

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ РАЗНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ

Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск
660036, Академгородок, факс: (3912) 49-46-25, e-mail: selection@forest.academ.ru

Обобщены результаты исследований морфологических признаков и семян в 30-летних географических культурах. Выявлено влияние условий роста на параметры шишек и посевные качества семян разных климатипов. У одних и тех же климатипов, испытываемых на песчаной и темно-серой лесной почве, наблюдаются существенные различия в параметрах шишек и массе семян. Показаны соотношения цветосеменных форм у климатипов и их посевные характеристики. Выявлено, что большая доля черных и темнокоричневых форм наблюдается в основном у сосны северного происхождения. Показана связь веса семян с географической широтой места происхождения климатипов.

The study results of morphological traits and seeds in 30-years old provenance trial were generalized. The influence of growth conditions on cones parameters and seeds sowing qualities of different climatypes was revealed. Between climatypes on sandy soil and the same on dark-grey forest soil there are significant differences in cones parameters and seed mass. The relation of color-seed forms of climatypes and sowing characteristics was shown. It was revealed that bigger part of black and deep-brown is observed generally for pine of northern origin. The relation of seed weight and geographical latitude of the climatypes origin place was shown.

ВВЕДЕНИЕ

Многие морфологические признаки генеративных органов сосны обыкновенной положены в основу выделения внутривидовых таксонов и форм, используются при изучении изменчивости и генотипического состава популяций [13, 21, 23]. Особое внимание исследователи уделяют размерам, массе, строению, окраске женских шишек и семян. Детальные исследования этих признаков в природных популяциях проведены на Урале [8, 14], в Казахстане [11, 19], ленточных борах Обь-Иртышского междуречья [2, 13, 15], Южно-Обском бассейне [9], Минусинской лесостепи [17, 18], Забайкалье [7], Приангарье [4], Приобских борах Алтая [16]. Исследованные сосновые насаждения различаются по возрасту и условиям произрастания, и поэтому провести сравнительный анализ часто не представляется возможным. Изучение географической изменчивости морфологических признаков посредством географических культур дает возможность более объективно оценить внутривидовую дифференциацию, выявить связи между морфологией генеративных органов и такими хозяйственно-ценными признаками климатипов, как быстрота роста, качество ствола, устойчивость к патогенам и урожайность. Цель данной работы – провести сравнительный анализ некоторых морфологических признаков генеративных органов у разных происхождений сосны обыкновенной в географических культурах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований являются 30-летние географические культуры сосны обыкновенной, рас-

тущие на песчаной (тип леса сосняк толокнянковый) и темно-серой лесной (тип леса сосняк разнотравный) почвах в Приангарье (Богучанский лесхоз Красноярского края). В географических культурах испытывается 84 климатических экотипа (климатипа) сосны обыкновенной, места происхождений которых находятся в пределах от 50°10' до 69°40' с.ш. и от 26°28' до 138° 00' в.д. В эксперименте климатипы представляют четыре подвида (географические расы) сосны обыкновенной [11]: сосна северная, или лапландская (*P. sylvestris subsp. lapponica* Fries); сосна обыкновенная лесная (*P. sylvestris subsp. sylvestris* L.); сосна сибирская (*P. sylvestris subsp. sibirica* Ledeb.); сосна кулундинская, или степная (*P. sylvestris subsp. kulundensis* Sukaczew). Таксационные характеристики потомств сосны разного географического происхождения различаются между собой в пределах каждого экспериментального участка и существенно различаются между участками. В возрасте 30 лет средняя высота климатипов на песчаной почве варьирует от 2,9 до 6,6 м, на темно-серой лесной от 8,1 до 12,8 м. Средний диаметр – на песчаной почве от 2,9 до 8 см, на темно-серой лесной от 8,1 до 18,7 см [5, 6].

С 25-летнего возраста в географических культурах ведутся наблюдения за числом, размерами, формой, окраской шишек и семян с использованием наиболее распространенных методик [8, 13, 18.] и собственных методических разработок [4]. Методом рентгенографии проводятся исследования посевных качеств семян: полнотелости, всхожести, энергии прорастания [20]. Сбор материала проводился с 10-20 деревьев в связи с тем, что в возрасте 25 – 30 лет в географических культурах наблюдался не массовый характер цветения и семеношения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Размеры шишек. Проведенные ранее исследования морфологических признаков шишек в природных популяциях Приангарья (Дзержинский, Манзенский, Богучанский, Тангуйский лесхозы) показали, что коэффициент изменчивости длины шишек варьирует в пределах 10-17 %, а ширины- 12-16 %. В каждой популяции выделяются формы с мелкими (менее 32,5 мм), средними (от 32,6 до 42,1 мм), крупными (более 42,2 мм) шишками. Мелкошишечная форма имеется во всех возрастных группах деревьев, но при этом наблюдается определенная закономерность в ее встречаемости. В сосняках VI – IX классов возраста представительство форм довольно близкое, во всех насаждениях преобладают деревья со средним значением признака. Более четко изменение в представительстве форм прослеживается в крайних возрастных группах: в насаждениях IV класса возраста значительно более высокое число крупношишечных форм, чем в насаждениях

XI класса возраста, обратная связь наблюдается в представительстве мелкошишечной формы.

Выявлена связь размеров шишек с условиями произрастания, например, в лишайниковом типе леса Богучанского лесхоза преобладают деревья с мелкими шишками (61%), доля же крупношишечной формы составила лишь 4%. В осочково-разнотравном сосняке встречаемость мелкошишечной значительно ниже (28%), а участие крупношишечной формы увеличивается до 12%. Средняя длина шишек в отдельных популяциях Приангарья варьирует от 33,2 до 42,7 мм при индивидуальной изменчивости у особей от 25 до 50 мм. В северной части Ангаро-Енисейского региона наблюдаются меньшие размеры шишек, чем в южной. Например, в сосняках Приангарья и левобережья Енисея (Большемуртинский район) средняя длина шишек составляет 43-47 мм, ширина – 17-24 мм, в сосняках Сымско-Касского района и Енисейского края длина – 33-37 мм, ширина 12-20 мм.

Таблица 1 - Параметры шишек разных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья

Название климатипа (лесхоз, область, край, республика)	Тип почвы	Год семено- шения	Длина		Ширина		Форма
			X± m, мм	V, %	X± m, мм	V, %	
Кандалакшский, Мурманская	темно-серая лесная	2001	38,8±1,09	9	20,9±0,78	12	0,51
	песчаная	2001	28,2±1,16	13	15,4±0,73	15	0,55
Туруханский, Красноярский	темно-серая лесная	2002	39,8±1,76	14	20,1±0,59	9	0,51
	песчаная	2001	30,5±1,06	11	15,4±0,66	14	0,50
Северо-Енисейский, Красноярский	темно-серая лесная	2001	38,1±0,99	9	19,9±0,77	13	0,52
	песчаная	2001	40,8±1,33	11	21,3±0,64	10	0,52
	темно-серая лесная	2001	32,3±1,62	16	20,7±0,62	9	0,64
	песчаная	2001	32,3±1,62	16	20,7±0,62	9	0,64
Богучанский, Красноярский	темно-серая лесная	2000	40,9±1,22	10	22,2±0,88	14	0,54
	темно-серая лесная	2001	40,8±1,84	10	22,2±0,77	8	0,54
Балгазынский, Тыва	темно-серая лесная	2002	41,6±2,10	12	19,7±0,80	10	0,47
	темно-серая лесная	1999	43,5±1,27	10	18,9±0,70	9	0,43
Боровлянский, Алтайский	темно-серая лесная	2002	44,7±1,06	8	22,1±0,57	8	0,49
	темно-серая лесная	2002	43,1±1,26	9	20,2±0,50	8	0,47

В географических культурах сосна разного происхождения имеет одинаковый возраст, и это является большим преимуществом при изучении параметров органов, меняющихся в онтогенезе вида. Результаты изучения морфологии генеративных органов в географических культурах на разных экофонах согласуются с результатами исследований в природных ценопопуляциях региона и подтверждают существенное влияние условий произрастания на размеры шишек (табл. 1). Так, например, на песчаной почве у сосны кандалакшского климатипа средняя длина шишек в урожае 2001 года составляет 28,2±1,16 мм, на темно-серой лесной почве, в урожае этого же года – 38,8±1,09 мм, у северо-енисейского соответственно: 32,3±1,62 и 40,8±1,33 мм, туруханского – 30,5±1,06 и 38,1±0,99 мм. Различия между участ-

ками по длине шишек достоверны ($t_{\phi} > t_{st}$ при $P=0,01$).

В пределах участка наиболее мелкие по размеру шишки (длина – 34,9-41,0 мм, ширина – 19-21,5 мм) наблюдаются в урожаях разных лет у климатипов из северной и средней тайги (печенгский - №1, кандалакшский - №2, плесецкий - №3, пинежский - №5, пряжинский - №7, сортовальский - №8, пудожский - №9, туруханский - №79) (рис. 1). Наиболее крупные шишки (длина более 41 мм) характерны для сосны из лесостепных и южно-таежных районов Поволжья, Урала и Сибири (мелекесский - №21, тавдинский - №30, курганский - №31, канский - №78, ракицкий - №40, боровлянский - №73, балгазынский - №48). Различия между северными и южными климатипами в основном достоверны, так, например, между канда-

лакшским и балгазынским – при $P=0,05$, между туруханским и балгазынским, печенгским и балгазынским, якутским и раkitовским – при $P=0,01$,

Ширина шишек имеет наибольшую величину у кандалакшского ($21,5 \pm 0,9$), тавдинского ($21,5 \pm 0,4$), северо-енисейского ($22,2 \pm 0,88$), вихоревского ($22,1 \pm 0,69$), аянского ($22 \pm 0,7$) и короткеросского ($23 \pm 1,0$) климатипов. Меньшее значение ширины шишек наблюдается у городецкого ($18,9 \pm 0,5$), костромского ($17,7 \pm 0,66$), никольского ($18,5 \pm 0,64$), слободского ($18,7 \pm 0,54$), проспихинского ($18,8 \pm 0,42$), чемальского ($17,4 \pm 0,65$), эльвасского ($17,7 \pm 0,72$) и сурского ($18,7 \pm 0,76$). Различия достоверны между аяньским и городецким, аянь-

ским и ковровским при $P=0,01$, аяньским и туруханским при $P=0,05$.

Анализ формы шишек показал, что наиболее округлые шишки наблюдаются у северных климатипов: кандалакшского (0,55), пряжинского (0,56), северо-енисейского (0,54) и короткеросского (0,56), а наиболее вытянутая – у южных: раkitовского (0,47), чемальского (0,48), боровлянского и балгазынского (0,43-0,49). Различия между северными и южными (кандалакшским и балгазынским) климатипами достоверны при $P=0,001$, кандалакшским и боровляньским – $P=0,01$, енисейским и балгазыньским – $P=0,01$, енисейским и боровляньским – $P=0,05$.

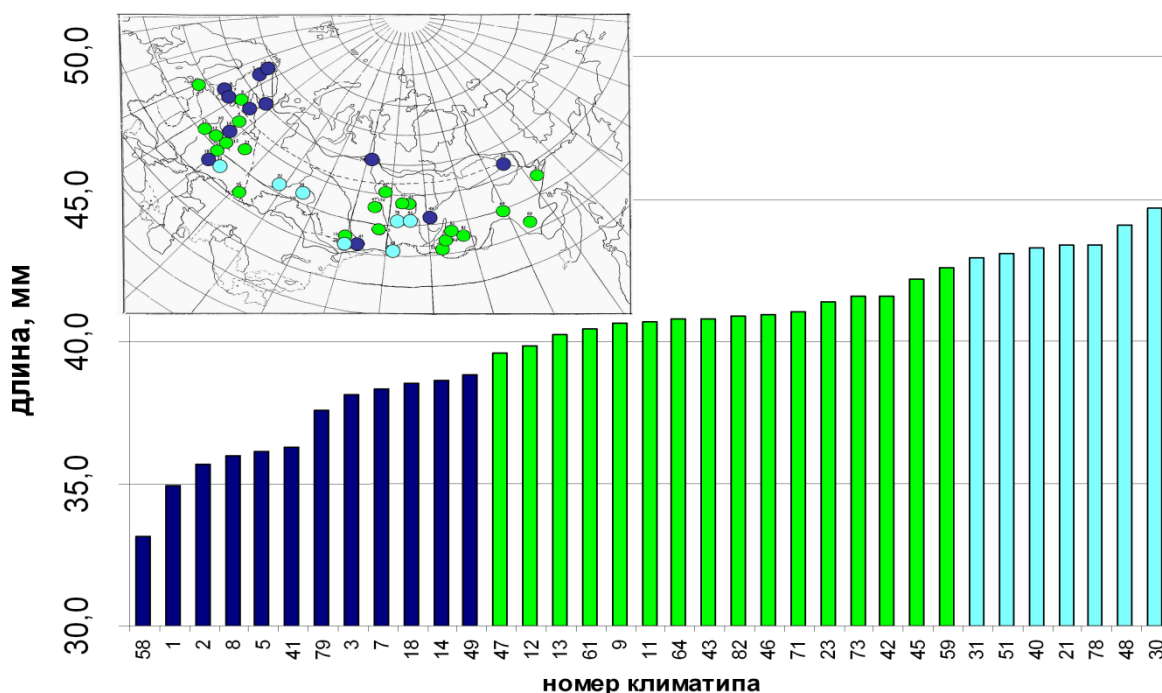


Рисунок 1 – Ранжированный ряд климатипов сосны обыкновенной по длине шишек: ■ – 34,9-38,8 мм; ■ – 39,6-42,6 мм; □ – более 42,6 мм

Цвет семян. Для многих районов произрастания сосны, особенно в южной части ареала, установлено соотношение цветосеменных форм. Выявлено, что в естественных популяциях преобладают деревья с семенами черной окраски, затем коричневой и светлой [8, 1, 19]. В сосняках Приангарья все разнообразие семян сведено в пять групп: черно-коричневые (с четырьмя подгруппами), темно-коричневые (с тремя подгруппами), коричневые (с тремя подгруппами), красновато-коричневые и палевые. Выявлено, что в сосняках Нижнего Приангарья (Богучанский, Проспихинский, Дзержинский лесхозы) преобладают деревья (до 70 %) с семенами черно-коричневой окраски. Деревья с темно-коричневыми семенами представлены в популяциях сравнительно мало, но довольно стабильно (8 – 10 %). Особи с коричневыми семенами встречаются несколько чаще, но их участие в популяциях изменчиво. В сосняках лишайниковых они составляют 11 %, в сосняках осочково-разнотравных – 18 %.

Деревья с красновато-коричневой окраской семян в популяциях встречаются редко (2-6 %), также редки особи, имеющие палевую окраску семян (2 %).

Результаты исследований структуры географических культур по цвету семян показывают, что встречаемость особей с черно-коричневыми семенами в среднем на участке составляет 46 %, темно-коричневыми – 25 %, коричневыми – 26 %, палевыми – 3 %. У потомств сосны разного географического происхождения встречаемость этих форм неодинаковая (рис. 2). Доля черно-коричневых форм варьирует от 10 до 100 %. Деревья с этим цветом семян чаще (70-100%) наблюдается у климатипов: куровского (№11, Московская область), урушинского (№60, Амурская область), никольского (№18, Пензенская обл.), сортавальского (№8, Карелия), эльвасского (№64, Эстония). Меньше их (11-14 %) отмечается у пудожского (№9, юг Карелии) и читинского (№81, Забайкалье) климатипов.

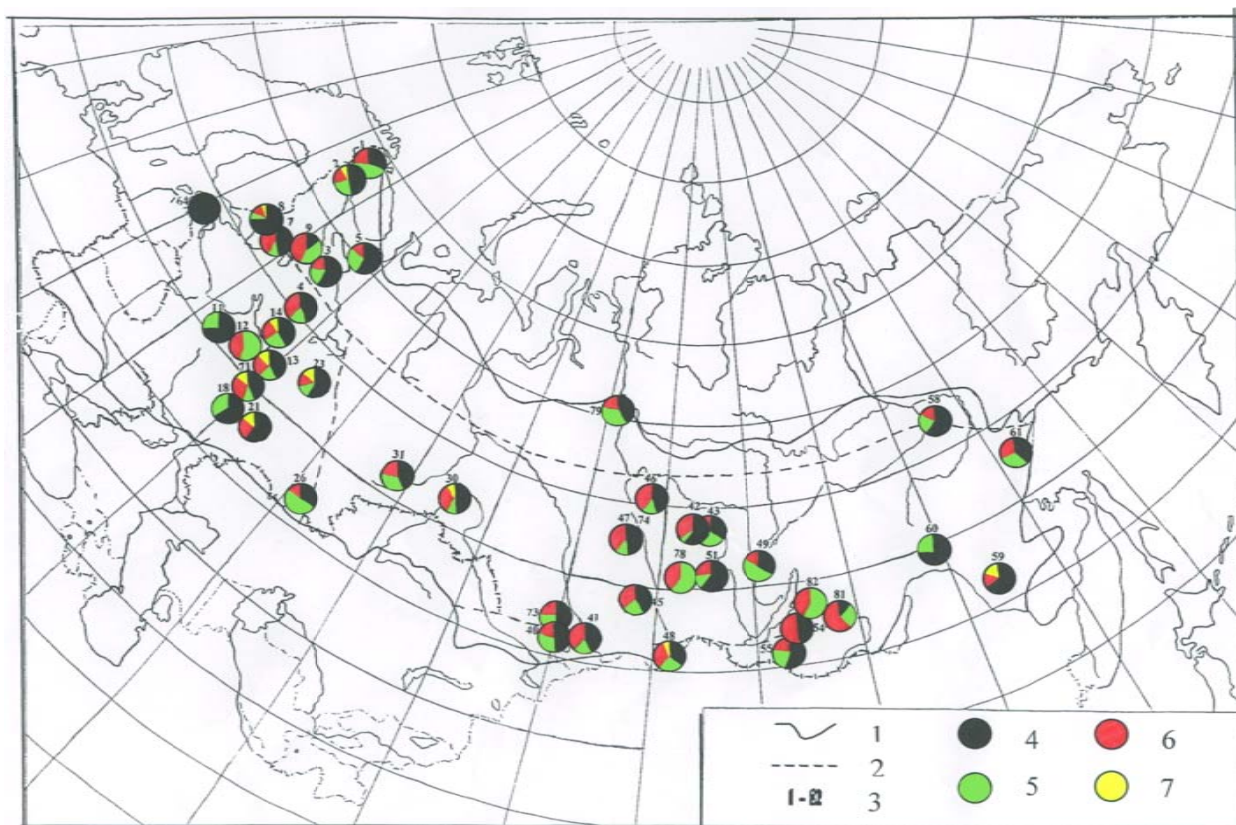


Рисунок 2 - Распределение деревьев (%) по окраске семян у климатипов в географических культурах Приангарья: 1-граница ареала вида; 2-граница подвидов; 3-номера климатипов; окраска семян: 4- черно-коричневые, 5- темно-коричневые, 6-коричневые, 7- палевые

Встречаемость темно-коричневых форм варьирует от 7 до 60 %, при этом у северных климатипов она не превышает 43%. Амплитуда представленности коричневых составляет 10 - 67 %, среди них встречаются пестрые семена. Деревья с палевыми семенами в географических культурах встречаются в пределах 2 – 20% и не у всех климатипов.

В 30-летних географических культурах распределение цветосеменных форм отличается от распределения в естественных популяциях Приангарья. Если в насаждениях Приангарья черно-коричневые семена составляют 65 %, то в географических культурах их доля в среднем на участке составляет 46 %, у отдельных климатипов достигает 70 – 100 % (сортвальский, куровский, урушинский, эльвасский, никольский). Большая встречаемость (до 75 %) деревьев с черно-коричневыми семенами наблюдается у северных климатипов. Особи с коричневыми семенами чаще встречаются у климатипов из переходной зоны между средней и южной тайгой (пряжинский – 39%, пудожский – 43%), центральной части России (ковровский – 40%), лесостепных зон Восточной Сибири (заудинский-50%, баргузинский-40%, читинский-67%) и канской лесостепи Красноярского края – 43%. Палевые семена встречаются редко, от 2 до 20% и не у всех климатипов.

В естественных насаждениях Богучанского лесхоза, расположенных достаточно близко к пункту испытания, деревья с черно-коричневыми семе-

нами составляют 65 %, темно-коричневыми – 7 %, коричневыми – 16 %, красновато-коричневыми – 10 %, палевыми – 2 %. Некоторое несходство в представленности цветосеменных форм естественных сосняков и местного климатипа в географических культурах (черно-коричневые - 56,7%, темно-коричневые - 3,3%, коричневые - 40,0%) объясняется различием в возрасте анализируемых объектов. Очевидно, что с увеличением возраста географических культур и наступлением массового характера цветения может измениться структура испытываемых климатипов по соотношению цветосеменных форм.

Полученные результаты согласуются с литературными данными, отмечающими, что для северных популяций сосны характерны темноокрашенные семена, для южных регионов – более светлые семена (в нашем случае коричневые). Таким образом, можно отметить, что географическая изменчивость цвета семян наследуется.

Масса семян. Масса (вес) семян сосны обыкновенной широко изучается отечественными и зарубежными исследователями в природных популяциях. Установлено, что этот признак сильно изменчив, зависит от комплекса факторов и отражает географическую и экологическую изменчивость сосны обыкновенной. Наиболее полные сведения о географической изменчивости веса семян приводятся в работах Т.П. Некрасовой, Л.Ф. Правдина, И.Э. Пихельгаса, С.А. Мамаева, Н.П. Мишукова, А.И. Ирошникова, В.Л. Черепнина, М. Шимак [8-10, 13,

12, 3, 18, 22] и др., показавших, что вес семян является стабильным популяционным признаком, отражающим наследственный эволюционно-приспособительный характер вида.

В спелых (100-120 лет) и чистых по составу сосновых насаждениях Приангарья (Богучанский и Дзержинский лесхозы Красноярского края) абсолютный вес семян у отдельных деревьев ($n = 46-50$ деревьев) варьирует от 2,22 до 6,60 г. Индивидуальная изменчивость в пределах насаждений составляет 17-23 %. Выделены формы с легкими, средними и тяжелыми по весу семенами. Преобладающая часть (66-70%) изученных ценопопуляций представлена особями со средним весом семян. Встречаемость деревьев с легкими и тяжелыми по весу семенами примерно одинакова. Средний вес семян в сосняках Нижнего Приангарья составил $4,57 \pm 0,06$ г, $\sigma = 0,074$ [4].

Изучение веса семян сосны обыкновенной в географических культурах представляет несомненный интерес в связи с оценкой изменчивости при-

знака у потомств сосны разных климатипов одного и того же возраста на однородном экологическом фоне. В возрасте 30 лет у разных климатипов сосны средняя масса полнозернистых семян варьирует от 5,40 до 8,2 г, при этом наблюдается погодичная изменчивость. Например, у кандалакшского климатипа в 1999 - 2003 годы масса семян варьирует от 4,8 до 7,14 г, пинежского – от 3,73 до 7,42, балгазынского – от 6,04 до 8,13 г (таблица 2).

Коэффициент индивидуальной изменчивости у некоторых климатипов достигает 26%, уровень географической изменчивости равен 12%, что находится в пределах изменчивости признака, наблюдаемой в естественных насаждениях региона. У климатипов сосны из северной и средней тайги вес семян достигает 6,3 г, у климатипов из южной тайги и лесостепных боров – 8,2 г (рисунок 3). Различия в весе семян северных и южных климатипов являются существенными ($t = \text{от } 4 \text{ до } 6$ при $P = 0,01$).

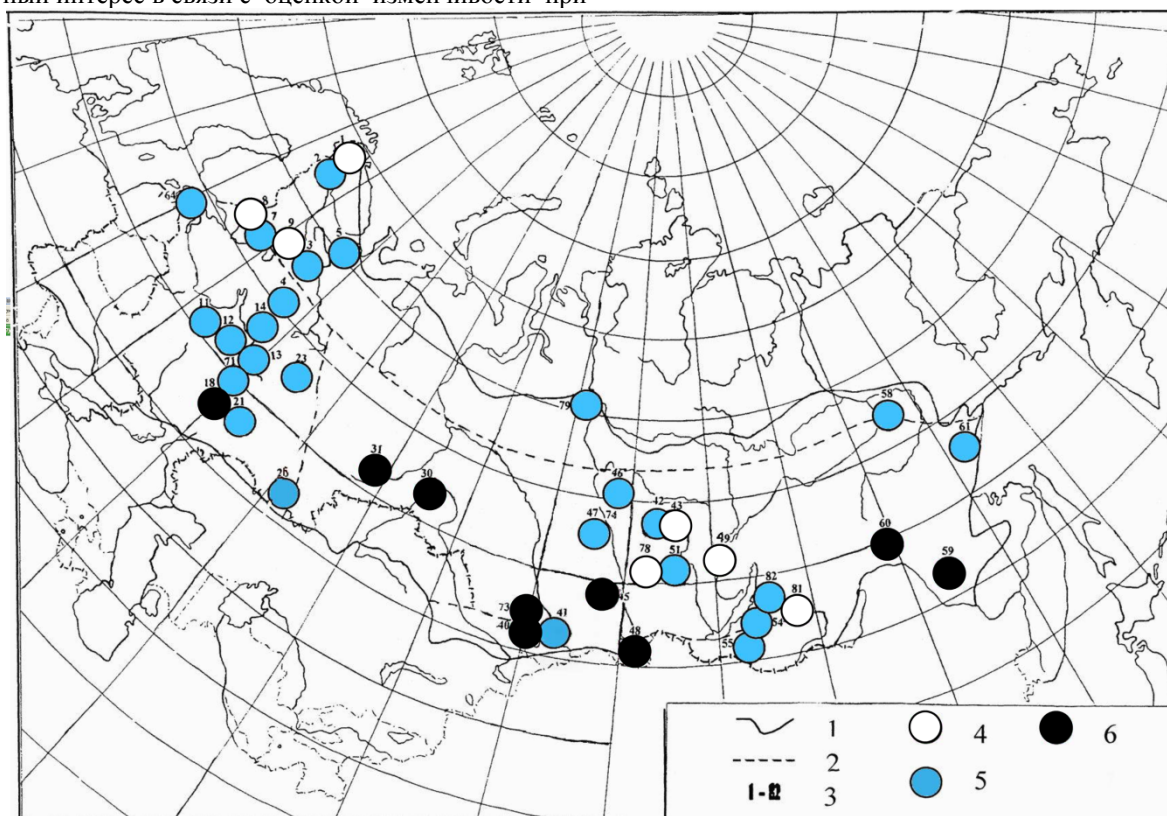


Рисунок 3 - Распределение деревьев сосны обыкновенной (%) по весу семян у климатипов в географических культурах: 1-граница ареала вида; 2-граница подвидов; 3-номера климатипов; климатипы с весом семян: 4 – легким, 5 – средним, 6 – тяжелым

Сравнительный анализ веса семян одних и тех же климатипов на участках с разными почвами (песчаная и темно-серая лесная) показал существенные различия между ними. В урожае 2001 года у пинежского климатипа сосны вес семян на песчаной почве составляет 4,44 г, на темно-серой лесной – 6,88 г, у аянского соответственно: 5,85 и 6,89 г, туруханского – 5,49 и 6,30 г. Различия в весе семян сосны исследуемых участков достоверно при $P = 0,05$ и $0,001$.

Анализ веса семян сосны обыкновенной выявил не однозначные различия между цветосеменными формами у климатипов. Так, например, у кандалакшского, плесецкого и городецкого климатипов вес коричневых семян существенно меньше, чем условно черных (черно-коричневых) и темно-коричневых. Необходимо отметить, что у этих климатипов встречаемость коричневосеменных форм в 30-летних географических культурах составляет от 20 до 30 %, а в

Таблица 2 – Средние показатели семян у климатипов сосны обыкновенной в географических культурах, %

№ климатипа	Климатип	Полнозернистые	Пустые	Поврежденные
1	Печенгский	87,5	12	0,5
2	Кандалакшский	73	24	3
3	Плесецкий	82,3	17,3	0,4
4	Тотемский	61	38	1
5	Пинежский	64	35	1
7	Пряженский	51	48	1
8	Сортовальский	69	30	1
9	Пудожский	81	19	0
11	Куровский	80	20	0
12	Ковровский	80	20	0
13	Городецкий	70,5	29,4	0,1
14	Костромской	69	30	1
18	Никольский	75	24	1
21	Мелекесский	88	11,8	0,2
23	Слободской	67	29	4
26	Авзянский	90	10	0
30	Тавдинский	57	42	1
31	Курганский	55	43	2
40	Ракитовский	81	18	1
41	Чемальский	79	20	1
42	Богучанский	65	34	1
43	Проспихинский	83	16	1
45	Минусинский	60	38	2
46	С-Енисейский	45	54	1
47	Енисейский	55	44	1
48	Балгазынский	68	31	1
49	Усть-Кутский	84	16	0
51	Вихоревский	44	54	2
54	Заудинский	71	27	2
55	Кяхтенский	89,5	10	0,5
58	Якутский	59,7	40	0,3
59	Свободненский	75	25	0
60	Урушенский	62	37	1
61	Аянский	61	37	2
64	Эльвасский	62,7	37	0,3
71	Сурский	79	20	1
73	Боровлянский	71	24	5
78	Канский	91	8	1
79	Туруханский	70	29	1
81	Читинский	90	10	0
82	Баргузинский	86	14	0

естественных сосняках Приангарья доля коричнево-семенной формы не превышает 20%.

У других климатипов различия по весу семян между цветосеменными формами менее существенны. Средние значения веса семян цветосеменных форм в географических культурах показывают отсутствие существенных различий между ними. Средний вес черно-коричневых семян составляет 6,43 г, темно-коричневых – 6,67 г, коричневых – 6,18 г. В естественных сосняках V-VI класса возраста в Приангарье также не выявлено различий между цветосеменными формами, так как вес черно-коричневых семян составляет $4,57 \pm 0,07$ г, темно-коричневых – $4,61 \pm 0,192$ г, коричневых – $4,79 \pm 0,22$ г. Наблюдаемые различия в весе семян между спелыми сосняками и контрольным (местным вариантом) в 30-летних географических культурах подтверждают хронографическую изменчивость признака.

Между весом семян и размерами шишек (длина, ширина) наблюдается прямая зависимость (рис. 4), которая подтверждается также коэффициентом корреляции (с длиной $r = 0,681$; с шириной $r = 0,512$).

Таким образом, результаты изучения веса семян в 30-летних географических культурах показывают, что вес семян сосны обыкновенной зависит от погодных условий вегетационного периода, условий произрастания и генетических особенностей климатипов, обусловленных местом происхождения, а также доказывают, что вес семян является наследственным географо-популяционным признаком. Каждому климатипу свойственна определенная амплитуда изменчивости признака, которая зависит от многих факторов и передается потомству. В ранжированных рядах, составленных для отдельных лет и средней многолетней, значения веса семян северных климатипов не превышают вес семян южных климатипов. Тесную связь веса семян с географической широтой места происхождения климатипов подтверждает также корреляционный анализ ($r = -0,65$).

Посевные качества семян. Методом рентгенографического анализа проведен учет доли пустых, полнозернистых и поврежденных семян. В пределах изучаемых климатипов доля пустых и полнозернистых семян варьирует на высоком уровне ($C_v = 32 - 73\%$). Встречаются деревья как с низким – 14 %, так и высоким – 52 % содержанием пустых семян (таблица 2).

Географическая изменчивость содержания пустых семян (анализировался 51 климатип) составляет 44%, что соответствует высокому уровню (по Мамаеву, 1973). Средний процент содержания пустых семян у климатипов варьирует от 8 до 54%. Средние многолетние показатели качества семян в географических культурах составляют полнозернистые – 72 %, пустые – 27 %, поврежденные – 1 % (таблица 3).

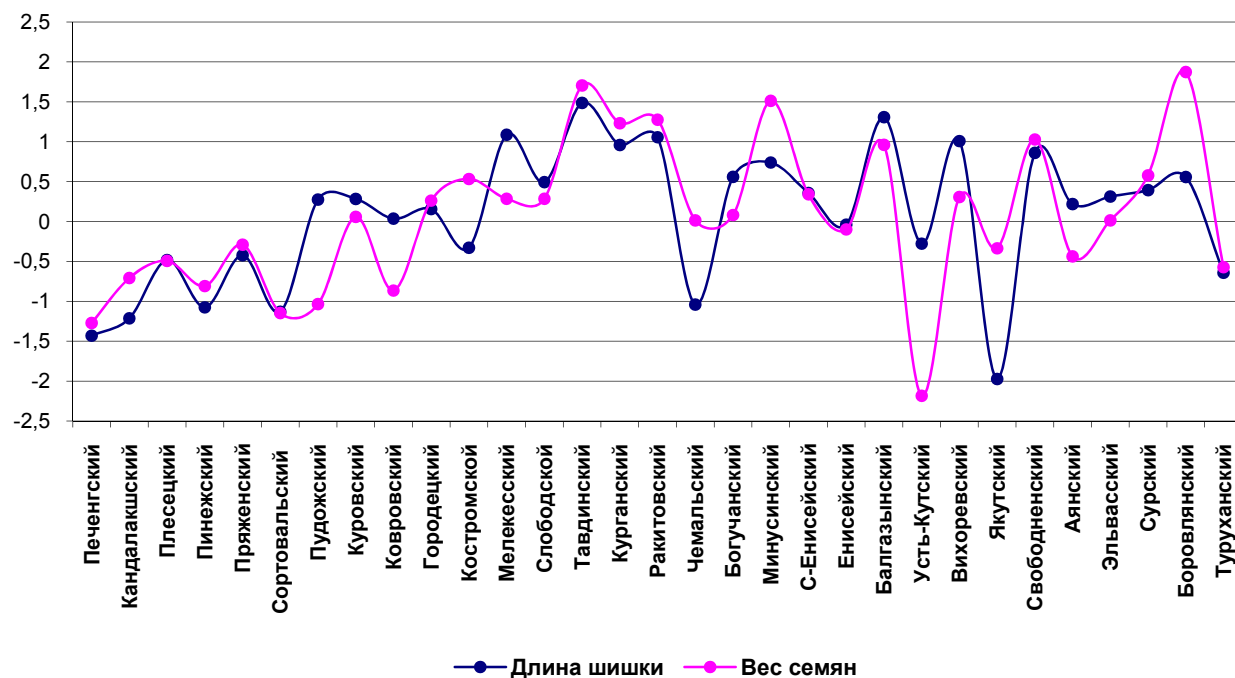


Рисунок 4 - Связь между длиной шишек и весом семян

Таблица 3 - Показатели семян у отдельных деревьев сосны обыкновенной сортавальского климатипа (Карелия) в урожае 2001 года

№ дерева	Окраска семян	Пустые, %	Полнозернистые, %	Поврежденные, %
1	черно-коричневые	36	64	0
2	черно-коричневые	45	55	0
3	темно-коричневые	52	46	2
4	коричневые	44	55	1
5	черно-коричневые	38	62	0
6	черно-коричневые	34	64	2
7	коричневые	14	86	0
8	черно-коричневые	48	52	0
9	черно-коричневые	50	50	0
10	черно-коричневые	18	82	0
11	черно-коричневые	43	57	0
X± m		38,4±3,73	61,2±3,81	0,4±0,24
C _v		32	21	20

Наибольшая встречаемость пустых семян (30-54%) наблюдается у климатипов из средней тайги (северо-енисейский, пинежский, тотемский, пряженский, якутский), южной тайги и лесостепных районов (минусинский, енисейский, вихоревский, тавдинский, курганский, аянский). Объясняется это генетическими особенностями климатипов, в частности, фенологией их цветения. У северных климатипов срок цветения наступает на пять дней раньше цветения местной сосны, у южных на неделю позже, чем у местной. Учитывая, что опыление сосны в географических культурах происходит за счет продуктивности пыльцы местной сосны, наблюдаемая асинхронность в сроках цветения может частично объяснить большую долю пустых семян у контрастных по месту происхождения климатипов. Содержание пустых семян в шишках у деревьев ис-

следуемых климатипов меняется по годам. Например, у сосны кандалакшского климатипа в 2000 году содержание пустых семян от общего их числа составило 32,6 %, коэффициент изменчивости составляет 24 %. В 2001 году доля пустых семян значительно увеличилась и составила 50,2 %. При этом уровень изменчивости содержания пустых семян уменьшился и составил 19 % (таблица 4). Так как сосна исследуемых климатипов произрастает в одинаковых почвенных условиях и имеет одинаковый возраст, то можно сделать вывод, что формирование посевных качеств семян зависит, в первую очередь, от особенностей цветения и оплодотворения сосны, обусловленных погодными условиями вегетационных сезонов. Массовый вылет пыльцы в географических культурах Богучанского лесхоза происходит обычно в период с 5 по 11 июня, незна-

чительно меняясь по годам. Сумма осадков за этот период в 1999 году составила 19 мм, сумма эффективных температур к этому периоду достигала 472,2 °С, средняя суточная температура с 5 по 10

июня составляла 14,4 °С. В 2000 году сумма осадков в период цветения была значительно больше - 45,2 мм, сумма эффективных температур - 365,3 °С, средняя суточная температура - 17 °С.

Таблица 4 - Погодичная изменчивость качества семян сосны обыкновенной в географических культурах (участок на темно-серой лесной почве)

№ климатипа	Климатип	Урожай семян 2000 года			Урожай семян 2001 г.		
		пустые, %	полнозернистые, %	поврежденные, %	пустые, %	полнозернистые, %	поврежденные, %
2	Кандалакшский, Мурманская	32,6	66,7	0,7	50,2	49,5	0,3
7	Пряжинский, Корелия	42,8	56,0	1,2	50,5	48,8	0,7
46	Северо-Енисейский, Красноярский	56,7	41,6	1,7	52,4	47,2	0,4
61	Аянский, Хабаровский	31,3	65,3	3,4	43,8	55,7	0,4
48	Балгазинский, Тыва	29,0	70,6	0,4	42,5	56,5	1,0

Очевидно, что обильные дожди, прошедшие в период вылета пыльцы в 2000 году, значительно снизили общий объем продуктивности пыльцы в насаждениях и возможность опыления женских шишек, что отразилось на качестве семян урожая 2001 года. Для

установления более точных причин значительных колебаний качества семян по годам необходимы более детальные специальные исследования фенологии, пыльцевого режима, а также погодных условий в период формирования и созревания семян.

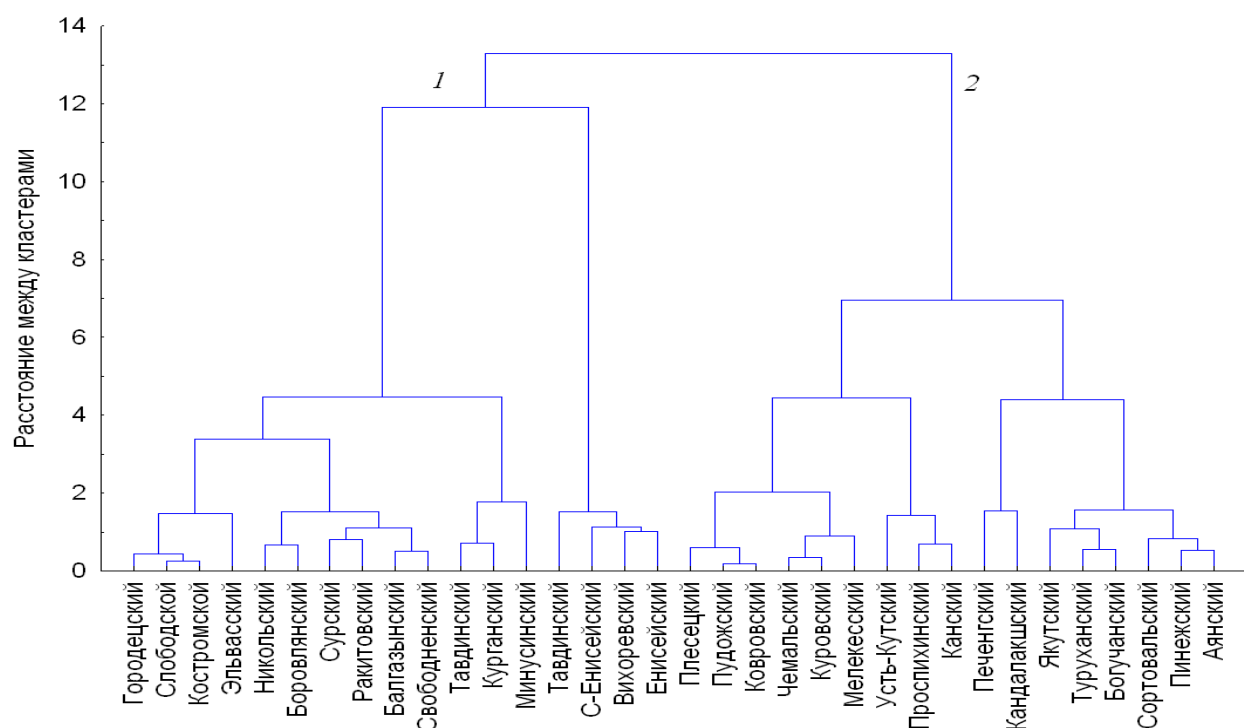


Рисунок 5 - Дендрограмма сходства и различия климатипов по весу семян, форме шишек и доли пустых семян. Расстояние между кластерами – евклидово расстояние

Цветосеменные формы и их посевные качества. Исследование качества семян у разных цветосеменных групп сосны в урожае разных лет (1999-2001) показало изменчивость содержания пустых семян по годам. Строгой закономерности связи качества семян с цветом семян не выявлено, но в отдельные годы просматривается тенденция увеличения доли пустых семян у более светлых

цветосеменных форм (коричневых и палевых) по сравнению с черно-коричневыми (таблица 8).

Среднее значение доли пустых семян в географических культурах у всех цветосеменных форм представлено одинаково (24,8 – 28,5). У отдельных климатипов доля пустых семян варьирует: у черно-коричневых от 8 до 51% (V=42%), темно-коричневых от 8 до 53% (V=53%), коричневых

вых от 8 до 64% ($V=62\%$) и палевых от 5 до 42% ($V=52\%$).

Наибольшее содержание пустых семян (40% и более) наблюдается у всех цветосеменных форм пряжинского, тавдинского, северо-енисейского, енисейского, якутского, вихоревского климатипов.

В целом в географических культурах наблюдается высокая изменчивость по содержанию пустых семян ($V=44\%$), связанная с местом происхождения семян.

Генетическую обособленность северных и

южных климатипов сосны в географических культурах подтверждает кластерный анализ (рисунок 5), проведенный по морфологическим признакам шишек и семян (форма шишек, вес полнозернистых и доля пустых семян). Существенную роль в разделении климатипов на два больших кластера принадлежит весу семян. Средняя масса семян у первого составляет 7,2 г, доля пустых семян – 35 %. Средняя масса семян у климатипов второго кластера – 5,8 г, доля пустых – 23 %. В этот кластер входят в основном северные климатипы.

Таблица 5 - Доля пустых семян (%) у сосны обыкновенной разных цветосеменных форм

Цветосеменные формы	1999		2000		2001		Среднее	
	$\bar{x} \pm m$	V	$\bar{x} \pm m$	V	$\bar{x} \pm m$	V	$\bar{x} \pm m$	V
черно-коричневые	16,0 $\pm$ 2,24	53	44,0 $\pm$ 3,2	35	34,0 $\pm$ 3,05	35	31,2 $\pm$ 2,40	47
темно-коричневые	17,0 $\pm$ 3,40	83	40,0 $\pm$ 7,5	27	45,0 $\pm$ 3,23	27	37,2 $\pm$ 3,37	60
коричневые	18,0 $\pm$ 2,97	71	46,0 $\pm$	38	52,0 $\pm$ 5,5	38	37,8 $\pm$ 3,39	47
Палевые	9,0		28,0		55,0		30,3	93

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты изучения морфологических признаков генеративных органов климатипов сосны в 30-летних географических культурах показали, что размеры шишек и масса семян контролируются как внутренними, так и внешними факторами. Внутренние, генетические факторы, обусловленные местом происхождения, определяют устойчивые различия между северными и южными климатипами на фоне погодичной изменчивости, вызванной погодными условиями в пункте испытания. Для северных климатипов сосны (из северной и средней тайги) характерны небольшие размеры шишек (34,9 - 41 мм) с округлой формой и большая представленность деревьев (до 80%) с условно черными и темно-коричневыми семенами. Масса семян у северных климатипов сосны не превышает 6,3 г. Сосна более южных районов (из лесостепных и южно-таежных районов Поволжья, Урала, и Сибири) отличается относительно крупными размерами шишек (более 41 мм) с вытянутой формой, и частой встречаемостью деревьев с коричневым цветом семян. Масса семян у них достигает 8,2 г.

Среди морфологических признаков генеративных органов наиболее информативным маркером генетической обособленности северных и южных климатипов является масса семян. Полученные результаты позволяют уточнить используемое в лесохозяйственном производстве районирование заготовок и перемещения семян сосны обыкновенной.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Азниева, Ю.Н. Качество семян сосны обыкновенной в насаждениях разного возраста. В кн.: Ботаника. Исследования, В.5 [Текст] / Ю.Н. Аз-

ниев.- Минск: Изд-во АН БССР, 1963. - С. 146-150.

Грибанов, Л.Н. Степные боры Алтайского края и Казахстана [Текст] / Л.Н. Грибанов.- М.-Л: Гослесбумиздат, 1960. - 156 с.

Ирошников, А.И. Полиморфизм кедров сибирского / А.И. Ирошников // Изменчивость древесных растений Сибири. - Красноярск. - 1974. - С. 77-103.

Кузьмина, Н.А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье / Н.А. Кузьмина // Селекция хвойных пород Сибири.- Красноярск.- 1978. - С. 96-120.

Кузьмина, Н.А. Таксационные характеристики и выживаемость сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин // Лесная таксация и лесостроительство. - 2005. - № 1 (34). - С. 56-60.

Кузьмина, Н.А. Оценка стволовой продуктивности сосны обыкновенной на песчаной почве в географических культурах и Приангарья / Н.А. Кузьмина // Лесная таксация и лесостроительство. - 2005. - № 2 (35). - С. 75-79.

Лигачев, И.Н. Изменчивость морфологических признаков и биологических свойств сосны обыкновенной в Бурятской АССР. [Текст]. - Тр. Ин-та леса и древесины / И.Н. Лигачев.- М.: Изд-во АН СССР, 1962. - Т.54.- С. 189-229.

Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений [Текст] / С.А. Мамаев.- М.: Наука, 1972. - 284 с.

Мишуков, Н.П. Изменчивость сосны обыкновенной в Приобских борах Новосибирской области и ее значение для лесного семеноводства: автореф. канд. дис. / Н.П. Мишуков. - Свердловск, 1966. - 26 с.

Некрасова, Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири / Т. П. Некрасова.- М., изд-во АН СССР, 1960. - 129 с.

- Петров, С.А. Генетические основы селекции и семеноводства сосны обыкновенной. [Текст]. – Тр. Каз.НИИЛХ / С.А. Петров.- Алма-Ата, 1963. - Том.4. - С.233-248.
- Пихельгас, З.И. Основы селекции сосны обыкновенной в условиях Эстонской ССР: автореф. докт. дис. / З.И. Пихельгас. - Тарту, 1971. - 99 с.
- Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная. [Текст] / Л.Ф. Правдин. М.: Наука. – 1964. - С. 190.
- Путенихин, В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: автореф. дис. докт. биол. наук. / В.П. Путенихин. Красноярск. - 2000. - 48 с.
- Седельникова, И.В. Цветение и семеношение сосны ленточных боров Прииртышья. [Текст]. – Тр. Казахского НИИ лесного хоз-ва, / И.В. Седельникова. Алма-Ата. – 1965. - т.5. - № 2. - С. 70-82.
- Тараканов, В.В. Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири. [Текст]/ Тараканов В.В., [и др.] - Новосибирск: Наука. - 2001. - 229 с.
- Тихонова, И.В. Сопряженная изменчивость признаков сосны обыкновенной на юге Средней Сибири/ И.В.Тихонова, М.А. Шемберг // Лесоведение, 2001. - № 1. - С.48-55.
- Черепнин, В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. [Текст]/ В.Л. Черепнин.- Новосибирск: Наука. - 1980, - 181 с.
- Шульга, В.В. Внутривидовая изменчивость сосны обыкновенной в Казахстане и ее значение в семеноводстве: автореф. канд. дис./ В.В. Шульга.- Свердловск, 1972. - 25 с.
- Щербакова, М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. [Текст]/М.А.Щербакова. – Красноярск: Красноярское книжное изд-во, 1965. - 35с.
- Carlisle, A. A. guide to the named variates of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Forestry. – 1958. – V.31. - № 1. – P. 203-224.
- Simak, M. Influence of cone size on the seed produced (*Pinus sylvestris* L.) // Medd. fran statens skogs-forskningsinstitut». - 1960-1961. - Bd. 49. - P. 1-16.
- Staszkievicz, I. Investigation on P.S.L. from Caucasus and its relation with the pine from other territories of Europe basel on morphological variability of cones // Fragmenta floristica et geobotanica. – 1968. – 14.3. – P. 259-315.

Поступила в редакцию 1 августа 2007 г.
Принята к печати 15 сентября 2007 г.