

ОПЫТ СОЗДАНИЯ КЛОНОВОЙ ПЛАНТАЦИИ КЕДРОВЫХ СОСЕН В КРАСНОЯРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Г.В. Кузнецова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Россия galva@ksc.krasn.ru

Большая коллекция клонов кедровых сосен, созданная в Красноярской лесостепи (1963-1965 гг.), дала возможность изучить характер индивидуальной и географической изменчивости роста, биологию цветения, семеношения прививок кедра. Выделены наиболее хозяйственно-ценные: быстрорастущие, жизнестойкие и урожайные клоны кедра сибирского, создана плантация полусибирского потомства изученных клонов кедра. Наблюдения за ростом и состоянием привоев кедровых сосен, исследование радиального роста у компонентов гетеропластической прививки позволило выяснить причины анатомо-морфологической несовместимости и гибели взрослых прививок. В настоящее время создается новая коллекционная прививочная плантация более перспективных клонов кедра сибирского, подвоем у которых является кедр сибирский.

A large collection of Siberian pine clones established in 1963- 1965 in Krasnoyarsk forest- steppe enabled to study the character of individual and geographical variability of growth, blossoming biology, seed producing of grafted Siberian pine trees. The most economically valuable tree species have been segregated: fast growing, sustained, fruitful Siberian pine clones, also the plantation of half- sibling posterity of the studied Siberian pine clones has been established. Observing the growth and state of grafted Siberian pine trees, also studying the radial growth in components of heteroplastic grafts enabled to ascertain the reasons of anatomical- morphological incompatibility and death of mature grafts. Presently the new collection grafting plantation of the more perspective Siberian pine clones is being established where Siberian pine trees are as stocks.

ВВЕДЕНИЕ

Методы прививки различных древесных пород (как один из эффективных способов их вегетативного размножения) стали разрабатываться в широком масштабе с момента создания семенных плантаций. За последние 30 - 40 лет прививки хвойных древесных пород получили в лесоводстве широкое признание как один из приемов селекции.

Среди работ по созданию семенных прививочных плантаций особое место принадлежит прививкам кедровых сосен на сосне обыкновенной. Ряд работ проведен с целью разработки методов прививки, выявления лучшего подвоя, изучения роста прививок, их семеношения (Северова, 1957; Алимбек, 1965; Грабовская, 1966; Хиров, 1980; Камалтинов, 1982; и др.), с целью внедрения кедра сибирского в районы, где он естественно не произрастает (Рябчинская, 1961; Рубаник, Жеронкина, 1963; Киргизов, 1986; Дроздов, 1989 и др.). Кроме того, были разработаны рекомендации по размножению кедровых сосен прививкой для целей семеноводства и создания семенных плантаций (Докучаева, 1967; Храмова, 1969; Вересин, Улюкина, 1970; Решетников, Хиров, 1987; Титов, 1995 и др.).

Результаты исследований методов прививок успешно внедряются в производство (Череповский, 1999; Горошкевич, 2001 и др.). Создание коллекционно-маточных прививочных плантаций рассматривается по зарубежной классификации как формирование банка генов. Помимо сохранения вегетативного потомства плюсовых деревьев, на этих плантациях можно сохранить ценные, редкие формы деревьев.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Прививочная плантация кедровых сосен была создана лабораторией лесной генетики и селекции Института леса СО РАН (под руководством А.И. Ирошникова) в 1963-1965 гг. В создании плантации принимали участие Н.Ф. Колегова, М.А. Шербакова и др.

Основной задачей являлась разработка методов создания географической лесосеменной прививочной плантации кедра сибирского в условиях Сибири. В задачи исследований входило также изучение и выделение наиболее быстрорастущих, жизнестойких и урожайных клонов кедра, проведение на созданных прививочных участках контролируемых скрещиваний с целью отбора популяций и климатических типов, наиболее перспективных для целей производства гибридных семян.

Плантация была создана на территории экспериментальной базы Института леса СО РАН «Погорельский бор». Эта территория базы расположена в центральных районах Красноярского края. Климат района работ - резко континентальный со значительными колебаниями температуры по годам, среднегодовая температура воздуха $-1,3^{\circ}\text{C}$, сумма температур выше 5°C - 1968, годовое количество осадков - 410 мм, средняя продолжительность вегетационного периода равна 149 дней.

При создании семенной прививочной плантации кедра прививки выполнялись черенками из разных географических зон, лесорастительных условий и типов естественных насаждений. Черенки кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) для прививок были получены из более 40 пунктов естественного произрастания кедра сибирского, включая Тюменскую, Свердловскую, Кемеровскую, Иркутскую, Томскую, Новосибирскую области; Красно-

ярский край; республики Казахстан, Саха-Якутия, Тыва, Бурятия, Хакасия, Горный Алтай.

Были получены также черенки кедра европейского (*Pinus cembra* L.) - из Карпатской ЛОС Украины (Иваново-Франковск, Усть-Чернянский лесхоз). Каждый пункт представлен 3 - 6 клонами, а каждый клон - 5 - 20 прививками. В качестве подвоя использовалось естественное возобновление сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на вырубке в возрасте 7-10 лет.

Клоновая плантация, концентрирующая генофонд инорайонных популяций, явилась ценным объектом изучения роста, биологии цветения, семеношения, адаптации кедровых сосен в условиях Красноярской лесостепи, что особенно важно для разработки схемы размещения семенных хозяйств и определения районов использования производимых семян.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ. РОСТ

Многолетние наблюдения за различными клонами, представленными на плантации прививок кедра, позволили выявить особенности их роста в условиях Красноярской лесостепи в зависимости от географического происхождения (Колегова, 1977; Кузнецова, 2001).

В условиях Красноярской лесостепи с повышением температуры воздуха, как правило, увеличивается и прирост прививок из разных географических пунктов. Наиболее наглядно эта связь выражена обычно во второй и третьей декаде июня - в период интенсивного роста прививок и повышения температуры воздуха. На энергию роста прививок кедра оказывают влияние также географические и лесорастительные условия местопроизрастания материнских деревьев, с которых взяты черенки.

В годы наблюдений у различных климатипов в пределах одного вида продолжительность фенологических фаз можно считать примерно одинаковой. Наблюдается лишь некоторое смещение их во времени: у южных происхождений они заканчиваются в третьей декаде июня, тогда как у остальных - в середине второй декады июня. Максимальная температура воздуха для происхождений, вступивших первыми в рост, - 10 - 23°C, для происхождений, рост которых начинается позже, - 23 - 25°C. В дальнейшем характер развития прививок разного происхождения сохраняется таким же. Первыми в фазу распускания почек и фазу разветвления хвои вступают северные происхождения кедра сибирского, в последнюю очередь - южные и кедр европейский. Эти фазы в условиях Красноярской лесостепи протекали при средней максимальной температуре воздуха 24-28°C и относительной влажности воздуха 75 - 87%. Прекращение роста побегов прививок кедра наступает в такой же последовательности - первыми заканчивают рост климатипы кедра сибирского из северных и горных районов его ареала, последними - кедр европейский из Карпат. Изменчивость рамок клона по наступлению вегетации и сезонного прироста отсутствует или очень низка.

Длительность периода роста побегов находится в прямой зависимости от теплообеспеченности места происхождения кедра и уменьшается от равнинных, низкогорных и среднегорных районов, где сумма положительных среднесуточных температур за период с температурой более 10° составляет 1600-1800°C к северным и горным районам, где сумма температур меньше 1400°C. Так, средняя продолжительность сезонного роста климатипов равнинных районов: Тюменская, Свердловская, Томская, Новосибирская области, Красноярский край, республики Бурятия составляет 51-62 дня, а горных (Восточно-Казахстанская область, Красноярский край, Ермаковский (1500 м над ур. моря)) и северных: Красноярский край (Енисейский, Байкитский), составляет лишь 38-48 дней. Исследования ритма роста у прививок кедра разного происхождения показали, что наблюдается географическая изменчивость в наступлении фенологических фаз как в один вегетационный сезон, так и в разные годы. Весь ритм развития и длительность периода вегетации у климатипов носит наследственный характер и отличается тем больше, чем значительнее разница между условиями температурного режима в районе происхождения черенков с условиями места их выращивания.

На прививочной плантации были отобраны наиболее перспективные клоны, выделяющиеся по высоте, а также по диаметру ствола и кроны. Такие клоны выявлены у равнинных, таежных популяций кедра сибирского из Красноярского края (Козульский, Маганский, Енисейский лесхозы), Тюменской области (Сургутский, Вагайский лесхозы), Новосибирской области (Кыштовский лесхоз) с высотами от 8 до 10 м и диаметрами от 14 до 18 см, а также у низкогорных происхождений из Красноярского края (Ермаковский лесхоз), Иркутской области (Черемховский лесхоз), с высотами 8 м, диаметрами 18 см. Хорошим ростом отличается южная горная популяция Хакасии (Копьевский лесхоз), высота прививок - 9 м и диаметр - 22 см. На плантации отмечаются высокие показатели коэффициента изменчивости по диаметру как внутри клонов, так и между происхождениями (от 44 до 64%), что связано с особенностями генотипов отдельных деревьев этих популяций (Кузнецова, 2001).

Все выделенные происхождения кедра отличаются от других климатипов и шириной кроны, диаметр кроны у этих происхождений от 1 до 1,5 м. Урожай кедра, в частности, прививок, зависит, прежде всего, от развития и строения кроны. Носитель продуктивных органов - годичный побег, поэтому для формирования кроны деревьев большое значение имеет число почек на географических прививках, развивающихся на осевом побеге. Наибольшее число ветвей в мутовке от 9 до 12 шт. отмечено на привоях кедра из Саянской популяции, Бурятии (Закаменский) и среднегорного пояса Алтая (Восточно-Казахстанский, Верхне-Катунский). Эти прививки за счет боковых побегов имеют более раскидистую форму кроны, характерную для материнских деревьев этих происхождений.

Наследственные особенности кедрового происхождения сказываются на их реакции на погодные условия в характере модификационной изменчивости длины хвои и охвоенности побегов. Проведенные исследования на прививочной плантации кедров также показали, что рост хвои у прививок кедров зависит от погоды, преимущественно от гидротермических условий периода накопления температур текущего года. Наблюдения показали, что хвоя у прививок кедров сибирского появляется в конце мая или начале июня. Резкое увеличение ее длины происходит примерно до середины июля. В дальнейшем прирост хвои значительно замедляется и практически заканчивается к концу июля. Прирост хвои значительно колеблется в течение периода роста, и он теснее связан с изменением погодных факторов, чем прирост осевого побега. Отрицательно сказываются на росте хвои в условиях данного района поздние-весенние заморозки, в результате которых в отдельные годы длина хвои уменьшается, в более благоприятные годы хвоя длиннее. Особенно чувствительна к поздним-весенним заморозкам хвоя прививок из средне-горных условий произрастания, позднее начинающих вегетацию (Горно-Алтайская, Свердловская области, республики Хакасия и Бурятия).

Многолетние исследования на прививочной плантации кедровых сосен разного географического происхождения показали, что наибольшая длина хвои (в среднем 13,3 см) - у прививок, для которых черенки взяты из районов оптимума произрастания кедров сибирского: низкогорных и равнинных популяций Красноярского края (Ермаковский лесхоз) и Томской области (Тимирязевский лесхоз). Меньше по длине хвои у прививок из Хакаской, Бурятской республик и горных районов Алтая и Саян - 9,5 - 9,9 см.

Пожелтение и опадение хвои на деревьях прививок кедров отмечены в трехлетнем возрасте. Эти показатели изменяются также в связи с географическим происхождением привоев. Так наименьший процент опадения хвои на третий и четвертый годы отмечен у прививок кедров северных происхождений (Байкинский, Енисейский климатотипы) и мест-

ного происхождения, а также у привоев из горных районов Алтая (Тодыгемский климатотип).

Продолжительность жизни хвои прививок кедров сибирского в условиях Красноярской лесостепи составляет от 3 до 6 лет и кедров европейского - 5 лет.

Наследственные особенности клонов кедров европейского и разных экотипов кедров сибирского проявляются в их реакции на погодные условия изменчивостью длины хвои и охвоенностью побегов. Проведенными ранее исследованиями на клонной плантации кедров было выявлено, что рост хвои у клонов зависит от гидротермических условий периода накопления температур текущего года (Кузнецова, 2001). В сезонном развитии у клонов кедровых сосен в Красноярской лесостепи были выявлены видовые закономерности. У кедров сибирского начало вегетации, рост хвои начинается раньше на 10 дней, чем у кедров европейского, а в отдельные годы разница в датах начала вегетации и роста хвои у этих видов колеблется от 8 до 20 дней.

Для сравнения видов проведены исследования (2006г.) изменчивости роста хвои и охвоенности у контрастных клонов кедров сибирского и кедров европейского (табл.1). Анализ статистических данных сравнения длины хвои у клонов этих видов выявил определенные популяционно-видовые различия. У кедров европейского отмечается наименьшая длина хвои (9,5 см). Наибольшая длина хвои среди исследуемых популяций кедров сибирского наблюдается у сургутского клона (13,3 см), черенки для которого взяты с деревьев равнинной популяции. Значительно меньше длина хвои у северного клона (байкинского) и горного (лениногорского). Такое различие по длине хвои между данными клонами сохраняется и в многолетнем цикле с дифференциацией роста хвои по годам (Кузнецова, 1999). У прививок кедров сибирского разного происхождения наблюдается небольшая дифференциация по длине хвои, что связано с однородностью произрастания кедровников на значительной части его ареала. Различия длины хвои, в основном, наблюдается у клонов контрастных климатотипов кедров сибирского (таблица 1).

Таблица 1 - Изменчивость длины хвои и охвоенности у клонов кедровых сосен в Красноярской лесостепи

Происхождение, клоны	Длина хвои, см			Охвоенность (шт./см)		
	X±m	σ	V, %	X±m	σ	V, %
Кедр сибирский						
Эвенкия, байкинский	10,3±0,1	1,1	11	3,9±0,4	0,8	20
Тюменская обл., сургутский	13,3±0,1	1,3	9	2,9±0,5	0,6	18
Казахстан, лениногорский	11,0±0,1	1,0	9	4,9±0,9	2,0	41
Кедр европейский, карпатский	9,5±0,1	1,2	13	7,0±0,5	2,4	34

Уровень изменчивости длины хвои у клонов кедров сибирского сохраняется низким (от 9 до 11%) и среднем у кедров европейского (13%), что характерно для всех хвойных (Мамаев, 1972). Данный

признак закреплен генетически и менее подвержен воздействию внешних факторов, в основном варьирует длина хвои по годам.

Более подвержена воздействию различных фак-

торов среды (климатических, эдафических, биотических) охвоенность побегов (таблица 1). Наибольшее число хвоинок на единицу побега (7шт.) отмечено у клона кедр европейского при высоком уровне изменчивости 34%. У клонов кедр сибирского наибольшее число хвоинок выявлено у горной лениногорской популяции (4,9 шт.).

Для сравнения данных показателей у исследуемых климатипов кедровых сосен был вычислен критерий Стьюдента (t). Статистические показатели изменчивости длины и охвоенности сравниваемых клонов кедр сибирского и кедр европейского выявили существенные различия по охвоенности побега и по длине хвои (таблица 2).

Результаты исследования длины хвои и охвоенности побегов разных клонов кедр сибирского и кедр европейского в условиях Красноярской лесостепи выявили существенные различия видов кедр

по данным признакам. Длина хвои у клонов кедр европейского значительно ниже, чем у кедр сибирского, но число хвоинок на единицу площади побега у клонов кедр европейского значительно выше при высоком уровне изменчивости.

Выявленные закономерности подтверждают различия между кедром европейским и кедром сибирским. Длина хвои и охвоенность изучаемых клонов кедровых сосен определяется рядом генетических и климатических факторов, обусловленных адаптаций маточных деревьев к природно-климатическим условиям мест их прежнего произрастания. Показанные специфические особенности исследуемых признаков у кедровых сосен на клоновой плантации в Красноярской лесостепи свидетельствуют о возможности создания клоновых коллекций в различных условиях, особенно там, где не имеется соответствующих видов.

Таблица 2 - Оценка достоверности различий между сравниваемыми происхождениями кедровых сосен

Сравниваемые клоны	Длина хвои		Охвоенность	
	$t_{\text{факт}}$	$t_{\text{табл.}}$	$t_{\text{факт}}$	$t_{\text{табл.}}$
байкитский (кедр сибирский) – карпатский (кедр европейский)	5,3	1,96	6,8	2,0
сургутский (кедр сибирский) – карпатский (кедр европейский)	27,1	1,96	5,8	2,0
лениногорский (кедр сибирский) – карпатский (кедр европейский)	10,7	1,96	4,0	2,0

НЕСОВМЕСТИМОСТЬ

Характеризуя рост географических прививок кедр сибирского, следует отметить, что наряду с генетическими особенностями деревьев на рост привоев влияет степень срастания прививаемых компонентов, которая зависит от возраста маточного дерева, размеров черенков и других факторов. Многолетними наблюдениями за ростом и состоянием привоев кедр сибирского разного географического происхождения в условиях Красноярской лесостепи установлено, что в среднем у 50% от общего числа происхождений наблюдается анатомо-морфологическая несовместимость с подвоем сосны обыкновенной. Число прививок с такой несовместимостью у разных происхождений колеблется от 11 до 90%. Следует отметить, что интенсивность перерастания одним из прививочных компонентов по-разному выражена на разных этапах жизни прививок. В первые годы степень перерастания подвоем привоя значительно выше, чем в последующий период. Степень перерастания привоем подвоя, напротив, с возрастом дерева увеличивается (Колегова, 1977).

Нашими исследованиями на прививочной плантации выявлено, что прививки кедр на сосне не долговечны и со временем отмирают. Сохранность прививок в 35-летнем возрасте, составляла 18-95%. В других регионах страны сохранность у 32-летних прививок кедр на Урале, в Предуралье, Центральных районах европейской части России, не превышает 25-80% (Алимбек, 1972; Петров, 1981; Брынцев, Дроздов, 1988; Янгут, Дроздов, 1989; Дроз-

дов, 1992; и др.). По данным Т.Ф. Ковалевой, Т.К. Плишкиной (1984) сохранность кедр корейского, привитого на сосну (Хехцирский лесхоз, Хабаровский край) в возрасте 18 лет, составила 40%.

Как показал многолетний опыт, при гетеропластических прививках наблюдается явление физиолого-биохимической несовместимости, в результате чего часть прививок засыхает сразу или в старшем возрасте (Ирошников, 1985; Кузнецова, 2003). На данной плантации прививки кедр уже в возрасте 25 лет начинают усыхать. Первым признаком усыхания прививки является пожелтение хвои на всем дереве, затем появляется излом стволика в зоне контакта привитых компонентов, разрыв проводящих систем ксилемы и флоэмы в месте соединения компонентов прививки и дерева погибают. Причиной несовместимости привоя и подвоя, как указывает ряд авторов, (Косиченко, Ефимов, 1980; Copes Donald, 1980; Косиченко и др., 1982; Ефимов, 1984; Ковалева, Плишкина, 1989; Дроздов, 1989; Титов, 1995; Евдокимов, Изотова, 2000 и др.), является различная интенсивность прироста компонентов прививки по диаметру.

Характерно, что при прививках кедр европейского на сосну обыкновенную (в отличие от кедр сибирского) анатомическая несовместимость между привоем и подвоем начала проявляться только после 40 лет. Резкого перерастания подвоя привоем и, наоборот, у компонентов прививки не наблюдается, появляется трещина в зоне контакта привитых компонентов, пожелтение хвои, и дерево начинает усыхать.

Совместно с лабораторией дендрэкологии Института леса проведены исследования радиального прироста у привоя (кедра) и подвоя (сосны). Выявлена погодичная изменчивость ширины годичных колец (Савва и др., 2004). Анализ возрастных изменений показал увеличение радиального прироста у подвоя до выполнения прививки (1965 год), затем резкое подавление прироста в течение 5 лет и постепенное восстановление в течение последующих 10 лет.

У привоя наблюдается подавление роста в течение 5 лет, затем восстановление в течение 10 лет, далее выход на общую возрастную кривую, характерную для деревьев сосны и кедра. Сравнительный анализ погодичной изменчивости радиального прироста у компонентов прививки показал, что в период, когда влияние возраста минимально на ширину годичного кольца (примерно 25 лет после выполнения прививки), радиальный прирост компонентов прививки может выравниваться. Средние значения ширины годичных колец у компонентов прививки равны, и такая прививка не погибает, идет равномерное перераспределение питательных веществ между компонентами прививки. В другом случае, из-за перерастания привоем подвоя, избыток питательных веществ в привое обуславливает преимущественно его рост, а подвой испытывает его нехватку. Накапливаясь с возрастом, этот дефицит питательных веществ (ассимилянтов) приводит к замедлению роста и ослаблению подвоя, который к этому времени, как правило, лишен своих собственных ассимилирующих ветвей. Напротив, синтезированные в привое органические вещества накапливаются в нем в избытке и обеспечивают все прогрессирующий его рост. В результате различного темпа прироста проводящих тканей у компонентов прививки и несоответствия ширины годичных колец подвоя и привоя дерево погибает (Кузнецова, Савва, 2004).

Поскольку характер срастания прививки кедра на сосну обусловлен генотипически (каждый компонент прививки сохраняет свой ритм роста и развития), то при гетеропластических прививках возможен подбор компонентов прививки с одинаковым ритмом роста и с одновременным прохождением вегетационных фаз.

Климатические функции отклика позволили выявить основные климатические факторы, влияющие на формирование радиального роста у компонентов прививки. Ведущими климатическими факторами, существенно влияющими на ширину годичных колец, являются температура апреля и осадки июля (Савва и др., 2004). В условиях Красноярской лесостепи показано, что климатическая реакция компонентов прививки подвоя и привоя различается мало, обеспечивая значительную синхронность изменчивости индексов ширины годичных колец у привоя и подвоя по годам. Более значительно компоненты прививки отличаются в наиболее засушливые годы.

Опираясь на изложенные выше результаты, был проведен анализ особенностей анатомической

структуры годичных колец у компонентов прививки разных климатипов кедра сибирского, сформированных в те годы, когда ширина годичных колец у привоя и подвоя существенно отличается. Были отмечены различия в анатомическом строении годичных колец ксилемы у подвоя, соединенного с привоем разного географического происхождения. Показано, что консервативность генетической системы не абсолютна, а адаптивна, при этом разные климатипы привоя по-разному оказывают воздействие на дифференцировку ксилемы подвоя. Несомненно, что такие уникальные объекты, как прививки кедра на сосну, могут внести много нового в понимание координации процессов роста и развития между отдельными органами и тканями многолетних растений. И на этих объектах перспективны дальнейшие исследования с помощью не только анатомических, но и генетических методов.

СЕМЕНОШЕНИЕ И ЦВЕТЕНИЕ

Изучение биологии семеношения кедра сибирского на прививочной плантации на протяжении длительного времени подтвердило то, что прививочные плантации так же подвержены циклическим колебаниям семеношения, как и естественные популяции. Полученные материалы показали многолетнюю динамику в целом на плантации и динамику каждого происхождения в данных условиях произрастания, выявляя географические различия происхождений и их характерные особенности репродукции.

Характер семеношения на прививочной плантации отражает географические и индивидуальные особенности маточных деревьев. Самые низкие показатели семеношения у прививок кедра сибирского, полученных из южных районов ареала, вышедшие - из зоны оптимума: Западного Саяна, Горного Алтая и Зауралья. Среди 30-летних прививок кедра сибирского выделены клоны с постоянным урожаем в многолетнем цикле, представляющие некоторые происхождения Красноярского края, Тюменской и Восточно-Казахстанской областей. Отсутствие шишек на прививках кедра в неурожайные годы можно объяснить сочетанием неблагоприятных факторов среды, отрицательно повлиявших на закладку генеративных почек (Кузнецова, 2003). Обильное цветение и семеношение у прививок одних клонов и полное отсутствие - у других обусловлено генетическими факторами (влиянием генотипов маточных деревьев, с которых взяты черенки). Выявлена генетическая обусловленность некоторых показателей шишек и семян (длина шишек, масса 1000 шт. и полиэмбриония семян).

Важным показателем семеношения является морфометрическая характеристика шишек. Проведены исследования шишек и семян на прививках (сбор шишек 1983, 1985, 1987 годов). У 30-летних прививок средняя длина шишек была в пределах 45 - 84 мм и ширина 40 - 60 мм. Шишки с прививок кедра европейского значительно больше по размеру, чем у климатипов кедра сибирского, средняя

длина составляет 64,5 мм, ширина - 50 мм. Размеры шишек климатипов кедрового сибирского обнаруживают тенденцию к увеличению в оптимуме произрастания вида у особей равнинных и низкогорных популяций кедров. Географическая изменчивость длины и ширины шишек характеризуется низкими величинами коэффициента вариации (7,4-17,6), тем не менее, межклоновая изменчивость превышает внутривидовую. Вес шишек с возрастом также увеличивается, но коэффициент изменчивости веса и параметров шишки остается невысоким.

На прививочной плантации кедрового сибирского проведен сравнительный анализ морфометрических показателей женских шишек у маточных деревьев и их потомства на экспериментальных объектах. Наши исследования показали, что вегетативное потомство кедрового сибирского в возрасте 30 лет на прививочной плантации формирует макростробилов, не уступающие по совокупности морфометрических признаков (масса семян в одной шишке, количество семенных чешуй, количество семян в шишке и масса 1000 штук семян) макростробилам материнских деревьев.

Опыление представляет собой важный фактор, лимитирующий урожай семян. Причиной недостаточного опыления может быть как ограниченное количество пыльцы, так и ее пониженная жизнеспособность.

В связи с этим на прививочной плантации кедрового сибирского была изучена количественная и качественная сторона цветения мужских генеративных органов.

Пыльцевая продуктивность привоев различных климатипов кедрового сибирского не одинакова и обусловлена количеством макростробилов на дереве и генетически закрепленной реакцией материнских деревьев на новые условия. На прививочной плантации кедрового сибирского в многолетнем цикле наблюдаются благоприятные и неблагоприятные годы для формирования пыльцы в зависимости от абиотических факторов среды. В результате исследований выявлена пониженная всхожесть пыльцы в годы слабого мужского цветения и повышенная - в годы обильного. Исследования жизнеспособности пыльцы имеющихся клонов кедровых сосен на прививочной плантации выявили, что клоны продуцируют жизнеспособную пыльцу (от 40 до 80%) и не обнаруживают существенных различий между собой в зависимости от мест произрастания материнских деревьев. В большей степени наблюдается индивидуальная изменчивость всхожести пыльцы деревьев по годам в зависимости от внешних факторов и генотипа дерева (Кузнецова, 2004). Так, высокий коэффициент изменчивости (от 40 до 55%) жизнеспособности пыльцы по годам наблюдается у некоторых клонов ряда экотипов кедрового сибирского (байкитский и енисейский). Жизнеспособность пыльцы отдельных деревьев у этих клонов колеблется от 11 до 84%.

Имеющаяся коллекция клонов кедрового сибирского и кедрового европейского позволила также изучить жизнеспособность пыльцы после хранения в эксикаторе над хлористым кальцием при температуре 8⁰С в течение 5 лет. Выявлено, что жизнеспособность пыль-

цы клонов кедровых сосен сохраняется высокой только после 1 года хранения. Такую пыльцу можно использовать в работах по гибридизации и доопылении молодых деревьев на семенных плантациях кедрового сибирского (Кузнецова, 2000).

От числа формируемых макростробилов на побегах деревьев кедрового сибирского зависит выход пыльцы и опыление. На клоновой плантации отмечена значительная дифференциация образования макростробилов у кедров из разных мест произрастания (Кузнецова, 2004).

У всех климатипов отмечен высокий уровень изменчивости (коэффициент изменчивости от 46 до 53 %) по признаку количества макростробилов как на мужском побеге, так и в целом на деревьях разных клонов кедрового сибирского. Это связано с тем, что изменчивость данного признака в большей степени зависит от климатических условий в период формирования и дальнейшего развития мужских побегов в данных условиях произрастания. Для сравнения исследуемых климатипов кедрового сибирского был вычислен критерий Фишера. По результатам исследования вычисленный критерий Фишера (21) больше табличного (2,5), между популяциями существуют достоверные различия по количеству макростробилов кедрового сибирского. Таким образом, можно считать доказанным, что географическое происхождение популяции влияет на количество макростробилов. Влияние географического происхождения на количество макростробилов составляет 29% от общего влияния всей суммы факторов (71%).

Масса продуцируемой пыльцы с дерева зависит от длины макростробилов на мужском побеге. Уровень изменчивости длины макростробилов сильно варьирует среди исследуемых клонов от среднего (17%) до очень высокого (42%). Средний уровень изменчивости отмечен у горных климатипов - ермаковского (19%) и у ленинградского (17 %), повышенный уровень изменчивости у равнинного сургутского климатипа (23%), высокий уровень изменчивости у южного закаменского климатипа (39 %), очень высокий уровень изменчивости у местного козюльского климатипа (42%). Наибольшая длина макростробилов отмечена у равнинных климатипов местного козюльского (11,1мм) и сургутского климатипа (12,5мм). Наименьшая длина и наименьшее количество макростробилов на мужском побеге наблюдается у южного климатипа (закаменского), что связано с ухудшением климатических условий и сокращением вегетационного периода в условиях Красноярской лесостепи для данного климатипа (Кузнецова, 2001). Длина макростробилов кедрового европейского незначительно отличается от длины макростробилов кедрового сибирского и составляет в среднем 10 мм.

По результатам вычисления критерия Фишера между популяциями существуют различия по количеству макростробилов в мужском колоске кедрового сибирского. Таким образом, можно считать доказанным, что географическое происхождение популяции влияет на длину макростробила. Вероятность ошибки такого вывода не превышает 0,05. Влияние гео-

графического происхождения на длину микростробила составляет 53,5% от общего влияния всей суммы факторов (46,5%).

Из результатов исследований изменчивости количества и длины микростробиллов следует, что длина микростробила генетически более закреплена и меньше зависит от других факторов, чем количество микростробиллов на мужском побеге.

Снижение фактического урожая шишек в результате опадания макростробиллов на ранних этапах развития было вызвано, прежде всего, недостатком продуцируемой пыльцы на плантации в связи с неравномерным и несбалансированным формированием микростробиллов по годам, что объясняется как индивидуальными особенностями деревьев, так и условиями внешней среды в период закладки и образования генеративных структур.

Опыт создания коллекции кедровых сосен в Красноярской лесостепи позволил оценить и выделить лучшие устойчивые клоны по росту и репродуктивной способности в 30-летнем возрасте. В 1987 году создана плантация полусибирского семенного потомства кедрового сибирского разного происхождения, семена были собраны с 13 лучших клонов (рис.7), на питомнике выращивается семенной материал с клонов кедрового европейского, который также предполагается пересадить. В настоящее время создается новая коллекционная прививочная плантация более перспективных клонов кедрового сибирского, подвоем у которых является кедр сибирский.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение роста и репродуктивной деятельности 20-30-летних прививок деревьев кедровых сосен в Красноярской лесостепи, черенки для которых взяты в природных популяциях их ареала, подтвердило, что созданная коллекция клонов дает всестороннюю информацию о материнских деревьях, необходимую для их оценки. В пределах вида показана значительная дифференциация роста, формирования макро- и микростробиллов у клонов кедрового сибирского, установлено различие видов кедровых сосен по фенологии, длине хвои и охвоенности побегов, несовместимости прививаемых компонентов.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Алимбек, Б.М. Плодоношение. Опыт разведения кедровых прививками / Б.М. Алимбек // Тр. Поволжского лесотехн. ин-та. - 1965. - №57. - Вып.1. - С.92-100.
Алимбек, Б.М. Опыт интродукции кедровой сосны в Марийской и Татарской АССР / Б.М. Алимбек // Кедр сибирский на европейском севере. - Л.: Наука, 1972. - С. 72-76
Брынцев В.А. Лесосеменные участки кедрового сибирского в таежной зоне европейской части РСФСР / В.А. Брынцев, И.И. Дроздов // Проблемы лесовосстановления в таежной зоне

СССР: тез доклады Всесоюзной конферен. - Красноярск, 1988. - С. 31-32.
Вересин, М.М. Создание семенных прививочных плантаций кедрового сибирского на сосну в условиях лесостепи / М.М. Вересин, М.И. Улюкина // Лесная генетика, селекция и семеноводство. - Петрозаводск: Карелия, 1970. - С.476-482.
Грабовская, А.А. Цветение и семеношение прививок пятихвойных сосен / А.А. Грабовская, Г.В. Смирнов // Материалы научно-техн. конф. Ленинградской лесотех. акад., 1966. - Вып.6. - С. 116-118.
Горошкевич, С.Н. О выведении прививочных сортов для промышленных орехоплодных плантаций кедрового сибирского / С.Н. Горошкевич // Проблемы лесоводства и лесовосстановления на Алтае. - Барнаул: Алтайский государственный университет. 2001. - 123 с.
Докучаева, М.И. Вегетативное размножение хвойных пород / М.И. Докучаева. - М.: Лесная пром.-сть, 1967. - 103 с.
Дроздов, И.И. Хвойные экзоты в лесном хозяйстве / И.И. Дроздов // Итоги науки техники. ВИНИТИ. Сер. Лесоведение и лесоводство. - Москва, 1989. - Т. 5. - С. 92-149.
Дроздов, И.И. Интродукция сосны кедровой сибирской в европейскую часть лесной зоны. дисс. докт. с.-х. наук в форме научн. доклада / И.И. Дроздов. - М.: МГУЛ, 1992. - 48 с.
Евдокимов, А.П. Исследование устойчивости анатомо-морфологических изменений прививок сосны обыкновенной / А.П. Евдокимов, Г.В.Изотова // Труды XI съезда русского географического общества. - Санкт-Петербург, 2000. -Т.8. - С. 200-202.
Ефимов, Ю.П. Современные методы и технология создания постоянной лесосеменной базы на генетико-селекционной основе / Ю.П. Ефимов // Лесное хозяйство. - 1984. - № 4. - С. 20-24.
Ирошников, А.И. Биоэкологические свойства и изменчивость кедрового сибирского / А.И. Ирошников // Кедровые леса Сибири. - Новосибирск: Наука, 1985. - С. 8-40.
Камалтинов, Г.Ш. Способ прививки кедрового на сосну с последующим укоренением привоя / Г.Ш. Камалтинов // Лесоведение. - 1982. - № 3. - С. 75-77.
Киргизов, Н.Я. Опыт прививок кедрового сибирского в Казахстане Алтае / Н.Я. Киргизов // Вестн. с.-х. наук Казахстана. - 1986. - № 10. - С. 70-72.
Колегова, Н.Ф. Географические прививочные плантации сосны и кедрового в Красноярской лесостепи / Н.Ф. Колегова // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. - Новосибирск: Наука, 1977. - С. 154-166.
Косиченко, Н.Е. Особенности прироста проводящих тканей различных по совместимости прививок сосны / Н.Е.Косиченко, Ефимов Ю.П. // Лесное семеноводство. - Воронеж: ЦНИИЛ-ГиС, 1980. - С. 104-114.
Косиченко, Н.Е. Анатомические аспекты генотипической обусловленности характера совмест-

- тимости прививок кедра сибирского на сосну обыкновенную / Н.Е. Косиченко, Е.А.Пугач, С.В. Шетинкин // Генетические основы лесной селекции и семеноводства. - Воронеж, 1982. - С. 92-105.
- Ковалева, Т.Ф. Опыт выращивания сеянцев и создание географических культур кедра (корейского и сибирского) в Хабаровском крае / Т.Ф. Ковалева, Т.К.Плишкина // Труды Дальневост. НИИ лесн. хоз.- ва, 1984. - Вып.29. - С. 84-90.
- Кузнецова, Г.В. Особенности роста хвои кедровых сосен на географической прививочной плантации в Красноярской лесостепи / Г.В. Кузнецова // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений: мат-лы II Всероссийской научно-практической конф. (с межд. участием). - Красноярск: СибГТУ. - 1999. - С. 23-24.
- Кузнецова, Г.В. Зависимость жизнеспособности пыльцы *Pinus sibirica*(*Pinaceae*) от сроков хранения / Г.В. Кузнецова // Ботанический журнал.- 2000. - Вып.8. - С.59-63.
- Кузнецова, Г.В. Особенности роста и развития кедровых сосен на лесосеменных объектах Средней Сибири / Г.В.Кузнецова // Автореф. дис...канд. биол.наук:03.00.05. Красноярск:Институт леса им В.Н. Сукачева СО РАН, 2001. - 25 с.
- Кузнецова, Г.В. Семеношение и качество семян клонов кедра сибирского разного происхождения на плантации в Красноярской лесостепи / Г.В.Кузнецова // Лесоведение. - 2003. - №6. - С. 42-48.
- Кузнецова, Г.В. Особенности развития мужских генеративных органов у клонов кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) разного происхождения в условиях Красноярской лесостепи / Г.В.Кузнецова // Онтогенез. - 2004. - Том. 35. - №2. - С.1-7.
- Кузнецова, Г.В. К вопросу видовой несовместимости прививок кедра сибирского на сосну обыкновенную / Г.В.Кузнецова, Ю.В. Савва // Вестник Томского государственного университета. - Томск. - 2004. - №10. - С.45-46.
- Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений [Текст] / С.А Мамаев - М.: Наука, 1972. - 284 с.
- Петров, М.Ф. Основные итоги размножения кедра сибирского посредством прививок / М.Ф. Петров // Воспроизводство кедровых лесов на Урале и Западной Сибири. - Свердловск: изд. УНЦ АН СССР, 1981. - С. 85-93.
- Решетников, В.В. Заготовка черенков с плюсовых деревьев и создание маточных плантаций/ В.В. Решетников, А.А. Хиров // Лесное хозяйство. - 1987. - № 7. - С. 48-49.
- Рубаник, В.Г. Опыт прививки кедра сибирского на сосне обыкновенной в Алма-Атинском ботаническом саду / В.Г. Рубаник, Т.А. Жеронкина // Тр. Алма-Атинского Ботан. Сада. - 1963. - № 7. - С. 53-60.
- Рябчинская, В.В. Прививки кедра сибирского в Башкирии / В.В. Рябчинская // Тр. ВНИИЛМА. - Уфа, 1961. - Вып. V. - С. 205-218.
- Савва, Ю.В. Реакция прививок кедра сибирского на изменение климатических факторов / Ю.В. Савва, А.Ю. Яковлева, Е.А. Ваганов, Г.В.Кузнецова // Лесное хозяйство. - 2004. - №5. - С. 36-38.
- Северова, А.И. Прививки кедра сибирского на сосне обыкновенной/ А.И. Северова // Природа. - 1957. - № 6. - С. 88-90.
- Титов, Е.В. Селекция сосны кедровой сибирской на семенную продуктивность / Е.В. Титов. автореф. дис. ... докт. с.- х. наук: 06.03.01. - Брянск, 1995. - 43 с.
- Хиров, А.А. О прививках кедра на сосну / А.А. Хиров // Лесное хоз.- во. - 1980. - № 10. - С. 42.
- Храмова, Н.Ф. Плодоношение кедра сибирского в прививках / Н.Ф. Храмова // Биология семенного размножения хвойных Зап. Сибири. - Новосибирск: Наука, 1974. - С. 105-115.
- Череповский, Ю.А. Приживаемость однолетних прививок кедра сибирского в условиях открытого грунта Ермаковского лесного базисного питомника / Ю.А. Череповский // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений: мат-лы II Всероссийской научно-практической конф. (с межд. участием). - Красноярск: СибГТУ. - 1999. - С.41-43.
- Янгутов, А.И. Искусственное выращивание кедра сибирского / А.И. Янгутов, И.И. Дроздов // Итоги науки и техн. ВИНТИ. Сер. Лесоведение и лесоводство.- 1989. - Т.5. - С.3-59.
- Copes, D.L. Development of internal graft incompatibility symptoms in *Pinus radiata* // N. J. Forest Sci. - 1980. - V. 10, N. 2. - P. 367-380

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