

## НАСЛЕДУЕМОСТЬ ВЫСОТЫ У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ЕЛИ СИБИРСКОЙ В ПЕРМСКОМ КРАЕ

М.В. Рогозин

Естественно - научный институт Пермского государственного университета  
614990 Пермь, ул. Генкеля. 4; e-mail:zhal73@mail.ru

Изучены результаты испытания 604 семей сосны и 525 семей ели в возрасте от 3 до 21 года. Обнаружено примерно одинаковое (у ели) и даже пониженное (у сосны) качество потомства у самых высоких деревьев в сравнении со средними, что свидетельствует о действии в ценопопуляциях данных видов стабилизирующего отбора. У ели обнаружено отрицательное влияние на потомство конкурентного давления на матерей.

**Ключевые слова:** сосна обыкновенная, ель сибирская, плюсовые деревья, наследуемость, конкуренция, испытания потомства, ценопопуляции, семеноводство

Results of test of 604 families of a pine and 525 families of a fur-tree to age are studied 3-21 year. It is revealed about identical (at a fur-tree) and even lowered (at a pine) quality of posterity at the highest trees in comparison with averages that testifies to action in ценопопуляциях the given kinds of stabilising selection. At a fur-tree negative influence on posterity of competitive pressure on mothers is revealed.

**Key words:** pine ordinary, fur-tree Siberian, «+» trees, heritability, competition, posterity tests, population-forest stand, seed-growing

### ВВЕДЕНИЕ

Оценка наследуемости высоты у древесных видов осложнена различиями в возрасте и условиях выращивания родителей и потомства. В частности, сопоставление высот матерей в 70-120 лет с высотами потомства в 20 лет биологически некорректно: нужны оценки в близких возрастах. Показатели наследуемости высоты у хвойных в России различны – от весьма высоких до отрицательных.

Часто они давались в одном возрасте без повторных оценок и на малых выборках, причем различия рассчитывали, только между контролем и потомством плюсовых деревьев. В таких ограниченных опытах тенденции наследования высоты выяснить просто невозможно. Общую картину явления могут прояснить только достаточно большие и случайные выборки.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исходный материал у сосны – 1703 дерева в возрасте 24-28 лет на 4 постоянных лесосеменных участках (ПЛСУ), из которых 3 ныне расположены в лесах г. Перми и 1 – в кв. 22 Очерского участкового лесничества (95 км на запад от г. Перми).

После их изучения отобрано 888 семеносящих деревьев и в 1978-1985 гг. заложена серия испытаний 1-2 урожаями семян 604 семей с использованием оригинальной технологии посева семян, пересадки растений и создания испытательных культур. Посадки сосны в те годы сильно повреждались лосями и удалось уберечь только один участок испытательных культур в черте г. Перми и измерить в них высоты в 18 лет; остальные испытания и измерения были прекраще-

ны либо проводились в школах питомников до 7-9 лет. Опыты включали 5-7 повторностей по 7-10 растений. В качестве контроля взяты семена производственного сбора из тех лесхозов, где находились лесосеменные участки.

Исходный материал у ели (плюсовые и обычные деревья) отобран в пределах 57°23' - 58°20'СШ 54°02' - 57°35'ВД в 12 пунктах, из которых 7 – естественные насаждения и 5 – лесные культуры 1903 – 1939 гг. из местных семян. Для культур известна схема посадки, густота, заложены пробные площади; вокруг 79 плюсовых деревьев в радиусе 3,3 м картировали соседние деревья для оценки конкурентного давления. Испытательные культуры заложены на раскорчеванной вырубке на среднесуглинистых почвах на площади 11 га в 1991г саженцами (2+2), выращенными из семян урожая 1986 г. Представлены потомства: из естественных насаждений от 301 плюсового дерева, из лесных культур – от 224 деревьев (в том числе 152 – плюсовые и 72 – обычные).

Опыт включает 6 повторностей. В качестве контроля взяты семена случайных деревьев из всех ценопопуляций, где находились плюсовые деревья. Особенности методики отбора деревьев и изучения их потомства в 4 и 8 лет описаны ранее (Рогозин, 2005, 2008). В возрасте 21 год измерены высоты у 15353 растений, в том числе 776 в контроле.

Для оценки наследуемости высоты вначале мы использовали обычные коэффициенты корреляции. Однако их отрицательные значения и нестабильность побудили нас к поиску иных методов анализа наследуемости. Простым и убедительным оказался анализ, известный как «анализ долей». Он применяется для качественных признаков.

При анализе количественных признаков, та-

ких как скорость роста и продуктивность биомассы, так или иначе их высокие значения рассматриваются как некое желательное для нас качество. Повышенным значениям можно условно дать «лучшее» качество и применить этот анализ, разделяя семьи в потомстве на «лучшие» и «прочие». Частоты лучших семей (или их доли) можно рассматривать в разного рода совокупностях и сравнивать, например, группы матерей с малой, средней и большой высотой, размером шишек, семян и т.д. Несмотря на простоту, анализ оказался весьма чувствительным, в особенности при слабых и криволинейных связях.

### ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

У сосны обыкновенной значения коэффициентов корреляции высот матерей в 24-28 лет и потомства в 3-18 лет на 13 выборках изменялись от 0,31 до -0,12

Коэффициенты корреляции и их зависимость от возраста показана на рисунке 1.

Повторные корреляции в одном и том же испытании потомства, при измерениях спустя 2-6 лет (связь между ними показана стрелками), снижались в 5 случаях из 6 и общая картина такова, что с увеличением возраста испытательных культур связь высот матерей и их потомства стремится к нулю. Так как получаемые связи были низкими, недостоверными и меняли тренд при очистке всего от 1-2 уклоняющихся значений даже на выборках из 45 пар данных, то сложный характер наследуемости высоты у сосны помог раскрыть анализ долей лучших семей по градациям высот материнских деревьев. Наши выборки состояли из 45-216 пар значений и включали матерей без предпочтений какому-либо фенотипу; несмотря на интенсивное разреживание семенных участков и оставление лучших экземпляров, высоты деревьев на них изменялись в пределах от 72 до 124 % от среднего значения. Это позволило разделить деревья на группы (градации) по высоте: низкие, средние, высокие и самые высокие. В качестве примера посмотрим, как изменяются доли лучших семей (ДЛС) в градациях высот матерей Очерского ПЛСУ в самой небольшой выборке из 45 пар значений высот (рис. 2). Здесь к лучшим отнесена 1/7 часть семей и явное преимущество показывает градация средних по высоте матерей: ДЛС у них намного больше, чем в соседних градациях. Так как уровень отбора выбирается произвольно и предпочтения неясны, то далее подобные расчеты на 13 полях корреляции с 53-216 точками проводили при двух интенсивностях отбора лучших семей: 1/3 и 1/7 и использовали из них среднее значение ДЛС. Полученные графики долей лучших семей по 4 градациям высоты матери показаны на рисунке (рис. 3). При этом оказалось, что из 13 графиков на 6 из них (38 % случаев) повышение ДЛС произошло в

градациях «высокие» и «самые высокие» матери.

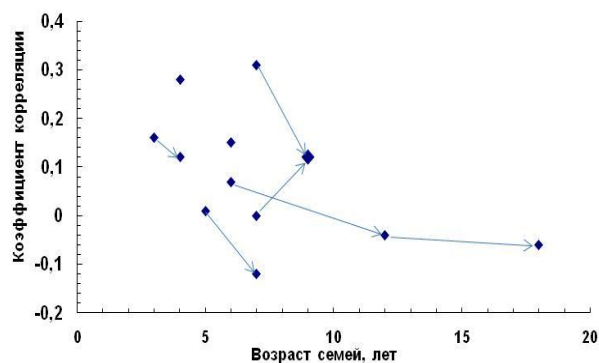
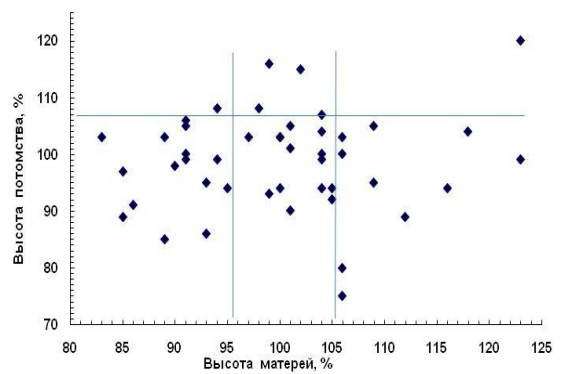
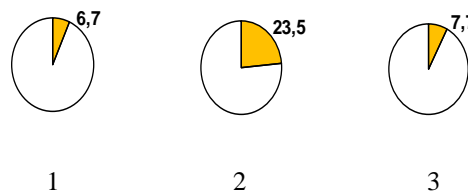


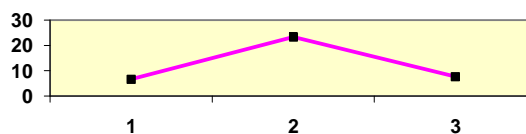
Рисунок 1 - Коэффициенты корреляции высоты матерей сосны с высотой потомства в 3-18 лет. Стрелки указывают на повторное определение коэффициента в более позднем возрасте



a



б



в

Рисунок 2 - Высота матерей в 24 года на Очерском ПЛСУ и высота потомства в 9 лет (a), доли (б) и частоты в % (в) лучших семей в градациях высоты матерей: 1 – низких, 2 – средних, 3 – высоких

В большинстве случаев (8 из 13 или 62 %) она оказалась больше у «средних» по высоте матерей сосны. «Низкие» матери в сравнении со «средними» в 7 случаях из 13 давали пониженную долю лучших семей.

Невыгодность отбора самых высоких матерей показывает и частота лучших семей в градациях матерей в относительном выражении (табл. 1).

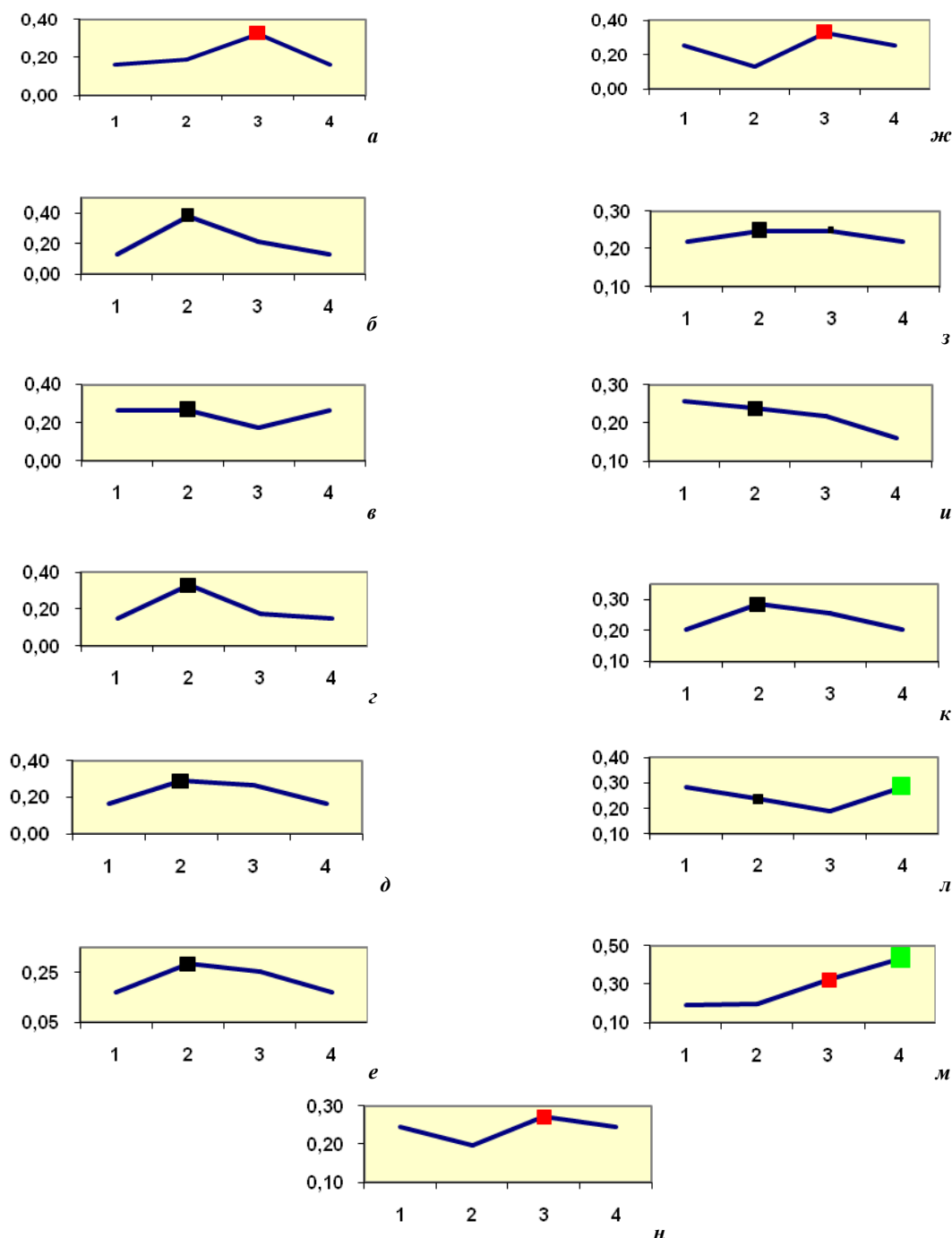


Рисунок 3 - Частота лучших семей (в долях) в потомстве сосны ПЛСУ: *a, б* - Очерский, урожай 1977 г в 4 и 6 лет; *в, з* - Очерский, урожай 1985 г в 7 и 9 лет; *д* - Левшинский в 3 года; *е* - Пермский в 4 года; *ж, з, и* - Нижне-Курьянский, урожай 1982 г в 6, 12 и 18 лет; *к, л* - то же потомство в 5 и 7 лет в школе; *м, н* - Нижне-Курьянский, урожай 1985г в 7 и 9 лет в школе. Высота матерей: 1- низкие, 2 - средние, 3 - высокие, 4 - самые высокие

Таблица 1 - Оценка наследуемости высоты у сосны обыкновенной по коэффициенту корреляции ( $r$ ) и по частоте лучших семей в градациях высот матерей. Приведена средняя частота при интенсивности отбора лучших семей 1/3 и 1/7 и выделены достоверные превышения

ПЛСУ	Год урожая	Выращивание посадочного материала, лет	Кол-во вариантов	Возраст, лет	$r$	Частоты лучших семей у матерей разной высоты, % от средней частоты			
						низкие	средние	высокие	самые высокие
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Очерский	1977	теплица (2)	84	4	0,28	68	79	137	68
		питомник(2)	53	6	0,15	53	159	89	53
	1985	питомник(2)	45	7	0,00	111	112	73	111
Левшинский	1979	пит(1)+шк(2)	171	3*	0,16	68	122	110	68
Пермский	1981	пит(2)+шк(2)	216	4*	0,12	72	120	106	72

Окончание таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Нижне- Курьинский	1982	питомник (1) + школа (2)	70	6	0,07	106	55	138	106
				12	-0,04	92	104	104	92
		18	-0,06	108	100	92	68		
	1985	теплица (1) + школа (4-6)	133	5*	0,01	85	120	107	85
				7*	-0,12	120	100	80	120
		7	0,31	80	82	136	182		
В среднем по 13 испытаниям				8,7	0,08	87	106	105	92
Всего вариантов / семей						836 / 604			

Примечание: \* - выращивание в питомнике (пит) и в школе (шк) без пересадки в культуры.

Проведенные опыты у сосны обнаруживают в явном виде действие стабилизирующего отбора: высокие матери в сравнении со средними имеют почти такую же частоту лучших семей в потомстве, причем самые высокие матери уменьшают ее до 92 % от среднего уровня и падение частоты почти такое же, как и у низких матерей (до 87 %). Это доказывает криволинейность связи между высотами матерей и потомства и непригодность коэффициента корреляции для оценки наследуемости. Полученные нами на большом материале результаты показывают, что у сосны применение плюсовой селекции не оправдано – высокие деревья дают больше высоких семей только в 38 % случаев; в остальных 62 % случаев преимущество оказывается на стороне средних матерей. Напротив, у ели сибирской плюсовая селекция оправдывает себя с эффектом на 8-летнем потомстве 9-12 % (Рогозин, 2008). Однако последние измерения испытательных культур в 21 год показали снижение эффекта в 1,6 раза. В теоретическом плане важен так называемый «сдвиг» селективируемого признака у потомства. Для его расчетов используют удвоенный коэффициент корреляции между высотами матерей и потомства (наследуемость в широком смысле), который оказался равным  $H^2=2r=2*0,186=0,37$ . При отборе родителей с превышением высот на 30 % сдвиг высоты у потомства составит  $30*0,37=11,1$  %. Это произойдет в том случае, если правильно взято превышение отбираемых для скрещивания родителей. Однако последнее нельзя определять по отношению к средней высоте древостоя, так как большую часть урожая формируют деревья I, II и III классов Крафта, средняя высота которых у ели выше средней таксационной высоты примерно на 10-15 %. Поэтому и превышение «плюсовой» группы родителей над средней высотой семяносящих деревьев в популяции составит не 30, а уже только 15-20 %. Это снижает прогнозируемый сдвиг высоты у потомства до 5,5-7,4 %. При сравнении потомства обычных и плюсовых деревьев на общем графике линия тренда потомства плюсовых деревьев заметно выше (рис. 4); в среднем общее превышение составляет 5,1 %. Значительно эффективнее оказывается индивидуальный отбор: в потомстве из естественных ценозов 15 % лучших семей превышают по высоте контроль в среднем на 17,3 %, а в потомстве из культур – на 20,6 %. Картирование соседних деревьев на площадке с радиусом 3,3 м вокруг 79 плюсовых деревьев в культурах позволило оценить влияние конкурентного давления с весьма неожиданной стороны. Культуры были созданы в 1913 г, на протяжении 70 лет не подвергались рубкам ухода и поэтому выпав-

шие деревья сохранились. Площадки были разделены на две группы по густоте и таксационной полноте. В первой группе со слабой конкурентной общей количеством учтенных стволов на площадке составило в среднем 7,1 шт., а в группе с сильной конкуренцией – 10,9 шт. В первой группе с малой густотой и малой полнотой оказалось 36 деревьев и в группе с большей густотой и полнотой – 43 плюсовых дерева. Уже по 4-летнему потомству (Рогозин, 2005) было обнаружено преимущество матерей первой группы, которое сохранилось до 21 года (+4,6 % по средней высоте семей); при этом доля лучших семей в группе, сформировавшейся при слабой конкуренции соседей, оказалась выше в 2 раза: 36,1 % против 18,6 % (рис. 5).

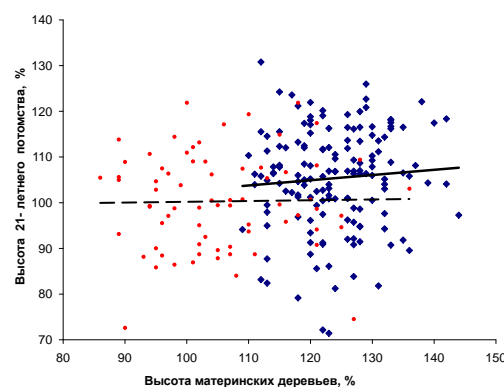


Рисунок 4 - Высота 21-летнего потомства и высота материнских деревьев, отобранных в культурах ели в возрасте 51-87 лет: ● – плюсовые, ● – нормальные и минусовые

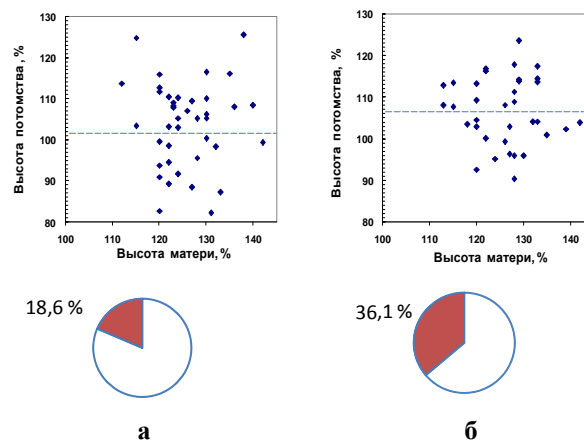


Рисунок 5 - Высота потомства и доля лучших семей у плюсовых деревьев, сформировавшихся в условиях сильной (а) и слабой (б) конкуренции. К лучшим отнесены семьи с высотой 111 % и более от контроля в 21 год: - - - - средняя высота потомства

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Так как получаемые связи высот матерей и их потомства оказались низкими, недостоверными и часто меняли тренд при очистке всего от 1-2 уклоняющихся значений, то можно полагать, что тесные связи адаптивны, ранее были подхвачены отбором и снижаются в первых же поколениях.

Поэтому мы находим только слабые связи и их тенденции. Для выявления таких слабых связей необходимы выборки большого объема (60 и более значений), испытания в разных условиях и семенами нескольких урожаев. Метод анализа долей особенно эффективен при таких слабых и криволинейных связях для выявления оптимальных для селекции параметров и градаций признаков у матерей. Для использования в селекции и в генетических исследованиях можно рекомендовать в качестве перспективных направлений изучение влияния внутривидовой конкуренции на генофонд ценопопуляции. Полученные нами данные свидетельствуют о достаточно существенных различиях в потомствах, полученных от матерей с разной историей конкурентных отношений в насаждении.

Обычно полагают, что комфортные для каждого растения условия двигают отбор в сторону продуктивности биомассы, а дискомфортные меняют его направления и продуктивность отодвигается на второй план. «Наследуемость» продуктивности необходимо изучать в условиях ожидаемого выращивания потомства. Условия в паре родитель - потомство могут резко отличаться. Так, родители с хорошей очищенностью от сучьев формируются только при высокой густоте.

Напротив, потомство будут выращивать на плантациях при низкой густоте. Отрицательное влияние высокой густоты известно и определяет рост, продуктивность и производительность насаждений (Разин, 1980).

Поэтому есть основания для рабочей гипотезы о том, что в густых насаждениях после самоизреживания господствующие деревья формируют толерантный к конкуренции генофонд и потомству будет передана именно конкурентная выносливость, а не высокая скорость роста и продуктивность.

Можно предположить далее, что желательные для будущих плантаций генетические задатки формируют древостои с пониженной густотой, а неудачи плюсовой селекции объясняются отбором родителей в ценопопуляциях иного типа, с интенсивным самоизреживанием и напряженной внутривидовой конкуренцией. «Конкурентные» генотипы, по видимому, преобладают в старшем возрасте в ценозах у видов, быстро и с большой густотой заселяющих открытые пространства по типу породы-пионера, например, у сосны обыкновенной и березы повислой.

## ВЫВОДЫ

1. У сосны обыкновенной в разреженных ценопопуляциях (постоянных семенных участках) в возрасте 24-28 лет высоты изменяются от 72 до 124 %. При разделении матерей на четыре градации по высоте наибольшая частота лучших семей наблюдается в потомстве средних и высоких и пониженная – у низких и самых высоких матерей с различиями в 14 и 19 %. Это указывает на криволинейность связи между высотами матерей и потомства и непригодность коэффициента корреляции для оценки наследуемости. Из 13 случаев расчета эффекта массового отбора только в 38 % случаев высокие матери дали больше высоких семей; в остальных 62 % случаев преимущество оказалось на стороне средних матерей. Поэтому плюсовая селекция для этой породы в изученном районе не оправдана. Однако семейный отбор эффективен: 10 % лучших семей в 4-6 лет превышают по высоте контроль в среднем на 18,7 %, в 7-9 лет – на 14,6 % и в 18 лет – на 18,3 %.

2. У ели сибирской 21-летнее потомство плюсовых деревьев из лесных культур оказалось выше потомства контрольных деревьев в среднем на 5,1 %. От самых высоких плюсовых деревьев потомство оказывается почти такой же высоты, как и от плюсовых деревьев обычных размеров. Индивидуальный отбор более эффективен: 15 % лучших семей в потомстве из естественных ценозов превышают по высоте контроль на 17,3 % и в потомстве из культур – на 20,6 %.

3. Примерно одинаковое (у ели сибирской) и даже несколько пониженное (у сосны обыкновенной) качество потомства у самых высоких деревьев в сравнении со средними и контрольными свидетельствует о действии в ценопопуляциях данных видов стабилизирующего отбора в отношении высоты.

4. У ели обнаружено отрицательное влияние на потомство конкурентного давления на матерей. В 4-и в 21-летнем возрасте потомство матерей, сформировавшихся в ценозе в условиях сильной конкуренции, оказалось ниже на 4,6 %. При этом доля лучших семей от них в 21 год была меньше в 2 раза: 18,6 % против 36,1 % у матерей, сформировавшихся в условиях оптимальной конкуренции.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Рогозин, М.В. Самый крупный массив культур ели Ф.А. Теплоухова на Урале как объект исследований в лесной селекции и генетике // Материалы. н.-техн. конф. «Проблемы озеленения городов и развития лесного комплекса». Пермь, ПГСХА, 2005. С. 42-55.
- Рогозин, М.В. Итоги 8-летних испытаний 525 семей ели сибирской в Пермском крае. // Лесное хозяйство, 2008, № 1. С. 37-38.
- Разин, Г.С. Динамика роста, продуктивности и производительности ельников различной густоты // Лесное хозяйство, 1980, № 2. С. 35-36.

Поступила в редакцию 24 августа 2009 г.  
Принята к печати 25 февраля 2010 г.