова и др., 2008; Tchebakova et al., 2009, 2019; Allen et al., 2010; DeSoto et al., 2020].

Феноклиматологические данные, выраженные в фенологических датах (сроках начала и конца сезонных явлений и интервалах времени между этими датами) позволяют охарактеризовать ритмику развития вида и грамотно спланировать научно-исследовательские и хозяйственные мероприятия, необходимые при разработке локальных систем использования природных ресурсов [Батманов и др., 1967; Вопросы…, 1986; Кищенко, 2000]. Эти сроки нельзя планировать по астрономическому календарю, т.к. сезонное состояние и динамика развития растений в разные годы может значительно различаться в одни и те же даты в определенном пункте, как и в разных географических пунктах.

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) произрастает на северо-востоке европейской части России, Урале, Западной Сибири, горных системах Алтая, Джунгарского Алатау, Прибайкалья, Забайкалья, поднимаясь от уровня моря до 2000 м над ур. м. [Маценко, 1964]. Ареал вида охватывает значительную часть таежной зоны, простираясь от бассейна Северной Двины и средней Мезени на западе (около 40º в.д.) до верховьев Алдана на востоке (138º в.д.). В настоящее время пихты сибирская – единственный представитель р. *Abies*, имеющий обширный ареал. Такого ареала нет ни у одного современного вида р. *Abies*, даже на родине в Северной Америке [Gaussen, 1964].

Динамика генеративного развития пихты сибирской рассматривалась в работах Т.П. Некрасовой с соавторами [1959-1978], а также серии работ И.Н. Третьяковой и Е.В. Бажиной с соавторами [1994-2021] Широко известно, что фенологических наблюдений только в одном географическом пункте явно недостаточно, для характеристики сезонной ритмики вида необходимо проводить широкие исследования в разных частях ареала. Поскольку в пределах обширного ареала сроки сезонного развития могут различаться в соответствии с локальными погодно-климатическими условиями, а также может наблюдаться значительная погодичная изменчивость, для характеристики сезонного развития вида корректно использовать такой показатель, как суммы эффективные (активных) температур.

Цель настоящих исследований заключалась в выявлении динамики генеративных процессов у пихты сибирской, а также фенологических дат и активных температур, необходимых для развития.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в пределах Алтае-Саянской и Прибайкальской лесорастительных областей гор Южной Сибири (низко-, среднегорья Восточного Саяна, низко-, средне и высокогорья хр. Хамар-Дабан и хребтов Западного Саяна - Кулумыс, Арадан, Ойский) в оптимальных для пихты сибирской по климатическим показателям лесорастительных условиях – в пихтово-кедровом лесном и подгольцово-субальпийском (пихтово-кедровом) поясе. Сбор растительного материала проводился автором в основные фазы генеративного развития (формирование генеративных почек, споро- и гаметогенез, опыление, оплодотворение, формирование семени) в древостоях с доминированием пихты в вегетационные периоды с 1991 по 2021 гг. В частности, в горных экосистемах хр. Хамар-Дабан исследования проводились в период с 1991

по 1997 гг., в отрогах Восточного Саяна – 1992-2021 гг., хребты Западного Саяна – 1992-2021 гг., Кузнецкий Алатау – 2007-2008 гг., северо-восточный Алтай – 2015-2017 гг.

Природные условия региона – геологическое строение, рельеф, климат, почвы, биота, ландшафты – отличаются разнообразием. Климат региона определяется его положением в центре Азии, на протяжении всего года здесь преобладает континентальный воздух умеренных широт [Климатический., 1960; Ладейщиков, 1976; Поликарпов и др., 1986]. Среднегодовая температура воздуха составляет +0,5ºС, среднегодовое количество осадков – 485 мм/год. Континентальность климата выражена большой годовой (38°С по среднемесячным значениям) и суточной (12–14°С) амплитудами колебаний температуры воздуха. В зимний и летний периоды над районом устанавливается отрог Сибирского антициклона, который зимой приносит холодные воздушные массы и формирует холодную ясную погоду с сильными морозами, а летом - ясную, жаркую. Весной и осенью характер погоды неустойчив. Средняя продолжительность безморозного периода – 120 дней, средняя дата последнего заморозка – весной - 22 июня, первого осенью - 20 сентября. В результате изучения природных особенностей экосистем гор Южной Сибири, в соответствии с принципами типизации ландшафтов по всему биоклиматическому звену компонентов (климат, почвы, растительность) выделено четыре основных группы лесорастительных округов [Поликарпов и др., 1986]. Материал собирался на склонах различных экспозиций в оптимальных для вида районах, относящихся к избыточно-влажным циклоническим горно-таежным (средне- и высокогорье) и таежно-черневым (низкогорье) биоклиматическим поясам. Для наиболее распространенных условий среднегорья (800-1200 м над ур.м.) средняя температура июля – 14-16º, в верхней части лесного пояса -12º, среднегодовые температуры в среднегорье – 3-5º, в высокогорье 6-10º [Климатический., 1960]. Сумма температур выше 10ºС – в районах доминирования пихты составляет 800-1500ºС, количество осадков – 1200-1500 мм/г [Поликарпов и др., 1986]. Почвенный покров Алтае-Саянской области достаточно мозаичен вследствие разного возраста и состава подстилающих геологических пород, а также неоднородности характера рельефа, в нем отчетливо прослеживается высотная поясность [Ильиных, 1970; Типы., 1980].

Фенологические наблюдения проводились в соответствие с принципами наблюдения за сезонными изменениями природы (фенология) по общепринятым методикам (фиксация даты – число, месяц, год наступления сезонных явлений в определённом географическом пункте) [Вопросы…, 1986; Елагин, Лобанов, 1979; Wesolowski, 2006; Летопись…, 2018; Проект РГО https://fenolog.rgo.ru/page/nablyudeniya-za-rasteniyami и пр]. При проведении исследований в различных частях гор Южной Сибири, на разных высотных уровнях (450-570, 750-850 и 1100-1450 м над ур.м.) в вегетационный период (май-сентябрь) осуществлялся сбор растительного материала (генеративных почек, микро- и мегастробилов, развивающихся шишек) пихты сибирской. Даты сбора фиксировались и по данным ближайшей к точкам сбора метеостанции по стандартной методике (Лосев, 1994) рассчитывалась сумма эффективных температур выше 5ºС ($t \geq 5$ºС). Использовались данные метеостанций: «Хамар-Дабан» и «Бабушкин» (хр. Хамар-Дабан, г. Бабушкин), «Ермаковское» и «Оленья речка» (Западный Саян), «Столбы» (отроги Восточного Саяна), «Ненастная» и Центральный рудник (Кузнецкий Алатау), Яйлю (республика Алтай).

Для определения стадии развития растительный материал фиксировался по общепринятым цитологическим методикам, готовились постоянные/временные

препараты, которые окрашивались с применением цитологических красителей (растворов гематоксилина, эозина, проционовых RS и 2RS) [Прозина, 1960; Паушева, 1986; Иванов, 1982]. Препараты анализировались при помощи микроскопа Микромед-2, определялись стадии развития генеративных почек, развивающихся микро- и мегастробилов, их начало, продолжительность и особенности.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что сроки развития могут варьировать в зависимости от локализации места произрастания и особенно значительно – от абсолютной высоты местности (табл. 1). Так, например, такой важный период, как пыление микростробилов в пределах одной горной системы может сдвигаться в высокогорных биоценозах в отдельные годы на 7-10 дней по сравнению с низкогорными. После опыления гаметофиты развиваются в течение 2-3 недель. Клетки женского гаметофита вокруг архегониев делятся, приводя к приросту ткани со стороны микропиле и архегонии становятся погруженными, в конце второй-третьей декад июня (16-18.06.97 - низкогорные биоценозы, 22.06.91 - высокогорные), клетка трубки дает начало пыльцевой трубке, которая прорастает через нуцеллус семяпочки к яйцеклетке.

В семяпочках, собранных в начале второй декады июня (13.06.97г., 13.06.98г.) рост пыльцевых трубок еще не наблюдался, а спермии видны с конца июня (22.06.91, побережье оз. Байкал) по начало июля (2.07.97, 5.07.95, низкогорье Восточного Саяна).

Установлены различия в отклике отдельных фенофаз на погодные условия. В частности, поздние этапы развития показали меньшую зависимость от суммы эффективных температур – оплодотворение практически повсеместно наблюдается в конце июня – начале июля, через 30-35 дней после опыления (в большинстве проанализированных препаратов – 30.06-1.07), сроки незначительно варьируют в разные годы и практически сразу же начинается проэмбриогенез. Отмечено, что в некоторых архегониях (при отсутствии роста пыльцевых трубок) клетки шейки сохраняют интактность вплоть до конца июня.

В процессе проэмбриогенеза (а также и последующего эмбриогенеза), также, как и при микро- и мегаспорогенезе, отмечены некоторые различия в календарных сроках прохождения процессов в различных частях горных систем и на разной абсолютной высоте, что может определяться температурными условиями. Тем не менее, развитие зародыша более или менее независимый от внешних условий процесс, развитие семени (зародыша) повсеместно завершается к концу третьей декады августа, однако шишки достаточно долго могут сохраняться на материнском дереве. В большинстве лесных экосистем они рассыпаются только в зимний период (февраль-март), что совпадает со сроками, приведенными для горных экосистем Салаира [Некрасова, Рябинков, 1978].

Исследования показали также и некоторую зависимость динамики развития, особенно в критические периоды, от состояния дерева. Так, на прохождение мейоза при микроспорогенезе – одного из наиболее подверженных влиянию внешних условий процессов, влияло физиологическое состояние деревьев (здоровые или усыхающие деревья, а также - привитые деревья) [Бажина, 1991; Бажина и др., 2007; Bazhina et al., 2011; Bazhina, 2014].

Биологические особенности древесных форм растений – продолжительность жизненного цикла, генетическая разнокачественность и эндогенная изменчивость популяций

обусловливают сложность их изучения [Мамаев, 1993]. Высокая степень варьирования получаемых показателей, наличие трудно учитываемых факторов, инерция в динамике развития затрудняют анализ и интерпретацию полученных данных.

Таблица 1. Фенология этапов эмбрионального развития, в скобках сумма температур

Стадия развития	Дата и сумма эффективных температур ($t_{\geq 5°C}$)	Местопроизрастания
Заложение примордиев микро- и мегастробилов	1.07 1993-1995 (247,1) 3-5.07 (255) 5.07.2019	среднегорье ЗС высокогорье ЗС, низко- и высокогорье ХД
Дифференциация почек	5-23.07.2019 (460,9)	среднегорье ЗС
Формирование кроющих и семенных чешуй	1-28.08.1995, 4.08.2019	низко- и высокогорье ХД, среднегорье ЗС
Формирование семязачатка	1.08	высокогорье ЗС
Мейоз микроспор	1-10.05 (40.8-47.8)	среднегорье ВС
Мейоз мегаспор	07-25.05.1995 (60,4)	
Развитие ПЗ	1-2 декады мая	
Опыление	(25.05-1.06, 72,0-267,0ºС) (1.06-14.06, 6,6-15,6ºС)	низко-, среднегорье хр. ХД, ВС, среднегорье ЗС высокогорье ЗС, ХД
Прорастание ПЗ	16-23.06.97 22.06.91	низкогорье ВС, ХД высокогорье ХД
Гаметогенез	22.06.91, 2.07.97, 5.07.95	побережье оз. Байкал (ХД), низкогорье ВС
Развитие ЖГ, в т.ч.: СВЯД	13-18.06.97 (293,7ºС) 13.06.98 (235,1 ºС) 2-22.06.92, 18.06.90 15-18.06.90	среднегорье ВС среднегорье ВС высокогорье ХД низко- и среднегорье ХД
Клеточный ЖГ, инициали архегониев, пенистая стадия	9-13.06.98 (197,6-235,1 ºС) 24.06.90	среднегорье ВС низко- и среднегорье ХД
Вакуолизированные архегонии	18.06-3.07.97 (331,3-460,9 ºС) 22.06-5.07.91, 27.06-5.07.90 26.06.91	среднегорье ВС низко- среднегорье и высокогорье ХД
Формирование яйцеклетки и БКК	23-27.06.97 (378,5-425,6 ºС) 22.06.91	среднегорье ВС высокогорье ХД
Зрелые архегонии	0.06.97-3.07.97 (451,3-460,9 ºС), 9-12.07.91	среднегорье ВС низко- и среднегорье ХД
Оплодотворение	29.06.91 – 2(5).07.95	низкогорье ВС, ХД, высокогорье ХД
Проэмбриогенез	30.06.97-3.07.97, 7.07.95 5.07.91, 1.07.92	низкогорье ВС низкогорье ХД
Эмбриогенез (глобула, торпеда)	1-15.07.97, более 460,9 ºС 19.07.92	низкогорье ВС низкогорье ВС
Развитие эмбрио	18-30.07.97, 19-27.07.92	низкогорье ВС
Деградация архегониев при отсутствии оплодотворения	3-9.07.97, 12-27.07.92 3.07.92	низкогорье ВС, низкогорье хр. ХД

Принятые сокращения: ВС – отроги Восточного Саяна, ХД – хр. ХамарДабан, ЗС – хребты Западного Саяна (Арадан, Ойский, Кулумыс); ПЗ – пыльцевые зерна, ЖГ – женский гаметофит, СВЯД – свободноядерный женский гаметофит, БКК – брюшная канальцевая клетка.

Решающая роль в формировании структурных особенностей и функций жизнедеятельности растений, безусловно, принадлежит климатическим факторам. Однако степень детерминации отдельных этапов онтогенеза может варьировать в зависимости от локальных и погодно-климатических условий года развития. Анализ динамики развития пихты сибирской показывает, что значительное варьирование показателя накопленного тепла на поздних этапах свидетельствует о меньшей степени детерминации этого процесса температурными условиями, чем начальные процессы развития (например, мейоз, распускание почек и пр.), и большем влиянии других факторов (возможно, влажности воздуха и пр.).

При установлении этапов онтогенеза необходимо учитывать и тот факт, что фенологические даты подвержены значительной погодичной изменчивости (которая возможна даже и в накопленных суммах эффективных температур). Так, при холодной затяжной весне сроки начала развития (в частности, мейоз при микроспорогенезе) сдвигаются на более поздний период, с более значительной суммой накопленных эффективных температур и лишь длительные наблюдения позволяют установить средние сроки сезонных явлений. А поскольку термостойкость формируется в процессе онтогенеза под влиянием специфических условий среды, то растения, выросшие в суровом климате, отличаются повышенной устойчивостью тканей к воздействию низких температур и наоборот [Мамаев и др., 1993]. Это положение необходимо учитывать при интродукции древесных растений и создании целевых (географических) культур [Лоскутов, 1991].

Необходимо отметить и видоспецифичность реакций хвойных на условия внешней среды. Исследования достаточно близкого по экологическим предпочтениям к пихте сибирской вида, иногда растущего в тех же биоценозах, – ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) демонстрируют его высокую устойчивость, в том числе и в интродукционных популяциях (привитые деревья) и даже в жестких условиях антропогенного загрязнения [Бажина и др., 2019-2022, Калашник и др., 2008]. Данный экспериментальный материал свидетельствует о правильности сделанного много лет назад предположения о генетической разнокачественности видов древесных растений по адаптационным способностям и специфике устойчивости различных видов к действию неблагоприятных климатических факторов (в данном случае – температур) [Мамаев и др., 1993].

Таким образом, настоящие исследования позволяют сделать следующие выводы:

1. Динамика развития генеративных структур пихты сибирской определяется преимущественно температурным фактором. При этом, чувствительность отдельных этапов развития у пихты сибирской различается, наиболее чувствительны ранние этапы – мейоз и развитие пыльцы, тогда как оплодотворение, эмбриогенез и развитие семени относительно независимые от внешних условий процессы. Оплодотворение наблюдается в сжатые сроки, независимо от условий произрастания.

2. В процессах генеративного развития отмечены некоторые различия в календарных сроках прохождения процессов, что может определяться локальными температурными условиями года развития. Развитие зародыша/семени – более или менее независимый от внешних условий процесс и, как правило, завершается к концу августа.

3. Проведенные исследования и, прежде всего, в интродукционных популяциях свидетельствуют о значительной сложности проблемы адаптации. Отклик хвойных растений на изменения условий в значительной степени видоспецифичен.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена в рамках базового проекта «Биоразнообразие лесов Сибири: эколого-динамический, генетико-селекционный, физико-химический и ресурсно-технологический аспекты» (2024–2026 гг.) FWES-2024-0028, на разных этапах поддерживалась грантами РФФИ и Красноярского фонда науки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бажина Е.В. Половая репродукция пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах бассейна озера Байкал. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Красноярск. 1997. 20 с.
2. Бажина Е.В., Квитко О.В., Муратова Е.Н. Мейоз при микроспорогенезе у пихты сибирской в условиях дендрария // Онтогенез. 2007. Т. 38. № 4. С. 299-306.
3. Бажина Е.В., Седаева М.И., Муратова Е.Н. Мейоз при микроспорогенезе у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях юга Средней Сибири // Онтогенез. 2019. Т. 50. № 3. С. 170–180. DOI: 10.1134/S0475145019030029
4. Бажина Е.В. Седаева М.И., Муратова Е. Н., Бажина Е.А. Особенности мейоза при микроспорогенезе у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) при интродукции // Ботанический журнал. 2020. Т. 105. № 12. С. 1207-1220. DOI: 10.31857/S000681362012011X
5. Бажина Е.В. Мегаспорогенез *Abies sibirica* (Pinaceae) в горах Южной Сибири // Ботанический журнал. 2021. Т. 106. № 6. С. 567-575. DOI: 10.31857/S000681362106003X
6. Батманов В.А., Куприянова М.К., Мухамединова Т.Н., Щенникова З.Г. Опыт применения интегрального и экометрического методов фенологических наблюдений в разных исследованиях. В кн.: Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Вост.-Сиб. изд-во, 1967. Вып. 1, с. 98–121.
7. Вопросы составления календарей природы / Под ред. Т.А. Прохненко. Красноярск: изд-во Краснояр. ун-та, 1986. 168 с.
8. Елагин И.Н., Лобанов А.И. Атлас-определитель фенологических фаз растений. М.: Наука. 1979. 96 с.
9. Иванов В.Б. Активные красители в биологии. М.: Наука, 1982. 224 с.
10. Ильиных Н.И. Почвы Кузнецкого Алатау. Красноярск, 1970. 165 с.
11. Калашник Н.А., Ясовиева С.М., Преснухина Л.П. Аномалии пыльцы хвойных видов деревьев при промышленном загрязнении на Южном Урале // Лесоведение. 2008. № 2. С. 33–40.
12. Кищенко Т.И. Рост и развитие аборигенных и интродуцированных видов семейства Pinaceae Lindl. в условиях Карелии. Петрозаводск, 2000. 211 с.
13. Климатический атлас СССР. М. Главное управление гидрометеорологической службы при совете министров СССР. Т. 1. М., 1960. 181 с.
14. Ладейщиков Н.П. Ороклиматическре расчленение бассейна оз. Байкал // Климатические ресурсы Байкала и его бассейна. – Новосибирск, 1976. С. 257–271.
15. Летопись природы России: фенология. Материалы I Межд. фенологической школы-семинара в Центрально-Лесном государственном природном биосф. Заповеднике, 13-17 августа 2018 г. Великие Луки. 2018. 224 с.
16. Лосев А. П. Практикум по агрометеорологическому обеспечению растениеводства. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат, 1994. 244 с.
17. Лоскутов Р.И. Интродукция древесных растений в южной части Сибири. Красноярск: ИЛиД СО РАН СССР, 1991. 189 с.

18. Мамаев С.А. Адаптация и изменчивость древесных растений в лесной зоне Евразии. Екатеринбург: Наука, 1993. 136 с.
19. Маценко А.Е. Пихты восточного полушария // Флора и систематика высших растений // Труды Бот. института им. В.Л. Комарова. М.- Л., Наука, 1964. Сер. 1. Вып. 13. С. 3–103.
20. Некрасова Т.П., Сакович Н.Г. Плодоношение пихты сибирской // Известия СО АН СССР. 1959. № 1. С. 130–135.
21. Некрасова Т.П. Морфогенез генеративных органов пихты сибирской // Известия СО РАН, 1970. № 10. Вып. 2. С. 35–41.
22. Некрасова Т.П. Влияние температуры воздуха на формирование пыльцы хвойных древесных пород // Лесоведение. 1976. № 6. С. 37−43.
23. Некрасова Т. П., Рябинков А. П. Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск, 1978. 150 с.
24. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1986. 304 с.
25. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 226 с.
26. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М., I960. 199 с.
27. Типы лесов гор Южной Сибири / В.Н. Смагин, С.А. Ильинская, Д.И. Назимова, И.Ф. Новосельцева, Ю.С. Чередникова. Новосибирск, Наука, 1980. 336 с.
28. Третьякова И.Н., Бажина Е.В. Жизнеспособность пыльцы пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах гор Южной Сибири // Экология. 1994. № 6. С. 20–28.
29. Третьякова И.Н., Бажина Е.В., Пахарькова Н.В., Сторожев В.Н. Состояние пихтово-кедровых лесов природного парка "Ергаки" и их флуоресцентная диагностика // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. XXV, № 3–4. С. 237–243.
30. Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests // Forest Ecology and Management. 2010. **259** (4): 660–684. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.09.001
31. Bazhina E.V., Kvitko O.V., Muratova E.N. Specific Features of Meiosis in the Siberian Fir *(Abies sibirica* Ledeb.) at the the V.N. Sukachev Institute of Forest Arboretum // Biodiversity Conservation. 2011. **20**: 415–428. DOI: 10.1007/s10531-010-9958-y
32. Bazhina E.V. *Abies sibirica* male reproductive cones developmental shift at introduction // Open Journal Ecology. 2014. **4** (6): 311–320. DOI: 10.4236/oje.2014.46029
33. DeSoto L., Cailleret M., Sterck F., Jansen S., Kramer K., Robert E.M.R., Aakala T., Amoroso M.M., Bigler C., Camarero J.J. et al. Low growth resilience to drought is related to future mortality risk in trees // Nature Communications. 2020. **11**: 545. DOI: 10.1038/s41467-020-14300-5
34. Gaussen H. Les Gymnospermes actuelles et fossiles // Travaux du Laboratoire Forestier de Toulouse. 1964. **2** (7). P 321–480.
35. Parfenova E.I., Tchebakova N.M., Soja A.J. Assessment landscape potential for human sustainability and attractiveness across Asian Russia in a warmer 21st century // *Environ. Res. Lett*. 2019. **14** (6): 065004. DOI: 10.1088/1748-9326/ab10a8
36. Shiyatov S.G., Terent'ev M.M., Fomin V.V., Zimmermann N.E. Altitudinal and horizontal shifts of the upper boundaries of open and closed forests in the Polar Urals in the 20th century // Russian Journal of Ecology. 2007. **38**. 223–227. DOI: 10.1134/S1067413607040017

37. Tchebakova N.M., Parfenova E.I., Soja A.J. The effects of climate, permafrost and fire on vegetation change in Siberia in a changing climate. Environ. Res. Lett. 2009, 4 (4): 045013. DOI: 10.1088/1748-9326/4/4/045013
38. Theurillat J.P., Guisan A. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review // Climatic Change. 2001. **50**: 77-109. DOI: 10.1023/A:1010632015572
39. Wesolowski T. Timing of bud burst and tree-leaf development in a multispecies temperate forest // Forest Ecology and Management, 2006. V. 237. P. 387-393.

Цитировать как
Бажина Е.В. Динамика генеративного развития пихты сибирской в горных лесных экосистемах южной Сибири // Экобиотех. 2025. Т. 8 № 1. С. 82-90. DOI: 10.31163/2618-964X/2025-8 EDN: RBWNLK

Cited as
Bazhina E.V. Dynamics of Siberian fir generative development in mountain forest ecosystems of Southern Siberia. *Ecobiotech.* 2025. V. 8 (1). P. 82-90. DOI: 10.31163/2618-964X/2025-8 EDN: RBWNLK (In Rus.)

Сведения об авторе

Елена Васильевна Бажина, к.б.н., Сибирский Федеральный университет, Красноярск, Россия / Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, ФИЦ «Красноярский научный центр Сибирского Отделения РАН», Красноярск, Россия. E-mail: bazhina09@list.ru, AuthorID: 94215, ORCID: 0000-0002-1369-2064

Information About the Author

Elena V. Bazhina, PhD in Biology, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia / Sukachev Institute of Forest SB RAS, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Centre of the Siberian Branch of Russian Academy of Science”, Krasnoyarsk, Russia. E-mail: bazhina09@list.ru, AuthorID: 94215, ORCID: 0000-0002-1369-2064