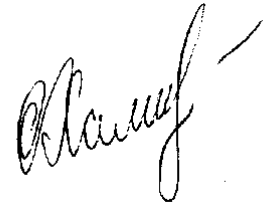


На правах рукописи



ХАМИТОВА СВЕТЛАНА МИХАЙЛОВНА

**ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ СОСНЫ КЕДРОВОЙ
СИБИРСКОЙ В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ
(НА ПРИМЕРЕ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ)**

06.03.01 – Лесные культуры, селекция, семеноводство

**АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата сельскохозяйственных наук**

Архангельск - 2012

Работа выполнена на кафедре лесного хозяйства ФГБОУ ВПО «Вологодская государственная молочнохозяйственная академия им. Н.В. Верещагина».

Научный руководитель: доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Бабич Николай Алексеевич

Официальные оппоненты: Бессчетнов Владимир Петрович, доктор биологических наук, профессор, декан факультета лесного хозяйства Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии

Коженкова Анна Альбертовна, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры лесных культур Московского государственного университета леса


Ведущая организация: ФБУ «Северный научно-исследовательский институт лесного хозяйства»

Защита диссертации состоится 17 мая 2012 года в 12⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 212.008.03 при ФГАО ВПО «Северный (Арктический) федеральный университет» по адресу: 163002 г.Архангельск, наб. Северной Двины, 17, главный корпус, ауд. 1228.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Северного (Арктического) федерального университета.

Автореферат разослан « » апреля 2012 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Клевцов Д.Н.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour), как ценная орехоносная порода уже несколько столетий успешно культивируется за пределами своего ареала. Интродукция вида лимитируется причинами организационного характера уже на стадии лесного семеноводства. Организация лесосеменного дела сосны сибирской на генетико-селекционной основе решается за счет создания постоянной лесосеменной базы. Использование в качестве исходного материала для селекции семян из местных интродукционных культур позволяет репродуцировать генофонд, максимально адаптированный к новым условиям среды. Особенности популяций, созданных за пределами ареала, существенно затрудняющими отбор, являются их ограниченность, немногочисленность представленных биотипов и изоляция, препятствующая свободному опылению.

Репродуктивная способность интродукционных насаждений определяет степень их акклиматизации и соответствия новым условиям существования. Отбор особей максимально продуцирующих всхожие семена позволяет в значительной мере сократить их расход и увеличить выход семян с единицы площади в лесных питомниках. Крупность семян, их полнотелость, являясь показателями посевных качеств, одновременно имеют селекционное значение, как товарные признаки кедрового ореха. В этой связи исследования особенностей репродукции вида в условиях интродукции являются актуальными.

Цель исследований заключается в комплексной оценке репродуктивной способности сосны сибирской в условиях интродукции с учетом связанных с ней морфологических признаков позволяющих осуществлять отбор ценных биотипов для создания высокоурожайных кедровников.

Достижение поставленной цели осуществлялось последовательным решением следующих **задач исследований:**

- анализ природно-климатических условий региона исследований;
- изучение изменчивости урожайности семенных деревьев и признаков, характеризующих ее структуру;
- определение посевных качеств семян, продуцируемых в регионе исследований;
- выявление маркерных коррелятивных признаков связанных с хозяйственно-ценными показателями, определяющими репродукционную способность.

Научная новизна. Исследованиями выявлена зависимость биометрических параметров шишек от типа апофиза семенной чешуи. Определена связь между крупностью семян и их нормальным развитием под фертильными чешуями и формой их апофиза. Выявлена низкая всхожесть семян, полученных из шишек с левой формой диссиметрии.

Практическая значимость. Материалы исследований могут быть использованы для совершенствования селекционного процесса при создании постоянной лесосеменной базы в регионе. Произведена оценка репродукционной способности отдельных деревьев с отбором высокопродуктивных экземпляров, семена которых могут быть использованы для дальнейшей интродукционной работы.

Обоснованность и достоверность результатов исследований базируются на обширном экспериментальном материале, обеспечивается реализацией общепринятых методик и обработки исходных данных с применением методов вариационной статистики, корреляционно-регрессионного и дисперсионного анализов с использованием современных компьютерных технологий.

Апробация работы и научные публикации. Основные положения, выносимые на защиту, рассматривались на ежегодных научно-практических конференциях ВГМХА (2008–2011), IX Всероссийской научно-технической конференции «Вузовская наука – региону» (2011), международной конференции «Опыт лесопользования в условиях Северо-Запада РФ и Фенноскандии» (2011). По материалам исследований опубликовано 9 статей, в том числе одна в периодическом издании по перечню ВАК России.

Личный вклад заключается в планировании программы и методики исследований, проведении наблюдений, сборе и обработке экспериментального материала в течение 2008–2011 гг. Выполнен анализ полученных материалов, сформулированы соответствующие выводы и разработаны практические рекомендации.

Структура и объем диссертации. Материалы диссертации изложены на 129 страницах, включающих 16 рисунков и 30 таблиц. Текстовая часть состоит из введения, общей и экспериментальной частей (5 глав), выводов и рекомендаций, двух приложений, списка литературных источников, включающего 202 наименования, в том числе 9 на иностранном языке.

Благодарности. Автор выражает благодарность доктору сельскохозяйственных наук Б. А. Мочалову за консультации методического характера.

1. ЕСТЕСТВЕННОИСТОРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Охарактеризованы территориально-географическое расположение, климатические особенности, рельеф, гидрологические и эдафические условия, формирующие лесорастительные особенности в пределах Вологодской области. Приведено исследование динамики лесного фонда. Отмечен вклад в изучение природы и продуктивности Вологодских лесов, их восстановления, и истории их эксплуатации ряда исследователей (Мелехов, Чертовской, Моисеев, 1966; Моисеев, Цехмистренко, Мальцев, Васю-

нин, Беляев, 1971; Нилов, 1971; Чертовский, Волосевич, 1971; Чибисов, Ипатов, 1971; Львов, 1971; Чупров, 1981, 1982; Редько, Бабич, 1994; Воробьев, 1999; Дружинин, 2005; Ипатов, 2008; Корчагов, 2010; Юричев, Неволлин, Евдокимов, 2011 и др.). Показано, что доля ценных хвойных пород неуклонно сокращается. Вместе с тем климатические условия региона вполне благоприятны для культивирования хвойных пород бореальной зоны. Предложено решать проблему увеличения биоразнообразия за счет интродукции.

2. СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА

Основные положения об эколого-биологической характеристике сосны сибирской изложены в работах многих авторов (Огиевский, 1949; Иванова, 1958; Орлов, Тарабрин, 1960; Ирошников, 1963; Хохрин, 1970; 1981; Дроздов, 1970; 2003; Непомилуева, 1972; Соколов, 1972; Бобров, 1972; Кирсанов, 1981; Крылов, Таланцев, Козакова, 1983; Спиридонов, 1988; Брынцев, 1991; 1997; 2002; Ипатов, 2011 и др.). Разнообразное хозяйственное использование вида, его большое экономическое значение указывают на целесообразность работ по его интродукции и селекции, учитывая биолого-экологические особенности и внутривидовое разнообразие.

К настоящему времени морфологическая и эколого-географическая изменчивость этой породы достаточно полно изучена в пределах ареала (Луганский, 1961; Матвеева, Буторова, 2000, Титов, 2004; Кулаков, 2004; Братилова, 2005; Кубрина, 2006; Карпухина, 2006; Калинин, 2007; Кичильдеев, 2007; Филимонова, 2007; Орошенко, 2009; Филимохин, 2009), проведен ряд исследований и в зоне интродукции (Коженкова, 1987; Брынцев, 1989; 2002; Грищенко, 1998).

На ранних стадиях онтогенеза выделяют формы по количеству, длине и форме семядолей и окраске гипокотилей у всходов, срокам образования боковых ветвей, способности образовывать в период вегетации второй прирост, количеству почек на центральном побеге (Матвеева, Буторова, 2000; Братилова, 2005).

У взрослых деревьев выражена изменчивость по цвету и трещиноватости коры, форме кроны, размерам почек и хвои, окраске пыльников, сексуализации, регулярности и интенсивности плодоношения (Луганский, 1961; Бех, Таран, 1979; Матвеева, Буторова, 2000; Титов, 2001; и др.).

Размеры спелых шишек и семян обусловлены как эндогенной, так и внутривидовой изменчивостью (Луганский, 1961; Ирошников, 1963; Овсянкин, 1978; Бех, Таран, 1979; Матвеева, Буторова, 2000). Выделены формы шишек по их крупности (Бех, Таран, 1979). Крупношишечные формы отличаются ускоренным развитием генеративных и вегетативных органов (Титов, 2005). Самые мелкие шишки формируются в высокогорьях и на северном пределе ареала. Перспективен отбор крупношишечных форм для дальнейшей селекционной работы (Дроздов 2003). По своей форме выде-

ляют шаровидные, яйцевидные, конусовидные и цилиндрические шишки. Отмечается, что в шишках цилиндрической формы масса семян на 20–30 % больше, чем в конусовидных той же длины (Матвеева, Буторова, 2000).

Шишки кедровых сосен отличаются характером апофиза семенной чешуи (Бех и др., 2009; Siepielski, Benkman, 2010). Подобная изменчивость, очевидно, имеет глубокие эволюционные корни, поскольку характерна практически для всех сосен (Царев, Тренин, 2003; Раевский, Мордась, 2006; Bannister, 1954; Christensen, 1987; Benkman et al, 2001; Mezquida, Benkman, 2010; Siepielski, Benkman, 2007; 2010). Выделяют плоский, бугорчатый и крючковатый тип апофиза (Луганский, 1961). Эндогенной изменчивости признака не отмечено, однако в лучших по условиям освещенности популяциях доля бугорчатых и крючковатых форм увеличивается (Бех и др., 2009).

По типу диссиметрии выделяют правые и левые изомеры шишек. В. А. Брынцевым (2011) на примере сосны обыкновенной было показано, что при ухудшении внешних условий отмечается элиминация левых изомеров. Автором также отмечается целесообразность исследований филлотаксиса для фенотипического анализа популяций, и предложена оригинальная методика его определения (Брынцев, 2004).

Вариация числа семян в шишке в пределах кроны отдельного растения и по годам репродукции не выражена (Ирошников, 1963; Некрасова, 1972), однако в верхней, более освещенной, части кроны количество семян в одной шишке, как правило, больше (Ларин, 1980). Выделены мало- и многосемянные формы (Титов, 1994).

Размеры семян колеблются от 7 до 14 мм по длине и от 5 до 10 мм по диаметру. Крупность семян является ценным селекционным признаком (Карпухина, 2006). Масса семян, окраса, энергия прорастания, всхожесть являются наследуемыми признаками. Масса 1000 штук семян изменяется от 100 до 400 г, в этой связи выделены мелко- и крупносемянные формы (Матвеева, Буторова 2000).

Таким образом, накопленный материал о внутривидовом разнообразии сосны кедровой сибирской указывает на необходимость систематизации имеющихся данных и раскрытия новых корреляционных связей морфологических признаков с селектируемыми признаками ценными для нужд лесного хозяйства, особенно в условиях интродукции.

Интродукционная популяция, формируется в условиях географической изоляции при ограниченной численности особей максимально адаптированных к новым лесорастительным условиям. Именно такие насаждения, созданные поколениями интродукторов – уникальные объекты лесокультурного наследия, И. И. Дроздов (2005) рекомендует к использованию в качестве основы для репродукции новых поколений искусственных кедровников.

Разведение сосны сибирской в нынешних границах Вологодской области до середины XX столетия было крайне ограничено, не смотря на близость к пределам его ареала. Тем не менее, на сегодняшний день сохранились прекрасные памятники интродукции вида: Катаевская и Петерьевская рощи в В.-Устюгском и Чагринская роща в Грязовецком районах (Хамитов, 2006; Ипатов, 2011).

Опыт культивирования сосны сибирской в условиях региона позволяет судить об отсутствии лимитирующих факторов успешности его интродукции. Основные причины некоторых неудач носят организационно-хозяйственный характер. В этой связи, следует учитывать теоретические положения и практический опыт, накопленный лесоводами в решении аспектов репродукции вида в условиях интродукции на генетико-селекционной платформе в Архангельской области (Орлов, Тарабрин, 1959, 1960; Орлов, 1972; Ипатов, 2005), Владимирской и Ярославской области (Дроздов, 1972), Тверской области (Брынцев, 2002), Республике Карелия (Андреев, 1977; Петров, 1972), Республике Коми (Филиппов, Ларин, 1979; Ларин, 1980), Московской области (Брынцев, Коженкова, 1991; Татарин, Дмитриев, 1991) и Ленинградской области (Игнатенко, 1972; Андронов, 1972; Овсянкин, 1978; Гиргидов, 1968), а также в условиях ареала (Пастухова, 2003; Титов, 2004; Кулаков, 2004; Попов, Казанцева, 2004; Кулаков, Пинаев, Гальцова, 2004).

3. ОБЪЕКТ, ОБЪЕМЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследований явились интродукционные культуры сосны сибирской. Для сравнения качественных характеристик урожая обследованы высокопродуктивные кедровники ареала вида. Для оценки особенностей семенной репродукции сосны кедровой сибирской были проведены предварительные полевые работы, заключающиеся в уточнении таксационной характеристики объектов исследования по общепринятым методикам для естественных и искусственных насаждений с учетом рекомендаций Н. П. Кобранова (1930), В. В. Огиевского, А. А. Хирова (1967), Е. Л. Маслакова, М. Ф. Мойко, И. А. Марковой, М. С. Ковалева (1978), а также А. Р. Родина и М. Д. Мерзленко (1983).

В исследуемых насаждениях были отобраны образцы шишек. Весовые параметры шишек и семян определяли в воздушно-сухом состоянии на лабораторных весах ВЛКТ-500 и Scout Pro SPU 402 с точностью до 0,01 г. Линейные показатели шишек и семян измеряли при помощи электронного штангенциркуля РИТ с точностью до 0,01 мм. Таким образом, определяли длину шишки, ее диаметр в самой широкой части, в средней части, верхней и нижней трети образца.

Форма шишек и апофиза определена в соответствии с методиками, описанными в литературных источниках (Луганский, 1691; Филимонова, 2007). При этом образцы регулярно сравнивали с иллюстративным матери-

алом. Для определения диссиметрии шишек использовали методику, предложенную П. Б. Юрасовым и А. И. Лобановым (2001).

Качество семян оценивалось по их средней массе, доброкачественности, жизнеспособности и технической всхожести после стратификации. Определение доброкачественности семян проводилось для предварительной оценки, отбраковки и анализа недоброкачественных семян с учетом ГОСТ 13056.8-97. Всхожесть семян определялась с учетом ГОСТ 13056.6-97 по методике разработанной и апробированной О. Ю. Храмовой (2010). Срок для определения технической всхожести семян сосны кедровой сибирской в опытных целях был увеличен в 2 раза по сравнению с максимальным по ГОСТу и составил 80 дней. Сроки проведения учетов прорастания семян были установлены также в соответствии с ГОСТом. Оставшиеся непроросшие семена были проанализированы на жизнеспособность в соответствии с ГОСТ 13056.7-93. В качестве субстрата применяли просеянный и прокаленный песок.

Статистическая обработка данных произведена общепринятыми методами вариационной статистики, корреляционно-регрессионного и дисперсионного анализов (Дворецкий, 1971; Доспехов, 1973; Гусев, 2002) с применением ПК в программах: Microsoft Excel 2003, Regre 1.8.

Сбор полевого материала осуществляли в течение трех лет (2008–2011 гг.). За данный период отобраны образцы (около 2000 шишек) на трех участках интродукционных культур в двух насаждениях в пределах ареала, у которых определены форма и тип апофиза семенной чешуи и изомерия навинчивания парастих. Приблизительно у 700 шишек определена масса и измерено более 2300 их линейных параметров. Из 645 шишек извлечены семена, подсчитано их количество и определена масса. Измерено более 1100 линейных признаков орешков. Для выявления всхожести семян в лабораторных условиях заложено 34 варианта опыта в 3-х кратной повторности (всего 102 повторности).

4. ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ШИШЕК НА ПРИЗНАКИ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

Реализация наследственных задатков в условиях интродукции характеризует степень акклиматизации вида или соответствие его климатическим условиям нового региона. Особое значение в этом аспекте имеют репродуктивные органы. Нормальное их развитие и достижение размеров характерных для ареала вида обеспечивают полноценное семеношение (Брынцев, 2002; Бабич, Залывская, Травникова, 2008; Чернов, Митрофанов, 2008). Существенными параметрами, характеризующими индивидуальную изменчивость кедра сибирского, являются морфометрические признаки шишек. Их масса и крупность являются признаками семенной продуктивности (Матвеева, Буторова 2000; 2003).

И. И. Дроздов (2003; 2005) отмечает, что успех лесной интродукции обусловлен генетическим разнообразием вида. При введении в культуру экзотов, искусственный отбор должен быть направлен на признаки, ради которых собственно интродуцируется вид, и на свойства обеспечивающие адаптацию к новым лесорастительным условиям. В этой связи автор указывает, что испытание интродуцентов следует обязательно ставить на генетико-селекционную основу.

Анализ изменчивости параметров шишек позволяет осуществлять отбор высокопродуктивных экземпляров. С этой целью нами исследованы образцы шишек интродукционной репродукции (Чагринская роща), отобранных с модельных деревьев. Средняя масса шишек между отдельными деревьями колеблется от $20,09 \pm 1,19$ г до $37,27 \pm 2,68$ г. Диаметр в средней части меняется в пределах от $3,62 \pm 0,04$ см до $4,63 \pm 0,11$ см. Диаметр в самой широкой части шишки варьируют от $3,91 \pm 0,06$ см до $4,88 \pm 0,11$ см. Имеются различия между деревьями и по длине шишек (от $4,67 \pm 0,15$ см до $7,18 \pm 0,43$ см).

Наименьшая изменчивость массы шишек у дерева под номером 77 ($C = 18,81$ %), а наибольшая у кедра №68 ($C = 39,54$ %). Диаметр в средней части шишек характеризуется минимальной вариацией у образцов, отобранных с дерева №115 ($C = 4,48$ %), в то время, как максимальной – с дерева № 118 ($C = 12,31$ %). Наибольший диаметр варьирует в пределах 4,92–9,79 % (деревья №113 и №80 соответственно). Наименьшая изменчивость длины шишек отмечается у модели №170 ($C = 8,10$ %), а максимальная – у №65 ($C = 21,74$ %). Средние по анализируемой выборке значения коэффициентов вариации составляют: масса шишек – 28,20 %, диаметр в средней части – 8,19 %, диаметр в самой широкой части – 7,51 %, длина – 14,16 %. Уровни эндогенной и индивидуальной изменчивости параметров шишек в целом сопоставимы (табл. 1).

Таблица 1 – Уровни эндогенной и внутривидовой изменчивости параметров шишек

Признак	Коэффициент изменчивости (C), %	
	эндогенной	индивидуальной
Масса	28,20	17,53
Диаметр в средней части	8,19	6,92
Максимальный диаметр	7,51	6,20
Длина	14,16	12,27

Существенные отличия по степени изменчивости на внутривидовом и эндогенном уровнях отмечено лишь по массе шишек (в воздушно-сухом состоянии). Наибольшая изменчивость по данному признаку отмечается в пределах кроны ($C = 28,20$ %), что на 38 % больше чем вариация между деревьями ($C = 17,53$ %). По остальным параметрам также выражено превышение уровня эндогенной изменчивости над индивидуальной, но

менее значительное (13–17 % от коэффициента вариации). Отметим, что уровни изменчивости линейных параметров и массы шишек кедра сибирского в исследуемой популяции в целом совпадают со шкалой С. А. Мамаева (1973).

Анализируемые параметры коррелируют между собой. Высокая связь отмечается между диаметром и массой шишек. Коэффициент корреляции веса шишек в воздушно-сухом состоянии и диаметром в максимально широком месте составил $0,87 \pm 0,05$, а с измеренным в средней части шишки – $0,83 \pm 0,01$. Длина коррелирует с массой шишек менее тесно, но вместе с тем, значительно ($r=0,62 \pm 0,13$). Длина также связана и максимальным диаметром ($r=0,58 \pm 0,14$). Достоверность перечисленных зависимостей доказана статистически. Недостовой оказалась лишь связь между диаметром в средней части шишки и ее длиной.

Количество семян, содержащихся в шишках, коррелирует с массой шишек ($r=0,64 \pm 0,12$). Деревья достаточно четко ранжируются по среднему содержанию развитых семян в шишках. Меньше всего орешков содержится в шишках дерева №112 (41 ± 4 шт.), а максимальное количество у модели №160 (91 ± 6 шт.). Внутри популяции отмечается средняя вариабельность признака по шкале Мамаева ($C = 15,36$ %). Эндогенная изменчивость C , % в анализируемой популяции по данному параметру варьирует в пределах 12,46–48,48 %, и в среднем составляет 28,41 %. В среднем по анализируемым моделям рожи в нормально развитых шишках репродукции 2010 года содержится 70 ± 2 шт. орешков.

Большинство морфометрических параметров в различные годы в целом остается постоянным. Особой стабильностью отличаются линейные признаки. Однако в различные годы семеношения существенно варьирует число формируемых в шишках семян.

Размеры и масса шишек в условиях интродукции не имеют резко выраженных отличий от образцов, отобранных в западно-сибирском кедровнике (Куларово) (табл. 2).

Таблица 2 – Размеры и масса шишек в условиях интродукции и ареала вида

Параметры шишек	Интродукционные культуры		Популяция	
	Чагино	Жерноково	Куларово	Ермаково
Ширина, см	$4,3 \pm 0,1$	$4,5 \pm 0,1$	$4,5 \pm 0,1$	$4,8 \pm 0,1$
Длина, см	$5,8 \pm 0,2$	$5,6 \pm 0,1$	$6,2 \pm 0,1$	$7,4 \pm 0,1$
Масса, г	$26,3 \pm 1,0$	$20,9 \pm 0,6$	$26,5 \pm 0,7$	$43,4 \pm 1,1$

Максимальные параметры характерны для зоны оптимума вида (Ермаково). Западно-сибирский припоселковый кедровник отличается несколько большей длиной шишек.

Как уже отмечалось выше, по своей форме (как тела вращения) у кедровых шишек выделяют четыре формы: округлую, яйцевидную, кониче-

скую и цилиндрическую. Выявление влияния формового разнообразия на морфометрические параметры шишек проведены нами на примере репродукции 2008 года Чагринской рощи (табл. 3).

Таблица 3 – Морфометрические показатели форм шишек

Морфометрические показатели	Форма шишек			
	округлая	яйцевидная	конусовидная	цилиндрическая
L, см	4,41±0,11	5,33±0,11	5,54±0,13	5,53±0,10
D _{1/2} , см	4,06±0,06	4,05±0,08	4,09±0,06	4,24±0,04
D _в , см	3,55±0,06	3,65±0,07	3,54±0,05	3,82±0,05
D _н , см	4,05±0,07	4,04±0,09	4,27±0,05	4,43±0,08
M _ш , г	15,16±0,89	18,89±0,92	21,02±0,79	22,88±0,81
N _{сем} , шт.	32±5	43±3	45±4	48±3
M _{сем} , г	8,87±2,04	9,42±0,86	10,70±0,84	12,73±0,85

Примечание: L – длина шишки, D_{1/2}, D_в, D_н – диаметры соответственно на середине, в верхней и нижней части, M_ш – масса шишки, N_{сем} – количество семян в шишке, M_{сем} – масса семян.

Учитывая, что геометрическая форма шишки предопределяет наличие выраженного утолщения в разных ее частях, нами проведены измерения диаметра в трех местах: верхней трети, нижней трети и в средней части шишек. Общей тенденцией является увеличение параметра от округлых к цилиндрическим. Так, например, если в средней части округлой шишки толщина составляет 4,06±0,06 см то по цилиндрическим величина параметра возрастает до 4,24±0,04 см. Отличие существенно статистически.

Геометрической особенностью форм шишек является то, что яйцевидные и округлые экземпляры имеют больший диаметр в средней своей части, в то время как конусовидные и цилиндрические – в нижней. На остальные морфометрические параметры шишек влияние формовой принадлежности более выражено (табл. 4).

Таблица 4 – Влияние формовой принадлежности шишек на их морфометрические параметры

Параметры	Дисперсия			Критерий Фишера F _ф (F ₀₅ = 2,8)	Показатель силы влияния $\eta^2 \pm m_{\eta}^2$
	SS _о	SS _ф	SS _с		
Длина	6586,20	2440,72	4145,47	20,61	0,37±0,02
Масса	3357,45	989,36	2368,09	14,62	0,29±0,02
Количество семян	15280,85	2212,03	13068,83	3,33	0,14±0,02

Форма шишек влияет на их длину и массу, количество и вес содержащихся в них семян. Характерно возрастание показателей в следующем ранжировании: округлые – яйцевидные – конусовидные – цилиндрические.

Образование большего количества семян в цилиндрических шишках, позволяет судить об их высокой селекционной ценности.

В этой связи особи, образующее значительное количество цилиндрических шишек, следует использовать в селекционной работе. Однако данный признак зависит от степени развития шишки.

По мнению многих авторов (Абатурова, 1978; Тренин, 2010; Bannister, 1954; Catling, 2005), форма семенной чешуи у многих видов семейства *Pinaceae* несет наибольший объем генетической информации, свойственной как самому виду, так и его внутривидовым формам, являясь надежным феном при установлении таксономического положения.

В анализируемых интродукционных культурах отмечено наличие всех форм шишек по типу апофиза.

В Чагринской роще (репродукция 2008 года) значительно чаще встречаются бугорчатые экземпляры ($p=0,53$). Сравнительно поровну плоских и крючковатых форм ($p_n=0,25$; $p_k=0,22$).

Для выявления адаптивного значения признака и его маркерной значимости для селекции на товарные показатели урожая нами произведен сравнительный анализ в разрезе форм (табл. 5).

Таблица 5 – Биометрическая характеристика шишек и семян в зависимости от типа апофиза семенной чешуи

Морфологический признак	Среднее значение показателя ($M \pm m$) в зависимости от формы апофиза чешуйки		
	плоский	бугорчатый	крючковатый
Длина шишек, см	4,9±0,2	5,4±0,1	5,4±0,1
Ширина шишек, см	4,2±0,1	4,2±0,1	4,0±0,1
Масса шишек, г	19,96±1,25	21,03±0,77	18,89±0,74
Количество семян в шишке, шт.	43±4	46±3	37±5
Масса семян в шишке, г	11,30±1,13	11,94±1,01	8,53±1,08

По своей длине образцы с плоским апофизом уступают бугорчатым и крючковатым в среднем на 8% ($t_\phi > t_{st}$). Данный показатель в значительной степени коррелирует с количеством образующихся семян ($r=0,58$) и их массой ($r=0,51$). Прослеживается тенденция уменьшения диаметра (параметр измерен в средней части шишки) от плоских (4,2±0,1 см) к крючковатым экземплярам (4,0±0,1 см). Различие по этому показателю не существенно только между плоскими и бугорчатыми формами ($t_\phi < t_{st}$). Отметим, что связь между диаметром шишек и количеством в них семян умеренная ($r=0,41$). По массе шишек достоверное различие на 5 %-ном уровне значимости наблюдается между бугорчатыми и крючковатыми шишками ($t_\phi=2,0 > t_{st}=1,96$). Бугорчатые в среднем весят 21,03±0,77 г, что на 11 % больше чем крючковатые (18,89±0,74г). В бугорчатых образцах (самых тяжелых) содержится 11,94±1,01 г семян, а в крючковатых – 8,53±1,08 г ($t_\phi=2,3 > t_{st}=2,0$). Повышенная масса семян в бугорчатых шишках обусловлена сравнительно большим их количеством.

В отобранных образцах было проанализировано процентное соотношение односемянных и двусемянных фертильных чешуек (трехсемянных обнаружено не было), в результате чего установили, что значительную долю составляют односемянные чешуи (55 %). В крючковатых шишках двусемянных чешуй 32 %, в плоских – 43, а в бугорчатых – 50 %. Коэффициент корреляции рангов (r), вычисленный по формуле Спирмена, составил 0,50.

Образуемые под односемянными чешуями орешки имеют несколько бóльшие размеры. В этом аспекте вполне адекватно сопряжение их ширины с процентом двусемянных чешуек. Коэффициент корреляции (r) по данным парам составляет $0,60 \pm 0,11$, что указывает на значительную обратную зависимость ширины семян от процента двусемянных чешуек. Именно этим явлением, называемым черезсемянницей, обусловлено и сравнительно большее содержание семян в бугорчатых шишках, в которых преобладают двусемянные чешуи и сравнительно большие размеры и масса орешков, образующихся в плоских шишках.

Превосходство бугорчатых шишек по структурным признакам урожая (количеству и массе семян), обусловлено большей встречаемостью среди них цилиндрических по своей форме экземпляров, характеризующихся крупными размерами. Коэффициент сопряженности Пирсона (0,36) между этими признаками указывает на наличие умеренной связи. Данная связь, очевидно, закреплена на генетическом уровне, и тип апофиза, не зависящий от степени развития шишки, может служить коррелятивным феном для диагностирования ценных наследственных форм.

Характер апофиза шишек сосны кедровой сибирской является важным маркерным признаком, определяющим потенциальную урожайность кедрового ореха, и может быть использован при проведении селекции вида на семенную продуктивность. Выявленные особенности содержания семян в шишках в сочетании с количеством последних определяют урожай кедрового ореха.

Ряд исследований указывает на наличие изменчивости урожайности популяций и отдельных особей внутри их по годам наблюдений (Бех и др. 2009, Храмова, 2010). Нами проанализировано количество шишек, образуемых на одном дереве в пределах интродукционной популяции (репродукции 2008 года), для выявления обильно плодоносящих особей. В среднем на одном плодоносящем кедре образуется 85 шишек (26–165 шт.). Таким образом, с одного дерева в интродукционных культурах можно заготовить 1,2 кг ореха (0,3–2,4 кг).

5. ВЛИЯНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА ШИШЕК НА КАЧЕСТВО ФОРМИРУЕМЫХ В НИХ СЕМЯН

Посевные качества семян – это совокупность признаков, характеризующих пригодность лесных семян для посева (ГОСТ Р 51173–98). Образование семян годных к посеву в условиях интродукции – показатель уровня

их акклиматизации и соответствия почвенно-климатическим условиям района культивирования.

Варьирование веса одного орешка как между отдельными шишками одного растения, так и между деревьями в популяции практически одинаково. В первом случае коэффициент изменчивости (С) достигает 13,35 %, а во втором несколько меньше – 13,07 %. Оба показателя характерны для флуктуации данного параметра по шкале С. А. Мамаева (1973), соответствуя среднему уровню. Эндогенная изменчивость несколько выше внутрипопуляционной по причине варьирования массы семян, развивающихся под односемянными чешуйками между отдельными шишками внутри одного дерева. Коэффициент изменчивости в этом случае составляет 15,70 %, при том, что между деревьями лишь 12,1 0%.

Масса одного орешка снижается от плоской ($0,270 \pm 0,015$ г) к крючковатой форме ($0,237 \pm 0,016$ г), однако существенность различия статистически не достоверна ($t_{\text{ф}} < t_{\text{ст}}$). Длина семян увеличивается от крючковатых ($11,34 \pm 0,31$ мм) к плоским ($11,85 \pm 0,28$ мм) экземплярам, а ширина, наоборот, уменьшается от $8,09 \pm 0,14$ мм до $7,90 \pm 0,27$ мм, соответственно. К сожалению, достоверность различия линейных параметров семян статистически не существенна, однако соотношение ширины семян к их длине (коэффициент формы) у бугорчатых ($0,71 \pm 0,01$) и крючковатых ($0,72 \pm 0,01$) достоверно больше, чем у плоских ($0,67 \pm 0,01$).

Недостоверным оказалось и различие массы семени и между шишками в зависимости от изомерии навинчивания генетической спирали. Однако, семена из левых шишек имеют несколько меньшую массу ($0,226 \pm 0,014$ г), в то время как вес орешков в правых экземплярах составил $0,257 \pm 0,010$ г.

Физиологической особенностью семян кедра сибирского является глубокий семенной покой. В этой связи для определения посевных качеств семян в лесокультурном производстве принято использовать показатель их жизнеспособности, устанавливаемый по ГОСТ 13056.7–93. В научных исследованиях оперируют показателем абсолютной всхожести, т. е. отношением проросших за установленный срок семян к числу полнозернистых, выраженным в процентах (Храмова, 2010). Поэтому, существенным параметром, определяющим посевные качества семян, является их полнозернистость. Считается, что процент пустых семян кедра сибирского определяется генетическими особенностями деревьев (Крылов, Таланцев, Козакова, 1983).

Определенных закономерностей по формированию полнозернистых семян в разрезе диссимметрических форм обнаружено не было. Полнозернистость в целом варьирует от 72 до 100 %. При этом полнозернистость левых форм ($86,6 \pm 2,2$ %) практически равна полнозернистости правых ($85,4 \pm 3,9$ %), поскольку статистически существенного отличия не обнаружено. Двухфакторный дисперсионный анализ также подтверждает отсутствие влияния изменчивости по данному параметру на полнозернистость семян (табл. 6).

Таблица 6 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния индивидуальных особенностей деревьев и форм шишек по диссиметрии на полнозернистость семян

Источник вариации	SS	df	MS	Критерий Фишера	
				F _ф	F _{крит.}
Между деревьями	2537,37	9	281,93	44,45	2,46
Между формами по диссиметрии	42,47	2	21,23	0,74	3,55
Погрешность	1027,53	18	57,09		
Итого	3607,37	29			

Критерий Фишера для вариации признака между формами по диссиметрии существенно ниже его теоретического значения ($F_{\text{ф}} = 0,74 < F_{\text{крит.}} = 3,55$), соответственно, предположение о наличии связи дисперсионным анализом не подтверждается. Для вариации полнозернистости между отдельными деревьями, наоборот, отмечается определенное сопряжение, поскольку расчетное значение критерия Фишера значительно выше критического ($F_{\text{ф}} = 44,45 > F_{\text{крит.}} = 2,46$).

Сила влияния индивидуальных наследственных свойств деревьев на образование полнозернистых семян достигает $0,70 \pm 0,02$. Корреляционное отношение (η) в этом случае составляет 0,83 и указывает на высокую зависимость показателя.

Всхожесть семян, как основной показатель их качества для лесокультурного производства, является результатом условий опыления макростробил и сложных процессов, протекающих в период их созревания. Для анализа абсолютной всхожести нами были отобраны образцы семян с модельных деревьев, прошедшие процесс флотации. В постановке данного эксперимента мы преследовали цель установить долю влияния наследственных свойств семенных деревьев на всхожесть семян и выявить ценные биотипы по данному признаку.

Вполне ожидаемым результатом явилась высокая генетическая обусловленность показателя (табл. 7), выявленная путем стандартного сравнения дисперсий генетически гетерогенной и генетически однородной выборки (Роне, 1980).

Таблица 7 – Результаты дисперсионного анализа всхожести семян

Источник вариации	SS	df	MS	F	F _{крит.}
Факториальная	6690,54	23	290,89	2,74	1,76
Межгрупповая	5099,33	48	106,24		
Общая	11789,88	71	166,05		

Коэффициент наследуемости всхожести семян в широком смысле (H^2) как мерило генетически обусловленной в общей фенотипической изменчивости в данном случае достигает 0,57 ($F_{\text{ф}} > F_{\text{крит.}}$). Следует отметить, что наследуемость биометрических признаков обычно значительно выше, что обусловлено меньшим их варьированием.

Таким образом, относительно высокая генетическая предопределенность признака, позволяет осуществлять эффективный отбор особей продуцирующих высоко всхожие семена, что в условиях интродукции, при их дефиците, крайне актуально. Кроме того, высокая всхожесть семян указывает на существование у растения адаптивных свойств, и, следовательно, предопределяет приоритет его репродукции в дальнейшей селекционной работе. Рациональным методом отбора является предварительное выявление селекционного дифференциала. Однако ограниченность анализируемой популяции не позволяет осуществлять интенсивный отбор особей ввиду возможности инбридинга и накопления летальных аллелей в последующих поколениях. Вместе с тем, сама ограниченность популяции требует выявления особей с высокой общей комбинационной способностью.

Средняя абсолютная всхожесть семян в опыте составила 18 %. Между тем у дерева №119 этот показатель достигает 37 %, т. е. на 106 % выше среднего. Растения, продуцирующие семена, всхожесть которых достоверно превышает среднее по насаждению ($НСР_{05} = 4\%$), мы отнесли к первой группе. В общей сложности из 24 особей, включенных в эксперимент, подобным свойством обладают девять экземпляров, что составляет 38 %. Напротив, у дерева №111 всхожесть семян составила 2 %, т. е. 11 % от среднего. Условную группу деревьев со всхожестью ниже средней составляют 12 особей (50 % от общего количества). Возможным объяснением представительности данной группы является накопление леталей при перекрестном опылении в малочисленной популяции.

Диссиметрия навинчивания чешуй также влияет на всхожесть семян (табл. 8). Для анализа были отобраны образцы шишек с левым и правым типом парастих с каждого отдельного дерева. После извлечения семян создавались три экспериментальные партии: из правых, левых шишек и смешанный образец, состоящий из равного количества семян из левых и правых форм.

Таблица 8 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния наследственных свойств на всхожесть семян с учетом изомерии шишек

Источник вариации	SS	df	MS	Критерий Фишера	
				F	F _{крит.}
Между деревьями	1026,03	9	114,00	16,91	2,46
Между формами по диссиметрии	683,27	2	341,63	11,26	3,55
Погрешность	1092,07	18	60,67		
Итого	2801,37	29			

Расчетное значение критерия Фишера для обоих источников вариации выше табличного на 5 %-ом уровне значимости, что указывает на существенность обоих изучаемых факторов. Доля влияния происхождения семян составила 37 % ($\eta^2 = 0,37 \pm 0,05$). Следовательно, корреляционное отношение (η) в данном случае достигает 0,61 и указывает на значительную

зависимость показателя. В меньшей степени (24 %) всхожесть семян обусловлена способом сортировки по диссиметрии ($\eta^2 = 0,24 \pm 0,06$). Теснота связи всхожести и способа сортировки в этом опыте умеренная ($r=0,49$). Наглядно соотношение абсолютной всхожести семян левых и правых форм показано на рисунке 1.

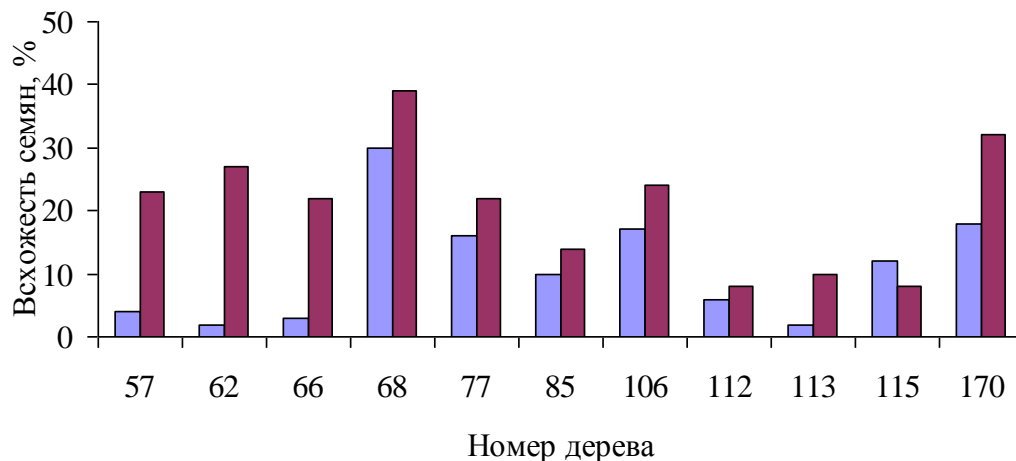


Рис. 1. Соотношение всхожести семян левых (■) и правых (■) форм шишек

Правые формы шишек в значительной степени превосходят по всхожести семян левые. Лишь у кедра №115 всхожесть семян из шишек с правосторонним накручиванием парастих несколько ниже, чем у левосторонних экземпляров.

В. А. Брынцев (2004) указывает на значимость изучения явления филлотаксиса шишек. Исследования автора показывают, что количество реализуемых растениями типов филлотаксиса отличается у деревьев, выросших в разных условиях, в том числе в пределах территориального распределения внутри ареала и при интродукции. Это характерно и для изомерии. При ухудшении условий существования наблюдается элиминация левых изомеров (Брынцев, 2011). В. А. Гришенков (1998) также отмечает, что в более хороших лесорастительных условиях долевое участие левых по филлотаксису особей кедра несколько выше, чем в борových, в которых они составляют лишь треть популяции.

Наши данные вполне согласуются с этими наблюдениями. Элиминация левых изомеров в опыте, возможно, связана с более низкой степенью готовности семян из левых шишек к посеву после стратификации.

ВЫВОДЫ И РЕКОМЕНДАЦИИ

На основании проведенных исследований следует заключить:

1. В интродукционных культурах сосны кедровой сибирской выражена изменчивость семеносящих растений по размерам, массе, форме шишек, типу апофиза семенных чешуй, количеству и массе образующихся в них семян.

2. Форма шишек предопределяет ее размеры, массу и число формируемых в них орешков. Указанные показатели возрастают в следующем ранжировании: округлые – яйцевидные – конусовидные – цилиндрические.

3. Тип апофиза семенной чешуи связан с крупностью шишек, количеством и массой содержащихся в них семян. Превосходство бугорчатых шишек по структурным признакам урожая (количеству и массе содержащихся в них семян) обусловлено большей встречаемостью среди них цилиндрических по форме экземпляров, характеризующихся крупными размерами и большим процентом двусемянных чешуек.

4. Масса одного орешка и его длина имеют тенденцию увеличения от крючковатых к плоской форме шишек, а ширина, наоборот, к уменьшению.

5. Сила влияния индивидуальных наследственных свойств деревьев на образование полнозернистых семян составляет $0,70 \pm 0,02$. Корреляционное отношение ($\eta = 0,83$) указывает на высокую зависимость показателя.

6. Коэффициент наследуемости всхожести семян в широком смысле (H^2), достигает $0,57$ ($F_{\phi} > F_{\text{крит}}$).

7. Правые формы шишек в значительной степени превосходят по всхожести семян левые. В общей фенотипической дисперсии всхожесть семян на 24 % обусловлена способом сортировки по диссиметрии ($\eta^2 = 0,24 \pm 0,06$).

Для формирования местной постоянной лесосеменной базы и организации ее на генетико-селекционной основе рекомендуется:

1. Для создания насаждений орехоносного целевого назначения осуществлять селекционный отбор среди особей, образующих шишки с бугорчатой формой апофиза.

2. При сборе лесосеменного сырья сортировать шишки по типу диссиметрии навинчивания генетической спирали, отдавая предпочтение правым изомерам.

3. Чагринская кедровая роща может являться источником селекционно-ценных семян. Наиболее предпочтительно в качестве семенных по показателям семенной продуктивности использовать деревья № 62; 66; 111; 114; 115, а по качеству семян № 68; 75; 118; 160 как образующие наиболее крупные и всхожие семена. Приведенные данные являются предварительными, а наследственные свойства отдельных биотипов должны быть проверены в испытательных культурах.

Список публикаций по теме диссертации:

1. Хамитов, Р. С. Плодоношение кедра сибирского в Чагринской кедровой роще / Р. С. Хамитов, **С. М. Хамитова** // Аграрная наука – сельскому производству. Том 3. Биологические науки: Сб. трудов ВГМХА по результатам научно-практической конференции, посвященной 97-летию академии. – Вологда – Молочное: ИЦ ВГМХА, 2008. – С. 44–45.

2. Хамитов, Р. С. Изучение полиморфизма древесных растений на примере изменчивости кедра сибирского по форме семенной чешуи / Р. С. Хамитов, **С. М. Хамитова** // Инновационные процессы в образовании: сборник статей научно-методической конференции. – Вологда – Молочное: ИЦ ВГМХА, 2010. – С. 178–180.

3. Хамитов, Р. С. Влияние естественного возобновления ели на рост культур кедра / Р. С. Хамитов, Ю. М. Авдеев, **С. М. Хамитова**, В. Воробьев // Перспективные направления растениеводства и лесного дела на Северо-Западе России: сборник трудов. – Вологда – Молочное: ИЦ ВГМХА, 2011. – С. 68–72.

4. Хамитов, Р. С. Использование биометрических показателей семенных деревьев при формировании постоянного лесосеменного участка кедра сибирского / Р. С. Хамитов, Ю. М. Авдеев, **С. М. Хамитова**, В. Воробьев // Перспективные направления растениеводства и лесного дела на Северо-Западе России: сборник трудов. – Вологда – Молочное: ИЦ ВГМХА, 2011. – С. 72–76.

5. Хамитов, Р. С. Аспекты методики фенетического анализа экологических популяций *Pinus sibirica* по форме семенной чешуи / Р. С. Хамитов, Ю. М. Авдеев, **С. М. Хамитова**, В. Н. Воробьев // Вузовская наука – региону: материалы девятой всероссийской научно-технической конференции. – Вологда: ВоГТУ, 2011. – Т. 1. – С. 329–331.

6. **Хамитова, С. М.** Разнообразие *Pinus sibirica* по типу апофиза шишек в культурах Грязовецкого района / С. М. Хамитова, Р. С. Хамитов, Ю. М. Авдеев, В. Н. Воробьев // Наука и инновационные процессы в АПК. Том 3. Биологические науки: Сб. трудов ВГМХА по результатам научно-практической конференции, посвященной 100-летию академии. – Вологда – Молочное: ИЦ ВГМХА, 2011. – С. 81–83.

7. Хамитов, Р. С. Использование биометрических показателей при формировании семенных участков кедра сибирского / Р. С. Хамитов, Ю. М. Авдеев, **С. М. Хамитова**, В. Н. Воробьев // Опыт лесопользования в условиях Северо-Запада РФ и Фенноскандии: материалы международной научно-технической конференции, посвященной 60-летию лесоинженерного факультета ПетрГУ. – Петрозаводск, 2011. – С. 92.

8. Хамитов, Р. С. Эффективность отбора кедра сибирского на семенных участках по высоте / Р. С. Хамитов, Ю. М. Авдеев, **С. М. Хамитова**, В. Н. Воробьев // Опыт лесопользования в условиях Северо-Запада РФ и Фенноскандии: материалы международной научно-технической конференции, посвященной 60-летию лесоинженерного факультета ПетрГУ. – Петрозаводск, 2011. – С. 93.

9. **Хамитова, С. М.** Влияние типа апофиза шишек сосны кедровой сибирской на формирование в них семян / С. М. Хамитова, Р. С. Хамитов // Вестник МГУЛ. – Лесной вестник. – 2010. – №3. – С. 134–135.

Заказ № 40 –Р. Тираж 100 экз. Подписано в печать 09.04.2012 г.
ИЦ ВГМХА 160555, г. Вологда, с. Молочное, ул. Емельянова, 1